АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ФИЗИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Свердловск

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

ФИЗИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

II

МАТЕРИАЛЫ II УРАЛЬСКОГО СОВЕЩАНИЯ

СВЕРДЛОВСК

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР

Редакционная коллегия: *Б. П. Колесников* (ответственный редактор), *Л. И. Сергеев, Ю. А. Терешин*

Редактор изд-ва *В. Е. Исаева* Тех. редактор *Н. В. Семенова*

Корректор *М. И. Зубринская*

РИСО УФАН СССР № 51(49—8/67). Свердловск, К-49, ул. Первомайская 91, РИСО УФАН СССР. НС 13132. Подписано в печать 4/VII 1968 г. Печ. л. 14,25. +2 вклейки (1 цветная). Уч.-изд. л. 17,4. Формат 70×108¹/₁₆. Тираж 1200. Заказ 581. Цена 1 р. 42 к. Бумага «типографская № 1».

Типография изд.-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, пр. Ленина, 49.

ОТ РЕДАКЦИИ

В сборнике публикуются основные доклады, заслушанные на II Уральском совещании по экологии и физиологии древесных растений, созванном Институтом биологии (ныне Институт экологии растений и животных) Уральского филиала АН СССР и Институтом биологии Башкирского государственного университета имени 40-летия Октября 18—20 марта 1965 г. в г. Уфе. В 35 статьях сборника освещены результаты исследований, преимущественно, научных учреждений Урала, а также Москвы, Ленинграда, Тарту, Мичуринска, Щучинска (Казахстан), Архангельска, Владивостока и других городов. Исследования, отраженные в материалах сборника, велись по трем направлениям: изучение морфофизиологической периодичности и зимостойкости, минерального питания, водного режима древесных растений. Отдельные статьи касаются вопросов засухо- и газоустойчивости и действия на древесные растения физиологически активных веществ. Собственно экологических материалов в сборнике немного, но экологический аспект освещения физиологических вопросов отчетливо выражен в большинстве статей.

Все статьи содержат новые и оригинальные фактические данные, в некоторых из них сделаны обобщения по отдельным вопросам дендрофизиологии.

В подготовке сборника к печати, помимо членов редколлегии, активное участие принимали А. М. Загангиров и Б. И. Федорако.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

От редакции 3

I. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость

Л. И. Сергеев. Годичные морфофизиологические ритмы и зимостойкость древесных растений 9
А. Я. Перк. Сравнительное изучение эколого-физиологических особенностей древесных растений различного происхождения 16
О. А. Красавцев. Исследования по физиологии морозоустойчивости древесных растений 25
К. А. Сергеева. Фосфорный обмен древесных растений в связи с их зимостойкостью 30
В. К. Мельников. Морфофизиологические исследования годичного цикла развития плодовых растений в связи с зимостойкостью 37
Н. Н. Хвалин. Определение морозостойкости растений с помощью полевой холодильной установки 45
А. С. Сахарова, Н. А. Якупов. Морфофизиологический метод прогноза зимостойкости древесных пород 50
Б. И. Федорако. К вопросу зимостойкости широколиственных древесных пород в западных предгорьях Южного Урала 53
В. И. Юшков. Ассимиляционный аппарат сосны в условиях Северного Урала . 63
П. М. Жибоедов. Зимостойкость тополей в условиях Северного Казахстана 70
К. А. Сергеева, Т. Г. Галикеева, Ф. А. Шамсуарова. Влияние гиббереллoвой кислоты на зимостойкие и незимостойкие древесные растения . 74
А. М. Зигангиров. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость шиповников 83
В. А. Мухина. Активность протеолитических ферментов листьев черной смородины 89
И. Н. Коновалов, В. С. Сааков. Последействие пониженных температур на биосинтез и метаболизм каротиноидов 94
П. Д. Незнаев. Влияние меди на водный режим яблони 104

II. Питание и водный режим

В. П. Дадыкин, Е. В. Потаевич. О пропускании листьями растений диффузного света 111
Ю. Д. Абатуров, Л. Г. Халтурина. О распределении стронция-90 в березе, липе, дубе и сосне 119
Ю. А. Терешин. Факторы среды и транспирация древесных растений в молодых лесах Ильменского заповедника 123
Е. П. Калиниченко. Некоторые изменения водного режима хвойных пород Южного Приморья при искусственном иссушении почвы 133
И. В. Добросердова. Влияние засухи на интенсивность транспирации, водоудерживающую способность и ростовые процессы некоторых древесных пород Волгоградской области 139
А. В. Веретенников. Некоторые особенности экологии и физиологии древесных растений в связи с влиянием временного избыточного увлажнения . 143

III. Рост и развитие

Ф. М. Куперман, И. С. Исаева. Опыт исследования органогенеза яблони в условиях различных световых режимов 151

Н. А. Коновалов, В. Д. Луганская. К вопросу о взаимоотношении сосны и лиственницы при прорастании семян 159
Е. В. Хитрово. О дифференциации генеративных почек некоторых косточковых плодовых пород в Западной Сибири 162
И. И. Лешковцева. О физиолого-морфологической гетерогенности и полиморфизме пыльцевых зерен лесных древесных растений 168
Г. М. Козубов, Л. Г. Ганюшкина. Физиолого-биохимические особенности плодоношения сосны в условиях Севера 175
Я. Я. Брокс. О влиянии температуры на энергию прорастания и всхожесть семян древесных пород 180
В. И. Мосин. Изучение некоторых особенностей метаболизма семян сосны обыкновенной в процессе их снегования 185
Б. А. Миронов. Влияние условий увлажнения на рост сосны в лесах восточных предгорий Южного Урала 190
А. С. Лантратова, В. Ф. Гюбиева. Сезонные изменения содержания углеводов в хвое и однолетних побегах лиственницы сибирской 196

IV. Разные вопросы

С. А. Мамаев, В. С. Николаевский. Некоторые особенности повреждаемости сернистым газом проростков сосны обыкновенной 203
В. С. Николаевский. Активность некоторых ферментов и газоустойчивость древесных растений 208
Ю. П. Путятин. Анатомо-физиологические изменения у сосны и березы как показатель реакции дерева на обработку натриевой солью 2,4-Д 212
В. В. Смирнов. Масса хвои в ельниках и процессы ее формирования 217
Л. И. Вигоров. Витаминность плодов яблонь различных видов в связи с особенностями культурных сортов 224

I

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПЕРИОДИЧНОСТЬ И ЗИМОСТОЙКОСТЬ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

Л. И. СЕРГЕЕВ

Институт биологии Башкирского государственного университета им. 40-летия Октября

ГОДИЧНЫЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ И ЗИМОСТОЙКОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Годичные морфофизиологические ритмы древесных растений обусловлены особенностями климата, прежде всего его сезонностью. Изучая годичные ритмы различных физиологических процессов и процессов морфогенеза, можно определить приспособленность древесных растений к условиям того или иного климатического района, возможности их акклиматизации, пути регулирования роста и развития.

Годичная (сезонная) ритмика проявляется во всех основных физиологических процессах, а также процессах морфогенеза и соответствует продолжительности сезонов в данном климатическом районе. Переломные моменты в кривых морфофизиологических процессов тесно связаны с изменением среднесуточной температуры воздуха и других климатических факторов при переходе из одного сезона в другой. Комплексные изменения морфофизиологических процессов по сезонам года принято называть периодами годичного цикла развития древесных растений.

О периодах, связанных главным образом с зимовкой древесных растений, писали многие ученые (Визнер, 1892; Iohannsen, 1900; Перетолчин, 1904; Любименко, 1924; Ивановский, 1924; Молиш, 1933; Иванов, 1936; Максимов, 1952; Levitt, 1941, и др.). Основных морфофизиологических периодов в годичном цикле древесных растений столько же, сколько и сезонов в умеренном климате. Их календарь, интенсивность и согласованность между различными физиологическими процессами и процессами морфогенеза, продолжительность составляют содержание годичных морфофизиологических ритмов.

Изучение годичных морфофизиологических ритмов различных по зимостойкости древесных растений мы проводили в одном из континентальных климатических районов средней полосы Советского Союза — в лесостепной Башкирии. В основу исследований положен разработанный нами морфофизиологический метод (Сергеев, Сергеева, 1959; Сергеев и др. 1961; Сергеев, 1965).

По данным агрометеоролога А. Л. Вдовина, климатические сезоны для Уфы характеризуются следующими календарными показателями (на основании многолетних наблюдений):

начало весны (переход среднесуточной температуры воздуха через 0°) в среднем — 5 апреля, раннее (вероятность 5%) — 24 марта, позднее (вероятность 95%) — 16 апреля;

начало лета (переход среднесуточной температуры через +15°) в среднем — 29 мая, раннее — 11 мая, позднее — 16 июня;

начало осени (переход среднесуточной температуры через +15° в сторону нуля) в среднем — 29 августа, раннее — 12 августа, пóзднее — 12 сентября;

начало зимы (переход среднесуточной температуры через 0° в сторону отрицательных температур) в среднем — 29 октября, раннее — 14 октября, пóзднее — 9 ноября. Таким образом, средняя продолжительность сезонов в Уфе (см. рисунок): весна — 54, лето — 92, осень — 61 и зима 158 дней.

На рисунке изображены витками спирали годичные циклы зимостойких и незимостойких древесных пород с обозначением сезонных периодов, показаны продолжительность периодов, интенсивность физиологических процессов и процессов морфогенеза, характеризующих периоды, содержание «метаболического горючего» АТФ.

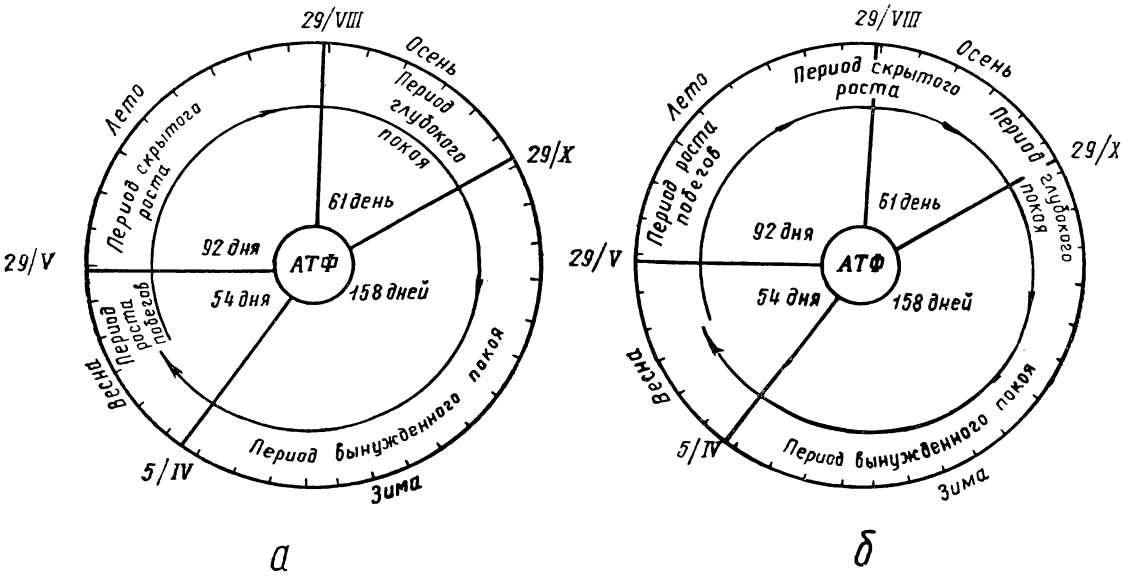


Схема годичного морфофизиологического цикла зимостойких *а* и незимостойких *б* древесных растений в условиях Башкирии.

Сопоставление годичных морфофизиологических ритмов зимостойких и незимостойких пород с климатическими сезонами показывает, что у первых морфофизиологические периоды почти совпадают с сезонами, а иногда как бы опережают их наступление (период глубокого покоя); у незимостойких такое соответствие морфофизиологических периодов климатическим сезонам отсутствует. Это и определяет зимостойкость или незимостойкость древесных растений в условиях умеренного климата.

Для познания «механизмов» зимостойкости, годичных морфофизиологических ритмов различных по зимостойкости древесных растений проводились биофизико-химические исследования. Рассмотрим результаты этих исследований по периодам.

Период роста побегов. Анализы показали, что зимостойкие породы к весне содержат более значительные количества фосфорсодержащих соединений с макроэргическими связями и способны приступать к вегетации значительно раньше незимостойких пород. Период роста их побегов начинается в мае и заканчивается в самом начале лета. Характерной чертой процесса является его высокая интенсивность

и поэтому динамика прироста образует крутую одновершинную кривую. В результате зимостойкие породы имеют к лету сформированный ассимиляционный аппарат, что гарантирует им высокую продуктивность фотосинтеза. Образующиеся летом ассимиляты расходуются на завершение роста побегов (фаза дифференциации тканей), формирование генеративных почек и урожая плодов.

У незимостойких древесных растений рост побегов начинается позже (к концу весны), протекает с меньшей интенсивностью и почти до конца июля (или даже позже). У многих незимостойких или недостаточно зимостойких пород (дуб черешчатый, крупноплодные сорта яблони) после образования верхушечных почек он возобновляется (вторичный рост), и кривые приростов не образуют крутых подъемов и часто имеют две или даже три вершины. У таких пород складывается напряженный баланс органических веществ и может наблюдаться периодичность плодоношения.

Отличие зимостойких и незимостойких пород по периоду роста побегов не следует абсолютизировать и считать единственно верным показателем. Следует рассматривать его в комплексе с другими морфофизиологическими отличиями, а также дифференцированно учитывать прирост в кронах. У березы бородавчатой, например, часть побегов продолжает расти и летом. Однако основной прирост в кронах деревьев этой породы образуется весной и в начальный период лета. Это зимостойкая в средней полосе СССР порода. В засушливых районах с достаточным безморозным периодом продолжительность роста побегов может быть прямым показателем степени засухоустойчивости породы или ее формы.

Период скрытого роста. У зимостойких пород этот период (дифференциация генеративных почек, вызревание тканей и другие процессы) начинается в начале лета и завершается в этом же сезоне. Ткани листового аппарата отличаются высокой водоудерживающей способностью и жизнестойкостью. Жизнестойкость листового аппарата определяли путем различных неблагоприятных воздействий (например, хлороформом, 2,4-Д и др.). Характерным показателем является и несколько пониженная интенсивность дыхания.

У незимостойких пород период скрытого роста заканчивается только к середине осени, т. е. при неблагоприятных метеорологических условиях. В данном случае можно сказать, что процессы, связанные с этим периодом, не завершаются, а прерываются. Об этом свидетельствуют кривые интенсивности фотосинтеза и дыхания. Обращает внимание резкое падение водоудерживающей способности листьев, что связано с уменьшением содержания белковых и других полимерных веществ.

Различие между зимостойкими и незимостойкими породами обнаруживается осенью. В это время особенно резко нарушается морфофизиологический ритм тех древесных растений, которые недостаточно приспособлены к местному климату. Следует иметь в виду, что к числу таких растений относятся не только формы, завезенные из других районов (например, крупноплодные яблони), но и некоторые местные лесные древесные растения (например, лещина лесная, дуб черешчатый). В свою очередь среди интродуцированных в Башкирии растений есть виды (клен ясенелистный, сирень обыкновенная), которые отличаются достаточной зимостойкостью.

Период глубокого покоя. Этот период является наиболее важным для зимостойкости растений, так как во время его происходят процессы, формирующие «механизм» устойчивости древесных растений к неблагоприятным условиям зимовки. Он совпадает с месяцами,

в течение которых наблюдаются резкие колебания температуры (неустойчивый температурный режим). Чем продолжительнее такое время, тем длиннее период глубокого покоя у типичных для данного климатического района пород.

Весьма существенно, в какое время зимостойкие и незимостойкие древесные растения переходят в состояние глубокого покоя, т. е. когда их почки не могут распускаться при самых благоприятных условиях для роста. Исследованиями лаборатории установлено, что зимостойкие породы переходят в это состояние в конце лета, т. е. при среднесуточных температурах выше 10° С. У незимостойких же пород этот переход наблюдается лишь к середине осени, когда среднесуточная температура воздуха обычно ниже 10° С. Это и определяет весьма существенное различие между зимостойкими и незимостойкими древесными растениями в том или ином климатическом районе средней полосы СССР. При этом важную роль играют фотопериодические условия. Менее зимостойкие породы (более южного происхождения) переходят в состояние глубокого покоя при более коротком дне.

Иногда определение начала глубокого покоя при сопоставлении этой даты с динамикой среднесуточных температур воздуха может дать ответ на вопрос о степени зимостойкости данной породы в том или ином районе. Указанное различие следует считать существенным потому, что переход в состояние глубокого покоя в летнее время (или в конце лета) указывает на завершенность процессов, связанных с вегетацией. Кроме того, такой переход гарантирует достаточное число дней со среднесуточными температурами, благоприятными для повышения зимостойкости растений («закалка»). У незимостойких же пород состояние глубокого покоя вынуждено переходом среднесуточных температур воздуха через 10°, а не является естественным этапом завершения вегетации.

С периодом глубокого покоя связан листопад, физиологическое значение которого до сих пор изучено недостаточно. В это время происходит образование физиологически активных соединений, защитных веществ и перестройка субмикроскопической и молекулярной структуры протоплазмы клеток. Только подобными изменениями можно объяснить состояние глубокого покоя. У незимостойких пород листопад часто отсутствует, что является одним из убедительных показателей нарушения годичного морфофизиологического ритма в необычных для породы или сорта климатических условиях. У них отсутствует миграция органических веществ из листьев в зимующие органы.

Морфофизиологические отличия зимостойких и незимостойких пород, вступивших в период глубокого покоя, проявляются в самых разных показателях. Установлено, например, что зимостойкие формы отличаются повышенной активностью полифенолоксидазы (Tomaszewski, 1957; Сергеев, Сергеева, 1964). С помощью простых биотестов у зимостойких пород можно обнаружить присутствие более значительных количеств ингибиторов роста, чем у незимостойких растений[1].

В связи с исследованием глубокого покоя древесных растений большой интерес представляют перестройка дыхательного аппарата, изменение в соотношении физиологически активных веществ и направление синтезов. По этим физиологическим показателям в основном и отли-

---

[1] Большое значение ингибиторов роста для покоя древесных растений было показано в докладе Уоринга (Wareing), который он сделал 29 марта 1965 г. в Академии наук СССР. Он также показал, что образование ингибитора роста в зимующих частях древесных растений происходит в условиях короткого дня. К сожалению, Уоринг не анализировал свои данные в аспекте зимостойкости.

чаются зимостойкие и незимостойкие растения. Здесь нужно искать «механизм» специфического состояния протоплазмы клеток зимующих органов растений.

Период глубокого покоя имеет большое значение не только для зимовки растений, но и для следующего годичного цикла. В течение этого периода создаются биофизико-химические предпосылки более ранней и интенсивной вегетации. Мы назвали эти предпосылки потенциалом физиологической активности. В результате интенсивных синтезов он выше у зимостойких пород, так как у них выше уровень содержания макроэргов, РНК и белковых веществ.

Таким образом, уже в процессе предшествующего годичного морфофизиологического цикла закладываются основы для такого же ритма морфофизиологических процессов с весны следующего года.

Период глубокого покоя завершается у большинства древесных растений в Башкирии в ноябре или декабре. Но у некоторых пород (липа мелколистная, клен остролистный) это происходит только в январе.

Период вынужденного покоя. Вынужденный покой наблюдается у древесных растений только зимой, когда устанавливается постоянный режим температуры ниже 0° С. К началу этого периода древесные растения уже располагают возможностями для распускания почек и роста побегов. Но для этого нужен переход среднесуточной температуры воздуха через 0° С.

О готовности древесных растений к вегетации в условиях благоприятного температурного режима свидетельствуют весьма существенные изменения в живых тканях деревьев. Исследованиями установлено, что в начале вынужденного покоя ИЭТ протоплазмы клеток смещается в более кислую сторону. Одновременно наблюдается повышение биоэлектрических потенциалов покоя и действия, измеряемых осциллографическим методом на побегах. Следовательно, в клетках произошли существенные биофизические изменения. Об этом же свидетельствует значительное повышение активности цитохромной системы.

Какие отличия существуют между зимостойкими и незимостойкими древесными растениями?

Зимостойкие древесные растения характеризуются многоступенчатым превращением углеводов. У них происходит более полный распад крахмала. Отсутствие крахмальных зерен в тканях зимой является одним из признаков зимостойкости дерева. Однако еще более характерно для них накопление в тканях олигосахаридов, особенно рафинозы (Сергеев, Сергеева, 1959; Jeremias, 1958, и др.). Экспериментально установлено, что олигосахариды, особенно галактозусодержащие, являются ингибиторами роста. Различия по содержанию рафинозы зимой у зимостойких и незимостойких форм настолько значительны, что их вполне можно использовать для определения относительной устойчивости растений к неблагоприятным условиям зимнего времени. Весьма вероятно, что к реакциям, приводящим к ингибированию ростовых процессов и повышению устойчивости, относятся реакции образования пролина. Установлено, что уже с осени в зимующих органах зимостойких пород накапливаются значительные количества этого соединения.

Специфические вещества, ингибирующие ростовые процессы у зимостойких пород, определяют их «поведение» во время зимних оттепелей. Несмотря на высокий потенциал физиологической активности, они не реагируют на зимние оттепели. Совершенно иначе ведут себя незимостойкие породы, у которых во время оттепелей появляется крахмал, резко снижается зимостойкость, и они повреждаются при последующих по-

нижениях температуры воздуха. С началом весны ингибиторы в тканях зимостойких пород исчезают, и они получают возможность более ранней вегетации, чем незимостойкие породы, так как у первых выше потенциал физиологической активности.

В настоящей статье дано обобщение экспериментальных материалов, полученных в течение десяти лет. Следует отметить, что от некоторых положений, к которым мы пришли по морфофизиологическим показателям, для отдельных пород могут быть отклонения. Решающим в определении зимостойкости древесного растения является не полное совпадение по всем показателям, а соответствие годичного морфофизиологического ритма особенностям климата данного района. Поэтому важно определять динамику (по периодам годичного цикла) комплекса биофизико-химических показателей с учетом их значения и взаимодействия с другими факторами.

Изучение годичных морфофизиологических ритмов, позволяющих раскрывать наиболее важные особенности биологии древесных растений, особенности их наследственных и экологических свойств, имеет значение не только для решения проблемы зимостойкости. Анализ годичных морфофизиологических ритмов дает возможность определить не только зимостойкости, но и относительную засухоустойчивость и стойкость к другим неблагоприятным воздействиям. Выявление «критических периодов», наиболее уязвимых звеньев в годичном цикле развития древесных растений, позволяет частично регулировать отдельные морфофизиологические процессы и прохождение периодов годичного цикла с целью повышения устойчивости и продуктивности растений.

Для регулирования годичных морфофизиологических ритмов растений перспективны различные физиологически активные вещества. Исследованиями лаборатории, например, установлено, что одна из причин недостаточно интенсивного и длительного роста побегов у незимостойких древесных пород в условиях Башкирии — низкий уровень содержания в их клетках ростовых веществ. Опыты с гиббереллловой кислотой показали, что искусственное введение этого вещества в ветви крупноплодных яблонь дает значительный эффект в изменении годичного ритма и повышении зимостойкости. Еще более значительный эффект получен от химической дефолиации яблонь и других незимостойких пород. Этот прием успешно используется в питомниках Урала.

Сложные биологические свойства древесных растений (зимостойкость и др.) могут быть изучены с помощью современных биофизико-химических методов с учетом сложных закономерностей эколого-физиологического характера. Такое изучение позволяет не только глубже проникнуть в природу сложного явления, но и определить пути его регулирования.

ЛИТЕРАТУРА

Визнер Ю. Биология растений с приложением исторического очерка ботаники. СПб., 1892.

Иванов Л. А. Физиология растений. Л., Гослестехиздат, 1936.

Ивановский Д. И. Физиология растений. М., Госиздат, 1924.

Любименко В. Н. Биология растений, ч. 1. Л., Госиздат, 1924.

Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. М., Изд-во АН СССР, 1952.

Молиш Г. Физиология растений как теория садоводства. М., Изд-во иностр. лит., 1933.

Перетолчин К. Изменение запасных веществ наших деревьев в период зимнего покоя.— Изв. С.-петерб. лесного ин-та, 1904, вып. 11.

Сергеев Л. И. О физиологии зимостойкости древесных растений.— Второе Уральское совещание по экологии и физиологии древесных растений. Реф. докл. и сообщ. Уфа, Башкир. кн. изд-во, 1965.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А. Морфофизиологические особенности годичного цикла развития древесных растений в Башкирии.— Рост растений. Львов, Изд-во Львовского гос. ун-та, 1959.
Сергеев Л. И., Сергеева К. А. Окислительные ферменты в годичном цикле зимостойких и незимостойких древесных растений.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., Изд-во «Наука», 1964.
Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, 1961 (Башкир. фил. АН СССР).
Iohannsen W. Das Atherverfahren U.S.W. Jena, 1900.
Jeremias K. Über den Jahresgang einiger Zucker in den Blättern von *Hedera Helix* L.— Planta, 1958, Bd 52, H. 2.
Levitt J. Frost killing and hardiness of plants. A critical review. New York, 1941.
Tomaszewski M. Das Phenol Phenoloxydase-Sistem der Blätter einiger Obstgehölze und seine Beziehung zur Winterruhebereitschaft.— Flora, 1957, Bd 145.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

А. Я. ПЕРК
Институт экспериментальной биологии АН Эстонской ССР

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

В последние годы нами проводилось сравнительное изучение некоторых физиологических показателей у 121 вида древесных и кустарниковых растений. Для исследования взяты интродуцированные виды из дендрологической коллекции Ботанического сада Тартуского государственного университета, а также различные сорта основных плодово-ягодных культур, распространенные в Эстонской ССР. Подопытные растения были разбиты на 17 групп в зависимости от характера естественных ареалов их обитания и с учетом господствующих на их родине типов и подтипов климата. Последние выделялись на основе ботанико-геофизической классификации Кеппена (Skibbe, 1958), учитывающей среди количественных показателей климата средние температуры самого теплого и самого холодного месяцев, среднюю годовую температуру и среднемесячные и годовые количества осадков. В настоящей статье приводятся данные о различиях по продолжительности периода органического покоя и составляющих его фаз, а также по степени морозоустойчивости у подопытных групп растений в зависимости от их происхождения.

Для удобства изучения мы предлагаем делить период органического покоя растений на три фазы: а) предварительного покоя (или короче — предпокоя), б) глубокого покоя, в) последующего покоя.

Под фазой предварительного покоя понимается тот период в годичном цикле развития растений, когда обрыванием листьев у них можно еще спровоцировать почки к распусканию в год их заложения. Продолжительность этой фазы зависит от скорости роста побегов. Древесные растения, быстро растущие весной (дуб, черемуха, жимолость, осина, ясень), имеют менее продолжительную фазу предварительного покоя, чем породы с длительным периодом роста побегов (береза, ольха, конский каштан, сирень), что в свою очередь обусловлено различной быстротой развития листовой поверхности.

Сдерживающее влияние листьев на распускание заложенных в их пазухах почек обусловливается не только тем, что листва является местом образования веществ, регулирующих рост, но также и тем, что листья вследствие транспирационной деятельности регулируют обеспеченность почек водой. При наличии листьев почки находятся в состоянии некоторого недонасыщения водой, чем отчасти обусловлены черты их ксероморфного строения (наличие кроющих чешуй, покровных волосков, слизистых выделений и т. п.) и слабое развитие у них водопроводящих

сосудов. Распускание почек происходит при особо благоприятных условиях водоснабжения, что в естественных условиях бывает в наших широтах весной и в начале лета.

После заложения и замыкания верхушечной почки на побегах совершается переход растений в фазу глубокого покоя. У растений, находящихся в состоянии глубокого покоя, не удается побудить почки к распусканию путем обрывания листьев. Малоэффективными оказываются и все другие известные приемы прерывания покоя у растений (теплые ванны, эфиризация и т. д.).

Сравнение динамики роста побегов у древесных пород и плодово-ягодных культур с изменением основных факторов внешней среды показывает, что переход побегов в состояние глубокого покоя приходится обычно на июль, когда температура воздуха и почвы, средняя продолжительность солнечного сияния, интенсивность радиации и дефицит влажности воздуха на протяжении вегетационного периода достигает максимальных значений (Перк, 1966). Запасы продуктивной влаги в почве в это время подходят к минимуму. Транспирационная же деятельность растений ввиду развитой листовой поверхности оказывается максимальной. На основании проведенных нами определений (Перк, Халлоп, 1964), деревья яблони ко времени окончания роста побегов имеют полностью сформировавшийся листовой полог. Прирост листовой поверхности совершается одновременно с ростом побегов в длину и толщину. Исследования Н. Д. Спиваковского (1962) показали, что потребность в воде у сеянцев яблони в условиях водных культур резко возрастает в фазе усиленного роста и особенно в фазе затухания роста.

Из приведенных данных видно, что переход растений в фазу глубокого покоя приходится на период, когда возрастает несоответствие между потребностью растений в воде и доступными запасами ее в почве вследствие усиления иссушающего действия внешней среды. В результате этого значительно снижается степень оводненности клеток. Согласно определениям, проведенным в 1960 г., содержание воды в однолетних побегах яблони (среднее по пяти сортам) составляло в мае 79,6, а в июле 53,4%, т. е. влажность уменьшилась на 26,2% (Perk, 1963). По наблюдениям Г. К. Карпова (1957), в фазу затухания роста побегов у яблони влажность листьев стала меньше на 8—10%, чем в начале фазы усиленного роста, а концентрация клеточного сока повысилась до максимальных размеров — с 6—7 в начале июня до 12—13 *атм* к началу августа. Согласно многолетним исследованиям Н. А. Максимова (1952), из всех проявлений жизнедеятельности растений наиболее чувствителен к недостатку воды рост. Для него необходима высокая степень обеспеченности клеток водой. К тому же необходимо иметь в виду, что период покоя включается между фазами эмбрионального роста и растяжения клеток. Для роста клеток растяжением необходим особенно обильный приток воды в них.

В фазе глубокого покоя внешние проявления роста прекращаются, тогда как процессы дифференциации клеток и тканей усиливаются. Следовательно, происходят существенные изменения в использовании растением пластических веществ. В фазе глубокого покоя вплоть до листопада на довольно высоком уровне продолжается фотосинтез. По данным Мяэталу (Mäetalu, 1963), в фазе затухания роста листья с побегов яблони характеризовались интенсивностью фотосинтеза 10—12 *мг* углекислого газа на 1 *дм*²/*ч*. По данным Н. С. Судника (1960), в период прекращения роста сеянцев черешни в конце августа наблюдается максимальное содержание хлорофилла в листьях. Основное биологическое значение фазы глубокого покоя следует, очевидно, видеть в прочном удержи-

вании почек от распускания в предзимний период, когда для этого еще имеются благоприятные условия, в накоплении запасных веществ, необходимых для роста плодов и семян, закладке цветочных почек, приобретении необходимой устойчивости против неблагоприятных условий во время перезимовки и для последующей успешной вегетации. Это подтверждает то известное обстоятельство, что максимум содержания основного запасного вещества — крахмала — у древесных растений приходится на период листопада, когда они находятся в состоянии глубокого покоя. Динамика содержания сахаров, жира и вообще веществ с редуцирующими свойствами имеет противоположную направленность динамике содержания крахмала. Их содержание в фазе глубокого покоя достигает минимума. По мере выхода из состояния покоя с понижением температуры содержание указанных веществ повышается (рис. 1).

В состоянии покоя у растений замедляется синтез нуклеиновых кислот. В фазе глубокого покоя в коре и почках побегов яблони более резко снижается содержание РНК по сравнению с содержанием ДНК (рис. 2). По современным представлениям (Naylor, 1958), при снижении содержания ДНК задерживается клеточное деление, при снижении содержания РНК оказывается заторможенным рост клеток. Исследованиями А. М. Алексеева и Н. А. Гусева (1957), Ю. Л. Цельникер (1963) и других показано, что наблюдается прямая зависимость между степенью оводненности клеток и уровнем содержания в них нуклеиновых кислот. В свою очередь определение содержания свободных аминокислот в однолетних побегах яблони методом электрофореза показало, что с прекращением ростовых процессов снижается содержание кислых и нейтральных аминокислот и усиливается значение основных аминокислот (рис. 3). В этом находят объяснение данные К. М. Поплавского (1953) об обогащении белков яблони к зиме азотом.

Промежуточными звеньями, связывающими процессы обмена веществ и энергии растительного организма в единое целое, являются органические кислоты. Общее содержание органических кислот в однолетних побегах яблони в состоянии покоя снижается, а содержание ди- и трикарбоновых кислот повышается (рис. 4). Из последних в незначительных количествах обнаружены янтарная и фумаровая кислоты, а в более значительных количествах — лимонная и яблочная. По мере роста накапливаются вещества, влияющие на ход цикла Кребса и таким образом тормозящие рост и превращение органических кислот (Christensen, Thimann, 1950).

Биологическое значение ограниченного водоснабжения почек заключается в том, что при водном дефиците и обильном накоплении питательных веществ создаются благоприятные условия для дифференцировки тканей, внешне это проявляется в вызревании побегов и закладке цветочных почек. Из работ И. А. Коломийца (1959) известно, что для перехода меристемы из вегетативного состояния в генеративное и прохождения первой стадии развития цветочных почек необходимы повышенная температура и высокая концентрация питательных веществ.

Растения освобождаются от внутреннего торможения процессов роста, обусловливающего фазу глубокого покоя, не сразу, а постепенно; поэтому мы предложили выделять еще и третью фазу органического покоя, названную фазой последующего покоя. В эту фазу ростовые процессы растений зависят от внешних условий. Окончанием фазы последующего покоя можно условно считать такое состояние побегов, когда больше половины почек на них восстановили способность к распусканию. На этой фазе продолжается закалка растений: в случае оттепелей и возвратных морозов они менее подвергаются повреждениям или вы-

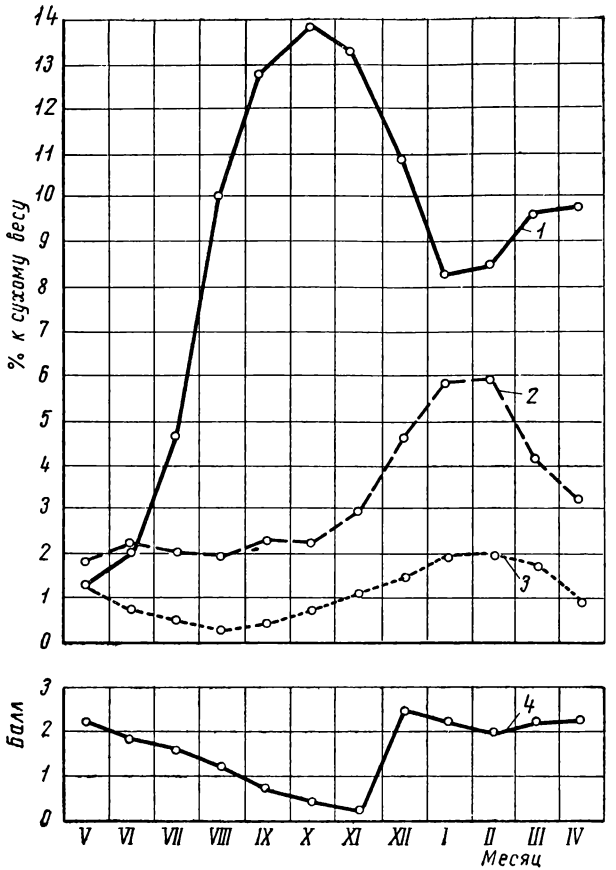


Рис. 1. Динамика содержания крахмала *1*, инвертного сахара *2*, жира *3* и редуцирующих веществ *4* в однолетних побегах яблони (среднее по пяти сортам).

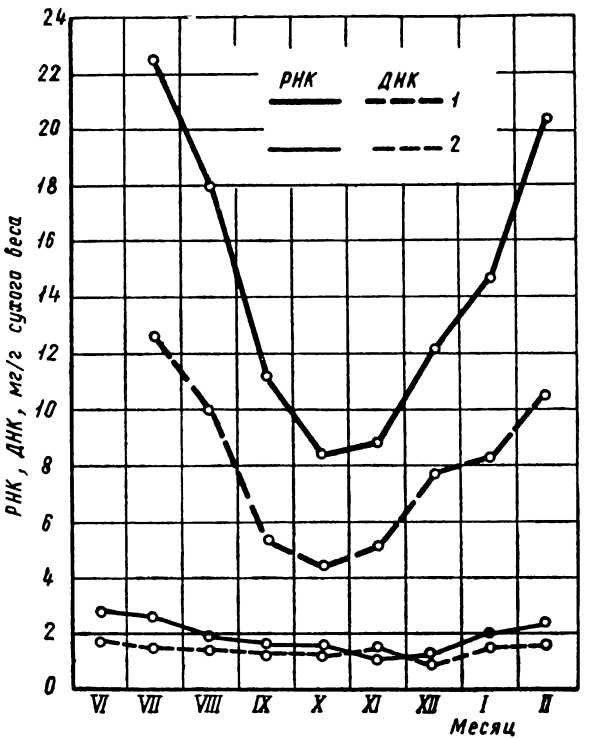


Рис. 2. Динамика содержания РНК и ДНК в однолетних побегах яблони:
1 — в почках; *2* — в коре.

