

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ALUSTATUD 1893. a.

VIHK 151 ВЫПУСК

ОСНОВАНЫ в 1893 г.

TAIMEFÜSIOLOOGIA- JA
TAIMEBIOKEEMIA-ALASEID TÖID

ТРУДЫ ПО ФИЗИОЛОГИИ И
БИОХИМИИ РАСТЕНИЙ

I



TARTU 1964

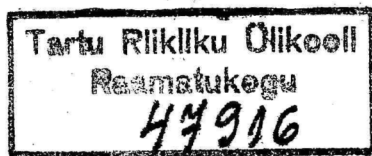
P
A-1169 ✓
TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
ALUSTATUD 1893. a. VIHK 151 ВЫПУСК ОСНОВАНЫ в 1893 г.

**TAIMEFÜSIOLOOGIA- JA
TAIMEBIOKEEMIA-ALASEID TÖID
ТРУДЫ ПО ФИЗИОЛОГИИ И
БИОХИМИИ РАСТЕНИЙ
I**

TARTU 1964

*Посвящается 100-летию основания
кафедры физиологии растений в
Тартуском университете*

P1



ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В ТАРТУСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ (К 100-ЛЕТИЮ ОСНОВАНИЯ КАФЕДРЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В ТГУ)

А. Я. Перк, Х. А. Мооритс

В 60-годах прошлого столетия Тарту представлял собой маленький университетский город, расположенный вдали от железной дороги и слабо связанный с происходившими на арене политической жизни событиями. Прогрессивная часть тогдашней интеллигенции мечтала, как и повсюду в России, о нововведениях и реформах, тогда как господствовавшая клика — помещики и покровители их интересов — духовенство — упорно защищали старые привилегии и обычаи. Когда Министерство просвещения России основало в 1863 году в Тартуском (бывшем Дерптском*) университете (очевидно по рекомендации куратора университета, естествоиспытателя Кейзерлинга) кафедру физиологии растений и антропологии, и пригласило заведовать этой кафедрой известного ученого, одного из создателей клеточной теории, профессора Матеуса Шлейдена (1804—1881), то со всей отчетливостью проявились свойственные обществу того времени непримиримые социально-политические противоречия.

Реакционно настроенные профессора и преподаватели открыто высказались против назначения М. Шлейдена на должность профессора в университете, считая себя оскорбленными тем, что Министерство просвещения без их согласия приняло такое решение и тем самым нарушило права университета (Петухов, 1902). В действительности же это было только удобным предлогом для организации травли против Шлейдена, которому не могли простить его прогрессивные научные идеи, подрывающие основы религии, и его острую критику всего старого, затхлого в науке, мешавшего ее прогрессу.

Первоначально эти протесты оставались без внимания. 2 сентября 1863 года М. Шлейден прибыл в Тарту (быв. Юрьев). По-

* Тартуский университет до 1893 года назывался Дерптским, а затем до 1918 года Юрьевским.

слушать его первую лекцию, которая состоялась в актовом зале университета, собралась многочисленная аудитория, состоявшая из студентов, преподавателей и горожан. В своих лекциях М. Шлейден убедительно доказывал, что взгляды естествоведа и теолога несовместимы, вскрывал лженаучность представлений о сотворении мира богом. Опираясь на дарвинизм, М. Шлейден был твердо убежден, что современные животные и растительные организмы являются результатом длительного процесса развития. Он часто ссылался на значение эволюционной теории.

Прогрессивно настроенная часть студентов, профессоров и преподавателей воспринимала взгляды Шлейдена, как свежую струю в науке о живой природе, которая срывала покров таинственности с процессов жизнедеятельности, служившей пищей для различных виталистических измышлений. Представители дворянства и духовенства поэтому изыскивали всякие предлоги для изгнания М. Шлейдена из университета. Часть его научных трудов была изъята из пользования. Так, на титульном листе хранящейся в Научной библиотеке Тартуского университета книги М. Шлейдена «Die Pflanze und ihre Leben», 1848, Leipzig, была поставлена отметка «запрещено» с ссылкой на стр. 107. На этой странице М. Шлейден пишет, что в вопросах естествознания библия находится на уровне ограниченных знаний «несознательного и невежественного века». Такой откровенности было достаточно, чтобы его книгу, пользовавшуюся широкой известностью, занести в «черный список».

На проф. М. Шлейдена была составлена жалоба, пересланная министру просвещения и министру внутренних дел, в которой в качестве обвинения приводились из работ М. Шлейдена цитаты, якобы оскорбляющие бога. В местных газетах началась острая полемика, выходящая за рамки научных споров и вылившаяся в преднамеренно организованную кампанию клеветнических нападок на деятельность М. Шлейдена. Одной из уродливых форм проявления ненависти к М. Шлейдену может служить организованный в мае 1864 года поджог его дома. Хотя возникший пожар удалось благодаря подоспевшим на помощь студентам быстро ликвидировать*, но все же М. Шлейден, видя неравность сил в борьбе, принял решение покинуть Тарту. Он уехал на летние каникулы за границу и к началу следующего учебного года больше уже не возвратился в Тарту.

С выбытием М. Шлейдена из Тартуского университета кафедра физиологии растений должна была на длительное время прекратить свое существование. Однако тот живой интерес, который был вызван деятельностью М. Шлейдена к прогрессивным направлениям в науке и к эволюционной теории, не мог угаснуть. Исследования по физиологии растений начинают про-

*. *Dorpatsche Zeitung* Nr. 107, 1864.



М. Шлейден (1804—1881).

ственным деятелем. Последний входил в общество «Земля и воля» и являлся страстным поборником свободы университетского образования. В 1861 г. за политическую деятельность В. А. Манасейн был уволен из Казанского университета и в том же году перевелся учиться в Тартуский университет. Видя незаурядные способности А. Н. Волкова, он крепко подружился с ним и помогал развитию его в научном направлении.

Спустя несколько лет после отъезда проф. Шлейдена из Тарту, начиная с января 1866 года, в Тартуском университете курс лекций по физиологии и анатомии растений начинает читать Эдмунд Руссов (1841—1897). Он поступил учиться (Биографический словарь, 1902) в университет в 1860 году и окончил в 1864 году с отличием. После непродолжительного пребывания в Берлине с целью пополнения своих знаний, Э. Руссов в 1865 году снова возвращается в Тарту, где занимает должность заместителя директора Ботанического сада университета. В декабре 1865 года Э. Руссов защитил магистерскую работу, которая была посвящена исследованию торфяных мхов, и в 1871 году — докторскую диссертацию, касающуюся строения и развития органов плодоношения у *Marsilia*. В 1872 году Петербургская Академия Наук присуждает Э. Руссову премию им. Бэра за работу «Vergleichende Untersuchungen betreffend die Histologie der vegetativen und sporenbildenden Organe und die Entwicklung der Sporen der Leitbündel Kryptogamen, mit Berücksichtigung der Histologie der Phanerogamen, ausgehend von der Betrachtung der Marsiliaceen». (Mem. de l'Acad. des Sciences de St. Petersburg, 10, Nr. 1). Работа получила высокое признание также и за рубежом. Известный немецкий физиолог Ю. Сакс считал данный труд подлинной основой гистологии. Проф. Браун из Берлина называет работу Э. Руссова основополагающим исследованием в области гистологии*. В ней Э. Руссов наряду с другими вопросами, между прочим, указывает на то, что при делении клетки хромосомы подвергаются изменениям, и приводит описание некоторых фаз кариокинеза (метафазы и анафазы). Хотя Э. Руссову не удалось проследить все этапы деления клетки, он, несомненно, заложил основы для его дальнейшего исследования (Бляхер, 1960).

Являясь ученым с большой эрудицией и разносторонними интересами, Э. Руссов занимался различными проблемами естествознания. Он исследовал изменения в содержании крахмала в клетках у 92 видов зимующих деревьев и кустарников, произрастающих в дендрологической коллекции Ботанического сада Тартуского университета. Этими исследованиями было показано, что сезонная динамика содержания крахмала в побегах древесных растений из внешних условий прежде всего определяется температурным фактором, а также зависит от внутренних при-

* ЦГИА ЭССР ф. 402, оп. 3, ед. хр. 1493, л. 33—34, Э. Руссов.

чин. У растений южного происхождения крахмал в зимний период подвергается менее глубоким превращениям, чем у растений из более северных районов. В дальнейшем Э. Руссов обращается к изучению плазмодесм и высказывает предположение, значение которого полностью еще не раскрыто до настоящего времени, что плазмодесмы являются путями передачи раздражения в растениях (Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Dorpat, 1883; стр. 22).



Э. Руссов с женой в лаборатории.

В январе 1874 года Э. Руссов утверждается в должности профессора и директора ботанического сада Тартуского университета. На этой должности он остается до ухода на пенсию в 1895 году. Будучи очень скромным, трудолюбивым ученым и пытливым исследователем, Э. Руссов оставил о себе самые теплые воспоминания. Его по праву считали одним из выдающихся естествоиспытателей своего времени. Он сумел привить своим воспитанникам глубокий интерес к познанию проявлений жизнедеятельности растений и учил их ценить эволюционные идеи.

Из числа учеников проф. Э. Руссова следует прежде всего указать Владислава Адольфовича Ротерта (1863—1916), который учился в Тартуском университете по специальности ботаника в 1880—1884 гг. (Hasselblatt, Otto, 1889). За исследование по анатомии листьев орхидей В. Ротерт был награжден Золотой медалью. В 1885 году он получает степень магистра за сравни-

тельное анатомическое исследование стеблей и ризом у семенных растений. В работе приводится сравнение 43 различных видов стеблей и ризом, что дало основание для заключения, что по анатомическому строению ризомы хотя и приближаются к корням, но в то же время имеют все особенности строения стеблей. Он находит, что при морфологическом исследовании растительных органов основным является не сравнительное наблюдение, а знание их филогенеза.

С 1885 по 1888 год В. Ротерт пополняет свои знания при Страсбургском университете, а в 1888 году — в Париже. В 1889 году он был назначен приват-доцентом Казанского университета, где читает курс анатомии и физиологии растений и проводит ряд оригинальных исследований по вопросу ростовых движений у растений. Необходимо отметить, что В. Ротерт был первым ученым, начавшим проводить исследования над колеоптилями овса, которые с тех пор сделались классическим объектом для опытов по фотопериодизму и ростовым движениям вообще. Он первым определил скорость передвижения ростовых веществ в растениях (Калмыков, 1960).

В 1891 году в Казани был издан учебник В. Ротерта «Курс физиологии растений», где он отмечает, что современная физиология растений стремится превратиться в физику и химию растений. В 1895 году там же издается его учебник «Анатомия растительной клетки», в котором В. Ротерт не ограничивается одним описанием строения органов и тканей растений, но обращает внимание на историю развития анатомических элементов и указывает на их физиологическую роль.

В 1893 году В. Ротерт защищает докторскую диссертацию на тему «О гелиотропизме». В 1902 году он переводится в Новороссийский университет. В период первой русской революции (1905—1907 гг.) Ротерт, будучи горячим сторонником автономии университетского образования, играет видную роль в деятельности Совета университета. В 1907 году во время бойкота студентами «правых» профессоров Ротерт входит в состав комиссии, выделенной Советом. В связи с этими событиями Ротерт был вынужден в 1908 году уйти в отставку (Новопокровский, 1916).

В Тартуском университете получил образование и работал, впоследствии известный польский естествоиспытатель, Болеслав Болеславович Гриневецкий*. Он родился в 1875 году. В университет поступил учиться в 1895 г., где сначала изучал агрономию, позже — ботанику и одновременно слушал лекции профессора Г. Таммана по химии. В 1900 году по окончании университетского курса Б. Б. Гриневецкий остается работать в университете

* ЦГИА ЭССР, ф. 402, оп. 1, ед. хр. 7688; оп. 2, ед. хр. 523 и 524, Б. Гриневецкий.

в качестве ассистента. В 1905 году он уезжает на полтора года за границу, в лабораторию проф. Пфеффера в Лейпциге, где проводит опыты по изучению реотропизма у корней и собирает материал для своей магистерской работы, которая нашла завершение в 1909 году. Затем Б. Б. Гриневецкий проводит исследование по анатомии устьиц, результаты которых нашли обобщение в его докторской диссертации (1914). В этой работе Б. Б. Гриневецкий стремится выяснить причины возникновения различных типов устьиц и находит их в варьировании условий местообитания растений. Через несколько месяцев после защиты диссертации Б. Б. Гриневецкого назначают профессором ботаники в Новороссийский университет. Затем, через некоторое время Б. Б. Гриневецкий переводится в Варшавский университет, с которым его деятельность остается связанной до конца жизни. Умер в 1963 году.

В годы Первой мировой войны в Тартуском университете работал эвакуировавшийся из Варшавы проф. М. Цвет. К сожалению, ввиду военного положения не сохранилось каких-либо данных о его научной деятельности в Тарту. В 1918 году проф. М. Цвет эвакуировался вместе с университетским персоналом в Воронеж; где и умер в 1919 году.

Тартуский университет снова возобновляет свою деятельность в октябре 1919 года, в связи с чем в нем восстанавливается после длительного перерыва и кафедра физиологии растений. Из-за отсутствия кадров в звании профессора по физиологии растений место заведующего кафедрой оставалось в течение 2-х лет вакантным.

В рассматриваемый период значительный интерес к вопросам физиологии растений проявляется в работах профессора ботаники Теодора Липпмаа (1892—1943). Особенно заслуживают внимания результаты его исследований в области растительных пигментов (Тальтс, 1961); некоторые из них не потеряли актуальности до настоящего времени. Будучи еще студентом, Т. Липпмаа начал проводить наблюдения и опыты над встречающимися в растениях антоцианинами и каротинами, результаты которых получили обобщение в его обзорной статье «Исследование антоцианинов и каротинов» (1924). В 1925 году Т. Липпмаа защищает магистерскую работу на тему «Родоксантин, его свойства, условия образования и функция в растении». Ему удалось из листьев *Reseda odorata* выделить пигмент, оказавшийся идентичным обнаруженному М. Цветом родоксантину. Для разделения пигментов Т. Липпмаа пользовался хроматографическим методом Цвета. Он полагал, что красным пигментом в растениях принадлежит в основном защитная роль. Углублению этого взгляда способствовала организованная им научная экспедиция в Лапландию и проведение во время нее наблюдений над произрастающей там растительностью.

Интересные взгляды развивает Т. Липпмаа относительно образования пигментов в растениях. В работе «Наблюдения за образованием антоцианинов, обусловленным грибной инфекцией» (1928), он приходит к заключению, что образование антоцианинов и наблюдаемое при этом накопление ассимилятов, особенно сахаров, происходит только при благоприятных условиях освещения. Дальнейшие его исследования показали, что встречающиеся в растениях флавоны под влиянием света восстанавливаются и переходят в антоцианины. Им также было показано, что растения с высоким содержанием антоцианина содержат на 20—111% больше растворимых углеводов, по сравнению с не содержащими антоцианина растениями.

Несмотря на то, что основные исследования Т. Липпмаа были посвящены проблемам геоботаники и географии растений, он до конца своей жизни не переставал интересоваться растительными пигментами — антоцианами. Результаты его последних исследований в этой области остались неоформленными ввиду трагической смерти. Проф. Т. Липпмаа погиб в 1943 году во время воздушной бомбардировки города.

В 1921 году заведующим кафедрой физиологии растений Тартуского университета становится проф. Хуго Кахо. Он учился в Рижском политехническом институте, увлекаясь химией, а затем в 1909 году перевелся в Казанский университет, где под руководством известного цитолога В. В. Лепешкина его интересы сосредотачиваются на вопросах клеточной физиологии.

Начиная уже с первых работ (1934) Х. Кахо придерживается взгляда на проницаемость клеток, согласно которому скорость проникновения нейтральных солей в протоплазму клетки зависит от последовательности их расположения в лиотропном ряду, т. е. от силы разжижающего действия на коллоиды плазмы. Катионы вызывают дегидратацию клеточных коллоидов и соответственно этому снижают проницаемость протоплазмы согласно ряду $Ca > Ba > Mg > Li > Na > K$, а анионы, напротив, способствуют усилению степени гидратации и повышают проницаемость согласно ряду: $CNS > Br > NO_3 > Cl > \text{виннокислая соль} > SO_4$. Суммарный эффект влияния молекулы соли в целом на проницаемость протоплазмы складывается из эффектов влияния катиона и аниона.

Исходя из данной теории проницаемости, Х. Кахо (1926) объясняет действие ядовитых веществ на протоплазму растительных клеток. Чем быстрее проникает вещество в клетку, тем более сильным ядовитым действием оно обладает. Ядовитое действие солей на протоплазму является неизбежным следствием их быстрого проникновения в клетки и накопления в них. Те соли, которые снижают действие ядовитых веществ, уменьшают скорость проникновения последних в клетки и способствуют восстановлению проницаемости к норме (1926).

В работе X. Кахо «Über den Einfluß der Kohlensäure auf die Exosmose von Elektrolyten aus Stengelzellen» (Protoplasma 1937, Bd. 27, 502—522) показано, что под влиянием углекислоты сильно повышается проницаемость протоплазмы растительных клеток по отношению к солям. В работе выдвигается гипотеза, согласно которой повышение проницаемости клеток, на свету обусловлено их ассимиляционной деятельностью. На свету углекислый газ бесперебойно проникает в плазму и повышает ее проницаемость. Непосредственной причиной повышения проницаемости протоплазмы является увеличение степени ее гидратации под влиянием углекислоты.

Исследуя скорость деплазмолиза клеток, проф. X. Кахо (1937) показал, что нитраты и хлориды усиливают проникновение воды в клетки растений, тогда как сульфаты оказывают противоположный эффект. На основании этого было сделано заключение, что минеральные соли выполняют не только функцию необходимых питательных веществ, но оказывают также влияние на скорость поступления воды в протоплазму.

Несмотря на то, что во многих опытах для получения более отчетливых результатов использовались смеси и концентрации минеральных солей, которые в естественных условиях не встречаются, все же результаты этих исследований представляют интерес для выяснения закономерностей поступления минеральных веществ и воды в клетки растений, а также при изучении особенностей растений при выращивании на засоленных (солонцах и солончаковых) почвах.

Некоторые исследования X. Кахо (1935; 1935а) были посвящены изучению вирусных болезней картофеля. С помощью инокуляции он определил, что степень пораженности картофеля вирусными болезнями гораздо сильнее, чем это предполагалось; свободными от вирусных заболеваний являются лишь некоторые сорта. Из опытов выяснилось, что протоплазма клеток зараженных вирусом клубней отличается большей проницаемостью для осмотически активных веществ и воды, а также такие клубни во время хранения теряли быстрее воду по сравнению с здоровыми клубнями. Степень ионизации белковых веществ у непораженных клубней выше, чем у больных клубней, и соответственно этому температурный порог коагуляции белка и их устойчивость к дегидратации у первых клубней выше, чем у вторых. Кроме того, изучались различия между здоровыми и пораженными клубнями в отношении окислительно-восстановительного потенциала, электропроводности и анатомического строения. Дальнейшей целью рассматриваемых исследований ставилась разработка лабораторного метода диагноза пораженности клубней картофеля вирусом. К сожалению, эти исследования были прерваны ввиду начавшейся Великой Отечественной войны. В сложных условиях военного времени X. Кахо не сумел пра-

вильно определить свое место и долг гражданина-ученого. Находясь в плену неправильных представлений о дальнейших путях развития Эстонии, он покинул ее пределы и поселился в Западной Германии, где вынужден работать в состоянии полного разочарования, оставленный без всякого внимания и помощи со стороны официальных западногерманских властей.

Ближайшими сотрудниками проф. Х. Кахо по работе являлись Я. Порт и Ю. Тальтс.

Ян Порт (1891—1950) в начале своей научной деятельности изучал закономерности поступления H^+ и OH^- ионов в растительную клетку. Этому вопросу была посвящена его магистерская работа. Согласно результатам его исследований, поступление водородных ионов в растения особенно усиливается под влиянием нейтральных минеральных солей, обладающих токсическим действием, например, NH_4CNS . Соли щелочно-земельных металлов уплотняют поверхностные слои протоплазмы и тем самым препятствуют поступлению H^+ ионов.

В дальнейшем интересы Я. Порты были направлены на выяснение влияния минеральных солей на температурный порог коагуляции клеточных коллоидов у туюфельки. Интенсивность тепловой коагуляции биокolloидов у туюфельки в зависимости от солевого состава среды подчинялась тем же закономерностям, что и у высших растений. По силе влияния на температурный порог коагуляции анионы солей располагались в соответствии с их последовательностью в лиотропном ряду: $CNS > NO_3 > Cl > SO_4$ (Порт, 1928).

В 1932 году Я. Порт защищает докторскую диссертацию на тему: «Исследования по влиянию нейтральных солей в зависимости от их концентрации на рост проростков» («*Untersuchungen über die Wirkung der Neutralsalze in Abhängigkeit von ihrer Konzentration auf das Keimlingswachstum*»). В работе нашли обобщение результаты опытов по предпосевному намачиванию семян зерновых культур и фасоли в растворах (около 90 различных концентраций) нейтральных солей, а также использовались их смеси. Выяснилось, что ионы K^+ и NO_3^- стимулируют рост coleoptилей проростков, тогда как на рост подземной части (корней) положительное влияние оказывают ионы K^+ , Mg^{2+} , SO_4^{2-} и Cl^- . Некоторые катионы (Li^+ , NH_4^+ , Ba^{2+}) в слабых концентрациях оказывали положительное влияние на рост проростков, тогда как в более высоких дозах их действие оказывалось токсическим. В рецензии на данную работу проф. Х. Кахо отмечает, что положительной чертой исследований Я. Порты следует считать изучение влияния солей в самом широком физиологическом аспекте.*

* ЦГИА ЭССР, ф. 2100, оп. 1, ед. хр. 11844, л. 60, Я. Порт.

Я. Порт был автором учебника «Физиология и анатомия растений» для средних школ. Благодаря его деятельности в качестве переводчика стали доступными для более широких слоев переведенные на эстонский язык книга К. А. Тимирязева «Жизнь растений», учебники: Н. А. Максимов «Краткий курс физиологии растений», И. М. Поляков «Курс дарвинизма» и др.

В круг интересов Ю. Тальтса (1902—1946) входили вопросы изучения биопотенциалов, геотропизма корней с помощью клиностата и влияния солей тяжелых металлов на свойства протоплазмы растительных клеток. В опытах с *Penicillium glaucum* (1932) он приходит к заключению, что плесневые грибы хотя и обладают повышенной устойчивостью к солям тяжелых металлов, но при более длительном воздействии все же погибают, обнаруживая признаки голодания. При интерпретации результатов своих опытов Ю. Тальтс придерживался взгляда, что ионы тяжелых металлов уплотняюще действуют на протоплазму, вследствие чего адсорбция этих ионов на поверхности протопласта нарушает нормальный обмен клетки с внешней средой и препятствует восприятию питательных веществ, что, в конечном итоге, является причиной их смерти (Тальтс, 1932). Также в последней своей работе, посвященной изучению влияния солей тяжелых металлов и минеральных кислот на протоплазму, Ю. Тальтс приводит дополнительные данные в пользу указанного взгляда. Под влиянием минеральных кислот снижался температурный порог коагуляции клеточных коллоидов; в качестве наиболее вероятной причины этого приводится денатурирующее действие кислот на коллоиды (Тальтс, 1941). С восстановлением в 1944 году Советской власти в Эстонии Ю. Тальтс назначается заведующим кафедрой физиологии растений Тартуского государственного университета. На этом посту он оставался до конца своей жизни. Умер в 1946 году.

В послевоенные годы коллективу кафедры физиологии растений потребовалось приложить много усилий, чтобы устранить тяжелые последствия фашистской оккупации и перевести процесс обучения на новые основы.

За послевоенный период кафедрой физиологии растений Тартуского государственного университета подготовлено свыше 60 специалистов с высшим образованием, которые работают в различных отраслях народного хозяйства и культурного строительства. Создавались условия для подготовки кадров не только по физиологии растений, но также по смежным специальностям (микробиологии, биохимии растений и биофизике).

Поскольку штаты кафедры были укомплектованы молодыми кадрами, то большое внимание обращалось на повышение квалификации преподавательского состава. В настоящее время все сотрудники кафедры имеют ученую степень.

В научной работе усилия сотрудников кафедры физиологии

растений все более концентрировались на изучении сезонного ритма роста и его соответствия с ритмом климатических условий у многолетних растений, особенно плодо-ягодных культур, с привлечением современных физиологических, биохимических и оптических методов исследования. Результаты этих исследований нашли отражение в ряде печатных работ («Ученые записки ТГУ», 1960; 1961), а также в настоящем сборнике.

ЛИТЕРАТУРА

- Биографический словарь профессоров и преподавателей Императорского Юрьевского бывшего Дерптского университета за сто лет его существования (1802—1902), т. 1. Под редакцией Г. В. Левицкого, Юрьев, 1902, 360—363.
- Бляхер Л. Я., 1960. Возникновение клеток в онтогенезе. Тр. ин-та истории естествознания и техники, т. 32, вып. 7, 3—57.
- Егоров Б., 1960. Новые данные о Тартуских студентах периода 1860-х гг. Калмыков К. Х., 1960. Исследования явлений раздражимости растений в русской науке во второй половине XIX в. Тр. ин-та истории естествознания и техники, т. 32, вып. 7, 82—86.
- Петухов Е. В., 1902. Императорский Юрьевский бывший Дерптский университет за сто лет его существования (1802—1902), т. 1, 411—416.
- Словарь русские ботаники, 1947, 148.
- «Ученые записки» ТГУ. Труды по ботанике III. Труды по физиологии растений». Вып. № 82, Тарту, 1960.
- «Ученые записки ТГУ. Труды по ботанике V. Труды по физиологии растений», вып. № 101, Тарту, 1961.
- Hasselblatt, A., Otto, G., 1889. Album Academicum der kaiserlichen Universität Dorpat, 775.
- Kaho, H., 1926. Das Verhalten der Pflanzenzellen gegen Salze. Ergebnisse der Biologie. Bd. I, 382—406.
- Kaho, H., 1926 a. Ein Beitrag zur Theorie der antagonistischen Ionenwirkungen der Erdalkalien auf das Pflanzenplasma. Biochemische Zeitschrift. Bd. 167, H. 1/3, 25—37.
- Kaho, H., 1934. Leelisoolade toimest taimeraku deplasmolüüsile, 56. Tartu.
- Kaho, H., 1935. Zur Physiologie der Kartoffel. I. Über die Permeabilität des Knollengewebes der vitalen und der abbaukranken Kartoffeln. Phytopathologische Zeitschrift. Bd. VIII, H. 2, 157—164.
- Kaho, H., 1935a. Das Verhalten der Eiweißstoffe gesunder und abbaukranker Kartoffelknollen gegen Salze. Tartu Ülikooli Taimelaiguste-katsejaama teated, nr. 31, 1—23.
- Kaho, H., 1937. Ein Betrag zur Kenntnis der Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Cytologia. Fujū-Jubiläumsband, 129—148.
- Talts, J., 1932. Einfluß der Schwermetallsalze auf *Penicillium glaucum* (mit besonderer Berücksichtigung der Anionenwirkung). Protoplasma, Bd. XV, H. 2, 188—238.
- Talts, J., 1947. Mõnede raskemetallisoolade ja hapete mõjust taimelasma kuumuskoagulatsioonile. Eesti NSV Tartu Riikliku Ülikooli Botaanilised tööd. 2.
- Talts, S., 1961. T. Lippmaa uurimustest taimepigmentide alalt. ENSV TA Zooloogia ja Botaanika Instituut. Botaanilised uurimused I, lk. 195—214.
- Port, J., 1928. Untersuchungen über die Plasmakoagulation von *Paramoecium caudatum*. Acta Instituti et Horti Botanici Universitatis Tartuensis (Dorpatensis). Vol. 1, Fasc. 4, 1—52.
- Port, J., 1935. Prof. dr. phil. nat. Hugo Kaho 50-aastane. Eesti Loodus, nr. 5.

TAIMEFÜSIOLOOGIA ARENEMISE AJALUGU TARTU ÜLIKOO LIS

(Pühendatud TRÜ taimefüsioloogia kateedri 100. aastapäevale)

A. Perk ja H. Moorits

Resümee

Artiklis antakse ajalooline ülevaade taimefüsioloogia arengust 100 aasta jooksul, alates taimefüsioloogia kateedri loomisest Tartu ülikoolis. Taimefüsioloogia areng Tartu ülikoolis on seotud paljude progressiivsete teadlaste nimedega, nagu M. Schleiden, A. N. Wolkow, E. Russov, V. A. Rothert, B. B. Hryniewiecky, M. Tswett, Th. Lippmaa ja teised.

Esitatakse ülevaade nende teadlaste ülikooliga seotud pedagoogilisest ja teaduslikust tegevusest.

DIE ENTWICKLUNG DER PFLANZENPHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT TARTU

(Der hundertjährigen Wiederkehr des Gründungstages
des Katheders der Pflanzenphysiologie gewidmet)

A. Perk und H. Moorits

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird eine Übersicht über die Geschichte der Pflanzenphysiologie an der Universität Tartu während der 100 Jahre gegeben, die seit der Gründung des Katheders der Pflanzenphysiologie verfloßen sind. Die Entwicklung der Pflanzenphysiologie an der Universität steht in engen Zusammenhänge mit der Tätigkeit vieler ausgezeichneten Gelehrten, unter denen M. Schleiden, A. N. Wolkow, Edm. Russow, V. A. Rothert, B. B. Hryniewiecky, M. Tswett, Th. Lippmaa genannt werden können.

In der Arbeit über ihr wissenschaftliches und pädagogischen Wirken in Tartu berichtet.

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПЕРИОДА ПОКОЯ У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

А. Перк, Л. Халлоп

Период покоя принято характеризовать как наследственно закрепленное приспособительное свойство растений переносить неблагоприятные для вегетации периоды года.

В отношении причин, побуждающих растения переходить в состояние покоя, высказаны различные точки зрения. Сторонники автогенетической теории развития растительного организма (Triebl, 1887; Haberlandt, 1893; Schimper, 1935 и др.) придерживаются мнения, что период покоя обусловлен всецело внутренними причинами, свойственным каждому растению внутренним ритмом развития. Напротив, сторонники эугенетического направления (Klebs, 1911; Lakon, 1912 и др.) склонны видеть причины периода покоя исключительно во внешних условиях. Внешние условия, по их мнению, полностью определяют, находится ли растение в состоянии роста или покоя. Как указывал еще акад. Келлер (1940), подобная постановка вопроса является в своей основе порочной. «Суточная и годовая периодичность в жизни растений — это очень сложная цепь процессов, которые осуществляются путем развития из наследственного основания под воздействием внешних условий». Первоисточники причин периода покоя необходимо искать в тех взаимоотношениях и взаимодействиях, которые устанавливаются между растительным организмом и условиями его существования в процессе развития. Убедительным подтверждением сказанному является то обстоятельство, что растительный мир показывает периодичность в развитии не только в областях земного шара с отчетливо выраженной сменой климатических условий, но и в тропиках с постоянным климатом. Свойственная растениям уже в тропиках ритмичность развития оказывается в местностях со сменным климатом приуроченной к определенному ритму климатических условий, так как здесь вегетация растений возможна лишь в теплый и влажный период, а в холодное или засушливое время они должны приостанавливать свой рост. Период покоя у растений в местно-

стях с периодическими холодами и засухами формировался в результате закрепления тех ритмов в росте и вегетации, которые намечались уже в условиях более теплого климата (Перк, 1953; Гурский, 1957). Поскольку в прежние геологические эпохи климат был более теплым и мягким, то можно предположить, что в ходе развития растительного мира наиболее вероятной причиной, обуславливающей у них более длительную приостановку ростовых процессов, было усиление ксероморфизма условий обитания. На важное значение водного фактора в обуславливании состояния покоя у растений указывает ряд обстоятельств. Период покоя в точках роста (почки) вклинивается между фазой эмбрионального роста и фазой растяжения клеток, которая требует для своего осуществления особенно обильного обеспечения клеток водой. Как было показано нами (Перк, 1953, 1960), почки у древесных растений способны к распусканию в год их заложения, если своевременно будет устранено задерживающее влияние листьев на их распускание. Природа задерживающего влияния листьев сводится не только к тому, что последние являются местом выработки веществ — регуляторов роста, но и к тому, что листья, вследствие усиленной транспирации, ограничивают водоснабжение заложенных в их пазухах почек. Как показано работами Н. А. Максимова и его сотрудников, из всех проявлений жизнедеятельности растений наиболее чувствительным к недостатку воды является рост. Обрыванием листьев на деревьях, проведенном в первой половине вегетации, легко удается побудить к прорастанию почки, так как при этом улучшаются условия снабжения их водой. Характерно, что в умеренной зоне растения переходят в состояние покоя задолго до наступления низких температур и других неблагоприятных условий осенне-зимнего периода, поэтому последние не могут рассматриваться в качестве непосредственных факторов, обуславливающих покой у растений. В связи с этим следует указать также и на то обстоятельство, что не всегда отмечается параллелизм между морозоустойчивостью и выраженностью (продолжительностью и глубиной) периода покоя у растений. Согласно исследованиям Мороза (1948), растения, взятые из южных районов с неустойчивой зимой, требовали для прерывания покоя более продолжительного охлаждения, чем растения из мест с более суровыми условиями зимовки. Все это дает основание для предположения, что период покоя является приспособлением к предупреждению растений от несвоевременного роста в тот период, когда активизация ростовых процессов может иметь губительные последствия, так как без своевременной приостановки ростовых процессов растение не способно накопить достаточное количество запасных веществ и пройти процессы закаливания, т. е. приобрести необходимую устойчивость против неблагоприятных

условий холодного периода. В районах с холодными зимами период покоя имеет важное значение для растений, так как благодаря ему растения избегают преждевременного распускания почек под влиянием периодов теплой погоды, бывающей в предзимнее время, и тем самым уходят от опасности вымерзания.

Наиболее ценные данные для выяснения значения периода покоя и его обуславливающих причин можно ожидать от эколого-физиологических исследований, которые позволяют в известной мере восстановить закономерности формирования данного свойства растений и установить тенденции его изменчивости в зависимости от конкретных условий местообитания растений. К сожалению, подобного рода исследований проведено немного. Из более ранних исследований следует указать на опыты Говарда (1906), которые проводились над древесными и кустарниковыми породами различного происхождения. Из исследованных им 234 видов деревьев и кустарников, помещенных в теплое помещение в период с 20 октября по 4 ноября, без обработки проросли 125 видов (54%) главным образом европейского и азиатского происхождения. Из непроросших 109 видов примерно одинаковое количество было азиатских, европейских и американских. В течение первых 9 дней после перенесения в теплое помещение проросли 42 вида, преимущественно европейские и азиатские; затем следовали американские, японские и северо-африканские виды. С 8 по 10 января из перенесенных в теплое помещение 283 видов проросли представители 244 видов (87%), не проросли представители 39 видов. В течение первых 9 дней проросли 42 вида, большинство которых происходили из Азии, затем по продолжительности прорастания следовали европейские, американские и японские виды растений. Следовательно, по противодействию к прорастанию американские и японские виды превосходили виды европейского и азиатского происхождения.

Клебс (Klebs, 1911) приводит данные Райта (Wright, 1905: 463), согласно которым в области тропического климата на Цейлоне, где климат еще показывает отчетливую периодичность (в феврале и марте — сухая погода, в апреле и мае — влажная, в остальные восемь месяцев выпадают обильные осадки), из 650 видов деревьев имеется 560 вечнозеленых; число сбрасывающих листву деревьев редуцировано до 14%. На Яве это число падает еще ниже. По обстоятельным исследованиям Коордерса (Koorders, 1908) среди 1200 видов здесь сбрасывают листву только 65 видов, т. е. 5%. Сбрасывающие листву виды произрастают преимущественно в низинных районах восточной и средней Явы, где летом господствует отчетливая засуха. В западной части Явы без ясно выраженного засушливого периода господствует вечнозеленая растительность.

Васильев (1956) указывает, что растения из более южных

районов субтропической зоны, где зима очень мягкая, как правило, не имеют периода покоя. Растения более северных районов этой зоны, с более холодной зимой, имеют отчетливый покой и обладают соответственно большей холодостойкостью.

На основании многолетних наблюдений Дмитриева (1948) отмечает, что в условиях Батумского ботанического сада все травянистые растения тропического происхождения и многолетники из субтропиков приобрели строгую сезонность жизни, а северные (бореальные) утратили сезонность в вегетации.

Нами на протяжении нескольких лет проводилось изучение периода покоя у 121 вида древесных пород и кустарников различного происхождения, произрастающих в дендрологической коллекции Ботанического сада Тартуского государственного университета. Определение периода покоя проводилось по обычной методике перенесения срезанных в различные календарные сроки однолетних побегов в лабораторию, где они помещались для отрастания в банки с водой. Температура в месте выдерживания побегов не опускалась ниже 10° С. Вода в банках периодически менялась и срезы время от времени обновлялись. Отмечалась продолжительность периода (в днях), потребного для распускания первых тронувшихся в рост почек, а также для распускания всех способных к пробуждению почек. За каждой партией побегов велись наблюдения в продолжении 5—6 месяцев. Одновременно регистрировались случаи возникновения корней и очередность распускания цветочных и ростовых почек. Основные результаты определений приведены в таблице 1.

Для более точного выяснения степени направленности реагирования периода покоя на изменение климатических условий подопытные растения были разбиты по сходным ареалам их естественного распространения на 17 групп с выделением в пределах каждого ареала основных типов климата. Границы ареалов изученных групп растений обозначены на приведенной схематической карте (рис. 1) сплошными линиями с указанием порядкового номера группы растений. Типы климата приведены на основе ботанико-географической классификации Кеплена (Skibbe, 1958).

При определении ареалов естественного распространения подопытных растений пользовались следующими основными источниками: Матисен (Mathiesen, 1934); Бернер (Bärner, 1942, 1943); «Флора Эстонской ССР», т. II (1956) и т. III (1959); «Флора Ленинградской области», вып. II (1957); Рычин (1959); Ванин (1960) и др. Такая группировка растений дает возможность более точно воспроизвести условия их произрастания на своей родине по сравнению с тем, когда ограничиваются лишь указанием, из какой части света растения происходят.