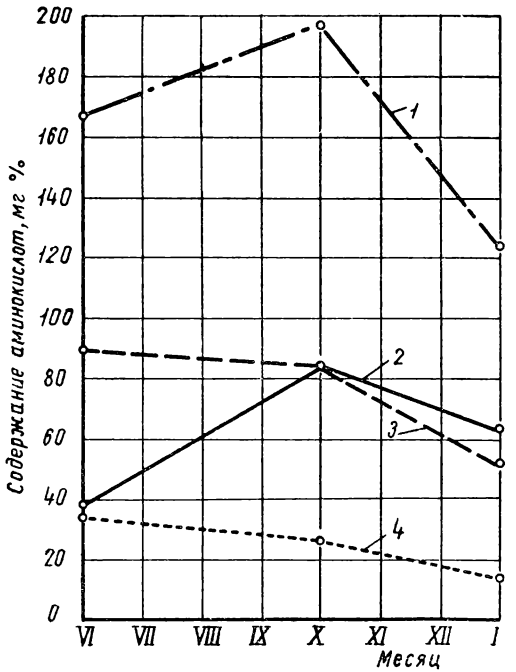


Рис. 3. Динамика содержания свободных аминокислот в однолетних побегах яблони:

1 — сумма аминокислот; *2* — основная фракция; *3* — нейтральная фракция; *4* — кислая фракция.

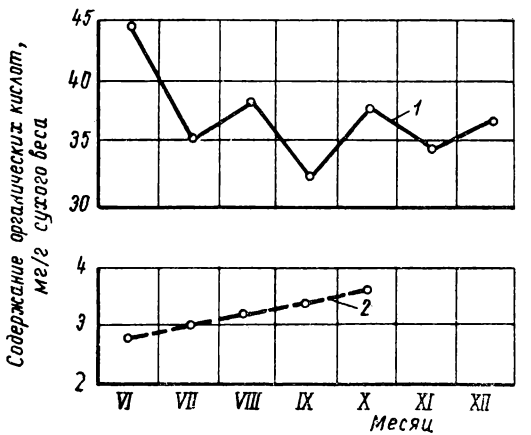


Рис. 4. Динамика содержания органических кислот в однолетних побегах яблони:

1 — сумма органических кислот; *2* — дикарбоновые и трикарбоновые кислоты.

мерзанию, чем в состоянии вынужденного покоя. Фаза последующего покоя приходится у растений уже на зимний период.

Все три рассмотренные фазы, взятые вместе, составляют период органического покоя, за которым следует у зимующих растений состояние вынужденного покоя.

Результаты проведенных нами определений продолжительности периода органического покоя и составляющих его фаз у плодовых деревьев позволяют отметить следующее. Сроки прохождения фаз периода покоя зависят от сортовых особенностей растений, их возраста, силы роста, степени обеспеченности питательными веществами и водой, системы ухода за деревьями и агротехники, метеорологических условий, успешности прохождения предшествующих фаз развития и других факторов. Из изученных плодовых деревьев наиболее продолжительную фазу предшествующего покоя имеет слива, затем следуют в убывающем порядке груша и вишня. Наиболее короткой фазой предварительного покоя обладают яблони, у которых она заканчивается уже в июле. По срокам и продолжительности окончания фазы глубокого покоя плодовые деревья могут быть расположены в убывающей последовательности в следующий ряд: яблоня — вишня — слива — груша. У яблони фаза глубокого покоя заканчивается в зависимости от метеорологических условий в октябре (1957 г.) или же в конце ноября — начале декабря (1958, 1960, 1961 гг.). У груши и сливы в 1960 и 1961 гг. почки оказались способными распускаться уже во второй половине октября.

С учетом сроков окончания периода органического покоя в целом плодовые культуры могут быть расположены в такой последовательности: яблоня — слива — груша — вишня. Окончание фазы последующего покоя у яблони в 1957 г. было отмечено в декабре — январе, а в 1958 г.— в январе — феврале. Вследствие продолжительной фазы последующего покоя яблоня менее подвержена повреждающему действию опасных колебаний температуры, наблюдающихся в первой половине зимы.

Значительные различия в продолжительности периода органического покоя и составляющих его фаз наблюдаются у древесных растений. Из изученных видов (121) наиболее обширную группу составляли виды со средней продолжительностью фазы глубокого покоя (45 видов, или 37,2%) и самую малочисленную группу — растения с продолжительной фазой глубокого покоя (13 видов, или 10,7%). В последнюю группу входят растения с различной степенью морозоустойчивости. Среди них отсутствуют растения из Сибири, Средней Азии, Дальнего Востока и тихоокеанского побережья Северной Америки. Особенно продолжительный глубокий покой, согласно данным наших определений, отмечен для *Fagus silvatica, Quercus robur, Betula humilis, Carpinus betulus, Acer saccharinum* и *Fraxinus excelsior.*

Древесных растений без отчетливо выраженного глубокого покоя или рано заканчивающих его и с продолжительной фазой глубокого покоя насчитывалось примерно одинаковое количество видов (33 и 30 видов, или 27,3 и 24,8%). В составе последней из указанных групп растений был самый высокий процент морозоустойчивых форм (62,1%). В остальных группах этот показатель оказался следующим: в первой 54,6, во второй 44,2 и в четвертой 53,9%. Приведенные данные показывают, что степень морозоустойчивости, наряду с глубиной покоя, обусловливается многими факторами.

Среди изученных древесных растений период органического покоя как к началу, так и к середине зимы заканчивали 34 вида (29,6%), а в конце зимы и позже — остальные 47 видов (40,8%). Таким образом, у большинства древесных растений период органического покоя короче

периода перезимовки. К середине зимы уже больше половины видов древесных растений выходят из состояния органического покоя или же заканчивают его.

Сопоставление продолжительности периода органического покоя со степенью приобретаемой растениями морозоустойчивости показывает, что в первой группе вполне морозоустойчивых форм 47,1, во второй 70,6 и в третьей 36,2%. Успешно зимуют в условиях сравнительно влажного приморского климата Эстонской ССР преимущественно те виды, которые заканчивают период органического покоя к устойчивой зимней погоде.

Успешность зимовки растений зависит не только от периода покоя, но и от их происхождения, т. е. от особенностей изменения климатических условий на их родине.

Древесные растения, происходящие из местностей с влажным и теплым атлантическим климатом, равномерным распределением осадков (атлантическое побережье и юго-восточные штаты Северной Америки, Западная Европа), имеют сходный период покоя. В октябре половина этих видов находилась в фазе глубокого покоя, выход из которой заканчивался в основном к началу декабря. Фаза последующего покоя у них растянута. У американских видов она менее продолжительна, чем у западно-европейских. Около половины видов из местностей с атлантическим типом климата неустойчивы к зимним условиям.

Средиземноморский климат, отличающийся от атлантического более жарким и сухим летом (основные осадки выпадают зимой), распространяется на Балканский п-ов, Японию, Малую Азию и частично Афганистан. Древесные растения из местностей с этим климатом также имеют сходный период покоя. Растения ранее вступают в фазу глубокого покоя. В октябре свыше половины видов находились в состоянии глубокого покоя, который заканчивается в ноябре — декабре. Фаза последующего покоя относительно короткая: уже в январе большинство видов выходит из периода органического покоя. Средиземноморские древесные растения также неустойчивы к перезимованию в наших условиях.

На тихоокеанском побережье Северной Америки господствует влажный и теплый климат. Происходящие отсюда древесные растения имеют неустойчивый период покоя: сравнительно короткую фазу глубокого покоя и более продолжительную — последующего. Последняя продолжается у них до декабря — января. Но большинство и этих видов в наших условиях оказываются неустойчивыми к зиме. Период покоя и степень морозоустойчивости данных видов сходны с растениями из Средней Азии и центральной части Китая, где преобладает теплый климат с сухой зимой. Глубокий покой у растений этой группы заканчивается в октябре, фаза последующего покоя — в основном к началу февраля.

Сухой климат степей и пустынь (с сухим жарким летом и прохладной или холодной зимой) характерен для юго-восточной части Европы и Западной Сибири, Средней Азии, Монголии. У растений из районов с этим типом климата фаза глубокого покоя в годы с умеренными зимами была короткой. Однако в холодную зиму 1959/60 гг. в октябре половина видов находилась в глубоком покое, выход из которого продолжался до февраля. Фаза последующего покоя очень продолжительная, особенно в годы с мягкими зимами. Зимостойкость этих видов растений недостаточно высокая.

Растения из горных районов степной зоны (Казахстан, Средняя Азия) с более влажным климатом по сравнению с климатом прилегающих к ним равнинных пустынь характеризуются достаточно длительным глубоким и последующим покоем. Частые оттепели зимой обусловлива-

ют необходимость продолжительного покоя. Эти виды в условиях Эстонии устойчивы.

Виды, ареал обитания которых ограничивается материковой частью Дальнего Востока, где господствует влажное прохладное лето и холодная суровая зима, имеют короткую фазу глубокого покоя и продолжительную фазу последующего. Осень здесь короткая, сухая, переход к зиме совершается быстро, в связи с чем фаза глубокого покоя у дальневосточных видов короткая и передвинута на более ранний срок. Около половины происходящих отсюда видов в условиях Эстонии хорошо переносят зиму.

Умеренный климат с равномерным распределением осадков и холодной зимой характерен для Средней и Восточной Европы, Западной Сибири, островов Дальнего Востока (Сахалин, Хоккайдо и др.) и северной части Северной Америки. Происходящие из этих районов древесные растения в октябре — ноябре находятся еще в фазе глубокого покоя, при этом у североамериканских видов она менее продолжительна, чем у европейских. Фаза последующего покоя заканчивается у них в январе, тогда как виды европейского происхождения еще в феврале находятся в состоянии органического покоя. Все эти растения показывают высокую устойчивость к зимним условиям Эстонской ССР.

Виды с широким ареалом обитания, охватывающим Западную, Среднюю, Восточную Европу и Западную Сибирь, заканчивают фазу глубокого покоя и в целом органический покой очень рано (к октябрю). Данные виды имеют высокую зимостойкость. Устойчивость к зимним условиям обнаруживают также виды древесных растений, обитающие на территории Европы (за исключением ее северо-восточной части), Средней, Южной и Малой Азии. Растениям этой группы свойственна фаза глубокого покоя средней продолжительности и более длительная — последующего.

Ареалы обитания последних двух групп растений охватывают районы с различными типами и подтипами климата, вследствие чего амплитуда приспособляемости у них шире, чем у видов с узким ареалом обитания. Виды древесных растений с широким ареалом обитания устойчивы не только в Прибалтике, но и в других местностях, в Сибири (Севастьянова, Скворцова, 1960).

Итак, в условиях Эстонской ССР высокоморозоустойчивыми являются растения из Средней и Восточной Европы, Западной Сибири, горных районов Казахстана, северной части Северной Америки и виды с широким ареалом обитания. Средней морозоустойчивостью характеризуются древесные породы Западной Европы, Балканского п-ва, степей и пустынь (юго-восточная Европа, Средняя Азия, Монголия), Дальнего Востока, юго-восточных районов и атлантического побережья севера Соединенных Штатов Америки.

Растения из Малой Азии, Ирана, Афганистана, центрального Китая, Японии, тихоокеанского побережья Северной Америки имеют слабую устойчивость.

Результаты настоящего эколого-морфологического исследования дают эстонским интродукторам некоторые представления о том, с какими дендрологическими районами земного шара целесообразно вести более интенсивный обмен древесными растениями.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. М., Гусев Н. А. Влияние минерального питания на водный режим растений. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Карпов Г. К. Влияние температуры на фазы развития и формирование цветочных почек у яблони.— Тр. Центр. генетической лабор. им. И. В. Мичурина, 1957, т. 4. (Мичуринск).
Коломиец И. А. Биологические основы преодоления периодичности плодоношения яблони.— Сборник научных работ Украинского научно-исследовательского института садоводства, вып. 34. Киев, 1959.
Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1952.
Перк А. Я. О причинах и значении периода покоя у растений.— Доклады II Республиканской конференции по физиологии и генетике растений. Изд-во Тартуского гос. ун-та, 1966.
Перк А. Я., Халлоп Л. Эколого-физиологическое исследование периода покоя у древесных растений.— Труды по физиологии и биохимии растений. I. Уч. зап. Тартуского гос. ун-та, 1964, вып. 152.
Поплавский К. М. Физиология годичного цикла развития яблони. Автореф. дисс. Мичуринск, 1953.
Севастьянова Л. А., Скворцова А. В. О зимостойкости древесно-кустарниковых пород в Центральном сибирском ботаническом саду.— Физиология устойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1960.
Спиваковский Н. Д. Удобрение плодовых и ягодных культур. М., Сельхозгиз, 1962.
Судник Н. С. Влияние светового режима на формирование фотосинтезирующего аппарата у однолетних сеянцев черешни.— Физиология растений, 1960, т. 7, вып. 2.
Цельникер Ю. Л. Содержание нуклеиновых кислот в точках роста побегов у деревьев в связи с процессами роста.— Проблемы экологии и физиологии лесных растений. Л., 1963 (Ленингр. лесотехн. академия им. С. М. Кирова).
Christensen S. G., Thimann K. V. The metabolism of stem tissue during growth and its inhibition.— Arch. Biochem., 1950, Bd 26, H. 28.
Mäetalu H. Õunapuulehtede fotosünteesi intensiivsuse dünaamikast vegetatsiooni algfaasidel.— Vabariiklik konverents taimefüsioloogia jageneetika alal. Tallinn, 1963.
Naylor J. M. Control of nuclear processes by auxin in axillary buds of Tradescantia paludosa.— Canad. J. Bot., 36, № 2, 1958.
Perk A. Viljapuude viljakandvuse bioloogiast ja selle reguleerimise teoreetilistest alustest.— Ajandus ja mesindus. Tartu, 1963.
Skibbe B. Agrarwirtschaftsatlas der Erde in vergleichender Darstellung. Gotha, 1958.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

О. А. КРАСАВЦЕВ
Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ФИЗИОЛОГИИ МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Устойчивость к морозу у древесных растений развивается в процессе перехода их в состояние покоя и закаливания при низких положительных температурах (первая фаза закаливания) и при температурах ниже нуля (вторая фаза). Морозоустойчивость зависит от условий вегетации и в наибольшей мере повышается под воздействием отрицательной температуры (Туманов, Красавцев, 1959; Туманов, 1963). Изучение воздействия отрицательных температур на растения представляет интерес для выявления механизма вымерзания, а также выяснения полезных для морозоустойчивости физиологических свойств растений.

На основании многих фактов можно утверждать, что решающее значение для выживания растительных клеток при замораживании имеет скорость снижения температуры. В зависимости от этого по-разному изменяется состояние содержащейся в клетках воды. Если клетки подвергаются очень быстрому (за несколько секунд или даже долей секунды) охлаждению до сверхнизких температур, то содержащаяся в них вода застывает стеклообразно (витрифицируется) и локализация ее в протопласте не изменяется. При этом клетки не испытывают повреждений и сохраняются живыми. При медленном охлаждении кристаллы льда начинают образовываться на наружной поверхности клеток. По мере роста кристаллов льда клетки обезвоживаются, а межклетники заполняются льдом. Такой способ замораживания для растений также безвреден. Опасно быстрое охлаждение до температур около —70, —100° или еще ниже, когда лед образуется в самих клетках. В этом случае всегда наступает смерть.

Предельная скорость снижения температуры, при которой происходит замерзание воды внутри клеток, меняется у разных объектов. У неморозостойких пород даже при медленном снижении температуры лед легко образуется внутри клеток. Напротив, у северных по ареалу распространения древесных растений образование льда внутри клеток в зимнее время сильно затруднено и обычно в природной обстановке основная часть воды замерзает в межклетниках. Однако при сильных морозах оставшиеся незамерзшими небольшие порции воды могут образовывать внутри клеток мелкие кристаллы льда, которые и вызывают их гибель. Мелкие кристаллы льда внутри клеток трудно обнаружить под микроскопом, но они могут образовывать более крупные агрегаты в процессе перекристаллизации и тогда становятся хорошо заметными (Туманов, Красавцев, 1959; Красавцев, 1964а, б). Таков, по-видимому, наи-

более часто встречающийся механизм вымерзания у наших древесных растений.

В лабораторных условиях охлаждение можно производить настолько быстро, что вся вода замерзнет внутри клетки. Действие такого быстрого замораживания удобнее исследовать на тонких микроскопических срезах, которые погружают в жидкость, охлажденную до той или иной температуры. Таким образом можно достигнуть охлаждения объектов до заданной температуры за доли секунды.

Оказалось, что имеется область наиболее опасных температур, при которых гибель клеток происходит особенно быстро. Например, у яблони в ноябре клетки быстрее всего погибали в температурной зоне около —30° (рис. 1). Такие температуры условно можно назвать критическими. После предварительного медленного замораживания опасность критических температур уменьшается и при известных условиях они становятся безвредными.

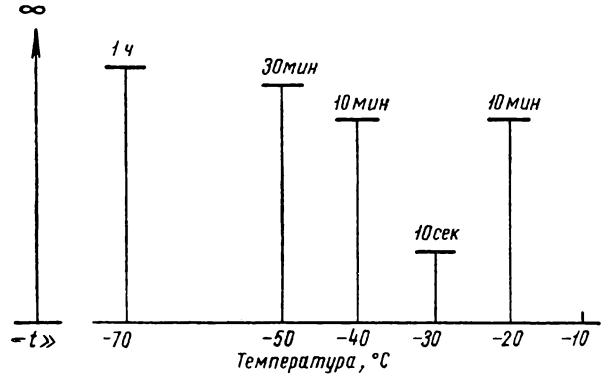


Рис. 1. Продолжительность сохранения жизни клетками яблони. Ранетка при быстром охлаждении.

Критические температуры, по-видимому, связаны с особенностями прохождения важных для жизнеспособности клеток процессов. Одно из возможных объяснений этого то, что образование и рост кристаллов льда внутри клеток с понижением температуры замедляется. В результате этого при —70° клетки сохраняются живыми дольше, чем при —30°. При сверхнизких температурах кристаллизация льда внутри клеток затрудняется столь сильно, что витрифицированные клетки сохраняются живыми практически неограниченное время. Но во время охлаждения до сверхнизких температур клетки неизбежно проходят зону критических температур. Чем в большей мере клетки в зоне опасных температур способны противостоять образованию льда, тем меньшая скорость прохождения ее необходима при глубоком охлаждении для застывания воды в стеклообразном состоянии, т. е. для витрификации. В соответствии с этим в закаленном морозостойком состоянии клетки легко витрифицируются, так как они хорошо защищены от образования внутри них кристаллов льда, благодаря наличию защитных веществ и определенной перестройке субмикроскопической структуры.

Частично обезвоженные путем образования внеклетного льда клетки витрифицируются особенно легко. В таком состоянии погружение в жидкий азот выносят не только микроскопические срезы, но и целые ветви (Туманов, Красавцев, 1962, 1966). Первоначально установлено, что ветви целого ряда древесных растений выносят температуру —195 и даже —253° после того, как при постепенном замораживании до —70° клетки их обезвоживаются почти до воздушно-сухого состояния (Туманов, Красавцев, 1959; Красавцев, 1961). В дальнейшем было обнаружено, что у морозоустойчивых растений для витрификации клеток достаточно меньшего обезвоживания. Ветви березы выдерживают температуру —195° после замораживания всего лишь до —10°. Однако при этом необходимы специальные условия оттаивания. Витрифицированная путем глубо-

кого охлаждения вода может кристаллизоваться во время медленного нагревания, происходит девитрификация. Поэтому после погружения ветвей березы в жидкий азот оттаивать их нужно очень быстро, за несколько секунд, и в теплой воде.

Опыты с витрификацией доказывают безвредность для растительных клеток низких отрицательных температур. Но в естественных условиях растения не подвергаются такому быстрому и глубокому охлаждению. Наибольший интерес представляет определение условий, при которых возможно сохранить растения живыми даже при самых сильных морозах после медленного снижения температуры (Туманов, Красавцев, 1959; Красавцев, 1960).

Если осенью растения еще не подвергались замораживанию, то для развития у них устойчивости к сильным морозам, как показали исследования, нужно выдерживать их при температуре —5°. После этого очень эффективно воздействие температурой —10°. Устойчивость повышается и при дальнейшем снижении температуры. Таким образом, под воздействием слабого мороза развивается устойчивость к более сильному морозу. Для различных растений допустима разная скорость охлаждения. Например, для того чтобы ветви березы в середине октября выдерживали мороз —60°, необходимо охлаждение со скоростью 5° в сутки. У вишни также можно получить такую высокую морозостойкость, но для этого необходимо более длительное закаливание при более медленном снижении температуры, что можно осуществить только в лабораторных условиях (рис. 2). Следовательно, морозостойкость определяется продолжительностью закаливания, морозостойкие растения — это растения, способные к быстрой закалке. Если бы удалось найти способ повышать скорость закаливания у слабоустойчивых растений, то это, несомненно, способствовало бы практическому решению проблемы морозостойкости. Поэтому изучение сущности процессов, происходящих при закаливании, должно представлять большой интерес. Для этих целей использовались различные методы: наблюдения за замерзанием микроскопических срезов, фиксация кусочков тканей в замерзшем состоянии, измерение количества льда в тканях с помощью калориметра.

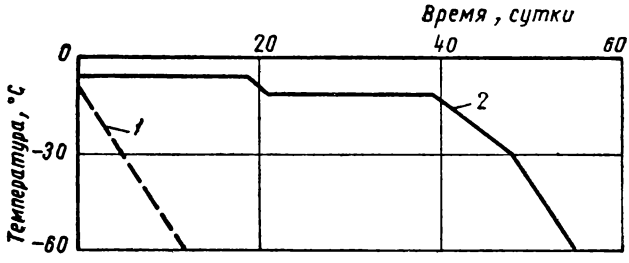


Рис. 2. Температурный режим закаливания древесных пород к морозу, необходимый для выживания при —60°.
1 — береза бородавчатая; *2* — вишня Полевка.

Установлено, что при постепенном снижении температуры действительно происходит все более сильное обезвоживание клеток, так как вода из них переходит в межклетники и накапливается там в виде льда (рис. 3). Лед из межклетников можно удалить высушиванием в вакууме. После этого в наших опытах ветви морозостойких растений сохранялись живыми при почти воздушно-сухом состоянии. Следовательно, сильное обезвоживание для растительных клеток при низких отрицательных температурах безвредно.

Значение обезвоживания заключается прежде всего в защите клеток от образования в них льда. Для предотвращения внутриклеточного льдообразования важно, чтобы вода быстро прошла через клеточные мем-

браны и превратилась во внеклеточный лед. Живая протоплазма может оказывать сопротивление оттоку воды в межклетники. Опыты по определению скорости оттока воды из клеток при замерзании (калориметрический метод) показали, что у морозостойких растений вода оттекает быстрее и таким образом уменьшается содержание в клетках переохлажденной воды (Туманов, Красавцев, 1959). Исходя из этого, можно считать, что скорость замораживания увеличивается с повышением проницаемости клеточных мембран для воды.

Калориметрические измерения показали роль обезвоживания клеток при закаливании их. Этот метод позволил также установить, что закаливание нельзя сводить только к постепенному обезвоживанию клеток. Это процесс более длительный, чем образование внеклеточного льда. Детальные калориметрические измерения показали, кроме того, что выделение тепла во время замораживания и оттаивания клеток связано не только с замерзанием воды или плавлением льда, но при отрицательной температуре и с другими процессами.

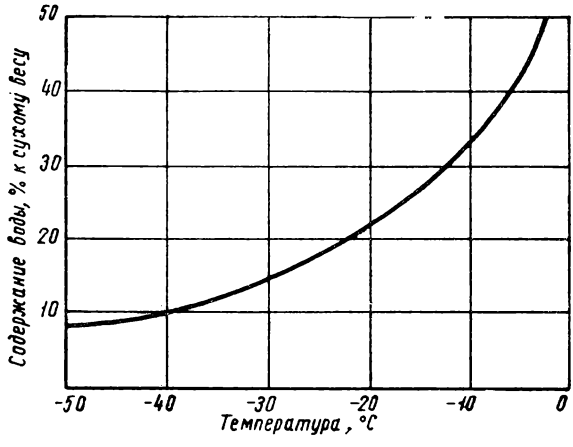


Рис. 3. Содержание незамерзшей воды в ветвях березы бородавчатой при снижении температуры до —50°.

О характере этих процессов и значении их для морозостойкости пока очень мало сведений. Трудность состоит в том, что при низких отрицательных температурах все процессы жизнедеятельности идут очень медленно. Вместе с тем закаливающий эффект воздействия отрицательных температур велик, и морозостойкость значительно повышается. При слабых морозах, т. е. при температурах —3, —5°, определенную роль играют процессы гидролиза крахмала и гемицеллюлоз, но закаливание продолжается и при сильных морозах, когда эти процессы ослабевают.

При низких отрицательных температурах, по нашим данным, происходит перемещение и перераспределение различных веществ внутри клетки (Красавцев, 1962, 1964а). В клеточном соке многих древесных растений содержатся вещества флаваноидной природы, дающие голубую флуоресценцию. При замораживании эти флуорохромы переходят из вакуолей в протоплазму, причем они определенным образом связываются с некоторыми компонентами протоплазмы (по нашим данным, блокируются с аминогруппами), в результате в протоплазме возникает желтая флуоресценция.

Диффузия флуорохромов в клетке связана с изменениями в вакуолярной оболочке — тонопласте. Если эти изменения не велики, что бывает при медленном замораживании, содержащиеся в вакуолях вещества лишь слабо проникают в протоплазму. В этом случае клетки имеют зеленовато-белую флуоресценцию и сохраняются живыми. Желтый тон флуоресценции возникает при сильных повреждениях тонопласта, что можно наблюдать под микроскопом.

Перемещение веществ внутри клеток в процессе закаливания, по-видимому, имеет более широкий характер и не ограничено лишь группой

флуоресцирующих веществ. Значение этого для морозоустойчивости не вполне ясно.

Установлено, что в результате закаливания возникают следующие полезные для повышения морозостойкости растений свойства клеток: во время закаливания повышается проницаемость протоплазмы для воды, что обеспечивает быстрый отток ее из клеток в межклетники, и образование внеклеточного льда; в закаленных клетках создаются условия, затрудняющие образование и рост кристаллов льда.

Эти свойства возникают в результате накопления защитных веществ (и, вероятно, их перераспределения) внутри клеток и частичного обезвоживания последних. Предполагается, что в процессе закаливания происходит определенная перестройка субмикроскопического строения протопласта.

ЛИТЕРАТУРА

Красавцев О. А. Закаливание древесных растений к морозу.— Физиология устойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Красавцев О. А. Закаливание древесных растений к сверхнизким температурам.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1961, № 2.

Красавцев О. А. Флуоресценция клеток древесных растений в замерзшем состоянии.— Физиология растений, 1962, т. 9, вып. 3.

Красавцев. О. А. Флуоресценция клеток некоторых северных древесных растений в связи с их морозоустойчивостью.— Клетка и температура среды. М.— Л., изд-во «Наука», 1964а.

Красавцев О. А. Наблюдения над замерзанием тканей древесных растений и фиксация их в замерзшем состоянии.— Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М., изд-во «Наука», 1964б.

Туманов И. И. Морозостойкость плодовых деревьев.— Изд. АН СССР, сер. биол., 1963, № 3.

Туманов И. И., Красавцев О. А. Закаливание северных древесных растений отрицательными температурами.— Физиология растений, 1959, т. 6, вып. 6.

Туманов И. И., Красавцев О. А. Влияние быстроты оттаивания на выживание витрифицированных клеток и закаленных растений.— Физиология растений, 1962, т. 9, вып. 5.

Туманов И. И., Красавцев О. А. Выяснение условий, необходимых для витрификации растительных клеток.— Физиология растений, 1966, т. 13, вып. 1.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

К. А. СЕРГЕЕВА
Институт биологии Башкирского государственного университета им. 40-летия Октября

ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ ЗИМОСТОЙКОСТЬЮ

Зимостойкость древесных растений определяется соответствием их морфофизиологической и биохимической годичной периодичности климату того или иного района (Сергеев и др., 1961). Древесные растения — сложные организмы. Для познания природы их зимостойкости необходимо исследовать различные стороны жизнедеятельности в годичном цикле развития.

Мы изучаем зимостойкость древесных растений морфофизиологическим методом, разработанным в нашей лаборатории. Сущность его — сравнительное изучение у различных по зимостойкости растений динамики важнейших физиологических, биохимических процессов и морфогенеза в годичном цикле развития (Сергеев и др., 1961).

Один из важнейших элементов морфофизиологического метода — изучение фосфорного обмена, который играет важную роль в жизни растений. Фосфор входит в состав нуклеиновых кислот и участвует в процессах трансформации энергии и обеспечения ею жизненных проявлений клетки.

Успехи молекулярной биологии направили внимание исследователей на ДНК и РНК. По современным представлениям, нуклеиновые кислоты передают наследственную информацию и их содержание в тканях растений тесно связано с уровнем и направлением обмена веществ. С нуклеиновыми кислотами связывают синтез белка, процессы роста, морфогенез растений (Белозерский, 1959, 1961; Конарев, 1959).

Большое влияние на содержание нуклеиновых кислот оказывает физиологическое состояние растений (Белозерский, 1961). В. Стюард и другие исследователи (Стюард и др., 1965) на культуре изолированных клеток показали, что нуклеиновые кислоты затрачиваются на рост клеток и биосинтез белка только при наличии ростовых веществ. При отсутствии же фактора, стимулирующего деление клеток, создаются запасы нуклеиновых кислот, особенно РНК. По данным А. Л. Курсанова и Э. И. Выскребенцевой (Кирсанов, Выскребенцева, 1960), поглощенный растением фосфор прежде всего обнаруживается в составе нуклеотидов (АТФ и др.).

Синтез нуклеиновых кислот зависит от уровня кислоторастворимых фосфорорганических соединений (в сумму которых входят АДФ, АТФ и другие соединения, содержащие макроэргические фосфатные связи). Некоторые исследователи предполагают, что фосфор, поступающий в растения (озимая пшеница) при отрицательной температуре, участвует

в повышении уровня макроэргических фосфорных соединений, которые играют важную роль в закалке. По нашим данным (Сергеева, 1962), у древесных растений РНК накапливается в периоды глубокого и вынужденного покоя в чешуях, основаниях почек и коре однолетних побегов, что коррелирует с зимостойкостью растений. Г. И. Семененко и Л. А. Красильникова (Семененко, Красильникова, 1962) установили, что фосфор-32, поступающий в растения, осенью и зимой накапливается в кислоторастворимой фракции, липидах, нуклеиновых кислотах, фосфопротеидах. В РНК в это время фосфор-32 включается в 10 раз больше, чем в ДНК, особенно у зимостойкой озимой пшеницы. По данным Б. А. Рубина и В. А. Аксеновой (Рубин, Аксенова, 1964), при заражении капусты гнилью у устойчивого сорта интенсивность окислительного фосфорилирования возрастает, а восприимчивый сорт теряет способность запасать энергию. Литературные данные и наш экспериментальный материал (Сергеева, 1962, 1964; Сергеева, Полякова, 1964) показывают, что содержание нуклеиновых кислот у древесных растений изменяется в течение годичного цикла.

Мы изучали фосфорный обмен у различных по зимостойкости древесных растений в течение нескольких годичных циклов (пробы брали ежемесячно). В этой статье приводим материал по фосфорному обмену зимостойкой (в условиях Башкирии) черемухи обыкновенной и сортов яблони: сравнительно зимостойкого — Китайки желтой, недостаточно зимостойкого — Башкирского красавца и незимостойкого — Пепина шафранного. Содержание ДНК и РНК определяли по Браше и Фельгену (Пирс, 1956). Кроме того, содержание различных форм фосфора определяли по Шмидту и Тангаузеру в модификации В. Г. Конарева (1959).

Гистохимические исследования показали, что содержание нуклеиновых кислот связано с годичной периодичностью древесных растений. Содержание РНК зимой коррелирует с зимостойкостью растений. В эмбриональных зачатках генеративных почек ДНК обнаруживается в течение всего года, достигая максимума в марте — апреле, т. е. перед началом вегетации. В периоды покоя ядра метилофильны. Пиронинофилия обнаруживалась только в период роста побегов. РНК в этих частях в значительных количествах обнаруживалась главным образом в начале закладки генеративных почек и весной в период роста (рис. 1). В периоды покоя ее в меристемах очень мало.

В чешуях и основаниях генеративных почек ДНК гистохимическими методами почти не обнаруживается. РНК интенсивно накапливается в течение периода глубокого покоя, достигает максимального содержания в период вынужденного покоя, особенно у зимостойкой черемухи обыкновенной. Весной по мере распускания почек содержание РНК в этих частях уменьшается. В связи с этим интересна работа Вегиса (Vegis, 1964), который сообщает, что ингибиторы роста накапливаются только в чешуях почек, в меристемах их нет. Итак, в годичном цикле древесных растений динамика нуклеиновых кислот в меристемах и других частях почек (чешуи, оси соцветий, основания) различна. Это говорит о том, что в жизни растения РНК выполняет разнообразные функции. В меристемах она связана с процессами деления клеток. В остальных частях почек (чешуй и др.) РНК, очевидно, принимает участие в синтетических процессах (в период глубокого покоя), связанных с подготовкой растений к зимовке. К концу глубокого и в период вынужденного покоя в этих частях почек создаются запасы РНК, которые расходуются весной.

Нуклеиновые кислоты мы определяли гистохимическим методом в тканях однолетних побегов. Исследование верхушечных вегетативных почек весной, перед их распусканием, показало, что в меристемах срав-

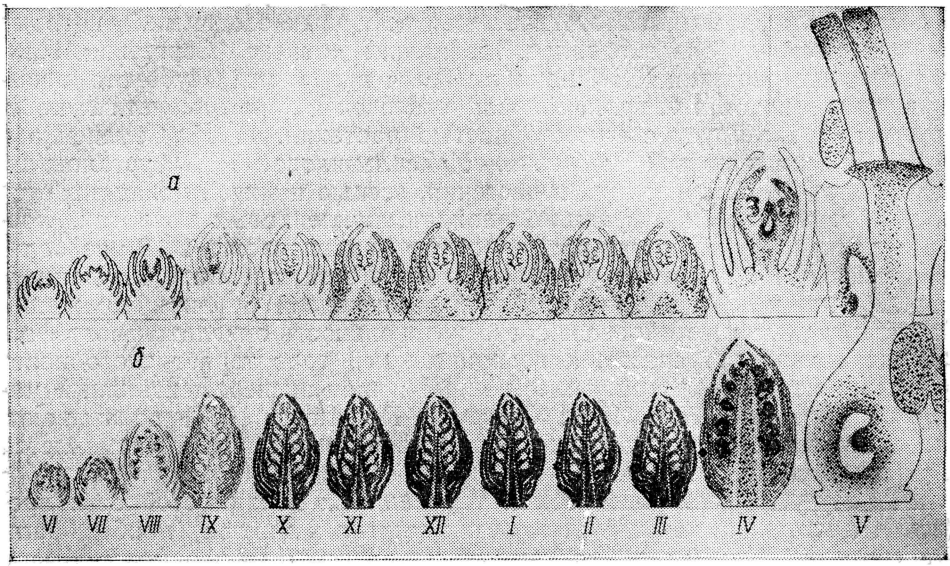


Рис. 1. Схема локализации РНК в почках незимостойкой яблони Башкирский красавец *а* и зимостойкой черемухи обыкновенной *б*.

нительно много ДНК и РНК. В годичном цикле исследовались только вторые междоузлия однолетних побегов (рис. 2). Реакция Фельгена в тканях этой части побега не дала положительного результата. Только весной была обнаружена пиронинофильная ДНК. Весной в молодых побегах было повышенное содержание РНК в клетках луба и камбиальной зоны, сердцевинных лучей и перимедуллярной зоны. В период роста побегов первичная кора (паренхима коры) содержит сравнительно мало РНК. В период скрытого роста содержание РНК очень низкое во всех тканях побега. В период же глубокого покоя РНК интенсивно накапливается в цитоплазме и ядрышках клеток коры побегов. В период вынужденного покоя высокий уровень РНК почти не меняется. Однако максимальное содержание РНК обнаружено в феврале — марте, перед началом вегетации. Весной в прошлогодних побегах содержание РНК постепенно падает.

В осенне-зимнее время в побегах РНК синтезируется раньше и ее значительно больше в первичной коре, чем в лубе. В сердцевинных лучах и перимедуллярной зоне РНК накапливается лишь с декабря и только у зимостойкой черемухи. Кроме того, интенсивность синтеза и уровень содержания РНК в побегах в периоды покоя выше у зимостойкой черемухи обыкновенной в сравнении с недостаточно зимостойкой яблоней Башкирский красавец. Китайка желтая (сравнительно зимостойкий сорт) заняла промежуточное положение. Из этого следует, что биохимическая перестройка протоплазмы клеток, связанная с подготовкой к зиме, быстрее проходит в коре, чем в глубоколежащих тканях, и прежде всего у зимостойких растений.