Для характеристики морозостойчивости изученных дре-

Продолжительность и глубина периода покоя

Виды растений	Степень морозоустойчивости	Номера ареалов	1/X 1959			8/XI 1959		
			a*	b	c	a	b	c
<i>Acer campestre</i> L. v. <i>lobatum</i> Pax	II	1	0	0	0	111	39	111
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	II	1	166	19	178	127	25	127
<i>Carpinus betulus</i> L.	I—II	1	0	0	0	0	0	0
<i>Euonymus europaea</i> L.	I	1	0	0	0	0	0	0
<i>Fagus sylvatica</i> L.	II—III	1	0	0	0	0	0	0
<i>Lonicera alpigena</i> L.	I	1	0	0	0	139	25	139
<i>Ribes alpinum</i> L.	I	1	107	8	178	59	14	133
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	I	1	152	6	152	113	32	127
<i>Tilia tomentosa</i> Moench.	II	1	0	0	0	127	7	127
<i>Viburnum lantana</i> L.	I	1	0	0	0	0	0	0
<i>Acer platanoides</i> L. f. <i>Schwedleri</i> (K. Koch) Schwerin	I	2	0	0	0	111	77	172
<i>A. plat.</i> L. f. <i>Schwedleri</i> K. Koch	I	2	0	0	0	0	0	0
<i>Alnus incana</i> Moench f. <i>acuminata</i> Rgl.	I	2	0	0	0	0	0	0
<i>Berberis vulgaris</i> L.	I	2	0	0	0	57	100	65
<i>Cerasus avium</i> (L.) Moench.	II	2	0	0	0	0	0	0
<i>Cornus sanguinea</i> L.	I	2	157	5	157	128	14	128
<i>Corylus avellana</i> L.	I	2	0	0	0	0	0	0
<i>Corylus colurnoides</i> C. K. Schneid.	I—II	2	0	0	0	118	24	134
<i>Frangula alnus</i> Mill.	I	2	0	0	0	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	I	2	—	—	—	—	—	—
<i>Lonicera coerulea</i> L.	I	2	0	0	0	0	0	0
<i>Quercus robur</i> L.	I	2	0	0	0	0	0	0
<i>Q. robur</i> L. f. <i>fastigiata</i> (Lam.) DC.	I	2	0	0	0	0	0	0
<i>Sorbus aucuparia</i> L. f. <i>pendula</i> (Kirch.) K. Koch	I	2	0	0	0	0	0	0
<i>Tilia cordata</i> Mill.	I	2	0	0	0	127	25	127
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	I—II	2	0	0	0	0	0	0
<i>Pterocarya pterocarpa</i> (Michx.) Kunth.	I—II	Кавказ	0	0	0	73	29	73
<i>Acer heldreichii</i> Orph.	II	3	0	0	0	0	0	0
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	I—II	3	133	100	153	69	67	113
<i>Syringa josikaea</i> Jacq.	I	3	0	0	0	43	17	53
<i>Syringa vulgaris</i> L.	I	3	178	5	178	43	18	94
<i>Betula humilis</i> Schrenk	I	4	0	0	0	0	0	0
<i>Lonicera tatarica</i> L.	I	4	82	25	114	14	77	45
<i>Ribes nigrum</i> L. v. <i>aconitifolium</i> Kirsch.	I	4	0	0	0	92	5	92
<i>Salix caesia</i> Vill.	I	4	107	3	132	65	11	127
<i>Sorbus hybrida</i> L.	I	4	0	0	0	0	0	0

* a — необходимое количество дней до распускания первой почки

b — количество распустившихся почек в %

c — необходимое для этого количество дней

Таблица 1

у древесных и кустарниковых пород

25/I 1960			20/X 1960			6/XII 1960			10/II 1961			17/XI 1961			13/II 1962		
a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
33	20	61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
56	16	56	131	18	146	131	42	138	26	31	52	0	0	0	31	33	31
0	0	0	0	0	0	65	13	84	26	10	32	82	4	108	31	13	38
0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	36	49	112	23	145	23	32	39	11	69	26	19	23	78	13	50	38
—	—	—	86	17	124	23	17	30	4	67	32	19	14	73	6	73	25
40	23	40	112	25	124	48	13	63	11	44	54	73	18	82	13	40	25
56	19	61	0	0	0	48	13	48	17	39	26	82	14	82	25	26	38
27	44	27	0	0	0	23	50	64	17	30	32	33	17	44	13	12	43
28	58	61	0	0	0	112	9	112	39	33	39	0	0	0	—	—	—
61	27	61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
56	33	61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	40	51	51	23	20	48	7	72	26	25	12	33	20	32	31
49	42	61	0	0	0	77	13	84	26	100	26	61	24	111	25	90	43
28	64	61	0	0	0	64	65	69	11	78	34	0	0	0	13	41	31
56	38	61	0	0	0	48	70	98	11	67	39	0	0	0	13	24	31
40	33	49	0	0	0	53	28	91	17	35	39	—	—	—	—	—	—
0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	38	14	43
19	40	38	0	0	0	14	46	64	7	67	32	0	0	0	6	83	6
0	0	0	0	0	0	0	0	0	32	3	39	0	0	0	25	24	38
0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33	64	61	0	0	0	83	20	83	17	81	24	—	—	—	—	—	—
0	0	0	0	0	0	48	43	83	17	36	32	87	33	113	25	50	55
0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49	40	56	6	7	126	39	26	48	26	40	26	54	8	54	25	50	31
0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	94	83	139	39	100	112	26	78	52	54	100	73	25	100	31
—	—	—	0	0	0	14	62	14	7	80	26	25	20	73	13	50	31
0	0	0	0	0	0	0	0	0	39	14	52	0	0	0	31	16	43
—	—	—	21	29	61	14	82	14	4	98	32	8	84	39	6	77	31
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	124	3	124	23	30	48	19	20	32	33	16	54	13	16	38
0	0	0	24	6	124	64	7	64	17	39	26	54	6	54	31	28	55

Виды растений	Степень морозоустойчивости	Номера ареалов	1/X 1959			8/XI 1959		
			a	b	c	a	b	c
<i>Cotoneaster melanocarpa</i> Lodd.	I	5	65	100	98	15	100	24
<i>Daphne mezereum</i> L.	I	5	47	100	86	8	80	43
<i>Padus racemosa</i> (Lam.) Gilib.	I	5	126	16	135	44	48	73
<i>Sambucus nigra</i> L.	I—II	5	32	100	37	22	54	31
<i>Sambucus racemosa</i> L.	I	5	93	80	105	53	87	73
<i>Hippophaë rhamnoides</i> L.	I	6	0	0	0	0	0	0
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	I	6	0	0	0	0	0	0
<i>Populus nigra</i> L.	I	6	0	0	0	119	19	127
<i>Rhamnus cathartica</i> L.	I	6	0	0	0	0	0	0
<i>Salix alba</i> L.	I	6	0	0	0	65	26	118
<i>Corylus colurna</i> L.	II	7	0	0	0	118	59	139
<i>Corylus maxima</i> Mill.		7	0	0	0	0	0	0
<i>Corylus pontica</i> K. Koch	II—III	7	0	0	0	0	0	0
<i>Morus alba</i> L.	II	7, 10, 12	71	16	143	54	50	94
<i>Morus alba</i> f. <i>tatarica</i> Loud.	II		62	13	143	54	50	94
<i>Morus nigra</i> L.	II	7	0	0	0	66	55	94
<i>Syringa persica</i> L.	I—II	7	166	49	166	38	64	65
<i>Acer Semenovi</i> Rgl. et Herd.	I	8	0	0	0	59	9	147
<i>Crataegus altaica</i> Bge. f. <i>rubra</i>	I	8	0	0	0	0	0	0
<i>Acer tataricum</i> L.	I	9	0	0	0	0	0	0
<i>Amygdalus nana</i> L.	I—II	9	0	0	0	0	0	0
<i>Berberis heteropoda</i> Schrank	I	9, 10	47	100	65	47	100	106
<i>Caragana frutex</i> (L.) K. Koch	I	9	55	86	57	16	44	59
<i>Halimodendron halodendron</i> (Pall.) Voss.	I—II	9	83	20	98	22	31	53
<i>Prunus divaricata</i> Ledeb.	II	9	168	2	180	0	0	0
<i>Pyrus asiae-medicae</i> (M. Pop) Malee		9	0	0	0	43	75	58
<i>Caragana arborescens</i> Lam. f. <i>pendula</i> Dipp	I	{ Алтай, Казахст., Монгол.	101	100	115	16	20	32
<i>Berberis yunnanensis</i> Franch.	III		10	55	50	112	111	75
<i>Caragana boissii</i> C. K. Schneid.	III	10	173	10	178	16	24	38
<i>Forsythia viridissima</i> Lindl.	II	10	0	0	0	53	13	73
<i>Hidrangea bretschneideri</i> Dipp.	I—II	10	152	8	152	0	0	0
<i>Syringa villosa</i> Vah.	I	10	0	0	0	66	26	66
<i>Syringa yunnanensis</i> Franch.	I—II	10	0	0	0	94	13	99
<i>Amygdalus triloba</i> (Lindl.) Ricker	II	Китай	0	0	0	22	55	53
<i>Lonicera gibbiflora</i> Dipp.		{ Китай, Монгол.	0	0	0	14	41	58
<i>Acer barbinerve</i> Maxim.	III	11	0	0	0	74	20	147
<i>Acer ginnala</i> Maxim.	I—II	11	97	21	114	43	11	113
<i>Acer manshuricum</i> Maxim.	I—II	11	0	0	0	0	0	0
<i>Grossularia burejensis</i> Mill.	I	11	132	4	152	97	10	112
<i>Juglans manshurica</i> Maxim.	I—II	11	0	0	0	53	17	53
<i>Lonicera chrusantha</i> Turcz.	I	11, 13	0	0	0	8	27	53
<i>Malus manshurica</i> (Maxim.) Kom.		11	0	0	0	93	35	93
<i>Padus Maackii</i> (Rupr.) Kom.	I	11	0	0	0	57	32	93
<i>Populus Simonii</i> Carr. f. <i>fastigiata</i> C. K. Schneid.	I—II	11	106	43	150	46	40	74
<i>Syringa amurensis</i> Rupr.	I	11	0	0	0	27	48	41

Продолжение таблицы 1.

25/I 1960			20/X 1960			6/XII 1960			10/II 1961			17/XI 1961			13/II 1962		
a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
—	—	—	26	56	61	14	50	48	7	80	17	15	56	33	6	100	13
—	—	—	35	100	45	14	100	65	41	100	11	8	100	25	6	100	13
—	—	—	112	18	126	23	23	48	7	100	7	15	100	33	6	80	25
—	—	—	86	53	117	23	33	23	7	100	32	25	86	66	6	100	43
0	0	0	0	0	0	23	16	64	11	18	32	0	0	0	25	21	42
28	64	36	0	0	0	23	100	77	11	98	39	15	24	39	13	37	20
40	35	56	144	20	159	48	21	65	17	20	26	39	29	51	25	45	31
33	11	33	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28	74	40	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49	41	61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33	53	61	0	0	0	77	30	77	20	60	39	0	0	0	25	77	38
—	—	—	61	24	112	39	41	39	17	78	32	19	22	33	25	73	43
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	0	0	0	65	50	65	26	60	39	0	0	0	25	33	38
—	—	—	54	10	131	14	23	65	11	40	11	—	—	—	13	90	38
33	27	49	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28	32	49	0	0	0	62	17	70	11	31	39	0	0	0	20	35	25
33	30	61	112	10	131	112	9	138	11	21	32	—	—	—	—	—	—
0	0	0	0	0	0	39	80	70	7	16	39	75	3	75	13	28	38
—	—	—	26	29	39	39	10	65	11	100	39	19	24	54	13	59	38
—	—	—	6	67	48	13	38	65	4	73	36	8	91	82	7	49	43
—	—	—	40	12	61	13	11	23	11	62	32	25	12	31	20	22	31
40	6	40	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33	18	33	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28	43	33	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
27	50	49	48	2	48	14	15	14	7	37	11	19	27	33	13	55	31
0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33	27	49	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49	9	49	—	—	—	23	30	112	17	60	32	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28	25	28	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28	25	28	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	117	2	117	23	25	23	7	100	11	39	61	61	13	100	31
—	—	—	60	35	144	23	15	70	11	43	11	39	17	54	13	55	38
—	—	—	86	3	86	—	—	—	17	71	26	39	4	39	20	50	43

Виды растений	Степень морозоустойчивости	Номера ареалов	1/X 1959			8/XI 1959		
			a	b	c	a	b	c
<i>Syringa Wolfii</i> C. K. Schneid.	I—II	11	0	0	0	23	7	43
<i>Acer ukurunduense</i> Trauv. et Mey.	II	12	0	0	0	54	16	106
<i>Berberis Thunbergii</i> DC.	I	12	76	33	94	47	51	73
<i>Cornus Bretschneideri</i> Henry	I	12	0	0	0	65	26	73
<i>Corylus Sieboldiana</i> Blume	I—II	12	157	20	178	61	9	137
<i>Hydrangea paniculata</i> Sieb.	II—III	12	0	0	0	73	57	139
<i>Phellodendron sachalinense</i> (Fr. Schmidt) Sarg.	I—II	12	145	29	166	0	0	0
<i>Rubus crataegifolius</i> Bge.	II	12	0	0	0	32	37	53
<i>Padus ssiori</i> (Fr. Schmidt) C. K. Schneid.	I	13	0	0	0	0	0	0
<i>Cercidiphyllum japonicum</i> Sieb. et Zucc. var <i>magnifica</i> Nakai	II	14	0	0	0	0	0	0
<i>Chaenomeles japonica</i> (Thunb.) Lindl.	II	14	0	0	0	0	0	0
<i>Diervilla japonica</i> DC.	II	14	131	13	166	28	54	53
<i>Juglans cordiformis</i> Maxim.	II	14	0	0	0	38	20	98
<i>Malus floribunda</i> Sieb.	II	14	0	0	0	58	22	64
<i>Malus Sargentii</i> Rehd.	I	14	0	0	0	0	0	0
<i>Pterocarya rhoifolia</i> Sieb. et Zucc.	I—II	14	175	40	178	0	0	0
<i>Syringa japonica</i> Decne	I	14	0	0	0	23	65	43
<i>Tilia japonica</i> Simk.	II—III	14	0	0	0	0	0	0
<i>Acer circinatum</i> Pursh	II	15	0	0	0	0	0	0
<i>Ribes aureum</i> Pursh	I	15	134	11	152	54	13	133
<i>Symphoricarpos occidentalis</i> Hoock. v. <i>heyeri</i> Dieck.	II	15	145	15	178	53	50	117
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	I	16	0	0	0	73	77	65
<i>Crataegus rotundifolia</i> Moench. v. <i>puberula</i> Sarg.	I	16	0	0	0	0	0	0
<i>Padus virginiana</i> (L.) Mill.	I	16	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus parviflorus</i> Nutt.	I	16	82	11	86	47	86	92
<i>Viburnum lantana</i> L.	I	16	0	0	0	54	30	54
<i>Acer negundo</i> L.	I—II	17	0	0	0	0	0	0
<i>Acer saharinum</i> L.	II	17	0	0	0	0	0	0
<i>Aesculus octandra</i> Marsh.	II	17	134	100	154	97	80	120
<i>Amelanchier spicata</i> (Lam.) K. Koch	I	17	0	0	0	65	15	73
<i>Betula lutea</i> Michx.	I	17	0	0	0	99	16	127
<i>Cornus Baileyi</i> Coult et Evans	I	17	0	0	0	0	0	0
<i>Corylus americana</i> Walt.	I	17	0	0	0	65	29	139
<i>Crataegus crus-galli</i> L.	I—II	17	0	0	0	0	0	0
<i>Juglans nigra</i> L.	II	17	0	0	0	106	23	119
<i>Ostrya virginica</i> (Mill.) Willd.	I—II	17	0	0	0	0	0	0
<i>Physocarpus opulifolia</i> (L.) Maxim.	I	17	55	50	95	32	54	56
<i>Prunus nigra</i> Ait.	I—II	17	0	0	0	0	0	0
<i>Robinia pseudacacia</i> L.	I—II	17	68	39	97	73	3	73

Продолжение таблицы 1.

25/I 1960			20/X 1960			6/XII 1960			10/II 1961			17/XI 1961			13/II 1962		
a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
—	—	—	0	0	0	14	46	14	7	30	32	19	28	33	13	51	38
—	—	—	18	14	32	0	0	0	7	28	52	—	—	—	—	—	—
28	9	33	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28	8	33	0	0	0	39	40	70	11	45	39	0	0	0	25	53	38
33	55	56	144	36	152	39	62	39	11	87	32	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33	55	61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49	60	61	0	0	0	68	49	82	26	43	52	34	3	54	31	50	43
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49	13	49	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33	100	61	0	0	0	48	80	77	26	100	26	—	—	—	—	—	—
—	—	—	48	2	48	14	47	23	17	92	39	33	38	44	13	60	13
56	25	61	0	0	0	70	13	70	26	27	32	0	0	0	43	23	43
56	16	56	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	112	15	117	14	21	39	7	100	26	33	13	61	6	97	43
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49	80	49	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
40	33	61	0	0	0	62	22	70	20	26	31	0	0	0	20	23	25
33	72	56	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	0	0	0	0	0	0	11	80	17	0	0	0	20	20	20
49	24	49	146	13	146	112	20	131	11	58	11	82	24	119	13	29	20
49	24	49	0	0	0	0	0	0	17	17	32	0	0	0	25	12	31
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
56	45	61	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
49	53	61	86	18	146	65	69	81	26	100	39	—	—	—	—	—	—
56	43	61	0	0	0	68	30	104	7	73	32	54	11	54	7	75	25
14	4	14	117	5	117	62	36	91	11	75	39	39	4	39	13	75	38
40	33	61	0	0	0	62	20	77	20	25	32	0	0	0	20	18	20
61	20	61	12	13	124	83	5	83	26	29	52	47	7	47	—	—	—
0	0	0	0	0	0	91	11	91	26	32	32	—	—	—	25	57	43
—	—	—	26	42	48	23	47	48	11	91	32	33	16	94	13	100	31
33	11	40	0	0	0	65	6	65	11	41	26	0	0	0	13	43	38
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

весных и кустарниковых пород использовалась следующая шкала (Вольф, 1917; Paivel, 1959): I — порода в наших условиях совершенно морозостойкая. II — порода в обычные зимы довольно морозоустойчивая; повреждения наблюдаются только в суровые зимы. III — порода, у которой в суровые зимы сильно повреждаются многолетние побеги.

1. Краткое описание ареалов естественного обитания изученных групп древесных растений

1. Западная и часть Центральной Европы, где господствует влажный и теплый атлантический климат с достаточно равномерным распределением температуры и осадков, за исключением южной части ареала со средиземноморским климатом. Характерной чертой средиземноморского климата является то, что лето здесь жаркое и сухое (основные осадки выпадают зимой). Зима мягкая, без устойчивого снежного покрова. Годовое количество осадков в сильной степени зависит от рельефа и колеблется от 300 до 1000 мм и более. Облачность и связанная с нею потеря инсоляции здесь меньше, чем в остальных районах Западной Европы.

2. Западная и Средняя Европа (зона широколиственных лесов), которая территориально охватывает, кроме первого ареала, еще районы Европейской части СССР, где господствует умеренно холодный с равномерным годовым распределением осадков климат, и районы Кавказа с холодной зимой. Здесь произрастают растения с очень однородным ареалом распространения. Самый теплый месяц имеет среднюю температуру выше 10°, а самый холодный ниже —3°.

3. Балканский полуостров со средиземноморским климатом, откуда происходит ряд видов с узким ареалом обитания. Климат теплый с достаточным количеством осадков, которые выпадают главным образом зимой; лето здесь жаркое и сухое.

4. С холодной зимой и равномерным годовым распределением осадков Средняя и Восточная Европа, а также Западная Сибирь. Климат Западной Сибири отличается значительной континентальностью (зима холодная, продолжительная с довольно сильными ветрами. Весна наступает быстро; лето сравнительно короткое, но теплое). Осадков здесь меньше, чем на Европейской территории СССР.

5. Входящие в эту группу виды имеют ареал, охватывающий территорию 1 и 4 ареалов.

6. Европа (за исключением северо-восточной части), Средняя, Южная и Малая Азия. Сюда принадлежат виды с очень широким ареалом распространения. Охватывает различные типы климатов. Кроме уже ранее охарактеризованных типов климатов, сюда входит сухой климат степей, пустынь, частично саванн, тундры и теплый с сухой зимой климат Китая.

В степи господствует засушливый климат. Осадков выпадает не более 450 мм и только местами до 500—550 мм в год. Максимальное количество их приходится на летние месяцы. Часто летом наблюдаются высокие температуры, низкие значения относительной влажности воздуха, частые засухи и суховеи. Зима в степях умеренных широт прохладная или холодная, по окраинам пустынь — теплая.

Климат пустынь характеризуется большой сухостью и весьма значительным испарением. Осадков выпадает менее 250—300 мм за год. Лето жаркое, сухое, с малой облачностью, зимы прохладные или холодные. В пустынях средней Азии средняя температура января колеблется от —10° на



Рис. 1 Схематическая карта ареалов древесных пород и кустарников и типов климата

- Типы климата:
- белого холода
 - тундры
 - пустынь
 - степей
 - умеренный климат с холодной зимой и равнинным распределением осадков
 - умеренный климат с холодной, сухой зимой
 - умеренно-теплый климат с равнинным распределением осадков
 - средиземноморский
 - теплый климат сухой зимой
 - саванн
 - тропических лесов

севере. до 3° на юге. Летом максимальные температуры могут достигать в тени 45° и выше.

Климат саваны характеризуется сезонной сменой воздушных масс. В летнее время наблюдается влажная погода с обильными осадками, зимой — засушливая погода. Годовая сумма осадков достигает 1000 мм. Средняя температура самого теплого месяца в году 25—30° и выше, самого холодного — не ниже 15—18°.

7. Балканский полуостров, Малая Азия, Иран, Афганистан. В западной части ареала преобладает теплый средиземноморский с сухим летом климат; в восточной части — климат степей.

8. Средняя Азия и горные районы Казахстана, где климат по сравнению с сухим климатом прилегающих пустынь отличается большим количеством осадков и холодной зимой. Происходящие отсюда виды имеют узкий ареал обитания.

9. Степи и пустыни Юго-восточной Европы, Западной Сибири, Средней Азии, Монголии. Господствует сухой климат степей и пустынь.

10. Средний Китай, на большой территории которого наблюдается умеренно холодный климат с холодной сухой зимой; в остальной части теплый климат с влажным летом и с сухой зимой.

Китай, наряду с восточной Азией, считается наиболее крупным и богатым убежищем древесной третичной флоры ввиду того, что эти районы с древнейших геологических эпох не подвергались значительным морским трансгрессиям и не знали ледникового периода. Если Европа насчитывает всего лишь 1000 родов древесных и кустарниковых растений, Северная Америка имеет 313 родов, то восточная Азия — 959 родов древесных растений (Ни, 1935). Академик В. Л. Комаров считал флору Китая исходной для всего Азиатского материка.

11. Дальний Восток, охватывающий часть Северного Китая, Примурья и Хабаровского края до Охотского моря на севере, и Приморский край. Здесь наблюдается умеренно холодный климат с влажным летом и холодной сухой зимой. Зимние осадки составляют всего 5—15% годовых сумм. Толщина снежного покрова очень мала. В зимнее время дуют холодные ветры с континента, вследствие чего на Тихоокеанском побережье зимние температуры ниже, чем на той же широте в Европейской части СССР. Весна на Дальнем Востоке, особенно в его южной половине, имеет засушливый характер. Лето облачное, влажное. Принадлежащие сюда виды растений имеют очень сходные ареалы обитания. Флора Дальнего Востока рассматривается как своеобразный, обедненный видами, приспособленный к суровым зимам форпост флоры Китая. Дальневосточные виды играют значительную роль в культурной флоре Эстонии.

12. Наряду с территорией предыдущего ареала охватывает часть островов Японии, где климат характеризуется сухим теплым летом и холодной зимой.

13. Южный Сахалин, Курильские острова, Северная Япония, Приморье. Климат характеризуется холодной зимой и равномерным годовым распределением осадков.

14. Острова Японии, за исключением Хоккайдо, и Южная Корея, где в северной части преобладает умеренно теплый с сухим летом средиземноморский климат, а в южной части — теплый климат с сухой зимой. (Следует указать, что средиземноморский климат Азии имеет много общего со средиземноморской областью в Западной Европе и отличается только несколько более низкой температурой зимних месяцев). Япония относится к муссонной области субтропического климата. На наветренных склонах западного побережья зимой преимущественно стоит пасмурная погода и выпадает довольно много осадков; на восточных подветренных склонах, наоборот, зима довольно сухая. В теплый период на восточных склонах Японских островов преобладает пасмурная погода и выпадает много осад-

ков, на западных подветренных склонах, наоборот, летом наблюдается некоторое уменьшение облачности.

Благодаря обилию тепла и влаги растительность Японии отличается большим разнообразием.

15. Тихоокеанское побережье Северной Америки, которая включает различные типы климатов: 1) умеренно-теплый с равномерным распределением осадков климат; 2) умеренный климат с холодной зимой и равномерным распределением осадков; 3) климат степей; 4) климат пустынь; 5) жаркий с периодическими засухами климат саванн, 6) средиземноморский климат; 7) теплый климат с сухой зимой.

16. Северная часть Северной Америки (за исключением тундровой зоны), где преобладает умеренный климат с холодной зимой и равномерным распределением осадков. Климат Тихоокеанского побережья Аляски и Канады имеет сходство с климатом западной и северо-западной части Европы. В центральных районах Канады климат носит континентальный характер. Здесь наблюдается холодная зима и теплое лето.

Южное побережье Аляски, территория Канады, лежащая южнее 60° с. ш., северные штаты США, а также полуостров Лабрадор, кроме северной его части, относятся к умеренной зоне. Южная граница этой зоны проходит примерно вдоль параллели 40° с. ш. Господство континентального воздуха в зимнее время делает зимы в умеренной зоне Северной Америки очень устойчивыми. Оттепели здесь редки, толщина снежного покрова значительна. Наблюдаются сильные метели. Лето с частыми суховеями в степных районах. Годовая сумма осадков составляет около 300—400 мм.

По мере продвижения на восток климат умеренной зоны Северной Америки делается более мягким. Наиболее холодный климат в умеренной зоне Северной Америки создается на южном побережье Гудзонова пролива и Лабрадора. Зимой здесь наблюдаются ветры, дующие с материка, поэтому зима холодная. Средняя температура января около $-13-18^{\circ}$. Лето прохладное, средняя температура июля около $15-18^{\circ}$. Осадков выпадает до 800 мм за год и более.

Климат Аляски и северной Канады, за исключением побережья Северного Ледовитого океана, относится к субарктическому климату с прохладным летом и суровой зимой.

17. Юго-восточные штаты и атлантическое побережье США характеризуются теплым с равномерным распределением осадков климатом.

Юго-восточные штаты Северной Америки имеют влажный субтропический климат муссонного характера. В летнее время здесь образуется океанический муссон, приносящий на материк массы морского тропического воздуха. В зимнее время создается материковый муссон, приносящий массы холодного континентального воздуха. Зимой иногда здесь наблюдаются значительные понижения температуры. Временами выпадает снег. Средняя температура самого теплого месяца $26-28^{\circ}$, самого холодного около $6-11^{\circ}$. Годовая сумма осадков 1200—1500 мм.

Восточный приатлантический лесной район Северной Америки считается в северном полушарии. Ботанический центр этого района расположен на Аппалачских горах. Здесь имеется огромное разнообразие таких важных родов древесных пород, как дуб, ясень, клен, орех, гикори (*Carya*). По широте и климату он в максимальной мере соответствует многим областям и зонам Европы. Из этого района культурная древесная флора СССР получила около 300 видов лиственных деревьев и кустарников, что составляет 16% от всего числа видов лиственных пород (Гурский, 1957).

Как видно из таблицы 1, наиболее многочисленную по количеству видов группу изученных растений составляют: растения происхождения из Западной и Центральной Европы (10 видов), Европейской части СССР (25 видов), Дальнего Востока,

Японии и атлантического (восточного) побережья северной Америки. Климат этих районов имеет определенные черты сходства с климатом Эстонии, особенно в отношении распределения осадков и смягчающего влияния моря.

2. Продолжительность и глубина периода покоя у древесных и кустарниковых пород

Закономерное изменение интенсивности распускания почек у побегов, перенесенных в различные календарные сроки в теплое помещение на отрастание, указывает на то, что глубина покоя также закономерно меняется; вначале покой является неустойчивым, затем достигает максимума и снова снижается по мере перехода растений из органического покоя в состояние вынужденного покоя. В связи с этим методически удобно период органического покоя делить на три фазы: 1) фазу предварительного покоя, 2) фазу глубокого покоя и 3) фазу последующего покоя или после покоя (Перетолчин, 1904; Перк и Пийр, 1961).

Под фазой предварительного покоя следует понимать тот период в годичном цикле развития растений, когда обрыванием листьев у них можно еще побудить почки к распусканию в год их заложения. Согласно ранее нами проведенных исследований (Перк, 1960; Перк и Пийр, 1961) продолжительность фазы предварительного покоя у древесных пород оказывается различной и находится в зависимости от быстроты роста побегов. Быстро растущие весной породы (дуб, черемуха, жимолость, осина, ясень) имеют менее продолжительную фазу предварительного покоя, чем породы с продолжительным периодом роста побегов (береза, ольха, конский каштан, сирень), что, в свою очередь, обусловлено различной быстротой развития листовой поверхности, откуда исходит стимул предупреждения почек от несвоевременного распускания. Об этом свидетельствуют также приведенные в табл. 2 данные наших определенных продолжительности и глубины периода покоя у основных древесных пород в 1958 году.

По мере формирования листового аппарата и усиления иссушающего напряжения факторов внешней среды состояние покоя почек усиливается; они переходят в новое качественное состояние — в фазу глубокого покоя. В фазе глубокого покоя находятся, кроме почек, также и другие части побегов (Мороз, 1948). В этот период обрывание листьев и другие известные приемы прерывания покоя являются малоэффективными. В состоянии глубокого покоя растения не удается побудить к росту даже путем предоставления им для этого самых благоприятных условий. Внешне заметный рост затухает, однако процессы дифференцировки тканей усиливаются, благодаря, по-видимому,

усиленному отложению запасных веществ. Взятые в фазе глубокого покоя побеги не распускают почек даже при длительном выдерживании в теплом помещении, или же, если и наблюдается распускание отдельных почек, то они обычно в дальнейшем засыхают. Нераспускание почек в табл. 1 и 2 обозначено знаком 0.

Приведенные в табл. 1 и 2 данные позволяют видеть, что по продолжительности фазы глубокого покоя и срокам прохождения ее древесные породы заметным образом различаются. У одних видов фаза глубокого покоя отчетливо представлена и является продолжительной, тогда как у части видов состояния глубокого покоя выделить не удастся. По продолжительности фазы глубокого покоя подопытные растения могут быть разбиты на четыре группы (А, Б, В и С), которые приведены в таблице 3.

Наиболее обширной является группа Б, насчитывающая 45 видов. У некоторых видов данной группы отмечается кратковременная, но передвинутая на более позднее время фаза глубокого покоя. К таким видам относятся: *Hydrangea Bretschneideri*, *Corylus Siboldiana*, *Phelodendron sachalinense*, *Pterocarya rhoifolia*.

Самую малочисленную группу составляют растения с продолжительной фазой глубокого покоя, причем в эту группу входят растения с различной степенью зимостойкости. Среди этих растений отсутствуют виды из Сибири, Средней Азии, с Дальнего Востока и западного побережья Северной Америки.

Особенно глубокий покой в наших опытах был обнаружен у *Fagus silvatica*, *Quercus robur*, *Betula humilis*, *Carpinus betulus*, *Acer saccharinum* и *Fraxinus excelsior*.

Данные различных исследователей относительно продолжительности периода покоя в целом и отдельных составляющих его фаз не всегда совпадают, что указывает на зависимость этого явления от целого ряда обстоятельств и факторов. Как известно, ритм жизни растений отражает в той или иной степени ритм физико-географической и биотической среды его родины и родины его предков. На нем сказываются погодные и другие особенности не только данного, но и предыдущего года, когда закладывались почки. В ритме жизни проявляется также внутреннее состояние организма, его физиологические и биохимические особенности, способность избирать нужные для роста и развития элементы среды.

Перетолчин (1904) указывает, что у *Fraxinus excelsior* фаза предварительного покоя приходится на июль и август; фаза глубокого покоя — на октябрь и фаза после покоя — на ноябрь и декабрь. У *Tilia cordata* I фаза покоя продолжается до начала августа, II фаза приходится на август и сентябрь и III фаза — на октябрь, ноябрь и декабрь. У *Ulmus scabra*

Продолжительность периода покоя у древесных

Виды растений	июль						август					
	I пол.			II пол.			I пол.			II пол.		
	a*	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
<i>Acer negundo</i> L.	14	22	14	14	38	14	—	—	—	0	0	0
<i>Acer platanoides</i> L.	28	10	73	59	10	59	—	—	—	0	0	0
<i>Alnus incana</i> Moench.	17	36	17	16	2	16	5	11	50	0	0	0
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	28	21	73	59	20	59	—	—	—	97	5	97
<i>Betula verrucosa</i> Ehrh. em. Gunnarss.	17	21	76	16	11	16	5	2	50	0	0	0
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	0	0	0	0	0	0	—	—	—	87	10	94
<i>Corylus avellana</i> L.	0	0	0	0	0	0	—	—	—	0	0	0
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	0	0	0	0	0	0	—	—	—	0	0	0
<i>Padus racemosa</i> (Lam.) Gilib.	0	0	0	0	0	0	—	—	—	0	0	0
<i>Populus tremula</i> L.	17	23	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Salix</i> sp.	17	5	76	16	4	16	0	0	0	0	0	0
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	31	13	31	0	0	0	0	0	0	104	7	104
<i>Syringa vulgaris</i> L.	28	27	28	59	10	59	—	—	—	76	40	76
<i>Tilia cordata</i> Mill.	73	5	73	0	0	0	—	—	—	101	4	101
<i>Quercus robur</i> L.	0	0	0	0	0	0	—	—	—	0	0	0

* a — необходимое количество дней до распускания первой почки
 b — количество распутившихся почек в %
 c — потребное для этого количество дней

I фаза — до начала октября, II фаза — на октябрь, ноябрь и III фаза — с декабря до начала февраля. По данным этого автора у *Quercus robur* (летняя форма) рост, хотя и слабый, возможен во все месяца года; самый слабый рост наблюдается со второй половины ноября до второй половины декабря; период вынужденного покоя начинается с января.

Согласно данным Говарда (1906) у *Fraxinus excelsior* прорастание почек наблюдается в начале марта. Никакими методами выгонки (эфиризация, высушивание, промораживание и др.) не удавалось пробудить почки к прорастанию раньше указанного срока. Подобные же данные приводятся им относительно продолжительности и устойчивости состояния покоя у *Fagus sylvatica* и *Tilia cordata*. Относительно глубокий и продолжительный покой был отмечен также у *Acer pseudoplatanus*, *Juglans regia*, у некоторых видов *Quercus*, тогда как отсутствие отчетливого покоя было обнаружено у видов *Salix*, *Berberis vulgaris*, *Tilia tomentosa*, *Syringa vulgaris*, *Ulmus*

растений по результатам определений 1958 г.

сентябрь			ноябрь			декабрь								
I пол.			I пол.			I пол.			II пол.					
a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c			
—	—	—	92	15	95	—	—	—	21	8	21	—	—	—
—	—	—	60	29	69	—	—	—	32	2	32	—	—	—
0	0	0	41	43	58	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	25	61	39	—	—	—	21	100	25	21	100	21
0	0	0	27	80	48	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	7	6	26	—	—	—	0	0	0	—	—	—
—	—	—	46	7	46	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	0	0	0	—	—	—	40	5	40	—	—	—
—	—	—	0	0	0	—	—	—	12	29	21	—	—	—
0	0	0	—	—	—	—	—	—	27	35	41	—	—	—
0	0	0	—	—	—	—	—	—	22	23	24	—	—	—
101	8	101	28	15	47	—	—	—	31	58	52	21	33	28
—	—	—	21	12	39	—	—	—	11	15	21	5	36	14
—	—	—	21	4	21	—	—	—	21	22	45	—	—	—
—	—	—	23	12	28	—	—	—	23	13	25	—	—	—

scabra, *Ulmus laevis*, *Populus pyramidalis*, *Quercus robur* и некоторых видов *Crataegus*. При этом обращает на себя внимание то обстоятельство, что покоящееся состояние побегов оказывалось наиболее устойчивым из выгоняющих средств к некоторому подсушиванию ветвей. В связи с этим при выдерживании ветвей в помещении с пониженной влажностью воздуха, как это и имело место в наших определениях, период покоя у дуба может быть выявлен отчетливее по сравнению с результатами определения его в условиях более влажного воздуха. Указание на отчетливо выраженный период покоя у дуба находим и в работах ряда других авторов.

По данным опытов Вебера (1916) период покоя у липы и ясеня длится четыре месяца.

Петровская (1954) судила о состоянии покоя по результатам цитологического изучения почек и пришла к заключению, что у липы обыкновенной глубокий покой приходится на период с ноября по январь. Наши определения однако показывают, что липа способна пробуждаться к росту уже в ноябре-декабре, что совпадает также с данными Перетолчина (1904).

В литературе приводятся указания относительно того, что

Продолжительность фазы глубокого покоя у древесных и кустарниковых пород

Наименование растений	Номера ареалов	Степень морозо-устойчи-вости	Время заложения почек	Сроки начала и окончания листопада	Состояние побегов к началу сентября
А. Виды без отчетливо выраженной фазы глубокого покоя или же с ранним окончанием ее.					
<i>Acer pseudoplatanus</i>	1	II	27/VI	10—25/X	
<i>Ribes alpinum</i>	1	I	23/VI	8—25/X	
<i>Tilia platyphyllos</i>	1	I	16/VI	10—30/X	
<i>Berberis vulgaris</i>	2	I		10—30/X	
<i>Aesculus hippocastanum</i>	3	I—II	16/VI	до 8—25/X	Побеги зеленые Наличие растущих побегов
<i>Syringa vulgaris</i>	3	I	16/VI	10—25/X	
<i>Lonicera tatarica</i>	4	I	16/VI	до 8—22/X	
<i>Salix caesia</i>	4	I	23/VI	8/X—8/XI	
<i>Cotoneaster melanocarpa</i>	5	I	16/VI	до 8/XI	Побеги зеленые
<i>Daphne mezereum</i>	5	I	23/VI	до 8—10/X	Пробуждение отдельных почек
<i>Padus racemosa</i>	5	I	16/VI	до 10—10/X	Вторичный рост
<i>Sambucus nigra</i>	5	I—II		22/X—8/XI	
<i>Morus alba</i>	5	II	23/VI	10/X—8/XI	
<i>Morus alba</i> f. <i>tatarica</i>	7, 10, 11	II		8/X—10/XI	Побеги зеленые
<i>Syringa persica</i>	7	II		9/X—20/X	Вторичный рост
<i>Berberis heteropoda</i>	9, 10	I—II	2/VI	8—20/X	Побеги зеленые
<i>Caragana frutex</i>	9	I после 27/VI	27/VI	18—25/X	Наличие растущих побегов
<i>Halimodendron halodendron</i>	9	I после 27/VI	27/VI	8—22/X	Побеги зеленые
<i>Caragana arborescens</i>	9	I—II		10—27/X	Вторичный рост
<i>Berberis yunnanensis</i>	10	I	8/VI	8—18/X	Побеги зеленые
<i>Caragana Boissi</i>	10	III		8—30/X	
<i>Acer ginnala</i>	11	I—II		до 8—10/X	
<i>Grossularia burejensis</i>	11	I		до 8—12/X 10—25/X	

Наименование растений	Номера ареалов	Степень морозоустойчивости	Время закладки почек	Сроки начала и окончания листопада	Состояние побегов к началу сентября
<i>Populus Simonii</i>	11	II	II после 27/VI	18/X—3/XI	Наличие растущих побегов
<i>Berberis thunbergii</i>	12	I		10—25/X	
<i>Diervilla japonica</i>	14	II		8—25/X	
<i>Ribes aureum</i>	15	I	27/VI	10—27/X	Вторичный рост
<i>Symphoricarpus Heyeri</i>	15	II		22/X—8/XI	
<i>Rubus parviflorus</i>	16	I		10/X—8/XI	
<i>Aesculus</i>	17	II		8—22/X	
<i>Physocarpus opulifolia</i>	17	I	I после 27/VI	18—27/X	
<i>Robinia pseudoacacia</i>	17	I—II		10/X—8/XI	
Б. Виды со средней продолжительностью фазы глубокого покоя					
<i>Acer campestre</i> v. <i>lobatum</i>	1	II		10/X—10/XI	
<i>Lonicera alpigena</i>	1	I	2/VI	10—22/X	Побеги зеленые
<i>Tilia tomentosa</i>	1	II	2/VI	10—27/X	Побеги зеленые
<i>Acer platanoides</i>	2	I	8/VI	8—20/X	
<i>Cornus sanguinea</i>	2	I	16/VI	10—30/X	Вторичный рост
<i>Corylus colturnoides</i>	2	I—II	23/VI	10/X—8/XI	Наличие растущих побегов
<i>Sorbus aucuparia</i>	2	I	23/VI	8—18/XI	
<i>Pterocarya pterocarpa</i>	3	I—II	23/VI	8—20/X	
<i>Syringa josikaea</i>	4	I		до 8—22/X	
<i>Ribes nigrum</i> f. <i>aconitifolium</i>	6	I	16/VI	22/X—8/XI	Наличие растущих побегов
<i>Populus nigra</i>	6	I		22/X—8/XI	
<i>Salix alba</i>	7	II		до 10/X—3/XI	
<i>Corylus colurna</i>	7	II		8/X—10/XI	
<i>Morus nigra</i>	7	II	II после 27/VI	8—10/X	Вторичный рост
<i>Acer Semenovii</i>	8	I		10—25/X	

Наименование растений	Номера апаратов	Степень морозоустойчивости	Время закладки почек	Сроки начала и окончания листопада	Состояние побегов к началу сентября
<i>Prunus divaricata</i>	9	II	16/VI	18—30/X	
<i>Pyrus asiae-medicae</i>	9	II		до 8—20/X	
<i>Forsythia viridissima</i>	10	II		8—20/X	
<i>Hydrangea Bretschneideri</i>	10	I—II		до 10—20/X	
<i>Syringa villosa</i>	10	I	2/VI	8—20/X	Побеги зеленые
<i>Amygdales triloba</i>		II		8—15/X	
<i>Lonicera gibbiflora</i>				18—27/X	
<i>Acer barbinerve</i>	11	III		8—12/X	
<i>Juglans manshurica</i>	11	I—II		8—15/X	
<i>Lonicera chrysantha</i>	11, 13	I		8—18/X	
<i>Malus manshurica</i>	11			8—15/X	
<i>Padus Maackii</i>	11			до 10—10/X	Наличие растущих побегов
<i>Syringa amurensis</i>	11	I	I после 27/VI	до 8—20/X	
<i>Syringa Wolfii</i>	11	I—II	16/VI	до 8—22/X	
<i>Acer ukurunduense</i>	12	II	8/VI	до 8/X	
<i>Corylus Bretschneideri</i>	12	I	II после 27/VI	до 18—25/X	
<i>Corylus Sieboldiana</i>	12	I—II		8—30/X	
<i>Hydrangea paniculata</i>	12	I—III		10—20/X	
<i>Phellodendron sachalinense</i>	12	I—II		до 10/X	
<i>Rubus crataegifolius</i>	12	II	16/VI	до 27/X	
<i>Juglans cordiformis</i>	14	II		до 8/X	
<i>Malus floribunda</i>	14	II		10—25/X	
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	14	I—II		до 8—10/X	
<i>Syringa japonica</i>	14	I	16/VI	8—22/X	
<i>Betula papyrifera</i>	16	I		до 8—25/X	
<i>Amelanchier spicata</i>	17	I	23/VI	до 15/X	

Наименование растений	Номера ареалов	Степень морозо-устойчи-вости	Время заложения почка	Сроки начала и окончания листопада	Состояние побегов к началу сентября
-----------------------	----------------	------------------------------	-----------------------	------------------------------------	-------------------------------------

<i>Betula lutea</i>	17	I	27/VI	до 8—25/X	
<i>Corylus americana</i>	17	I	16/VI	до 10—25/X	
<i>Juglans nigra</i>	17	III	23/VI	8—22/X	
<i>Syringa yunnanensis</i>	10	I—II		8—22/X	
В. Виды с продолжительной фазой глубокого покоя					
<i>Viburnum lantana</i>	1	I	20/VI	10/X—8/XI	Вторичный рост
<i>Acer platanoides</i> f. <i>Schwedleri</i>	2	I		8—20/X	
<i>Alnus incana</i> Moench f. <i>aluminata</i>	2	I		—22/X	
<i>Cerasus avium</i>	2	II	2/VI	8—27/X	
<i>Corylus avellana</i>	2	I	8/VI	8—25/X	
<i>Lonicera coerulea</i>	2	I	2/VI	27X—8/XI	
<i>Tilia cordata</i>	2	I	8/VI	до 8—10/X	
<i>Sorbus hybrida</i>	4	I	16/VI	до 8—25/X	
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	6	I	27/VI	10/X—8/XI	
<i>Lonicera xylosteum</i>	6	I	16/VI	до 8—15/X	
<i>Rhamnus cathartica</i>	6	I		8—25/X	
<i>Corylus maxima</i>	7	II—III		18/X—8/XI	
<i>C. pontica</i>	7		8/VI	8—30/X	Побеги зеленые
<i>Crataegus altaica</i> f. <i>rubra</i>	8	I	23/VI	10—25/X	Побеги зеленые
<i>Acer tataricum</i>	9	I	16/VI	10—24/X	
<i>Amygdalus nana</i>	9	I—II		10—25/X	Вторичный рост
<i>Syringa pekinensis</i>	10	I	8/VI	10—20/X	Побеги зеленые
<i>Acer manshuricum</i>	11	I—II	8/VI	до 8/X	
<i>Padus sstori</i>	13	I	16/VI	8—25/X	
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	14			8/X	

Наименование растений	Номера ареалов	Степень морозоустойчивости	Время заложения почек	Сроки начала и окончания листопада	Состояние побегов к началу сентября
С. Виды с очень продолжительной фазой глубокого покоя					
<i>Chaenomeles japonica</i> v. <i>magnifica</i>					
Nakai	14	II	16/VI	18/X—5/XI	
<i>Tilia japonica</i>	14	II—III		8—20/X	
<i>Acer circinatum</i>	15	II	16/VI	18—30/X	
<i>Crataegus rotundifolia</i>	16	I		до 8—18/X	
<i>Padus virginiana</i>	16	I	23/VI	8—22/X	
<i>Viburnum lantana</i>	17	I—II	16/VI	8—25/X	
<i>Acer negundo</i>	17	I	2/VI	до 10—27/X	
<i>Cornus Baileyi</i>	17	I—II	16/VI	18—30/X	
<i>Crataegus crus-galli</i>	17	I—II	8/VI	до 8—10/X	Вторичный рост
<i>Prunus nigra</i>	17				
<i>Carpinus betulus</i>	1	I—II	16/VI	10/X—10/XI	Вторичный рост
<i>Euonymus europaea</i>	1	I		8—25/X	
<i>Fagus sylvatica</i>	1	II—III	16/VI	18/X—16/XI	
<i>Frangula alnus</i>	2	I		до 8—25/X	Побеги зеленые
<i>Fraxinus excelsior</i>	2	I	8/VI		
<i>Quercus robur</i>	2	I	2/VI	10/X—8/XI	
<i>Q. robur</i> f. <i>fastigiata</i>	2	I		10/X—3/XI	
<i>Ulmus laevis</i>	2	I		до 8—10/X	
<i>Acer Heldreichii</i>	3	II		22/X—2/XI	
<i>Betula humelits</i>	4	I после	27/VI	8—22/X	Побеги зеленые
<i>Malus Sargentii</i>	14	I		9—18/X	
<i>Acer saccharinum</i>	17	II	23/VI	8—25/X	Вторичный рост
<i>Ostrya virginica</i>	17	II	8/VI	10—27/X	

жимолость является весьма морозоустойчивым кустарником, но не имеет глубокого зимнего покоя (Туманов, 1940). Согласно нашим определениям фаза глубокого покоя у наиболее распространенной жимолости лесной (*Lonicera xylosteum*) приходится на август, сентябрь и октябрь. Такое расхождение в данных отчасти обусловлено также тем, что зачастую определения периода покоя начинают проводить слишком поздно (например, Говард с конца октября), когда подопытные растения уже прошли фазу глубокого покоя или же заканчивают ее. К тому же следует иметь в виду, что различные виды жимолости заметно образом различаются по данному показателю. Так, например, *Lonicera tatarica* относится к группе растений с коротким периодом покоя, тогда как *Lonicera alpigena* и *L. coerulea* обнаруживают относительно продолжительный период покоя. Наиболее полные данные по продолжительности и глубине периода покоя могут быть получены, если определения начинают проводить не позднее июля.

В опытах Мороза (1948), проведенных в Ленинграде, для определения периода покоя срезанные в октябре побеги подвергались различной продолжительности охлаждению при температуре от 0 до +5° С и ставились на отрастание в теплицу. Без охлаждения, в течение 20—100 дней после начала опыта, почки раскрывались у следующих видов: *Berberis vulgaris*, *Crataegus pygmaea*, *C. arborescens*, *Lonicera coerulea*, *Malus paradisiaca*, *M. sargentii*, *Philadelphus Shrenkii*, *Phisocarpus amurensis*, *Ph. opulifolius*, *Populus balsamifera*, *P. laurifolia*, *P. nigra*, *P. candicans*, *P. canescens*, *Prunus Maackii*, *P. nana*, *P. tomentosa*, *P. pensylvanica*, *Pyrus communis*, *Salix fragilis*, *Spiraea amurensis*, *S. media*, *S. latifolia*, *S. Billiardii*, *Syringa amurensis*, *S. villosa*.

После 15-дневного охлаждения почки распустились у *Betula pendula*, *Crataegus dsungarica*, *Philadelphus pallidus*, *Prunus avium*, *P. padus*, *Rubus idaeus*, *Syringa josikaea*, *Ulmus laevis*.

После охлаждения в течение 30 дней свыше 50% почек раскрылось у *Alnus kamtschatica*, *A. incana*, *Amelanchier spicata*, *Ampelopsis quinquefolia*, *Cercidiphyllum japonicum*, *Lonicera chrysantha*, *Malus ivensis*, *M. silvestris*, *Populus Bolleana*, *Pyrus sinensis*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Ulmus scabra*, *Viburnum opulus*.

После 45 дневного охлаждения раскрылись почки у *Corylus rostrata*, *Crataegus submollis*, *Evonymus europeus*, *Fraxinus viridis*, *Lonicera involucrata*, *Malus Niedzwetzkyana*, *M. cerasifera*, *M. manshurica*, *M. prunifolia*, *M. robusta*, *Prunus virginiana*, *Salix alba*, *Tilia praecox*, *T. euchlora*, *T. rubra*, *T. vulgaris*.

Двухмесячного охлаждения для распускания требовали почки у *Acer negundo*, *A. tataricum*, *Alnus fruticosa*, *Amelanchier florida*, *Crataegus rotundifolia*, *Juglans cinerea*, *Prunus tomen-*

tosa, Quercus scabra, Ribes Warszewiczii, Sophora japonica, Ulmus scabra.

Даже после продолжительного 60 дневного охлаждения не выгонялись почки у *Acer platanoides, A. rubrum, A. saccharinum, Corylus avellana, Fagus sylvatica.*

Приведенные данные могут характеризовать продолжительность и глубину покоя у различных декоративных и плодовых деревьев умеренного климата, если считать, что виды с наиболее глубоким и продолжительным покоем требуют для распускания почек и более длительного охлаждения.

Разделение древесных пород по глубине периода покоя на группы, проведенное на основании результатов исследований Мороза и наших определений, в основном совпадают. Имеются лишь некоторые несовпадения. Согласно нашим определениям период покоя у *Cerasus avium (Prunus avium), Malus sargentii, Populus nigra, Lonicera coerulea, Syringa villosa* и *Ulmus laevis* является более длительным и глубоким, а у *Corylus avellana* менее продолжительным, чем следует из данных Мороза. Такое совпадение результатов определения глубины покоя, произведенного обычным лабораторным методом и методом замораживания, с методической стороны должно представлять определенный интерес, так как вполне возможно при наличии холодильных установок заменить длительный обычный метод определения периода покоя несколько более кратковременным методом замораживания.

Из приводимых Гулисашвили (1954) данных выясняется, что у произрастающих в различных климатических зонах в горах древесных пород наиболее заметный период покоя наблюдается у *Acer campestre, Fagus orientalis, F. sylvatica, Quercus suber, Ulmus scabra, Salix carpea, Acer. Trautvetteri, Juglans regia, Aesculus hippocastanum, Amygdalus communis.* Слабый покой отмечен у *Quercus ilex, Hedera helix, Morus alba, Syringa vulgaris, S. persica.* Промежуточное положение между указанными группами по продолжительности периода покоя занимали *Quercus iberica, Q. longipes, Q. iberetia, Corylus avellana, Betula verrucosa, Ginkgo biloba, Robinia pseudacacia, Vitis vinifera.* Автор приходит к заключению, подтверждающему взгляды ряда других исследователей (Поляркова, 1924; Генкель и Ситникова, 1953; Проценко и Полищук, 1948), что более морозостойчивые древесные породы обладают более глубоким покоем. Породы озимые и слабо яровые верхних горных поясов характеризуются более глубоким покоем, чем яровые породы.

Из приводимых указанным автором данных видно, что из произрастающих в умеренно холодной зоне древесных растений в число яровых форм попали наряду с растениями со слабо выраженным покоем, как, например, *Syringa vulgaris,* также породы с очень продолжительным периодом покоя (*Fagus silva-*

tica, *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*). Последнее обстоятельство не дает возможности усматривать наличия прямой одно-сторонней связи между глубиной покоя, местом происхождения растений и степенью потребности их в пониженных температурах.

Былда (1952), на основании изучения периода покоя у плодовых культур, приходит к заключению, что потребность в низких температурах больше у растений холодного пояса по сравнению с растениями умеренного и теплого поясов. Ряд других исследователей (Мороз, 1946; Гужев, 1957) придерживаются противоположного мнения, утверждая, что период покоя удлиняется у растений по мере продвижения с севера на юг, тогда как устойчивость к пониженным температурам, наоборот, снижается. Согласно их взгляда, в южных районах с неустойчивыми зимами, частыми ранне-зимними оттепелями и возвратными холодами у многолетних растений формировался более продолжительный покой. В этих условиях растения с коротким периодом покоя в период зимних оттепелей быстро трогались в рост, после чего повреждались даже небольшими морозами и погибали.

Нестеров (1962) указывает, что результаты его исследований периода покоя у плодовых культур не вполне согласуются с данными Мороза. В его опытах маньчжурская яблоня оказалась с коротким периодом покоя, тогда как по данным Мороза она имеет длинный период покоящегося состояния. По нашим данным маньчжурская яблоня характеризуется ранним окончанием фазы глубокого покоя, но длительной фазой последующего покоя.

На основании своих исследований Нестеров приходит к заключению, что существует некоторая связь между сроками начала вегетации, периодом покоя и потребностью растений в активных температурах. Рано вегетирующие и рано цветущие сорта плодовых культур в среднем имели более короткий период покоя и требовали меньше активных температур, предшествующих началу вегетации и цветения, чем поздно вегетирующие и поздно цветущие.

Раскатов (1954) отмечает, что, чем раньше почки получают воздействие пониженных температур, тем это воздействие должно быть более продолжительным. Необходимое время воздействия также удлиняется, если температура опускается значительно ниже нуля. Продолжительность глубокого покоя при наличии оптимальных температурных условий будет меньше у той породы, которая нуждается в более кратковременном воздействии пониженных температур. С другой стороны, у одной и той же породы глубокий покой будет тем продолжительнее, чем позднее наступит период оптимальной пониженной температуры.

Интересные данные относительно степени потребности побе-

гов у плодовых деревьев в пониженных температурах приводит Чендлер (1960). Побеги со слишком сильным и затяжным ростом, а также побеги на слабых деревьях требуют больше пониженных температур. Затенение деревьев в летнее время увеличивает их потребность в пониженных температурах. Автор заключает, что процесс выхода из периода покоя протекает постепенно и значительно быстрее при температуре 4,4°, чем при 10°; скорость его при 4,4° примерно такая же, как и при более низких, даже замораживающих температурах. Периоду покоя ветвей соответствует максимальный прирост корней в длину.

Заслуживают внимания данные Гужева (1957) относительно того, что, если растения, прошедшие в естественных условиях за счет пониженных температур осени большую часть биологического покоя, перенести в условия повышенных температур (16—27°), то они при этих температурах не смогут его закончить и приступить к росту. Для возобновления роста они требуют воздействия пониженных температур на протяжении такого времени, как и растения, вовсе не подвергавшиеся действию пониженных температур в осенний период и все то время находившиеся в теплице. О зависимости скорости распускания почек от температурных условий у древесных пород дают представление также данные наших опытов, приведенные в таблице 4.

Таблица 4

Скорость распускания почек древесных пород при различных температурах

	5° С			15° С			$\frac{v}{a}$
	Потребное количество дней до распускания первой почки	Количество распустившихся почек	Количество распустившихся почек, приходящихся на один день (а)	Потребное количество дней до распускания первой почки	Количество распустившихся почек	Количество распустившихся почек, приходящихся на один день (в)	
<i>Acer platanoides</i>	46	4	0,07	8	5	0,15	2,14
<i>Syringa vulgaris</i>	46	12	0,26	11	36	1,38	5,31
<i>Padus racemosa</i>	17	28	0,47	11	43	2,39	5,08
<i>Caragana arborescens</i>	17	5	0,08	11	10	0,56	7,00
<i>Tilia cordata</i>	46	10	0,17	15	11	0,42	2,47
<i>Fraxinus excelsior</i>	74	1	0,01	22	2	0,05	5,00
<i>Aesculus hippocastanum</i>	59	4	0,07	18	9	0,33	4,71
<i>Acer negundo</i>	17	20	0,61	11	11	0,50	0,83
<i>Corylus avellana</i>	26	4	0,07	1	7	0,16	2,29
<i>Sorbus aucuparia</i>	46	10	0,17	15	8	0,31	1,82
<i>Quercus robur</i>	0	0	0	22	31	1,15	1,15

Сложным характером воздействия температурных условий на прохождение периода покоя, очевидно, следует объяснить выясняющиеся из анализа данных других исследователей, а также имевшие место в наших определениях случаи, когда ход восстановления способности почек к распусканию происходит не в форме плавно поднимающейся кривой, а имеет зачастую вид кривой с несколькими впадинами.

Нам представляется, что о степени потребности растений в пониженных температурах наиболее правильно судить по срокам оканчивая фазы глубокого покоя и растянутости фазы последующего покоя. Естественно, что, чем на более поздний период приходится окончание фазы глубокого покоя и в дальнейшем медленнее восстанавливается способность почек к распусканию, тем соответственно последние испытывают и более длительное воздействие пониженных температур в естественных условиях. Если за окончание фазы глубокого покоя принять время пробуждения хотя бы единичных почек на побегах, а за окончание фазы последующего покоя — время распускания свыше 50% почек на побегах, то по степени потребности в пониженных температурах изученные нами древесные растения представляется возможным разделить на несколько групп, которые приведены в таблице 5.

В литературе приводятся данные относительно того, что для прохождения периода покоя наиболее оптимальными являются температуры в пределах от $+10$ до 0° или нескольких градусов ниже нуля (-3 — -5°C). Некоторые авторы указывают на еще более узкие пределы оптимальных для прохождения периода покоя температур, и это, несомненно, говорит о том, что для окончательного решения указанного вопроса еще не накоплено достаточного количества экспериментальных данных.

По многолетним данным метеорологических наблюдений в наших условиях установление температуры ниже 10°C намечается во второй декаде сентября и снижение за оптимальные пределы происходит в различное время, в зависимости от того, какую температуру принимать за нижний предел. Температуры ниже 0° устанавливаются во второй половине ноября и, следовательно, в этом случае период благоприятных температур оказывается продолжительностью в 60 дней. Ниже -3°C температура устанавливается в начале декабря и ниже -5°C — в первых числах января, вследствие чего продолжительность оптимальных для прохождения периода покоя температур удлиняется соответственно до 75 дней. В наших климатических условиях необходимо предпочитать древесные породы, которые требуют для прохождения периода покоя температуру ниже $+5^{\circ}\text{C}$, так как выше этой температуры возможно уже набухание почек и, следовательно, ослабление морозоустойчивости растений. При этом биологически целесообразно, чтобы у растений фаза глу-

Таблица 5

Сроки завершения периода органического покоя у древесных и кустарниковых пород

Наименование растений	Номера ареалов	Степень морозоустойчивости	Окончание фазы глубокого покоя	Окончание фазы последующего покоя
-----------------------	----------------	----------------------------	--------------------------------	-----------------------------------

I. Породы с ранним окончанием периода органического покоя
(в октябре, ноябре и раньше)

<i>Cornus sanguinea</i>	2	I	XI	X
<i>Aesculus hippocastanum</i>	3	I—II		до X
<i>Syringa vulgaris</i>	3	I	до X	X
<i>Lonicera tatarica</i>	4	I		XI
<i>Cotoneaster melanocarpa</i>	5	I		X
<i>Daphne mezereum</i>	5	I		до X
<i>Padus racemosa</i>	5	I		XI
<i>Sambucus nigra</i>	5	I—II		до X
<i>Lonicera xylosteum</i>	6	I	XI	X
<i>Corylus colurna</i>	7	II	X	X
<i>Morus alba</i>	7; 10; 12	II		XI
	Индия			
<i>M. nigra</i>	7	II	XI	X
<i>Syringa persica</i>	7	I—II		X
<i>Caragana frutex</i>	9	I		X
<i>Pyrus asiae-mediae</i>			X	XI
<i>Berberis yunnanensis</i>	10	III		X
<i>Caragana Boisii</i>	10	III	до X	—
<i>Syringa pekinensis</i>	10	I	X	XI
<i>Amygdalus triloba</i>		II	X	XI
<i>Lonicera gibbiflora</i>	Китай, Монголия		X	XI
<i>Acer ginnala</i>	11	I—II	до X	—
<i>Grossularia burejensis</i>	11	I	до X	—
<i>Padus Maackii</i>	11	I	X	XI
<i>Berberis Thunbergii</i>	12	I		XI
<i>Hydrangea paniculata</i>	12	I	до X	XI
<i>Diervilla japonica</i>	14	II		XI
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	14	I—II	X	XI
<i>Syringa japonica</i>	14	I	X	XI
<i>Symphoricarpus Heyeri</i>	15	II		XI
<i>Betula papyrifera</i>	16	I	X	XI
<i>Rubus parviflorus</i>	16	I		X
<i>Aesculus octandra</i>	17	II		до X
<i>Physocarpus opulifolia</i>	17	II	до X	X
<i>Robinia pseudoacacia</i>	17	I—II	до X	—

II. Породы, выходящие из состояния покоя в середине зимы
(в декабре, январе)

<i>Lonicera alpigena</i>	1	I	до X	XII
<i>Ribes alpinum</i>	1	I		I
<i>Viburnum lantana</i>	1	I	XI	I
<i>Acer platanoides</i>	2	I	X	I
<i>Berberis vulgaris</i>	2	I	X	XII

Наименование растений	Номера ареалов	Степень морозоустойчивости	Окончание фазы глубокого покоя	Окончание фазы последующего покоя
<i>Cerasus avium</i>	2	II	X	XII
<i>Corylus avellana</i>	2	I	X	XII
<i>Lonicera coerulea</i>	2	I	XI	XII
<i>Sorbus aucuparia</i> f. <i>pendula</i>	2	I	XII	XII
<i>Tilia cordata</i>	2	I	до X	XII
<i>Pterocarya pterocarpa</i>		I—II	X	I
<i>Syringa Josikaea</i>	3	II	X	—
<i>Salix alba</i>	6	I	X	—
<i>Corylus pontica</i>	7		XI	XII
<i>Berberis heteripoda</i>	9, 10	I		XII
<i>Hydrangea Bretschneideri</i>	10	I—II	X	XII
<i>Syringa villosa</i>	10	I	X	XII
<i>Acer manshuricum</i>	11	I—II	XI	XII
<i>Lonicera chrysantha</i>	11, 13	I	X	—
<i>Syringa amurensis</i>	11	I	X	XII
<i>S. Wolfii</i>	11	I—II	до X	XII
<i>Cornus Bretschneideri</i>	12	I	X	—
<i>Corylus Sieboldiana</i>	12	I		XII
<i>Phellodendron sachalinense</i>	12	I—II	XI	XII
<i>Rubus crataegifolius</i>	12	I	X	—
<i>Padus ssiiori</i>	13	I	XII	I
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	14		XI	XII
<i>Malus floribunda</i>	14	II	X	—
<i>Ribes aureum</i>	15	I		I
<i>Padus virginiana</i>	16	I	XII	I
<i>Amelanchier spicata</i>	17	I	X	XI
<i>Betula lutea</i>	17	I	X	XII
<i>Cornus Baileyi</i>	17	I	XI	XII
<i>Corylus americana</i>	17	I	X	XII

III. Породы, завершающие период покоя во второй половине зимы
(в феврале и позже)

<i>Aser pseudoplatanus</i>	1	II	XI	позже	II
<i>Acer campestre</i> L. v. <i>lobatum</i>	1	II	X		II
<i>Carpinus betulus</i>	1	I—II	XI		II
<i>Euonymus europaea</i>	1	I	II		II
<i>Fagus silvatica</i>	1	II—III	II		II
<i>Tilia platyphyllos</i>	1	II			II
<i>Tilia tomentosa</i>	1	II	X		II
<i>Acer platanoides</i> f. <i>Schwedleri</i>	2	I	XI		II
<i>Alnus incana</i> Moench. f. <i>acuminata</i>	2	I	XI		II
<i>Corylus colurnoides</i>	2	I—II	XI		II
<i>Frangula alnus</i>	2	I	II		II

Наименование растений	Номера ареалов	Степень морозоустойчивости	Окончание фазы глубокого покоя	Окончание фазы последующего покоя
<i>Quercus robur</i>	2	I	II	II
<i>f. fastigiata</i>				
<i>Quercus robur</i>	2	I	II	II
<i>Ulmus laevis</i>	2	I—II	II	II
<i>Acer Heldreichii</i>		II	II	II
<i>Betula humilis</i>	4	I	XII	II
<i>Salix caesia</i>	4	I		II
<i>Sorbus hybrida</i>	4	I		II
<i>Hippophaë rhamnoides</i>	6	I	XII	II
<i>Rhamnus cathartica</i>	6	I	X	II
<i>Populus nigra</i>	6	I		
<i>Corylus maxima</i>	7	II—III	XI	II
<i>Acer Semenovi</i>	8	I	X	II
<i>Crataegus altaica</i>	8	I	X	II
<i>Acer tataricum</i>	9	I	X	позже II
<i>Amygdalus nana</i>	9	I—II	XII	позже II
<i>Halimodendron halodendron</i>	9	I—II		II
<i>Prunus divaricata</i>	9	II	XII	II
<i>Forsythia viridissima</i>	10	III	X	II
<i>Syringa yunnanensis</i>	10	I—II		позже II
<i>Acer barbinerve</i>	11	III	X	позже II
<i>Juglans manshurica</i>	11	I—II	X	позже II
<i>Malus manshurica</i>	11		X	позже II
<i>Populus Simonii</i>	11	I—II	X	II
<i>Acer ukurunduense</i>	12		XI	позже II
<i>Juglans cordiformis</i>	14	II	X	позже II
<i>Malus Sargentii</i>	14	I	позже II	позже II
<i>Tilia japonica</i>	14	II—III	X	позже II
<i>Acer circinatum</i>	15	II	XII	позже II
<i>Crataegus rotundifolia</i>	16	I	X	позже II
<i>Viburnum lantana</i>	16	I	XII	позже II
<i>Acer negundo</i>	17	I—II	до X	II
<i>Acer saccharinum</i>	17	I	XII	позже II
<i>Crataegus crus-galli</i>	17	I—II	X	позже II
<i>Juglans nigra</i>	17	III	X	позже II
<i>Ostrya virginica</i>	17	II	XII	II
<i>Prunus nigra</i>	17	I—II	X	II

бокого покоя заканчивалась к установлению устойчивой зимней погоды. Падение температуры ниже $+5^{\circ}\text{C}$ происходит в первой или во второй декаде октября, а наступление устойчивой зимней погоды наблюдается в декабре, когда среднесуточная температура устанавливается ниже -3°C , что и можно считать в наших условиях наиболее целесообразным нижним пределом температуры для прохождения периода покоя.

3. Распускание ростовых и цветочных почек в зависимости от состояния покоя побегов

В зависимости от продолжительности пребывания растений под воздействием пониженных температур нарушается обычно свойственная им в естественных условиях последовательность распускания ростовых и цветочных почек. Наиболее обычным ритмом развития у древесных растений в природе является такой, когда облиствение предшествует цветению. В качестве примера можно привести липу. У дуба, березы, клена и многих кустарниковых облиствение и цветение совпадают. Цветение предшествует облиствению у ильмовых, тополя, ивы, орешника, яблонь, груш, слив и др. По Серебрякову (1952) все наши деревья и кустарники, за исключением липы, относятся к группе растений, в почках возобновления которых к концу лета и к осени побег будущего года сформирован полностью, включая соцветия и отдельные цветки. Степень сформированности цветков может быть различной — от начальных этапов заложения околоцветника до полностью сформированных цветков, включая тычинки и пестики. Липа (*Tilia cordata*) относится к группе растений, в почках возобновления которых к осени сформирована полностью лишь вегетативная часть побега будущего года. По данным Петровской (1955) у клена формирование зачатков цветков заканчивается только к середине мая. Своеобразный ритм развития наблюдается у ломкой крушины (*Frangula alnus*). Побеги ее продолжают рост до октября, наблюдается часто неоднократное цветение в течение лета в пределах одной особи кустарника. В середине и конце августа на одном и том же растении и побеге можно видеть наряду со зрелыми плодами только что раскрывающиеся цветы. Наряду со всеми этими признаками *Frangulus alnus* — единственная древесная форма, доходящая до зоны тайги с открытыми почками, лишенными специальных почечных покровов. Все это признаки более южной природы биологии развития этого растения.

Несомненно, что ритмы развития отражают географическое происхождение и условия, в которых происходила эволюция растений. Чем короче вегетационный период, чем дальше на север, тем больше во флоре района растений с заранее заложенными соцветиями и цветками. Заблаговременное формирование побега с соцветием в почках возобновления является приспособлением растений к более быстрому прохождению цикла сезонного развития растений в условиях укороченного вегетационного периода. Заранее сформированные в почках возобновления годовые побеги, как общее правило, быстрее заканчивают рост (Серебряков, 1957). К раноцветущим относятся преимущественно моноподиальные растения.

Многие авторы (Карпов, 1957; Кукк, 1957; Кобель, 1957

и др.) связывают начало дифференции цветочных почек с окончанием роста побегов. Тупицын (1961) отмечает, что у слив ко времени листопада в плодовых почках сформированы все органы цветка. Карпов (1957) приводит данные, согласно которым у плодовых культур ко времени глубокого покоя в почках оказываются сформированными все основные морфологические части будущего цветка, тогда как генеративные органы окончательно оформляются с октября по май. При пониженных температурах 10—12° для дифференциации плодовых почек требуется 75—80 дней. По данным Шолохова (1961) возникновение археспориальной ткани совпадает во времени с понижением температуры в осенне-зимний период и состоянием глубокого покоя. Перенесение побегов в теплое помещение, когда тычинки находятся на меристематической или археспориальной стадии развития, приводит к гибели плодовых почек вследствие прекращения их развития из-за отсутствия пониженных температур (Тупицын, 1961). Раскрытие цветочных почек наблюдается в тех случаях, если они взяты на более поздних стадиях развития (Елманов, 1961). Задерживающее влияние повышенных температур на формирование плодовых почек автор видит в усилении интенсивности дыхания, приводящего к израсходованию отложенных в запас питательных веществ. На отмирание цветочных почек под влиянием повышенных температур указывает также Витковский (1959). Сергеевым (1953) показано, что для плодовых деревьев — вишни, яблони, груши и др. — необходимы зимние пониженные температуры. Без воздействия пониженных температур зачатки цветков в почках возобновления отмирают. Принято считать, что воздействие пониженных температур в течение зимнего периода стало потребностью для многих наших древесных пород. Однако с данным указанием не согласуются случаи вторичного цветения растений в течение одного вегетационного периода. По-видимому, воздействие пониженных температур в этих случаях компенсируется другими факторами (ранним прекращением ростовых процессов, недостаточным водообеспечением растений и т. п.). Данный вопрос не получил еще окончательного разрешения и требует специального исследования.

Чендлер (1960) отмечает, что зачатки цветков в почке развиваются в течение периода покоя и значительно быстрее, если они испытывают достаточно продолжительное воздействие пониженных температур. Продолжительность требуемого растениям холодного периода колеблется в зависимости от сорта и вида. У деревьев большинства видов плодовых обычно распускается достаточно листьев и цветков, если в течение 8 или 9 наиболее холодных недель средняя температура была около 7,2° или ниже. Если в течение зимы температура постоянно колебалась от 15 до 20° или выше, то распускание почти всех по-

чек, за исключением небольшого числа их, может начаться на несколько месяцев позднее. У деревьев некоторых видов для нормального распускания ростовых почек требуется несколько более длительное воздействие пониженных температур, чем для цветочных почек, поэтому, если холод зимой в какой-то степени не соответствовал требованиям деревьев, то в период цветения облиственность деревьев будет менее сильной, чем это было бы после холодной зимы. Если после опадения листьев температура воздуха ниже 4,4° и до 10° держалась слишком непродолжительное время, то у некоторых видов в конце зимы или начале весны могут опсть почти все цветочные почки.

В наших опытах распускание цветков наблюдалось у *Acer negundo* (10 II 1961), *Acer platanoides* (21 I 1960), *A. ukurunduense* (8 XI 1959), *Amygdalus triloba* (8 XI 1959), *Cornus sanguinea* (1 X 1959), *Corylus americana* (25 I 1960, 10 II 1961), *Corylus sieboldiana* (8 XI 1959, 25 I 1960, 10 II 1961), *Corylus avellana* (6 XII. 1960; 10 II. 1961), *Cotoneaster melanocarpa*, (20 X. 1960), *Daphne mezereum* (1 X. 1959, 8 X. 1959, 20 X. 6 XII. 1960; 10 II. 1961), *Morus alba* (10 II. 1961), *Padus racemosa* (8 XI. 1959, 10 II. 1961), *Phellodendron sacchalinense* (25 I. 1960), *Prunus divaricata* (25. I. 1960), *Sambucus racemosa* (10 II. 1961). В скобках приведены даты взятия проб.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что способность к распусканию цветочных почек запаздывает по сравнению с распусканием ростовых почек. Почти одновременно с распусканием листовых почек восстанавливалась способность к распусканию цветочных почек у *Cornus sanguinea*, *Cotoneaster melanocarpa* и *Daphne mezereum*. Вообще же жизнеспособными оказались цветки у *Daphne mezereum* и видов *Corylus*; у остальных древесных растений соцветия были маленькими и недоразвитыми. В отношении *Daphne mezereum* Серебряков (1947) отмечает, что формирование соцветий у нее под Москвой начинается раньше, чем у других древесных пород, в конце мая или в начале июня. Цветочными являются боковые почки. Характерно и то, что в случае раздельнопольных цветков первыми распускались женские цветы (виды *Corylus*). Известно, однако, что зачатки мужских соцветий у дуба возникают на 10 месяцев раньше, чем зачатки женских цветков, которые развиваются очень быстро в течение 10—15 дней. У *Juglans manshurica* эта разница достигает даже 12 месяцев (Артюшенко и Соколов, 1955). Следовательно, не всегда более ранней закладке цветочных зачатков соответствует и более раннее цветение. Виды в пределах одного и того же рода заметно различаются в отношении сроков начала распускания цветочных почек. У бывших в наших опытах 14 видов *Acer* распускание цветочных почек в осенне-зимний период наблюдалось у трех видов (*A. negundo*, *A. platanoides*, *A. ukurunduense*).

4. Приуроченность периода покоя к ритму климатических условий

При выяснении значения периода покоя в жизни растений должны учитываться не только его продолжительность и глубина, но также приуроченность к ритму климатических условий. Соответствие биологических ритмов с климатическими проявляется в том, что у растений физиологические процессы совершаются в наиболее подходящее время и в наиболее подходящих условиях.

На важное значение совпадения ритмов развития растения с климатическими ритмами указывает описываемый Мичуриным (1948) пример с сибирским абрикосом (*Armeniaca sibirica*). Выходец из несравненно более холодного климата, сеянец этого абрикоса, тем не менее, в первый же год вымерзает в условиях более теплого климата в Мичуринске ввиду того, что «закончив среди лета свой прирост, к осени вторично начинает движение соков и, не успевая их «убрать», замерзает» (т. II, стр. 261). Мурзова (1951) сообщает об отмерзании до шейки корня рябинника Палласа (*Sorbaria Pallasii*) в Ташкентском ботаническом саду при морозах не ниже -22° , тогда как в Полярном ботаническом саду он вполне зимостоек. На своей родине, в кольцевом (альпийском) поясе гор юга Якутской и севера Бурято-Монгольской АССР, он подвергается втрое большим морозам, чем те, которые изредка случаются в Ташкенте. Другой вид — рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia*) из лесов и субальпийских кустарников Сибири и Дальнего Востока, — вполне зимостойкий в Ташкенте и Кировске, вымерзает до корня в Алма-Ате (Козо-Полянский, 1948; Мурзова, 1951). В условиях устойчивой суровой зимы в Сибири сибирская яблоня является очень морозостойкой. В средней полосе, где имеют место зимние оттепели, сибирка уязвима по отношению к возвратным морозам.

Отсюда можно заключить, что наиболее приспособленными к условиям нашего климата являются растения, у которых период покоя приходится на вторую половину лета и заканчивается с установлением устойчивой зимней погоды. С такой приуроченностью периода покоя растения успевают своевременно закончить рост побегов, накопить достаточное количество необходимых для перезимовки запасных веществ и освободиться от необходимости сдерживать ростовые процессы за счет затраты внутренней энергии к тому времени, когда имеющимися в наличии внешними условиями достигается тот же физиологический эффект.

Сергеев (1961) придерживается мнения, что у зимостойких форм растений, как правило, раньше начинается и раньше заканчивается рост побегов и дифференциация генеративных почек.

Гурский (1957) отмечает, что короткий период роста древесные породы могут иметь как на юге, так и на севере. В качестве примера он приводит сирень венгерскую (*Syringa Josikaea*), и дафну сборную (*Daphne glomerata*), которые имеют короткий период роста побегов и не удлиняют его в условиях длинного северного дня. Автор считает, что южные древесные породы гибнут в условиях Севера не столько от холода, поскольку растущие побеги погибают уже от первых незначительных осенних заморозков, сколько от нарушений нормальной ритмики роста.

По данным Серебрякова (1957) в течение 6—9 недель завершается рост удлиненных побегов у *Betula verrucosa*, *B. pubescens*, *Corylus avellana*. Особенно затяжной рост, продолжающийся до начала октября, наблюдается у некоторых побегов серой ольхи — *Alnus incana* и ломкой крушины — *Frangulus alnus*, что, однако, не мешает им развивать высокую степень морозоустойчивости. Как известно, береза по степени морозоустойчивости превосходит все другие лиственные древесные породы. Крушина ломкая является единственной древесной породой, входящей до зоны тайги с открытыми почками. Автор отмечает, что, как общее правило, быстрее заканчивают рост годовичные побеги, заранее сформированные в почках возобновления.

По данным наблюдений Остапович (1949), проведенных в Памирском ботаническом саду, короткий скачкообразный рост удлиненных побегов был свойственен каштану конскому, сирени, черемухе, дубу Гартвиса и многим другим. У принадлежащих к этой группе пород рост побегов происходит нередко в течение нескольких дней и органы побега оказываются полностью сформировавшимися еще летом предшествующего года. Такой порядок заложения и разветвления побегов вырабатывается в холодных и засушливых областях, где условия для ростовых процессов ограничены недостатком воды или тепла.

Интересно при этом отметить, что перемещение растений с севера ближе к тропикам увеличивает число периодов роста побега в длину и, соответственно, число годовичных колец. Например, у клена (*Acer rubrum*) в Нью-Йорке в год образовывалось одно годовичное кольцо, а во Флориде меньше чем за 30 лет — 40 колец. В Уругвае пятилетняя акация имела 40 годовичных колец. В Калифорнии у цитрусовых деревьев в год образуется по три кольца древесины, что связано с тремя периодами роста их побегов (Гребинский, 1961).

Гурский (1957) указывает, что имеется тесная связь между размером рабочей листовой поверхности дерева и его ростом. Все быстрорастущие породы отличаются способностью на ранних возрастных этапах развивать более мощный фотосинтетический аппарат, являются крупнолистными формами, сложившимися к тому же в благоприятном по теплу и влаге климате.

Быстрый рост ив и тополей он объясняет тем, что эти породы всегда растут во влажных условиях, где имеются благоприятные условия для образования значительной ассимиляционной поверхности листьев и накопления растительной массы. По данным этого автора коренные дальневосточные древесные породы — орех маньчжурский, ясени, бархат — при разведении их в европейской части СССР отличаются очень ранним началом вегетации, что приводит к повреждению их точек роста весенними заморозками. Они отличаются также очень ранним листопадом. Более молодые виды дальневосточной флоры, однако, не отличаются такой фенологической особенностью. Поздним листопадом выделяется здесь вишня магалебская. В конечном итоге, автор заключает, что проблема биологических ритмов растений очень важна, но мало изучена и слабо использована в практике интродукции древесных пород.

Кобель (1957) отмечает, что длительность весеннего роста побегов зависит главным образом от температуры, а размеры — от имеющихся у деревьев запасных веществ. Однако сопоставление кривых прироста побегов с ходом метеорологических условий показывают, что у наших плодовых культур рост побегов заканчивается раньше, чем условия внешней среды достигают максимального напряжения (рис. 2).

Нестеров (1962) приводит данные относительно зависимости продолжительности периода покоя у плодовых культур от сроков начала вегетации, из которых выясняется, что рано вегетирующие виды яблони имеют короткий период покоя, который завершается у них в первой половине декабря. Виды с поздними сроками начала вегетации имеют более продолжительный период покоя. Указанная закономерность наблюдалась также у груши, сливы и других плодовых культур. Зависимость между сроками начала вегетации и зимостойкостью в большой степени изменялась от условий произрастания. В условиях севера и северо-востока с устойчивыми, без оттепелей, зимами рано вегетирующие сорта могут тронуться в рост в период зимних оттепелей и резко снизить свою морозостойкость. Автор ссылается на данные Лавела, Шандера и Гильдебранта (Loewel, Schander, Hildebrandt, 1957), согласно которым в условиях Германии рано вегетирующие сорта имеют более слабую зимостойкость, чем поздно вегетирующие.