Известно, что осенний листопад — исключительно важный физиологический процесс. Листья — фотосинтетические лаборатории, снабжающие растения не только различными веществами и энергией в течение лета. Они и осенью (перед опадением) передают большое количество ценных веществ в побеги. Такое передвижение веществ связано, очевид-

но, с большой затратой энергии. В желтеющих листьях, как правило, интенсивность дыхания повышается. В почках и побегах накапливаются аминокислоты, затем происходит синтез белков (вполне возможно, специфических) и других веществ (олигосахаридов, пролина, ингибиторов). С этим связан и синтез РНК. К концу периода глубокого покоя синтезы веществ сильно замедляются и создается запас РНК. Однако РНК в это время может играть и другую роль; известно, что она с ее фосфатными

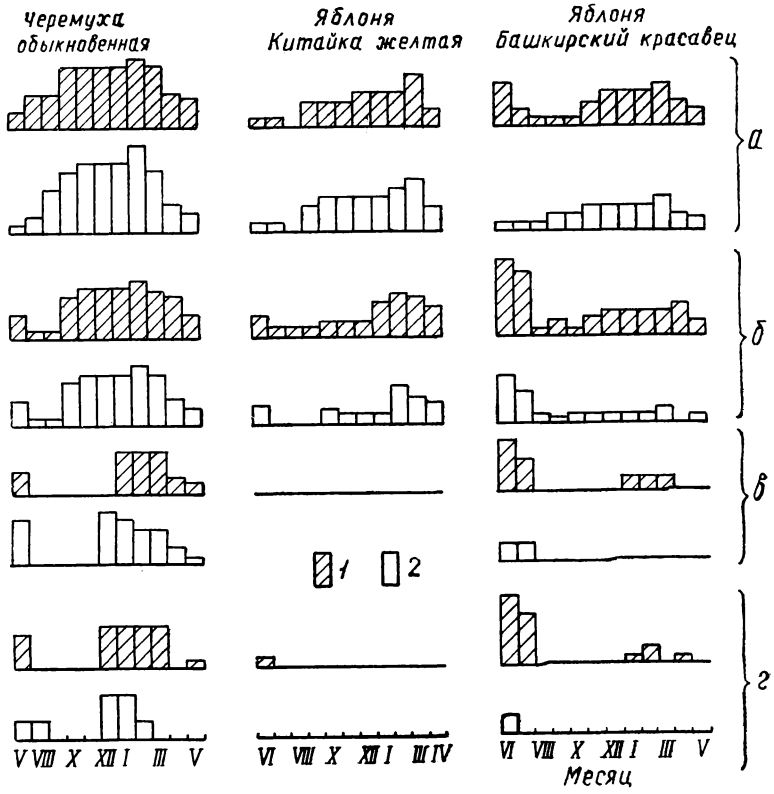


Рис. 2. Содержание РНК в тканях однолетних побегов (в срезах второго междоузлия) 1960—1961 гг.

а — паренхима коры; *б* — луб и камбиальная зона; *в* — сердцевинные лучи; *г* — перимедуллярная зона; *1* — ядрышко; *2* — цитоплазма.

связями может быть источником энергии. Нуклеиновые кислоты, вступая в комплексные соединения с ферментами, тормозят их активность. РНК препятствует тепловой коагуляции белков. Вероятно, РНК может выполнять защитную роль и при воздействии на протоплазму клеток низкой температурой (Сергеева, 1964).

Биохимические исследования коры однолетних побегов зимостойкой черемухи обыкновенной и незимостойкой яблони Пепин шафранный подтвердили закономерности, установленные гистохимическими методами (рис. 3). Коэффициент точности при определении фосфора РНК не превышал 6,2%, в большинстве случаев был около 2,5%, а фосфора кислоторастворимых фосфорорганических соединений, соответственно, 2,5 и 1%.

Содержание фосфора ДНК низкое, его больше у яблони, чем у черемухи (у черемухи от 1,4 до 4,5, яблони от 1,4 до 7,9 *мг*%). Содержание

фосфора РНК, высокое в начале периода роста побегов, в период скрытого роста падает почти в 2 раза; в период глубокого покоя происходит накопление фосфора РНК, а во время вынужденного — его количество почти не изменяется. Соответственно этим периодам содержание фосфора РНК составляло у черемухи 66,6—27,6—42,0—43,2; у яблони — 27,9—16,0—21,3—23,3 *мг*%. Количество фосфора нуклеиновых кислот изменяется в течение года, в основном, за счет РНК. Фосфора РНК значительно больше у зимостойкой черемухи. Содержание липоидного фосфора в коре побегов в течение года идет параллельно кривой содержания фосфора РНК. У зимостойкой черемухи липоидного фосфора больше в течение всего года, чем у незимостойкой яблони. Весной количество неорганического фосфора значительно больше у зимостойкой черемухи по сравнению с яблоней, но в период вынужденного покоя наблюдалось обратное соотношение.

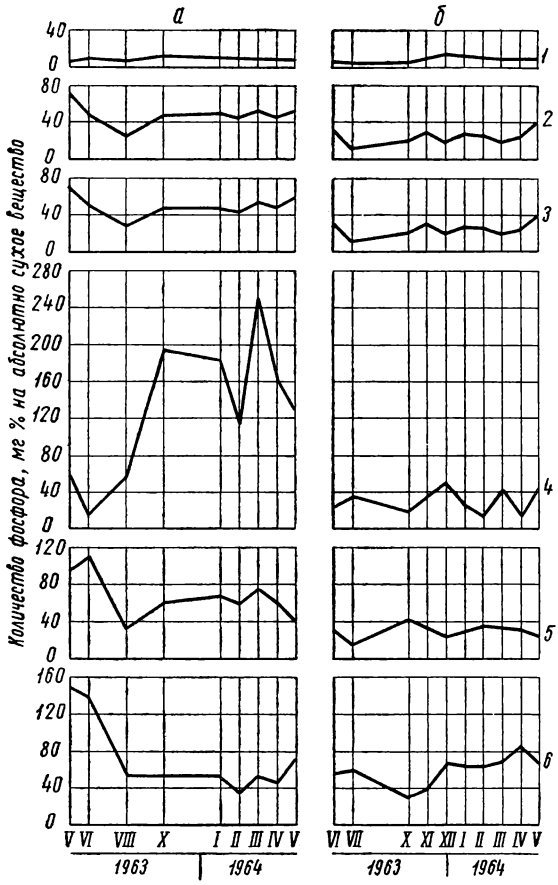


Рис. 3. Содержание различных форм фосфора в коре однолетних побегов черемухи обыкновенной *а* и яблони Пепин шафранный *б*:

1 — фосфор ДКН; *2* — фосфор РНК; *3* — фосфор нуклеиновых кислот; *4* — кислоторастворимые фосфороорганические соединения; *5* — липоидный фосфор; *6* — неорганический фосфор.

Данные по содержанию фосфора кислоторастворимых фосфорорганических соединений (в сумму которых входит АДФ, АТФ и другие соединения с макроэргическими фосфатными связями) указывают, что этот показатель является одним из наиболее существенных признаков зимостойкости древесных растений. В периоды вегетации содержание этих соединений низкое, что можно объяснить быстрым расходованием энергии на процессы синтеза белков и других веществ. В период глубокого покоя у черемухи (с октября) значительно повышается содержание кислоторастворимых фосфорорганических соединений. Высокий уровень их сохраняется в течение периода вынужденного покоя, достигая максимума в марте. В зимнее время у зимостойкой черемухи этих веществ наблюдается значительно больше, чем у незимостойкого растения.

Известно, что активность некоторых ферментов у высших растений может проявляться и при отрицательной температуре (Сергеев, Сергеева, 1964; Оголевец, 1964). А. Сент-Дьердьи (1964) отмечает передачу

электронов у хлорофилла и цитохромов фотосинтезирующих бактерий даже при температуре жидкого азота. Наши (Сергеев и др., 1961; Сергеева, 1962, 1964; Сергеева, Полякова, 1964; Сергеев, Сергеева, 1964) и другие данные (Кандарова, 1964; Сергеев, 1964; Parker, 1958; Siminovitch, 1963; Vegis, 1964) показывают, что в период глубокого покоя у древесных растений происходит интенсивный синтез РНК, белков, различных ингибиторов и других веществ. В период вынужденного покоя интенсивность этих процессов значительно ослабевает.

По нашим данным, РНК, белки и ингибиторы накапливаются в больших количествах у зимостойких растений. Эти вещества способствуют созданию стабильности протоплазмы и повышению устойчивости клеток. Но одновременно они повышают потенциал физиологической активности. Часть энергии, находящейся в фосфорорганических соединениях, расходуется на эти синтезы, особенно в начале периода глубокого покоя. Основной же запас их идет на повышение потенциала физиологической активности следующего годичного цикла.

ВЫВОДЫ

1. У зимостойких древесных растений, в сравнении с незимостойкими, раньше и с большей полнотой осуществляются процессы перестройки ультраструктуры протоплазмы клеток и обмена веществ, определяющие степень зимостойкости растений.

2. У зимостойких растений своевременно проходит процесс листопада, а поэтому в периоды покоя выше интенсивность синтеза и уровень кислоторастворимых фосфорорганических соединений и веществ, повышающих устойчивость к низкой температуре. Незимостойкие растения в условиях Башкирии не сбрасывают своевременно листья. Они не способны накапливать кислоторастворимые фосфорорганические соединения и осуществлять синтез веществ, повышающих устойчивость организма, как у зимостойких пород.

3. В период вынужденного покоя зимостойкие растения отличаются высоким потенциалом физиологической активности, который обеспечивает им более раннюю вегетацию.

4. Определение содержания кислоторастворимых фосфорорганических соединений и РНК в периоды покоя древесных растений может служить методом диагностики растений на зимостойкость.

ЛИТЕРАТУРА

Белозерский А. Н. Нуклеопротеиды и нуклеиновые кислоты растений и их биологическое значение. Баховские чтения, 14. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Белозерский А. Н. Нуклеиновые кислоты и их биологическое значение. М., изд-во «Знание», 1961.

Кандарова И. В. Особенности азотного обмена зимостойких и незимостойких древесных растений.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М., изд-во «Высшая школа», 1959.

Курсанов А. Л., Выскребенцева Э. И. Первичное включение фосфата в метаболизм корней.— Физиология растений, 1960, т. 7, вып. 3.

Оголевец И. В. Изменение углеводного комплекса в коре деревьев при воздействии отрицательных температур.— Физиология растений, 1964, т. 11, вып. 5.

Пирс Э. Гистохимия теоретическая и прикладная. М., Изд-во иностр. лит., 1956.

Рубин Б. А., Аксенова В. А. Влияние токсина Botrytis cinerea и его полисахаридной фракции на окислительное фосфорилирование в тканях капусты. — Физиология растений, 1964, т. 11, вып 1.

Семененко Г. И., Красильникова Л. А. Включение P^{32} в нуклеиновые кислоты и другие фосфорсодержащие фракции озимой пшеницы в осенне-зимний период.— Рефераты докладов Второй научной конференции по нуклеиновым кислотам растений. Уфа, 1962 (АН СССР).

Сент-Дьердьи А. Введение в субмолекулярную биологию. М., изд-во «Наука», 1964.

Сергеев Л. И. Морфофизиологические исследования зимостойкости древесных растений.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А. Окислительные ферменты в годичном цикле зимостойких и незимостойких древесных растений.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, 1961 (Башкир. фил. АН СССР).

Сергеева К. А. Изменение нуклеиновых кислот в годичном цикле древесных растений.— Рефераты докладов Второй научной конференции по нуклеиновым кислотам растений. Уфа, 1962 (АН СССР).

Сергеева К. А. Изменения нуклеиновых кислот в годичном цикле у различных по зимостойкости древесных растений.— Биология нуклеинового обмена у растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Сергеева К. А., Полякова Р. Б. Изменения нуклеиновых кислот у древесных растений в связи с их зимостойкостью.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Стюард Ф., Мейпс М., Конт А., Гольстен Р. Рост и развитие растительных клеток в культуре.— Природа, 1965, № 2.

Parker J. Changes in sugars and nitrogenous compounds of the free barks from summer to winter.— Naturwiss., 1958, Bd 45, H. 6.

Siminovitch D. Evidence from incnease in ribonucleic acid and protein synthesis in autumn for increase in protoplasm during the frost-hardening of black locust bark cells. — Canad. J. Bot., 1963, Bd 41, № 9.

Vegis A. Dormancy in Higher Plants.— Ann. Rev. Plant Physiology, 1964, vol. 15.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

В. К. МЕЛЬНИКОВ
Центральная генетическая лаборатория им. И. В. Мичурина

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ГОДИЧНОГО ЦИКЛА РАЗВИТИЯ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ЗИМОСТОЙКОСТЬЮ

Большое значение для дальнейшего развития садоводства имеет обогащение видового и сортового состава плодово-ягодных растений. Одной из проблем, с которой приходится сталкиваться при выведении новых сортов или интродукции существующих, является проблема зимостойкости — важнейшего производственно-биологического показателя плодового растения.

Основной путь решения проблемы зимостойкости указан И. В. Мичуриным — выведение местных зимостойких сортов и применение целеустремленного комплекса агротехники, направленного на дальнейшее повышение зимостойкости. Однако для того чтобы пойти по этому пути, необходимо знать, что представляет собой зимостойкость, чем она обусловлена, какие внутренние физиолого-биохимические и биофизические явления определяют переход плодовых растений в устойчивое состояние и потерю этого состояния.

Известно, что зимостойкость древесных растений определяется соответствием ритма морфофизиологических процессов сезонным изменениям климата (Сергеев и др., 1961). Это соответствие характерно для местных устойчивых видов и сортов плодовых растений. У интродуцируемых или вновь выводимых видов и сортов такого соответствия часто не наблюдается. Поэтому при выведении новых сортов плодовых растений и интродукции существующих чрезвычайно важна точная диагностика зимостойкости этих растений.

Применяемый сейчас в плодоводстве полевой метод диагностики зимостойкости имеет существенные недостатки, главный из которых — длительность периода диагностирования. Сокращение же сроков полевого испытания на зимостойкость в первичном и государственном сортоиспытании до 5—6 лет, как это часто бывает, нередко приводит к неверному определению степени зимостойкости сорта, так как на протяжении такого отрезка времени может не быть зимы, к условиям которой неустойчив испытываемый сорт.

Метод прямого промораживания целых растений или их отдельных частей в холодильных установках также не дает возможности точно определить зимостойкость, поскольку очень часто это свойство плодовых растений не определяется одной лишь способностью переносить крайне низкие температуры, а зависит от многих других факторов, например, от реакции растений на оттепели во второй половине зимы.

Кроме того, этот метод при отсутствии единых объективных способов оценки повреждений после промораживания часто дает противоречивые результаты. Наконец, было показано (Туманов, 1960), что фактически неморозостойкие растения (смородина черная) после соответственной подготовки и при медленном снижении температуры обладают неограниченной морозостойкостью. Поэтому понятна необходимость разработки новых методов диагностики зимостойкости, с помощью которых в сравнительно небольшой срок (2—3 года) можно было бы получить исчерпывающие сведения о том, к каким неблагоприятным условиям зимовки будет устойчив или неустойчив испытываемый сорт плодового растения.

Одним из реальных путей разработки таких методов является сравнительное изучение основных морфофизиолого-биохимических процессов у различных по зимостойкости сортов в их годичном цикле развития с учетом сезонного изменения метеорологических факторов (Сергеев и др., 1961; Сергеев, 1964). Этот комплексный морфофизиологический метод использован нами как основной при разработке физиолого-биохимических способов диагностики зимостойкости плодовых растений. Главными объектами исследования были восемь стандартных сортов яблони, а также сорта груши и винограда, отличающиеся по зимостойкости. На первом этапе работы следовало проверить, каковы различия по физиолого-биохимическим показателям у разных видов древесных растений и в сортовом разрезе одного и того же вида.

Для изучения были взяты те физиолого-биохимические показатели, которые, по данным литературы и результатам наших прежних исследований (Сергеев и др., 1961), наиболее тесно связаны с зимостойкостью. По водному режиму растений изучали и определяли водоудерживающую способность (двумя разными методами), формы воды (свободную и связанную) и гидрофильность коллоидов протоплазмы; по азотному обмену — динамику содержания общего и белкового азота, сумму и качественный состав свободных аминокислот; по углеводному обмену — гистохимическое определение крахмала, сумму и качественный состав свободных сахаров. Изучали также активность терминальных оксидаз, содержание аскорбиновой кислоты и соединений с сульфогидрильными группами, интенсивность дыхания, уровень окислительно-восстановительных процессов (pH растительного сока, eH и rH_2), динамику содержания нативных регуляторов роста, некоторые электрофизиологические показатели (изоэлектрическая точка протоплазмы, десорбция электролитов, биоэлектрические потенциалы). Особое внимание уделялось фенологическим наблюдениям и детальному изучению процессов роста побегов.

Анализы проводили не реже одного раза в месяц в течение всего годичного цикла развития в листьях, генеративных почках и однолетних побегах. Не излагая подробно результаты проделанной в 1959—1964 гг. работы, которые опубликованы (Мельников, 1965; Зоточкина, 1962; Станкевич, 1962; Суздальцева, 1962; Мельников, Агарков, 1965; Мельников, Станкевич, 1965; Мельников, Суздальцева, 1965; Мельников и др., 1966), попытаемся сделать основные выводы.

Прежде всего, в противоположность некоторым результатам, полученным на различных видах древесных растений (Сергеев и др., 1961; Сергеев, 1964; Генкель, Окнина, 1964), в сортовом разрезе почти по всем изученным показателям, исключая рост побегов, существенной разницы между зимостойкими и незимостойкими сортами в течение вегетации обнаружить не удалось. Разница начинает появляться лишь осенью при переходе растений в состояние глубокого покоя и увеличивается по мере

наступления зимы. Из этого следует, что использование изученных показателей для диагностики зимостойкости результативно лишь в осенне-зимний период, а не во время вегетации.

Почти по всем изученным показателям в течение осени — зимы существуют различия между зимостойкими и незимостойкими сортами. Учитывая недостаточное знакомство большинства селекционеров с методами физиологии и биохимии, а также сложность некоторых методов и количество растительного материала, необходимого для анализа, мы рекомендуем сейчас следующие физиолого-биохимические методы диагностики плодовых растений на зимостойкость.

Динамика роста побегов. Результаты пятилетнего изучения роста побегов показали, что в условиях г. Мичуринска у зимостойких сортов ростовые процессы начинаются раньше, чем у незимостойких (разница в зависимости от метеорологических условий весны составляет от 3 до 16 дней). Темп роста побегов, т. е. величина прироста за определенный период времени, у зимостойких сортов также выше: в первые недели их побеги достигают 60—70% от общей длины годичного побега, что на графиках роста выражается резким подъемом кривой и затем крутым ее падением. В связи с этим зимостойкие растения заканчивают рост побегов раньше незимостойких. Так как рост побегов на дереве заканчивается неодновременно, дату окончания роста следует определять по результатам математической обработки измерений, по отсутствию статистически достоверного прироста. В годы с холодной затяжной весной различия между зимостойкими и незимостойкими сортами по началу, темпу и окончанию роста побегов выражены более резко (рис. 1; *1963, 1964* гг.).

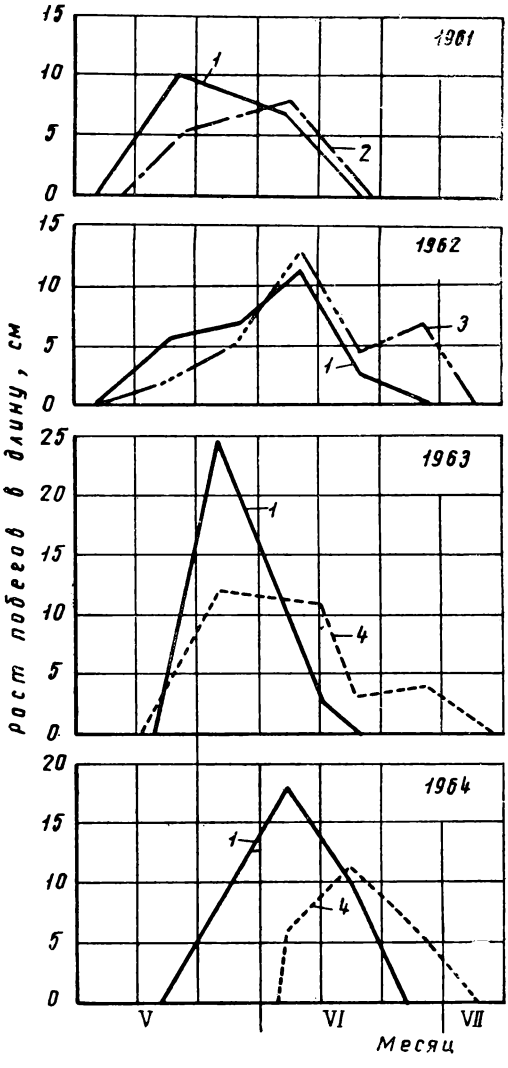


Рис. 1. Динамика роста побегов зимостойкого *1* и незимостойких *2—4* сортов яблони:
1 — Таежное; *2* — Пепин-китайка; *3* — Бельфлер-китайка; *4* — Шафран-китайка.

Накопление олигосахаридов в коре однолетних побегов. Результаты шестилетних исследований показывают, что в течение осени — начала зимы в тканях зимостойких сортов в значительных количествах накапливаются олигосахариды, в первую очередь га-

лактозусодержащие — рафиноза и стахиоза. Особенно существенны различия по накоплению рафинозы в коре однолетних побегов, где ее содержание у зимостойких сортов в холодные зимы выше в 2—3 раза и более, чем у незимостойких (рис. 2).

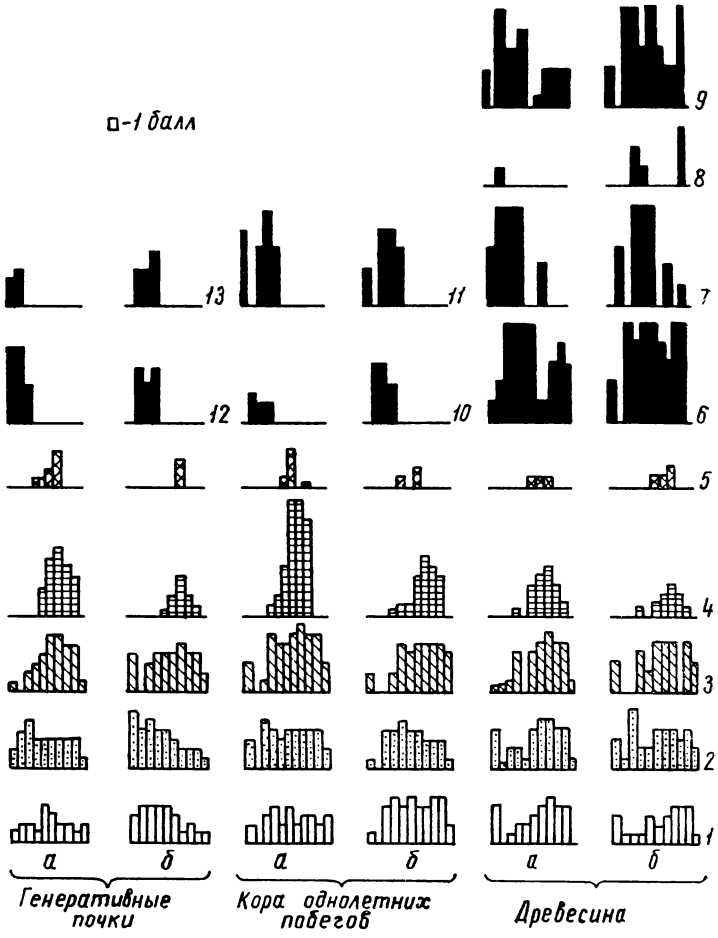


Рис. 2. Содержание углеводов в зимующих органах зимостойкого сорта яблони Таежное *а* и незимостойкого сорта Пепин-китайка *б*, 1962/63 гг. *Столбик* соответствует одному месяцу. В почках все определения велись ежемесячно с июля по апрель, в побегах — с июня по апрель.

1 — глюкоза; *2* — фруктоза; *3* — сахароза; *4* — рафиноза; *5* — стахиоза; *6—13* — крахмал: *6* — в сердцевине; *7* — в перимедуллярной зоне; *8* — в древесине; *9* — в лубо-древесинных лучах; *10* — в лубе; *11* — в первичной коре; *12* — в паренхиме основания почки; *13* — в кроющих чешуях.

Водоудерживающая способность побегов и почек. Наиболее существенные различия между зимостойкими и незимостойкими сортами обнаруживаются в разгар зимы — декабрь и январь (рис. 3). Следует указать, что параллельные определения водоудерживающей способности, проведенные рефрактометрическим и весовым методом, не дали различий.

Соотношение связанной и свободной воды в генеративных почках и побегах. Исследования показали, что в органах зимостойких сортов начиная с ноября—декабря связанной воды

больше, чем в тех же органах незимостойких сортов. Оказалось, что более четким показателем степени зимостойкости служит не абсолютное содержание связанной и свободной воды, а отношение количества связанной воды к свободной. Величина этого коэффициента в почках зимостойких сортов зимой, как правило, выше единицы, а в почках незимостойких сортов — меньше единицы (рис. 4). Для побегов зимостойких сортов величина этого коэффициента 0,5 и выше, а для незимостойких — меньше 0,5.

Отмечая довольно значительные различия между зимостойкими и незимостойкими сортами плодовых растений и предлагая перечисленные показатели использовать для определений зимостойкости растений, следует указать и на некоторые недостатки этих, а также и других методов, рекомендуемых в качестве диагностических на зимостойкость (Генкель, Окнина, 1964). Прежде всего эти методы, если их использовать порознь, характеризуют только одну сторону изменения обмена веществ и перестройки структуры протоплазмы при переходе растений в состояние зимнего покоя. Применение же совокупности методов в широких масштабах селекционной практики связано со значительными трудностями. Во-первых, селекционер должен владеть приемами сложных лабораторных исследований в области современной физиологии и биохимии растений. Немалые трудности возникают и в комплектовании селекционных лабораторий соответствующей аппаратурой, приборами и реактивами. Во-вторых, и это особенно важно, в процессе такой диагностики зимостойкости полученного гибридного сеянца, часто единственного, растение очень сильно травмируется при отборе проб для соответствующих анализов, что, в частности, препятствует диагностике на ранних этапах развития растений. Поэтому физиолого-биохимические методы диагностики зимостойкости, которые мы рекомендуем селекционерам, можно применять лишь в том случае, когда испытываемый гибридный сеянец или сорт уже размножен (10—15 сеянцев).

Следовательно, не прекращая работы над совершенствованием перечисленных методов, главное внимание следует сосредоточить на разработке таких приемов диагностики зимостойкости, которые дают интегральную, суммарную картину изменения обмена веществ и перестройки структуры протоплазмы при переходе растения в состояние зимнего покоя и одновременно позволяют вести диагностику, не повреждая самого растения. Вероятно, наиболее перспективным следует считать измерение биоэлектрических потенциалов плодовых растений, главным образом величину и характер изменения биоэлектрических ответов растения на искусственное раздражение каким-либо биостимулятором (Мельников, Сергеев, 1964; Мельников и др., 1966). Под биоэлектрическими потенциалами (БЭП) живых тканей принято подразумевать электрические напряжения, возникающие в тканях животных и растений. Различают БЭП покоящейся ткани (токи покоя) и БЭП, возникающие в тканях при возбуждении (токи действия, или, точнее, биоэлектрические ответы). В последнее время токи покоя чаще называют метаболическими потенциалами, чтобы подчеркнуть их связь с процессами обмена веществ — с метаболизмом.

У растений существует постоянная разность потенциалов между верхушкой и основанием, между кончиком корня и его основанием. Отмечены суточные периодические колебания БЭП между одними и теми же участками растения. Установлена тесная связь БЭП с обменом веществ в клетке и в первую очередь с клеточным дыханием. БЭП исчезают при нарушении окислительных процессов, при торможении активности дыхательных ферментов наркотическими веществами, цианидами и т. п.

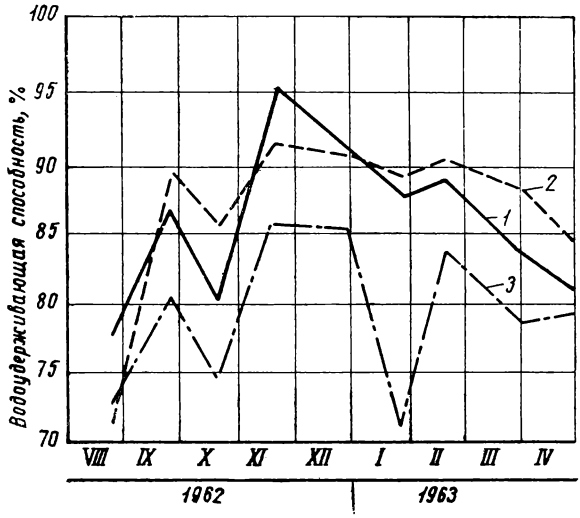


Рис. 3. Водоудерживающая способность (в процентах к первоначальному содержанию после 24 *ч* подсушивания) однолетних побегов различных по зимостойкости сортов яблони, 1962/63 гг.:

1 — Таежное; *2* — Коричное полосатое; *3* — Пепин-китайка.

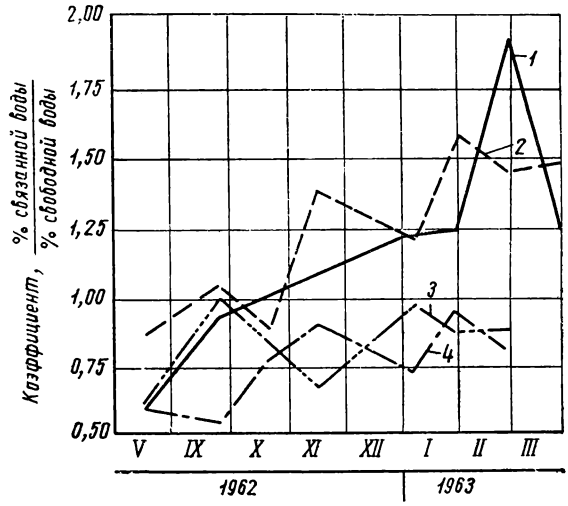


Рис. 4. Динамика отношения связанной воды к свободной в генеративных почках различных по зимостойкости сортов яблони:

1 — Таежное; *2* — Коричное полосатое; *3* — Бельфлер-китайка; *4* — Пепин-китайка. В марте 1964 г. почки сортов Бельфлер-китайки и Пепин-китайки погибли.

Известно, что одним из важных свойств протоплазмы является ее раздражимость, способность к образованию и проведению волны возбуждения под влиянием различного рода раздражителей. Способность протоплазмы к возбуждению прямо связана с уровнем физиологической активности: чем выше физиологическая активность, тем больше способность протоплазмы к возбуждению, и наоборот. В соответствии с этим протоплазма клеток, находящихся в состоянии покоя, способна возбуждаться в меньшей степени, чем протоплазма клеток с высоким уровнем обмена веществ, характерным для процессов роста. Интегральным показателем способности протоплазмы к возбуждению является величина тока действия (точнее, биоэлектрического ответа) и изменение этой величины во времени.

Ранее нами (Мельников, Сергеев, 1964; Мельников и др., 1966) было показано, что у древесных растений умеренного климата существенным признаком перехода их в состояние глубокого покоя служит падение интенсивности основных физиологических процессов. Установлено, что у зимостойких видов и сортов способность протоплазмы годичных побегов к возбуждению в этот период минимальная, в то время как у незимостойких растений протоплазма их клеток еще находится в деятельном состоянии и способна к образованию устойчивой волны возбуждения.

В результате пятилетних исследований мы убедились, что величина биоэлектрического ответа и ее изменение во времени в период глубокого покоя тесно связаны с зимостойкостью растения. Сейчас мы конструируем полевую установку для измерения БЭП и считаем этот метод наиболее перспективным для диагностики зимостойкости селекционного материала, так как он позволяет сохранить в целости объект диагностики и безвреден для растения. Создание малогабаритной установки с независимым питанием и автоматической записью потенциалов гарантирует возможность сравнительно простого определения зимостойкости в полевых условиях на массовом селекционном материале.

В заключение следует отметить, что достижения современной химии позволяют, наряду с указанными И. В. Мичуриным путями решения проблемы зимостойкости, наметить и третий путь: управление годичным циклом развития незимостойких плодовых растений с целью повышения зимостойкости при помощи физиологически активных веществ, таких как стимуляторы и ингибиторы роста, гербициды, дефолианты, дефлоранты, микроэлементы и др. С 1966 г. наша лаборатория будет работать главным образом в этом направлении.

ЛИТЕРАТУРА

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

Зоточкина Т. В. Изучение активности окислительно-восстановительных процессов у груши в связи с ее зимостойкостью.— Тр. Центр. генетической лабор. им. И. В. Мичурина, 1962, т. 8. (Мичуринск).

Мельников В. К. Физиологические исследования зимостойкости плодовых растений и разработка методов диагностики на зимостойкость.— Второе Уральское совещание по экологии и физиологии древесных растений. Реф. докл. и сообщ. Уфа, Башкир. кн. изд-во, 1965.

Мельников В. К., Агарков В. А. О накоплении нативных ингибиторов роста в различных органах яблони в связи с зимостойкостью.— Второе Уральское совещание по экологии и физиологии древесных растений. Реф. докл. и сообщ. Уфа, Башкир. кн. изд-во, 1965.

Мельников В. К., Сергеев Л. И. Биоэлектрические потенциалы действия в годичных побегах древесных растений при переходе их в глубокий покой.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Мельников В. К., Синюхин А. М., Кузьмин Г. А. Электрофизиологический метод определения зимостойкости плодовых деревьев.— Тр. Всесоюзного совещания по применению измерительной техники и средств автоматизации в сельском хозяйстве. М., 1966.

Мельников В. К., Станкевич К. В. Азотный обмен различных по зимостойкости сортов яблони.— Второе Уральское совещание по экологии и физиологии древесных растений. Реф. докл. и сообщ. Уфа, Башкир. кн. изд-во, 1965.

Мельников В. К., Суздальцева В. А. Водный режим яблони зимой.— Второе Уральское совещание по экологии и физиологии древесных растений. Реф. докл. и сообщ. Уфа, Башкир. кн. изд-во, 1965.

Сергеев Л. И. Морфофизиологические исследования зимостойкости древесных растений.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, 1961 (Башкир. фил. АН СССР).

Станкевич К. В. Зимостойкость яблони в сортовом разрезе в связи с углеводным обменом.— Тр. Центр. генетической лабор. им. И. В. Мичурина, 1962, т. 8. (Мичуринск).

Суздальцева В. А. Состояние воды в однолетних побегах яблони в осенне-зимний период.— Тр. Центр. генетической лабор. им. И. В. Мичурина, 1962, т. 8. (Мичуринск).

Туманов И. И. Современное состояние и очередные задачи физиологии зимостойкости растений.— Физиология устойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1960.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

Н. Н. ХВАЛИН
Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР

ОПРЕДЕЛЕНИЕ МОРОЗОСТОЙКОСТИ РАСТЕНИЙ С ПОМОЩЬЮ ПОЛЕВОЙ ХОЛОДИЛЬНОЙ УСТАНОВКИ

В 1928 г. во Всесоюзном институте растениеводства для изучения степени устойчивости озимых культур и плодовых деревьев к низким температурам И. И. Туманов применил холодильные установки, которые давали любые температуры до —30°. Позже аналогичные установки появились и в других исследовательских учреждениях, а более совершенные созданы в последние годы на Станции искусственного климата Института физиологии растений имени К. А. Тимирязева АН СССР (в них можно получать температуры до —60°). Однако для разработки практических мер борьбы с вымерзанием растений необходимо было разработать полевой метод оценки агротехнических приемов, чтобы установить их влияние на перезимовку растений в производственных условиях. Промораживание на отрезанных ветках не всегда дает надежную характеристику сорта.

Интересно проследить последействие низких температур на целом дереве через год — два после опыта, изучить устойчивость почек, коры и древесины непосредственно в полевых условиях и выяснить способность поврежденных тканей к регенерации. Для этого по заданию И. И. Туманова инженер Н. А. Исаков сконструировал передвижную холодильную установку, которая дает возможность замораживать растения по определенному режиму от 0 до —50° непосредственно в саду или в поле. Это достигается с помощью двухступенчатой фреоновой холодильной машины воздушного охлаждения, способной при температуре наружного воздуха —10° и ниже создавать в камере температуры до —50° при более слабых морозах (от 0 до —10°) до —45°, а в более теплые дни (15° и ниже) до —40°. Такой температурный режим достаточен для определения морозостойкости многих растений.

Достоинством установки является возможность охлаждать одновременно три камеры до различных температур. Камеры (рис. 1) могут быть разнообразной формы и размеров, их стенки сделаны из пенопласта толщиной 80 *мм*. В наших исследованиях использовались прямоугольные камеры со следующими внутренними размерами: длина 1300, ширина 500, высота 500 *мм*; вес камеры около 20 *кг*. Каждая камера состоит из двух половинок. На одной из них установлена охладительная батарея труб, по которым во время работы протекает охлажденная смесь. Охлаждению можно подвергать любую часть целой скелетной ветви (остальные части при этом будут выступать через отверстия, имеющиеся в торцовых сторонах камеры). Очень длинную ветвь можно

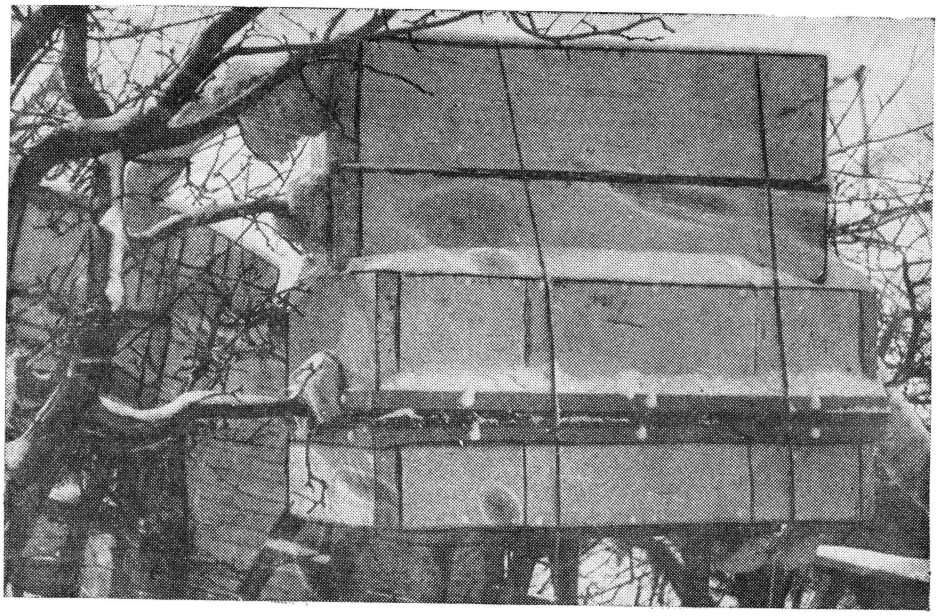


Рис. 1. Камеры полевой холодильной установки.