При рассмотрении данного вопроса важное значение приобретают указания Серебрякова (1952) относительно того, что быстрорастущие весной древесные породы (дуб, бук, липа, вяз и др.) отличаются в то же время кратковременностью роста побегов. Длительно растущие побеги наших деревьев и кустарников (например, удлиненные побеги березы, орешника, серой ольхи и др.), а из тропических растений у видов фикусов и пальм, в то же время являются медленно растущими побегами,

Продольный рост побегов яблони /1959/

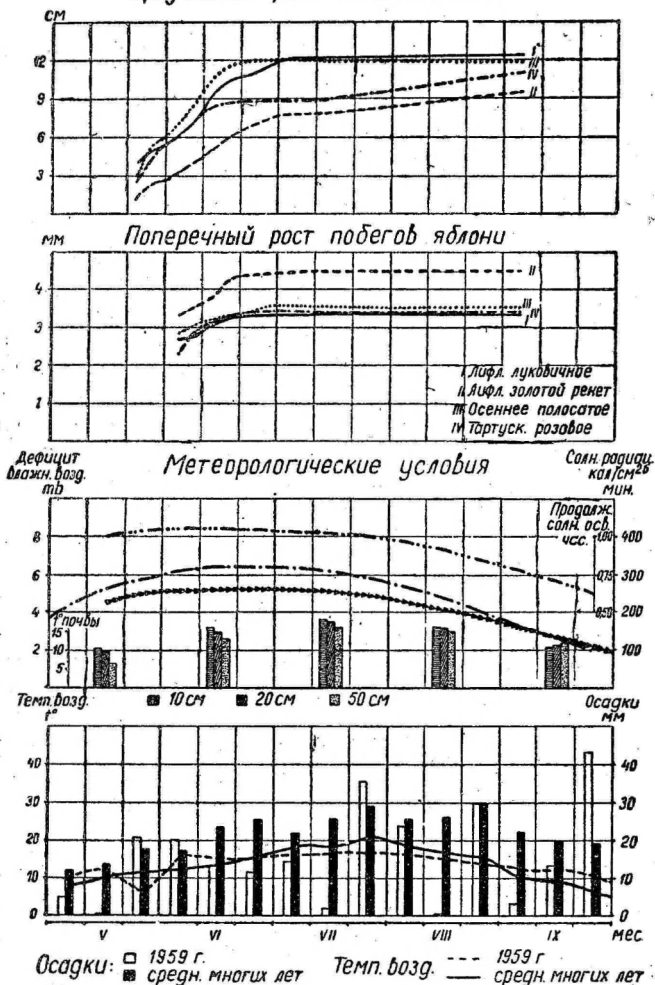


Рис. 2. Динамика роста побегов яблони и изменения метеорологических условий.

вследствие чего у них позже наступает нарушение корреляции в росте поглощающей поверхности корней и испаряющей поверхности листьев. Чем быстрее величина прироста испаряющей поверхности листьев опередит величину прироста поглощающей поверхности корней, тем более кратковременным может быть период роста побегов.

Характер роста побегов, естественно, отражается на их внут-

реннем анатомическом строении и, в частности, на четкости разделения границ годичного прироста древесины и расположения в ней сосудов. Известно, что годичные кольца хорошо выражены у хвойных и многих лиственных пород с кольцепоровой древесиной — у дуба, вяза, ясеня, акации и др. Менее заметны границы между кольцами у пород с рассеянно-сосудистой древесиной — граба, ивы, березы, бука, платана, тополя, клена, ольхи, конского каштана, рябины и др. Нетрудно заметить, что в первую группу попадают растения с длительным периодом покоя и соответственно с непродолжительным периодом роста побегов.

По скорости роста наши древесные породы располагаются в следующем ряду, начиная от быстрорастущих: тополь, лиственница, осина, черная ольха, береза, ильмовые, сосна, клен, ясень, дуб, липа, граб, бук, ель, пихта, тисс. К быстрорастущим относятся светолюбивые породы, а теневыносливые растут медленно (Гребинский, 1961). Наряду с быстротой роста побегов в годичном цикле развития необходимо учитывать еще и продолжительность роста в онтогенезе. Среди древесных пород наибольшей продолжительностью роста в онтогенезе обладают хвойные породы; промежуточное положение занимают дуб, ясень, бук, липа, клен, ильмовые; наименьшая продолжительность роста у березы, граба, ольхи и ивы (Морозов, 1914).

Как видно, древесные растения с продолжительным периодом покоя относятся обычно к медленно растущим с кольцепоровым типом строения древесины и со средней продолжительностью жизни породам. С этим связаны и другие их физиологические различия. Предпочитающие сырые места обитания древесные растения относятся к быстрорастущим с рассеянопоровым типом строения древесины и короткой продолжительностью жизни формам.

Зединг (1955) указывает, что имеются отчетливые различия в сроках весеннего пробуждения к деятельности камбия у кольце- и рассеянопоровых древесных пород. У пород с кольцепоровым строением древесины этот процесс совершается быстро, как, например, у ясеня, сразу после набухания почек, тогда как у хвойных деревьев и у лиственных пород с рассеянопоровой древесиной процесс пробуждения камбия, начинающийся от почек, распространяется по побегам, ветвям и стволу медленно. Для этого требуется несколько недель и в отдельных случаях даже 1—2 месяца.

Биологическое значение такого различия автор видит в том, что у первых сосуды функционируют в течение лишь одного вегетационного периода и они вынуждены каждой весной прежде всего образовать новые проводящие пути и лишь после этого могут возобновить рост. У деревьев второй группы сосуды функционируют на протяжении нескольких лет и поэтому они

могут, наоборот, сразу же возобновить рост, а необходимые новые проводящие пути образовывать постепенно.

Рост побегов в длину и утолщение ствола дерева обычно не совпадают во времени. У апельсина рост побегов в длину опережает камбиальную активность почки на месяц. По наблюдениям американских ученых у косточковых рост побегов в длину происходил между 14 апреля и 4 июня, а рост ствола в толщину — между 26 мая и 30 сентября; у клена остролистного — соответственно 7 IV—26 V и 17 VI—4 VIII; у липы — 21 IV—17 VI и 17 VI—22 IX; у бука — 7 IV—26 V и 19 V—25 VIII. У хвойных пород, наоборот, рост ствола в толщину может начаться раньше, чем рост побегов (Studhalter, 1955).

5. Зависимость периода покоя от условий водного режима растений

Затяжной рост побегов в наших условиях наблюдается не только у «пришельцев» с юга, что мешает их успешной перезимовке, но также у растений с влажных местообитаний, к которым относятся болота, поймы рек, леса влажных субтропиков и тропиков. Хорошее обеспечение растений водой поддерживает их точки роста более продолжительно в активном состоянии. Подтверждением сказанному могут служить общеизвестные факты. У древесных растений в молодом возрасте рост побегов заканчивается позже, чем у взрослых деревьев. Также у кустарников рост побегов продолжительнее, чем у деревьев. Хорошим влагообеспечением удастся продлить рост побегов и передвинуть вступление их в состояние покоя на более поздние сроки. Клебсу (1915) удавалось путем улучшения снабжения растений водой и питательными веществами побуждать их к непрерывному росту. Погребняк (1944) характеризует растущие в поймах ивы и тополя как породы, отличающиеся наряду с интенсивным ростом огромной силой транспирации. Ива (по Гулисашвили, 1938) и виноград (по Кондо, 1946) отличаются выравниваемостью водного баланса, небольшими дефицитами воды. Физиологические особенности этих растений требуют тщательного исследования, если иметь в виду, что равномерный продолжительный рост побегов сочетается у них с высокой устойчивостью к условиям перезимовки.

По вопросу о влиянии степени обеспеченности растений водой на сроки наступления и продолжительность периода покоя в литературе приводятся противоречивые данные. Наиболее распространенным является мнение, что при недостатке осенью влаги в почве наступление периода покоя ускоряется, а при обильном водоснабжении замедляется. В сухую погоду рост побегов заканчивается раньше, в дождливую — позже.

Гужев (1957) считает, что при недостаточной влажности

почвы плодовые растения входят в состояние биологического покоя со значительным запозданием. В подтверждение он приводит данные Кондо (1955), согласно которым в Средней Азии зимующие почки винограда на богаре вступают в состояние покоя значительно позднее, чем почки на поливных виноградниках, хотя рост у неполивного винограда заканчивается раньше.

Обе категории данных могут быть правильными, так как направленность действия недостатка воды на сроки перехода растений в состояние покоя зависит от того, в какой период вегетации наблюдается засуха. Вполне естественно, что при благоприятных условиях водоснабжения растений в первую половину вегетации они сумеют своевременно пройти все предшествующие периоду покоя этапы развития и своевременно перейти в состояние покоя. Если же в указанное время имеет место засуха, то рост растений приостанавливается и снова возобновляется с восстановлением благоприятных условий, ввиду чего сроки вступления их в состояние естественного покоя передвигаются на более позднее время. Наступление засухи в тот период, когда растение всем предшествующим ходом развития подготовлено к переходу в покоящееся состояние, может только ускорить данный переход.

В таком же плане, по нашему мнению, должен решаться вопрос о необходимости или вредности внесения азотистых удобрений под плодовые культуры во второй половине вегетационного периода. Внесение азотистых удобрений под плодовые культуры в то время, когда они находятся в фазе глубокого покоя или же естественным ходом своего развития подготовлены к переходу в данное состояние, следует считать необходимым агротехническим мероприятием, неспособным приводить к снижению морозоустойчивости вследствие якобы затяжки ростовых процессов. Наблюдаемое затягивание ростовых процессов при более позднем внесении азотистых удобрений имеет место лишь в тех случаях, если растение по тем или иным причинам своевременно не вступило в состояние покоя или же внесение удобрений производится слишком рано, т. е. оно оказывается не приуроченным к фазе глубокого покоя.

Одним из удобных показателей, характеризующих водообмен у растений, является интенсивность транспирации. Интенсивность транспирации при достаточном обеспечении растений водой может в известной мере служить показателем активности жизнедеятельности растений вообще. Согласно исследованиям Алексева (1950) и Гусева (1959) интенсивность транспирации прямо пропорциональна содержанию свободной воды, которую они считают более активной в процессах жизнедеятельности растений, и обратно пропорциональна содержанию связанной воды. Содержание связанной воды характеризует состояние биокolloидов и степень устойчивости растений к не-

благоприятным внешним воздействиям. Некоторые исследователи связывают с интенсивностью зимней транспирации побегов древесных растений границы их естественного произрастания (Гордягин, 1925, Рязанцев, 1934, Иванов, 1946 и др.).

По данным Гурского (1956) коренные дальневосточные и некоторые китайские древесные породы проявляют значительную устойчивость по отношению к зимнему высыханию побегов, но обладают значительным летним влаголюбием. Указанная особенность у них сложилась в связи с тем, что на их родине в условиях муссонного климата зимой господствует сухая и относительно холодная погода, обусловленная движением воздушных масс с континентов к океанам и морям. От зимнего высыхания сильно страдают мезофитные породы из Северной Америки (как, например, орех черный и клен серебристый) и Европы. Васильев (1930) отмечает, что более зимостойкие сорта плодовых деревьев отличаются в сторону меньшей зимней транспирации.

Интенсивность зимней транспирации зависит от степени вызревания побегов, скорости заживления листовых рубцов и возраста побегов. Однолетние побеги транспирируют интенсивнее двухлетних и старшего возраста побегов. Ветер значительно усиливает потерю воды побегами зимой.

Сергеев (1961) на основании своих опытов с листовыми и генеративными почками древесных пород и сортами плодовых деревьев приходит к заключению, что более зимостойкие формы по сравнению с менее зимостойкими отличаются более высокой водоудерживающей способностью. Этот же автор ссылается на данные исследований В. К. Мельникова, показавшего, что у зимостойких пород в состоянии глубокого покоя прекращается перемещение и перераспределение фосфорной кислоты, меченой P^{32} . Поскольку передвижение P^{32} в растениях связывают с восходящим транспирационным током, то можно предполагать понижение водопроводящей способности у побегов древесных пород в состоянии покоя.

В более общей форме эта закономерность выявляется из результатов исследования А. А. Иванова (1946), согласно которым при прочих равных условиях интенсивность транспирации у побегов древесных пород зимой ниже, чем летом. В наших ранее проведенных определениях (Перк, 1961) было обнаружено, что побеги плодовых деревьев (яблони, вишни, сливы) теряли в фазе глубокого покоя воды меньше, чем при выходе из него. Из этих же определений также выяснилось, что по мере повышения температуры к весне у менее морозоустойчивых культур интенсивность транспирации возрастает сильнее по сравнению с более морозоустойчивыми формами.

Результаты наших определений находят подтверждение в исследованиях Нестерова (1962) по изучению водообмена у пло-

довых культур в период покоя. Его определения также показывают, что водообмен плодовых растений в значительной мере зависит от завершенности периода покоя: интенсивность транспирации ветвей, не прошедших периода покоя, была значительно ниже, чем у прошедших период покоя, что автор объясняет сниженной проводимостью для воды тканей коры в период покоя. Находившиеся в состоянии покоя ветви имели большую водоудерживающую способность и медленно теряли воду при высушивании.

Для выяснения особенностей водного режима в состоянии покоя нами проводились определения содержания воды в однолетних побегах и интенсивности их транспирации у 90 видов древесных пород различного происхождения. По интенсивности транспирации побегов древесные породы могут быть разделены на три группы: слабо-, средне- и сильнотранспирирующие виды (табл. 6).

При анализе приведенных в таблице 6 данных выясняется, что по интенсивности транспирации побегов виды в пределах одного рода различаются в меньшей мере, чем по ряду других показателей. Интенсивность транспирации поэтому можно рассматривать в качестве довольно устойчивого систематического признака. В пользу этого можно указать и тот факт, что между представителями более крупных таксонометрических единиц сохраняется отчетливое различия по данному показателю. Так, например, известно, что побеги хвойных деревьев характеризуются более слабой интенсивностью зимней транспирации, чем побеги лиственных древесных пород (Иванов, 1946).

Наблюдается достаточно высокая корреляция между содержанием воды в побегах и степенью их зимостойкости. Древесные породы, уходящие под зиму с низким содержанием воды, обычно характеризуются меньшей интенсивностью транспирации и оказываются более морозоустойчивыми. Высокое содержание воды в растениях во время перезимовки может оказывать вредным в основном по двум причинам: оно обуславливает разбавление концентрации защитных веществ и способствует образованию в растениях большого количества льда. На наличие отчетливой зависимости между содержанием воды, интенсивностью транспирации и морозоустойчивостью яблонь указывают также Кеммер и Шульц (1958).

Исключение из этой закономерности составляют некоторые виды *Populus*, *Salix*, *Betula* и *Ribes*, которые, несмотря на высокое содержание воды, затяжной рост побегов и очень интенсивную транспирацию, зимуют в наших условиях благополучно. Здесь, по-видимому, высокая степень морозоустойчивости достигается очень благоприятными условиями водоснабжения во время вегетации. Для наших условий с наиболее подходящим ритмом развития древесные породы (табл. 3, группа Б) харак-

Таблица 6

Интенсивность транспирации побегов у древесных и кустарниковых пород

Наименование растений	Степень морозо-устойчивости (в баллах)	Номера ареалов *	Влажность (в %)	Соержание прочно удерживаемой воды (в %)	Потеря воды побегами в % от первоначального веса					
					в холодном помещении		в естественных условиях			
					19— 26/IX	19/IX— 10/X	19/IX— 17/X	22/XI— 5/XII	22/XI— 21/XII	22/XI— 6/I
<i>Acer campestre</i> L. v. <i>lobatum</i>	II	1	50,5	16,8	29,2	33,2	33,7	—	—	—
<i>A. saccharinum</i> L.	II	17	56,4	16,5	33,2	38,8	39,9	—	—	—
<i>A. negundo</i> L.	I—II	17	56,1	17,4	31,4	37,7	38,7	—	—	—
<i>A. platanoides</i> L.	I	2	49,2	16,2	22,5	30,4	32,5	9,9	26,4	35,4
<i>A. platanoides</i> L. v. <i>coleratum</i>	II	1	51,0	18,3	30,3	33,7	33,7	9,2	25,2	31,2
<i>A. pseudoplatanus purpuraceris</i> Pax	I	1	54,3	22,4	23,2	30,5	31,9	—	—	—
<i>A. tataricum</i> L.	I	9	45,8	18,0	22,6	27,6	27,8	12,5	26,9	29,8
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	I—II	3	54,1	19,3	22,5	32,0	34,8	3,5	11,4	17,9
<i>A. pavia</i> L.	I	(17)*	—	—	21,1	36,0	41,0	—	—	—
<i>A. octandra</i> Marsh.	II	17	54,0	15,3	26,9	36,3	38,7	—	—	—
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	I	(2)	52,3	16,4	28,4	34,3	35,9	—	26,3	34,7
<i>Berberis brachypoda</i> Maxim.	(10)	(10)	65,3	25,1	39,7	40,7	40,2	—	—	—
<i>B. heteropoda</i> Schrenk	I	9, 10	51,5	14,8	37,0	37,2	36,7	—	—	—
<i>B. Thunbergii</i> DC.	I	12	53,9	17,0	39,0	38,2	36,9	—	—	—
<i>B. vulgaris</i> L.	I	2	51,4	15,3	36,4	36,4	36,1	7,1	20,2	27,2
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	I	(5)	49,1	16,0	24,6	32,1	33,1	14,4	33,0	34,8
<i>B. verrucosa</i> Ehrh.	I	(5)	46,7	3,3	40,2	41,9	43,4	—	—	—
<i>B. oycoviensis</i> Rchb.	(4)	(4)	55,2	13,1	33,2	41,6	42,1	—	—	—
<i>B. lutea</i> Michx.	I	17	49,0	14,7	31,2	34,9	34,3	—	—	—
<i>B. papyrifera</i> Marsh.	I	16	53,1	13,4	30,0	37,4	37,7	—	—	—

* В скобках приведены ареалы тех пород, у которых изучения периода покоя не проводилось. Термином «проно удерживаемая вода» обозначена влажность, которую срезынные побеги имеют после длительного выдерживания на воздухе.

Наименование растений	Степень морозо-устойчивости (в баллах)	Номера ареалов	Влажность (в %)	Соержание прочно удерживаемой воды (в %)	Потеря воды побегами в % от первоначального веса					
					в холодном помещении			в естественных условиях		
					19-26/IX	19/IX-10/X	19/IX-17/X	22/XI-5/XII	22/XI-21/XII	22/XI-6/1
<i>Cerasus avium</i> Mneh.	II	2	48,1	13,5	25,6	34,1	34,6	11,4	28,4	32,9
<i>C. Maximowitsii</i> (Rupr.) Kom.	I	(12)	54,3	12,8	33,4	41,2	41,5	—	—	—
<i>C. Sargentii</i>	I	2	50,0	16,2	30,6	35,1	33,8	—	—	—
<i>Corylus avellana</i> L.	I	17	59,2	20,2	42,1	40,3	39,0	19,9	36,6	37,7
<i>C. americana</i> Marsh.	I—II	12	55,7	15,8	40,0	40,5	39,9	—	—	—
<i>C. sibiriana</i> Blume	I	7	54,6	15,3	29,8	38,0	39,3	—	—	—
<i>C. pontica</i> K. Koch	I	(2)	55,3	14,6	34,2	40,1	40,7	—	—	—
<i>Fraxinus excelsior</i> Lam.	I	(17)	43,4	20,2	15,3	22,0	23,2	7,7	20,9	24,4
<i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marsh.	I	11	—	—	24,6	28,1	28,2	—	—	—
<i>Grossularia burejensis</i> Berg	I	(2)	51,0	30,8	14,7	18,2	20,2	8,2	21,6	27,0
<i>Ginkgo biloba</i> L.	(2)	(2)	67,6	13,3	34,2	50,7	54,3	—	—	—
<i>G. reclinata</i> (L.) Mill.	(2)	(2)	49,5	25,9	18,2	21,5	23,6	11,2	25,1	29,9
<i>Hedera helix</i> L.	II	14	70,3	17,0	35,2	49,8	53,3	—	—	—
<i>Juglans cordiformis</i> Max.	I—II	11	54,3	19,6	19,1	31,3	34,7	—	—	—
<i>J. manshurica</i> Max.	III	17	58,7	17,3	25,0	38,2	41,4	—	—	—
<i>J. nigra</i> L.	I—II	(11)	55,0	21,3	20,2	30,8	33,7	—	—	—
<i>Malus baccata</i> Borkh.	I—II	(8)	46,4	14,7	23,7	31,0	31,7	10,0	28,4	35,0
<i>M. Niedzwetzkyana</i> Dieck.	II	(11)	53,9	15,9	29,6	37,7	38,0	—	—	—
<i>M. cerasifera</i> Spach	II	(11)	49,6	17,4	25,8	32,5	32,2	12,2	28,3	33,9
<i>M. floribunda</i> Sieb.	II	14	51,1	16,2	29,1	35,0	34,9	25,4	39,9	41,0
<i>M. Sargentii</i> Rehd.	I	14	48,5	18,8	26,1	30,0	29,7	—	—	—
<i>M. manshurica</i> (Maxim.) Kom.	I	11	53,7	21,2	31,0	37,0	32,5	16,6	35,0	39,3
<i>M. praecox</i> (Pall.) Borkh.	II	(2)	47,6	24,6	20,2	23,9	23,0	17,7	34,1	35,2
<i>Malus purpurea</i> Rehd.	II	(2)	46,4	17,0	27,8	30,3	29,4	—	—	—

Наименование растений	Степень морозоустойчивости (в баллах)	Номера ареалов	Влажность (в %)	Содержание прочно удерживаемой воды (в %)	Потеря воды побегами в % от первоначального веса					
					в холодном помещении			в естественных условиях		
					19—26/IX	19/IX—10/X	19/IX—17/10	22/XI—5/XII	22/XI—21/XII	22/XI—6/1
<i>Morus alba</i> L.	II	7, 10, 12	56,5	16,9	30,2	38,4	39,6	—	—	—
<i>Morus nigra</i> L.		7	57,5	16,7	32,8	39,3	40,8	—	—	—
<i>Padus Maackii</i> Kom.	I	11	48,4	13,1	26,5	34,8	35,3	—	—	—
<i>P. racemosa</i> Gillib.	I	5	54,4	13,5	29,8	39,1	40,9	9,5	38,4	44,7
<i>P. ssiroi</i> (Fr. Schmidt)	I									
<i>C. K. Schneid.</i>		13	56,5	23,5	34,1	33,6	33,0	—	—	—
<i>P. manshurica</i>			48,7	18,5	31,4	30,4	30,2	—	—	—
<i>P. pensylvanica</i>			55,6	23,2	36,2	34,3	32,4	—	—	—
<i>P. virginiana</i> Mill.		16	53,2	17,5	28,2	34,5	35,7	—	—	—
<i>Populus nigra</i> L.	I	6	62,5	13,6	40,2	47,8	48,9	—	—	—
<i>P. Simonii</i> Carr.	I	11	61,5	11,4	34,8	47,8	50,1	14,0	35,9	45,7
<i>Prunus nigra</i> Ait.		17	46,7	15,7	27,7	30,4	31,0	—	—	—
<i>Prunus spinosa</i> L.	I—II	(2)	48,0	14,2	29,1	34,0	33,8	—	—	—
<i>Prunus triloba</i>	I		45,7	15,0	23,5	—	30,7	9,0	25,2	32,0
<i>Prunus baccata</i>			50,2	16,1	—	—	34,1	10,2	27,3	33,9
<i>Pyrus asiae-medicae</i> (M. Pop.) Maleev		9	50,1	19,8	17,8	28,3	30,3	7,1	23,3	32,1
<i>Pyrus dicaricata</i>			50,7	13,5	27,3	37,0	37,2	—	—	—
<i>Quercus robur</i> L.	I	2	46,5	16,5	27,9	30,1	30,0	18,6	32,2	34,1
<i>Q. robur</i> L.	I	2	48,3	16,4	29,7	32,3	31,9	—	—	—
<i>Q. robur</i> L. f. <i>fastigiata</i> (Lam.) DC	I	2	44,4	18,0	23,8	26,4	26,4	—	—	—
<i>Ribes alpinum</i> L.	I	1	60,1	21,9	27,7	35,7	38,2	10,4	26,1	30,3
<i>Ribes aureum</i> Pursh	I	15	55,0	23,3	23,8	29,8	31,7	10,4	26,8	33,6
<i>Ribes nigrum</i> L.	I	(4)	67,7	12,9	45,8	52,5	53,8	15,8	37,9	44,5
<i>R. nigrum</i> L. v. <i>aconitifolium</i> Kirsh.	I—II	17	60,0	19,5	28,9	37,9	40,5	11,1	30,2	38,0

Наименование растений	Степень морозоустойчивости (в баллах)	Номера ареалов	Влажность (в %)	Содержание прочно удерживаемой воды (в %)	Потеря воды побегами в % от первоначального веса					
					в холодном помещении			в естественных условиях		
					19- 26/IX	19/IX- 10/X	19/IX- 17/X	22/XI- 5/XII	22/XI- 21/XII	22/XI- 6/I
<i>Salix lapponum</i> L.	I	(4)	50,1	17,8	21,3	30,3	32,3	10,0	25,8	31,4
<i>S. caprea</i> L.	I	(2)	54,3	12,6	30,0	33,5	41,7	—	—	—
<i>S. cinerea</i> L.	I	(5)	—	—	—	—	—	13,0	41,5	47,2
<i>S. caesia</i> Vill.	I	4	—	—	—	—	—	12,1	39,2	40,1
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	I	2	51,3	10,4	29,1	33,7	34,6	12,0	27,1	34,7
<i>S. fennica</i> Fries	I	—	52,0	17,4	30,6	33,9	34,6	—	—	—
<i>Syringa amurensis</i> Rupr.	I	11	50,3	31,3	10,8	16,6	19,0	—	—	—
<i>S. josikaea</i> Jacq.	I	3	47,1	22,7	13,5	21,9	24,4	—	—	—
<i>S. persica</i> L.	I—II	7	51,4	19,9	23,1	30,9	32,5	—	—	—
<i>S. japonica</i> L.	I	14	45,6	16,7	18,3	23,0	28,9	—	—	—
<i>S. vulgaris</i> L.	I	3	49,3	17,8	22,3	30,1	31,5	9,5	26,8	34,7
<i>S. Wolfii</i> C. K. Schneid.	I—II	11	51,7	20,2	19,7	28,8	31,5	—	—	—
<i>Tilia americana</i> L.	I	(17)	55,6	16,8	15,1	25,8	28,8	—	—	—
<i>T. euchlora</i> Koch.	I—II	—	53,6	17,6	23,5	33,1	35,0	—	—	—
(<i>T. cordata</i> × <i>T. dasystyla</i>)										
<i>T. cordata</i> Mill.	I	2	51,9	16,3	21,8	32,3	35,6	10,0	29,9	38,3
<i>T. japonica</i> Simk.	II—III	14	55,8	16,0	26,5	37,2	39,8	—	—	—
<i>T. tomentosa</i> Moench.	II	1	54,7	18,5	24,2	33,8	36,2	—	—	—
<i>T. platyphyllos</i> Scop.	I	1	54,9	18,7	22,9	33,3	36,2	—	—	—
<i>Vitis amurensis</i> Rupr.	II	(11)	76,9	11,2	41,5	64,3	65,7	—	—	—
<i>V. heterophylla</i>					56,7	66,4	66,3	—	—	—
<i>V. bicolor</i>	II	—	67,6	8,0	37,7	55,9	59,6	—	—	—
Сеянец Маленгра	II	(2)	70,6	11,5	41,3	56,7	58,5	—	—	—
Виноград сорт 'Буйгур'	II	(2)	74,3	2,9	47,4	68,5	69,7	—	—	—

теризуются относительно слабой и средней интенсивностью транспирации побегов.

Согласно результатам наших определений наиболее слабая водоудерживающая способность отмечена у побегов *Betula lutea*, *Cerasus avium*, *Malus baccata*, *Prunus spinosa*, *P. triloba*, *Sorbus aucuparia*, *Berberis heteropoda*, *Betula papyrifera*, *Padus Maackii*, *Pyrus divaricata* и у преобладающего большинства интенсивно транспирирующих видов. Как видно, в число растений со слабой водоудерживающей способностью попадают в преобладающем большинстве случаев менее морозостойчивые древесные породы. Наибольшее количество таких видов обладает интенсивной транспирирующей способностью. Следовательно, наблюдается обратная зависимость между интенсивностью транспирации побегов и их водоудерживающей способностью.

В литературе приводятся данные относительно высокой транспирационной способности дуба, что некоторыми исследователями (Гордягин, 1925; Иванов, 1946) рассматривается в качестве причины, ограничивающей распространение данной породы за Урал. Нашими ранее проведенными определениями (Перк, 1961) была показана свойственная побегам дуба черешчатого высокая водопроводящая способность в условиях облегченного доступа воды в побег (опыты проводились со срезанными побегами, помещенными в потометры с водой). По приведенным в таблице 6 данным побег дуба осенью характеризовались низким содержанием воды, слабой интенсивностью транспирации и средней водоудерживающей способностью. Согласно результатам изучения водного режима в условиях степи (в Отраде Кубанской) Гурский (1957) определяет дуб как древесную породу, имеющую наряду с ильмовыми и ясенями незащитительную листовую поверхность (около 10 м² у 12-летних деревьев) и использующую при расчете на одно дерево очень мало воды. По последнему показателю с ним сходными оказались клены остролистный (*Acer platanoides*) и татарский (*A. tataricum*). Дуб, клен остролистный, ясень европейский Гурский относят к древесным породам с экономным расходом воды. Им свойственна мощная корневая система, обеспечивающая хорошее водоснабжение, и весьма ограниченная по размерам листовая поверхность. Указанные древесные породы имеют наибольшие возможности для благополучного и длительного существования в засушливых условиях. Дуб и ясень европейский оказались породами со средней способностью использования почвенной влаги. О большом количестве мочковатых корешков ясеня европейского в поверхностных слоях почвы, которые, как войлок, лежат в слое почвы 0—15 см, известно каждому лесоводу. Водолюбивые дальневосточные виды ясеня (например, *Fraxinus manshurica*) имеют менее густое ветвление корней, чем европейский и пенсильванский (пушистый) ясени. Самый засухо-

устойчивый вид ясеня — средиземноморский цветочный ясень (*Fraxinus ornus*), растущий на родине в довольно засушливых почвенных и атмосферных условиях, развивает на корнях большое количество настоящих корневых волосков, а дальневосточные виды ясеня — маньчжурский и клюволистный — оказались микотрофами. Корневые ветвления их совсем не образуют корневых волосков, но несут густой покров микоризы. Вообще, коренные дальневосточные древесные породы в течение тысячелетий существовали в условиях муссонного климата и хорошо приспособились не только к обильным летним дождям, но и к хорошо увлажненным подзолистым почвам, в которых питательные вещества сосредоточены в самых поверхностных горизонтах почвы. Сюда относятся орех маньчжурский, ясень маньчжурский и клюволистный, липа маньчжурская и ряд других.

Малой листовой поверхностью и незначительным расходом влаги на одно дерево отличались также акация желтая, сирень, ясень пушистый, орех черный, черемуха поздняя, что согласуется также с данными наших определений, показавшими невысокую интенсивность транспирации побегов перечисленных пород. Черемуха поздняя (*Padus racemosa*) и влаголюбивый пушистый ясень (*Fraxinus pubescens*) расходуют воду быстрее, чем засухоустойчивый ясень европейский (*Fr. excelsior*). В наших определениях в пробах, взятых 19—20 сентября, за 30 дней побеги ясеня европейского потеряли воды 23,2% из расчета на первоначальный сырой вес, тогда как побеги ясеня пушистого 28,2%.

Более глубокой корневой системой у ясеня европейского по сравнению с корневой системой ясеня пенсильванского объясняется более длительный период облиствения у первой породы, чем у второй. Ясень пушистый отличается особенно сильной способностью использовать почвенную влагу. Слабой водопоглощающей способностью обладает клен ясенелистный (*Acer negundo*). Интенсивность транспирации у него средняя.

Водолюбивый маньчжурский орех (*Juglans manshurica*) расходует воду интенсивнее, чем более засухоустойчивый орех черный. В такой же последовательности указанные древесные породы распределяются по данным наших определений (табл. 6). Черный орех имеет мощные стержневые корни, которых нет у маньчжурского ореха.

Гурский считает, что такие древесные породы, как орех маньчжурский, каштан конский, северные лиственные породы (рябина обыкновенная и американская, клен сахарный, части береза и ряд других) плохо растут в засушливых условиях, где они оказываются недолговечными и малопродуктивными. В наших определениях выяснилось, что относительно низкая интенсивность транспирации побегов конского каштана обусловлена их слабой водопроводящей способностью (Перк, 1961).

Группу недолговечных, но продуктивных древесных пород в

условиях засушливого климата составляют породы, приуроченные в своих естественных местообитаниях к хорошо увлажненным пойменным условиям: сюда относятся все виды тополя и ивы. Тополы обладают сравнительно поверхностной корневой системой.

6. Зависимость корнеобразования у черенков от состояния покоя

При лабораторном методе определения периода покоя на срезанных ветвях, поставленных на отрастание в банки с водой, наблюдается различная скорость образования корней у ветвей в зависимости от их физиологического состояния и в частности от состояния покоя. Наличие в природе легко- и трудноукореняемых растений в первую очередь связывают с их происхождением. Легкоукореняемые растения являются обитателями или выходцами влажных местообитаний (Клебс, 1905; Любинский, 1957), тогда как трудноукореняемые растения происходят или обитают в сухих местностях. Присущая растениям влажных местообитаний легкость регенерации объясняется тем, что высокая насыщенность тканей водой содействует пребыванию меристематических тканей длительное время в эмбриональном состоянии, даже когда нормальный онтогенез закончен (Турецкая, 1961).

Способность к корнеобразованию обычно наиболее выражена у выходцев из местообитаний с постоянным или длительным временным избыточным увлажнением, создающим в почве условия анаэробноза (в умеренной и холодной зонах в том же направлении влияют низкая температура почвы и полые воды весной). В этих условиях нередко наблюдается подлинное отделение надземных зеленых органов от корней, аналогичное зеленому черенкованию. У всех тех надземных растений, которые сформировались в прошлом и в настоящее время живут в местообитаниях с повторяющимися периодами более или менее длительного недостаточного увлажнения, вегетативные побеги лишены свойства образовывать корневые зачатки. В этом нет необходимости, так как здесь корневые системы обычно не выводятся из строя из-за отсутствия в этих местообитаниях неблагоприятных факторов затопления или позднего весеннего прогревания почвы. С другой стороны, в этих условиях создаются более благоприятные условия для семенного размножения. Эти растения относятся к средне- и трудноукореняющимся формам (Любинский, 1957).

Однако из указанной закономерности имеется ряд существенных отклонений. Нередко хорошо размножаются черенками типичные ксерофиты, такие как саксаул, солянка Рихтера, кедро-

вый стланец и др. (Гребинский, 1961). Комиссаров (1958) на основании исследования нескольких сот видов приходит к выводу, что способность к размножению стеблевыми черенками присуща деревьям и кустарникам различных местообитаний: тундры высокогорных районов, сфагновых и травянистых болот, затопляемых почв, зоны умеренно влажных лесов, сухих и влажных субтропиков, тропиков и пустыни. При этом в каждой из перечисленных зон встречаются виды легко- и трудноукореняющиеся.

В пределах рода неодинаково легко укореняются представители разных видов, подвидов, рас и пород. Так, черенки яблони обычно не укореняются, но небольшой процент черенков яблони Парадизки и Дусен образуют корни; эти яблони легко размножаются отводками. У двудомных деревьев легче укореняются черенки с женских особей (Джапаридзе, 1959).

Легко укореняющиеся виды растений можно найти на разных ступенях эволюционной лестницы. Легко укореняются черенки таких древесных пород, как гинко двухлопастной и метасеквойя, и в то же время трудно укореняются черенки молодых филогенетически родов *Rubus* и *Crataegus*.

Исходя из перечисленных обстоятельств, некоторые исследователи (Комиссаров, 1958; Гребинский, 1961) приходят к заключению, что в настоящее время трудно указать какие-либо общие закономерности в отношении способности растений разных семейств и экологических групп к укоренению, можно говорить только о тенденциях к более легкому укоренению у некоторых видов или экологических групп, например, у влаголюбивых пород. Экологические особенности укореняемых растений необходимо однако учитывать при выборе режима для укоренения черенков.

Нам представляется более вероятным предположение, что способность к вегетативному размножению выработалась в процессе эволюции у растений в тех условиях, где имеют место наиболее частые случаи повреждения или отмирания корней, а также в условиях, заставляющих растения прижиматься к земле, т. е. иметь приземистый вид. Вызываемый полным или частичным повреждением корней недостаток в воде и элементах почвенного питания создает потребность у растений в новообразовании корней. Еще К. А. Тимирязев указывал, что потребность создает себе орган.

Способность корнеобразования является наследственным признаком, и поэтому зависит от условий внешней среды и внутренних свойств самого организма. Из внутренних причин скорость корнеобразования связывают со скоростью передвижения и перераспределения ростовых веществ. Поскольку интенсивность передвижения веществ зависит от интенсивности роста, то вполне закономерно ожидать обратной зависимости данного

процесса от состояния покоя. На такую зависимость косвенно указывают данные многих исследователей. Турецкая (1961) пишет, что у возрастно старых деревьев и кустарников период роста бывает коротким, сами побеги большей частью образуются укороченными, с маленькими междоузлиями и сравнительно быстро древеснеют. Черенки с таких побегов слабо или вовсе не приживаются, а получившиеся из них растения обычно бывают слабые и растут медленно. Побеги молодых деревьев в противоположность старым имеют продолжительный период роста и достигают большой длины. Черенки с таких побегов обладают высокой регенерационной способностью и после укоренения быстро трогаются в рост.

Леб (Loeb, 1924) находит, что способность к регенерации находится в прямой зависимости от запаса накопленных в растении питательных веществ, с чем, очевидно, связан тот хорошо известный факт, что более длинные и толстые черенки лучше укореняются и дают более мощную корневую систему.

Штефан (1952) в отношении сливы, Поликарпов (1956) относительно вишни отмечают, что способность к укоренению у черенков, взятых из зоны плодоношения, снижается почти одновременно со снижением интенсивности роста побегов. Черенки же порослевого происхождения способны довольно долго давать высокий процент укоренения, после того как ростовые процессы у порослевых побегов затухают.

Важное значение для корнеобразования имеет степень спелости побега, а в связи с этим физиологическое состояние и возраст тканей черенка. Известно, например, что деревянистыми черенками обычно размножаются легкоукореняемые растения.

Даже для приживаемости легкоукореняемой черной смородины и ее дальнейшего роста имеют значение сроки заготовки черенков. Ковалевский (1947) показал, что лучше всего приживаются черенки черной смородины, заготовленные в середине октября: на них раньше образуются корни, а потом уже распускаются почки. Черенки, срезанные в середине ноября, одновременно дают корни и листья. У черенков, собранных в декабре, раньше распускаются почки и значительно позднее образуются корни. Одновременное образование на деревянистых черенках листьев и корней очень нежелательно, еще хуже, когда листья появляются значительно раньше корней, так как это явление вызывает истощение черенков, что задерживает образование корней, а иногда черенок даже гибнет. Поэтому зимние черенки обычно рекомендуется заготавливать осенью, после листопада. Преимуществом зимних черенков является также большой запас в них питательных веществ и наличие корневых зачатков, расположенных в местах пересечения сердцевинных лучей с камбием. Однако корневые зачатки закладываются не у всех растений. Например, их не имеется у многих яблонь, и

черенки таких сортов не укореняются. С другой стороны, хорошо укореняются черенки ивы и винограда, хотя они и не имеют корневых зачатков. Зеленые черенки не имеют корневых зачатков и образуют на месте среза каллюс. Необходимым условием укоренения черенков считается наличие на них хотя бы одной почки. Турецкая (1961) в качестве примера, когда отсутствие почек у черенков задерживает корнеобразование, приводит вишню и береклест японский.

Особенно большое значение имеет срок черенкования для зеленых черенков. Плохо регенерируют слишком травянистые, а также очень одревесневшие побеги. Результаты исследований Турецкой (1961) с различными растениями показали, что зеленые черенки лучше всего укореняются в слабо- или полудревесневшем состоянии. Бывшие в ее опытах лесные породы по динамике роста побегов были разбиты на две группы: 1) породы с коротким периодом роста побегов (дуб, клен остролистый и клен полевой; рост побегов начинался в первых числах мая и к концу мая заканчивался) и 2) породы с более продолжительным ростом побегов (вяз, липа мелколистная, клен татарский, берест). При изучении взаимосвязи между динамикой роста побегов и способностью к корнеобразованию выяснилось, что у первой группы растений черенки лучше всего укореняются, когда их режут с побегов, находящихся в состоянии наиболее интенсивного роста. Черенки второй группы растений хорошо укореняются, когда их режут с побегов, оканчивающих или только что окончивших рост. Указанные различия, по мнению автора, обусловлены тем, что побеги с длительным периодом роста даже после окончания роста обычно довольно долгое время не одревесневают. У трудноукореняемых растений период вегетации более короткий и побеги быстрее древеснеют по сравнению с легкоукореняемыми.

Способность образования придаточных корней черенками и отводками полностью утрачено у грецкого ореха и конского каштана, так как побеги их отличаются сильным ростом, быстрой дифференцировкой тканей и рано наступающим одревеснением, рано наступающей и глубоко идущей специализацией. Согласно нашим определениям побеги конского каштана в осенне-зимний период обладают очень слабой интенсивностью водообмена. В опытах Турецкой (1961) наблюдалось совпадение интенсивности корнеобразования с максимумом водопоглощающей способности черенков.

Способность к корнеобразованию наблюдалась при различном содержании крахмала в черенках, что указывает на наличие, кроме накопления запасных веществ, и других внутренних факторов, тормозящих ростовые процессы. В конечном итоге автор заключает, что неспособные к регенерации побеги характеризовались усиленным накоплением крахмала и жира,

пониженным содержанием воды, созревшей ксилемой, образованием механических элементов и значительного слоя пробки, а также пониженной активностью пероксидазы.

Из сопоставления литературных данных по легкости укоренения с нашими данным по содержанию воды в побегах и ритмикой их роста выясняется, что наибольшее количество легкоукореняемых видов приходится на группу растений со слабо выраженным периодом покоя (табл. 3) и с более интенсивной транспирацией побегов в осенне-зимний период (табл. 6).

В условиях наших опытов корнеобразование наблюдалось у побегов следующих видов: *Berberis heteropoda*, *Cornus Bretschneideri*, *Corylus Sieboldiana*, *Lonicera alpigena*, *L. chrysantha*, *L. coerulea*, *L. tatarica*, *L. xylosteum*, *Malus Sargentii*, *Physocarpus opulifolia*, *Populus Simonii*, *Prunus divaricata*, *Pr. nigra*, *Ribes aureum*, *R. nigrum* f. *aconitifolium*, *R. alpinum*, *Salix alba*, *S. caesia*, *Sambucus nigra*, *Acer negundo*, *Hippophaë rhamnoides*, *Padus racemosa*, *Populus nigra*, *Pterocarya pterocarpa*, *Sambucus racemosa*, *Syringa Wolfii*, *Viburnum lantana*.

Как видно из наших данных, способность корнеобразования в позднеосенний и зимний период лучше представлена у кустарниковых форм, чем у деревьев. При сравнении степени укореняемости с продолжительностью периода покоя выясняется следующая тенденция: наименьшее число способных к корнеобразованию растений приходится на группу с продолжительным периодом покоя. Наибольшее количество способных к корнеобразованию видов относится к группе растений, не имеющих отчетливого периода покоя или рано заканчивающих его.

Особенно высокая корнеобразующая способность обнаруживается у видов *Populus* и *Salix*, побеги которых в любые сроки давали корни, что обуславливается их высокой влагообеспеченностью не только в состоянии роста, но и в осенне-зимний период. Способность к корнеобразованию можно считать родовой принадлежностью у видов *Lonicera*. Виды *Lonicera* из различных мест происхождения показывают высокую интенсивность корнеобразования. Обычно же виды одного и того же рода по корнеобразующей способности могут очень сильно различаться. Согласно данным исследования Никитина (1878), из всех видов ив труднее всего размножается черенками козья ива (*Salix caprea*), но зато она успешнее других размножается семенами.

Гребинский (1961), обобщая данные исследований различных авторов по корнеобразованию, относит виды *Acer* и *Corylus* в группу растений, черенки которых не укореняются даже при оптимальных условиях. Такое указание в основном является правильным, но его нельзя считать полным. В наших опытах корнеобразование наблюдалось у *Corylus Sieboldiana* и *Acer negundo*.

Общеизвестно, что черенки яблони обычно не укореняются, за исключением небольшого процента черенков яблони Парадизки и Дусен. В наших опытах корнеобразующая способность обнаруживалась также у яблони Саржента.

Следует отметить, что зависимость корнеобразования от состояния почек у различных видов проявлялась по-разному. У некоторых видов (*Lonicera alpigena*, *L. chrysantha*, *L. xylosteum*, *L. coerulea*, *Viburnum lantana*, *Hippophaë rhamnoides*) наблюдались случаи, когда корнеобразование происходит, а почки к росту не пробуждаются, или же корнеобразование намного во времени опережает распускание почек. Так, например, у *Populus Simonii* в пробе, взятой 1 октября 1959 года, корнеобразование наметилось уже через 35 дней, тогда как распускание почек началось только через 106 дней; у побегов *Salix caesia*, помещенных на отрастание 20 октября 1960 года, корнеобразование было отмечено через 26 дней, а распускание почек через 124 дня. Корнеобразование предшествовало распусканию почек также у *Acer negundo*. Приведенные примеры показывают, что не у всех растений распускание почек одинаково необходимо для корнеобразования.

В заключение можно констатировать, что изучению зависимости корнеобразования у черенков от состояния их покоя пока не уделяется должного внимания, хотя анализ подобной зависимости представляет значительный теоретический и практический интерес. Имеются отдельные данные, указывающие на необходимость организации более углубленных исследований в этом направлении. Дендрологами и садоводами уже давно подмечено, что корневая система у древесных растений имеет два максимума прироста: весенний и осенний. Осенний максимум, характеризующийся при этом наибольшим приростом корней, приходится на сентябрь-октябрь (Рахтеенко, 1950).

Резниченко (1958) отмечает, что у плодовых деревьев весенний большой период роста корней приходится на май-июнь, а осенний на сентябрь-ноябрь. По данным Лобанова (1947, 1949) в условиях средней полосы Европейской части СССР осенний рост корней у древесных растений происходит с конца августа-начала сентября и прекращается под влиянием пониженных температур. Чендлер (Chandler, 1960) связывает усиление роста корней осенью с прекращением роста в наземной части, так как из листьев больше ассимилятов поступает на питание корней. Он приводит результаты опытов, согласно которым в зимний период рост корней у плодовых деревьев полностью прекращается. Заметное образование ростовых и боковых корней снова восстанавливалось с марта и апреля. Рост корней начался примерно месяцем раньше роста побегов. По наблюдениям Палька (Palk, 1960) у сливы наиболее обильное

корнеобразование наблюдается в состоянии глубокого покоя, когда на поверхности срезов происходит быстрое образование каллюса. В наших опытах наиболее интенсивное корнеобразование наблюдалось у срезанных побегов в ноябрьских пробах, т. е. в то же самое время, когда в естественных условиях наблюдается второй период большого роста корней.

7. Связь периода покоя с листопадом

Установление связи периода покоя с таким отчетливо выраженным сезонным явлением, каким в жизни многолетней древесной растительности является листопад, часто затруднено тем, что сроки особенно окончания листопада в естественных условиях часто определяются не достижением листьями физиологической зрелости, а заморозками. Совершенно неправильным является взгляд тех авторов, которые за начало периода покоя принимают сбрасывание листьев. В действительности же древесные растения вступают в состояние покоя обычно задолго до наступления листопада. Сроки листопада более связаны с осенними условиями, особенно с температурой, чем сроки вступления растений в покой (Гужев, 1957).

В опытах, где растениям представляют возможность начать вегетацию рано, начало листопада также соответственно передвигается на более ранний срок (Molisch, 1909, Клебс, 1915; Гужев, 1957; Перк, 1960), что указывает на наследственную закрепленность данного свойства.

Древесные породы, обладающие органически закрепленным листопадом, при перенесении в тропики, несмотря на постоянство там климатических условий, теряют листву. Однако у этих растений в условиях тропического климата период облиственности сильно удлиняется (Гурский, 1957), что, несомненно, указывает на некоторую внутреннюю обусловленность данного явления в жизни растений и его значительную изменчивость под влиянием внешних условий.

Резниченко (1958) рассматривает листопад, как важное приспособительное свойство, выработавшееся у растений в условиях сменного климата. На определенном этапе развития годового цикла растения испытывают потребность избавиться от листьев, мешающих подготовке к зиме и развитию растения в будущем. С этим положением находятся в согласии наблюдения других авторов (Туманов, 1940; Васильев, 1956), согласно которым листья у листопадных пород не способны к закаливанию и даже могут снижать морозоустойчивость остальной части дерева.

К осени листья, благодаря перемещению из них питательных веществ, теряют в значительном количестве азот, фосфор,

калий, что также способствует прекращению их жизнедеятельности и наступлению листопада (Серебряков, 1952).

Листопад выполняет и гигиеническую роль, помогая растениям освободиться от балластных веществ.

Сбрасывая листья, растение готовится не только к преодолению зимних холодов, но и зимней засухи. Если бы листья оставались на зиму, они бы продолжали испарять большие массы воды, а невозможность подачи ее из замерзшей земли привело бы растение к гибели от высыхания. Некоторые исследователи (Максимов, 1952) непосредственной причиной листопада считают затрудненное передвижение воды из почвы в корни растений осенью вследствие понижения температуры.

Освобождение от листьев способствует также усилению устойчивости деревьев по отношению к различным механическим факторам. Наличие листьев на растении зимой могло бы содействовать большим скоплениям снега на листовом покрове и вследствие этого поломкам ветвей и отрастающих веточек под тяжестью снега.

Опадение листьев связано с образованием отделительного слоя у основания черешка. Ряд авторов (Эддикот, 1958 и др.) связывают образование отделительного слоя в листовой подушке с действием стимуляторов роста. Интересно было бы испытать действие ингибиторов роста, активизирующих свою деятельность во время периода покоя, на образование отделительного слоя в листовых черешках.

На существование некоторой связи между листопадом и периодом покоя указывает уже то обстоятельство, что на период листопада у древесных пород обычно приходится фаза глубокого покоя, максимум содержания запасных веществ особенно в форме крахмала, которые некоторыми авторами рассматриваются в качестве тормозящих рост веществ (Комиссаров, 1946; Васильев, 1956; Перк и Пийр, 1961; Viil, 1961 и др.). С этим находятся в согласии опыты по влиянию кольцевания на сроки листопада. Кольцевание ветвей приводит к усилению отложения в них крахмала и обуславливает более ранний листопад (Сергеев, 1953). В наших опытах путем кольцевания, проведенного в первой половине вегетации, можно было вызвать у древесных пород листопад на 1—1½ месяца раньше обычного. Приведенные данные не согласуются со взглядом Туманова (1951), согласно которому затруднение оттока ростовых веществ из точек роста путем кольцевания должно способствовать затяжке ростовых процессов и вызревания побегов.

Относительно зависимости сроков листопада от происхождения растений в литературе приводятся отдельные данные. Обычно указывается, что растения из южных районов с более теплым климатом в условиях длинного северного дня затягивают свой рост и соответственно с этим также листопад у них

передвигается на более поздний срок, что и бывает главной причиной серьезных повреждений таких пород в северных условиях осенними холодами.

Еще в XIX веке Дубинский указывал, что, если осенние морозы застигают плодовые деревья в состоянии облиственности, то это является плохим прогнозом для успешности их перезимовки. По данным Резниченко (1958) листопад у плодовых деревьев, произрастающих в районах средней полосы РСФСР, начинается при температуре ниже 15° тепла и протекает у различных пород не одновременно, что зависит от возраста растений, происхождения, сорта, уровня агротехники и других причин. У сибирской ягодной яблони листопад начинается раньше, чем у культурных среднерусских и европейских сортов. Особенно заметным оказывается отставание в листопаде у южных сортов, перемещенных в районы средней полосы РСФСР, что автор объясняет более длительным периодом вегетации у последних сортов по сравнению с северными сортами. У сортов восточно-азиатского происхождения, обладающих коротким периодом покоя, листопад заканчивается раньше, так как у них выработалась способность своевременной подготовки к периоду покоя, хорошему вызреванию побегов и устойчивость к морозам. Отмирание и опадание листьев раньше начинается во внутренних частях кроны дерева, чем на периферии. На однолетних приростах вначале опадают нижние листья, а затем верхние. В плодоносящем состоянии плодовые деревья лишаются листьев раньше, чем в молодом возрасте.

Известно также, что у кустарников обычно листопад запаздывает по сравнению с деревьями. В такой же последовательности стоят сроки окончания роста побегов как в пределах кроны одного дерева, так и у различных жизненных форм.

Гурский (1957, стр. 186) пишет, что «листопад и период покоя у древесных пород в странах с периодическими холодами и засухами возник как процесс сезонного закрепления тех ритмов в росте и вегетации, которые намечались еще во влажных тропических странах». По данным этого автора коренные дальневосточные и некоторые китайские древесные породы отличаются не только ранним началом вегетации, но и очень ранним листопадом; он рассматривает последние признаки как результат приспособления к относительно сухой и холодной зиме муссонного климата.

Из приведенных примеров нетрудно усмотреть определенную зависимость между сроками начала вегетации, окончания роста побегов и листопадом. Обобщенные данные по срокам и продолжительности листопада изученных нами древесных пород представлены в таблице 7. При этом использовано приведенное в таблице 3 разделение растений на группы по признаку продолжительности периода покоя.

Таблица 7

Сравнение древесных растений по срокам и продолжительности листопада

Группа растений	Число изученных видов	Число видов (в %) со сроками начала листопада			Число видов (в %) со сроками окончания листопада	
		до 8 X	с 8 по 10 X	позже 10 X	до 30 X	позже 30 X
А	33	15,0	70,0	15,0	73,0	27,0
Б	45	20,0	64,4	15,6	84,4	15,6
В	30	19,8	63,7	16,5	83,5	16,5
С	12	8,3	75,1	16,6	58,5	41,5

Из приведенных в таблице 7 данных выясняется, что у наиболее соответствующей нашим условиям второй и третьей группы древесных растений листопад укладывается в более сжатые сроки и в основном заканчивается к концу октября. Наибольшее количество видов с более поздними сроками листопада приходится на первую и четвертую группу. Таким образом, для менее приспособленных к нашим условиям древесных растений характерны более поздние сроки начала и окончания листопада, чем для более приспособленных.

8. Зависимость периода покоя у древесных пород от климатических условий и ареалов их обитания

Из результатов наших наблюдений выясняются определенные различия продолжительности и глубины периода покоя у древесных пород в зависимости от климатических условий и ареалов их распространения.

Произрастающие в районах с атлантическим климатом (восточное побережье Северной Америки и Западная Европа) древесные растения имеют сходный период покоя. В октябре половина видов находится в фазе глубокого покоя, выход из данной фазы заканчивается в основном к началу декабря. Фаза последующего покоя растянута. У восточно-американских видов в холодную зиму 1959/60 года фаза последующего покоя была несколько менее продолжительной, чем у западно-европейских видов.

Влажный климат с холодной зимой характерен для Средней и Восточной Европы (4 ареал), северной части Северной Америки, частично для горных районов Средней Азии и Казахстана (8 ареал) и островов Дальнего Востока — Сахалина, Хоккайдо и др. (13 ареал). Происходящие из этих районов

растения в октябре-ноябре находятся в фазе глубокого покоя, причём у североамериканских видов эта фаза покоя оказалась несколько короче, особенно в холодную зиму 1959/60 года. Возможной причиной этого следует считать то, что зимние условия Северной Америки суровее, чем в других перечисленных районах. Фаза последующего покоя заканчивается в январе, тогда как европейские виды еще в феврале находятся в состоянии органического покоя.

Влажное лето, но холодная сухая зима имеют место на Дальнем Востоке (11 ареал), в большей части Центрального Китая (10 ареал) и в 12 ареале. В начале октября больше половины происходящих отсюда видов было в состоянии глубокого покоя, который заканчивается в основном уже в ноябре. Дальневосточные виды имеют несколько более продолжительную фазу после покоя, которая заканчивается у отдельных видов уже в декабре, у половины же видов — в феврале. У растений из более южных районов указанного типа климата фаза последующего покоя оказывается несколько короче. Растения из Центрального Китая заканчивают глубокий покой уже в октябре, фазу последующего покоя в основном к началу февраля. В мягкую зиму 1960/61 года фаза последующего покоя у них оказалась более продолжительной. В целом органический покой у них менее продолжительный, чем у видов из более северных районов.

Средиземноморский тип климата распространяется на Японию (14 ареал), Малую Азию, частично Афганистан (7 ареал) и Балканский полуостров (3 ареал). Виды из указанных районов имеют сходный период покоя. В октябре свыше 50% видов находятся в состоянии глубокого покоя, который заканчивается в ноябре и декабре, будучи в холодную зиму 1959/60 года более длительным. Относительно короткой оказывается фаза последующего покоя: уже в январе большинство видов выходит из состояния органического покоя. У видов из Малой Азии в мягкую зиму 1961/62 года заметно удлинялась фаза глубокого покоя при некотором укорочении фазы последующего покоя, которая оказывается передвинутой на несколько более поздний срок.

Сухой климат степей и пустынь характерен для Средней Азии (9 ареал) и частично для ареалов 6 и 7. У растений из сухого климата фаза глубокого покоя в умеренные зимы (1960/61, 1961/62 гг.) была очень короткой. Однако в холодную зиму 1959/60 года в октябре еще половина видов была в глубоком покое, выход из которого продолжался до февраля. Фаза последующего покоя оказывается очень длительной, особенно в годы с мягкими зимами. У видов с более широким ареалом распространения (ареал 6) фаза глубокого покоя несколько продолжительнее, вследствие чего последующий покой передвинут на более поздний срок.

Растения из ареала 4 в отношении периода покоя сходны с кавказскими видами. Фаза глубокого покоя относительно длительна, особенно в холодную зиму 1959/60 года, когда даже в феврале еще половина видов пребывала в глубоком покое. В годы с более мягкими зимами фаза глубокого покоя заканчивается в основном в декабре. Последующий покой оказывается очень продолжительным. Виды 4 ареала по периоду покоя заметно отличаются от североамериканских растений, хотя и расположены на одинаковой с ними географической широте.

Виды из Восточной и Южной Европы, а также Западной Сибири (5 ареал) в течение всего опытного периода не обнаруживали состояния органического покоя.

Виды из Тихоокеанского побережья Северной Америки обнаруживают фазу глубокого покоя только в годы с холодными зимами. Последующий покой продолжается у них обычно до декабря и января. Заслуживает упоминания также и то, что данные виды имеют сходство в отношении периода покоя с растениями из Средней Азии и Центрального Китая.

Западная и Средняя Европа (2 ареал) характеризуются видами древесных растений, имеющими продолжительную фазу глубокого и последующего покоя. Органический покой заканчивается в конце февраля. Особенно длительным оказался глубокий покой в холодную зиму 1959/60 года.

Из приведенных данных нетрудно видеть, что основными определяющими продолжительность и глубину периода покоя факторами являются, прежде всего, особенности климата и обширность ареала распространения растений на их родине. Согласно результатам наших определений более длительный период покоя имеют растения из более теплого (атлантического и степного) климата; растения из районов с затяжной и суровой зимой имеют короткую фазу глубокого покоя (северная часть Северной Америки, Тибет, Дальний Восток). По Бергу (1938) на Дальнем Востоке господствует муссонный климат с жарким влажным летом, суровой, сухой и более холодной зимой, чем на той же широте в Европе. Весна поздняя, прохладная и влажная. Осень наступает быстро и является сухой, ее переход в зиму совершается быстро (Проценко, 1958). В местностях с короткой осенью и продолжительной устойчивой зимой период времени, когда для растений необходимо наличие внутреннего тормоза для роста, оказывается непродолжительным и, следовательно, фаза глубокого покоя оказывается короткой и передвинутой на более раннее время.

Тупицын (1961) отмечает, что в восточной Азии, в горных районах, а также в западной Евразии с устойчивыми оттепелями зимой естественный отбор шел в направлении удлинения периода покоя.

В большинстве случаев виды с широким ареалом распространения имеют непродолжительную фазу глубокого и последующего покоя. Исключение составляют лишь некоторые виды из второго ареала. То же самое характерно для видов, ареалы обитания которых включают различные типы климатов (западное побережье Северной Америки, ареалы 9 и 12). С расширением ареала обитания растений изменений в продолжительности и глубине периода покоя не наблюдается, если при этом остается прежним тип климата (виды с Балканского полуострова и из прилегающих к нему районов).

9. Зависимость степени морозоустойчивости древесных растений от их происхождения

Период покоя можно рассматривать как завершающий этап в годичном цикле развития древесных растений, во время которого в них совершаются важные процессы подготовки к зиме. Поэтому естественным является стремление многих исследователей видеть наличие прямой зависимости между степенью морозоустойчивости растений и свойственной им продолжительностью и глубиной покоя (Генкель и Окнина, 1948; Проценко и Полишук, 1948; Кузьмин, 1957 и др.). Однако необходимо учитывать, что одной только приостановки роста и своевременного перехода в состояние покоя еще недостаточно для того, чтобы растения приобрели необходимую устойчивость против неблагоприятных условий зимовки. Для этого еще необходимо, чтобы они успешно прошли процессы закаливания. Все это определяет сложную природу зависимости степени морозоустойчивости растений от продолжительности и глубины периода покоя.

В наших опытах у древесных растений с различной устойчивостью закономерных различий в продолжительности периода покоя не наблюдалось. Можно отметить лишь в качестве тенденции, что более устойчивые формы несколько раньше заканчивают фазу последующего покоя и переходят в состояние вынужденного покоя. Наиболее короткую фазу глубокого покоя морозоустойчивые растения имели именно в холодную зиму 1959/60 года. Продолжительность последующего покоя в условиях мягкой зимы удлинялась, особенно у менее морозоустойчивых форм. Следовательно, зависимость между продолжительностью периода покоя и степенью морозоустойчивости у теплолюбивых форм выражена отчетливее, чем у более устойчивых древесных пород. К числу неустойчивых видов относятся происходящие из более теплого климата растения, которые у себя на родине также имеют продолжительный период покоя.

Зависимость степени зимостойкости бывших в наших опытах древесных растений от происхождения приведена в табли-

це 8. Приведенные данные дают некоторое представление относительно того, с какими географическими районами представляется возможным проведение более интенсивного обмена древесными породами.

Таблица 8

Зависимость степени морозостойчивости древесных пород и кустарников от их происхождения

Номера ареалов	Число изученных видов	Распределение по степени морозостойчивости (в %)				
		I	I—II	II	II—III	III
1	10	50	10	30	10	0
2	15	80,2	13,3	6,5	0	0
3	4	50	25	25	0	0
4	4	100	0	0	0	0
5	5	80	20	0	0	0
6	5	100	0	0	0	0
7	6	0	16,7	66,6	16,7	0
8	2	100	0	0	0	0
9	6	50	33,3	16,7	0	0
10	5	20	20	20	0	40
11	10	40	50	0	0	10
12	7	26,6	26,6	26,6	20,2	0
13	1	100	0	0	0	0
14	9	22,2	11,1	55,6	11,1	0
15	3	33,3	0	66,7	0	0
16	5	100	0	0	0	0
17	13	46,1	30,8	15,4	0	7,7

Виды родом из атлантического климата Северной Америки имеют продолжительную фазу глубокого и последующего покоя. В наших условиях половина из этих видов оказались достаточно зимостойки. У растений из более северных районов укорачивается фаза глубокого и последующего покоя, органический покой в целом заканчивается раньше. Все эти виды показывают высокую зимостойкость.

На западном побережье Северной Америки господствует влажный и теплый климат. Происходящие отсюда древесные растения имеют относительно короткую фазу глубокого покоя и более продолжительную фазу последующего покоя. Большинство этих видов в наших условиях оказываются незимостойкими.

В Японии теплему климату соответствует у растений более раннее наступление фазы глубокого покоя и не особенно продолжительная фаза последующего покоя. Период органиче-

ского покоя заканчивается сравнительно рано. Происходящие отсюда растения в наших условиях оказываются незимостойкими. У видов, ареал обитания которых распространяется на Приморье и Маньчжурию, с усилением суровости зимы укорачивается фаза глубокого покоя, продолжительность фазы последующего покоя не изменяется. В условиях нашего климата большинство этих видов достаточно зимостойки.

Виды, ареал распространения которых ограничивается лишь материковой частью Дальнего Востока (11 ареал), где господствует влажное и прохладное лето и холодная, суровая зима, имеют непродолжительную фазу глубокого покоя и продолжительную фазу последующего покоя. Южнее, в пределах 10 ареала, господствует влажное, теплое лето и холодная сухая зима. Фазы глубокого и последующего покоя оказываются короткими; органический покой заканчивается в середине зимы. Из происходящих отсюда видов около половины оказываются в наших условиях неморозостойкими. Растения из более западной части (Тибет), где климат сухой и суровый, глубокий и последующий покой оказываются очень короткими. Последние виды оказываются у нас полностью зимостойкими. В горных районах степной зоны (ареал 8) у растений оказывается достаточно длительным глубокий покой и устойчивым последующий покой. Также и эти виды оказываются в наших условиях устойчивыми. Виды родом из климата степей и пустынь (ареал 9) имеют средней продолжительности фазу глубокого покоя и относительно длительную фазу после покоя. Отдельные виды входят в состояние вынужденного покоя уже довольно рано. Их зимостойкость недостаточно высокая. Западнее (ареал 7) климат переходит в средиземноморский; у растений укорачивается фаза последующего покоя и длительность органического покоя в целом. Среди этих видов нет для условий нашего климата устойчивых форм. По длительности периода покоя с ними сходны также виды с Балканского полуострова.

Виды из западной Европы с атлантическим климатом имеют длительную фазу глубокого и последующего покоя. Около половины из них в наших условиях оказываются неустойчивыми. У видов с широким ареалом распространения, охватывающим территорию с холодными зимами, заметно увеличивается продолжительность фазы глубокого покоя и уменьшается длительность фазы после покоя, так что продолжительность органического покоя в целом не изменяется. Эти виды оказываются почти все зимостойкими. У видов из восточной Европы и западной Сибири (ареал 4), которые произрастают в более суровых условиях, глубокий покой в холодную зиму 1959/61 года оказался достаточно длительным, но все же менее продолжительным, чем у растений из ареалов с более теплым климатом. Удлиняется фаза последующего покоя: в феврале еще ни

один вид не закончил органического покоя. Все эти виды в наших условиях обнаруживают высокую зимостойкость.

Виды с широким ареалом распространения (ареал 5) заканчивают фазу глубокого покоя очень рано (до октября), также фаза последующего покоя оказывается к этому времени законченной. Данные виды имеют высокую зимостойкость. Виды Евразии с широким ареалом обитания (ареал 6) не отзвучивы в отношении периода покоя на изменение погодных условий. По Артюшенко и Соколову (1955) такие виды мало изменяют свой ритм годичного цикла развития при выращивании в новых условиях. Лишь в отдельных случаях виды с обширным ареалом распространения имеют продолжительный период покоя, как, например, некоторые виды из ареала 2. С широким ареалом распространения виды оказываются устойчивыми не только у нас, но и в других местностях, например, в Сибири (Севастьянова и Скворцова, 1960), что обуславливается свойственным им более широким приспособительным потенциалом.

Для успешности перезимовки древесных растений важной является прилаженность периода покоя к особенностям изменения зимних условий. Дальневосточные виды с коротким периодом покоя у себя на родине являются зимостойкими, так как устойчивая зима сдерживает растения до весны в состоянии вынужденного покоя, тогда как в наших условиях данные виды могут оказаться неустойчивыми из-за возможности опасных колебаний температуры в зимний период, легко провоцирующих их к росту.

В условиях холодной зимы 1959/60 года фаза глубокого покоя у древесных растений несколько удлинялась, особенно у видов происхождения из средиземноморского, степного и с холодной влажной зимой климата. Так, у видов из степей и пустынь Средней Азии в холодную зиму удлинялась фаза глубокого покоя, а в более мягкую зиму — фаза последующего покоя. В условиях холодной зимы отмечалось укорочение фазы глубокого покоя лишь у видов, происходящих из местностей с очень суровой зимой. Для теплолюбивых форм наши осенне-зимние условия оказываются слишком суровыми, вследствие чего при наличии холодной зимы у них удлиняется фаза глубокого покоя, а в более мягкие зимы — фаза последующего покоя. Следовательно, чем быстрее снижается температура, тем более продолжительной у теплолюбивых форм оказывается фаза глубокого покоя.

Вызываемые погодными условиями изменения в покоящемся состоянии растений обычно более отчетливо отражаются на изменении продолжительности составляющих период покоя фаз, чем на общей его продолжительности. Так, в зиму 1960/61 года удлинение фазы последующего покоя происходило за счет неко-

торого укорочения фазы глубокого покоя. Также Шнееле (1961) указывает на тенденцию у растений к уравниванию фаз развития: более быстрое прохождение одной фазы приводит к удлинению последующей фазы и наоборот. При этом в случае холодной зимы у более теплолюбивых форм удлиняется фаза глубокого покоя и укорачивается фаза последующего покоя, тогда как в более мягкие зимы между продолжительностью указанных фаз периода покоя имеют место обратные отношения.

В заключение можно отметить, что в наиболее благоприятную сторону в отношении снабжения нашего дендрологического района зимостойкими формами древесных пород выделяются ареалы 2, 4, 5, 6, 8, 13 и 16. Слабую зимостойкость обнаруживают древесные растения из ареалов 7, 10, 12, 14, 15. Растения из ареалов 1, 3, 9, 11, 17 по степени зимостойкости занимают промежуточное положение. Почти половина видов из этих ареалов оказываются в наших условиях недостаточно зимостойкими. Сделанное заключение не для всех ареалов имеет одинаковое значение, так как из некоторых ареалов исследованию подвергалось очень ограниченное количество видов.

В ы в о д ы

Настоящей работой преследовалась цель выяснения на основе результатов собственных исследований и литературных данных зависимости периода покоя у древесных растений различного происхождения с другими проявлениями их жизнедеятельности: с интенсивностью и продолжительностью роста побегов, со сроками листопада, способностью черенков к укоренению, интенсивностью водообмена в осенне-зимний период, потребностью в пониженных температурах и морозоустойчивостью, а также установления степени изменчивости периода покоя и составляющих его фаз от климатических условий и происхождения растений. Полученные результаты позволяют сделать следующие заключения:

1. Свойственный древесным растениям умеренного климата период покоя формировался в результате приурочивания к сезонным изменениям климата тех ритмов в росте растений, которые намечались у них в прежние геологические эпохи в условиях более теплого климата.

Усиление ксероморфизма условий обитания растений можно считать наиболее вероятной первопричиной, обусловившей у растений более продолжительную приостановку ростовых процессов.

2. При изучении периода органического покоя удобно производить его разделение на три фазы: фазу предварительного покоя, фазу глубокого покоя и фазу последующего покоя.

3. Фаза предварительного покоя у почек древесных пород обуславливается деятельностью листьев, от которых исходит стимул, сдерживающий почки от несвоевременного пробуждения в год их заложения. Продолжительность фазы предварительного покоя находится в зависимости от длительности роста побегов.

4. Переход древесных растений в состояние глубокого покоя совершается по мере усиления иссушающего напряжения факторов внешней среды и завершения формирования листового аппарата.

5. Основное значение фазы глубокого покоя заключается в задержке ростовых процессов в то время, когда для фотосинтетической деятельности листьев имеются еще благоприятные условия, вследствие чего становится возможным переключение питательных веществ на выполнение других функций: закладку плодовых почек, рост плодов, вызревание побегов и отложение их в запас.

6. Наиболее приспособленные к нашим условиям древесные растения завершают фазу глубокого покоя к установлению устойчивой зимней погоды, когда растениям биологически целесообразно больше сдерживать ростовые процессы за счет использования внутренней энергии, так как тот же физиологический эффект достигается отсутствием во внешней среде благоприятных для роста условий.

7. Наименее малочисленную группу среди изученных древесных пород составляют растения с продолжительной фазой глубокого покоя, причем данная группа объединяет растения с различной степенью морозостойчивости.

8. Наблюдается довольно полное совпадение у древесных растений между продолжительностью фазы глубокого покоя и потребностью их в пониженных температурах, в связи с чем представляется возможным при наличии холодильных установок определение состояния покоя у растений вместо обычного длительного лабораторного метода выдерживания срезанных ветвей в теплом помещении производить более быстрым методом промораживания.

9. Древесные породы с продолжительным глубоким покоем обычно отличаются долговечностью, обладают медленным ростом побегов и кольцепоровым типом строения древесины.

10. Затяжным ростом побегов и в связи с этим слабо выраженным состоянием покоя характеризуются растения сырых мест произрастания, что однако не мешает им развивать высокую морозостойчивость, вследствие чего физиологические особенности этих растений требуют дальнейшего подробного изучения.

11. Результаты определения интенсивности водообмена показывают, что уходящие под зиму с низким содержанием воды

древесные растения обычно характеризуются слабой интенсивностью транспирации побегов и оказываются морозоустойчивыми. Исключение составляют растения из влажных мест обитания.

12. Сопоставление данных по легкости укореняемости срезаемых побегов с содержанием в них воды и ритмикой роста показывает, что к легко укореняемым формам относятся растения со слабо выраженным периодом покоя и с интенсивной транспирацией побегов в осенне-зимний период.

13. Менее приспособленным к нашим условиям древесным растениям свойственны более поздние сроки начала и окончания листопада, чем для более приспособленных видов.

14. Выявляется определенная зависимость продолжительности и глубины периода покоя от происхождения растений и климатических условий. У растений происхождения из районов с теплым климатом наблюдается тенденция в холодные зимы удлинять фазу глубокого покоя, а в мягкие зимы — фазу последующего покоя.

15. Древесные растения из теплого (атлантического и степного) климатов имеют соответственно и более длительный период покоя, в то время как растения из районов с затяжной и суровой зимой имеют короткую фазу глубокого покоя.

16. В большинстве случаев виды с широким ареалом распространения имеют непродолжительные фазы глубокого и последующего покоя.

17. Закономерной зависимости у древесных растений между продолжительностью периода покоя и степенью морозоустойчивости установить не удалось. Для успешной перезимовки растений имеет значение не столько еще общая продолжительность периода покоя, сколько приуроченность составляющих его фаз к характерным для данной местности особенностям изменения климатических условий.

18. Достаточно высокую зимостойкость в наших условиях обнаруживают растения из Средней и Восточной Европы, Западной Сибири, горных районов Казахстана и северной части Северной Америки. Слабая зимостойкость отмечалась у древесных растений происхождения из Малой Азии, Ирана, Афганистана, Центрального Китая, Японии, тихоокеанского побережья Северной Америки. Средней морозоустойчивостью характеризуются древесные породы из Западной Европы, Балканского полуострова, степей и пустынь юго-восточной Европы, Средней Азии, Монголии, из Дальнего Востока, юго-восточных Штатов и атлантического побережья Северной Америки.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. М., 1950. Вопросы водного режима растений. Проблемы ботаники, вып. 1.
- Артюшенко З. Т. и Соколов С. Я., 1955. Формирование почек и развитие годичных побегов у некоторых древесных пород. В сб.: Интрод. раст. и зеленое строительство. Изд-во АН СССР, вып. 4.
- Берг Л. С., 1938. Природа СССР. М.
- Былда А. З., 1952. О годичном цикле развития у плодовых растений. Природа, 2.
- Ванин А. И., 1960. Дендрология. Гослесбумиздат, Л.
- Васильев И. М., 1956. Зимовка растений. Изд-во АН СССР, М.
- Васильев П. И., 1930. Зимнее испарение однолетних побегов разных сортов яблони. Научно-агрон. журн., 7, № 2.
- Витковский В. Л., 1959. Влияние пониженной и повышенной температуры в осенне-зимнее время на состояние почек черной смородины. ДАН АН СССР, т. 126, № 4.
- Вольф Э. Л., 1917. Наблюдения над морозостойкостью древесных растений. Тр. по прикл. ботан., № 1 (98). Цит. по Лебедеву Г. И., 1953.
- Генкель П. А. и Окнина Е. З., 1948. О состоянии покоя у растений. ДАН СССР, т. 62, № 3.
- Генкель П. А. и Ситникова О. А., 1953. Состояние покоя у растений и морозоустойчивость. Тр. Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева, т. 8, вып. 1.
- Гордягин А., 1925. К вопросу о зимнем испарении древесных пород. Тр. Об-ва естествоисп. при Казанском гос. ун-те, т. 1, вып. 5.
- Гребинский С. С., 1961. Рост растений. Изд-во Львовского ун-та.
- Гужев Ю. А., 1957. Изучение периода покоя у плодовых растений. Журн. общей биологии, т. 18, № 4.
- Гулисашвили В. З., 1938. К вопросу о засухоустойчивости древесных и кустарниковых пород. Тр. Тбил. бот. ин-та, т. 3.
- Гулисашвили В. З., 1954. Стадийность в развитии древесных пород. Успехи совр. биологии, т. 38, вып. 3(6).
- Гурский А. В., 1957. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Гусев Н. А., 1959. Некоторые закономерности водного режима растений. Изд-во АН СССР, М.
- Джапаридзе Л. И., 1959. Реф. по С. О. Гребинскому, 1961.
- Дмитриева А. А., 1948. Фенология дикорастущей флоры Батумского ботанического сада. Бот. журн., т. 33, № 1.
- Елмаков С. И., 1961. Действие пониженных температур на развитие цветочных почек персика и абрикоса. В сб.: Селекция плодовых и ягодных культур на ежегодную урожайность и зимостойкость, М.
- Зединг Г., 1955. Ростовые вещества растений. Изд-во иностр. лит., М.
- Иванов Л. А., 1946. Свет и влага в жизни наших древесных пород. Докл. на 5-м ежегодном Тимирязевском чтении. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Карпов Г. К., 1957. Влияние температуры на фазы развития и формирование цветочных почек у яблони. Тр. Центр. генет. лабор. им. И. В. Мичурина, т. 6.
- Келлер Б. А., 1948. Основы эволюции растений. Л.—М.
- Кеммер Э. и Шульц Ф., 1958. Проблема морозоустойчивости плодовых культур. Изд-во иностр. лит., М.
- Клебе Г., 1905. Произвольное изменение растительных форм. М.
- Кобель Ф., 1957. Плодоводство на физиологической основе. Сельхозгиз.
- Ковалевский Д. В., 1947. Влияние сроков заготовки черенков черной смородины на их укоренение. Сад и огород, № 9.
- Козо-Полянский Б. М., 1949. Итоги работ Арборетума ботанического сада Казахской академии наук. Тр. Республиканск. ботан. сада, 1.