проморозить целиком, поместив ее в две или три камеры, которые должны быть расположены одна за другой по длине ветви. Если камеру установить вертикально на землю, то в ней можно охлаждать молодые саженцы плодовых деревьев, ягодные кустарники, кусты винограда и др. Озимые посевы и землянику достаточно закрыть той половиной, на которой смонтирована батарея охлаждающих труб (рис. 2).

Охлажденная жидкость подводится к камере дюритовыми шлангами со специальной теплоизоляцией и подается из бака насосами, рабочая часть которых погружена в хладоноситель. Температура в баке устанавливается датчиком, рабочая часть которого также находится в жидкости; датчик включает и выключает холодильную машину. Каждая камера имеет свой регулятор температуры.

Для регулирования скорости охлаждения сотрудник Научно-исследовательского института садоводства нечерноземной полосы В. К. Кошелев предложил простое автоматическое устройство, состоящее из электронного моста типа ЭМ-120 с позиционным электрическим регулятором типа ДТР-240. Приспособление для программного регулирования температуры представляет собой устройство, позволяющее задающей стрелке прибора ЭМ-120 следовать по кривой выбранной программы промораживания (рис. 3), включать и выключать холодильную машину. В баке хладоносителя имеются нагреватели для получения «оттепели». Заданные режимы автоматически поддерживаются с помощью электроконтактного термометра. Температура в каждой камере регистрируется электрическим самописцем.

Всю установку можно разместить на тракторных санях или автоприцепе, а в летнее время перенести под навес и использовать как стационарную для охлаждения лабораторных шкафов до различных низких температур. Вес ее с хладоносителем около 1000 *кг* (без камеры), длина 2, ширина 1, высота 1,2 *м*; она может работать от электросети и от полевой электростанции (потребная мощность 7 *кв*). Простота конст-

рукции камер позволяет легко собирать и разбирать их на месте зимой. Каждая камера может быть установлена на любой высоте при помощи специальной опоры из труб.

Установка дает возможность изучать влияние разных агротехнических приемов на морозостойкость растений, определять морозоустойчивость отдельных сортов, прослеживать воздействие морозов на последующий рост и урожай различных культур. Наиболее перспективно использование камер полевой холодильной установки для определения морозостойкости гибридных сеянцев. Для такого промораживания не требуется сложных устройств. Достаточно расположить сеянцы прямоугольными площадками по размеру камеры 1,5×1,5×0,5 *м*.

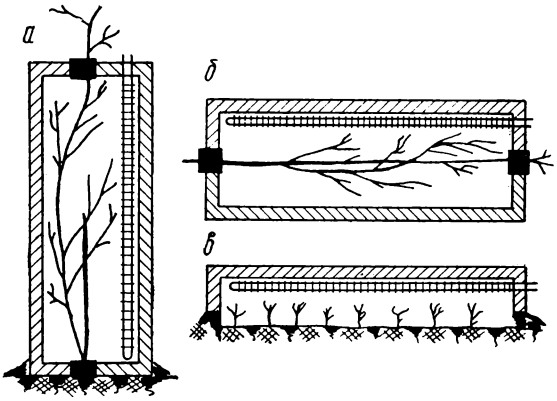


Рис. 2. Схема использования камер полевой холодильной установки:

а — для саженцев; *б* — для скелетных ветвей плодовых деревьев; *в* — для посевов озимых.

Промораживание в камере следует вести до температур, вызывающих обратимые повреждения; для Московской области они составляют —37, —40°. Все сеянцы, которые выживут после такого замораживания, могут быть использованы для дальнейших исследований.

Определение степени повреждений сводится к следующему: измеряется вся длина ветки, которая была проморожена, и длина всех побегов на ней, сумма этих величин принимается за 100%. После определения длины всех погибших побегов вычисляется процент погибших частей.

Установка может найти широкое применение в научно-исследовательских институтах, в лабораториях, на опытных станциях — везде, где ведется работа с низкими температурами. Многие научные и опытные учреждения, имея ее в своем распоряжении, смогут организовать систематическую работу над проблемой повышения морозостойкости растений. Необходимо быстрее организовать промышленное производство таких установок.

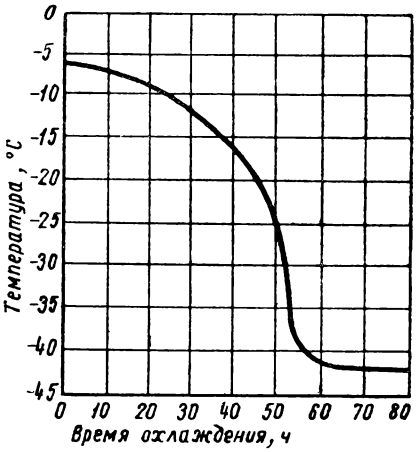


Рис. 3. Скорости снижения температуры при определении полевой холодостойкости.

Морозоустойчивость растений зависит от скорости снижения температуры. С целью выяснения оптимальных условий закаливания растений на Станции искусственного климата Института физиологии растений было проведено много опытов с различной скоростью замораживания ветвей плодовых пород. Эти опыты показали, как сильно изменяется морозостойкость в зависимости от скорости снижения температуры. Для того чтобы дать конкретные представления о значении режима промораживания, приво-

Морозостойкость яблони при разной скорости замораживания (по пятибалльной системе, исходная температура +2°)

Скорость снижения температуры	Конечная температура, °С					
	—20	—25	—30	—35	—40	—45
Мгновенное снижение до испытуемой температуры	2	3	5	5	5	5
Каждый час на 5° . .	0	2	3	5	5	5
Каждые 3 *ч* на 5° . .	0	0	2	3	5	5
Каждые 6 *ч* на 5° . .	0	0	2	3	5	5
Каждые 12 *ч* на 5° . .	0	0	1	2	4	5
Каждые 24 *ч* на 5° .	0	0	1	2	3	5

дим данные одного из наших опытов (см. таблицу). Морозостойкость оценивалась в баллах (0—5), причем баллом 0 отмечались растения, не получившие никаких повреждений, а баллом 5 — с необратимыми повреждениями, т. е. погибшие. Из приведенных данных следует, что морозостойкость связана с режимом промораживания, это подтверждено и в других опытах. Если ветки длительное время (3—5 суток) выдерживать при температуре —5, затем еще 3 или 5 суток при —10°, а после этого последовательно снижать температуру через час на 5°, то морозостойкость тканей повысится до —33, —40°. При более медленном снижении, например, через сутки на 5°, растения яблони выносят даже —60°, но с повреждениями древесины. В лабораторных условиях мы научились повышать и понижать морозоустойчивость многих растений, задавая различные режимы закаливания.

Опыт в саду подтвердил результаты наших лабораторных исследований. Ветви яблони, которые после закаливания в природных условиях сада повреждались при —40°, при более медленном охлаждении способны выносить с небольшими повреждениями древесины температуру до —50°. После такого мороза удалось сохранить живыми цветочные почки и получить урожай плодов. Целые деревья после замораживания до —60° также цвели.

При определении полевой морозостойкости растений режим промораживания в холодильных камерах должен соответствовать условиям данной местности. Мы попытались с помощью передвижной установки воспроизвести повреждения, которые получают растения в суровые зимы с резкими колебаниями температуры. На основании опытов выяснилось, что охлаждение растений следует начинать с температуры, при которой они находятся к началу опыта. В нашей практике такой температурой часто была —5, —7°. Были поставлены опыты, в которых растения последовательно (скорость снижения температуры 5° в час) охлаждались до испытуемого предела —42°.

При обследовании опытных ветвей после охлаждения до —38° видимых повреждений у них не оказалось, за исключением слабого побурения древесины. Еще более низкая температура (—40°) вызывала уже сильное побурение древесины и отмирание верхних концов ветвей, но не у всех сортов. При этой температуре наблюдаются сортовые различия. При температуре —42° повреждаются концы веток, древесина сильно буреет. Такой режим промораживания оказался наиболее удачным для растений Подмосковья, и мы испытывали его в Научно-исследовательском институте садоводства нечерноземной полосы, Научно-исследовательском институте садоводства им. И. В. Мичурина и в других учреждениях. Так как в опытах в Научно-исследовательском институте

садоводства им. И. В. Мичурина повреждения растений при такой методике оказались слишком суровыми, то совместно с В. К. Кошелевым в режим охлаждения была внесена поправка. В первую половину второй фазы закаливания температуру целесообразно понижать медленнее, а во вторую половину снижение можно ускорить. Подобный режим оказался удачным для определения сравнительной устойчивости сортов. Были проверены также усовершенствования приборов, контролирующих работу установки. Методические и практические эксперименты были проведены с использованием полевых опытов П. К. Урсуленко и В. К. Кошелева. При дальнейшем изучении зимостойкости плодовых деревьев особое внимание следует уделить изучению последействия низких температур и условий, повышающих морозостойкость.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

А. С. САХАРОВА, Н. А. ЯКУПОВ
Институт биологии Башкирского государственного университета им. 40-летия Октября

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД ПРОГНОЗА ЗИМОСТОЙКОСТИ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

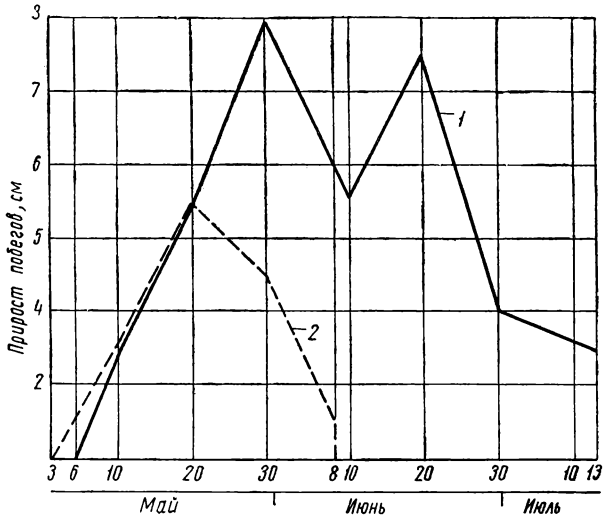
Одно из существенных биологических свойств древесных растений, определяющих успех их интродукции и возможность массовой культуры в условиях Башкирской АССР,— зимостойкость. Оценка зимостойкости местных и интродуцированных пород, произрастающих в коллекциях ботанических садов, дается часто глазомерно по степени и характеру повреждений в зимнее время с помощью специально разработанных шкал. При оценке зимостойкости древесных пород мы применяем восьмибалльную шкалу С. Я. Соколова (1957), согласно которой баллом 1 оцениваются растения, перезимовавшие без повреждений, баллом 2 — те, у которых погибли от мороза окончания однолетних побегов, 3 — погибли побеги последнего года на всю длину, 4 — погибли ветви последних двух лет, 5 — погибли ветви последних трех лет, 6 — погибли стволы до уровня снегового покрова, 7 — до корневой шейки, но растение возобновилось порослью и 8 — растение целиком погибло от морозов.

При такой глазомерной оценке незимостойкие породы выявляются только в суровые зимы, которые в Башкирии вообще и тем более в Уфе, где проводятся наши исследования, бывают сравнительно редко. Так, например, за последние десять лет (1954—1964 гг.) такая зима была только одна в 1958—1959 гг. (минимальная температура достигала в декабре —46°); она послужила серьезным испытанием на зимостойкость для интродуцированных в Уфе растений.

Для объективных рекомендаций к внедрению в производство изучаемых быстрорастущих деревьев и кустарников необходимы методы, позволяющие давать прогнозы зимостойкости этих растений по другим показателям, не зависящим от условий зимы и субъективных оценок. Одним из таких методов является морфофизиологический, разработанный лабораторией физиологии древесных растений Института биологии Башкирского государственного университета под руководством профессора Л. И. Сергеева. Для диагностики зимостойкости растений этой лабораторией используются следующие показатели: водоудерживающая способность, интенсивность роста побегов, содержание крахмала, олигосахаридов, белковых веществ, пролина, РНК (в коре побегов, чешуях и основании почек), активность ферментов (полифенолоксидазы, цитохромоксидазы), кислоторастворимые фосфорорганические соединения и др.

С 1957 г. мы изучаем зависимость между зимостойкостью древесных растений Ботанического сада и продолжительностью вегетационного пе-

риода, интенсивностью роста побегов, периодом глубокого покоя и водоудерживающей способностью листьев. Как показали исследования, для большинства изучаемых древесных пород подтверждаются выводы, сделанные Л. И. Сергеевым, К. А. Сергеевой и В. К. Мельниковым (1961). Согласно им, более высокой зимостойкостью обладают растения с интенсивным ростом весной и в начале лета, своевременной и полной подготовкой к зиме (прекращение роста побегов в длину, закладка и развитие зимующих почек), более ранним вступлением в глубокий покой, высокой водоудерживающей способностью листьев до конца вегетации. Наши наблюдения (1956—1964 гг.) по аронии черноплодной (*Aronia*



Динамика прироста побегов:
1 — арония черноплодная 1958—1964 гг., *2* — трескун амурский 1959—1963 гг.

melanocarpa L.) и трескуну амурскому (*Ligustrina amurensis* Rupr.) показали, что арония черноплодная, как не вполне зимостойкий вид, имеет продолжительный период вегетации, равный 163 дням (с 30 апреля по 10 октября), и растянутый период роста побегов — 68 дней (с 6 мая по 13 июля). Иногда у нее наблюдается вторичный рост. Период глубокого покоя у аронии заканчивается в конце ноября, водоудерживающая способность листьев колеблется в пределах 52,7—63,5% в мае — июне и снижается до 33,2% в сентябре, т. е. к концу вегетационного периода. Все это указывает на недостаточную зимостойкость аронии черноплодной. Действительно, до зимы 1958—1959 гг. она считалась в наших условиях зимостойкой породой, не наблюдалось зимних повреждений у нее и после 1959 г. Однако в суровую зиму 1958—1959 гг. у нее подмерзли концы однолетних побегов, а местами наблюдалось повреждение всего однолетнего побега.

Трескун амурский (сирень амурская) является одним из самых зимостойких дальневосточных видов, и результаты диагностики вполне подтверждают это. Трескун имеет сравнительно короткие периоды вегетации (149 дней, с 29 апреля по 25 сентября) и роста побегов (36 дней, с 3 мая по 8 июня); период глубокого покоя у него заканчивается в декабре; высокие показатели водоудерживающей способности сохраняются до конца вегетационного периода (65—70 % в мае — июне и 46,8% в конце сентября).

Продолжительность периода глубокого покоя, как считают исследователи (Сергеев и др., 1961), зависит от происхождения растения и в условиях Башкирии с зимостойкостью коррелирует не всегда. То же самое отмечали мы у сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris*), которая является вполне зимостойкой и имеет непродолжительный период глубокого покоя, отсутствующий у однолетних сеянцев. Последние растут в течение всего вегетационного периода и прекращают его только с наступлением холодов. Весной следующего года вегетация однолетних сеянцев начинается с продолжения роста недоразвитых двух-трех пар верхушечных листьев.

Необходимо отметить, что неполное использование морфофизиологического метода не всегда позволяет правильно оценивать зимостойкость древесных растений. Например, встречаются зимостойкие породы с продолжительным периодом вегетации и растянутым периодом роста: пузыреплодник калинолистный (*Physocarpus opulifolia*) и гордовина обыкновенная (*Viburnum lantana*), но известны и незимостойкие породы с коротким периодом вегетации (133—149 дней) и коротким периодом роста (24—26 дней): ясень носолистный (*Fraxinus rhynchophylla*) и рябина Мугеотта (*Sorbus Mougeotti*). Несмотря на такие отклонения, отмеченные лишь для немногих древесных растений, в условиях Башкирской АССР даже частичное применение морфофизиологического метода в большинстве случаев позволяет дать вполне удовлетворительный прогноз зимостойкости интродуцентов.

Физиологи считают, что зимостойкость древесных растений является комплексным показателем, зависящим от особенностей перестройки обмена веществ во всех живых тканях к началу зимнего периода. Время и глубина такой перестройки (Сергеев, Сергеева, 1959; Сергеев и др., 1959) находится в прямой зависимости от исторически сложившегося сезонного ритма изменений условий среды в районе произрастания растений и их физиологического состояния. Поэтому понятно, что только при изучении всего комплекса физиологических показателей в их динамике можно дать исчерпывающую характеристику зимостойкости растений.

ЛИТЕРАТУРА

Сергеев Л. И., Сергеева К. А. Морфофизиологические особенности годичного цикла развития древесных растений в Башкирии.— Рост растений. Изд-во Львовского гос. ун-та, 1959.

Сергеев Л. И., Даукаева Р. С., Кандарова И. В., Сахнов Н. С. О методах диагностики древесных растений на морозостойкость.— Научная конференция по вопросам морфофизиологической периодичности и зимостойкости древесных растений. Реф. и тез. докл. Уфа, 1959 (Башкир. фил. АН СССР).

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, 1961 (Башкир. фил. АН СССР).

Соколов С. Я. Современное состояние теории акклиматизации растений.— Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, Интродукция растений и зеленое строительство, 1957, вып. 5.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

Б. И. ФЕДОРАКО

Институт биологии Башкирского государственного университета им. 40-летия Октября

К ВОПРОСУ ЗИМОСТОЙКОСТИ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В ЗАПАДНЫХ ПРЕДГОРЬЯХ ЮЖНОГО УРАЛА

С 1961 по 1964 гг. лаборатория ботаники Башкирского университета изучала лесную растительность западных предгорий Южного Урала (правобережная часть бассейна р. Белой) в фитоценотическом аспекте (Кучеров, Федорако, 1964). Одновременно проводились полевые наблюдения по сравнительной зимостойкости отдельных древесных пород в естественных лесах, опиравшиеся на теоретические представления, развиваемые Л. И. Сергеевым (1959), о морфофизиологической периодичности и зимостойкости древесных растений.

Преобладающие растительные группировки западных предгорий Южного Урала представлены различными вариантами смешанных, широколиственных и частично елово-пихтовых лесов. Широколиственные породы: клен остролистный (*Acer platanoides*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), ильм (*Ulmus scabra*), вяз (*Ulmus laevis*), липа сердцелистная (*Tilia cordata*), произрастающие на западных склонах Южного Урала, находятся вблизи восточной границы своего ареала в малоблагоприятных для них климатических условиях. Основным ограничивающим фактором их распространения являются поздневесенние и раннеосенние заморозки, особенности температурного режима зимы. Изучение зимостойкости отдельных древесных пород в этих условиях приобретает особое значение.

Среди широколиственных лесов значительные площади занимают кленовые насаждения, представленные преимущественно кленником широкотравно-снытевым. Это тип производный, и возник он, по-видимому, на месте дубрав снытевых после сплошных рубок. Часто в древостое кленников сохранилась примесь дуба. Большинство кленников относится к группе низкопродуктивных насаждений порослевого происхождения и является источником получения только мелкоподелочной и дровяной древесины. Их можно использовать как пчеловодное угодье, относительно богатое нектаром, обеспечивающим ранневесенний взяток пчел. Как правило, кленники имеют большое количество суховершинных деревьев и много полного сухостоя, в отдельных случаях до 20 *м*^{3} на 1 *га*.

В некоторых пунктах западного предгорья Южного Урала (окрестности пос. Красноусольска, с. Ташлы, район Змеиной горы и др.) клен остролистный в сильной степени страдает от обмерзания (рис. 1). На пораженных зимними морозами участках наряду с полностью усохшими обычно имеются деревья с обмерзанием до 50% от общей протяженно-

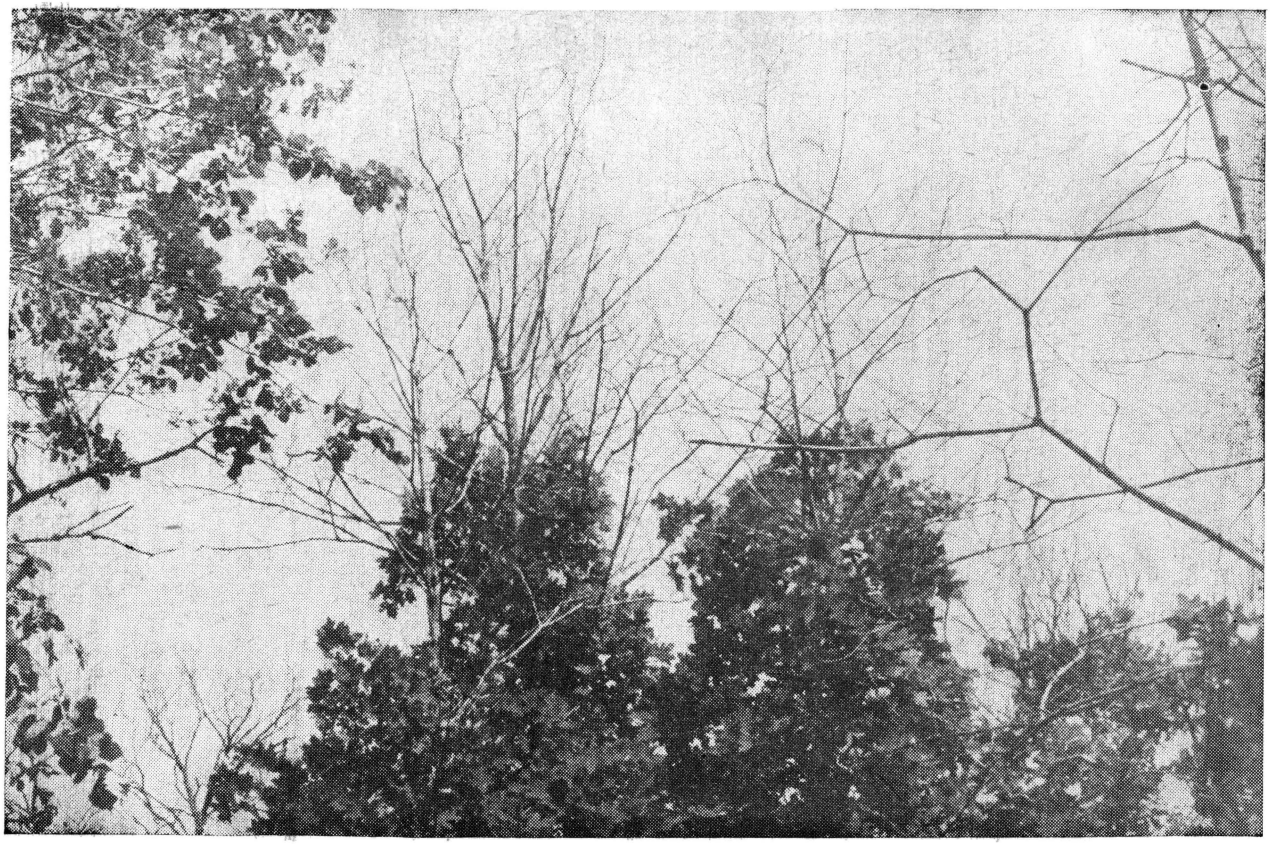


Рис. 1. Кленовые насаждения западных предгорий Южного Урала, сильно пострадавшие от зимних морозов.

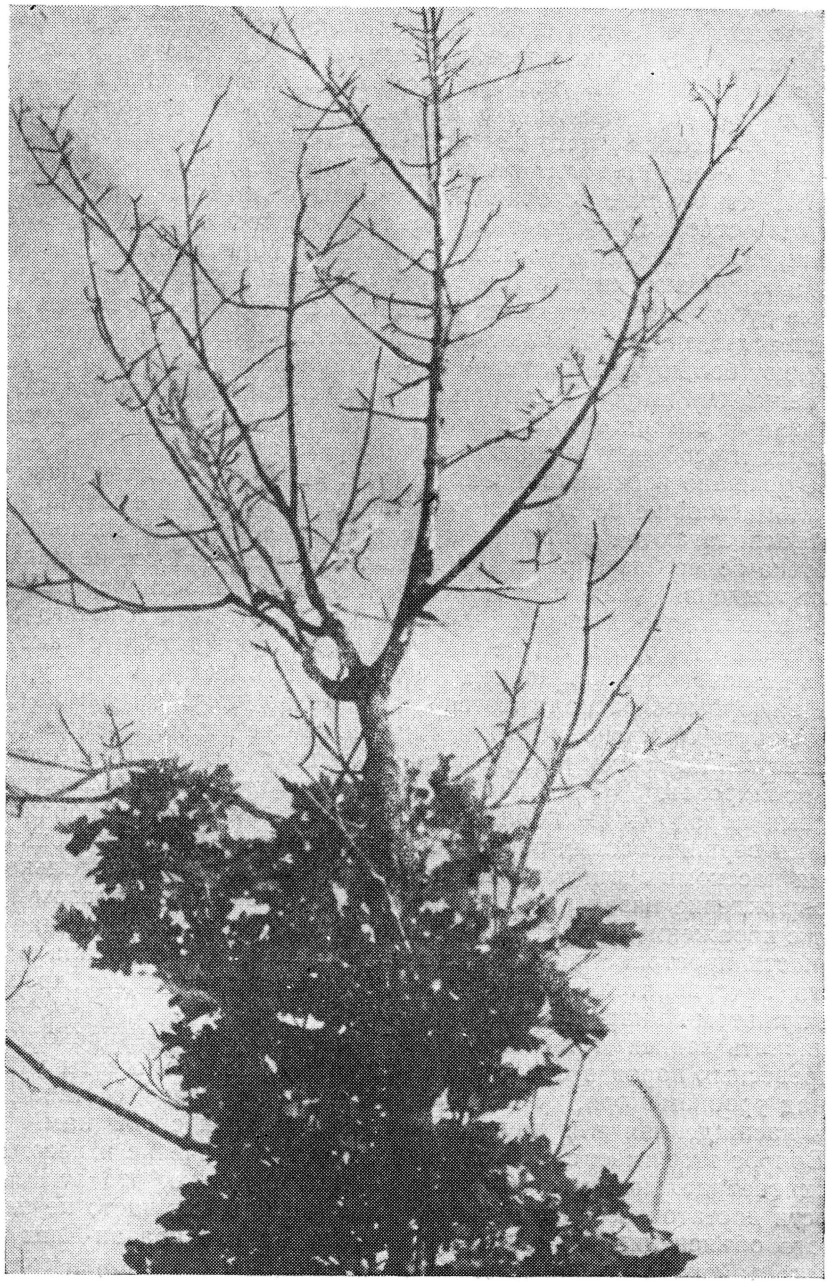


Рис. 2. Характер повреждения кроны клена остролистного.

сти кроны (рис. 2). Вблизи с. Ташлы на склоне южной экспозиции крутизной до 30° обнаружено особенно сильное повреждение деревьев клена от зимних морозов. Вершины и часто все осевые побеги кроны отмерзли до самого ствола и имели лишь частичную олиствленность за счет буйных водяных побегов, появившихся примерно с половины высоты кроны (рис. 3). В таких поврежденных морозами насаждениях клена остролистного как в чистых, так и смешанных, необходимо проводить сплошную вырубку пораженных деревьев, чтобы не допустить полной потери технических качеств древесины. Своевременная выборка товарных стволов клена позволит использовать обреченную на гибель древесину и создать лучшие условия для возобновления молодого поколения леса. Клен остролистный дает обычно под пологом леса довольно большое количество самосева, но выживаемость его низкая. Необходимо испытать в кленниках снытевых постепенные или узколесосечные чересполосные рубки для обеспечения успеха семенного возобновления клена, так как наблюдения позволяют предполагать, что его семенные экземпляры имеют большую зимостойкость, чем порослевые.

В смешанных широколиственных дубравах западных предгорий Южного Урала от зимних морозов больше всего страдает клен. У дуба осевые побеги и особенно вершины крон повреждаются в меньшей степени и более успешно восстанавливаются (рис. 4). Существенных повреждений у ильма вообще не отмечено, так как его деревья в основном невысоки и располагаются в нижних ярусах насаждений, где экологическая обстановка более благоприятна. У вяза также встречаются незначительные повреждения, чаще в виде некоторой изреженности верхней части крон и неполного облиствления. У липы в предгорьях Южного Урала повреждений от мороза мы не наблюдали. В соответствии с такой степенью интенсивности повреждений от низких зимних температур и весенних заморозков располагаются северные и восточные границы ареалов упомянутых широколиственных пород. Менее повреждаемые дальше продвигаются на восток и чаще встречаются к северу, чем более страдающие от морозов. У большинства характеризуемых широколиственных древесных пород мы не наблюдали массового отмирания пораженных морозами вершин, осевых побегов и целых стволов от последующего нападения насекомых или повреждения грибными болезнями. Только зимнее повреждение вяза (рис. 5), по-видимому, каким-то образом коррелирует с поражением его стволов голландской болезнью, но общая закономерность пространственного размещения границ его ареала в зависимости от сравнительной зимостойкости характеризуемых древесных пород при этом не нарушается.

Выяснить зависимость обмерзания крон деревьев у широколиственных древесных пород в предгорьях Южного Урала от высоты участков леса над уровнем моря, крутизны и экспозиции склонов, состава древостоя в насаждениях или других факторов внешней среды нам не удалось. Вопрос этот имеет самостоятельное научное значение и, несомненно, заслуживает дальнейшего изучения. Отметим только, что эти закономерности достаточно сложны и наблюдаемые явления часто не находят простого объяснения. Например, к востоку от д. Караван-Елги Гафурийского района в условиях, мало отличающихся от условий окрестностей пос. Красноусольска, клен и дуб имели гораздо меньшие повреждения от мороза. Здесь встречались даже отдельные шестидесятилетние клены, совершенно не имевшие повреждений в кронах.

Температурные факторы в предгорьях Южного Урала ограничивают распространение не только широколиственных древесных пород. В определенных экологических условиях они, по-видимому, отражаются на рас-

Рис. 3. Начало регенерации кроны клена остролистного, поврежденного зимними морозами.

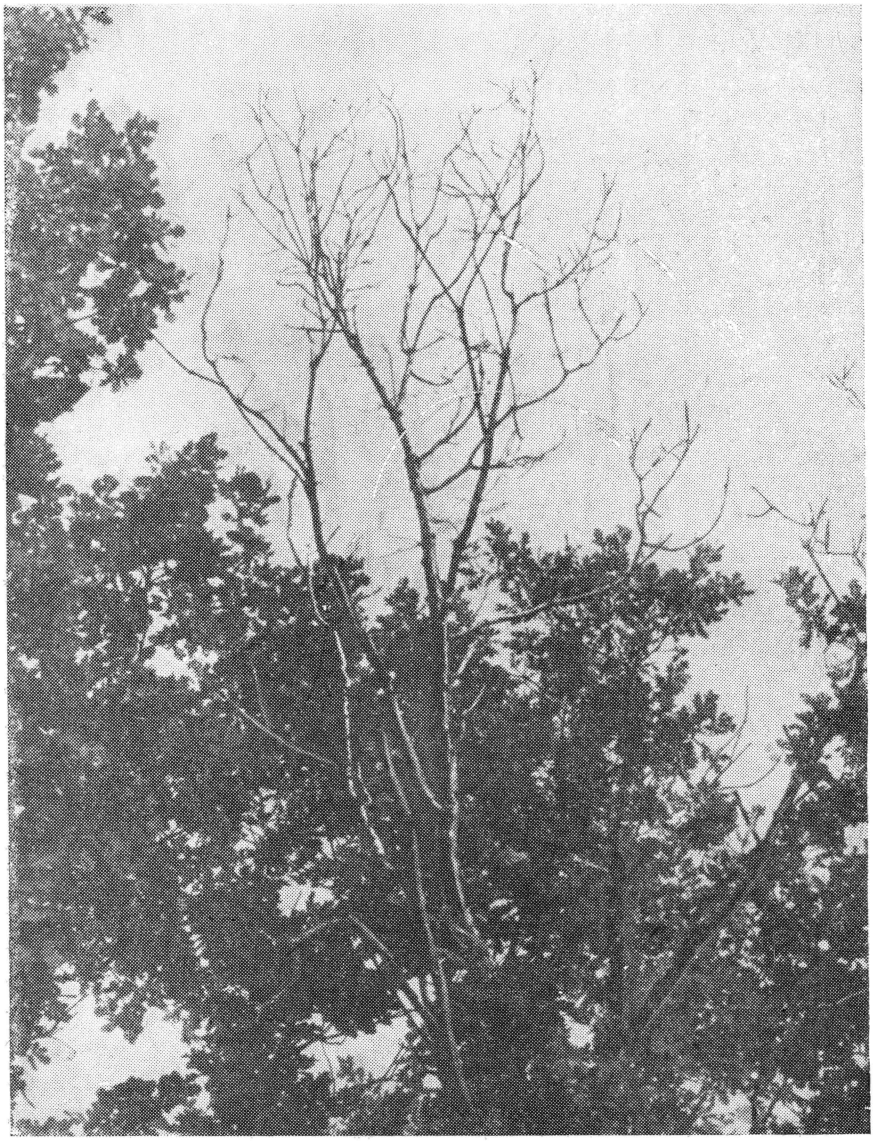


Рис. 4. Зимние повреждения дуба черешчатого под влиянием низких температур.

пространении и росте даже таких зимостойких древесных пород, как ель сибирская (*Picea obovata*) и пихта сибирская (*Abies sibirica*). Например, подрост пихты и в меньшей степени ели на открытых местах систематически повреждается поздневесенними заморозками, а в отдельные годы, когда сильный поздний заморозок воздействует на еще неодревесневший прирост, происходит полная потеря прироста текущего года (рис. 6). При воздействии ранних заморозков на начальных стадиях роста впоследствии образуется вторичный прирост. Побеги же, закончившие рост и одревесневшие, попадая под воздействие поздних утренних заморозков, оказываются достаточно устойчивыми к ним.

В горных ельниках Уфимского плато (Яман-Елгинский леспромхоз,

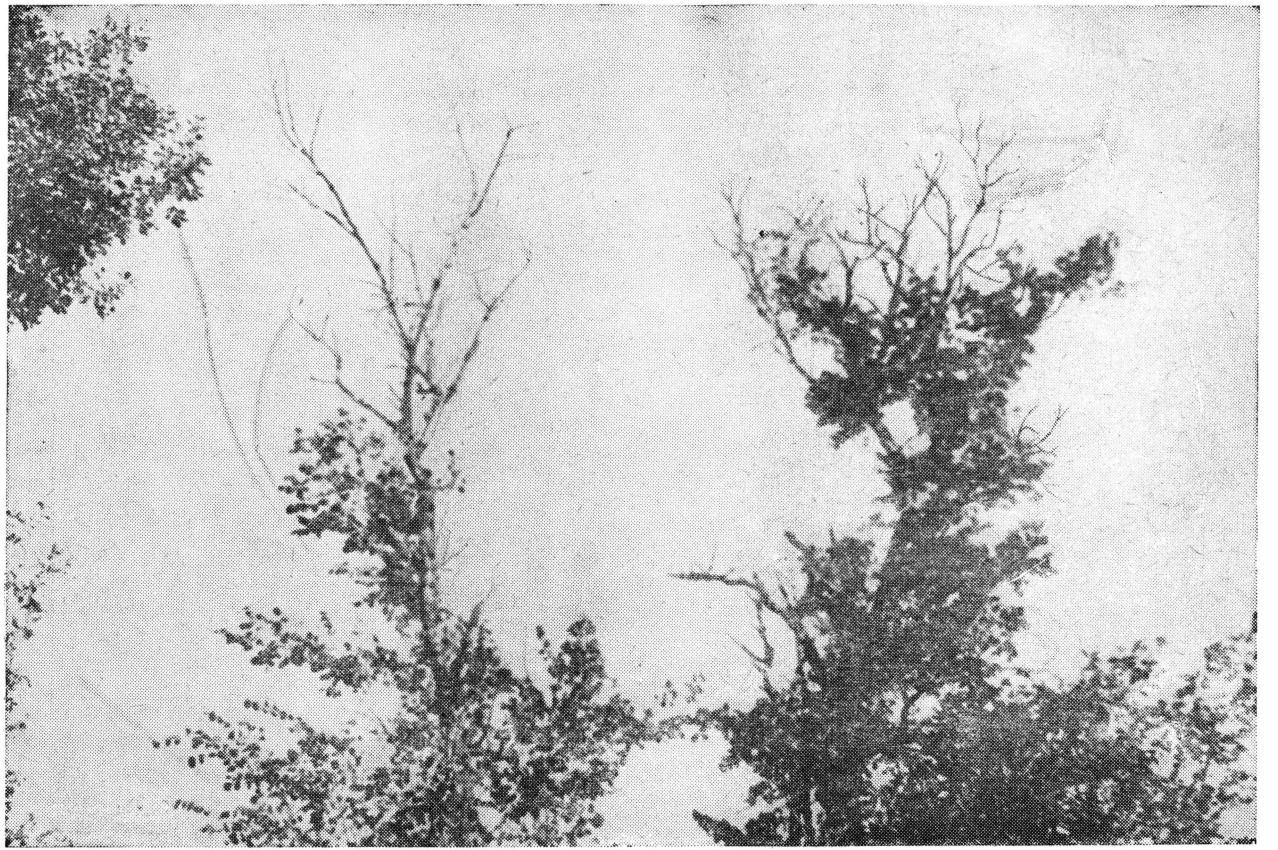


Рис. 5. Суховершинность и последующее отмирание вяза в результате комбинированного воздействия низких температур, голландской болезни и повреждения вторичными вредителями. Бассейн р. Лемезы.

Рис. 6. Повреждение молодых побегов пихты весенними заморозками.

Рис. 7. Повреждение открыто стоящих молодых елей поздневесенними утренними заморозками.

кв. 42, урочище Красный Камень) весенне-летнее подмерзание ели и особенно пихты было более сильным по сравнению с другими предгорными районами Башкирии. Здесь, на открытых холодных склонах, длина повисших пораженных заморозком бурых побегов достигала 10—12, тогда как в других местах равнялась всего 4—5 *см* (рис. 7).