- Комиссаров Д. А., 1946. Применение ростовых веществ при вегетативном размножении древесных растений черенками. Изд-во ЦНИИЛХ, Л.
- Комиссаров Д. А., 1958. Биологические основы вегетативного размножения растений черенками. Докт. диссертация. Бот. ин-т им. В. Л. Комарова АН СССР.
- Кондо И. Н., 1946. Водный режим винограда в условиях засухи. Докл. Всес. совещ. физиол. раст., вып. 1. Тр. Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, т. IV, вып. 1.
- Кондо И. Н., 1955. О состоянии покоя (непрорастании) почек винограда. ДАН СССР, т. 102, № 3.
- Кузьмин А. Я., 1957. О гибели зимующих почек виноградной лозы. Тр. Центр. генет. лабор. им. И. В. Мичурина, т. 6.
- Кукк Э. И., 1957. Образование и дифференциация зачатков цветков яблони в условиях Эстонской ССР. Автореферат диссертации, Таллин.
- Лебедев Г. И., 1953. Акклиматизация древесных и кустарниковых пород. М.
- Лобанов Н. В., 1947. Методика изучения роста корней древесных культур при различных влажностях почвы. ДАН СССР, 55, 7.
- Лобанов Н. В., 1949. Микотрофный тип питания лесных деревьев. Лесное хозяйство, № 1.
- Любинский Н. А., 1957. Физиологические основы вегетативного размножения растений. Изд-во АН УССР, Киев.
- Максимов Н. А., 1952. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. Т. II, Изд-во АН СССР, М.
- Мичурин И. В., 1948. Сочинения. Т. II, М., стр. 261.
- Мороз Е. С., 1948. Экспериментально-экологические исследования периода покоя у древесных растений. Эксперимент. ботаника, сер. 4, вып. 6.
- Морозов Г. Ф., 1914. Биология наших лесных пород. СПб.
- Мурзова Р. М., 1951. Сравнительное интродукционное изучение рябинок в Ташкенте. Тр. Ботан. сада АН Узб. ССР, вып. 2.
- Нестеров Я. С., 1962. Период покоя плодовых культур. М.
- Никитин Н., 1882. Способность ивовых черенков укореняться. Изв. Петр. Акад., год 5-й, вып. 2.
- Остапович Л. Ф., 1949. Транспирация влаги побегами лиственных древесных пород в осенний, зимний и весенний периоды. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, вып. XIV.
- Перетолчин К., 1904. Изменение запасных веществ наших деревьев в период зимнего покоя. Изв. Лесного ин-та, вып. II.
- Перк А. Я., 1953. Значение воды в периоде покоя у растений. Диссертация, Тарту.
- Перк А. Я., 1960. О причинах вступления почек древесных пород в состояние покоя. Ученые записки ТГУ, вып. 82. Труды по ботанике III. Труды по физиологии растений. Тарту.
- Перк А. Я., 1961. Особенности водного режима древесных пород в связи с их морозоустойчивостью. Ученые записки ТГУ, вып. 101. Труды по ботанике V. Труды по физиологии растений. Тарту.
- Перк А. и Пийр Р., 1961. К характеристике фаз периода покоя у древесных пород. Ученые записки ТГУ, вып. 101. Труды по ботанике V. Труды по физиологии растений, Тарту.
- Петровская Т. П., 1954. Состояние покоя цветочных почек древесно-кустарниковых растений. Тр. Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева, т. 9.
- Петровская Т. П., 1954. Состояние протоплазмы клеток цветочных почек во время зимнего покоя. Булл. Главн. бот. сада, вып. 19.
- Погребняк П. С., 1944. Типология и экология леса. В кн.: Основы лесной типологии. Ч. 1, 2-е изд., изд-во АН УССР.
- Поликарпов В. П., 1956. Корнесобственное размножение вишни. Канд. диссертация. С.-х. академия им. К. А. Тимирязева, М.
- Поляркова А. И., 1924. О соотношении между глубиной зимнего покоя,

- превращением запасных веществ и холодостойкостью у древесных растений. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. 54, вып. 3.
- Проценко Д. Ф., 1958. Морозостойкость плодовых культур СССР. Изд-во Киевского ун-та.
- Проценко Д. Ф. и Полищук Л. К., 1948. О физиологических и биохимических особенностях морозостойкости плодовых культур. Киев.
- Раскатов П. Б., 1954. Физиология растений с основами микробиологии. М.
- Рахтеенко И. Н., 1958. Периоды роста активных корней древесных пород. В сб.: Биохимия и физиология растений. Минск.
- Резниченко А. Г., 1958. Биология плодовых и ягодных культур. Учпедгиз, М.
- Рычин Ю. В., 1959. Древесно-кустарниковая флора. Учпедгиз, М.
- Рязанцев А. В., 1934. Зимняя транспирация древесных пород и ее значение для их географического распространения. Известия Пермского биолог. ин-та, т. 9, № 1—3.
- Севастьянова Л. А. и Скворцова А. В., 1960. О зимостойкости древеснокустарниковых пород в Центральном сибирском ботаническом саду. В сб.: Физиология устойчивости растений, М.
- Сергеев Л. И., 1953. Выносливость растений. М.
- Сергеев Л. И., 1961. О методах диагностики плодовых растений на зимостойкость. В сб.: Селекция плодовых и ягодных культур на ежегодную урожайность и зимостойкость. М.
- Серебряков И. Г., 1947. О ритме сезонного развития растений подмосковских лесов. Вестн. Московского ун-та, № 6.
- Серебряков И. Г., 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.
- Серебряков И. Г., 1952. О длительности жизни листа и факторах, ее определяющих. Ученые записки Московск. гор. пед. ин-та им. В. П. Потемкина, т. 19, вып. 1.
- Туманов И. И., 1940. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. Сельхозгиз.
- Туманов И. И., 1951. Основные достижения советской науки в изучении морозостойкости растений. Тимирязевск. чтения IX. Изд-во АН СССР, М.
- Тупицын Д. И., 1961. Динамика развития цветочных почек сливы как показатель их зимостойкости. В сб.: Селекция плодовых и ягодных культур на ежегодную урожайность и зимостойкость. М.
- Турецкая Р. Х., 1961. Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. Изд-во АН СССР, М.
- Флора Ленинградской области. Из-во Ленинградского ун-та. 1957.
- Шолохов А. М., 1961. Зимостойкость абрикоса в связи с морфогенезом цветочных почек. В сб.: Селекция плодовых и ягодных культур на ежегодную урожайность и зимостойкость. М.
- Чендлер У., 1960. Плодовый сад. Сельхозгиз, М.
- Шнелле Ф., 1961. Фенология растений. Гидрометеорол. изд., Л.
- Штефан Н. Н., 1952. Корнесобственное размножение сливы. Канд. диссертация Моск. с.-х. академии им. К. А. Тимирязева.
- Эддикот Ф., 1958. Опадение органов растений и регуляторы роста. В сб.: Регуляторы роста растений в сельском хозяйстве. Изд-во иностр. лит.
- Bärner, J., 1942—1943. Die Nutzhölzer der Welt. I, II, III. Eesti NSV floora. I ja II osa, Tallinn, 1957, 1958.
- Haberlandt, G. G., 1893. Botanische Tropenreize, Leipzig.
- Howard, W., 1906. Untersuchung über Winterruheperiode der Pflanzen. Halle a. S.
- Klebs, G., 1911. Über die Rhythmik in der Entwicklung der Pflanzen. Jena.
- Klebs, G., 1915. Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten. Jahrb. f. wiss. Bot., 56.

- Lakon, G., 1912. Die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze. Ztschr. Bot., 4.
- Loeb, J., 1924. Regeneration.
- Mathiesen, A., 1934. Dendrologia. Akad. Metsaseltsi kirjastus, Tartu.
- Molisch, H., 1909. Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen. Jena.
- Paivel, A., 1959. Tähtsamad Eesti NSV-sse introdutseeritud puuliigid. Teatmik metsamajanduse töötajale, Tallinn.
- Palk, J., 1960. Ouna- ja ploomipuude omajuursest paljundamisest. Sots. Põllum., Nr. 4.
- Schimper, A., 1935. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Bd., 1, Jena.
- Skibbe, B., 1958. Agrarwirtschaftsatlas der Erde in vergleichender Darstellung. Gotha.
- Studhalter, R., 1955. Tree Growth. Botanical Review, v. 21, Nr. 1—3.
- Trieb, M., 1887. Quelques observations sur la végétations dans lile de Jarva. Bull. Soc. v. Botanique de Bruxelles.
- Viil, J., 1961. Varuainete dünaamika õunapuu üheaastastes võrsetes. TRU toimetised, 101, Tartu.
- Weber, F., 1916. Über ein neues Verfahren, Pflanzen zu treiben, Acetylenmethode. Sitzb. Akad. Wiss. Wien, Abt. 1.
- Wright, H., 1905. Foliar periodicity of endemic and indogenous trees in Ceylon. Ann. Bot. Gard. Peradeniya.

PUUTAIMEDE PUHKEPERIOODI ÖKOLOOGILIS-FÜSIOLOOGILINE UURIMINE

A. Perk ja L. Hallop

Resümee

Käesoleva uurimise eesmärgiks oli selgitada eksperimentide ja kirjanduse andmete põhjal erineva päritoluga puu- ja põõsataimede puhkeperioodi sõltuvust teistest eluavaldustest: võrsete kasvu intensiivsus ja kestus, lehtede langemine, võrsepistikute juurdumisvõime, veevahetuse intensiivsus sügis-talvisel perioodil, madala temperatuuri vajadus ja külmakindlus. Samuti uuriti puhkeperioodi ja selle faaside muutumise astet sõltuvuses kliimast ja taimede päritolust.

Saadud tulemused lubavad järeldada järgmist.

1. Parasvõõte puutaimede puhkeperiood on eelgeoloogilistel aegadel soojem kliima puhul kujunenud kasvurütmiki kohastumise tulemus. Taimede elukeskkonna kseromorfsemaks muutumine on arvatavasti põhjustanud kasvuprotsesside pikemaajalist seisakut.

2. Orgaanilise puhkeperioodi uurimisel on sobiv eristada kolme faasi: eel-, sügav- ja järelepuhkefaasi.

3. Puutaimede pungade eelpuhkefaasi põhjustab lehtede tegevus, mis väldib pungade enneaegset puhkemist nende formeermise aastal. Eelpuhkefaasi kestus sõltub võrsete kasvuaja pikkusest.

4. Puutaimede sügavpuhkeseisundisse minekut põhjustavad väliskeskkonna faktorid — kuivatava toime tugevnemine seoses leheparaadi täieliku väljakujunemisega.

Sügavpuhkefaasi peamine tähtsus seisneb kasvuprotsesside pidurdamises sel ajal, kui lehtedel on fotosünteesiks soodsad tingimused, võimaldades toitaineid suunata teiste funktsioonide toimumiseks, nagu viljapungade moodustumine, viljade kasv, võrsete valmimine ja tagavaraainete ladestumine.

6. Eesti NSV-s lõpetavad rohkem kohanenud puutaimed sügavpuhkefaasi püsivate talvekülmade saabumise ajaks, millal taimedel ei ole bioloogiliselt otstarbekohane kasvuprotsesside vältimiseks kasutada sisemist energiat, sest samasugust füsioloogilist efekti on võimalik saavutada kasvuks sobivate väliskeskkonna-tingimuste puudumisega.

7. Uuritud puutaimedest kõige väiksema liikide arvuga rühma moodustavad pika sügavpuhkefaasiga, kuid erineva külmakindlusega taimed.

8. Puutaimedel esineb võrdlemisi täielik kokkulangemine sügavpuhkefaasi kestuse ja madalate temperatuuride vajaduse vahel. Sõltuvalt sellest võimaldab külmutusseadeldiste kasutamine määrata taimede puhkeolekut kiiremini kui suhteliselt pikka aega nõudev laboratoorne meetod.

9. Pika sügavpuhkefaasiga puutaimed on harilikult ka pika elueaga. Neile on iseloomulik võrsete aeglane kasv ja puidusoonte rõngakujuline asetus.

10. Niiskete kasvukohtade taimedele on iseloomulik võrsete pikk kasvuperiood ja mittesügav puhkeolek, mis aga ei pidurda neil kõrge külmakindluse saavutamist. Nende taimede füsioloogilised iseärasused vajavad edaspidist üksikasjalikumalt uurimist.

11. Talvitumisele minevate puutaimede veevahetuse intensiivsuse määramine näitab, et madala veesisaldusega võrsetel on madal transpiratsiooni intensiivsus ja suhteliselt kõrge külma-kindlus. Erandiks on niiskete kasvukohtade puutaimed.

12. Võrse pistikute juurdumisvõime võrdlemine veesisalduse ja kasvurütmiga näitab, et kergesti juurduvatel vormidel ei ole sügavpuhkeperioodi ja esineb võrsete intensiivne transpiratsioon sügis-talvisel perioodil.

13. Eesti NSV-s vähem kohastunud taimedele on omane lehtede langemise alguse ja lõpu hilisemad ajad, võrreldes rohkem kohastunud liikidega.

14. Puutaimede puhkeperioodi kestuse ja sügavuse ning päritolu ja kliimatingimuste vahel ilmneb kindel sõltuvus. Soojema kliimaga rajoonidest pärinevatel taimedel esineb tendents külmal talvedel sügavpuhkefaasi pikenemiseks, soojadel talvedel aga järempuhkefaasi pikenemiseks.

15. Soojast — atlantilisest ja stepikliimast pärinevatel puu-

taimedel on vastavalt pikem, kestva ja karmi talvega rajoonidest pärinevatel taimedel aga lühem sügavpuhkefaas.

16. Laia levikuareaaliga liikidel on enamikel juhtudel lühike sügav- ja järelpuhkefaas.

17. Seaduspärast otsest sõltuvust puutaimedel puhkeperioodi kestuse ja külmakindluse vahel ei täheldatud.

Taimede edukaks talvitumiseks ei ole niivõrd tähtis puhkeperioodi üldkestus, kui võrd selle faaside vastavus antud kasvukoha kliima iseärasustele.

18. Eesti NSV-s on suhteliselt kõrge talvekindlusega Kesk- ja Ida-Euroopast, Lääne-Siberist, Kasahstani mägirajoonidest ja Põhja-Ameerika põhjaosast pärinevad puutaimed. Nõrga talvekindlusega on Väike-Aasiast, Iraanist, Afganistanist, Kesk-Hiinanast, Jaapanist ja Põhja-Ameerika läänerannikult pärinevad puuliigid. Keskmise talvekindlusega on Lääne-Euroopast, Balkani poolsaarelt, Kagu-Euroopa stepi- ja kõrberajoonidest, Kesk-Aasiast, Mongooliast, Kaug-Ida, Põhja-Ameerika kaguosariikidest ja idarannikult pärinevad taimed.

ÖKOLOGISCH-PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN DER RUHEPERIODE BEI HOLZGEWÄCHSEN

A. Perk und L. Hallop

Zusammenfassung

Zum Ziel der vorliegenden Arbeit wurde die Erforschung der Ruheperiode von Bäumen und Sträuchern verschiedenen Herkommens im Zusammenhange mit anderen Erscheinungen ihrer Lebens-tätigkeit wie Intensität und Dauer des Triebwuchses, Zeiten des Laubfalles, Wurzelbildung der Reiser, Intensität des Wasserhaushaltes während Herbst und Winter, die Benötigung niedriger Temperaturen, Kälteresistenz, die Veränderungsamplitude der Ruheperiode und ihrer Phasen in Abhängigkeit von klimatischen Bedingungen und Herkunft gesetzt. Die Arbeit enthält Versuchsergebnisse sowie eine Übersicht der Literatur.

Es wird vorgeschlagen, die organische Ruheperiode in drei Phasen zu teilen: die Vor- Voll- und Nachruhe. Die Vorruhe wird durch die Tätigkeit der Blätter bestimmt, die einen verfrühten Knospenaustrieb im Jahre ihrer Anlage verhindern. Der Eintritt in die Vollruhe wird durch eintrocknende Faktoren der Außenwelt und durch die Vollendung der Formierung der Blattapparatur eingeleitet.

Für unser Klima gut angepaßte Holzgewächse beenden die Vollruhe zum Beginn der anhaltenden Winterfröste. Ein verhält-

nismäßig gutes Übereinkommen besteht zwischen der Dauer der Vollruhe und der Benötigung niedriger Temperaturen. Holzgewächse mit langer Vollruhe zeichnen sich durch Langlebigkeit, langsamen Triebwuchs und Ringtüpfelung des Holzes aus. Holzgewächse, die dem Winter mit niedrigem Wassergehalt entgegengehen, weisen häufig geringe Transpiration der Triebe und gute Kälteresistenz auf. Als Ausnahme können Arten feuchter Herkunftsstellen angesehen werden, welche trotz langandauernden Triebwuchses, schwach ausgeprägter Ruheperiode und hohen Wassergehaltes sich dennoch durch hohe Kälteresistenz auszeichnen. Zu leichtwurzelnden Holzgewächsen gehören Formen mit schwach ausgeprägter Ruheperiode und intensiver Triebtranspiration während Herbst und Winter. Holzgewächse, denen unsere klimatischen Verhältnisse weniger ansprechen, charakterisiert eine weite Amplitude zwischen Beginn und Beendigung des Laubfalles im Vergleich zu besser akklimatisierten Arten. Bei Holzgewächsen, die aus milderem Klima stammen, tritt bei rauher Witterung oft eine Verlängerung der Vollruhe ein, während milder Winter aber nimmt die Nachruhe zu.

Holzgewächse warmer atlantischer und Steppengebiete weisen eine langandauernde Ruheperiode auf, für Arten aus Gegenden mit rauhem und langem Winter ist eine kurze Vollruhe bezeichnend. Eine kurze Voll- und Nachruhe ist auch häufig für weit verbreitete Arten charakteristisch. Für eine erfolgreiche Überwinterung ist die Gesamtlänge der organischen Ruheperiode weniger maßgebend im Vergleich zu den örtlichen klimatischen Bedingungen gut übereinstimmender Ruhephasen.

Aus den Ergebnissen wird die Folgerung gezogen, mit welchen Gebieten der Austausch von Holzgewächsen am erfolgreichsten ausgeführt werden kann.

О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ РОЛИ ФЛОРИДЗИНА В КАЧЕСТВЕ β -ИНГИБИТОРА И СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА В ПОБЕГАХ ЯБЛОНИ¹

Л. Сарану

Флоридзин впервые был выделен Конинком из корней яблони еще в 1835 году. Согласно многим исследованиям (1—9) флоридзин содержится в корнях, коре, листьях и семенах яблони. В побегах яблони флоридзин является одним из важных веществ (10). В листьях его содержание составляет 2—2,5% от сухого веса (11), а в семенах — до 8% (3). Харвей (1) приводит данные относительно содержания флоридзина в тканях яблони. Флоридзин приурочен к тканям с активной жизнедеятельностью. По Марре (12) и Бернеру (6) флоридзин и флоретин оказывают на рост растений ингибирующее действие. Согласно данным других исследователей (9) флоридзин вызывал задержку роста колеоптилей и значительно ослаблял стимулирующее действие индолилуксусной кислоты (ИУК), а также обуславливал потемнение окраски ткани на концах отрезков колеоптилей. Ингибирующее действие флоридзина отмечено также на тканях тех растений, в которых его непосредственно не обнаруживается (13). Из корней яблони флоридзин может диффундировать в почву, где он разлагается бактериями. При этом образуется флоретин, флороглюцин, флоретиновая и п-оксибензойная кислота. Из продуктов распада флоридзина только флоретиновая кислота оказывает на рост колеоптилей стимулирующее влияние (5).

Хотя в молекуле флоридзина кольцо А представляет остаток флороглюцина, но, по-видимому, он синтезируется не из флороглюцина, а образуется в результате конденсации ацетата. Кольцо Б в составе молекулы флоридзина синтезируется, по-видимому, из фенилаланина или тирозина (7, 11). Флоридзин синтезируется в молодых листьях, причем на свету интенсивнее, чем в темноте (7).

Ханкок, Барлоу и Лейси (9) указывают, что роль флорид-

¹ При проведении экспериментальных работ оказывали помощь студенты Т. Сутт, Х.-Л. Таппо, М. Ляйт и К. Ярвисте, которым автор выражает свою глубокую благодарность.

зина в обмене веществ яблони остается до сих пор невыясненной. Лучше изучено физиологическое действие флоридзина у животных организмов и человека (14—18).

Хемберг (19) обнаружил в покоящихся верхушечных почках у ясеня кислые ингибиторы. С выходом почек из состояния покоя последние исчезли. Филипс и Уаринг (20) обнаружили, что в метанольных экстрактах из *Acer pseudoplatanus* содержится ингибитор с R_f 0,7. Максимальное его содержание в побегах приходится на начало зимы, а в листьях — на конец августа. Предполагается, что ингибитор образуется в листьях и передвигается в верхушки побегов, где происходит его накопление. У растений, перенесенных с длинного дня на короткий день, содержание ингибиторов выше, чем в случае выдерживания их на длинном дне, что согласуется также с наблюдениями Аллеветта (21). Наиболее сильное влияние при этом оказывает красный свет, тогда как интенсивность света существенной роли не играет (22). Обусловленное коротким днем состояние покоя снималось длинным днем. На коротком дне состояние покоя нарушалось гиббереллиновой кислотой и прерыванием темного периода (23).

Хендершот и Уолкер (24), исследовавшие изменение содержания регуляторов роста в цветочных почках персика, нашли, что в большом количестве ингибиторы роста встречаются в период с августа до февраля. Содержание ингибиторов находится в положительной корреляции с глубиной периода покоя. В период глубокого покоя содержание ингибиторов достигает максимума. По мере выхода растений из состояния покоя их содержание уменьшается и полностью исчезает за две недели перед цветением. Стимулятор роста появляется в январе, и больше всего его содержится весной во время цветения. По Аллари (25, 26) в почках дуба β -ингибитора больше всего содержится во время глубокого покоя в октябре, когда интенсивность дыхания побегов находится в минимуме (28). Во время глубокого покоя почки не удается спровоцировать к росту даже при обработке химическими веществами и подобное воздействие не отражается на содержании β -ингибитора. Наличие данного ингибитора проявляется еще и в январе; полностью он исчезает только перед распусканием почек. С началом роста β -ингибитор появляется вновь (27). По Аллену (29) кислый ингибитор играет существенную роль в регулировании периода покоя у *Pinus palustris*. При нарушении зимнего покоя уменьшалось содержание β -ингибитора и повышалось содержание стимулятора роста, который по R_f соответствовал ИУК. Огасавара (30) показал, что содержание ИУК в почках и хвое у *Pinus densiflora* с возрастом дерева снижалось, а содержание ингибитора возрастало. Кувэй (31) выделил из *Pinus pinaster* стимулятор, идентичный с ИУК, и неизвестной природы ингибитор (R_f 0,6—0,8).

Варга (32) провела подробные исследования экстрагирующихся из сочных плодов ингибиторов роста. На хроматограммах с использованием в качестве растворителя изопропанол- NH_3 -вода (10:1:1) при R_f 0,0—0,1 обнаружены яблочная, винная и лимонная кислота, при R_f 0,15—0,20 — янтарная и аскорбиновая кислота. При R_f 0,17 обнаружена кофейная и при R_f 0,25 — хлорогеновая кислота. Все эти кислоты обладали при низких концентрациях стимулирующим, а при высоких концентрациях — тормозящим действием. Поэтому их нельзя считать основными тормозящими рост плодов веществами.

Ингибиторы роста, в особенности встречающиеся в комплексе β -ингибитора, более детально исследовали Варга и Кёвес. Варга (33), изучая эфирные экстракты из плодов 26 видов растений, нашла, что во всех исследованных плодах содержатся термостабильные ингибиторы роста. Она (34, 35) полагает, что в зоне β -ингибитора встречаются различные ароматические кислоты, являющиеся производными бензола или фенола. Встречающиеся в этой зоне вещества характеризуются слабыми свойствами и чувствительностью к щелочам. Кёвес (36) указывает, что в зоне β -ингибитора с R_f 0,55—0,85 находится коричная кислота и ее производные, кумарин, феруловая кислота, о- и п-кумаровые кислоты, а также производные бензойной кислоты — салициловая и оксибензойная.

Основным ингибирующим веществом в зоне β -ингибитора является салициловая кислота (R_f 0,6—0,7), дающая фиолетовую флуоресценцию и окрашивающаяся в присутствии FeCl_3 в фиолетовый цвет. Весьма активными являются производные коричной кислоты (36, 37). Варга и Кёвес (38) нашли, что элюат β -ингибитора из молодых плодов вызывал сначала усиление, а по мере созревания плодов — прогрессирующую задержку роста coleoptилей овса. В клубнях картофеля во время периода покоя встречаются в комплексе β -ингибитора коричная и салициловая кислота (39). Свойственные древесным растениям в комплексе β -ингибитора вещества еще не удалось идентифицировать.

В зоне R_f 0,9—1,0 располагаются эфирные масла, которые по силе ингибирующего действия приближаются к действию β -комплекса. К ним относятся в основном ароматические кетоны и альдегиды, а также свободные или эфиризированные фенолы и производные фенилпропана (32).

Из приведенного обзора видно, что рост растений регулируется не одним, а несколькими как активными, так и тормозящими рост веществами. Растения располагают сложным комплексом регуляторов роста.

Лаквилл (4), исследуя состав регуляторов роста в кислотной фракции эфирной вытяжки из листьев, плодов и семян яблони, нашел три ауксина (1, 2 и 3) и два ингибитора (1 и 2). В слабо

проросших семенах состав регуляторов роста не отличался от такового у листьев. В дальнейшем наблюдалось накопление особенно ауксина 3 и ингибитора 2.

Наличие ИУК у яблони впервые установлено Рауссендорф-Баргеной (40, 41). Она идентифицировала в мякоти плодов яблони малонил-триптофан, индолил-3-карбовоную, 2-ОН-ИУК, ИУК, индолил-3-альдегид (в спелых плодах) и этиловый эфир ИУК (в незрелых плодах). В гидролизате остатка после эфирной экстракции были найдены ИУК-аспарагиновая кислота и два соединения ИУК с другими аминокислотами. Рауссендорф-Барген полагает, что ИУК принимает участие в регуляции роста в тканях яблони. Наличие ИУК в семенах и плодах яблони подтверждается также исследованиями Дерки и Поупста (42).

Слабо изученной до сих пор остается сезонная динамика продуктов метаболизма флоридзина и других регуляторов роста у яблони, что и определило направление наших исследований, результаты которых обсуждаются ниже.

1. Материал и методика

В работах Ж. Нич и К. Нич (43) указывается, что в зависимости от экстрагентов, а также использованных при хроматографировании растворителей выявляются различные регуляторы роста. Поэтому для характеристики всего комплекса регуляторов роста и, особенно, при поисках новых регуляторов роста следует пользоваться различными способами экстракции и очищения экстрактов, а также применять различную технику хроматографирования. Регуляторы роста следует применять в той концентрации, в которой они встречаются в тканях растений. В большинстве случаев регуляторы роста являются неустойчивыми соединениями, чувствительными к свету, кислотам (индол-производные) и щелочам (фенолы). В связи с этим анализ их необходимо проводить по возможности быстро, при определенной рН и при низкой температуре. Указанные условия соблюдались нами при изучении регуляторов роста в побегах яблони.

Хроматографическое определение регуляторов роста в отдельных частях однолетних побегов (в коре, почках и листьях) у сортов яблони 'Белый налив' (летний сорт) 'Антоновка' (зимний сорт) проводилось начиная с весны 1961 года. Первый этап работы носил методический характер. Начиная с апреля 1962 года для определения физиологической активности регуляторов роста стали пользоваться в качестве биотеста колеоптилями пшеницы. Пробы побегов брались один раз в месяц из плодопитомника совхоза «Вазула» с 50 деревьев каждого подопытного сорта с различных частей кроны, по одному побегу с каждого дерева.

Фиксация и экстрагирование. Регуляторы роста обладают различной растворимостью. Среди них находятся соединения начиная от растворимых в эфире и кончая водорастворимыми. В связи с этим для экстракции регуляторов роста используются такие растворители как эфир, метанол, вода, этанол, этилацетат и т. д. Для экстрагирования регуляторов роста из побегов яблони удобно пользоваться эфиром, так как этот растворитель меньше всего извлекает из тканей гидрофильных затрудняющих хроматографирование примесей, экстрагирует в основном только свободные регуляторы роста и отгоняется при низкой температуре (34,6° С). Недостатком экстрагирования эфиром является быстрое окисление веществ при извлечении (наблюдается почернение ткани); некоторые производные фенола, яв-

ляющиеся по новейшим данным ростактивными веществами (44), извлекаются с трудом. Поэтому для экстрагирования нами использовался также метанол, так как по Ж. Нич (45) наилучшим способом приготовления экстрактов является замораживание навески в жидком азоте, лиофилизация и экстрагирование абсолютным метанолом. Абсолютный метанол обезвоживает ткани, вследствие чего деятельность окислительных ферментов прекращается и ткани не изменяют окраски. Обезвоживание метанола производилось с помощью металлического магния.

А. М. Гродзинский и Д. М. Гродзинский (46) рекомендуют проводить экстрагирование водой, так как встречающиеся в растениях регуляторы роста действуют в основном в гидрофильной среде. Поэтому водные вытяжки, по-видимому, характеризуют ростовые вещества в исследуемых тканях наиболее полно. Действительно, имеются данные (47, 48), согласно которым физиологическая активность водяных экстрактов иногда оказывается выше, чем эфирной вытяжки. Однако из тканей яблоки вода извлекает много гидрофильных веществ, мешающих хроматографированию, для удаления которых до настоящего времени не разработано удовлетворительного метода. Кроме того, некоторые ингибиторы плохо растворяются в воде. Наконец, при извлечении водой регуляторы роста могут вновь образоваться вследствие гидролитического распада связанных соединений и легко окисляются под влиянием кислорода воздуха. Поэтому мы пользовались водой только в сочетании с экстрагированием метанолом, т. е. первые два раза экстрагировали метанолом (одновременно происходила и фиксация), а затем последующее экстрагирование производилось водой. Под влиянием метанола происходит денатурация большей части белков, вследствие чего уменьшается их переход в водный экстракт.

В связи с тем, что отсутствовала возможность для лиофилизации, то для анализа нами всегда применялся свежий материал. Пробы коры вместе с почками или листья разрезались ножницами по возможности на более мелкие кусочки. К средней навеске (10 г) прибавлялось 50 мл предварительно охлажденного метанола или же свежеочищенного от перекисей и слабо подкисленного (2 мл 2% соляной кислоты на 100 мл) эфира и для улучшения фиксации колбы с пробами выдерживались четыре часа на охлаждающей смеси из льда и поваренной соли (-21°C) в темноте. Повторное экстрагирование проводилось с теми же экстрагентами (40 мл) в течение двух часов при температуре от 0° до $+5^{\circ}$ на аппарате для встряхивания. Экстрагирование при более высокой температуре вызывает дополнительное образование регуляторов роста из связанных соединений и предшественников, а также усиливает окислительное разрушение ауксинов. Неучитывание данного обстоятельства может существенно исказить результаты определения, так как по Бойчуку (49) именно содержание свободных регуляторов роста положительно коррелирует с интенсивностью роста растений. Экстрагирование в третий раз в случае обработанной эфиром пробы проводилось в 30 мл эфира. Затем экстракты сливались вместе и эфир выпаривался в фарфоровых чашечках при комнатной температуре под тягой. Остаток растворяли в небольших порциях 82%-ного этанола (всего 2 мл). Экстракт сохраняли до следующего дня в маленьких закрытых пробкой пробирках.

Из мязи, оставшейся после извлечения свободных ауксинов, извлекали связанные регуляторы роста. В связи с тем, что гидролиз связанных регуляторов с помощью 1 н. едкого натрия при температуре 120° (2 атм) обуславливает их распад (50), то щелочной гидролиз нами проводился при 80° . Затем 50 мл гидролизата взбалтывалось с эфиром в делительной воронке один раз в щелочной среде с рН 8 и два последующих раза в кислой среде с рН 3,5. Подщелачивание среды производилось прибавлением насыщенного раствора NaHCO_3 (приблизительно $\frac{1}{6}$ часть к объему экстракта), а подкисление — 1 н. HCl . Эфирные экстракты сливались вместе, и после выпаривания эфира остаток доводили этанолом до 2 мл.

К варианту с метанолом прибавлялось при третьем экстрагировании

50 мл воды. Водные вытяжки соединялись с метаноловым экстрактом и сгущались вакуумдистилляцией или в фарфоровых чашечках с помощью вентилятора под тягой при комнатной температуре. После сгущения водяного экстракта проводили вакуумфильтрацию через стеклянный фильтр. Во избежание закупорки пор фильтра прибавлялось немного асбеста. После этого экстракт вливался в делительную воронку, и проводили разделение его на щелочную и кислую фракцию (5).

Из оставшейся после обработки метанолом мязки извлекали связанные ростовые вещества горячей водой (80°). Из воды регуляторы роста переводились в эфир и затем эфир выпаривался.

В связи с тем, что при очищении экстрактов может происходить разрушение регуляторов роста, то для этой цели нельзя пользоваться сложными приемами и сильными реагентами. Осветление экстрактов 10%-ным раствором основного укусуснокислого свинца и осаждение излишнего свинца насыщенным раствором углекислого аммония не дало желаемых результатов, так как при таком способе теряется часть регуляторов роста.

Хроматографирование. Для хроматографического разделения и химического проявления регуляторов роста приготавливались хроматограммы (использовалась быстродвижущаяся хроматографическая бумага № 2) размером 36 × 36 см. На линию старта наносились в виде полоски длиной 1,5 см растворы метчиков и исследуемые смеси (30—50 μ л) с учетом чувствительности проявителя. На таких больших хроматограммах представляется возможным разгонять все экстракты в одинаковых условиях, что очень важно для получения сравниваемых данных. Нижний край хроматограмм закрепляли между стеклянными палочками, концы которых скреплялись резиновыми колечками. Через верхний край хроматографической бумаги продевали нитку, с помощью которой хроматограммы прикреплялись пластилином к боковым стенкам четырехгранного стеклянного сосуда, который сверху плотно закрывался стеклом. После насыщения хроматограмм парами растворителя (1—1,5 часа) их погружали нижним концом в растворитель. Наилучшим растворителем оказалась смесь изопропанол-NH₄OH-вода (80 : 5 : 15), с помощью которой до сих пор получено больше всего сравниваемых данных. В некоторых случаях в качестве нейтрального растворителя использовали изобутанол-метанол-вода (80 : 5 : 15). При пользовании кислотными и нейтральными растворителями, необходимыми для разделения производных фенола, разделяемые вещества всегда имели большее значение R_f, вследствие чего они сосредотачивались все на верхней части хроматограмм и разделялись плохо. Разгонка проводилась в темноте при 18 или 25° соответственно в течение 20 и 16 часов. После этого карандашом отмечалось местонахождение фронта растворителя и хроматограмму высушивали в темноте до исчезновения запаха паров растворителя.

Флуоресцирующие в ультрафиолетовом свете (УФ) или поглощающие эти лучи (253,7 μ и) пятна на хроматограмме тщательно очерчивались обыкновенным карандашом перерывистой линией и отмечалась их окраска. После этого хроматограмма обрабатывалась парами аммиака и наблюдалось изменение окраски флуоресцирующих веществ (флавоноиды) в УФ-свете под влиянием аммиака.

Для избежания возможности перескока активных веществ через воздушную фазу или растворитель рекомендуется в случае биологического проявления хроматограммы разгонять пробы раздельно на полосках бумаги в узких стеклянных цилиндрах (54). Однако в таких условиях разделение веществ происходит плохо. Кроме того, при нанесении экстрактов на стартовую точку в случае биохроматографирования следует учитывать, что концентрация регуляторов роста в элюате (1—2 мл) должна быть такой же, как и в изучаемых тканях, т. е. на одну точку следует нанести количество вытяжки, соответствующей 1—2 г сырого веса исходной навески (46). Необходимое количество экстракта наносить на бумагу в виде точек нельзя, так как в таком случае хроматограммы будут перегружены. Для устрани-

ния этих недостатков и достижения по возможности одинаковых условий хроматографирования на лист хроматографической бумаги (36 × 36 см) наносили в виде черточки с протяженностью 8 см один экстракт (по 100 μ л) в трех повторностях. В этом случае регуляторы роста разделяются на хроматограмме в виде узких горизонтальных полосок и их R_f можно определить с довольно большой точностью. На использованных для химического проявления хроматограммах выравнивание пятен во время разгонки нами не отмечалось. Это может иметь место для веществ с очень низкой концентрацией, которые нами использованными проявителями не выявляются. Если же данное явление и имеет место, то оно повышает в условиях наших опытов лишь точность биологического проявления.

Химическое проявление. Для проявления производных индола используется чаще всего реактив Салковского в модификации Гордона и Вебера (55) — 50 мл 5% HClO_4 + 1 мл 0,05M FeCl_3 . Однако у яблони хорошие результаты дало проявление хроматограмм реактивом Эрлиха (1 г *p*-диметиламинобенальдегида + 10 мл концентрированной HCl + 90 мл 5% этанола). Для проявления фенолов, ароматических кислот и флавоноидов использовалась диазотированная сульфаниловая кислота в модификации Кирби-Берри (56) — 4,5 г сульфаниловой кислоты растворяют при нагревании в 45 мл 12 *n* раствора соляной кислоты и разбавляют водой до 500 мл. Часть этого раствора, из расчета 10 мл на одну хроматограмму, смешивают с равным объемом 4,5% раствора NaNO_2 и оставляют стоять на льду в течение 15 минут. Таким образом свежеприготовленный раствор смешивают перед употреблением с равным объемом 10% раствора Na_2CO_3 .

В качестве проявителя использовался также 1% раствор FeCl_3 в метаноле.

Однако химическое проявление регуляторов роста пригодно только лишь при изучении таких растительных объектов, которым свойственно высокое содержание указанных соединений. Кроме того, в вытяжках из растений всегда имеются вещества, которые хотя и не являются регуляторами роста, но могут давать цветные реакции с проявителями. Поэтому метод химического проявления хроматограмм играет в основном лишь вспомогательную роль при идентификации веществ, обнаруженных биотестом.

Биологическое проявление. Местонахождение веществ на хроматограммах отмечали в УФ-свете. Хроматограммы разрезали на десять полосок от линии старта до фронта растворителя по R_f и с учетом в УФ-свете отмеченными пятнами таким образом, чтобы в каждую полоску попало целое пятно. Зоны хроматограмм, в которых отсутствовало свечение в ультрафиолете, разрезались по R_f . Вырезанные полоски помещали в тест-сосудики (пенициллиновые бутылочки), в которые предварительно было налито 2 мл фосфат-цитратного буфера с pH 5,0 (174 мг/л Na_2HPO_4 + 210 мг/л $\text{C}_6\text{H}_8\text{O}_7$) в 2% растворе сахарозы. В контрольные сосудики помещали чистые полоски хроматограмм, на которых отсутствовали разгоняемые вещества. В третью партию сосудов вносился ИУК (1 μ г/мл).

Для получения колеоптилей семена пшеницы сорта 'Диамант' намачивались в течение 2 часов в водопроводной воде и помещались для прорастания на 3—4 дня в темный термостат с температурой 25°. Следует особенно следить за тем, чтобы прорастание семян происходило в одинаковых условиях. Когда колеоптили достигали длины 1,5—2,0 см, они срезались и отбирались по длине так, чтобы разница между ними была не больше 0,2 см. Очень молодые колеоптили (1,0—1,2 см и короче), а также переросшие (2,0—2,5 см и длиннее) мало пригодны в качестве биотеста для обнаружения регуляторов роста: Отобранные колеоптили размещались на гладкой поверхности пробки в ряд таким образом, чтобы их верхушки находились на одном уровне. Затем с помощью двух лезвий безопасной бритвы, укрепленных параллельно на расстоянии 4 мм, вырезались из колеоптилей отрезки, отступая от верхушки на 3 мм.

В отрезках таких коротких колеоптилей совершается одновременно как

эмбриональный рост клеток, так и рост с помощью растяжения. Для удаления возможных запасов собственных регуляторов роста: отрезки колеоптилей помещались на два часа в дистиллированную воду. Отсюда они по 10 штук вносились в тест-сосуды с полосками хроматограммы. Для обеспечения снабжения кислородом отрезки должны плавать на поверхности раствора. Отрезки колеоптилей инкубировали при 25°С в течение 20 часов в темноте. Показано, что на рост колеоптилей объем элюата не оказывает заметного влияния, но имеет значение концентрация в нем ростового вещества. Затем отрезки размещались пинцетом на маленькой стеклянной пластинке по 10 штук в ряд и с помощью линейки измерялась их общая длина. Повторность опытов была 3-кратная. Максимальная ошибка опытов составляла 5%. В этих условиях величину различия от контроля свыше 15% можно считать достоверной.

Результаты определений наносили на гистограмму, на оси абсцисс которой отложены значения Rf, а на ординате — приросты колеоптилей в процентах. Прирост контроля принимали за 100%. Гистограмма отражает зависимость интенсивности роста отрезков колеоптилей в зависимости от действия элюатов из различных зон хроматограммы.

Для электрофоретического разделения регуляторов роста использовался фосфатный буфер (обычно с рН 7,0); падение напряжения на расстоянии 38 см составляло 350—400 В и сила тока — 12—17 мА при ширине использованной для фореграммы полоски бумаги в 20 см. Разгонка веществ электрофорезом продолжалась шесть часов.

В некоторых случаях для очищения и фракционирования экстрактов использовали иониты (57). С этой целью применялись катионит КУ-2 и анионит дауекс-2.

Для получения чистого препарата флоридзина использовали взятую в августе 1962 года пробу коры побегов яблони сорта 'Антоновка' весом 50 г. Кора измельчалась и экстрагировалась три раза метанолом и однократно водой на аппарате для встряхивания в течение 24 часов. После дистилляции метанола из теплого водного экстракта удаляли примеси липидов, и сгущенный водный экстракт ставился в холодильник для выкристаллизации флоридзина. Во время стояния экстракта в холодильнике на дне колбы образовались характерные для флоридзина игольчатые кристаллы. Отстоявшаяся жидкость, в которой флоридзин ввиду пониженной температуры слабо растворяется, сливалась. Флоридзин растворяли в горячей воде и четырехкратно очищали хлороформом в делительной воронке для удаления кверцитрина и пигментов. Затем флоридзин снова выкристаллизовывали в холодильнике. Выкристаллизацию флоридзина повторяли дважды.

Кристаллы флоридзина растворяли в метаноле и для полного очищения применяли препаративную хроматографию, для чего спиртовой экстракт в количестве 1 мл наносили в виде узкой полоски протяженностью 33 см на хроматографическую бумагу и разгоняли в нейтральном растворителе изобутанол-метанол-вода (80:5:15). После разгонки отмечали в УФ-свете зону флоридзина, вырезали ее, элюировали метанолом, и экстракт сгущали.

В некоторых случаях (для определения спектра поглощения в УФ-лучах) экстракт очищали еще дополнительно с помощью электрофореза. Для этого метанольный экстракт флоридзина в количестве 0,5 мл наносили в виде узкой черты протяженностью 10 см на бумагу и разгоняли электрофорезом в течение 6 часов при рН 6,7 для удаления следов электролитов. Из отмеченного в УФ-свете места расположения флоридзина на электрофореграмме элюировали его метанолом.

В дальнейшем для получения чистого препарата флоридзина и при спектрофотометрическом определении его концентрации (при 283 мμ) пользовались методикой, описанной Хатчинсоном и др. (7).

Основным недостатком использованной в работе методики следует считать то, что экстракты добывались из древесных растений, в то время как в качестве текст-объектов использовались травянистые растения. Устранения указанного недостатка следует ожидать от дальнейших исследований.

II. Идентификация флоридзина и продуктов его метаболизма

При биохроматографическом анализе встречающихся в одноплетных побегах и почках яблони регуляторов роста выяснилось, что в течение всего года на хроматограммах постоянно выявляется вещество с сильными тормозящими рост свойствами, ингибирующее действие которого на рост колеоптилей достигает максимума во время органического покоя побегов. Пятно данного ингибитора на хроматограмме располагается в зоне β -ингибитора, который впервые был описан Беннет-Кларком и Кеффордом (52). При пользовании в качестве метчиков салициловой, коричневой, кофейной, бензойной, п-оксибензойной и другими кислотами выяснилось, что свойства исследуемого вещества не совпадают со свойствами веществ, входящих по литературным данным в комплекс β -ингибитора.

Встречающееся у яблони в зоне β -ингибитора вещество хорошо экстрагируется этанолом, метанолом и этилацетатом. Водой и эфиром при низкой температуре оно экстрагируется с трудом. Его R_f при пользовании в качестве растворителя изопропанолом составляет приблизительно 0,65 и в 15% ацетате — 0,55. В УФ-лучах он флуоресцирует красно-оранжевым цветом. Из проявителей для производных индола исследуемое вещество дает цветную реакцию с реактивом Эрлиха и Салковского.

При проявлении хроматограмм диазотированной сульфаниловой кислотой (ДАСК), с которой дают цветную реакцию фенолы и ароматические кислоты, пятно исследуемого вещества приобретает оранжево-желтую, с $FeCl_3$ фиолетово-пурпурную, с $AlCl_3$ (реактив на флавоноиды) сине-зеленую, с 2,4-динитрофенолгидразидом (реактив на кетоны и альдегиды) — желтую и с $FeNH_4(SO_4)_2$ серовато-фиолетовую окраску. Судя по цветным реакциям со специфическими проявителями можно было полагать, что это вещество относится к числу фенолов, а также обладает свойствами кетонов.

С помощью электрофореза на бумаге экстрактов выяснилось, что исследуемое вещество обладает слабыми кислотными свойствами (характерное свойство для фенолов). При pH 7,0 оно перемещается в направлении анода; при pH 9,2 встречается в виде соли и еще легче перемещается в направлении анода. При pH 5,2 исследуемое вещество перемещается очень медленно в сторону катода (рис. 1). По Варга и Кёвеса (37) в зоне β -ингибитора встречается комплекс веществ. Поэтому представлялось очень важным выяснить, обуславливается ли обнаруживаемое на электрофореграммах и на хроматограммах ингибирующее действие и тем же веществом.

Для этого использовали кислую фракцию метанол-водного экстракта из побегов 'Антоновки', взятых 18 июня 1962 года, и эфирный экстракт (100 мл) из побегов 'Белый налив', которые

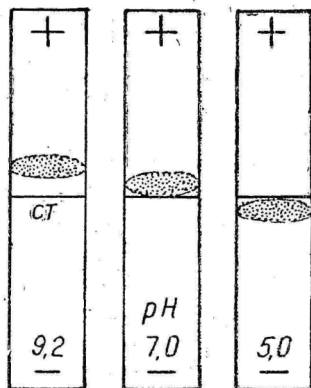


Рис. 1. Движение флоридзина при электрофорезе на бумаге в зависимости от рН буферного раствора. СТ — линия старта.

наносили на полоску бумаги шириной в 5 см и проводили электрофорез при рН 7,0 в течение шести часов.

На электрофореграмме отмечалось в УФ-свете местонахождение веществ, и их активность определялась биотестом. Результаты био-электрофореграфического анализа представлены на рис. 2. Как видно из данного био-электрофореграфического анализа, в экстрактах из побегов во время роста (июнь) встречались как ингибиторы, так и стимуляторы. В августе на био-электрофореграммах стимуляторы не обнаруживаются, так как побеги находятся в состоянии покоя. Во время роста побегов в их экстрактах встречаются в основном регуляторы роста кислого характера. В летне-осенний период в экстрактах проявляются также вещества с щелочными свойствами.

Основное ингибирующее вещество выявляется на био-электрофореграммах в зоне, дающей в УФ-лучах красно-оранжевую флуоресценцию (рис. 2, отмеченная точками часть). Различная активность этого вещества на био-электрофореграммах А и Б обусловлена тем, что в условиях изготовления электрофореграммы А это вещество приближается по свойствам к нейтральному соединению и частично переходит при противоточном фракционировании в щелочную фракцию. На био-электрофореграмме Б вещество (а) в УФ-свете приобретает желто-зеленую флуоресценцию и является, очевидно, кверцетином. Вещество б обладает в УФ-свете пурпурным свечением и представляет собой флоретин, который оказывает на рост слаботормозящее действие. Третий встречающийся во время роста ингиби-

тор (в) является, по-видимому, кемпферолом или его глюкозидом.

По данным био-электрофореграмм и биохроматограмм является маловероятным, чтобы наблюдаемое в зоне β -ингибитора тормозящее действие обуславливалось несколькими веществами. Флавоноиды *a* и *в* имеют при использовании в качестве растворителя изопропанола R_f 0,07—0,25 и поэтому не встречаются на хроматограммах в зоне β -ингибитора. Вследствие этого, изучение вещества, находящегося в зоне β -ингибитора, приобрело особый интерес.

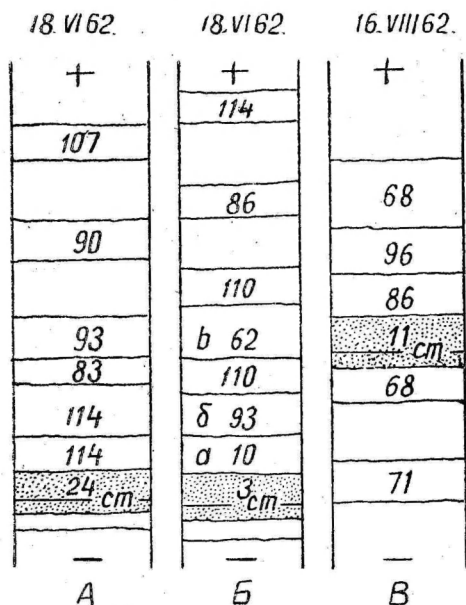


Рис. 2. Био-электрофореграмма. А — кислая фракция метанол-водного экстракта из побегов сорта 'Антоновка' (июнь); Б — эфирный экстракт из побегов сорта 'Белый налив' (июнь); В — эфирный экстракт из побегов сорта 'Антоновка' (август).

По описанным свойствам исследуемый ингибитор должен быть флоридзином.

Из-за отсутствия метчика флоридзина нам пришлось использовать для его идентификации химический гидролиз в сочетании с бумажной хроматографией. Если исследуемый ингибитор представляет собой флоридзин, то он должен давать при кислотном гидролизе глюкозу и флоретин. При щелочном гидролизе флоретина однако должны образоваться флоретиновая

кислота и флороглюцин. Сам флоридзин должен был бы давать при щелочном гидролизе флоретиную кислоту и флорин (58):

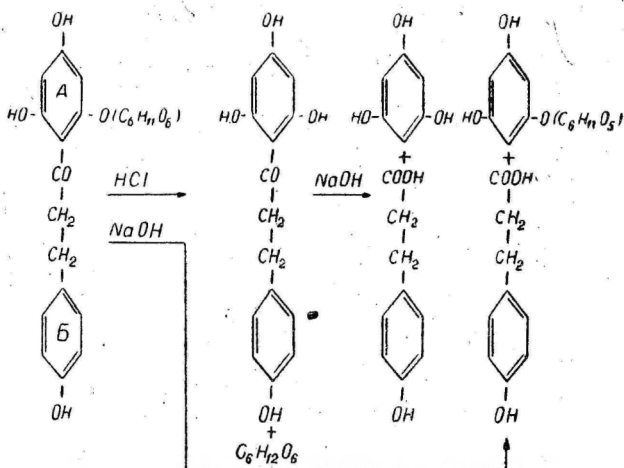


Рис. 3. Схема гидролиза флоридзина.

К водному раствору очищенного нативного флоридзина прибавлялось в равном количестве 1 п HCl и в течение 90 минут проводился гидролиз на кипящей водяной бане. Параллельно к другой части раствора флоридзина прибавлялось столько же 1п NaOH и в тех же условиях проводился гидролиз. Часть кислого гидролизата флоридзина трехкратно взбалтывалась с этилацетатом для перевода в последний продуктов кислотного гидролиза, прибавлялось равное количество 1п NaOH и затем проводили гидролиз тем же способом.

Полученные гидролизаты, параллельно с исходным раствором флоридзина, метчиками глюкозы и флороглюцина наносились на хроматограмму. В качестве растворителя использовали изопропанол и для проявления хроматограмм пользовались реактивом Эрлиха, ДАСК, FeCl₃ и пара-аминофенолом. Обнаруженные на хроматограмме цветные пятна приведены на рис. 4.

Как видно из рис. 4, изучаемое вещество дает при кислотном гидролизе глюкозу и флоретин. При проявлении ДАСК-ой пятно глюкозы по окраске остается светлее фона. При кислотном гидролизе образовалась в незначительном количестве флоретининовая кислота.

Флоретининовая кислота (п-гидроксикоричная кислота или п-оксифенилпропионовая кислота) обнаруживалась при щелочном гидролизе как флоридзина, так и флоретина. При электрофорезе данная кислота при pH 7,0 быстро перемещалась в на-

правлении анода. При рН 9,2 она встречалась в виде соли, вследствие чего ее перемещение к аноду замедлялось. Еще более замедленное движение к аноду у флоретиновой кислоты отмечалось при рН 5,0, так как в этом случае ее диссоциация была подавлена. При слабой концентрации флоретиновая кислота обуславливает с ДАСК-ой синюю окраску пятна, при бо-

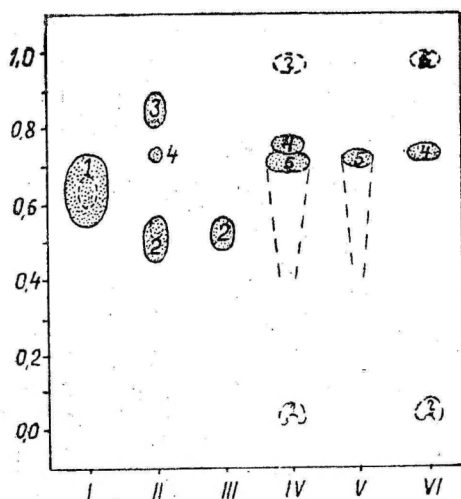


Рис. 4. Идентификация флоридзина. I — исходный раствор нативного флоридзина; II — кислый гидролизат флоридзина; IV — щелочной гидролизат флоридзина; VI — щелочной гидролизат флоридзина. 1 — флоридзин; 2 — глюкоза; 3 — флоретин; 4 — флоретиновая кислота; 5 — флороглюцин и 6 — флорин. Растворитель: изопропанол — $\text{NH}_3\text{—H}_2\text{O}$ (80:5:15); проявитель: ДАСК.

лее высокой концентрации — пурпурно-красную окраску. Наличие флороглюцина в щелочном гидролизате флоретина удалось доказать лишь после подкисления гидролизата и использования в качестве нейтрального растворителя изобутанола. В щелочном гидролизате встречается флороглюцин в виде фенолата, который при разгоне на хроматограмме отстает от метчика и образует хвосты. Флорин проявлялся ДАСК-ой обычно слабо.

На хроматограммах в случае щелочных гидролизатов были обнаружены в незначительных количествах неизвестной природы продукты гидролиза. По литературным данным (11) продуктами распада флоридзина могут быть также оксибензойная и протокатеховая кислота. Спектры поглощения флоридзина и продуктов его распада в УФ-лучах приведены на рис. 5. Выявленный нами спектр поглощения с максимумом 283 μm и мини-

мумом 247—249 $m\mu$ совпадает с описанным в литературе спектром поглощения флоридзина (59, 7). В связи с этим можно утверждать, что изучаемое вещество является действительно флоридзином. К тому же, как выясняется из последующего обзора, описанные продукты распада флоридзина встречаются в побегах и листьях яблони в свободном виде в период интенсивного роста.

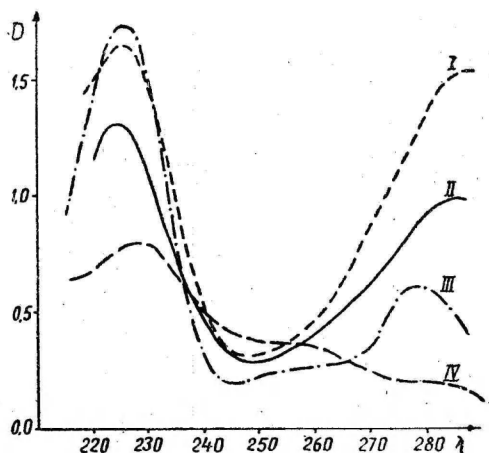


Рис. 5. Спектры поглощения в ультрафиолете продуктов метаболизма флоридзина. I — флоретин; II — флоридзин; III — флоретиновая кислота; IV — неидентифицированное вещество.

Испытание флоридзина на колеоптилях пшеницы показало, что он является очень активным ингибитором роста. ИУК уменьшает в зависимости от концентрации ингибирующее влияние флоридзина на рост колеоптилей. Здесь имеет место явление, при котором интенсивность роста зависит от соотношения концентраций стимулятора и ингибитора. С изменением величины этого соотношения меняется интенсивность и знак их действия.

Флоретиновая кислота оказывает на рост колеоптилей стимулирующее влияние. Также по литературным данным она является единственным продуктом распада флоридзина, который стимулирует рост колеоптилей (11). Важно отметить, что флоретиновая кислота уменьшает ингибирующее влияние флоридзина даже в большей степени, чем ИУК. Предполагается (60), что флоретиновая кислота может быть фенольным активатором при окислении восстановленного дифосфорпиридиннуклеотида. Флоретиновая кислота является одновременно очень сильным активатором действия ИУК. Как вывьяляется из дальнейшего обзора, она встречается в растениях в свободном виде во время интенсивного роста.

III. О сезонной динамике флоридзина и продуктов его метаболизма в однолетних побегах яблони

Хроматография разных экстрактов из коры и листьев показывает, что флоридзин является основным свободным соединением фенольной природы в побегах яблони. Принимая во внимание интенсивность окраски пятен на хроматограммах (рис. 6),

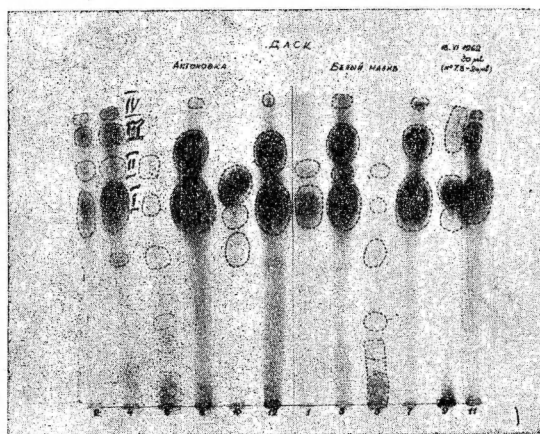


Рис. 6. Хроматограммы. 1. Белый налив (БН) — метанол-водный экстракт, щелочная фракция; 2. Антоновка (А) — то же самое; 3. БН — метанол-водный экстракт, кислая фракция; 4. А — то же самое; 5. БН — предыдущий остаток + вода, экстр. при 80° (связанные соединения); 6. А — то же самое; 7. БН — эфирный экстракт; 8. А — то же самое; 9. БН — гидролиз 1 NaOH (связанные соединения); 10. А — то же самое; 11. БН — эфирный экстракт из листьев; 12. А — то же самое. I — флоридзин, II — флоретиновая кислота, III — флоретин, IV — флорин.

проявленных разными проявителями, а также результаты испытания физиологической активности флоридзина на биотестах (рис. 7), можно утверждать, что максимум содержания флоридзина в побегах наблюдается перед листопадом, т. е. во время глубокого покоя побегов. Перед листопадом фенольные соединения в листьях дезагрегируются и перемещаются в побеги.

После листопада содержание флоридзина в побегах больше не увеличивается и с понижением температуры резко снижается. Как показали спектрофотометрические определения, содержание свободного флоридзина в побегах при похолодании за период с 12 октября по 1 ноября снизилось. Это обусловлено, по-видимому, конденсацией флоридзина и интенсивным синтезом компонентов клеточных стенок (дубильные вещества, лигнин и др.) в связи с процессами вызревания побегов. По литературным данным (61) содержание лигнина под влиянием по-

ниженных температур также повышается. Флоридзин имеет в своем составе сходную с лигнином структурную единицу — C_6-C_3 (62).

С установлением устойчивых низких температур в период последующего покоя побегов в них продолжается уменьшение содержания свободного флоридзина и повышается концентрация веществ, дающих при гидролизе флоридзин. В этот период

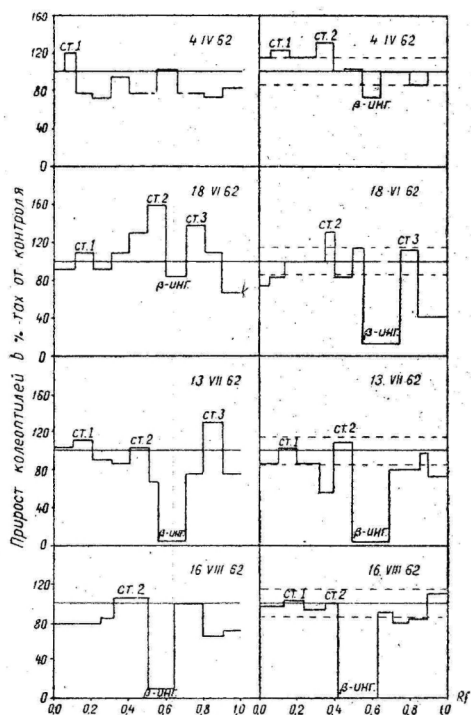


Рис. 7. Гистограммы (слева — метаноловые экстракты; справа — эфирные экстракты).

отмечено появление стимуляторов роста. В то же время повышается интенсивность дыхания побегов (28) и возрастает в них содержание нуклеиновых кислот (63), что свидетельствует об активизации энергетического обмена. Какое значение имеет падение концентрации флоридзина при выходе побегов из состояния глубокого покоя, на этот вопрос с полной определенностью еще трудно ответить. Важную роль играет при этом появление стимуляторов роста, которые парализуют действие ингибитора, вследствие чего в тканях, по-видимому, увеличивается содержание АТФ системы.

На середину зимы и весенне-зимний период, когда побеги находятся в состоянии вынужденного покоя, приходится зимний минимум содержания в них свободного флоридзина. Во время вынужденного покоя в коре и почках встречается большое количество связанного флоридзина, экстрагируемого водой при 80°. Также при гидролизе 1п NaOH при 80° пробы, освобожденной экстрагированием от свободных соединений, и последующего разделения гидролизата на хроматограмме выявляется крупное пятно флоретиновой кислоты. Весной в побегах наблюдается весенний максимум в содержании свободного флоридзина в связи с происходящей в этот период дезагрегацией его дериватов. С началом роста флоридзин находит использование в ростовых процессах.

В период интенсивного весеннего роста в листьях и побегах встречается флоридзин и флоретин, и в меньшем количестве — флоретиновая кислота и флорин. При этом флоретиновая кислота обладает противоположным флоридзину физиологическим действием.

В июле в связи с укорочением длины дня в коре и почках у яблони остается в основном флоридзин. Его содержание неуклонно повышается в течение вегетационного периода. Флоретин встречается в небольшом количестве, в то время как флоретиновая кислота исчезает. В августе и сентябре в коре и почках флоридзин содержится в большом количестве. Связанный флоридзин в коре и листьях летом, особенно в июне, почти отсутствует. При нанесении продуктов щелочного гидролиза на хроматограммы выявляется слабое пятно флоретиновой кислоты. Начиная с августа ее содержание увеличивается.

В коре черемухи нами флоридзина не было обнаружено. Вместо него находится какой-то другой ингибитор фенольной природы.

Во время интенсивного роста в листьях встречается в свободном состоянии флоридзин, флоретин и в небольшом количестве флорин. Флоридзин синтезируется в молодых листьях (7). В виде продуктов распада он перемещается в побеги. В июле содержание флоридзина в листьях начинает снижаться, содержание же флоретина, наоборот, повышается. В августе в листьях яблони летнего сорта 'Белый налив' флоретин встречается лишь в небольшом количестве, а флоридзин отсутствует, что обусловлено дезагрегацией фенольных соединений и их перемещением в побеги. В связи с этим на хроматограммах коры обнаруживается также флоретиновая кислота. Несколько выше содержание флоретина в листьях у яблони зимнего сорта 'Антоновка'. У данного сорта отмечено наличие какого-то нового вещества, которое на хроматограммах располагается на уровне пятна флоридзина. С FeCl₃ это вещество приобретает сероватосинюю окраску, а с реактивом Эрлиха — желто-оранжевую окраску.

Хроматографический анализ позволил отчетливо обнаружить наличие в побегах флавонолов. Некоторые из них, по-видимому, принимают участие в регулировании роста у растений (44, 64—68). В течение вегетационного периода содержание флавонолов повышается. В виде глюкозидов их особенно много содержится в побегах в холодное время. Под влиянием пониженных температур в побегах возрастает содержание некоторых лейкоантоцианов. С помощью просмотра хроматограмм в УФ-свете с дополнительной обработкой их парами аммиака и по R_f (при использовании в качестве растворителя 15% водного раствора ацетата), а также по УФ-спектрам нам удалось идентифицировать нарингенин, кверцетин, кемферол и их производные. Кемпферол и нарингенин регулируют уровень ИУК в растениях (69).

IV. О сезонной динамике регуляторов роста в однолетних побегах яблони

В экстрактах из побегов яблони содержатся разнообразные вещества, которые перегружают хроматограмму. Поэтому не представляется возможным наносить на хроматограмму экстракты в таких количествах, чтобы можно было обнаружить встречающиеся в побегах яблони в очень незначительных количествах индол-производные. Данное обстоятельство затрудняет их изучение у древесных растений. Повышение концентрации экстрактов путем очистки связано однако с потерей и частичным разложением индол-производных. В связи с указанными методическими затруднениями нам еще не удалось выделить ИУК из побегов и листьев яблони. В листьях и коре побегов во время интенсивного роста встречается 2-ОН-ИУК, которую легко можно обнаружить реактивом Эрлиха по характерной зелено-синей окраске пятна (R_f при использовании в качестве растворителя изопропанола составлял 0,04). Из 2-ОН-ИУК может легко образоваться ИУК, которая в свою очередь оказывает влияние на синтез компонентов нуклеиновых кислот (39, 69). В связанном состоянии ИУК в листьях, коре и почках яблони нами не обнаружена.

На составленных гистограммах можно было видеть, что в щелочной фракции метанол-водного экстракта из пробы побегов 'Антоновки', взятой в апреле 1962 года, в зоне R_f 0,0—1,0 было обнаружено как стимулирование, так и ингибирование роста. При R_f 0,1—0,2 встречается с сильными ингибирующими свойствами флавонольной природы соединение. В зоне R_f 0,2—0,4 выявлено тестобъектом наличие слабого стимулирующего действия. Найдено, что флоридзин, который в небольшом количестве переходит также в щелочную фракцию, оказывает при низких концентрациях (R_f 0,5—0,8) слабое стимулирующее влияние.

В зоне эфирных масел было отмечено сильное ингибирование роста. В целом же в щелочной фракции находится мало регуляторов роста.

В кислой фракции метанол-водного экстракта из пробы побегов, взятой в апреле, обнаруживается весьма много ингибиторов, которые, очевидно, удерживают почки от преждевременного распускания весной (рис. 7). В зоне флоридзина в этот период отсутствовало ингибирующее действие. В отношении состава кислых регуляторов роста отмечаются особенно глубокие изменения в июне, т. е. в период интенсивного роста. В зоне Rf 0,0—0,1 наблюдается слабое ингибирующее действие, а в пределах Rf 0,1—0,2 (стимулятор 1) — слабая стимуляция. В зоне расположения ИУК (стимулятор 2) имеет место очень сильная стимуляция, которая по интенсивности превышает даже влияние синтетической ИУК, взятой в дозе 1 $\mu\text{г}/\text{мл}$. Флоридзин оказывает слабое ингибирующее влияние, так как часть его переходит в щелочную фракцию. В зоне расположения стимулятора 3 проявляется сильное стимулирующее действие. Ауксин 3 Лаквилла (4) соответствует, по нашим исследованиям, флоретиновой кислоте (стимулятор 3). По Лаквиллу его содержание под влиянием щелочи повышалось, что также имело место в условиях наших определений. Ингибитор 2 Лаквилла по данным наших исследований соответствует флоридзину.

В кислой фракции в зоне расположения эфирных масел имеет место также сильное ингибирование роста колеоптилей. К июлю исчезает как стимуляция в зоне ИУК, так и ингибирующее влияние в зоне расположения органических кислот. Однако очень сильно повышается ингибирующее влияние флоридзина. В августе в экстрактах встречается много ингибиторов, размещающихся в зонах с Rf 0,0—0,33, 0,50—0,65 и 0,80—1,00.

При сравнении общих эфирных экстрактов из побегов яблони сорта 'Белый налив' и 'Антоновка' выяснилось, что по содержанию регуляторов роста эти сорта весной не различаются. Различия появляются лишь с начала июля — у сорта 'Белый налив' стимуляторы с укорочением длины дня замещаются ингибиторами примерно на один месяц раньше, чем у сорта 'Антоновка'.

Рассматривая гистограмму (рис. 7) эфирного экстракта для сорта 'Антоновка', видим, что в апреле обнаруживается наличие стимуляторов 1 и 2. Последние маскируют влияние флавонолового ингибитора (Rf 0,10—0,25). Зона стимулятора 3 не проявляет активности. В зоне расположения эфирных масел (Rf 0,80—1,00) отмечается слабое ингибирование. Не проявляет активности также зона стимулятора 1, так как в случае щелочной фракции здесь сосредотачивается флавоноловый ингибитор, а в кислой фракции — стимулятор 1. Вследствие этого их суммарное влияние остается без знака. Взятый отдельно флорид-

зин оказывает в период роста побегов сильное ингибирующее действие. Стимулятор 3 оказывает стимулирующее, а зона эфирных масел — ингибирующее влияние. В июле физиологическое действие стимуляторов роста проявляется слабо. Сильное ингибирующее влияние оказывает однако флоридзин. Тормозящее действие флоридзина продолжает увеличиваться еще и в августе, тогда как ингибирующее действие зоны эфирных масел осенью исчезает.

В итоге можно констатировать, что действие флоридзина в качестве ингибитора в побегах яблони тесно связано с ритмом их роста. В период интенсивного роста побегов весной флоридзин в свободном состоянии представлен в небольшом количестве, а во время глубокого покоя — в значительной концентрации. Затухание роста побегов летом происходит параллельно с повышением концентрации флоридзина и с уменьшением содержания стимуляторов роста. Содержание ингибиторов в побегах яблони изменяется в меньшей степени, чем содержание стимуляторов. Во время глубокого покоя последние в побегах отсутствуют. Особенно важное значение в регуляции роста побегов в годичном цикле развития яблони имеют, по-видимому, соединения фенольной природы.

Заключение

Проводилось изучение регуляторов роста в коре и листьях однолетних побегов у двух сортов яблони 'Антоновка' и 'Белый налив'. Пробы брались один раз в месяц. Для исследования регуляторов роста применяли хроматографию и электрофорез на бумаге, кислотный и щелочной гидролиз нативного флоридзина, химическое и биологическое проявление хроматограмм и электрофореграмм, а также производили их определение по спектрам поглощения в ультрафиолете с помощью спектрофотометра СФ-4.

В коре и листьях яблони из регуляторов роста идентифицировали 2-ОН-ИУК, флоридзин, флоретин, флорин, флоретиную кислоту, нарингенин, кверцетин и кемпферол и их некоторые глюкозиды. Изучение флоридзина позволило рассматривать его в качестве сильного β -ингибитора. К началу вегетации содержание флоридзина в растениях находится в минимуме. В период интенсивного роста в побегах и листьях яблони встречаются в свободном виде флоридзин, флоретин, флорин и из индол-производных 2-ОН-ИУК и индолацетамид.

В июле, в связи с укорочением длины дня, в коре побегов яблони остается в основном флоридзин. У летнего сорта 'Белый налив' сроки указанных изменений наступают примерно на месяц раньше, чем у зимнего сорта 'Антоновка'. Максимум содержания флоридзина наблюдается во время глубокого покоя, когда он в основном представлен в свободном состоянии. С по-

нижением температуры содержание свободного флоридзина в побегах снижается, и в них наблюдается высокое содержание фенолгликозидов. Указанные изменения обусловлены интенсивным синтезом компонентов клеточных стенок в связи с вызреванием побегов. В фазе последующего покоя, в связи с установлением устойчивых низких температур, продолжается уменьшение содержания свободного флоридзина в побегах и появляются стимуляторы роста. В результате этого растения освобождаются от внутреннего тормоза роста. Одновременно в побегах повышается содержание нуклеиновых кислот, что свидетельствует об активизации энергетического обмена. Второй максимум содержания свободного флоридзина наблюдается весной в период пониженных положительных температур, когда содержание стимуляторов уменьшается. Вследствие этого процессы роста оказываются более заторможенными. Сезонная динамика свободного флоридзина и запасного крахмала имеют одинаковую направленность. С началом роста активность стимуляторов снова возрастает. В начале роста свободного флоридзина содержится больше в коре, чем в распускающихся почках.

Флоридзину принадлежит важное значение в своевременном ограничении ростовых процессов в связи с подготовкой деревьев яблони к перезимовке. Он, по-видимому, ингибирует как фосфоролитический распад крахмала и сахаров, так и реакции окислительного фосфорилирования. При снятии покоя большая роль принадлежит стимуляторам роста, которые парализуют действие ингибиторов.

Флоретиновая кислота встречается в побегах и листьях яблони во время интенсивного роста, является одним из фенольной природы активаторов окисления восстановленного дифосфорпиридиннуклеотида и способна усиливать действие ИУК. Флоретин оказывает на рост колеоптидей пшеницы слабое ингибирующее влияние.

В период интенсивного роста флоридзин распадается в растущих тканях с образованием слабого ингибитора (флоретина) и сильного стимулятора (флоретиновой кислоты). Следовательно, механизм регулирования ростовых процессов у яблони связан с превращением ингибитора в стимулятор. В начале вегетационного периода эти превращения особенно усиленно совершаются в сумерках и ночью, что также коррелируется с суточным ритмом роста. На свету усиливается синтез ингибитора флоридзина.

В побегах яблони в годичном цикле развития содержание стимуляторов роста подвергается более глубоким изменениям, чем содержание ингибиторов. В состоянии глубокого покоя побеги свободны от активаторов роста. Минимальное содержание флоридзина наблюдается в растущих тканях. С началом фото-

синтетической деятельности листьев происходит постепенное увеличение содержания флоридзина в побегах.

Проведенным исследованием показано, что соединениям фенольной природы принадлежит основная роль в регулировании процессов роста у яблони.

ЛИТЕРАТУРА

1. Harvey, E. M. Oregon Agr. Expt. Sta., Bull. 215, 23, 1925.
2. Harvey, E. M. Plant Physiol., 4, 357, 1929.
3. Woodcock, D. Nature, 159, 100, 1947.
4. Luckwill, L. C. J. Hortic. Sci., 32, 1, 18, 1957.
5. Börner, H. Naturwissenschaften, 45, 6, 138, 1958.
6. Börner, H. Contr. Boyce Thompson Inst., 20, 39, 1959.
7. Hutchinson, A., Taper, C. D., Towers, G. H. N. Canad. J. Biochem. and Physiol., 37, 7, 901, 1959.
8. Avadhani, P. N., Towers, G. H. Canad. J. Biochem. and Physiol., 39, 10, 1605, 1961.
9. Hancock, C. R., Barlow, H. W. B., Lacey, H. J. J. Exptl. Bot., 12, 36, 401, 1961.
10. Eaton, J. K. Ann. Rpt., East Malling Research Sta., Kent, 93, 1949.
11. Barnes, E. H., Williams, E. B. Canad. J. Microbiol., 39, 10, 1605, 1961.
12. Marre, E. Atti accad. nazl. Classe sci. fis., mat. e nat. 15, 295, 1953.
13. Hildebrandt, A. C., Riker, A. J. Am. J. Botany, 36, 74, 1949.
14. Bogdanove, E. M., Barker, S. B. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med. 75, 77, 1950.
15. Köhler, V., Münich, W., Scharf, J. Experientia, 8, 49, 1952.
16. Manni, E. Boll. Sic. ital. biol. sper., 29, 1142, 1953.
17. Jervis, E. L. J. Physiol. (London), 134, 675, 1956.
18. Harris, E. J., Pranker, T. A. J. Experientia, 14, 7, 249, 1958.
19. Hemberg, T. Physiol. Plant., 11, 2, 284, 1958.
20. Phillips, I. D. J., Wareing, P. F. J. Exptl. Bot., 9, 27, 350, 1958.
21. Alleweldt, G. Naturwissenschaften, 46, 5, 177, 1959.
22. Nitsch, J. Bull. Soc. bot. France, 106, 56, 259, 1959.
23. Kawase, M. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 78, 532, 1961.
24. Hendershott, C. H., Walker, D. R. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 74, 121, 1959.
25. Allary, S. C. r. Acad. sci., 249, 16, 1557, 1959.
26. Allary, S. Bull. franc. physiol. veget. 7, 2, 75, 1961.
27. Allary, S. C. r. Acad. sci., 252, 6, 930, 1961.
28. Моисеев, Н. Н. В сб.: Физиол. уст. раст., АН СССР, М., 285, 1960.
29. Allen, R. Physiol. Plant. 18, 13, 3, 555, 1960.
30. Ogasavara, R. J. Japan Forest Soc. 42, 10, 356, 1960.
31. Couvy, J. C. r. Acad. sci., 254, 14, 2643, 1962.
32. Varga, M. Acta biol. Szeged, 3, 3—4, 213, 1957.
33. Varga, M. Acta biol. Acad. sci. hung., 8, 1, 39, 1957.
34. Varga, M. Acta biol. Szeged, 13, 3—4, 225, 1957.
35. Varga, M. Acta biol. Szeged, 4, 1—2, 41, 1958.
36. Köves, E. Acta biol. Szeged, 3, 3—4, 179, 1957.
37. Varga, M., Köves, E. Naturwissenschaften, 45, 19, 468, 1958.
38. Varga, M., Köves, E. Nature, 183, 4658, 401, 1959.
39. Marinos, E. G., Hemberg, T. Physiol. Plant., 13, 3, 571—581, 1960.
40. Barga, G. Planta, 55, 1, 112, 1960.
41. Raussendorff-Barga, G. Planta, 58, 5, 471, 1962.
42. Durkee, A. B., Poapst, P. A. Nature (Engl.), 193, 4812, 273, 1962.

43. Nitsch, J. P., Nitsch, C. *Plant Physiol.*, 31, 2, 94, 1956.
44. Бардинская, М. С. Прусакова, Л. Д., Шуберт, Т. А. ДАН СССР, 142, 1 222, 1962.
45. Nitsch, J. P. *Chemistry and Mode of Action Plant Growth Substances* (Symp. London, Juli, 1955), London, Butterworths Scient. Publs, 3, 1956.
46. Гродзінский, Д. М., Гродзінский, А. М. Укр. ботан. журн., 16, 4, 51, 1959.
47. Beauchesne, G., Joanneau, J. P. C. r. Acad. sci., 251, 21, 2396, 75, 1962.
48. Hemberg, T. *Physiol. Plant.*, 11, 610, 1958
49. Бойчук, О. Б. В сб.: «Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития растений», 76, 1959.
50. Avery, G. S., Berger, J., White, R. O. *J. Bot.*, 32, 4, 1945.
51. Полевой, В. В. В сб.: «Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития растений», 97, 1959.
52. Bennet-Clark, T. A., Kefford, N. P. *Nature*, 171, 645, 1953.
53. Stowe, V. B., Thimann, K. V., Kefford, N. P. *Plant Physiol.*, 31, 2, 1956.
54. Nitsch, C., Nitsch, J. P. *Plant Physiol.*, 35, 4, 450, 1960.
55. Gordon, S. A., Weber, R. P. *Plant Physiol.*, 26, 1951.
56. Хроматография на бумаге. Под ред. И. М. Хайса и К. Мацека. Изд-во ИЛ, М. 1962.
57. Beauchesne, G., Joanneau, J. P. C. r. Acad. sci., 251, 21, 2396, 1960.
58. Карпер, П. Курс органической химии. Изд-во хим. лит., Л., 1960.
59. Charłaprowicz, B., Marchlewski, L. *Bull. intern. acad. polonaise*, 376, 1930.
60. Wetter, L. R., Neisch, A. C. *Can. J. Biochem. and Physiol.*, 39, 1961.
61. Wise, L. E. *Wood Chemistry*, 4, 652, 653, 1944.
62. Запрометов, М. Н. Биохимия, 27, 2, 366, 1962.
63. Сарануу, Л., Перк, А. Я. II научная конференция по нуклеиновым кислотам растений (рефераты докладов), Уфа, 39, 1962.
64. Tomazewski, M. *Bull. Acad. polon. Sci. Ser. sci. biol.*, 4, 137, 1959.
65. Mumford, F. E., Smith, D. H., Castle, J. E. *Plant Physiol.*, 36, 6, 752, 1961.
66. Tronchet, M. *Bull. Soc. franc. physiol. veget.*, 7, 3, 109, 1961.
67. Furuya, M., Galston, A. W. *Physiol. Plant.*, 14, 4, 750, 1961.
68. Nitsch, J. P., Nitsch, C. *Bull. Soc. bot. France*, 108, 9, 349, 1961 (1962).
69. Biswas, B. B., Sen, S. P. *Nature (Engl.)*, 183, 4678, 1824, 1959.

FLORIDSIINI FÜSIOLOOGILISEST TÄHTSUSEST β-INHIBIITORINA JA KASVUREGULAATORITE SESOONSEST DÜNAAMIKAST ÖUNAPUUVÖRSETES

L. Saranuu

*Resümee

Kasvuregulaatorite uurimiseks kasutati paberkromatograafiat ja -elektroforeesi, natiivsete fenoolide aluselist ja happelist hüdrolüüsi, kromatogrammide ning elektroforeogrammide keemilist ja bioloogilist ilmutamist, aga ka kasvuregulaatorite identifitseerimist neeldumisspektri järgi ultravioletses valguses.

Õunapuude 'Antoonovka' ja 'Valge klaarõun' koores ja lehtedes identifitseeriti 2-OH-IÄH, floridsiin, floretiin, floriin, floretiinhape, naringeniin, kvartetsetiin ja kempferool ning viimaste glükosiidid.