Температурный фактор влияет на экологическую обстановку лесной растительности Южного Урала, в частности на формирование растительности и закономерности роста. Необходимо расширить изучение вопросов зимостойкости лесообразующих древесных пород в составе лесных фитоценозов, широко используя при этом комплексный морфофизиологический метод в условиях полевого физиологического эксперимента.

ЛИТЕРАТУРА

Сергеев Л. И. Особенности годичного цикла и зимостойкость деревьев и кустарников. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Кучеров Е. В., Федорако Б. И. К характеристике растительных ресурсов елово-пихтовых лесов Южного Урала.— Вопросы повышения продуктивности природных и культурных фитоценозов Башкирии, II. Уч. зап. Башкир. гос. ун-та, Биол. науки, 1964, вып. 19, № 2.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

В. И. ЮШКОВ
Институт экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР

АССИМИЛЯЦИОННЫЙ АППАРАТ СОСНЫ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

При изучении физиолого-биохимических процессов у древесных растений большое внимание уделяется изменениям этих процессов в связи с прохождением растениями различных периодов годичного цикла. Периодичности в годичном цикле развития древесных пород посвящено значительное количество работ; в своих исследованиях мы придерживаемся концепции, разрабатываемой Л. И. Сергеевым (1953). Ассимиляционный аппарат сосны (зимне-зеленая хвоя) отличается от лиственных древесных пород (сбрасываемая на зиму листва) тем, что дает возможность проследить динамику процессов, происходящих в нем в течение всего годичного цикла.

Один из важнейших показателей, характеризующих изменения ассимиляционного аппарата сосны в течение годичного цикла,— динамика содержания в хвое общего и белкового азота. Не менее существенны и показатели водного режима, в частности, водоудерживающая способность тканей хвои. Некоторые исследователи (Сергеев и др., 1961; Кулагин, 1963; и др.) указывают на коррелятивные связи между содержанием азота и водоудерживающей способностью хвои-листвы, между их водоудерживающей способностью и зимостойкостью растений.

Мы проводили исследования на междуречье Лозьва — Пелым в Зауралье (подзона северной тайги), характеризующемся избыточным увлажнением и низкими температурами почв, наличием длительной сезонной мерзлоты (Комин, 1962; Маковский, 1964). Объектами выбраны 25—30-летние молодняки пирогенного происхождения из двух типов лесорастительных условий: сосняк брусничниковый (повышенный участок рельефа, почва слабооподзоленная супесчаная, влажность почвы в течение вегетации изменяется от 40 до 80%), пробная площадь 1; сосняк багульниково-сфагновый (понижение мезорельефа), почва слабооподзоленная суглинистая, вода в июне и июле держится на уровне очеса), пробная площадь 2. Определение азота проводили по методике Л. Л. Щетинина и В. А. Бутенко (Щетинин, Бутенко, 1957), водоудерживающей способности — по методике, описанной Л. И. Сергеевым (Сергеев и др., 1961). У сосны изучали хвою пяти возрастов.

Мы уже указывали, что некоторые исследователи отмечают наличие корреляционной связи между содержанием общего и белкового азота и зимостойкостью растений (Parker, 1958; Сергеев и др., 1961; Кулагин, 1963; Кандарова, 1964; и др.). Полученные нами данные показывают, что содержание общего и белкового азота в хвое сосны (рис. 1) повы-

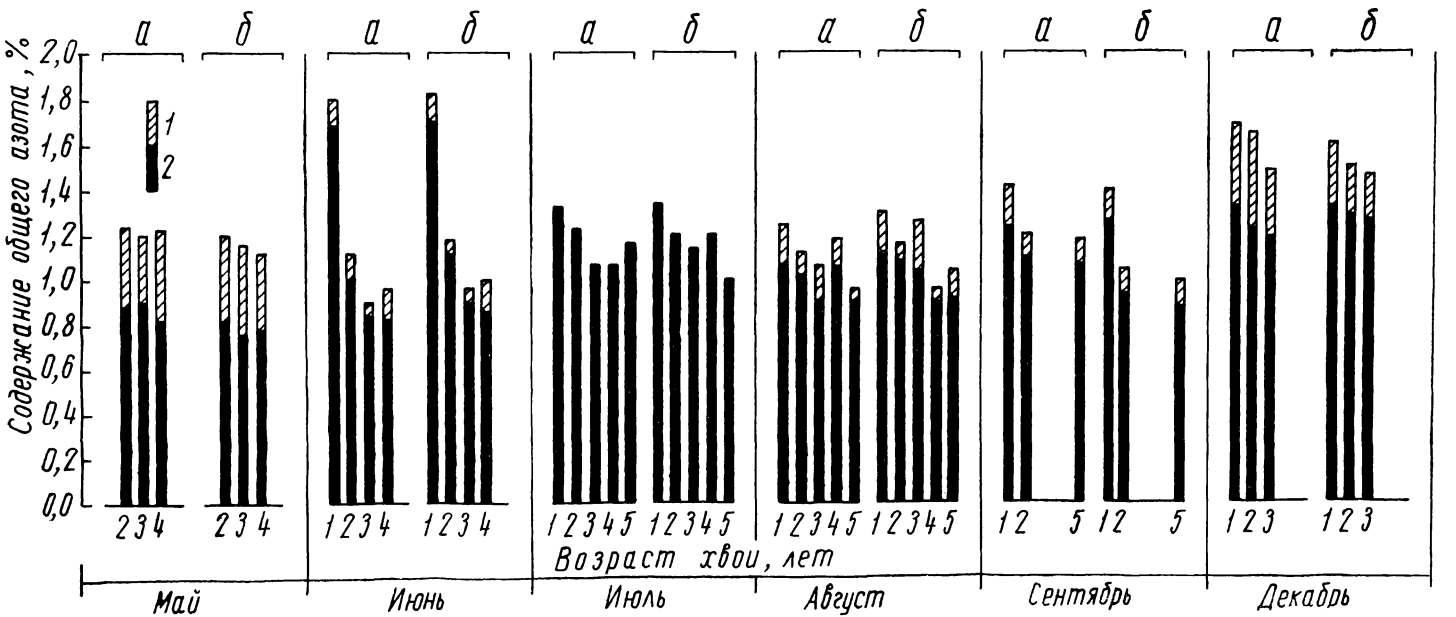


Рис. 1. Количество азота в разновозрастной хвое сосны в сосняке брусничниковом *а* и багульниково-сфагновом *б*.
Азот: *1* — белковый; *2* — небелковый.

шается к сентябрю, достигает максимума в декабре (период покоя) и вновь снижается к началу роста побегов (май). Хвоя первого года жизни в период интенсивного роста (июнь) содержит максимальное количество общего азота, в июле содержание азота резко падает. Содержание азота в хвое первого года жизни, как правило, выше, чем у хвои последующих возрастов.

Повышенное содержание азота в хвое первого года жизни объясняется тем, что в период роста, по данным П. И. Юшкова (1963, 1965а, 1965б), в молодой хвое накапливается 80—90% радиоуглерода от суммарного содержания его в побеге; оттока же ассимилятов из нее в ствол

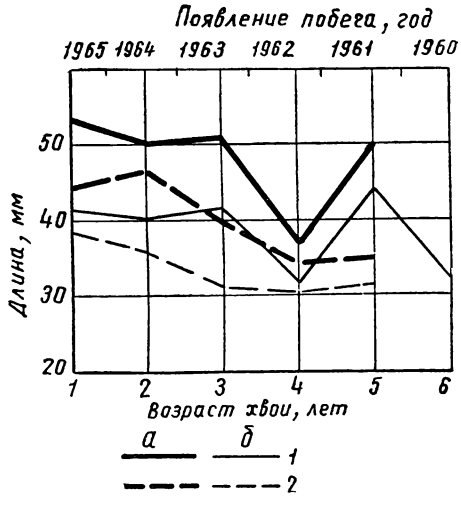


Рис. 2. Длина хвои сосны различного возраста в сосняке брусничниковом *1* и багульниково-сфагновом *2*:

а — на стволике; *б* — на боковом побеге.

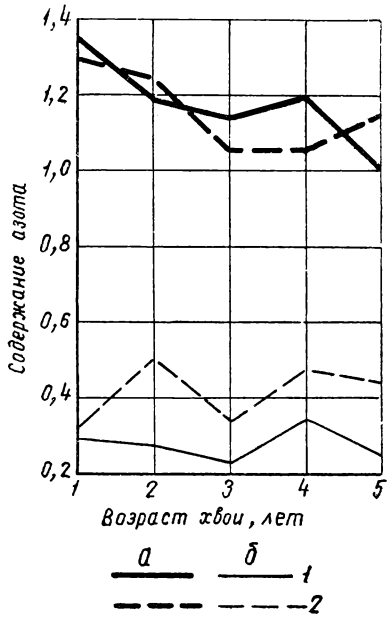


Рис. 3. Содержание азота в хвое сосны: *а* — в процентах к сухому весу, *б* — в миллиграммах на одну пару хвоинок.

Сосняки: *1* — брусничниковый; *2* — багульниково-сфагновый.

не наблюдается. Кроме того, в растущей хвое содержится воды в 1,5—2 раза больше, чем в хвое старших возрастов, а при определении содержания азота в пересчете на сухой вес это имеет существенное значение. Различия по содержанию общего и белкового азота между хвоей второго, третьего, четвертого года жизни выражены слабее, хотя имеется тенденция к их уменьшению с увеличением возраста.

При изучении вопроса о влиянии возраста на содержание общего и белкового азота необходимо учитывать, что хвоя в зависимости от условий в период закладки почек и роста формируется каждый год различной длины (рис. 2), причем эти различия иногда очень значительны (Абатуров, 1965). Поэтому при оценке полученных результатов, выраженных в процентах на сухой или сырой вес, необходимо учитывать это обстоятельство. Расчет содержания азота в абсолютных величинах (*мг*) на одну пару хвоинок (рис. 3) показывает, что иногда меняется даже характер зависимости содержания азота от возраста хвои. Так, наименьшее количество азота содержится не в пятилетней хвое, сформировав-

шейся в 1960 г., а в трехлетней, образовавшейся в 1962 г. При выяснении причин, приведших к нарушению выявленной закономерности, оказалось, что в 1962 г. в июне выпало наибольшее количество осадков за последние пять лет, что привело к избыточному переувлажнению почв и резкому ухудшению условий для ростовых процессов (В. И. Юшков, 1965). Как отмечает Ю. А. Терешин (1965), у ассимилирующих органов, сформировавшихся в неблагоприятных условиях, процессы старения происходят интенсивнее. Поэтому можно предполагать, что трехлетняя хвоя 1962 г. формирования физиологически старше четырехлетней, сформировавшейся в 1961 г.

Полученные данные позволяют сделать вывод, что в течение годичного цикла происходят закономерные изменения содержания общего и белкового азота в ассимиляционном аппарате сосны. Эти изменения связаны с прохождением сосной определенных периодов годичного развития: в начале периода роста побегов содержание общего и белкового азота повышается, в период скрытого роста снижается, снова повышается в период глубокого покоя и достигает максимума к началу периода вынужденного покоя. Исключение представляет однолетняя хвоя, максимум содержания азота в которой наблюдается в период ее интенсивного роста (июнь). С увеличением возраста хвои содержание в ней общего и белкового азота понижается, наибольшее количество его содержит однолетняя хвоя, различия между 2-, 3-, 4-летней хвоей невелики, однако тенденция к понижению содержания азота с увеличением возраста ассимилирующих органов ясно выражена. Хвоя пятого года жизни обычно содержит значительно меньше азота, в ней интенсивно проходят процессы старения, и она, как правило, в этом же году опадает. При сравнении ассимилирующих органов сосны обыкновенной и березы пушистой по динамике содержания в них общего и белкового азота оказалось, что максимум его содержания в листьях березы наблюдается в период интенсивного роста побегов (май — июнь), снижается к июлю (период скрытого роста) и повышается в начале августа (период покоя), в сентябре происходит листопад.

Количественные различия по содержанию общего и белкового азота в хвое сосны между сосняками брусничниковым (пробная площадь 1) и багульниково-сфагновым (пробная площадь 2) невелики. В начале и конце вегетации (периоды роста и глубокого покоя) содержание общего и белкового азота в хвое на пробной площади 1 выше, а в период скрытого роста ниже, чем на пробной площади 2. Однако при определении абсолютного содержания азота (*мг* азота в одной паре хвоинок) различия между пробными площадями 1 и 2 оказались более значительными. У среднемодельных деревьев на обеих площадях была подсчитана хвоя верхних четырех ярусов. Средний вес одной пары хвоинок 26,99 *мг* на пробной площади 1 и 23,89 *мг* на пробной площади 2; длина, соответственно, 42 и 41 *мм*; общее количество хвоинок 14 827 и 4971 пар; отношение сухого веса хвои к сухому весу побегов 106,6 и 162,4%; охвоенность 5,6 и 7,1 пары на 1 *см* длины побега. Эти данные говорят о том, что продуктивность работы ассимиляционного аппарата у сосны в сосняке брусничниковом выше, чем в сосняке багульниково-сфагновом. Эти различия, очевидно, обусловлены избыточной переувлажненностью сосняка второго типа, что создает неблагоприятные условия для сосны, по своей экологии сравнительно сухолюбивой (ксеромезофит).

Водоудерживающая способность ассимилирующих органов коррелирует с содержанием в них общего азота (рис. 4, см. рис. 1). Максимальное значение ее наблюдалось в период роста побегов. Молодая хвоя первого года жизни отличается очень высокой водоудерживающей способ-

ностью, которая в дальнейшем, как правило, понижается. Различия по водоудерживающей способности между 2-, 3-, 4-летней хвоей количественно невелики и объясняются процессами старения органов. При выяснении причин понижения следует иметь в виду, что с увеличением возраста снижается и общее содержание воды в хвое (Данилов, 1948; Молчанов, 1952; Терешин, 1965). Очень высокую водоудерживающую способность молодой хвои нельзя объяснить только связыванием воды на ее биоколлоидных структурах. Растущие органы характеризуются высоким содержанием воды (рис. 5), а при использованной нами методике определения водоудерживающей способности (по потере воды за 24 *ч*) сами размеры испаряющей поверхности играют роль ограничителей. У молодой хвои с меньшей листовой поверхностью, но в 1,5—2 раза большим содержанием воды не может испариться за равный промежуток времени в 1,5—2 раза больше влаги, чем у хвои старших возрастов. Различия в количестве испарившейся воды в абсолютных величинах находятся в пределах одного порядка величин.

При изучении водоудерживающей способности ассимилирующих органов сосны и березы оказалось, что максимальная водоудерживающая способность наблюдается у обоих видов в период роста побегов. Водоудерживающая способность листьев березы в несколько раз ниже, чем хвои сосны (при одновременном определении в июне у березы она составила 18, а у сосны 73%). Конечно, эти различия обусловлены анатомо-морфологическими особенностями ассимиляционных органов и прежде всего размерами их поверхности. Значительных различий по водоудерживающей способности хвои между сосняками брусничниковым и багульниково-сфагновым не установлено.

ВЫВОДЫ

1. В течение годичного цикла в хвое сосны происходят закономерные изменения в содержании общего и белкового азота. Они связаны с особенностями годичного цикла сосны. Водоудерживающая способность хвои сосны изменяется в течение годичного цикла таким же образом, как и содержание общего и белкового азота.

2. В процессе старения хвои содержание в ней общего и белкового азота, а также водоудерживающая способность понижаются. Наибольшие значения этих показателей наблюдаются у хвои первого года жизни, наименьшие, в большинстве случаев,— у хвои последнего года жизни. Хвоя, сформировавшаяся в годы с неблагоприятными условиями, отличается малыми размерами и содержит наименьшее количество общего азота. Можно предполагать, что процессы старения ее проходят быстрее.

3. Существенных различий по содержанию общего и белкового азота и по водоудерживающей способности у хвои сосны из сосняка брусничникового и сосняка багульниково-сфагнового не обнаружено. Продуктивность работы ассимиляционного аппарата у сосны в сосняке брусничниковом значительно выше, чем у сосны в сосняке багульниково-сфагновом.

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров Ю. Д. Изменение длины хвои в различных типах сосняков в зависимости от характера влагообеспеченности.— Физиология и экология древесных растений. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1965, вып. 43.

Данилов М. Д. Изменения веса и влажности хвои сосны обыкновенной в связи с собственным возрастом и возрастом дерева.— Докл. АН СССР, 1948, т. 59, № 8.

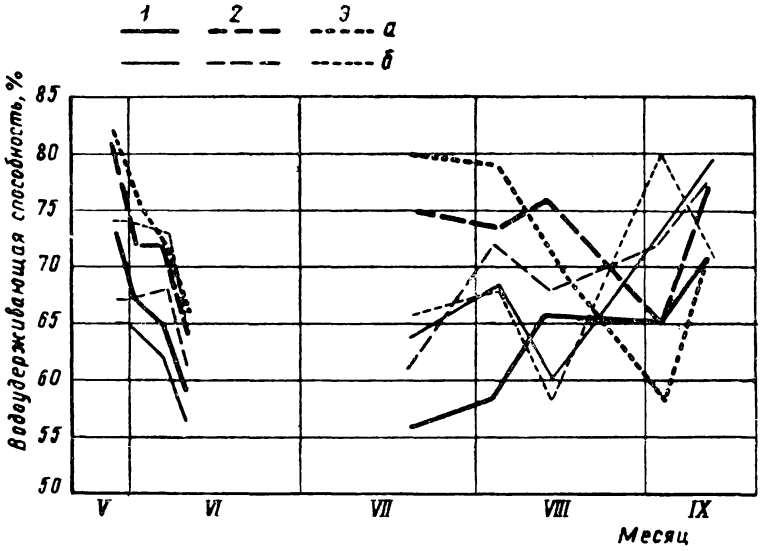


Рис. 4. Изменение водоудерживающей способности хвои.

Возраст хвои: *1* — год; *2* — два года; *3* — три года; сосняки: *а* — брусничниковый; *б* — багульниково-сфагновый.

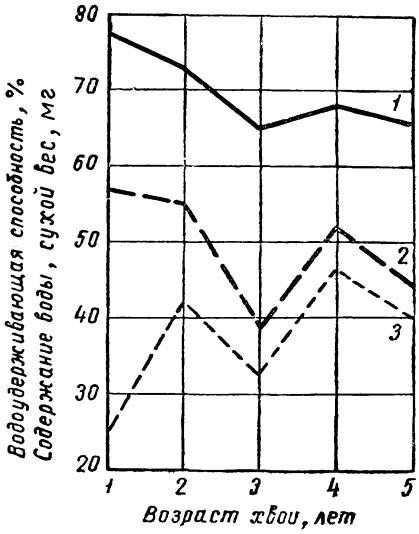


Рис. 5. Зависимость водоудерживающей способности от содержания воды в хвое сосны в сосняке брусничниковом 20 июля 1964 г.

— водоудерживающая способность; *2* — содержание воды в одной паре хвоинок; *3* — сухой вес хвои.

Кандарова И. В. Особенности азотного обмена зимостойких и незимостойких древесных растений.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Комин Г. Е. Возрастная структура и производительность заболоченных лесов междуречья Лозьвы и Пелыма.— Доклады второй научно-технической конференции молодых специалистов лесного производства Урала по итогам работ 1961 года. Свердловск, 1962 (Ин-т биологии УФАН СССР).

Кулагин Ю. З. Экология березы бородавчатой и березы пушистой в связи с особенностями их водного режима.— Экология и физиология древесных растений Урала. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1963, вып. 35.

Маковский В. И. Условия, причины и характер заболачивания лесов междуречья Лозьвы и Пелыма (Ивдельское Зауралье).— Природа и лесная растительность северной части Свердловской области. Труды Комиссии по охране природы, 1964, вып. 1 (УФАН СССР).

Молчанов А. А. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М., Изд-во АН СССР, 1952.

Сергеев Л. И. Выносливость растений. М., изд-во «Советская наука», 1953.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, 1961 (Башкир. фил. АН СССР).

Терешин Ю. А. Возрастные изменения водного режима хвои сосны обыкновенной в молодых насаждениях Южного и Северного Урала.— Физиология и экология древесных растений. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1965, вып. 43.

Щетинин Л. Л., Бутенко В. А. Колориметрический метод определения общего азота в почве и растениях.— Почвоведение, 1957, № 8.

Юшков П. И. О постфотосинтетическом распределении радиоуглерода в сосне обыкновенной.— Экология и физиология древесных растений Урала. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1963, вып. 35.

Юшков П. И. Распределение продуктов фотосинтеза в сосне.— Физиология и экология древесных растений. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1965а, вып. 43.

Юшков П. И. Об углеродном питании растущих ветвей молодых сосен.— Физиология и экология древесных растений. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1965б, вып. 43.

Юшков В. И. Особенности роста сосны и березы в заболоченных лесах междуречья Лозьва — Пелым.— Физиология и экология древесных растений. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1965, вып. 43.

Parker J. Changes in sugars and nitrogenous compounds of the free barks from summer to winter.— Naturwiss., 1958, Bd. 45, H. 6.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

П. М. ЖИБОЕДОВ
Казахский научно-исследовательский институт лесного хозяйства

ЗИМОСТОЙКОСТЬ ТОПОЛЕЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

С 1963 г. на трех стационарах Казахского научно-исследовательского института лесного хозяйства (Бармашинском, Тихоокеанском — Кокчетавской области и Шортандинском — Целиноградской) было начато сравнительное изучение некоторых физиологических показателей двенадцати различных сортов и клонов тополей в связи с их зимостойкостью. Изучение степени соответствия биологической периодичности в годичном цикле роста и развития тополей особенностям климата проводилось морфофизиологическим методом, разработанным Л. И. Сергеевым (Сергеев и др., 1961).

Результаты исследования показали, что тополя заметно отличаются от других зимостойких древесных растений по некоторым физиологическим показателям. Так, закономерная связь между более ранним интенсивным и непродолжительным ростом древесных растений и их зимостойкостью, установленная многими исследователями (Сергеев, Сергеева, 1959; Сергеев и др., 1961; Зигангиров, 1964), у тополей, как правило, отсутствует. У отдельных зимостойких сортов и клонов тополей рост побегов заканчивается несколько позднее (у подмосковного — 9 сентября), чем у менее зимостойких (у осокоря — 27 августа). Довольно продолжительный период роста наблюдается как у незимостойкого евроамериканского тополя — клон 239 (122 дня), так и у зимостойкого тополя подмосковного (125 дней). В то же время тополи бальзамический и Мичуринец, характеризующиеся сравнительно коротким периодом роста (111 дней), существенно различаются по степени зимостойкости. У других же древесных растений, зимостойких в условиях Северного Казахстана, период роста значительно короче (от 39 у липы мелколистной до 68 дней у черемухи).

Степень зимостойкости тополей не зависит также от начала их роста. Различные по зимостойкости тополи лавролистный и пирамидальный в 1964 г. начали рост одновременно 18 мая. Поэтому по срокам прохождения фенофаз и визуальным наблюдениям можно лишь приблизительно оценивать степень зимостойкости различных сортов и видов тополей.

Особенностью годичного цикла тополей является короткий период скрытого их роста. У многих же (как зимостойких, так и незимостойких) сортов и видов период скрытого роста совершенно не выявляется, так как рост побегов продолжается после перехода температуры через +10° С. В одинаковых условиях другие зимостойкие виды древесных рас-

Таблица 1

Водоудерживающая способность однолетних побегов тополей в 1964 г. по Бармашинскому стационару

Вид и сорт	Зимостойкость по Н. К. Вехову (1949), *балл*	Количество сохранившейся влаги через 24 *ч*, % к первоначальной влажности								
		Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
Бальзамический . .	4	82,4	—	75,2	75,9	75,1	70,0	78,9	84,5	84,9
Подмосковный . .	4	82,2	83,5	69,0	67,2	65,3	71,3	79,2	84,9	83,7
Берлинский	3	—	—	66,3	64,5	63,7	64,1	67,3	77,8	78,9
Мичуринец . . .	3—2	71,9	70,8	58,2	64,7	66,1	59,4	62,8	66,9	64,7
Евроамериканский . клон 239	2	—	66,6	—	72,5	70,5	62,2	55,1	68,8	64,2

тений имеют более продолжительный период скрытого роста (черемуха и яблоня сибирская 62 дня, липа 67 дней).

В глубокий покой тополи вступают в начале сентября и выходят из него в первой половине декабря, за исключением осокоря, у которого период глубокого покоя длится до 23—28 декабря. К тополям с относительно коротким периодом глубокого покоя относятся как зимостойкие сорта и виды (подмосковный, бальзамический, ивантеевский), так и менее зимостойкие (Мичуринец, Русский, Пионер). Наши исследования показали, что продолжительность глубокого покоя тополей не коррелирует с показателями их зимостойкости.

Исследованиями Л. И. Сергеева (1953; Сергеев и др., 1961), К. А. Сергеевой (1957), Ю. Е. Филипповой (1963) и А. М. Зигангирова (1964) установлена связь водоудерживающей способности листьев с зимостойкостью древесных растений. По их данным, листья зимостойких пород обладали более высокой водоудерживающей способностью, особенно во второй половине вегетации. Однако анализ наших данных показал, что у тополей между водоудерживающей способностью листьев и зимостойкостью связь отсутствует. Так, в начале сентября при 24-часовой экспозиции водоудерживающая способность листьев зимостойких тополей — подмосковный и бальзамический — равнялась 23,0 и 21,9%, а незимостойких — евроамериканский (клон 239) и итальянский пирамидальный — 47,2 и 30,3%. Не обнаружено также никакой зависимости между оводненностью листьев и зимостойкостью. Однако при изучении водного режима однолетних побегов тополей получены данные о тесной корреляции его с зимостойкостью. Водоудерживающая способность побегов у зимостойких сортов и видов тополей оказалась выше, чем у незимостойких. Особенно четко это наблюдается в конце вегетации и в зимне-весенний период (табл. 1). Одновременно с этим замечено, что однолетние побеги в начале вегетации имели довольно высокую оводненность (80—84%) как у зимостойких, так и у менее зимостойких видов и сортов. К осени оводненность побегов снижается значительно (до 47—50%) у зимостойких сортов и клонов и стабильна в течение всего зимнего периода в отличие от менее зимостойких.

Тополи с различной степенью зимостойкости различаются по величине зимней транспирации побегов. Выявлена прямая связь между водоудерживающей способностью побегов, определенной в летне-осенний период, и зимней транспирацией; виды и сорта тополей, обладающие более высокой водоудерживающей способностью, имеют меньшую интенсивность зимней транспирации. Мы установили, что низкие температуры

Таблица 2

Содержание сахаров в коре однолетних побегов тополей в 1964 г. по Бармашинскому стационару, балл

Вид и сорт	Моносахара												Олигосахара											
	Глюкоза						Фруктоза						Сахароза						Рафиноза					
	II	IV	VII	IX	X	XII	II	IV	VII	IX	X	XII	II	IV	VII	IX	X	XII	II	IV	VII	IX	X	XII
Бальзамический	4	1,5	3,5	2,5	3	4,5	0,5	3	3	4	4	5	4	3	—	2,5	3	5	4,5	3	—	—	2	6
Подмосковный	4	2	3	4	4	3,5	1	2,5	3	4	4	4	4	2	—	—	2,5	3	5	1,5	—	—	1	5
Берлинский	3	3,5	1,5	2	4	3,5	3,5	3,5	2	2	3	4	3,5	2	—	—	1	5	3,5	2	—	—	2,5	4
Мичуринец	3	0,5	2	3	3,5	4	2	1	3,5	2	4,5	4	2,5	1,5	—	—	Следы	1,5	2,5	1	—	—	Следы	2
Евроамериканский, клон 239	3	1	2,5	4	3,5	3	1	1	2,5	3	2	4	4	1,5	—	—	1,5	4	3	0,5	—	—	Следы	3,5

повреждают побеги незимостойких тополей еще в октябре — ноябре. Таким образом, гибель тополей от так называемой зимней засухи в наших опытах не наблюдалась.

В последние годы уделяется большое внимание исследованию содержания углеводов в тканях и органах растений в связи с их зимостойкостью (Коновалов, 1952; Христо, 1962; Зигангиров, 1964; Генкель, Окнина, 1964, и др.). К. А. Сергеева (1959) показала, что морозоустойчивость тканей растений повышается, когда в них появляются олигосахариды. Однако еще нет единого мнения о роли различных сахаров в устойчивости растений к неблагоприятным зимним условиям.

Мы изучили динамику сахаров в коре однолетних побегов тополей, отличающихся по степени зимостойкости, методом бумажной хроматографии по А. Н. Бояркину (1955). Исследования показали, что в период вегетации как у зимостойких (бальзамический и подмосковный), так и у менее зимостойких тополей (Мичуринец и евроамериканский, клон 239) обнаруживаются в основном моносахара (глюкоза и фруктоза), причем у морозостойких, как правило, в большом количестве (табл. 2). Осенью и особенно в период глубокого покоя появляются олигосахариды (сахароза и рафиноза). У зимостойких тополей сахароза обнаруживается в сентябре, у менее зимостойких — только в октябре-ноябре и содержится в меньшем количестве. Рафиноза у зимостойких тополей появляется в октябре, тогда как у менее зимостойких она отмечается только в ноябре-декабре. Содержание рафинозы в период глубокого покоя значительно выше у зимостойких сортов. В период вынужденного покоя также обнаруживается высокое содержание олиго- и моносахаридов. В коре побегов менее зимостойких видов и сортов тополей олигосахариды накапливаются в меньшем количестве. Наблюдаемое более активное и быстрое пробуждение почек у незимостойких тополей при перенесении их в оранжерейные условия в период вынужденного покоя подтверждает вывод К. А. Сергеевой (1959) об ингибирующем действии олигосахаридов. К весне идет постепенное уменьшение олигосахаридов.

В начале вегетации рафиноза исчезает у всех сортов, а сахароза обнаруживается только у зимостойких тополей.

ВЫВОДЫ

1. В условиях Северного Казахстана годичный цикл роста и развития тополей существенно отличается от цикличности других древесных растений. Тополя характеризуются довольно продолжительным периодом роста, коротким периодом скрытого роста и продолжительным периодом глубокого покоя.

2. Четкой связи между продолжительностью периодов роста и глубокого покоя и зимостойкостью тополей не обнаружено.

3. Оводненность и водоудерживающая способность листьев не являются показателями степени зимостойкости сортов и клонов тополей.

4. Установлена прямая связь между водоудерживающей способностью побегов во второй половине вегетации и в периоды покоя и зимостойкостью: у более зимостойких тополей выше водоудерживающая способность.

5. Зимняя транспирация не приводит к иссушению побегов до критического уровня, гибели от так называемой зимней засухи не наблюдалось.

6. У более зимостойких видов и сортов тополей олигосахариды осенью появляются раньше и в периоды покоя содержатся в большом количестве.

ЛИТЕРАТУРА

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

Вехов Н. К. К методике инвентаризации растений и записи наблюдений в дендрологических садах.— Бюлл. Глав. бот. сада АН СССР, 1949, № 2.

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

Зигангиров А. М. Физиологические исследования зимостойкости шиповников в Башкирии.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Коновалов И. Н. Изменение жизненных отправлений растений в связи с перенесением их в новые районы.— Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, Интродукция и зеленое строительство, 1952, вып. 2.

Сергеев Л. И. Выносливость растений. М., изд-во «Советская наука», 1953.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А. Морфофизиологические особенности годичного цикла развития древесных растений в Башкирии.— Рост растений. Изд-во Львовского гос. ун-та, 1959.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, 1961 (Башкир. фил. АН СССР).

Сергеева К. А. Критические периоды плодовых культур в условиях южного берега Крыма.— Биологические основы орошаемого земледелия. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Сергеева К. А. Роль сахаров в морозостойкости древесных растений.— Научная конференция по вопросам морфофизиологической периодичности и зимостойкости древесных растений. Реф. и тез. докл. Уфа, 1959 (Башкир. фил. АН СССР).

Филиппова Ю. Е. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений Кзыл-Орды. Автореф. дисс. Уфа, 1963.

Христо А. А. Период покоя и зимостойкость яблони в условиях Новосибирской области. Автореф. дисс. Томск, 1962.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

К. А. СЕРГЕЕВА, Т. Г. ГАЛИКЕЕВА, Ф. А. ШАМСУАРОВА

Институт биологии Башкирского государственного университета им. 40-летия Октября

ВЛИЯНИЕ ГИББЕРЕЛЛОВОЙ КИСЛОТЫ НА ЗИМОСТОЙКИЕ И НЕЗИМОСТОЙКИЕ ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

По годичному циклу развития зимостойкие древесные растения резко отличаются от незимостойких. У зимостойких растений в периоды покоя создается высокий потенциал физиологической активности, который обеспечивает им интенсивный рост и формирование листьев в более ранние сроки. Это дает возможность им своевременно подготовиться к зиме (Сергеев и др., 1961).

Важная роль в периоды вегетации у растений принадлежит физиологически активным веществам. Л. И. Сергеев (Сергеев и др., 1964) высказал гипотезу о том, что у незимостойких пород в условиях Башкирии поздний растянутый рост побегов, наряду с другими причинами, связан с недостаточным содержанием стимуляторов роста. В связи с этим большой интерес представляет гиббереллoвая кислота (ГК). Она является важным физиологически активным веществом и оказывает сильное влияние на растения (Чайлахян, 1961; Муромцев, Пеньков, 1962).

В литературе мало данных о влиянии ГК на обмен веществ у древесных растений, особенно в связи с их зимостойкостью. Известно, что ГК оказывает влияние на процессы роста древесных растений. Так, по данным Нельсона (Nelson, 1957), гиббереллин увеличивает прирост побегов у лиственных, тогда как хвойные не отзываются на его действие. М. Г.Тягны-Рядно (1963) ускорил рост сеянцев сосны и лиственницы в результате одновременной обработки семян гиббереллином и фильтратом микрофлоры лесных почв, а также при заражении семян микоризным грибом. При этом увеличилась мощность корневой системы и надземной части сеянцев. А. И. Ахромейко (1963) с помощью гиббереллина, особенно в сочетании с фосфорной внекорневой подкормкой, усилил рост надземной части саженцев клена и дуба. В. С. Соколов (1963) испытал действие ГК на сеянцах дуба черешчатого, шелковицы белой и акации желтой. В оптимальных дозах ГК стимулировала образование органов растений, но высокие концентрации ее угнетали растения (особенно корневую систему). М. Д. Данилов (1963), обрабатывая ГК черенки хорошо укореняющегося тополя бальзамического, ускорил распускание почек и рост побегов, однако рост корней при этом угнетался. О. С. Жуков (1963) испытывал действие ГК на различные плодовые растения и установил, что различные виды косточковых растений по-разному относятся к ГК. С. И. Машкин (1963) отмечает положительное влияние ГК на рост побегов и увеличение числа листьев у сирени обыкновенной, ясеня пушистого, жестера и других растений в условиях длинного и короткого дня. По

данным К. Ф. Виденина (1963), ГК стимулировала рост сеянцев лесной яблони, а по данным И. А. Коломийца и Т. М. Парфеновой (1963), такой же эффект получен на сеянцах яблони Антоновки и саженцах яблони Боровинки: у опытных саженцев листья были крупнее и нормальной окраски.

ГК не только стимулирует процессы роста стеблей; она влияет на развитие растений и урожай. Так, М. Х. Чайлахян, и М. Ш. Саркисова (1963) в результате опрыскивания ГК соцветия бессемянных сортов винограда получили повышение урожая в 2—4 раза за счет разрастания ягод. Авторы предполагают, что на рост ягод оказывают влияние гиббереллины и гиббереллиноподобные вещества, найденные в семенах. Поэтому гиббереллины, введенные извне, у бессемянных плодов стимулируют рост, а у плодов с семенами вызывают депрессию. В. И. Клюка (1963) с помощью ГК ускорил бутонизацию и цветение эфиромасличной розы. ГК снижает розеточность сеянцев древесных растений, заменяя действие низких температур (Машкин, 1963). Различные сорта черешни по-разному реагируют на ГК (Коверга и др., 1963): у одних сортов она повышает урожай, у других — снижает, а на некоторые не оказывает никакого действия. А. И. Усков (1963) установил, что опрыскивание (в конце цветения) раствором ГК вызывает у позднеспелого сорта яблони ренета Симиренко опадение цветков и завязей, а у раннеспелого сорта — увеличение сохранившихся завязей. Автор предполагает, что ГК вызывает изменение соотношения между ростом и развитием. Н. П. Чувашина (1963) сообщает, что применение ГК может быть перспективно в селекции для преодоления нескрещиваемости и повышения урожая плодовых растений.

Некоторым исследователям удалось с помощью ГК прервать покой у почек сеянцев тополя, дуба и клена остролистного, обработанных четыре раза в течение вегетационного сезона (Хотянович, Байдалина, 1959), у липы и грецкого ореха, обработанных в период скрытого роста и глубокого покоя (Зиновьев и др., 1961), саженцев яблони при инъекции раствора в почки (Коломиец, Парфенова, 1963), плодоносящих деревьев черемухи обыкновенной, березы бородавчатой, клена ясенелистного, вишни захаровской и лещины обыкновенной (мужские соцветия) при нанесении ГК в подрезанные почки в период глубокого покоя. У липы и яблонь покой прервать не удавалось (Кандарова, 1964).

ГК влияет на обмен веществ, морфологическое и анатомическое строение древесных растений. Так, А. В. Хотянович и Н. А. Байдалина (1959) показали, что прирост побегов увеличивается за счет увеличения длины и числа клеток вторичной древесины. И. Н. Коновалов и Л. С. Зиновьев (1963) установили, что ГК, нанесенная на растения во второй половине лета, у липы увеличила сумму углеводов, а у грецкого ореха уменьшила. Несоответствие роста надземной части и корней ведет к нарушению морфогенеза, но у взрослых деревьев липы такого нарушения не было. По данным И. В. Кандаровой (1964), в июне воздействие ГК вдвое снижало водоудерживающую способность у листьев яблони и розы, но по содержанию сахаров и аминокислот закономерность не обнаружена. ГК влияет и на зимостойкость древесных растений. Известно, что ГК, вызывая усиленный и продолжительный рост сеянцев древесных растений, снижает их морозостойкость (Коновалов и др., 1960). Инъекция ГК в деревья в начале периода роста побегов дает различный эффект на зимостойких и незимостойких древесных растениях (Сергеева, Кандарова, 1962, 1963; Сергеев и др., 1964). Предпосевная обработка ГК семян и опрыскивание сеянцев белой акации и ольхи снизило содержание сахаров и морозостойкость (Брокс, 1963).

Действие ГК на растения разнообразно, но механизм действия пока еще неизвестен. Некоторые ученые считают, что ГК действует на растения через ауксиновый обмен (Laborie Marie-Esther, 1963; Гукова, Фаустов, 1963; Sastry Krishna, Muir, 1964, и др.). Мак-Кюн, Галстон и Пиле (цит. по Бутенко и др., 1963) считают, что ГК ингибирует активность пероксидазы и ауксиноксидазы в растениях: подавление ферментов, разрушающих ауксины, ведет к накоплению последних. Р. Г. Бутенко (Бутенко и др., 1963), изучая действие ГК на рост изолированной ткани дикого винограда в зависимости от ауксинового обмена, пришла к такому же заключению. Нам представляется, что в данных Р. Г. Бутенко (Бутенко и др., 1963) заслуживает также внимания обратная корреляция между содержанием сахарозы и ростом растений. ГК в вариантах «темнота», «красный свет», «белый свет» увеличила содержание сахарозы соответственно на 31, 74, 9%. В первых двух вариантах под влиянием ГК было торможение роста, а на белом свете — стимуляция. Возможно, что сахароза явилась ингибитором роста. К. З. Гамбург (1963), применяя кинетический анализ взаимодействия гиббереллина и ауксина, пришел к заключению, что наблюдается независимое действие гиббереллина и ауксина; ГК самостоятельно действует на рост.

Наши опыты проведены в 1963 г. на территории Ботанического сада Башкирского государственного университета (г. Уфа). Объектами исследования были различные по зимостойкости древесные растения посадки 1951 г.: зимостойкие — черемуха обыкновенная, яблоня Таежное, наиболее зимостойкая из крупноплодных яблонь Шаропай; незимостойкие крупноплодные яблони — Грушовка московская, Башкирский красавец и Пепин шафранный.

Водный раствор ГК по 50 *мл* (концентрация 300 *мг/л*) вводили в скелетные ветви растений по методу Роуча (Roach, 1939). В контрольные ветви вводили воду. Время введения ГК в растения приурочивалось к началу периода роста побегов и колебалось в интервале 6—14—20 мая, в зависимости от зимостойкости опытных растений.

Исследования проводили морфофизиологическим методом с учетом метеорологических условий года. Весной и в первую половину лета 1963 г. осадков было сравнительно мало, а среднесуточная температура воздуха была около +15°, во вторую половину лета температура повысилась. Максимальное для года количество осадков выпало в июле, августе и сентябре.

Рост побегов. Известно, что зимостойкие растения имеют более интенсивный и короткий период роста. ГК не влияла на цветение, но ее действие значительно сказалось на побегах. Данные табл. 1 и рис. 1 показывают, что ГК увеличила прирост побегов у всех растений. Однако она по-разному отразилась на интенсивности и продолжительности роста побегов у зимостойких и незимостойких растений.

У зимостойких (черемуха, яблоня Таежное) в первую половину периода роста ГК снизила интенсивность роста побегов, а у незимостойких крупноплодных яблонь значительно повысила. У последних раньше происходило формирование листового аппарата. Под действием ГК у первых рост закончился (в сравнении с контрольными деревьями) позже на месяц, а у вторых — изменений не было или рост затянулся лишь на несколько дней. Все это говорит о том, что подготовка к зиме у крупноплодных яблонь в опытном варианте должна быть лучше, чем в контроле, а у зимостойких — наоборот. Таким образом, ГК, введенная в начале периода роста побегов, оказывает различное влияние на процессы роста зимостойких и незимостойких древесных растений.

Морфогенез древесных растений. ГК оказала сильное

Таблица 1

Влияние гибберелловой кислоты на рост побегов древесных растений в 1963 г. (К — контроль, Г — гибберелловая кислота)

Порода, сорт	Вариант опыта	Дата начала роста	Дата конца роста	Средний прирост побегов, *см*
Черемуха обыкновенная	К	4/V	24/VI	33,6
	Г	4/V	23/VII	44,3
Яблоня Таежное	К	14/V	7/VI	11,8
	Г	14/V	8/VII	21,5
Яблоня Шаропай	К	18/V	8/VII	11,8
	Г	18/V	23/VII	26,7
Яблоня Грушовка московская .	К	20/V	8/VII	9,7
	Г	20/V	8/VII	14,5
Яблоня Башкирский красавец .	К	18/V	8/VII	12,3
	Г	18/V	8/VII	17,1
Яблоня Пепин шафранный . . .	К	18/V	8/VII	11,9
	Г	18/V	23/VII	26,9

влияние на морфогенез побегов зимостойких растений. Побеги у них были изогнутые, тонкие, бледно-зеленые, пробковый слой слабо пропитан суберином. При анатомических исследованиях текущего прироста у побегов черемухи обнаружено образование вторичного годичного коль-

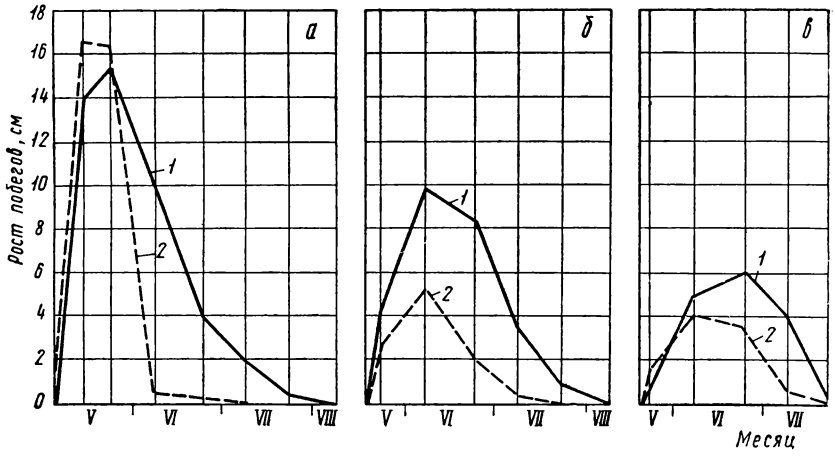


Рис. 1. Динамика роста побегов черемухи обыкновенной *а*, яблони Шаропай *б*. яблони Грушовка московская *в*.

1 — контроль; *2* — гибберелловая кислота.

ца (рис. 2). Листья на ветках опытных растений были узкие, длинные, этиолированные и более мелкие, чем на контрольных деревьях. Нарушение нормального морфогенеза в большей степени проявилось у черемухи в сравнении с яблоней Таежное. 14 мая были обнаружены некрозные пятна около жилок (черемуха) и по краям листовых пластинок (яблони Таежное и Шаропай) подопытных деревьев. У незимостойких крупноплодных яблонь отклонений от нормального морфогенеза побегов не на-

Таблица 2

Влияние гиббереллoвой кислоты на интенсивность дыхания листьев, *мг* CO_2 на 1 *г* сухого вещества за 1 *ч* (К, Г — см. табл. 1)

Порода, сорт	Вариант опыта	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Черемуха обыкновенная	К	2,09	0,69	0,40	0,33	0,39
	Г	1,85	1,09	0,54	0,37	0,51
Яблоня Шаропай	К	3,50	2,23	0,81	0,45	0,75
	Г	2,44	1,39	0,80	0,44	0,77
Яблоня Грушовка московская	К	3,11	1,52	0,91	0,57	0,87
	Г	4,70	1,71	0,96	0,58	0,95
Яблоня Башкирский красавец	К	3,72	1,34	1,06	0,42	0,89
	Г	4,05	1,77	1,17	0,42	0,81

блюдалось. ГК не оказала заметного влияния на цветение и плодоношение деревьев в текущем году.

Интенсивность дыхания. Известно (Сергеев и др., 1961), что интенсивность дыхания листьев во вторую половину лета выше у незимостойких пород. Данные показывают (табл. 2), что общий характер кривой интенсивности дыхания листьев в течение вегетационного периода в опытных вариантах остается таким же, как и в контроле. В период роста побегов у всех видов и сортов интенсивность дыхания сначала высокая, но во вторую половину лета снижается. Однако зимостойкие и незимостойкие растения по-разному реагируют на ГК. У более зимостойких растений в период роста побегов она снижала интенсивность дыхания, а во второй половине лета несколько повышала. Это свидетельствует о снижении уровня физиолого-биохимических процессов, связанных с повышением зимостойкости растений. У незимостойких же крупноплодных яблонь, наоборот, весной и в первую половину лета под влиянием ГК интенсивность дыхания повышалась, а во вторую половину лета оставалась почти на одном уровне с контролем, что важно для подготовки растений к зимовке. Наиболее существенное влияние ГК оказала на интенсивность дыхания листьев в период роста побегов.

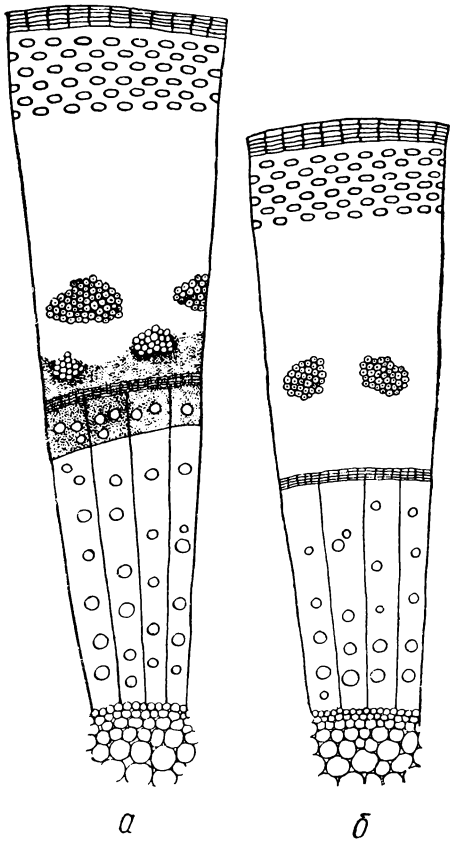


Рис. 2. Поперечные срезы побегов (прироста текущего года) черемухи обыкновенной:
а — контроль; *б* — гиббереллoвая кислота.

Интенсивность фотосинтеза. Зимостойкие растения отличаются от незимостойких более низкой интенсивностью фотосинтеза, особенно к концу вегетации (Сергеев и др., 1961). Интенсивность фото-

Таблица 3

Влияние гибберелловой кислоты на интенсивность фотосинтеза листьев, *мг* CO_2 на 100 *см*² листовой поверхности за 1 *ч* (К, Г — см. табл. 1)

Порода, сорт	Вариант опыта	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Черемуха обыкновенная	К	13,07	21,47	11,23	6,47	19,24
	Г	7,94	19,50	8,56	7,60	24,39
Яблоня Таежное	К	7,86	11,43	19,42	12,36	17,01
	Г	7,39	15,61	14,66	10,54	26,21
Яблоня Шаропай	К	41,29	6,53	13,54	10,18	7,98
	Г	25,49	6,44	13,21	10,72	7,06
Яблоня Грушовка московская	К	3,45	19,50	14,00	9,75	27,42
	Г	12,87	19,56	14,69	9,38	25,81
Яблоня Башкирский красавец	К	16,81	12,93	11,53	9,18	16,57
	Г	19,54	9,07	12,61	10,43	11,02
Яблоня Пепин шафранный	К	31,16	7,37	16,06	18,18	15,03
	Г	58,75	7,67	16,00	17,92	8,96

синтеза мы определяли по Д. А. Комиссарову (1948), данные приведены в табл. 3. В период роста побегов у зимостойких растений ГК снижала, а у незимостойких повышала интенсивность фотосинтеза. В связи с влажной и теплой погодой в сентябре интенсивность фотосинтеза была высокой почти у всех растений. Однако у зимостойких растений (черемуха, яблоня Таежное) ГК усилила интенсивность фотосинтеза, а у незимостойких крупноплодных яблонь снизила. Следовательно, листья этих яблонь осенью раньше понижали свою физиологическую активность.

Водоудерживающая способность листьев. Установлено, что количество коллоидно связанной воды и водоудерживающая способность значительно выше у зимостойких пород в сравнении с незимостойкими (Сергеев и др., 1961). ГК снизила водоудерживающую способность листьев в подавляющем большинстве случаев, особенно в период роста побегов. Однако к концу вегетации у незимостойких яблонь под влиянием ГК она повышалась или находилась на одном уровне с показателями в контроле. Очевидно, ГК не ослабила подготовку растений к зимовке.

Содержание сахаров в побегах. При низкой температуре в тканях растений происходит накопление олигосахаридов. Содержание рафинозы находится в прямой корреляции с зимостойкостью различных древесных растений (Сергеев и др., 1961). Сахара мы определяли в октябре 1963 г. и январе 1964 г. хроматографически, по А. Н. Бояркину (1955).

У зимостойких растений (контроль) содержание сахарозы и особенно рафинозы в побегах было значительно выше, чем у незимостойких пород. У зимостойких пород ГК снизила содержание олигосахаридов и повысила содержание моносахаридов (глюкозы, фруктозы). У незимостойких растений ГК существенного влияния на содержание сахаров не оказала. Следовательно, у зимостойких пород ГК изменила углеводный обмен в сторону снижения зимостойкости, а у незимостойких этого не произошло.

Активность полифенолоксидазы и пероксидазы. Известно, что полифенолоксидаза разрушает ауксины и ее активность осенью выше у зимостойких пород, а активность пероксидазы у плодовых

деревьев повышается при повреждениях (Сергеев, Сергеева, 1964). Активность указанных ферментов мы определяли в почках и побегах гистохимическими методами в октябре 1963 г. и январе 1964 г.

Осенью в почках зимостойких растений (черемуха, яблоня Шаропай) ГК снизила активность полифенолоксидазы, а у незимостойкой яблони Башкирский красавец — нет. В побегах зимостойких растений ГК вызвала небольшое повышение активности пероксидазы, у незимостойких активность пероксидазы не обнаружена. Очевидно, у первых подготовка к зимовке шла слабее.

Биоэлектрические потенциалы растений. Биоэлектрические потенциалы (БЭП) являются важным показателем, характеризующим жизнедеятельность растений. БЭП мы определяли по методике И. И. Гунара и А. М. Синюхина (Мельников, Сергеев, 1964). О раздражимости клеток судили по БЭП действия после раздражения их электрическим током в 1,5 *в* в течение 5 *сек*, учитывая при этом «всплеск» БЭП и время «успокоения».

Высокие БЭП были обнаружены в период роста побегов. Во второй половине лета и в сентябре они резко падают. У зимостойких растений значения БЭП в течение вегетационного периода ниже, чем у незимостойких. На воздействие ГК различные по зимостойкости растения реагировали по-разному. У зимостойкой яблони Таежное ГК повысила значение БЭП, у незимостойких Грушовки московской и Башкирского красавца снизила. Сравнительно зимостойкая яблоня Шаропай заняла промежуточное положение.

Таким образом, древесные растения в зависимости от степени их зимостойкости по-разному реагируют на физиологически активные вещества, в частности на гиббереллoвую кислоту. ГК (300 *мг/л*), введенная в начале периода роста, оказала отрицательное влияние на зимостойкие растения. Это физиологически активное вещество нарушило координацию различных физиологических процессов в сложившейся годичной периодичности и тем самым снизило подготовку растений к зимовке. У зимостойких растений ГК в период роста побегов снизила интенсивность фотосинтеза и дыхания листьев, а в период скрытого роста и в сентябре повысила. В начале рост был подавлен, а затем затянулся на 15—30 дней. В то же время водоудерживающая способность листьев опытных растений была низкая, обнаружилось нарушение нормального морфогенеза. Активность полифенолоксидазы и содержание олигосахаридов (защитных веществ) осенью были понижены. В результате подготовка к зиме была ослаблена.

На незимостойкие растения этот стимулятор роста оказал положительное влияние. ГК в начале вегетации повысила интенсивность фотосинтеза и дыхания листьев, а также интенсивность ростовых процессов побегов, что способствовало увеличению листовой поверхности. Однако во второй половине лета интенсивность этих физиологических процессов понижалась, они были на уровне или ниже контроля. Усиливая интенсивность роста побегов, ГК не затянула период роста. Такое смещение годичной ритмики яблонь (в условиях Башкирии) способствовало тому, что физиологические процессы в более ранние сроки были направлены в сторону повышения устойчивости растений. К осени ГК не снижала водоудерживающую способность листьев, содержание олигосахаридов и активность полифенолоксидазы, как это наблюдалось у зимостойких растений. Показатели БЭП указывали на повышение зимостойкости. Обследование растений после зимовки показало, что верхушки побегов у зимостойкой черемухи обыкновенной подмерзли, а у яблонь нет. Таким образом, гипотеза Л. И. Сергеева о том, что у незимостойких пород в

Башкирии поздний растянутый рост побегов связан с недостаточным содержанием стимуляторов роста, подтвердилась. Однако действие ГК на различные по зимостойкости древесные растения зависит также от условий внешней среды и сроков ее введения. При более благоприятных условиях роста в 1962 г. (несмотря на отрицательное действие ГК) черемуха дала прирост в два раза больше, чем в 1963 г. Положительное влияние на незимостойкие растения оказывает ГК, введенная только в начале периода роста.

ВЫВОДЫ

1. ГК, введенная в растения в начале периода роста, оказывала различное влияние на зимостойкие и незимостойкие древесные растения.

2. У зимостойких растений, имеющих достаточно ростовых веществ, ГК, нарушая сложившуюся в условиях Башкирии годичную ритмику, направляла физиологические процессы в сторону снижения зимостойкости. У незимостойких же крупноплодных яблонь (имеющих недостаточный уровень содержания ростовых веществ) ГК, повышая в начале лета интенсивность ростовых процессов, способствовала более своевременной подготовке растений к зиме.

3. ГК может быть использована для управления годичной морфофизиологической периодичностью древесных растений с целью повышения их зимостойкости.

ЛИТЕРАТУРА

Ахромейко А. И. Влияние гиббереллина на рост сеянцев и саженцев лесных древесных пород.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Бояркин А. Н. Простой хроматографический и капельный метод определения сахаров на фильтровальной бумаге.— Физиология растений, 1955, т. 1, № 3.

Брокс Я. Влияние гибберелловой кислоты на морозостойкость сеянцев белой акации и черной ольхи.— Изв. АН Латв. ССР, 1963, № 8. Цит. по реф. ж. Биология, 1964, № 15.

Бутенко Р. Г., Яковлева З. М., Дмитриева Н. Н. Влияние гибберелловой кислоты на рост и ауксиновый обмен культуры изолированной ткани, выращиваемой на свете разного качества.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Виденин К. Ф. Влияние гиббереллина на семена и сеянцы яблони.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Гамбург К. З. Кинетический анализ взаимодействия гиббереллина и ауксина.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Гукова М. М., Фаустов В. В. О роли гиббереллина в окислительных процессах растения.— Докл. ТСХА, 1963, вып. 89.

Данилов М. Д. Влияние гиббереллина и гетероауксина на рост побегов и образование корней у черенков тополя бальзамического.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Жуков О. С. Действие гиббереллина на рост побегов косточковых пород.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Зиновьев Л. С., Коновалов И. Н., Черняева И. И. Влияние гибберелловой кислоты на прерывание покоя древесных растений.— Бот. ж., 1961, т. 46, № 12.

Кандарова И. В. Влияние гиббереллина на рост и развитие древесных растений.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Клюка В. И. Биологическая особенность роста и развития цветоносного побега и цветка под воздействием гиббереллина у эфиромасличной розы.— Физиология растений, 1963, т. 10, № 5.

Коверга А. С., Коверга Е. Л., Донская Э. Н., Максимова М. С. Влияние гиббереллина на урожай черешни. — Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Коломиец И. А., Парфенова Т. М. Влияние гиббереллина на рост и развитие плодовых растений.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Комиссаров Д. А. Измерение фотосинтеза в колбе Эрленмейера в полевых и лабораторных условиях.— Бот ж., 1948, т. 33, № 6.
Коновалов И. Н., Жуйкова И. В., Зиновьев Л. С. Влияние гиббереллoвой кислоты на особенности роста и зимостойкость древесных растений.— Бот. ж., 1960, т. 45, № 12.
Коновалов И. Н., Зиновьев Л. С. Некоторые сведения об изменениях обмена веществ у древесных растений под влиянием гиббереллoвой кислоты.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.
Машкин С. И. Влияние гиббереллoвой кислоты на рост и развитие сеянцев древесных растений.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР 1963.
Мельников В. К., Сергеев Л. И. Биоэлектрические потенциалы действия в годичных побегах древесных растений при переходе их в глубокий покой.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.
Муромцев Г. С., Пеньков Л. А. Гиббереллины. М., Сельхозгиз, 1962.
Сергеев Л. И., Сергеева К. А. Окислительные ферменты в годичном цикле зимостойких и незимостойких древесных растений.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.
Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Кандарова И. В. Роль фізіологічно активних реговин у морфофізіологичніх ритмах деревних рослин.— Друга Українська Республ. Наукова конф. з фізіол. та біохім. рослин. Київ, изд-во «Наукова думка». 1964.
Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, 1961 (Башкир. фил. АН СССР).
Сергеев К. А., Кандарова И. В. Влияние гиббереллина на плодовые растения.— Химизация сельского хозяйства Башкирии, вып. 4, 1962; вып. 5, 1963. Уфа (Всесоюз. хим. о-во им. Д. И. Менделеева).
Соколов В. С. Влияние гиббереллина на рост всходов некоторых древесных и кустарниковых пород.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.
Тягны-Рядно М. Г. Влияние гиббереллина и других ростовых веществ на развитие сеянцев лесных культур.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.
Усков А. И. Влияние гиббереллина на осыпание завязи у различных сортов яблони.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.
Хотянович А. В., Байдалина Н. А. Действие гиббереллиновой кислоты на рост и анатомо-физиологические особенности у некоторых древесных растений.— Докл. АН СССР, 1959, т. 128, № 5.
Чайлахян М. Х. Гиббереллины растений. М., Изд-во АН СССР, 1961.
Чайлахян М. Х., Саркисова М. Ш. Влияние гиббереллина на рост ягод виноградной лозы.— Докл. АН СССР, 1963, т. 148, № 1.
Чувашина Н. П. Преодоление нескрещиваемости при отдаленной гибридизации плодовых и ягодных культур с помощью гиббереллина.— Гиббереллины и их действие на растения. М., Изд-во АН СССР, 1963.
Nelson T. S. Early responses of some southern tree species to gibberellic acid.— J. Forestry, 1957, vol 55, № 7.
Roach W. A. Plant Injection as a phisiological metod.— Ann. Bot., new series, 1939, vol. 11, № 9.
Laborie Marie-Esther. Contribution a l'etude des astions de la gibberelline et du chlorure de chlorocholine sur le metabolisme des pigments foliaires. I. Mise an point: Interventions de la gibberelline daus le metabolisme.— Ann. physiol, vègèt, 1963, vol 5, № 1. Цит по реф. ж. Биология, 1964, № 7.
Sastry Krishna K. S., Muir Robert M. Gibberellin: effect on diffusible auxin in truit development.— Sci., 1963, vol. 140, № 3566. Цит по реф. ж. Биология, 1964, № 2.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

А. М. ЗИГАНГИРОВ
Институт биологии Башкирского государственного университета им. 40-летия Октября

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПЕРИОДИЧНОСТЬ И ЗИМОСТОЙКОСТЬ ШИПОВНИКОВ

Объектами исследования, проведенного с использованием морфофизиологического метода профессора Л. И. Сергеева и его сотрудников (1961), были шиповники (розы) коричный(*Rosa cinnamomea*) и морщинистый (*Rosa rugosa*) в возрасте 6—7 лет. По каждому виду изучалось по две формы: шиповник коричный Р-К-1 и Р-К-2, шиповник морщинистый Р-М-1 и Р-М-2 (Зигангиров, 1965). Наблюдения за перезимовкой показали, что формы первого вида отличаются по зимостойкости: у Р-К-2, в отличие от Р-К-1, происходит подопревание основания стволика, обмерзание корневищных побегов и зачатков генеративных органов. Также отличаются и формы шиповника морщинистого: у растений Р-М-2, как правило, подмерзают годичные побеги, прежде всего третьего и второго порядка, тогда как у Р-М-1 подобных повреждений почти не бывает. Для окончательного изучения степени зимостойкости подопытных форм указанных видов в условиях Башкирии и причин их различий по этому показателю были проведены исследования. Установлено, что существуют зимостойкие (Р-К-1, Р-М-1) и незимостойкие (Р-К-2, Р-М-2) формы коричного и морщинистого шиповников.

Вегетация у большинства форм шиповников в зависимости от метеорологических условий продолжается около 165—185 дней, только у незимостойкой формы Р-М-2 она удлиняется на 7—10 дней. У всех форм вегетация начинается в одно время (разница не больше 1—3 дней). По срокам фенофаз между формами различия не обнаружены, за исключением отсутствия массового листопада у незимостойкой Р-М-2. Зимостойкие формы шиповника имеют менее продолжительный период роста побегов, чем незимостойкие. Сравнение данных роста побегов по годам показывает, что продолжительность и размеры прироста при длительной вегетации выше, чем при короткой (исключение незимостойкая форма Р-М-2).

У шиповников в условиях Башкирии развитие цветочных (смешанных) почек в течение года, предшествующего цветению, заканчивается образованием зачатков вегетативных органов (II этап органогенеза, по Куперман, 1963). Дальнейшее развитие почек происходит весной следующего года (III—XII этапы). В формировании генеративных органов различных по зимостойкости форм имеются существенные отличия. У зимостойких форм дифференциация почек начинается позже, чем у незимостойких, и протекает в более сжатые сроки.

У зимостойких шиповников высокая интенсивность фотосинтеза в пе-

риод роста побегов снижается и находится на более низком уровне, чем у незимостойких. У незимостойких форм, наоборот, интенсивность фотосинтеза повышается к второй половине вегетации. Подобная динамика интенсивности фотосинтеза незимостойких форм шиповников, очевидно, обусловлена недостаточной способностью их фотосинтетического аппарата ассимилировать углекислоту в условиях резких похолоданий и заморозков. Изменения интенсивности фотосинтеза взаимосвязаны с изменением интенсивности дыхания листьев. У зимостойких форм она высока лишь в начале вегетации (в период роста побегов), а в дальнейшем снижается. У незимостойких форм интенсивность дыхания листьев повышается к середине вегетации.

Зимостойкие и незимостойкие формы шиповника отличаются и по особенностям дыхания зимующих органов. В периоды глубокого и вынужденного покоя интенсивность дыхания почек у зимостойких форм ниже, чем у незимостойких. После выхода из состояния глубокого покоя и перехода в период вынужденного интенсивность дыхания почек повышается (у зимостойких в меньшей степени). В конце периода вынужденного покоя, перед началом вегетации, интенсивность дыхания почек у зимостойких форм превышает таковую у незимостойких.

Наиболее высокое содержание общего и белкового азота в листьях шиповников наблюдается в период роста побегов. После окончания цветения до начала созревания плодов в листьях происходит резкое снижение азота, по-видимому, в связи с затратами на рост плодов. Затем содержание азота в листьях повышается, а к концу вегетации вновь снижается. В течение вегетации содержание общего и белкового азота в листьях (а также в коре побегов зимой) у зимостойких форм выше, а перед листопадом ниже, чем у незимостойких.

Высокое содержание общего фосфора в листьях шиповников (у зимостойких форм выше, чем у незимостойких) в начале вегетации впоследствии снижается, достигая минимума во время формирования и роста плодов. Минимум содержания фосфора в листьях у незимостойкой формы шиповника морщинистого отмечается позже, чем у остальных форм. После созревания плодов в листьях происходит повышение содержания фосфора (менее значительное у незимостойких форм).

Время роста плодов у шиповника связано с большими затратами фосфорсодержащих веществ (как и азотных). После завершения периода глубокого покоя в коре побегов шиповников наблюдается повышенное содержание фосфора (как и белкового азота). На протяжении всего осенне-зимнего времени содержание азота и фосфора в коре побегов зимостойких форм выше и меньше подвергается колебаниям, чем у незимостойких.

Исследования К. А. Сергеевой (1959) показали, что защитное действие олигосахаридов связано с ингибированием ростовых процессов. Осенью и зимой в почках, коре и древесине побегов шиповников накапливаются олигосахариды (сахароза и рафиноза). Максимальное накопление их в этих органах наблюдается при минимальных температурах воздуха, тогда как при повышении температуры идет снижение количества олигосахаридов (особенно у незимостойких форм). Содержание олигосахаридов (в убывающей степени) в органах шиповников следующее: кора побегов, почки, древесина побегов. Олигосахариды раньше появляются и в больших количествах накапливаются в органах зимостойких шиповников. Прямая корреляция между содержанием сахарозы и морозостойкостью, в отличие от рафинозы, обнаруживается не всегда, особенно при сравнении наших двух видов шиповников (коричного и морщинистого), достаточно отдаленных в систематическом отношении (раз-

ные секции рода *Rosa*). Зимой нет разницы в содержании моносахаридов у зимостойких и незимостойких форм шиповника.

Известно важное значение изучения жизненных явлений, связанных с физико-химическими превращениями, которые происходят в организмах, особенно при различном физиологическом состоянии и разной направленности процессов метаболизма в протоплазме клеток. Так, десорбция электролитов из листьев в течение вегетации снижается и в известной степени отражает изменение их физиологической активности. Сопоставление изменения десорбции электролитов из листьев с изменением температуры воздуха показывает, что между ними имеется прямая связь. При повышении температуры воздуха десорбция электролитов, как правило, повышается, при снижении температуры снижается. Подобные изменения можно объяснить изменением физиологической активности, повышение которой влечет увеличение свободных электролитов в протоплазме клеток.

Анализируя данные относительной электропроводности вытяжек из побегов, характеризующие десорбцию из них электролитов, следует отметить, что в течение всего осенне-зимнего периода у зимостойких форм шиповников она ниже, чем у незимостойких. До ноября зависимость показателей электропроводности вытяжек из побегов от хода температуры воздуха аналогична таковой для листьев.

После выхода из состояния глубокого покоя у шиповников повышается относительная электропроводность вытяжек из побегов. В это время между изменениями температуры и относительной электропроводностью вытяжек из побегов имеется обратная зависимость. Подобное повышение десорбции электролитов из побегов при снижении температуры в начале зимы можно объяснить лишь повышением потенциала физиологической активности, в связи с перестройкой структуры протоплазмы клеток при переходе их к состоянию вынужденного покоя. Это выражается в целом комплексе изменений состояния тканей (повышение интенсивности дыхания, смещение ИЭТ в более кислую сторону и т. д.; Сергеев и др., 1961). Такое состояние тканей растений, обусловленное низкой сорбционной способностью протоплазмы клеток, не является постоянным, а наблюдается лишь в начале зимы. После раннезимней перестройки структуры и направленности обмена веществ протоплазма клеток должна прийти к новому состоянию, характеризующемуся большей устойчивостью метаболизма, которое, очевидно, может быть обеспечено лишь повышением сорбционной способности протоплазмы. Оно наблюдается в середине и второй половине зимы. В это время снижается относительная электропроводность вытяжек из побегов, достигающая минимума при самой низкой температуре воздуха (у более зимостойких форм). У менее зимостойкой формы Р-М-2 относительная электропроводность вытяжек из побегов в течение зимы непрерывно повышается (достигая зимнего максимума при минимальной температуре), что, по-видимому, обусловлено отсутствием удовлетворительного механизма перестройки структуры протоплазмы и направленности метаболизма, а также повреждением клеток. При повышении интенсивности метаболизма перед началом вегетации десорбция электролитов из побегов шиповников резко повышается (у незимостойкой формы Р-М-2 менее резко).

Чтобы познать происходящие в интактной клетке процессы, необходимы методы, не нарушающие ее жизнедеятельность. Для этого следует изучать биоэлектрические потенциалы (БЭП), непрерывно возникающие в живых тканях и свойственные лишь им (Синюхин, 1964; Мельников, Сергеев, 1964). БЭП покоя побегов у зимостойких форм шиповников наиболее высоки в период роста побегов (в начале периода); у незимостой-

ких форм они значительно ниже в начале периода и повышаются к концу его. В начале периода скрытого роста БЭП покоя побегов у шиповников снижаются, особенно у зимостойких форм; к концу же этого периода у зимостойких форм они повышаются, а у незимостойких, наоборот, снижаются.

В период глубокого покоя БЭП покоя побегов зимостойких форм сначала понижаются, а затем повышаются. У незимостойких форм они продолжают повышаться с начала периода и достигают величин более высоких или почти таких же, как и в период роста побегов, а к концу периода глубокого покоя у большинства форм вновь снижаются. Во время этого периода БЭП покоя побегов у незимостойких форм в два раза выше, чем у зимостойких.

В начале периода вынужденного покоя БЭП покоя побегов у шиповников повышаются (особенно у незимостойких форм). Однако в дальнейшем, при резком снижении температуры воздуха, БЭП покоя побегов снижаются (особенно у незимостойких), а при повышении температуры воздуха приближаются к исходным (до снижения температуры) значениям, тогда как у незимостойких они устанавливаются ниже исходного уровня; в течение почти всей оставшейся части периода вынужденного покоя они ниже, чем у зимостойких форм.

Анализируя годичную динамику БЭП покоя побегов шиповников, можно заметить тенденцию к их понижению при переходе из одного периода (состояния) годичного цикла в другой, что, по-видимому, связано с изменением направленности метаболизма, изменением свойств протоплазмы.

Сравнивая изменения БЭП покоя побегов и температуры воздуха, следует отметить, что при самой высокой температуре воздуха летом в период скрытого роста и при самой низкой зимой в период вынужденного покоя наблюдаются минимальные значения БЭП, причем, если летом БЭП покоя побегов ниже у зимостойких форм, то зимой они ниже у незимостойких. Если низкие БЭП покоя побегов незимостойких форм при сильных морозах можно объяснить повышением проницаемости поврежденной морозом протоплазмы клеток, то низкие БЭП покоя зимостойких форм при повышенной температуре можно связывать с более ранним прекращением процессов роста и более ранней перестройкой обмена (ранняя подготовка растения к зимовке). Сопоставляя БЭП покоя побегов шиповников по годам, можно отметить в их динамике тенденцию к снижению показателей в более благоприятных условиях среды.

Между БЭП покоя побегов, имеющими ионную природу, и десорбцией электролитов, очевидно, существует определенная взаимозависимость, имеющая неодинаковый характер в разные периоды годичного цикла. Во время вегетации (в периоды роста побегов, скрытого роста) и глубокого покоя (исключая конец этого периода) повышение десорбции электролитов сопровождается повышением БЭП покоя. В зимнее же время, начиная от конца периода глубокого покоя и в течение периода вынужденного покоя, при повышении десорбции электролитов происходит снижение БЭП покоя. Подобное изменение взаимосвязи между БЭП покоя и сорбционной способностью протоплазмы клеток летом и зимой может свидетельствовать о различиях и изменениях в путях возникновения БЭП.

Биоэлектрические потенциалы действия (БЭП действия) у растений — характерный показатель способности протоплазмы к возбуждению (Синюхин, 1964; В. К. Мельников, Л. И. Сергеев, 1964). Наибольшая величина БЭП действия у зимостойких шиповников наблюдается в период роста побегов. Для протоплазмы клеток в этот период характерно

очень быстрое возвращение в исходное состояние после возбуждения. У незимостойких форм БЭП действия побегов в это время ниже, чем у зимостойких.

В периоды скрытого роста и глубокого покоя протоплазма клеток зимостойких форм возбуждается меньше (величина БЭП действия уменьшается), а продолжительность возбужденного состояния увеличивается. Подобный характер БЭП действия, по-видимому, обусловлен снижением лабильности протоплазмы клеток. У незимостойких форм в эти периоды величина БЭП действия увеличивается, что может свидетельствовать о запоздалом и неполном проявлении глубокого покоя у них[1].

В начале периода вынужденного покоя у шиповников происходит повышение БЭП действия побегов. Увеличение величины и продолжительности проявления БЭП действия значительно у незимостойких форм, что можно объяснить несвоевременным повышением физиологической активности их тканей. В дальнейшем, в результате самообновления клеток, обусловленного перестройкой структуры и направленности метаболизма протоплазмы, у зимостойких форм происходит уменьшение продолжительности проявления и величины БЭП действия побегов, которое, в отличие от незимостойких форм, снижается лишь до определенных пределов. У незимостойких форм в этот период продолжается начатое в предыдущих периодах годичного цикла увеличение времени проявления и величины БЭП действия. Но после сильных морозов у незимостойких форм происходит более сильное, чем у зимостойких, снижение БЭП действия, свидетельствующее об их недостаточной подготовленности к зиме и повреждении морозом. Влияние метеорологических условий в течение года на БЭП действия (по величине) в основном такое же, как на БЭП покоя. Увеличение времени проявления БЭП действия при неблагоприятных условиях начинается раньше. По данным 1962—1964 гг., БЭП действия, как правило, выше, чем БЭП покоя побегов.

Таким образом, в период роста побегов зимостойкие формы шиповников отличаются от незимостойких более интенсивным и кратковременным ростом побегов и формированием генеративных органов, что обусловлено высокой физиологической активностью и высоким уровнем процессов синтеза. У незимостойких форм максимум физиологической активности сдвинут к середине вегетации, к более благоприятным для растений метеорологическим условиям. Однако и в это время уровень процессов синтеза в их клетках ниже, чем у зимостойких форм.

В период скрытого роста, во время от окончания цветения до начала созревания плодов, в листьях шиповников наблюдается значительное снижение содержания азота и фосфора (и сахаров), что свидетельствует о больших затратах азот- и фосфорсодержащих веществ. Очевидно, именно в это критическое время (рост плодов) целесообразно проводить летнюю подкормку шиповников азотными и фосфорными (а также калийными) удобрениями. В период скрытого роста изменение физико-химических свойств протоплазмы повышает устойчивость клеток. Таким образом, неодинаковая подготовленность роз к зимовке тесно связана с различиями в физико-химических свойствах протоплазмы клеток.

В период вынужденного покоя, который у древесных растений охватывает большую часть зимы, особенно важно сохранение уровня физиологической активности протоплазмы клеток на определенной высоте. Именно в этот период происходит мобилизация всех средств, защищаю-

---

[1] В предыдущей работе (Зигангиров и др., 1965) в результате того, что еще не были выявлены формы у видов шиповников коричного и морщинистого, отличающиеся по зимостойкости, допущена неточность при оценке показателей БЭП действия у сравниваемых роз.

щих клетки от провоцирующего действия температуры. Устойчивое состояние протоплазмы клеток зимостойких форм шиповников обеспечивается более высоким, чем у незимостойких, содержанием защитных веществ: олигосахаридов (особенно галактозусодержащих) и пролина (до определенных пределов), а также белков (белкового азота) и фосфора. Зимующие органы зимостойких форм в это время содержат меньше свободных аминокислот (без пролина) и их количество значительно меньше подвергается колебаниям, чем у незимостойких. Тем не менее в начале периода вынужденного покоя повышается уровень метаболизма тканей шиповников. В это время продолжается начатый в конце предыдущего периода синтез белка, очевидно, связанный прежде всего с синтезом белка ферментов, необходимых в свою очередь для синтеза защитных веществ. Происходит повышение интенсивности дыхания почек, относительной электропроводности вытяжек из побегов, биоэлектрических потенциалов и т. д. У незимостойких форм более значительное, чем у зимостойких, повышение уровня метаболизма в это время и невозможность его перестройки в дальнейшем приводят к повреждению клеток морозом (обмерзание побегов, почек и т. д.). В результате незимостойкие формы шиповников в начало вегетации вступают ослабленными, у них не происходит характерное для зимостойких форм резкое повышение физиологической активности тканей, обеспечивающее своевременное и интенсивное начало роста побегов.

Изучение физико-химических механизмов, действующих в клетке, показало, что между десорбцией электролитов и БЭП покоя побегов существует определенная взаимозависимость, обусловленная изменением метаболизма, проницаемости и сорбционной способности протоплазмы клеток и имеющая различный характер в разные периоды годичного цикла. Эти данные могут свидетельствовать о принципиально неодинаковых свойствах протоплазмы клеток летом и зимой.

ЛИТЕРАТУРА

Зигангиров А. М. Физиологические исследования зимостойкости витаминных шиповников в Башкирии. Автореф. дисс. Тарту, 1965.

Зигангиров А. М., Сергеев Л. И., Юсупов В. Г. Биоэлектрические потенциалы в годичном цикле развития шиповников.— Физиология и экология древесных растений (Мат-лы Урал. совещ.). Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1965, вып. 43.

Куперман Ф. М. Морфофизиологическая изменчивость растений в онтогенезе. М., Изд-во МГУ, 1963.

Мельников В. К., Сергеев Л. И. Биоэлектрические потенциалы действия в годичных побегах древесных растений при переходе их в глубокий покой.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, 1961 (Башкир. фил. АН СССР).

Сергеева К. А. Роль сахаров в морозостойкости древесных растений.— Науч. конф. по вопросам морфофизиологической периодичности и зимостойкости древесных растений. Реф. и тез. докл. Уфа, 1959 (Башкир. фил. АН СССР).

Синюхин А. М. Биоэлектрические потенциалы растительной клетки.— Тр. МОИП, секция биофизики и радиобиологии, 1964, т. 9.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

В. А. МУХИНА
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград)

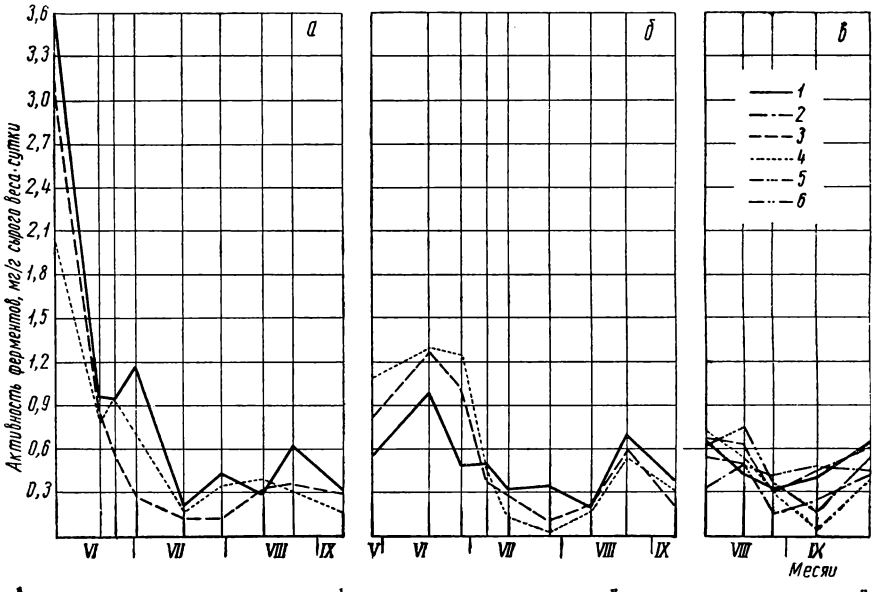
АКТИВНОСТЬ ПРОТЕОЛИТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ ЛИСТЬЕВ ЧЕРНОЙ СМОРОДИНЫ

Изучение протеолитических ферментов листьев черной смородины проводилось на растениях разных форм различного географического происхождения при выращивании их в условиях Ленинградской области. Многие исследователи (Курсанов, Брюшкова, 1940; Сисакян и др., 1949; Диксон, Уэбб, 1961; Рубин, 1959; и др.) установили закономерные изменения ферментативной деятельности растений при процессах синтеза и гидролиза в связи с холодостойкостью, стадийным развитием, возрастом и т. д.

А. В. Благовещенский (1950, 1960, 1961) предложил характеризовать ферменты не только по активности, но и по их качеству, по способности снижать энергию активации катализируемой реакции. Эта способность может выражаться термическими коэффициентами Вант-Гоффа. Чем ниже коэффициент, тем меньше требуется энергии извне для осуществления данной реакции, тем, следовательно, выше качество фермента. А. В. Благовещенский со своими сотрудниками провел широкие исследования по определению качества ферментов у растений (Благовещенский, Тиунова, 1964; Колобкова, Кудряшова, 1951; Кудряшова, Колобкова, 1953; Кудряшова, 1961; Вобликова, 1949; Шеметайте, 1962). Ими показано, что высокое качество ферментов (низкие термические коэффициенты) свидетельствуют о способности организма поддерживать определенный энергетический уровень ферментативных реакций при изменении температурных условий в небольшом пределе (до 10° С). Следовательно, качество ферментов является показателем пластичности растения.

В своей работе мы определяли активность и качество протеолитических ферментов в течение вегетационного периода. Исследовались северный сорт смородины Таежная, полученной из Полярно-Альпийского ботанического сада, местный сорт Карельская и Лия плодородная, широко распространенный европейский сорт более южного происхождения, чем местная смородина. Кроме того, были взяты однолетние растения двух диких форм европейской и сибирской разновидностей. Для исследования использовалась методика, описанная в работе Е. В. Колобковой и Н. А. Кудряшовой (1951). Определение активности ферментов велось при 20 и 30°, в качестве субстрата использовался желатин. Опыт продолжался в течение двух суток. Активность ферментов выражалась в миллиграммах аминного азота на 1 *г* сырого веса листьев. Аминный азот определялся методом Зёренсена в видоизменении Нартропа.

На рисунке *а* представлены данные, полученные по активности ферментов листьев растений шестилетнего возраста трех сортов смородины: Таежной, Карельской и Лии плодородной местной ленинградской репродукции. Высокая активность протеолитических ферментов наблюдается в начале лета, вскоре после распускания листьев, затем она значительно снижается, особенно в период сухой и жаркой погоды в июле, а к концу лета снова наблюдается некоторый подъем. У смородины Таежной, за исключением самых первых и последних определений, активность ферментов ниже, чем у двух других сортов, и более высокой активностью отличаются листья Лии плодородной.



Активность протеолитических ферментов листьев черной смородины у растений разных форм и возраста.

Год жизни: *а* — шестой; *б* — третий; *в* — первый. *1* — Лия плодородная (Ленинград); *2* — то же (Кишинев); *3* — Карельская; *4* — Таежная; *5* — дикая сибирская; *6* — дикая европейская.

Ход кривых для растений трехлетнего возраста имеет такой же характер, как и у шестилетних растений, только более ясно выражен подъем активности ферментов в концу лета (рисунок, *б*). Усиление деятельности ферментов наблюдалось в теплые дни конца лета, которые наступали после похолодания. Можно предполагать, что подъем активности ферментов вызван подготовкой растений к зимнему периоду и связан с усиленным оттоком веществ из листьев в побеги.

На рисунке *в* показаны данные по активности ферментов листьев смородины однолетнего возраста. Кроме Таежной, Карельской и местной Лии плодородной, исследовались также Лия плодородная южного происхождения (из Кишинева) и дикие смородины.

У растений однолетнего возраста, как и у взрослых, заметен подъем активности ферментов в конце вегетации, но наступает он позже, чем у трехлетних, что, возможно, объясняется более поздней подготовкой к зимним условиям молодых растений по сравнению со взрослыми. Наименьшая активность протеолитических ферментов была у Таежной смородины. Растения дикой сибирской разновидности по изменению этого показателя в течение вегетации были близки к ней (кривые идут параллельно), однако уровень активности у них был выше.

Термические коэффициенты протеолитических ферментов листьев черной смородины

Возраст растений, лет	Число опытов	Сорт и форма					
		Лия плодородная (Ленинград)	Карельская	Таежная	Дикая сибирская	Дикая европейская	Лия плодородная (Кишинев)
6	8	2,67	2,78	6,09	—	—	—
3	8	2,10	2,15	2,56	—	—	—
1	4	2,05	1,85	7,01	2,86	2,96	3,18

Местная Карельская смородина, а в сентябре и местная Лия плодородная имели высокую активность ферментов. У растений Лии плодородной разного происхождения она различна: у южной формы активность ферментов ниже, чем у местной.

В таблице приведены средние значения термических коэффициентов, которые мы определяли приблизительно, простым делением величины активности ферментов при более высокой температуре на величину активности при более низкой. В последние годы эти коэффициенты вычисляются так и в лаборатории А. В. Благовещенского (Кудряшова, 1961; Благовещенский, Тиунова, 1964).

Наибольшими коэффициентами (низким качеством ферментов) в наших условиях характеризуется смородина сорта Таежная. Карельская и местная репродукции Лии плодородной у взрослых растений имеют меньшие коэффициенты, близкие по величине. У молодых растений различия, как правило, больше, чем у взрослых. Самое высокое качество ферментов (низкий коэффициент) наблюдается у Карельской, затем у местной Лии плодородной. Все интродуцированные растения в однолетнем возрасте имеют низкое качество ферментов по сравнению с местными. Самое низкое качество (высокие коэффициенты) и в данном случае присуще Таежной смородине. В наших условиях она явно испытывает угнетение, плохо переносит зиму из-за несвоевременного раннего вхождения в покой и выхода из него, дает очень малое количество ягод и т. п. Таким образом, полученные данные согласуются с литературными: величина термических коэффициентов свидетельствует о состоянии растений и, следовательно, может характеризовать приспособительные возможности изучаемых форм.

Помимо анализа средних данных важно проследить зависимость величин коэффициентов от условий, в которых находились растения непосредственно перед проведением опыта. Выяснилось, что при неблагоприятных условиях в период сухой и жаркой погоды термические коэффициенты достигают больших величин, доходят даже до 10 единиц; в благоприятный же период их величины бывают меньше.

А. В. Благовещенский (1950, 1960, 1961), предлагая использовать термические коэффициенты для характеристики качества ферментов, указывал на малую изменчивость их величины, подчеркивал, что она довольно постоянна для определенного сорта и вида. В то же время в работах его сотрудников (Колобкова, Кудряшова, 1951) и исследователей других лабораторий (Княгиничев, Полилова, 1940; Пронин, 1940; Рубин, 1949; Сухенко, 1960) отмечалось, что термические коэффициенты до некоторой степени величина изменчивая и могут колебаться даже в пределах 5—10 единиц. В связи с этим Б. А. Рубин (1949) выступил против использования термических коэффициентов для характеристики ферментативной деятельности растений. Нам кажется, что Б. А. Рубин в данном случае неправ. Термические коэффициенты — не всегда постоянная величина,

но само их изменение связано с условиями, в которых находятся растения, и определяется реакцией растений на изменение внешних факторов среды.

ВЫВОДЫ

1. Наиболее высокая активность протеолитичеческих ферментов в листьях смородины наблюдается в начале вегетационного периода, вскоре после распускания листьев.

2. В период неблагоприятных погодных условий (высокие температуры, засуха) деятельность протеолитических ферментов сильно снижается.

3. К осени наблюдается подъем активности протеолитических ферментов, который, по-видимому, вызван увеличением оттока веществ из листьев в побеги в связи с подготовкой растений к зиме.

4. Сорт Таежная смородина в большинстве определений имеет самую низкую активность ферментов; Лия плодородная — самую высокую в группе взрослых растений (трех- и шестилетних), тогда как в группе однолетних она несколько уступает Карельской.

5. Небольшие величины термических коэффициентов (высокое качество ферментов) наблюдается в период, благоприятный для роста и развития растений. Эти коэффициенты значительно увеличиваются при неблагоприятных условиях (высокие температуры, засуха).

6. Таежная смородина имеет более высокие термические коэффициенты, чем Лия плодородная и Карельская, у которых величины коэффициентов близки.

7. Однолетние растения сортов местной репродукции (Карельская и Лия плодородная) отличаются более низкими термическими коэффициентами по сравнению со всеми интродуцированными формами.

8. Термические коэффициенты, характеризующие качество ферментов и свидетельствующие о пластичности растительного организма, могут представлять интерес при изучении вопросов приспособления растений к условиям существования.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский А. В. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция покрытосеменных растений. — Бот. ж., 1960, т. 45, вып. 4.

Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция растений.— Исследования по биохимической эволюции растений. Тр. Глав. бот. сада АН СССР, 1961, т. 8.

Благовещенский А. В., Тиунова Н. А. Действие янтарной кислоты на протеолитические ферменты прорастающих семян.— Бюлл. Глав. бот. сада АН СССР, 1964, вып. 54.

Вобликова Т. В. Активность пероксидазы у горных растений западного Тянь-Шаня.— Докл. АН СССР, 1949, т. 68, № 3.

Диксон М., Уэбб Э. Ферменты. М., Изд-во иностр. лит., 1961.

Княгиничев М. И., Палилова Ю. К. Активность и качественные особенности катализа у пшеницы, ячменей и смежных с пшеницей родов.— Биохимия, 1940, т. 5, вып. 1.

Колобкова Е. В., Кудряшова Н. А. О качестве ферментов листьев.— Тр. Глав. бот. сада АН СССР, 1951, т. 2.

Кудряшова Н. А. Протеолитические ферменты семян бобовых растений.— Исследования по биохимической эволюции растений. Тр. Глав. бот. сада АН СССР, 1961, т. 8.

Кудряшова Н. А., Колобкова Е. В. Протеолитические ферменты листьев семейства розоцветных.— Бюлл. Глав. бот. сада АН СССР, 1953, вып. 16.

Курсанов А. Л., Брюшкова К. Действие ферментов в листьях различных ярусов в связи с их индивидуальным развитием и общим развитием.— Биохимия, 1940, т. 5, вып. 2.

Пронин С. И. О температурных коэффициентах энзиматического гидролиза естественных крахмалов.— Биохимия, 1940, т. 5, вып. 1.

Рубин Б. А. О роли ферментативных процессов во взаимоотношениях растений с внешней средой. — Проблемы биохимии в мичуринской биологии, I. М., Изд-во АН СССР, 1949.

Сисакян Н. М., Карапетян В. К., Кодякова А. М. Направленность ферментативного превращения углеводов наследственно яровых форм пшениц, измененных в наследственно озимые формы.— Проблемы биохимии в мичуринской биологии, I. М., Изд-во АН СССР, 1949.

Сухенко Ф. Г. Протеолитические ферменты ржавого и пушистого микроспорумов.— Изв. СО АН СССР, 1960, № 9.

Шеметайте Л. Б. Об активности и качестве семян желтой акации и вигны китайской.— Бюлл. Глав. бот. сада АН СССР, 1962, вып. 45.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

И. Н. КОНОВАЛОВ, В. С. СААКОВ
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград)

ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ ПОНИЖЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР НА БИОСИНТЕЗ И МЕТАБОЛИЗМ КАРОТИНОИДОВ

Фотосинтез и дыхание растений чрезвычайно тесно связаны с изменением внутреннего состояния растения и факторами внешней среды. Температура, как один из важнейших факторов, оказывает значительное влияние на фотосинтез, дыхание и другие физиологические процессы. Растительные организмы имеют вполне определенный температурный оптимум протекания физиологических процессов, в том числе и фотосинтеза, отличный у разных видов и меняющийся в зависимости от экологических условий их произрастания (Ehrke, 1929, 1931; Чесноков, 1955).

При рассмотрении температурного влияния на фотосинтез различают прямое действие температуры и эффект ее последействия. В результате воздействия крайней температуры на растение может наблюдаться угнетение и нарушение некоторых физиологических функций организма. После перенесения объекта в благоприятные условия возможно уменьшение угнетения, вызванного влиянием температуры, и растение оправится, но в других случаях нарушение физиологических функций может прогрессировать, вызывая необратимые изменения и гибель организма. Таким образом, изучение изменения физиологических процессов и функций отдельных систем позволяет получить информацию, характеризующую реакции растения на посттемпературное воздействие. Особенный интерес приобретает исследование отклика растений на последействие температуры у географически удаленных форм одного и того же вида. В этих случаях привычный оптимум температурного влияния может определять дневной и сезонный ход фотосинтеза в зависимости от условий существования близких видов и форм в естественных условиях и при перенесении их в различные физико-географические зоны. В связи с этим сравнительная характеристика интенсивности фотосинтеза световых и теневых, горных и равнинных, северных и южных форм одного и того же вида и сорта при одном и том же освещении представляет значительный интерес (Henrici, 1918, 1921; Beljakoff, 1929, 1930; Ehrke, 1929; Bukatsch, 1935; и др.). Изучалось смещение температурных оптимумов фотосинтеза в зависимости от экологических условий существования объекта и от предшествующих опыту температурных условий. В этом же направлении проводились другие исследования с более строгой и тонкой методикой постановки опытов (Harder, 1930; Henrici, 1921; Костычев, Кардо-Сысоева, 1930; Костычев и др., 1930; Schoder, 1932; Заленский, 1949; и др.). Авторы названных работ не непосредственно изучали действие температур на фотосинтез, а лишь косвенно, через влияние на него естественных

условий; их исследования ценны тем, что явились своеобразным отправным пунктом для дальнейшего изучения посттемпературных воздействий на изменение ассимиляционной деятельности растения.

Цитируемые работы так или иначе связаны с непосредственным исследованием посттемпературного воздействия на количественную сторону фотосинтеза, но отличаются методикой постановки эксперимента. Изучение физиологических показателей растения в течение короткого интервала времени, но после длительного прямого воздействия температуры проводили R. Harder (1925), G. Gassner и G. Goeze (1934), В. А. Бриллиант, В. А. Мириманян (1937), В. А. Бриллиант (1940), В. Н. Жолкевич (1955), Л. А. Незговоров (1956) и др. Общим для всех исследований является испытание температур, не нарушающих фотосинтез, и использование в качестве показателя посттемпературного воздействия сдвига оптимума фотосинтеза. Позднее исследовалась связь последействия температуры с устойчивостью растений к неблагоприятным воздействиям. Последействие температуры на протяжении относительно короткого промежутка времени и при кратковременном воздействии температуры изучали О. А. Гашкова (1939), И. В. Есипова (1956) и О. А. Семихатова (Семихатова и др., 1962); их результаты позволяют выделить зоны температур, последействие которых не влияет на изменение интенсивности фотосинтеза, или чье последействие снижает и даже прекращает процесс фотосинтеза. Полный обзор литературы по изучению влияния последействия температуры на фотосинтез приведен в работе О. А. Семихатовой (1960).

В исследованиях лаборатории роста и развития растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, проведенных за последние десять лет, развиваются представления о существовании различий в дневном и сезонном ходе фотосинтеза у растений одного вида, выращенных из семян репродукций из разных географических районов (Коновалов, Кондруцкая, 1955; Коновалов и др., 1960; Коновалов, 1963). Например, расхождения в ходе кривых фотосинтеза и сдвиг его максимумов у растений грецкого ореха сочинской и киевской репродукции авторы объясняют различным восприятием ими последействия пониженных ночных температур в условиях Ленинграда. У растений с лучшей приспособленностью к данным условиям среды наблюдалась более слабая реакция на неблагоприятные температурные воздействия.

Несмотря на обширный экспериментальный материал, следует отметить, что исследования последействия температур на фотосинтез все же проводились довольно односторонне: изучали количественное изменение интенсивности фотосинтеза и мало уделяли внимания внутренним реакциям нарушения нормального течения процесса. Попытки проследить качественные различия в изменении направленности распределения углерода C^{14} были сделаны лишь О. В. Заленским (Заленский и др., 1955).

Имеющиеся данные о последействии температуры на фотосинтез неполны и недостаточны. Они не содержат основы для понимания причин и закономерностей суточных изменений динамики фотосинтеза, не позволяют подойти к пониманию реакций механизма повреждения процесса.

В последние годы исследователи придают важное значение системе желтых пигментов в реакциях механизма фотосинтеза (Goodwin, 1959, 1960; Duysens, 1956; Рабинович, 1951, 1953, 1959). В. Н. Любименко (1916, 1935) высказывает положение о выработке растениями в неблагоприятных условиях специфических способностей улавливания света, связанных с изменением содержания зеленых и желтых пигментов. С. А. Черноморский и В. А. Мухина (1961) указали на различия в содер-

жании хлорофилла в зависимости от степени приспособленности растений к данному местообитанию.

Исследования В. Н. Любименко (1916, 1935), продолженные затем лабораторией роста и развития растений Ботанического института АН СССР (Коновалов, 1963), показали, что содержание хлорофилла в растениях одного и того же вида изменяется в зависимости от географических зон произрастания. Приближение вида к пограничным зонам (северной или южной) естественного ареала влечет уменьшение содержания хлорофилла.

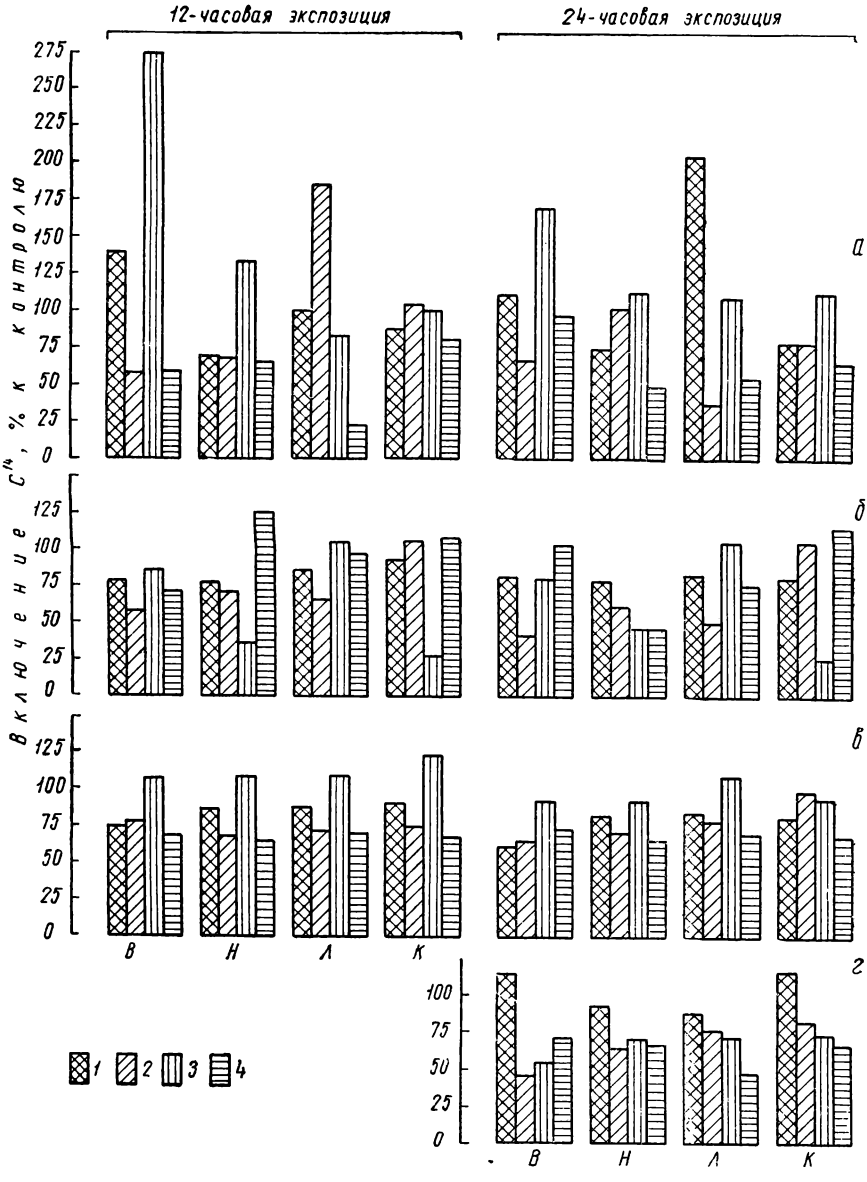
Динамика содержания и биосинтеза желтых пигментов листа изучена недостаточно. Д. И. Сапожников (Сапожников и др., 1957) обнаружил, что при смене освещенности происходит стехиометрическое изменение концентраций ксантофиллов — виолаксантина и лютеина. Последующие исследования метаболизма ксантофиллов C^{14} показали возможность ступенчатого превращения молекулы одного пигмента (виолаксантина C^{14}) непосредственно в молекулы других, более восстановленных ксантофиллов (Сапожников, Сааков, 1962; Сааков, 1962, 1963), а работами сотрудников Ботанического института АН СССР, проведенными совместно с Физико-техническим институтом им. А. Ф. Иоффе АН СССР, установлена возможность обмена эпоксидных групп ксантофиллов на кислород воды (Сапожников, Алхазов и др., 1961, 1964; Сааков, 1964). Эти данные подтверждены зарубежными исследователями (Yamamoto, 1962; Shneour, Calvin, 1962).

В связи с возможной активной ролью каротиноидов в кислородном звене процесса фотосинтеза интересно изучить влияние последействия температуры на биосинтез и метаболизм желтых пигментов.

Влияние на биосинтез каротиноидов. Объектом исследования были взяты растения черной смородины различных сортов и различного географического происхождения: Таежная, Карельская и Лия плодородная ленинградской и кишиневской репродукции. Опыты проводились в июне — сентябре. Листья растений помещали в стеклянные герметические камеры, в каждой по четыре образца. Две камеры с листьями ставили в холодную установку с температурой от 0 до — 2° С на 1—1,5 *ч*, две другие камеры использовали в качестве контроля, в период температурного воздействия они находились в лаборатории. После температурной экспозиции в опытных и контрольных камерах генерировалась радиоактивная углекислота, и камеры с листьями выставлялись на улицу. По прошествии 12 *ч* листья одного контрольного и одного опытного образцов фиксировались, а листья из других камер фиксировались по истечении 24 *ч*. Такая схема постановки опытов позволила проследить за скоростью включения изотопа углерода C^{14} во фракции основных ксантофиллов.

Фиксация листьев и экстракция пигментов проводилась смесью растворителей, состоящей из ацетона, диэтилового эфира, метанола и этанола, взятых в соотношении 2 : 1 : 1 : 1. Вытяжка пигментов омыливалась 35%-ным раствором гидрата окиси калия в метаноле. Выделение пигментов из омыленной вытяжки проводилось хроматографированием на бумаге Ленинградской фабрики № 2 (быстрой). Растворителями служили смеси бензола и петролейного эфира (2 : 1) и бензола, петролейного эфира и метанола (5 : 22 : 1). Выделенные после первого хроматографирования фракции пигментов хроматографировались повторно. Пигменты элюировались диэтиловым эфиром, экстракты концентрировались под вакуумом. После этого определяли удельную активность препаратов отдельных пигментов.

Результаты проведенных опытов приведены на диаграммах рисунка.



Влияние последействия пониженных температур на скорости включения углерода C^{14} в каротиноиды смородины после двенадцати- и двадцатичетырехчасовой экспозиции.

а — июнь; *б* — начало июля; *в* — середина июля; *г* — сентябрь. Фракции: *В* — виолаксантина; *Н* — неоксантина; *Л* — лютеина; *К* — каротина. Сорта смородины: *1* — Таежная; *2* — Карельская; *3* — Лия плодородная (Ленинград); *4* — Лия плодородная (Кишинев).

В первом опыте эффект посттемпературного воздействия на биосинтез пигментов изучался в период цветения растений (4—5 июня). Температура наружного воздуха была около +20°, погода была пасмурная и дождливая. Через 12 *ч* после воздействия низкой температуры у смородины сорт Таежная не обнаружилось снижения темпов синтеза виолаксантина по сравнению с контролем, но через 24 *ч* уже наблюдалась тенденция к

некоторому ослаблению биосинтеза виолаксантина (см. рисунок, *а*). У сорта Лия плодородная ленинградской репродукции (далее, для сокращения, $Л_л$) через 12 *ч* после температурной экспозиции отмечен усиленный синтез виолаксантина, превышающий уровень контроля в два раза, но через 24 *ч* также произошло некоторое снижение интенсивности биосинтеза этого пигмента. У сортов Карельская и Лия плодородная кишиневской репродукции ($Л_к$) последействие температуры вызвало снижение скорости включения углерода C^{14} в виолаксантин, однако через 24 *ч* наблюдается тенденция к его усилению.

При оценке включения углерода C^{14} в препараты неоксантина видно, что, за исключением варианта $Л_л$ у всех сортов смородины синтез неоксантина ослаблен. Через 24 *ч* обнаруживалось некоторое усиление биосинтеза неоксантина у сортов Таежная и Карельская. Характерно влияние последействия температур на биосинтез лютеина. Если у сорта Таежная через 12 *ч* наблюдалось незначительное снижение интенсивности синтеза препарата, то у сорта Карельская — резкая стимуляция в биосинтезе лютеина. У сорта Таежная через 24 *ч* произошел резкий скачок вверх в биосинтезе лютеина, а скорость синтеза этого пигмента у сорта Карельская снизилась примерно в шесть раз. У сорта Лия плодородная ($Л_л$ и $Л_к$) первоначальное снижение скорости биосинтеза лютеина сменилось некоторой его стимуляцией. Скорость биосинтеза каротина у всех сортов, за исключением $Л_л$, при 24-часовой экспозиции несколько снижена.

Результаты следующего опыта представлены на рисунке *б*. В этом случае влияние температурного последействия изучалось в период более высоких температур, чем в первом опыте: дневная температура воздуха (2—3 июля) колебалась в пределах 25—30° С. Растения находились в фазе начала плодоношения. У всех сортов смородины через 12 *ч* после температурного воздействия зарегистрировано снижение интенсивности биосинтеза виолаксантина по сравнению с контролем; через 24 *ч* уровень синтеза этого пигмента, за исключением $Л_к$, остался неизменным. Биосинтез неоксантина при 12-часовой экспозиции также был снижен у всех сортов, кроме $Л_к$, для которого отмечена некоторая стимуляция скорости включения C^{14}. Относительная величина скорости синтеза неоксантина у всех опытных вариантов осталась прежней и через 24 *ч*, но у варианта $Л_к$ снизилась примерно в три раза.

Биосинтез лютеина характеризуется для всех сортов некоторым снижением скорости включения углерода C^{14} после воздействия на растения пониженных температур. Биосинтез лютеина через 24 *ч* остается на том же уровне (в пределах ошибки определения). Наименьший отрицательный эффект посттемпературного воздействия на скорость включения углерода C^{14} в лютеин обнаружен в препаратах, выделенных из сорта Лия плодородная ленинградской репродукции. В то же время для этого сорта и репродукций отмечено особенно сильное снижение синтеза каротина, тогда как у остальных сортов такое снижение невелико и практически находилось на уровне контроля.

Третий опыт (рисунок, *в*) по выяснению влияния последействия температуры был поставлен в период плодоношения (15 июля). Средняя дневная температура была около 22—25° С. Как правило, у всех сортов смородины, за исключением варианта $Л_л$, наблюдалось снижение скорости включения углерода C^{14} в препараты каротинсидов, причем выдерживание растений в течение 24 *ч* после температурного воздействия в условиях лаборатории не обеспечивало восстановления скорости биосинтеза на уровне контроля. Иная картина наблюдается у сорта Лия плодородная ленинградской репродукции. У него после 12-часовой экспози-

ции отмечается небольшая, но закономерная стимуляция включения углерода C^{14} в препараты каротиноидов с последующим слабым снижением, практически до уровня контроля, через 24 *ч*.

Следующий опыт был проведен в конце второй декады сентября (18 сентября), когда растения готовились к наступлению зимы. Температура воздуха колебалась днем в пределах 7—12° С, наблюдалась переменная облачность. Процессы ассимиляции углекислоты протекали очень слабо, поэтому от 12-часовой экспозиции мы отказались. Последействие пониженных температур наименьшим образом отразилось на биосинтезе каротиноидов сорта Таежная. У сорта Карельская в большей степени подавлен биосинтез виолаксантина и в меньшей — лютеина и каротина. По относительному снижению скорости биосинтеза всех пигментов варианты $Л_л$ и $Л_к$ довольно близки.

Таким образом, данные показывают, что последействие пониженной температуры нарушает биосинтез каротиноидов у разных сортов и одного сорта из семян разной репродукции в разной степени, причем в большинстве опытов снижается скорость включения углерода C^{14} в препараты каротиноидов, что, по-видимому, можно сравнить с увеличением и вспышкой интенсивности фотосинтеза в результате последействия крайних температур (Гашкова, 1939; Есипова, 1956). Аналогичные нарушения вызывает влияние несвойственных условий и на другие физиологические процессы растения, которые выражаются в некоторой судорожной реакции организма (Коновалов, Кондруцкая, 1955; Семихатова, 1953, 1956, 1959, 1960, 1962). Вредное влияние пониженных температур в наименьшей степени отражалось на биосинтезе пигментов у более морозостойкого и северного сорта Таежная, тогда как заметное и наибольшее подавление скорости включения углерода C^{14} наблюдается у сорта Лия плодородная кишиневской (южной) репродукции. Сорт Карельская занимает промежуточное положение. Интересен характер включения углерода C^{14} в пигменты у Лии плодородной ленинградской репродукции. Иногда вместо ожидаемого ослабления биосинтеза в результате последействия пониженных температур у этого сорта наблюдалось усиление включения углерода C^{14} в препараты каротиноидов.

Влияние на метаболизм ксантофиллов. В проведенных одним из авторов данной статьи исследованиях было показано, что процесс светового метаболизма виолаксантина C^{14} сопровождается образованием каротиноидов более восстановленной формы (Сааков, 1962, 1963). Ниже приводятся результаты оценки влияния последействия пониженных температур на метаболизм виолаксантина C^{14} и лютеина C^{14}.

Объектами исследования являлись листья черной смородины сорта Таежная, гортензии, гороха и водного растения элодеи. Две навески листьев испытуемых объектов помещались в фотосинтетические камеры. Камеру с подопытными листьями ставили в холодильную установку, и листья подвергались температурному воздействию. Часть листьев из контрольной навески использовалась для светового контроля, вторая — для темнового. По окончании температурного воздействия при всех вариантах опыта методом вакууминфильтрации в листья вводились мелкодисперсные препараты ксантофиллов C^{14}. Инфильтрация ксантофиллов в опытные образцы листьев проводилась на свету, а в контрольные в темноте. После инфильтрации ксантофиллов навески листьев помещались в литровые делительные воронки с проточной водой. Световая и темновая экспозиции листьев осуществлялись при температуре воды в воронке от +8 до +10° С. Воронки с листьями освещались лампами ЗН-8 или выставлялись на солнце. Освещенность в опытах на уровне воронок составляла 75 000—90 000 *лк*.

По окончании экспозиции листья фиксировались и пигменты извлекались по описанной методике. После омыления и двухкратного хроматографирования вытяжек пигментов отдельные фракции каротиноидов концентрировались под вакуумом, а затем анализировались на присутствие радиоактивности. Измерения радиоактивности препаратов фракций пигментов проводились газопроточным счетчиком или счетчиком β-частиц Т-25 БФЛ на установке «Волна». В связи с тем, что исследуемые каротиноиды имеют одинаковый углеродный скелет, обнаружение радиоактивности во всех их фракциях при введении высокоочищенного препарата ксантофилла C^{14} дает однозначный ответ о происхождении метки.

Предварительными исследованиями была показана возможность метаболизма виолаксантина C^{14} и лютеина C^{14}, инфильтрованных в лист. Иногда при инфильтрации лютеина C^{14} в лист радиоактивная метка была обнаружена в неизвестном диэпоксиде (Х-ксантофилл). Максимумы поглощения этого пигмента в хлороформе 424, 449, 479, в этаноле 415, 439, 468, в диэтиловом эфире 415, 438, 466,5.

Таблица 1

Распределение радиоактивности по фракциям пигментов при инфильтрации ксантофиллов C^{14}, *имп/мин*

Объект	Фракция пигмента и вариант опыта							
	Виолаксантин		Неоксантин		Лютеин		Каротин	
	Свет	Темнота	Свет	Темнота	Свет	Темнота	Свет	Темнота
Черная смородина . . .	Введен	Введен	617	353	240	45	150	13
Гортензия	Введен	Введен	188	52	220	6	66	5
Элодея	Введен	Введен	51	19	42	10	39	9
Горох	42	80	96	90	Введен	Введен	86	62
Гортензия	188	32	114	36	Введен	Введен	239	107

Данные табл. 1 позволяют заключить, что наблюдается непосредственное превращение молекулы виолаксантина в молекулы более восстановленных каротиноидов. При оценке метаболизма лютеина видно, что наряду с восстановлением пигмента регистрируется его окисление в неоксантин и виолаксантин. В процессе метаболизма виолаксантина происходит его дезоксидация, а в ходе метаболизма лютеина его окисление и восстановление. Результаты исследования последействия температур на метаболизм пигментов приведены в табл. 2.

При рассмотрении данных (табл. 1 и 2) привлекает внимание величина радиоактивности темновых препаратов. Она достаточно велика и статистически хорошо регистрируется, что свидетельствует о возможности осуществления темновых превращений пигмента. Так, согласно данным Коста (Costes, 1963), превращение виолаксантина C^{14} в β-каротин одинаково на свету и в темноте. Этот факт особенно интересен при изучении метаболизма пигмента в листе, где мы регистрируем физиологическую активность неразрушенных клеток.

Рассмотрение влияния последействия температур на ход реакций метаболизма ксантофиллов C^{14} показывает, что количественный выход реакции в опыте ниже, чем в световом контроле. При метаболизме виолаксантина выход реакции превращения пигмента в среднем в 1 и 4 опытах уменьшается в 1,5 раза и лишь в одном случае доходит до 2,1 раза (опыт I, лютеин). Оценка последействия температур на количественный выход

реакции превращения лютеина C^{14} показывает, что реакция окисления лютеина угнетается примерно в 4 раза, тогда как реакция восстановления пигмента снижается лишь в 2,2 раза. Можно предположить, что отрицательное действие пониженных температур на процесс фотосинтеза выражается в подавлении реакции метаболизма ксантофиллов, связанной с трансформацией кислорода фотосинтеза (Сапожников, Алхазов и др., 1961, 1964); при этом в большей степени подавляется реакция окисления лютеина и регенерация исходных эпоксидных производных каротиноидов.

Таким образом, последействие температур подавляет биосинтез каротиноидов у наименее приспособленных к данным условиям существования сортов и репродукций черной смородины. Механизм подавления биосинтеза, по-видимому, связан с угнетением реакций метаболизма пигментов, в большей степени подавляются реакции окисления каротиноидов.

ЛИТЕРАТУРА

Бриллиант В. А. О зависимости фотосинтеза от предшествующих условий.— Сов. ботаника, 1940, № 4.

Бриллиант В. А., Мириманян В. А. К вопросу о сезонных изменениях фотосинтеза у лимона в связи с влиянием зимних покрышек.— Сов. ботаника, 1937, № 3.

Гашкова О. А. Влияние резких колебаний температуры на физиологию лимона и мандарина.— Сов. субтропики, 1939, № 11.

Есипова И. В. Последействие высоких температур на газообмен хлопчатника. Автореф. дисс. М., 1956.

Жолкевич В. Н. К вопросу о причинах гибели растений при низких положительных температурах.— Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1955, т. 9.

Заленский О. В. Изменения зависимости фотосинтеза от температуры на протяжении вегетационного периода растений.— Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 1949, т. 17.

Заленский О. В., Вознесенский В. А., Пономарева М. М., Штанько Т. П. Влияние температуры на метаболизм углерода — C^{14}, поглощенного в процессе фотосинтеза.— Бот. ж., 1955, т. 40.

Коновалов И. Н. Физиология интродуцируемых растений. Комаровские чтения, 16. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Коновалов И. Н., Кондруцкая Н. В. Изменение физиологических процессов растений в связи с акклиматизацией.— Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, Эксперим. бот., 1955, вып. 10.

Коновалов И. Н., Лерман Р. И., Михалева Е. Н., Сметанникова А. И. Осо-

Таблица 2

Эффект посттемпературного воздействия на распределение радиоактивности при инфильтрации ксантофиллов C^{14}, *имп/мин*

Объект	Фракция пигмента и вариант опыта											
	Виолаксантин			Неоксантин			Лютеин			Каротин		
	I*	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Черная смородина	Введен	Введен	Введен	353	617	550	45	240	111	19	150	110
Черная смородина	—	200	52	—	434	107	Введен	Введен	Введен	—	534	242
Гортензия	Введен	Введен	Введен	52	188	126	6	220	146	5	66	44
Элодея	Введен	Введен	Введен	19	51	29	105	42	25	9	39	23

* Опыт: I — темновой контроль, II — световой контроль, III — световое последействие.

бенности изменения физиологических процессов в связи с морозоустойчивостью растений.— Физиология устойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1960.
Костычев С. П., Кардо-Сысоева Е. К. Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии.—Изв. АН СССР, сер. 7, 1930, № 6.
Костычев С. П., Базырина Е. Н., Чесноков В. А. Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярный день.— Изв. АН СССР, сер. 7, 1930, № 7.
Любименко В. Н. О превращениях пигментов пластид в живой ткани растений. — Зап. АН СССР по физ.-мат. отд., 1916, т. 33, № 12.
Любименко В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.—Л., Сельхозгиз, 1935.
Незговоров Л. А. Последействие низких положительных температур на фотосинтез теплолюбивых растений.— Физиология растений, 1956, т. 3, вып. 6.
Рабинович Е. Фотосинтез, т. 1. М., Изд-во иностр. лит., 1951, т. 2, 1953, т. 3, 1959.
Сааков В. С. К механизму изменения содержания виолаксантина при световой реакции хлоропластов. — Докл. АН СССР, 1962, т. 148, № 6.
Сааков В. С. К механизму световой реакции ксантофиллов в суспензии хлоропластов.— Бот. ж., 1963, т. 48, вып. 6.
Сааков В. С. О роли каротиноидов в механизме переноса кислорода фотосинтеза.— Докл. АН СССР, 1964, т. 155, № 5.
Сапожников Д. И., Алхазов Д. Г. и др. Включение 0^{18} из тяжелокислородной воды в виолаксантин при действии света на растение.— Бот. ж., 1961, т. 46, вып. 4.
Сапожников Д. И., Алхазов Д. Г. и др. Об участии ксантофиллов в переносе кислорода в процессе фотосинтеза.— Докл. АН СССР, 1964, т. 154, № 4.
Сапожников Д. И., Красовская Т. А., Маевская А. Н. Изменение соотношения основных каротиноидов в пластиде зеленых листьев при действии света.— Докл. АН СССР, 1957, т. 113, № 2.
Сапожников Д. И., Сааков В. С. Применение виолаксантина C^{14} для характеристики световой реакции превращения ксантофиллов.— Докл. АН СССР, 1962, т. 147, № 6.
Семихатова О. А. О некоторых особенностях кислородного дыхания у растений высокогорного Памира.— Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, Эксперим. бот., 1953, вып. 9.
Семихатова О. А. Об изменениях дыхания растений Памира от резкой смены температур.— Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, Эксперим. бот., 1956, вып. 11.
Семихатова О. А. О температурной зависимости дыхания высокогорных растений восточного Памира.— Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, Эксперим. бот., 1959, вып. 13.
Семихатова О. А. Последействие температуры на фотосинтез. — Бот. ж., 1960, т. 45, вып. 10.
Семихатова О. А. О причине большой интенсивности дыхания высокогорных растений Памира.— Бот. ж., 1962, т. 47, вып. 5.
Семихатова О. А., Сааков В. С., Горбачева Г. И. Изучение последействия температуры на интенсивность и динамику фотосинтеза. *Polygonum sachalinense.*— Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, Эксперим. бот., 1962, вып. 15.
Чесноков В. А. О влиянии концентрации CO_2 на фотосинтез и урожай. Тр. ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, АН СССР, 1955, т. 10.
Черноморский С. А., Мухина В. А. Состояние хлорофилла в листьях в связи с их географическим происхождением.— Бот., ж., 1961, т. 46, вып. 5.
Beljakoff E. Von der Schwankungen im verlauf der Photosynthese.— Planta, 1929, Bd 8, H. 1, 2.
Beljakoff E. Über den Einfluss der Temperatur auf die Kohlensäureassimilation bei zwei klimatischen Pflanzenrassen.— Planta, 1930, Bd 11, H. 4.
Bukatsch F. Beitrage zur Kenntnis der CO_2 Assimilation durch Susswasseralgen.— Jb. wiss. Bot., 1935, Bd 81.
Costes C. Metabolisme de la luteine et de la violaxanthine dans les chloroplastes.— C. r. Acad. sci., 1963, vol. 256.
Duysens L. N. M. Energy transformations in Photosynthesis.— Ann. rev. plant physiol,. 1956, vol. 7.
Ehrke G. Die Einwirkung der Temperatur und des Lichtes auf die Atmung und Assimilation der Meeresalgen.— Planta, 1929, Bd 9, H. 3.
Ehrke G. Über die Wirkung der Temperatur und Lichtes auf die Atmung und Assimilation Meers und Susswasseralgen.— Planta, 1931, Bd 13, H. 3.
Gassner G., Goeze G. Der Einfluss der Anzuchttemperatur auf Assimilation, Chlorophyll gehalt und Transpiration junger getreideblätter.— Ber. schweiz. bot. Ges., 1934, Bd 52.
Goodwin T. W. The biosynthesis and function of the carotenoid pigments.— Adv. Enzymol., 1959, vol. 21.

Goodwin T. W. Chemistry, biogenesis and physiology of the carotenoids.— Handb. Pflanzenphysiologie, 1960, vol. 5.
Harder R. Über die Assimilation von Kälte und Wärme individuen der gleichen Pflanzenspecies.— Jb. wiss. Bot., 1925, Bd 64.
Harder R. Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Aussendedingungen.— Planta, 1930, Bd 11, H. 2.
Henrici M. Chlorophyll gechalt und Kohlensäure Assimilation bei Alpen und Ebenpflanzen.— Verh. Nat. Ges. Basel., 1918, Bd. 30.
Henrici M. Zwei gepfelige Assimilationskurven. Mit spezieller Berucksichtigung der Photosynthese von alpinen Schattenpflanzen und Flechten.— Ebenda, 1921, Bd 32.
Yamamoto H. L. Studies on the light and dark interconversions of leaf xanthophylls.— Arch. Biochem. Biophys., 1962, vol. 97, № 1.
Schoder A. Über die Beziehungen des Tagesganges der Kohlensaureassimilation von Freilandpflanzen den Aussenfaktoren.— Jb. wiss. Bot., 1932, Bd 76.
Shneour E., Calvin M. Isotopic oxygen incorporation in xanthophylls of pinaceae oleracea quantosomes.— Nature, 1962, vol. 196, № 4853.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

П. Д. НЕЗНАЕВ
Свердловский государственный педагогический институт

ВЛИЯНИЕ МЕДИ НА ВОДНЫЙ РЕЖИМ ЯБЛОНИ

Для повышения зимостойкости плодовых растений важное значение имеют приемы, позволяющие регулировать ростовые процессы, способствующие накоплению необходимого количества запасных веществ и обеспечивающие своевременное вступление растений в глубокий покой. Во второй половине лета рост побегов у древесных растений заканчивается и начинаются сложные превращения веществ, происходит перестройка ферментативных систем. Изменение характера ферментативных реакций сводится к усилению синтеза и подавлению гидролиза (Белкин, 1955). Активизируется система полифенолоксидаз, играющая большую роль в разрушении активных веществ (Сергеев, Сергеева, 1964). Для перестройки обмена веществ большое значение имеет количество белков в клетках растений и их синтез, который ослабевает со старением листьев в конце вегетации. В связи с этим исследователи рекомендуют применять внекорневые подкормки микроэлементами для задержки старения листьев (Сергеев и др., 1959). М. Я. Школьник (1955) указывает на недостаточное применение микроэлементов во второй половине периода вегетации в целях повышения морозостойкости плодовых растений.

Мы провели опыты по изучению влияния внекорневых подкормок солями меди на водный режим яблони в течение 1964 и 1965 гг. в плодово-ягодном саду Орджоникидзевского совхоза Свердловской области. Для опытов использованы яблони сортов Малютка, Ударница и Спорт 45. Опытные деревья опрыскивали водным раствором сернокислой меди концентраций 0,1, 0,05, 0,005%, а контрольные — водой. Опрыскивание проводили 17 июля и 3 августа того и другого года. На девятый день после проведения внекорневых подкормок брали пробы для определения показателей водного режима, в 1965 г. дополнительно взяты пробы 30 августа. Водоудерживающую способность листьев определяли путем подсушивания в лабораторных условиях в течение 24 *ч* и вычисляли процент удержанной воды от ее первоначального количества. Свободную воду определяли по методу А. Ф. Маринчик (1957) с изменениями Н. А. Гусева (1960); за количество связанной воды брали разницу между содержанием общей воды и свободной.

Из данных по изменению водного режима листьев яблони после внекорневых подкормок за 1964 и 1965 гг. (см. табл. 1 и 2) видно, что водоудерживающая способность листьев опытных растений и содержание связанной воды в них после подкормок увеличиваются, причем наибольшее их повышение происходит под влиянием раствора сернокислой меди 0,05%. Меньшее действие на водоудерживающую способность листьев

Таблица 1

Влияние различных концентраций водного раствора сернокислой меди на водный режим листьев яблони в 1964 г.

Сорт	Концентрация раствора, %	Водоудерживающая способность	Содержание воды, % от сырого веса		
			свободная	связанная	общая
		26 июля			
Малютка	Контроль	32,4	17,4	44,6	62,0
	0,005	34,2	15,4	45,7	61,1
	0,05	39,0	8,3	51,3	59,6
	0,1	35,1	15,6	45,9	61,5
Ударница	Контроль	34,7	14,4	46,0	60,4
	0,005	35,9	12,6	46,4	59,0
	0,05	40,5	4,1	54,5	58,6
	0,1	37,0	11,1	48,2	59,3
Спорт 45	Контроль	30,9	21,8	41,7	63,5
	0,005	32,3	19,5	43,0	62,5
	0,05	41,6	10,4	49,6	60,0
	0,1	31,8	19,4	42,3	61,7
		12 августа			
Малютка	Контроль	21,8	33,9	23,4	57,3
	0,005	21,5	34,8	22,5	57,7
	0,05	25,0	25,6	28,8	54,4
	0,1	23,2	29,7	26,3	56,0
Ударница	Контроль	22,0	31,1	25,7	56,8
	0,005	23,9	28,4	26,8	55,2
	0,05	29,7	22,3	33,2	55,5
	0,1	25,6	26,8	27,6	54,4
Спорт 45	Контроль	19,1	34,2	22,0	58,2
	0,005	20,8	34,8	23,2	58,0
	0,05	27,5	22,1	33,7	55,8
	0,1	21,4	32,8	24,1	56,9

и содержание связанной воды в них оказывает раствор 0,1 и 0,005%. Это объясняется тем, что при увеличении концентрации электролита (сернокислая медь) дзета-потенциал протоплазмы клеток сначала повышается, а затем снижается. Дзета-потенциал определяет степень гидратации коллоидов и способность связывания ими воды (Алексеев, Гусев, 1957). На повышение водоудерживающей способности листьев растений и содержания связанной воды под влиянием меди указывают в своих работах Г. А. Макарова и Е. Ф. Марочкина (1963), З. И. Мамедов (1963, 1964) и др.

При сравнении показателей водного режима контрольных яблонь по срокам взятия проб видно, что водоудерживающая способность листьев и содержание связанной воды в них снижается к концу вегетации. Например, в 1964 г. водоудерживающая способность листьев у сорта Малютка составляла 26 июля 32,4, а 12 августа 21,8%, количество связанной воды, соответственно, 44,6 и 23,4% (табл. 1). Снижение показателей водного режима листьев опытных яблонь происходит медленнее по сравнению с контрольными. Если после первого опрыскивания раствором сернокислой меди 0,05% в 1964 г. водоудерживающая способность листьев была выше контрольной в среднем по всем сортам на 24, то после второго — на 31%. Содержание связанной воды в листьях опытных яблонь после первого опрыскивания выше контрольной на 17, а после второго на 35%.

Таблица 2

Влияние различных концентраций водного раствора сернокислой меди на водный режим листьев яблони в 1965 г.

Сорт	Концентрация раствора, %	Водоудерживающая способность	Содержание воды, % от сырого веса		
			свободная	связанная	общая
		26 июля			
Малютка	Контроль	21,9	23,5	38,1	61,6
	0,005	23,7	20,8	39,9	60,7
	0,05	34,5	14,5	44,1	58,8
	0,1	31,2	18,1	41,4	59,5
Ударница	Контроль	28,5	16,3	39,4	55,7
	0,005	30,1	14,3	40,2	54,3
	0,05	37,6	5,3	47,0	52,3
	0,1	30,7	12,8	40,9	53,7
Спорт 45	Контроль	18,2	26,7	34,1	60,8
	0,005	19,4	25,6	33,9	59,5
	0,05	28,2	16,8	40,5	57,3
	0,1	21,9	21,7	37,1	58,8
		13 августа			
Малютка	Контроль	11,2	36,3	19,8	56,1
	0,005	12,9	34,7	21,0	55,7
	0,05	18,9	24,1	28,5	52,6
	0,1	15,7	31,2	23,2	54,1
Ударница	Контроль	12,4	33,5	19,5	53,0
	0,005	11,9	32,5	20,5	53,0
	0,05	16,6	22,9	27,3	50,2
	0,1	14,1	31,0	20,6	51,6
Спорт 45	Контроль	11,7	40,0	12,7	52,7
	0,005	14,0	38,6	13,0	51,6
	0,05	20,7	24,5	24,9	49,4
	0,1	17,6	35,0	15,7	50,7
		30 августа			
Малютка	Контроль	8,1	42,4	14,5	56,9
	0,05	15,7	33,3	18,2	51,5
Ударница	Контроль	9,7	40,4	15,6	56,0
	0,05	14,7	30,4	21,0	51,4
Спорт 45	Контроль	7,2	45,7	11,0	56,7
	0,05	13,8	37,8	16,8	54,6

Медь оказывает действие на водный режим яблони не только вскоре после опрыскивания (девятый день в нашем опыте), но и через более продолжительное время (30 августа, табл. 2), когда водоудерживающая способность листьев опытных яблонь превышала контроль на 62, а содержание связанной воды — на 38%.

Медь снижает содержание свободной и общей воды в листьях яблони. Уменьшение количества свободной воды происходит за счет увеличения связанной, а снижение содержания общей воды в листьях объясняется, по-видимому, тем, что медь, стимулируя синтез белков, углеводов и других органических соединений, повышает абсолютное содержание сухого вещества (Жуков, 1956; Макарова, Марочкина, 1963; и др.).

Повышение водоудерживающей способности и количества связанной воды происходит вследствие увеличения степени гидратации коллоидов

протоплазмы, накопления гидрофильных белков и других веществ. Это придает протоплазме агрегативную устойчивость к неблагоприятным условиям среды (Окунцов, 1950, 1952; Васильева, 1960, 1963; Матухин и др., 1962; и др.). Известно, что медь увеличивает содержание хлорофилла, повышая интенсивность фотосинтеза, увеличивает активность окислительно-восстановительных процессов, в связи с чем задерживается старение растений (Окунцов, 1950, 1952; Побегайло, 1964; Гедзь, 1965; и др.).

Таким образом, внекорневые подкормки микроколичествами меди в период скрытого роста задерживают старение листового аппарата яблони и способствуют лучшей подготовке растений к зиме.

ВЫВОДЫ

1. Медь положительно влияет на водный режим яблони: повышает водоудерживающую способность листьев, увеличивает количество связанной воды в них, при этом уменьшается оводненность листьев и содержание свободной воды. Такое перераспределение воды способствует активизации жизненных процессов растений и более своевременной подготовке яблонь к зиме.

2. Оптимальной дозой для внекорневых подкормок яблони в период скрытого роста в условиях Среднего Урала является 0,05%-ный раствор сернокислой меди.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев А. М., Гусев Н. А. Влияние минерального питания на водный режим растений. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Белкин Н. И. К вопросу о биохимической характеристике зимостойкости озимых пшениц.— Тр. Ярославского с.-х. ин-та, 1955, т. 2, вып. 2.

Васильева И. М. Влияние микроэлементов на водный режим растений.— Тезисы докладов выездной сессии отделения биологических наук АН СССР по вопросам водного режима в связи с обменом веществ и продуктивностью. Изд-во Казанского ун-та, 1960.

Васильева И. М. Влияние микроэлементов на водный режим растений.— Водный режим в связи с обменом веществ и продуктивностью. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Гедзь С. М. Влияние марганца, бора, меди на некоторые физиолого-биохимические процессы обмена веществ растений картофеля, урожай клубней и его качества.— Применение микроэлементов в сельском хозяйстве. Киев, изд-во «Наукова думка», 1965.

Гусев Н. А. Некоторые методы исследования водного режима растений. Л., Изд-во АН СССР, 1960.

Жуков М. С. Влияние одновалентных и двухвалентных катионов на коллоидно-физические и водные свойства клеток и тканей растений.— Орошение с.-х. культур в центрально-черноземной полосе РСФСР, вып. 2. М., Изд-во АН СССР, 1956.

Макарова Г. А., Марочкина Е. Ф. Влияние микроэлементов на некоторые физиологические особенности кукурузы и на ее урожай.— Микроэлементы в Сибири. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1963.

Мамедов З. И. Влияние микроэлементов на солеустойчивость хлопчатника.— Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Мат-лы Четвертого Всесоюз. совещ. по вопросам применения микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине. Киев, Госсельхозиздат УССР, 1963.

Мамедов З. И. Микроэлементы как удобрение для овощных культур.— Теоретические основы регулирования питания растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Маринчик А. Ф. Особенности физиологических процессов в связи с состоянием воды в листьях и продуктивностью сортов сахарной свеклы.— Биологические основы орошаемого земледелия. М., Изд-во АН СССР, 1957.

Матухин Г. Р., Мерджаньян С. К., Слонов Л. Х. Влияние микроэлементов на повышение солеустойчивости растений.— Микроэлементы и естественная радиация почв. Изд-во Ростовского гос. ун-та, 1962.

Окунцов М. М. Физиологическое значение меди для растений и применение медных удобрений в практике сельского хозяйства.— Рефераты докладов Первой Всесоюзной конференции по микроэлементам. М., Изд-во АН СССР, 1950.

Окунцов М. М. Физиологическое значение меди для растений и влияние ее на урожай.— Микроэлементы в жизни растений и животных. М., Изд-во АН СССР, 1952.

Побегайло А. И. Действие и последействие микроэлементов на некоторые физиологические процессы древесных растений.— Микроэлементы в жизни растений, животных и человека. М., Изд-во АН СССР, 1964.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А. Окислительные ферменты в годичном цикле зимостойких и незимостойких древесных растений.— Физиология зимостойкости древесных растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Физиологические особенности зимостойких и незимостойких древесных растений.— Научная конференция по вопросам морфофизиологической периодичности и зимостойкости древесных растений. Реф. и тез. докл. Уфа, 1959 (Башкир, фил. АН СССР).

Школьник М. Я. Влияние некоторых микроэлементов на морозоустойчивость цитрусовых.— Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, Эксперим. бот., 1955, т. 10.

II

ПИТАНИЕ И ВОДНЫЙ РЕЖИМ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 62 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1968

В. П. ДАДЫКИН, Е. В. ПОТАЕВИЧ

О ПРОПУСКАНИИ ЛИСТЬЯМИ РАСТЕНИЙ ДИФФУЗНОГО СВЕТА

Лучистая энергия солнца является одним из решающих экологических факторов существования растений. Проходя через атмосферу, солнечный свет испытывает сложные преобразования. Атмосферная оболочка земли частично рассеивает и поглощает его не только молекулами газов (кислород, азот, углекислый газ, озон), но и частицами пыли, капельками воды, облаками. В результате значительная часть солнечной энергии доходит до поглощающей поверхности в форме рассеянной радиации. Как отмечал В. Н. Любименко (1924), в природных условиях растению приходится чаще использовать диффузный свет, отраженный от облаков или от частиц, находящихся во взвешенном состоянии. Спектральный состав этого света существенно отличается от состава прямых солнечных лучей, в нем преобладают лучи с короткой длиной волны. По своей структуре диффузный свет является в значительной степени (на 40—80%) поляризованным, в отличие от прямых солнечных лучей (Шульгин, 1963).

Как и спектральный состав, различна интенсивность прямого и рассеянного света, зависящая от высоты солнца над горизонтом, времени суток и года, географической широты и состояния атмосферы. Различные участки небосвода посылают также неодинаковое количество рассеянной радиации. Ее максимальная интенсивность в условиях ясного неба отмечена в стороне солнца (Кондратьев, 1954), если угол наклона приемной поверхности $0<\alpha<90°$. Для приемной поверхности, обращенной в противоположную сторону, наблюдается убывание прихода рассеянной радиации с ростом угла наклона поверхности.

Поток рассеянной радиации безоблачного неба характеризуется суточным ходом с максимумом в околополуденные часы. Как отмечает А. Ф. Клешнин (1954), диффузная радиация после восхода солнца быстро достигает своего максимального значения и на этом уровне держится почти до конца дня и начинает уменьшаться лишь незадолго до захода солнца. Все эти данные говорят о том, что рассеянная радиация играет важную роль в балансе лучистой энергии у земной поверхности.

В последнее время большое значение придается изучению действия на растения рассеянного света в связи с оценкой светового режима в растительных сообществах, в кронах деревьев, под пологом леса, внутри развитых посевов сельскохозяйственных растений, в озеленительных посадках городских магистралей и т. д. Верхние листья полога леса или сомкнутых посевов культурных растений в естественных условиях всегда, при любой погоде, облучаются прежде всего потоком рассеянной радиации, отраженной от полусферы неба. В условиях центральной и се-

верной частей страны пасмурная погода (растения совершенно лишены прямого солнечного света) составляет более половины всего светового времени суток. Нельзя не отметить значение сумеречного освещения и реакции растений на него. Из литературы (Шаин и др., 1963) известно, что растения, в соответствии со своим географическим происхождением, отчетливо реагируют на сумеречный свет, ускоряя или замедляя развитие. Поэтому изучение возможности использования растениями диффузного света давно привлекало внимание исследователей (Любименко, 1924; Seybold, 1933; Макаревский, 1938; Иванов, 1946; Костин, 1956, Сидорин, 1952; Гуляев, 1964; и др.).

Показано, что листья растений больше всего поглощают радиацию при рассеянном свете голубого неба (до 80% общего ее количества), меньше (50—60%) — при свете, отраженном облаками, и еще меньше (40—50%) — при сильном прямом солнечном освещении (Иванов, 1946). Результаты определений коэффициента пропускания листьями растений потока диффузной солнечной радиации показывают, что величина коэффициента пропускания зависит от возраста и развития листа, от его цвета и состояния поверхности (Макаревский, 1938). Уменьшение интенсивности света вызывает увеличение процента поглощения (Костин, 1956). В пасмурную погоду посевы сахарной свеклы поглощают несколько больший процент радиации, чем в малооблачную погоду (Гуляев, 1964). Но учет и измерение диффузной радиации разных участков спектра, получение спектральных характеристик листьев растений при облучении их рассеянным светом — задача новая и сложная.

Большинство исследований по использованию растениями диффузного света выполнено без учета его спектрального состава. До сих пор не исследована зависимость освещенности в лесных насаждениях от характера падающей радиации (прямой и рассеянный свет). Недостаточно изучается спектральный состав в растительном сообществе по ярусам в зависимости от густоты, состояния растений и структуры насаждения (Yocum и др., 1964; Allen и др., 1964; Акулова и др., 1964). Исследования в этом направлении, вероятно, представляют интерес для всех растениеводов: физиологов, селекционеров, лесоводов и т. д.

Как известно, для установления количества поглощенной листом лучистой энергии необходимо определить пропускание и отражение света. Мы считаем, что при получении спектральных характеристик листа, освещаемого диффузным светом, это осуществимо в два этапа с помощью двух приборов. Первый — для учета пропущенной листом диффузной радиации, второй — для измерения отраженной ее части. Прибор, позволяющий получать спектральную характеристику пропускания рассеянного света листьями, был создан в нашем институте (Дадыкин, Грушевский, Курец, Потаевич, 1964). С его помощью мы получили возможность определить пропускание света листьями растений в области 400—640 *ммк* (спектральная чувствительность прибора). Спектральную характеристику пропускания прямого, рассеянного и суммарного света листьями во всем видимом участке солнечного спектра мы получили, используя ранее созданный электронный спектральный прибор для определения поглощения света листьями растений (Дадыкин, Грушевский, 1962), оснастив его специальной сферой-насадкой. Исследования проводили по трем вариантам (рис. 1):

а) пропускание прямого солнечного света (прибор с тубусом, направление прибора в сторону солнца);

б) пропускание диффузного света (положение прибора не менялось, на него надевалась специальная сфера-насадка, лист экранировался от попадания прямых солнечных лучей);

в) пропускание суммарного лучистого потока (положение прибора не менялось, убирался экран, препятствующий попаданию прямого солнечного света).

Определение пропускания рассеянного света листьями растений проводили при ясном безоблачном небе с направлением прибора в сторону южной половины неба.

В течение вегетационных периодов 1963—1964 гг. получены спектральные кривые пропускания света листьями некоторых лесных и сельскохозяйственных растений. На рис. 2 приведены спектральные кривые пропускания диффузного, прямого и суммарного света листьями сирени *(Syringa Josikaea)*, черемухи *(Padus racemosa)*, ясеня *(Fraxinus excelsior)*, осины *(Populus tremula)* и березы *(Betula verrucosa)*. Сопоставление этих кривых не выявило разницы в характере хода кривых пропускания, полученных при облучении листа прямым, рассеянным и суммарным светом спектра 400—620 *ммк*. В пределах 620—730 *ммк* пропускание рассеянного света всегда ниже, а пропускание суммарного света занимает промежуточное положение. Наиболее заметна эта разница при длине волны около 730 *ммк*. Полученные результаты отмечены при облучении листа прямым, диффузным и суммарным светом высокой интенсивности.

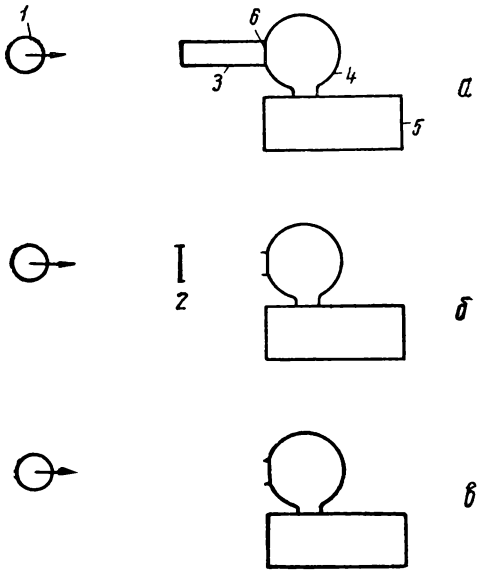


Рис. 1. Варианты исследования пропускания листьями растений света: *а* — прямого, *б* — диффузного, *в* — суммарного:

1 — источник света (солнце); *2* — экран, препятствующий попаданию прямого солнечного света на лист; *3* — направляющий тубус для отсекания параллельного пучка света; *4* — интегрирующая сфера, *5* — монохроматор; *6* — место листа при съемке,

При действии на растение резко различного по интенсивности прямого (0,855 *кал/см*^{2} · *мин* от южной половины неба) и диффузного света (0,195 *кал/см*^{2} *мин* от северной половины неба) листья растений неодинаково пропускают лучистую энергию. На рис. 3 представлены спектральные кривые пропускания света листьями редиса (результаты представляют собой среднее из 18 определений). Как видно из графика, различий в характере хода спектральных кривых не наблюдается. По величине пропускания разница наиболее заметна в зеленой и оранжево-красной части спектра и достигает соответственно приблизительно 10 и 7%.

В последние годы появились исследования о ритмических изменениях многих физиологических процессов в растении. Эта ритмичность, по мнению И. И. Гунара (Гунар и др., 1957), обусловлена изменением внутреннего состояния протоплазмы. В литературе указывается на неполное соответствие суточного хода некоторых физиологических процессов напряженности метеорологических факторов, на пульсирующий характер этих изменений при постоянных внешних условиях (Благовещенский, Шутов, 1918; Костычев и др., 1930; Курсанов, Угрюмов, 1934; Бажанова, 1952; Вобликова, 1953; Карманов, Пумпянская, 1956; Беликов, Мотори-

Рис. 2. Спектральные кривые пропускания листьями света: *1* — прямого, *2* — диффузного, *3* — суммарного.

а — сирень венгерская; *б* — ясень обыкновенный; *в* — береза бородавчатая; *г* — черемуха обыкновенная; *д* — осина.

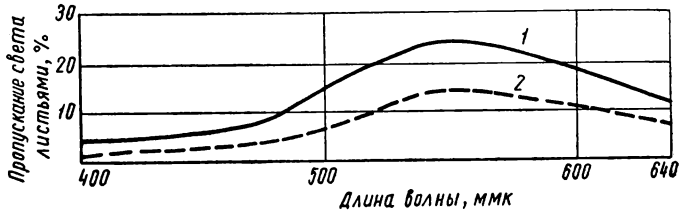


Рис. 3. Спектральные кривые пропускания света листьями в пределах 400—640 *ммк*:

1 — прямого; *2* диффузного.

на, 1958; Одуманова, 1959; Дадыкин и др., 1960; Анисимов и др., 1962; Камия, 1962; Пал, 1962; Синюхин и др., 1962; Устинова, 1962; Viswantha и др., 1962; Куроива, Масадзо, 1963; Fabian-Galan, 1963; Акулова, 1964; Леман, 1964; Gates, 1964). Лабильность суммарного расхода поглощенной энергии (Дадыкин и др., 1960; Gates, 1964) привела авторов к мысли о нестабильности прихода энергии в течение дня.

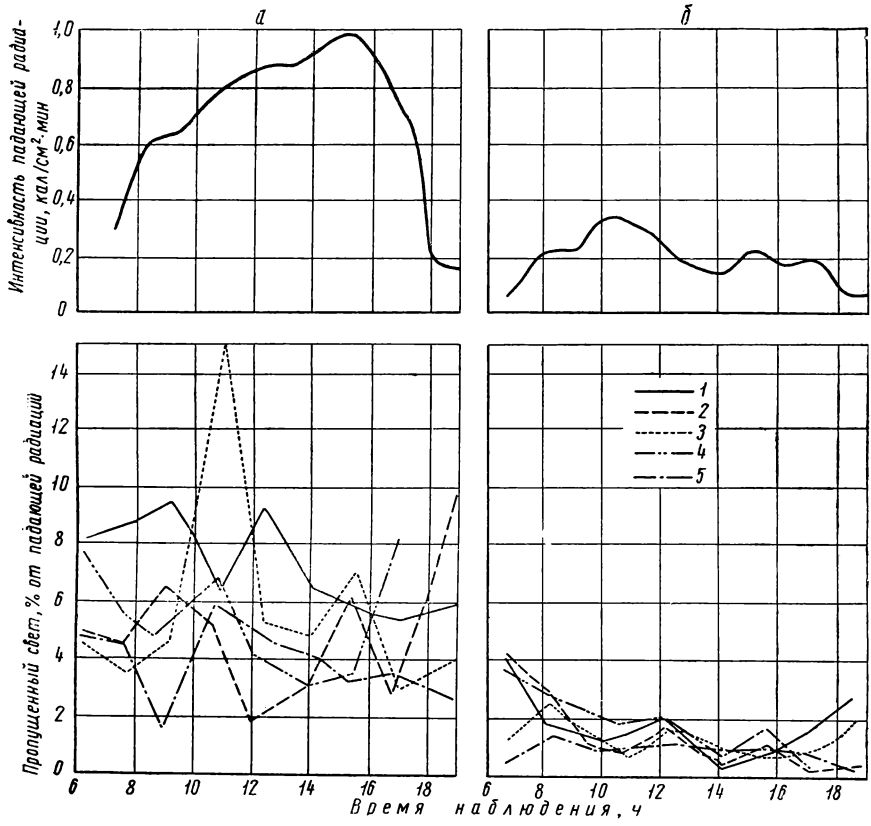


Рис. 4. Динамика интегрального пропускания листьями света в пределах 400—600 *ммк* в течение светлого времени суток:
а — прямого, *б* — диффузного.
1 — дерен; *2* — ольха черная; *3* — яблоня домашняя; *4* — калина обыкновенная; *5* — сирень венгерская.

Однако по вопросу зависимости поглощения света в течение дня от падающей радиации нет единого мнения. Часть исследователей (Шульгин, 1960) считает, что поглощение находится в соответствии с количеством падающей радиации; другие (Дадыкин и др., 1960; Акулова, 1964; Gates, 1964) связывают его с изменением расхода энергии. Отмечаемые закономерности мы установили для прямого солнечного света; а в естественных условиях растение подвергается действию не столько прямых солнечных лучей, сколько рассеянной радиации. В своих опытах мы поставили задачу проследить за изменением пропускания листьями прямого и рассеянного света в диапазоне волн 400—640 *ммк* в течение светлого времени суток.

Известно, что интенсивность рассеянной радиации ясного безоблачного неба в стороне, противоположной солнцу, изменяется в течение дня