Floridsiin asub kromatogrammil β -inhibiitori tsoonis ja avaldab nisu koleoptilide kasvule tugevat inhibeerivat mõju. Floridsiinisalduse maksimum esineb sügavpuhkuse ajal. Sügavpuhkusest väljumine on tihedalt seotud stimulaatorite ilmumisega võrsete koosseis, mis on inhibiitorite inhibiitoriteks. Kesktalvel on vaba floridsiinisalduse talvine miinimum. Sel ajal on kudedes rohkesti floridsiini polümeere, mis annavad lagunemisel floridsiini ja aluselisel hüdrolüüsil floretiinhappe. Tärgklise kevadise maksimumi ajal esineb vaba floridsiinisalduse kevadine maksimum. Floridsiin suureneb seotud ühendite arvel. Positiivsete temperatuuride saabumisel väheneb ka stimulaatorite füsioloogiline aktiivsus. Seoses kasvu algusega suureneb stimulaatorite aktiivsus uuesti. Vaba floridsiini esineb lehtede puhkemisel rohkesti eelmise aasta kooses, kuid kasvavates kudedes β -inhibiitori tsoonis pidurdav mõju peaaegu puudub. Kasvu ajal esinevad lehtedes ja võrsetes vabal kujul floridsiin, floretiin, floretiinhape, indool derivaadid ja flavonoidid. Intensiivse kasvu ajal võrsetes ja lehtedes esinev floretiinhape avaldab tugevat stimuleerivat toimet, mis ületab sageli IÄH aktiivsuse. Floretiinhape esineb kromatogrammil Luckwilli 3. stimulaatori tsoonis.

Vegetatsiooniperioodi jooksul väheneb võrsetes stimulaatorite sisaldus ja tõuseb vaba floridsiinisaldus. Lehtedes väheneb enne langemist floridsiinisaldus ja tõuseb vastavalt võrsetes. Nimetatud muutused toimuvad suvisordil 'Valge klaarõun' varem kui tali-sordil 'Antoonovka'.

Floridsiinile kuulub oluline osa kasvuprotsesside õigeaegsel pidurdamisel seoses taime ettevalmistamisega ebasoodsate talvetingimuste üleelamiseks. Floridsiinisaldus on positiivses korrelatsioonis füsioloogilise puhkuse sügavusega ja tärgklisesisaldusega. Kõrge floridsiinisaldus inhibeerib nähtavasti tärgklise ja suhkru fosforolüütilist lagunemist ning raku energiavahetust. Floridsiini lagunemisel tekkinud floretiinhape avaldab floridsiinile vastupidist mõju. Ta on ka IÄH stimuleeriva mõju sünergist.

Õunapuuvõrsete arengu aastatsüklis allub stimulaatorite sisaldus suurematele kõikumistele kui inhibiitorite sisaldus. Sügavpuhkuse ajal puuduvad stimulaatorid. Fenoolsetele ühenditele kuulub õunapuu kasvu regulatsioonis tähtis osa, sest peale inhibiitorite kuuluvad fenoolsete ühendite hulka ka mõned aktiivsed stimulaatorid.

PHLORIDZIN ALS β -INHIBITOR UND ÜBER DIE PERIODISCHE DYNAMIK DER WUCHSSTOFFE IN APFELBÄUMEN

L. Sarapuu

Zusammenfassung

Die Wuchsstoffe von Rinde und Blättern einjähriger Apfeltriebe wurden papierchromatographisch und elektrophoretisch untersucht. Zur Identifizierung der Stoffe auf den Chromatogrammen und Elektrophoregrammen wurden chemische, biologische und spektrophotometrische Methoden angewandt.

In Rinde und Blättern der Apfelbäume wurden 2-OH-IES, Phloridzin, Phloretin, Phlorin, Phloretinsäure, Quercetin und Kaempferol und ihre Glykosiden festgestellt.

Phloridzin wurde identifiziert als β -Inhibitor. Es übte eine stark hemmende Wirkung auf die Wuchsentensität aus, was aller Wahrscheinlichkeit nach darauf beruht, daß es, in großen Mengen vorkommend, die Oxydierung von reduziertem Diphosphorpyridinnucleotid und die oxydierende Phosphorisierung verhindert. Der maximale Gehalt von Phloridzin fällt in die Zeit der Tiefruhephase der Apfelbäume. Phloridzin hat wichtige Bedeutung beim Verlangsamten der Wuchsentensität und bei der Vorbereitung der Bäume zur Überlebeng der rauhen Bedingungen des Winters.

Mit der Verkürzung der Tageslänge gegen den Herbst hin vergrößert sich der Gehalt von Phloridzin, der Gehalt der Phloretinsäure und der Indolderivaten nimmt aber ab. Bei der Sommersorte 'Valge klaar' finden alle diese Veränderungen eher statt als bei der Wintersorte 'Antonovka'. Als Antwort auf niedrige Temperaturen im Herbst erfolgt in den Trieben eine intensive Synthese von Lignin und anderen Zellwandstoffen, infolgedessen vermindert sich der Gehalt des freien Phloridzins und die innere Hemmung des Wuchses wird aufgehoben. Am geringsten ist der Phloridzingehalt vor der Einfaltung der Knospen.

Während des intensiven Wuchses wurden in Trieben und Blättern der Apfelbäume freies Phloridzin, Phloretin, Phloretinsäure, Phlorin und von Indolderivaten 2-OH-IES vorgefunden. Die Hemmwirkung des Phloridzins wird im Frühling den Einfluß von Phloretinsäure und IES aufgehoben. Die Phloretinsäure übt durch Aktivierung der IES eine stimulierende Wirkung auf die Wuchsentensität aus.

Aus den angeführten Befunden kann die Folgerung gezogen werden, daß den phenolartigen Stoffen in Apfelbäumen bei der Regulierung des Wuchses eine besonders wichtige Bedeutung zukommt.

ИЗУЧЕНИЕ ДИНАМИКИ ОДРЕВЕСНЕНИЯ ПОБЕГОВ ЯБЛОНИ С ПОМОЩЬЮ УЛЬТРАФИОЛЕТОВОГО МИКРОСКОПА

Х. Мийдла, М. Ратас

Известно, что многие органические и минеральные вещества обладают способностью флуоресцировать. У органических веществ встречается молекулярная флуоресценция, которая по своей природе и способу возникновения отличается от таковой у кристаллофосфоров. Способность флуоресцировать свойственна органическим соединениям, в молекулах которых имеются конъюгированные двойные связи, позволяющие молекулам возбуждаться (Тумерман, 1962).

Каждое флуоресцирующее вещество обладает характерными спектрами поглощения и флуоресценции, по которым представляется возможным проведение спектрального анализа тех или иных клеток или тканей (Барский, Брумберг, 1958; Барский, 1959; Константинова-Шлезингер, 1961).

В частности, люминесцентный метод очень удобен для исследования гистологических, цитологических и микробиологических препаратов, особенно при выяснении распределения различных веществ в клетках и тканях, их относительного содержания и динамики накопления (Бухман, Кондратьева, 1960; Брумберг, Барский, 1960).

За последние годы этот метод находит все более широкое применение в цитологии и медицине (Михайлов, Дьяков, 1961; Бергольц, 1953), главным образом при исследовании животных препаратов (Жданов, 1955; Константинова-Шлезингер, 1961; Карякин, 1962).

На растительных объектах этот метод пока мало использовался, и еще не выработана соответствующая методика. Некоторые авторы использовали ультрафиолетовый микроскоп МУФ-ЗМ для изучения содержания алколоидов и места отложения их в растениях (Медведева, Сафина, 1961).

Гайтингер (Haitinger, 1959) в своих исследованиях наряду с другими вопросами рассматривает собственную флуоресценцию у растительных объектов и возможность использования

флуорохромов. Возможность использования ультрафиолетовой и люминесцентной микроскопии при исследовании лигнификации стенок растительных клеток рассматривается в статье Барского и Бардинской (1959), в которой приводится краткое описание методики и делается вывод, что данный метод является перспективным для исследования процесса отложения лигнина в стенках клеток и выяснения путей его образования из более низкомолекулярных предшественников.

На кафедре физиологии растений Тартуского государственного университета в ходе исследований метаболизма вторичных продуктов фотосинтеза возникла необходимость в более подробном изучении зависимости между степенью одревеснения побегов у плодовых деревьев и их морозоустойчивостью. Для прослеживания одревеснения побегов наряду с биохимическими анализами было проведено микрофотографирование препаратов в свете их собственной флуоресценции. Объектами исследования служили однолетние побеги яблони двух культурных сортов 'Антоновка' и 'Тартуское розовое' и сибирская ягодная яблоня *Malus Pallasiana Juzepcz.* В условиях нашего климата *Malus Pallasiana* является морозоустойчивой. Деревья сорта 'Тартуское розовое' часто страдают от зимних повреждений, в то время как 'Антоновка' является сравнительно морозоустойчивым сортом.

Пробы брались в 1961 году на протяжении вегетационного периода с июня по ноябрь, а часть проб дополнительно бралась в сентябре 1962 года. Взятые в 1961 году пробы фиксировались в смеси формалина и этанола, пробы же 1962 года использовались в свежем виде. Изготовленные на микротоме поперечные срезы побегов толщиной 20—30 μ помещались в каплю глицерина между предметным и покровным стеклами из кварца.

Для визуального наблюдения и фотографирования препаратов использовался ультрафиолетовый микроскоп МУФ-2. Фотографирование производилось как в видимой, так и в ультрафиолетовой части света. Для возбуждения ультрафиолетовой флуоресценции препарат сверху освещался с помощью illuminатора через объектив ультрафиолетовыми лучами с длиной волны 300—320 μ , фотографирование производилось при длинах волн 340—380 μ . Для возбуждения видимой флуоресценции облучение препарата производилось светом с длиной волны 340—380 μ и фотографирование при длинах волн 420—450 μ . В последнем случае, кроме фотографирования, препараты сопоставлялись по яркости и оттенку свечения визуально. С помощью фотографий удается передать в основном интенсивность флуоресценции, когда как окраска свечения обычной фотографией не передается.

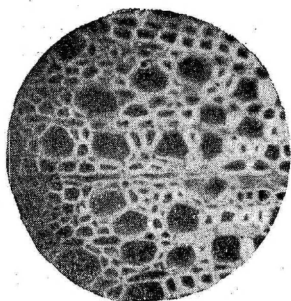
Из наблюдения за видимой флуоресценцией (фото 1, 2 и 3) препаратов, изготовленных из июньской пробы побегов, обна-

руживается, что в это время в побегах происходит интенсивное образование древесины. На поперечных срезах видно, что формирующаяся весенняя древесина содержит много крупных сосудов и сравнительно мало волокон либриформа. Поэтому весенняя древесина рыхлая, просветы клеток значительно крупнее, чем у осенней древесины (фото 9 и 10).

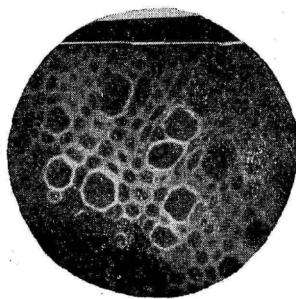
У взятых в июне проб отмечается, что камбий и непосредственно граничащая с ним меристематическая ткань почти не обнаруживают флуоресценции как в видимой, так и в ультрафиолетовой части спектра: клетки кажутся темнокоричневыми (фото 5 и 2). Это свидетельствует о том, что в тонких стенках молодых клеток не произошло еще накопления флуоресцирующих веществ, в том числе лигнина или его ароматических предшественников. Они состоят из целлюлозы и пектиновых веществ. Если произвести на срезе изучение степени одревеснения с помощью флороглюцина и соляной кислоты, то и камбиальная зона окрашивается в розовый цвет, сердцевина же остается бесцветной. В то же время явно неодревесневшие стенки клеток сердцевины способны флуоресцировать. Видимая светложелтая флуоресценция одинакова по окраске для клеток сердцевины и для стенок молодых клеток древесины. Очевидно, флуоресценция и положительная цитохимическая реакция обуславливаются не одним и тем же веществом. Яркость и оттенок флуоресценции стенок клеток зависят от их возраста: с увеличением возраста клеток их стенки флуоресцируют сначала едва заметной желтоватой окраской, затем светложелтой и наконец — весьма интенсивной светлозеленой окраской*. На стенках отдельных клеток древесины можно было заметить наличие утолщений (фото 3, маленькие клетки в центре поля зрения). Видимую флуоресценцию наиболее интенсивно проявляют стенки больших сосудов (фото 1, 2, 3), в ультрафиолетовой же части спектра наиболее светлыми являются утолщения стенок клеток, находящихся в процессе одревеснения (фото 4, 5 и 6). При сравнении фотоснимков 1, 2, 3 с фотоснимками 4, 5 и 6 выясняется, что клетки, имеющие яркую ультрафиолетовую флуоресценцию, слабо светятся в видимой области, и наоборот. Следовательно, в стенках клеток находятся вещества, обладающие флуоресценцией в разных областях спектра. Так как спектр флуоресценции вещества определяется в основном структурой его молекул, то становится очевидным, что состав стенок клеток неоднороден.

При определении имеющихся в древесине веществ химическими методами возникает опасение, что в ходе анализа неустойчивые промежуточные продукты могут подвергнуться рас-

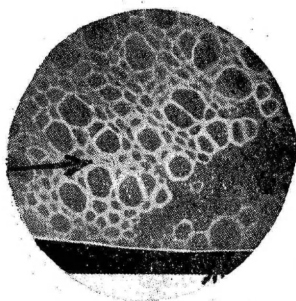
* Наблюдения проводились через желтый фильтр, так как в этом случае лучше различимы оттенки цветов. Без фильтра все светящиеся элементы древесины казались более или менее одинаково голубыми.



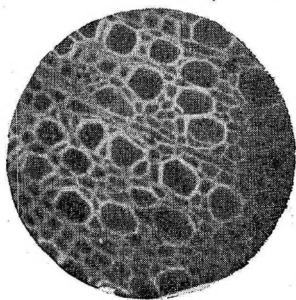
1



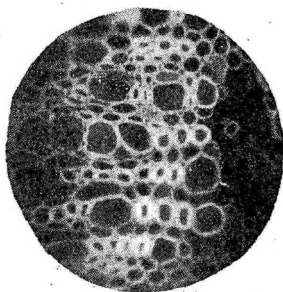
2



3



4



5

Фото 1. *Malus Pallasiana* (Juzpecz). Весенняя древесина (10/VI 61 г.) между 4 и 5 междуузлем. Видимая флуоресценция, возбуждение в области 340—380 μ , фотографирование при 420—450 μ . Объектив 58 \times 0,80, окуляр 4 \times .

Фото 2. *Malus domestica* (Borkh.), сорт 'Тартуское розовое'. Весенняя древесина (10/VI 62 г.) между 4 и 5 междуузлем. Условия, как и в случае фото 1.

Фото 3. *Malus domestica*, сорт 'Антоновка'. Весенняя древесина (10/VI 61) между 4 и 5 междуузлем. Условия, как и в случае фото 1.

Фото 4. Тот же срез, что и на фото 1. Ультрафиолетовая флуоресценция, возбуждение в области 300—320 μ , фотографирование при 340—380 μ . Объектив 58 \times 0,80, окуляр 4 \times .

Фото 5. Тот же срез, что и на фото 2. Ультрафиолетовая флуоресценция.

точных стенок интенсивность флуоресценции ослабевает. В подтверждение сказанному приводим фотографии 9 и 10, на которых выявляются различия в интенсивности ультрафиолетовой флуоресценции срезов, сделанных из верхушки и первого междоузлия у побегов *Malus domestica*, собранных 4 ноября 1962 г. Более интенсивное свечение свойственно молодым клеткам из верхушки побегов (фото 9).

Приведенные данные находятся в противоречии с широко распространенным в литературе взглядом, что клеточные оболочки светятся тем интенсивнее, чем выше степень их одревеснения. При этом обычно не указывается, для каких длин волн данное утверждение справедливо. В действительности слои клеточных стенок нельзя рассматривать в качестве неизменных образований; в них совершается конденсация низкомолекулярных соединений, созревание лигнина и увеличение молекулярного веса составляющих его компонентов, что и обуславливает сдвиги максимума флуоресценции клеточных стенок. В литературе приводятся данные относительно того, что увеличение молекулярного веса сдвигает максимум флуоресценции веществ и введение в молекулу различных радикалов может изменять интенсивность их флуоресценции. Соответствующими исследованиями установлено, что введение в молекулу насыщенных алкил-радикалов, а также нитро- и карбоксильных групп смещает спектры флуоресценции бензола и его производных в направлении длинных волн и вместе с тем ослабляет интенсивность флуоресценции. Проведение замещения в боковых цепях мало влияет на флуоресценцию (Константинова-Шлезингер, 1961). На основании полученных данных можно предполагать, что первоначально откладывающийся в клеточных стенках лигнин обладает совершенно другими качествами, чем лигнин во вполне одревесневших клетках. Не исключена также возможность, что в тонких клеточных стенках лигнин откладывается не в готовом виде, а в виде своих предшественников или же промежуточных продуктов метаболизма.

В настоящее время на кафедре физиологии растений Тартуского государственного университета при исследовании путей биосинтеза лигнина из его компонентов удалось идентифицировать ванилин, сиреневый и р-оксибензальдегид, а из промежуточных продуктов — хинную и шикимовую кислоту. Выяснение ароматических предшественников лигнина продолжается. Если в дальнейшем удастся выделить все входящие в состав клеточных стенок вещества и определить их спектры поглощения и флуоресценции, то оптическими методами на ботанических срезах можно будет получить представление о наличии отлагающихся в клеточных стенках веществ и об их изменении, т. е. можно будет определить динамику и степень одревеснения клеточных стенок и побегов в целом.

Полученные до сих пор данные имеют пока относительную ценность, так как изучению подвергалась суммарная флуоресценция. Некоторые органические вещества могут и не давать ясно выраженного линейного спектра, полосы поглощения могут быть широкими и расплывчатыми, они могут накладываться друг на друга, если в препарате имеется несколько веществ (Константинова-Шлезингер, 1961). Лучшие возможности флуоресцентная микроскопия открывает для обнаружения веществ в растениях, выявления закономерностей их накопления и превращения, если уже известны спектры их флуоресценции, а также установлены их спектры поглощения.

Выводы

Наиболее интенсивно флуоресцируют в ультрафиолете при длине волн 340—380 μ стенки клеток у травянистых неодревесневших побегов.

Связанные с одревеснением изменения в интенсивности и окраске флуоресценции легко прослеживаются с помощью флуоресцентного микроскопа с проведением фотографирования препаратов в ультрафиолетовых лучах.

Собственная флуоресценция настолько интенсивна, что для ее обнаружения не требуется предварительной обработки препаратов флуорохромами.

Флуоресцентный микроскоп не дает возможности без спектрографирования идентифицировать флуоресцирующие вещества в препаратах.

Для дальнейшего изучения процессов одревеснения представляется необходимым определение спектров флуоресценции всех предшественников лигнина, его промежуточных продуктов и его компонентов и сопоставление этих спектров со спектрами препаратов.

ЛИТЕРАТУРА

- Барский И. Я. 1959. Об ультрафиолетовой флуоресценции гуанина на бумажной хроматографии и в растворе. Биохимия, т. 24, вып. 5.
- Барский И. Я. и Бардинская М. С. 1959. Применение метода ультрафиолетовой флуоресцентной микроскопии к изучению лигнификации клеточных стенок. Доклады АН СССР, т. 129, № 2.
- Барский И. Я. и Брумберг Е. М. 1958. Ультрафиолетовая флуоресценция кристаллов ароматических аминокислот. Биохимия, т. 23, вып. 5.
- Бергольц В. М. 1953. Люминесцентная микроскопия. Применение люминесцентного анализа в медицине. Москва, Медгиз.
- Брумберг Е. М. 1956. Ультрафиолетовая люминесцентная микроскопия. Журнал общей биологии, т. 17, № 6.
- Брумберг Е. М. 1946. Фотохимический метод ультрафиолетовой микрoхимии. Доклады АН СССР. Техническая физика, т. LI, № 8.

- Брумберг Е. М. и Барский И. Я. 1961. Микроскоп для ультрафиолетовой флуоресцентной микроскопии. Журнал общей биологии, т. XXII, № 6.
- Брумберг Е. М. и Барский И. Я. 1960. Применение ультрафиолетовой флуоресцентной микроскопии к цитологическим объектам. Цитология, т. II, № 3.
- Брумберг Е. М., Мейсель М. Н., Барский И. Я. и Бухман М. П. 1958. Опыт применения ультрафиолетовой флуоресцентной микроскопии к биологическим объектам. Журнал общей биологии, 19, 2.
- Бухман М. П. и Кондратьева Т. М. 1960. Сравнительное исследование живых и фиксированных клеток костного мозга облученных животных методом ультрафиолетовой микроскопии. Цитология, т. II, № 5.
- Карякин А. В. 1962. Спектральное исследование люминесценции злокачественных опухолей. Известия АН СССР, сер. физическая, т. 24, № 4.
- Константинова-Шлезингер М. А. 1961. Люминесцентный анализ. Москва, Физматгиз.
- Медведева Р. Г. и Сафина Л. К. 1961. Люминесцентная микроскопия и ее применение к исследованию алкалоидоносного растительного сырья. Каз. ССР Гылым Акад. хабарларос, Изв. АН Каз. ССР, сер. ботан. и почвовед., вып. 3 (12).
- Михайлов И. Ф. и Дьяков С. И. Люминесцентная микроскопия. (Применение в медицине и микробиологии). Москва, Медгиз, 1961.
- Современные методы и техника морфологических исследований. Под ред. Д. А. Жданова. Ленинград, 1955.
- Тумерман Л. А. 1962. Применение люминесценции к исследованию биологических процессов. Известия АН СССР, сер. физическая, т. XXI, № 1.
- Harting, M. Fluoreszenzmikroskopie. Leipzig, 1959.

ÕUNAPUUVÕRSETE PUITUMISE DÜNAAMIKA UURIMINE ULTRAVIOLETTMIKROSKOOBIGA

H. Miiidla, M. Ratas

Resümee

Uuriti siberi mariõunapuu (*M. Pallasiana* Juzepcz.) ja aedõunapuu (*M. domestica* Borkh.) sort 'Tartu roos' võrsete puitumise dünaamikat ultraviolettmikroskoobiga.

Lainepikkuses 340—380 mµ fluorestseeruvad rakuseinad kõige intensiivsemalt veel puitumjata rohtsetes võrsetes.

Puitumisega seotud fluorestsentsi muutused on intensiivsuse ja värvitooni osas ultraviolettmikroskoobi abil hõlpsasti jälgitavad, kui kasutada fotograferimist ultravioletses spektriosas.

Objektide omafluorestsents on küllaldane, preparaadid ei vaja fluorokroomidega töötlemist.

Ultraviolettmikroskoop ilma spektrograafita ei võimalda identifitseerida preparaates fluorestseeruvaid aineid.

Töö edaspidisel uurimise on tarvilik selgitada kõigi ligniini aromaatsete eellaste vaheproduktid ja selle komponentide fluo-
restsentspektrid ning neid võrrelda preparaate spektrogram-
midega.

ZUR UNTERSUCHUNG DER VERHOLZUNGSDYNAMIK DER TRIEBE DES APFELBAUMES MITTELS DES ULTRAVIOLETTMIKROSKOPS

H. Miidla, M. Ratas

Zusammenfassung

Untersucht wurde mit Hilfe des Ultraviolettmikroskops die Dynamik der Verholzung an Trieben des sibirischen Beerenapfelbaumes (*Malus Pallasiana* Juzepcz.) und des Gartenapfelbaumes (*Malus domestica* Borkh.) von der Sorte 'Tartuer Rosenapfel'.

Bei einer Wellenlänge von 340—380 m μ fluoreszieren am intensivsten die Zellwände in noch unverholzten, krautigen Trieben.

Die mit der Verholzung zusammenhängenden Fluoreszenzänderungen lassen sich in bezug auf Farbton und Intensität unter dem Ultraviolettmikroskop gut verfolgen, wenn man den ultravioletten Teil des Spektrums photographiert.

Die genügend starke Eigenfluoreszenz des Objekts macht eine Fluorochromierung der Präparate überflüssig.

Ohne Spektrographen gestattet das Ultraviolettmikroskop keine Identifikation der fluoreszierenden Stoffe im Präparat.

Zur weiteren Vertiefung der Arbeit ist es notwendig, die Fluoreszenzspektren aller aromatischen Vor- und Zwischenprodukte sowie der Komponenten des Lignins zu ermitteln und sie mit den Spektrogrammen der Präparate zu vergleichen.

О ДИНАМИКЕ ПРЕВРАЩЕНИЯ ЛИГНИНА В ПОБЕГАХ ЯБЛОНИ

Х. Мийдла, Т. Вардя

В связи с ростом и развитием растений в их клетках совершаются разнообразные изменения. Среди них важное значение имеет процесс одревеснения клеточных стенок, т. е. отложения лигнина. Первые исследования данного процесса относятся еще к 1838 году, когда Пайену (Никитин, 1961) удалось впервые с помощью реактивов произвести разложение древесины на две составные части: целлюлозную и нецеллюлозную (лигнин).

Процесс лигнификации начинается спустя некоторое время после образования клетки, и его можно легко обнаружить с помощью прокрашивания клеток флороглюцином с соляной кислотой. По скорости приобретения стенками клеток при этом малиново-красной окраски можно судить об интенсивности отложения в них лигнина. Используя эту качественную реакцию, Ряднова (1957) на основании своих исследований приходит к заключению, что у плодовых деревьев отложение лигнина в клеточных стенках совершается в течение всей зимы. Следовательно, одревеснение побегов продолжается еще и тогда, когда они уже находятся в состоянии вынужденного покоя. Меликян (1959) утверждает, что содержание лигнина в клеточных стенках достигает максимума в течение первых месяцев роста побегов и в оставшееся время года в содержании лигнина заметных изменений не происходит. Заслуживают внимания результаты опытов некоторых авторов по выяснению влияния замораживания побегов на содержание в них лигнина. Уайс (Wise, 1944) в своих опытах с гледичией односемянной (*Gleditsia monosperma* Walt) нашел, что замороженная при температуре от -16 до -30°C древесина этого растения содержала на 6,2% лигнина больше, чем не подвергнутая замораживанию древесина. Таким образом, в отношении продолжительности процесса лигнификации клеточных стенок существуют различные мнения.

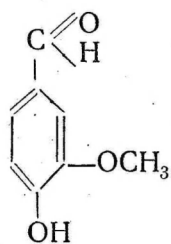
Выяснение причин этих разногласий должно иметь большое

значение, так как согласно результатам опытов Меликяна (1959) с деревьями сливы, груши, винограда и шелковицы морозоустойчивость однолетних побегов находится в прямой зависимости от содержания в них лигнина. Погибшие от мороза побеги у подопытных деревьев содержали лигнина меньше, чем неповрежденные.

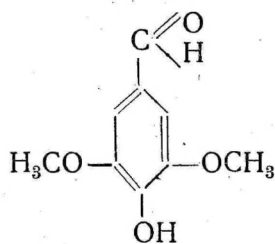
При выяснении путей биосинтеза лигнина, а также при изучении морозоустойчивости растений, большое значение приобретает исследование химической природы лигнина и его предшественников, т. е. поликонденсатов ароматического ряда.

Многими исследователями установлено, что лигнин представляет собой ароматическое соединение или же комплекс ароматических соединений, в состав которых входят структурные единицы фенил-пропана $-\text{HO}-\text{C}_6\text{H}_4-\text{C}-\text{C}-\text{C}$ (Никитин, 1961). Недавно было найдено, что при окислении лигнина из хвойных деревьев щелочным нитробензолом при температуре 160°C образуется ванилин, а из лигнина лиственных древесных пород — ванилин и сиреневый альдегид (Freudenberg, Lautsch u. Engler, 1940). Из лигнина некоторых лиственных пород и однодольных растений добывался также р-оксибензальдегид (Creighton, Gibbs u. Hibbert, 1944).

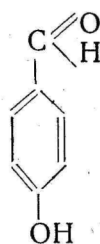
Структурные формулы продуктов окисления лигнина представлены ниже.



ванилин



сиреневый альдегид



р-оксибензальдегид

Содержание названных компонентов и их соотношение в составе лигнина не остается постоянным, а непрерывно изменяется в процессе одревеснения клеточных стенок. Так, например, в однолетних побегах тополя (*Populus trichocarpa* Torr.) в составе лигнина в начале вегетационного периода обнаруживается сравнительно много р-оксибензальдегида. Для проб лигнина, взятых из побегов в августе и сентябре, отмечено повышение содержания ванилина и сиреневого альдегида и соответственно уменьшение содержания р-оксибензальдегида (Можейко и Сергеева, 1958).

Таким образом, по своему химическому составу лигнин яв-

ляется сложным и изменчивым образованием, вследствие чего его формула до сих пор не установлена.

Исходя из важности обсуждаемой проблемы, на кафедре физиологии растений Тартуского государственного университета, в ходе изучения метаболизма вторичных продуктов фотосинтеза, стремились выяснить — в какой степени откладываемый в клеточных стенках древесных растений лигнин является изменчивым образованием, зависящим от физиологического состояния растения и воздействия условий внешней среды. Представлялось важным также проследить зависимость степени одревеснения побегов и их морозоустойчивости от содержания лигнина, так как известно, что хорошо одревесневшие побеги более устойчивы к неблагоприятным условиям перезимовки по сравнению со слабо одревесневшими побегами. Степень же одревеснения побегов должна находиться в определенной зависимости от содержания в них лигнина.

В качестве подопытных объектов были использованы Сибирская яблоня (*Malus Pallasiana* Juzepcz), обладающая в наших климатических условиях высокой морозоустойчивостью, и часто страдающий от зимних повреждений сорт 'Тартуское розовое' культурной яблони (*Malus domestica* Borkh.).

Для анализов брались пробы однолетних побегов в середине сентября, декабря и февраля с деревьев яблони, произраставших в естественных условиях. Однократно проводили определения содержания лигнина в побегах у саженцев 'Антоновка', которые выращивались в вегетационных сосудах. Одна партия из них находилась в неотапливаемой оранжерее и, следовательно, в зимний период подвергалась воздействию пониженных температур; другая часть саженцев находилась в холодное время в отапливаемой оранжерее при температуре около $+10^{\circ}\text{C}$.

Отобранные для анализов побеги фиксировали горячим паром в автоклаве. Кора вместе с почками отделялась от древесины и в последней проводилось определение лигнина. Доведенную до воздушносухого состояния древесину размельчали на электрической мельнице.

Для определения сернокислотного лигнина использовалась навеска воздушносухой измельченной древесины в 1—2 г. Повторность определений была трехкратная.

Гидролиз пробы проводился с помощью 72%-ной серной кислоты (соотношение величины навески древесины к серной кислоте составляло 1 : 50) в течение двух часов при температуре от 25 до 30° С. Затем производилось восьмикратное разбавление гидролизата водой и его кипячение на водяной бане в течение 2,5 часов. После этого путем центрифугирования отделяли освобожденный от лигнина остаток древесины, который

взвешивался. Содержание лигнина вычисляли в процентах к абсолютно сухому беззольному веществу.

Параллельно проводилось озоление опытного материала в муфельной печи для определения процента зольности.

Таблица 1

Содержание сернокислотного лигнина в однолетних побегах яблони

Дата взятия пробы	Средняя месячная температура	Содержание лигнина (в %)		% золы	
		<i>M. Pallasiana</i>	Тартуское розовое	<i>M. Pallasiana</i>	Тартуское розовое
15/IX 1962	+12,1	21,39	17,48	0,54	1,74
15/XII 1962	-6,8	22,56	19,01	0,34	1,50
15/II 1962	-13,3	24,40	10,51	0,25	1,44

Таблица 2

Содержание сернокислотного лигнина в однолетних побегах саженцев яблони 'Антоновка', выдержанных при различных температурах (15.II 1963 г.)

Место перезимовки	Минимальная температура	Содержание лигнина (в %)
Неотапливаемая оранжерея	-25	26,2
Отапливаемая оранжерея	+10	14,8

Как выясняется из данных таблицы 2, пониженные температуры благоприятно сказываются на содержании лигнина в побегах яблони. Это обстоятельство может быть объяснено тем, что в связи с происходящими в побегах превращениями запасных веществ в период подготовки к зиме и в зимний период происходят также изменения в содержании ароматических предшественников лигнина. Манская и Кодина (1959) утверждают, что окислительное превращение и конденсация углеводов в лигнин совершаются через шикимовую и хинную кислоту. Последние связывают между собой обмен углеводов и ароматических соединений. Следовательно, встречающийся в древесных растениях лигнин следует рассматривать не статически, а в процессе изменения, обусловливаемого влиянием условий внешней среды.

Из данных определений (таб. 1) далее выявляется, что у более морозостойчивой Сибирской яблони в побегах содержится

больше лигнина и органического вещества в целом, чем у менее морозоустойчивого сорта культурной яблони. Из этого следует заключить, что лигнин нельзя рассматривать только в качестве вещества, дающего механическую опору растению, но одновременно он является тем запасным веществом, которое усиливает его способность противостоять неблагоприятным условиям внешней среды. Поэтому исследование процессов лигнификации клеточных стенок при одревеснении побегов у зимующих растений в связи с их морозоустойчивостью представляет также большой практический интерес.

У саженцев яблони, выдержанных в течение холодного периода в отапливаемой оранжерее при положительных температурах, содержание лигнина было примерно на 10% ниже, чем в случае их выдерживания в неотапливаемой оранжерее при отрицательных температурах. Возможная причина данного различия заключается в том, что в условиях пониженных температур протекание процессов обмена веществ у растений замедляется, тогда как в условиях повышенных температур особенно усиливается интенсивность дыхания. Вследствие этого за один и тот же промежуток времени у растений, выращиваемых в отапливаемых оранжереях, лигнина накапливается меньше, чем у растений, находящихся в неотапливаемых оранжереях.

Выводы:

1. Содержание лигнина в однолетних побегах яблони зависит от условий температурного режима их выращивания.
2. Более морозоустойчивые виды и сорта яблони содержат лигнина больше, чем менее морозоустойчивые.

ЛИТЕРАТУРА

- Creighton, R. H., R. D. Gibbs, H. Hibbert. 1944. Alkaline Nitrobenzen Oxidation of Corn Stales Isolation of p-hydroxybenzaldehyde. J. Am. Chem. Soc. 66, 32.
- Freudenberg, K., W. Lautsch u. K. Engler, 1940. Die Bildung von Vanillin aus Fichtenlignin. Chem. Ber. 73, 167.
- Wise, L. E. 1944. Wood Chemistry, N. Y. 652—656.
- Манская С. М. и Л. А. Кодина. 1959. Выделение хинной и шикимовой кислот из растений и их определение. ЖПХТ Н 12.
- Меликян, Н. М. 1959. Структурные изменения и накопление лигнина в растениях в связи с условиями среды.
- Можейко, Л. Н. и В. Н. Сергеева. 1958. Изменение природы лигнина в древесине быстрорастущего тополя под влиянием условий произрастания. Изв. АН Латв. ССР, 4, 57—69.
- Никитин Н. И. 1961. Химия древесины и целлюлозы. М.
- Ряднова И. М. 1957. Одревеснение побегов плодовых деревьев и их морозоустойчивость. Физиол. раст., 44, 428.

LIGNIINI MUUNDUMISE DÜNAAMIKAST ÕUNAPUUVÕRSETES

H. Miidla, T. Vardja

Resümee

Uuriti väävelhappe-ligniinisalduse dünaamikast üheaastastes õunapuuvõrsetes. Katseobjektideks oli talvekindel siberi mari-õunapuu (*M. Pallasiana* Juzepcz.) ja külmaõrn aedõunapuu (*M. domestica* Borkh.) sort 'Tartu roos'.

Katsetulemused olid järgmised.

1. Ligniini hulk õunapuuvõrsetes ei ole muutumatu, vaid suureneb kogu talve jooksul olenevalt välistemperatuurist.

2. Ligniinisaldus võrsetes on seoses uuritavate objektide talvekindlusega. Mida talvekindlam on taim, seda suurem on ligniinisaldus.

3. Soojas kasvuhoones (+10°C) on õunapuude ligniinisaldus umbes 10% väiksem kui külmkasvuhoones kasvavatel.

ÜBER DIE DYNAMIK DES LIGNIN-GEHALTES IN DEN TRIEBEN DES APFELBAUMES

H. Miidla, T. Vardja

Zusammenfassung

Untersucht wurde die Dynamik des Schwefelsäure-Lignin-Gehaltes in den einjährigen Trieben des Apfelbaumes. Als Versuchsobjekte dienten der winterfeste sibirische Beerenapfelbaum *M. Pallasiana* Juzepcz. und die frostempfindliche Sorte 'Tartuer Rosenapfel'.

Die Untersuchungen zeigten folgende Resultate:

1. Der Ligningehalt der Apfelbaumtriebe ist nicht konstant, sondern erhöht sich im Laufe des Winters in Abhängigkeit von der Außentemperatur.

2. Der Ligningehalt steht in Verbindung mit der Frostresistenz der Untersuchungsobjekte und ist um so höher je frosthärter eine Pflanze ist.

3. In warmen Gewächshäusern (+10°C) wachsende Apfelbäume zeigten einen ca. 10% niedrigeren Ligningehalt als solche, die in kalten Gewächshäusern gehalten wurden.

О ВЛИЯНИИ ПОДВОЯ НА ПРИВОЙ У ЯБЛОНИ

Х. Мооритс

В качестве подвоев яблони применяются местные лесные яблони, культурные сорта и отборные формы китайки и сибирки. Несмотря на давность способа прививки, некоторые вопросы влияния подвоя на привой остаются спорными.

По мнению Новопавловской (1957) привитые растения проявляют свойства, характерные для более молодых и жизнеспособных организмов. Однако при прививке на карликовые подвой последние сокращают продолжительность жизни деревьев (Кужелева, 1960).

По Гарнеру (1962) при использовании устойчивых подвоев можно повысить устойчивость привоя к болезням. В своих опытах Айвазян (1958) в ряде случаев этого не наблюдал. Он заметил, что у привитых растений морфологические признаки листьев оказались более изменчивыми, чем подверженность болезням.

По данным Шпонько и др. (1950) подвой оказывает заметное влияние на содержание сахаров и общую кислотность плодов; Степанов (1959) и Маргна (Margna, 1962) однако не склонны к такому заключению.

Единое мнение существует относительно того, что подвой определяет рост привитых деревьев и что карликовые деревья вступают в пору плодоношения значительно раньше высокорослых (Верменичева, 1956, Каблучко, 1961), но причины этих явлений остаются неясными (Beakbane, 1956).

В Эстонской ССР проблема подвоев изучается на экспериментальной базе Полли Эстонского научно-исследовательского института земледелия и мелиорации.

Исследованиями выяснено, что большинство местных сортов хорошо растет на сеянцах культурных и полукультурных сортов. Среди последних особенно Пыллумаэское грушевидное обеспечивает высокий урожай у привитых деревьев (Palk, 1963).

Слабее развиваются местные сорта на подвое 'Ланге 1', сеянца сибирки (*Malus Pallasiana* Juzepcz). Из привитых на

этом подвое деревьев часть погибла в питомнике (зимний сорт 'Лифляндское луковичное'), часть отстала в росте (летний сорт 'Белый налив') и только некоторые растут хорошо (осенний сорт 'Осеннее полосатое').

Летом 1962 года, которое характеризовалось обильными осадками, нами были обследованы деревья вышеупомянутых сортов, привитые на подвоях 'Пыллумаэское грушевидное' и 'Ланге 1'. Деревья росли в Морнаском отделении экспериментальной базы Полли. Возраст деревьев 9—11 лет. Прививка была сделана на корневую шейку. Для контроля служили не привитые деревья.

В процессе наблюдения учитывались следующие признаки: сроки прохождения фенологических фаз, форма листовых пластинок, устойчивость к пятнистости листьев семечковых (*Phyllosticta mali* Prill et Del.)^{*} и интенсивность роста побегов. Определялось также содержание аскорбиновой кислоты в листьях, так как имеются данные, что при прививке содержание аскорбиновой кислоты увеличивается (Новопавловская, 1957). Плоды анализировались на содержание сахаров и кислот. В корнях определяли динамику содержания крахмала для того, чтобы получить представление о токе ассимилятов через место прививки.

Методика

В каждом опытном варианте было по 2—3 дерева. Для анализов брались по 40 листьев с середины побегов продолжения, расположенных на южной и западной сторонах кроны. Содержание аскорбиновой кислоты определялось в свежем материале титрованием дихлорфенолиндофенолом. Длину побегов (по 5 с каждого дерева) измеряли через каждые десять дней в течение вегетационного периода.

Общую кислотность плодов определяли титрованием 0,1 N NaOH. Результаты рассчитывали на яблочную кислоту. Общее содержание сахаров определялось иодометрическим методом (восстанавливание железосинеродистым калием).

Корни для анализов брались от ствола на расстоянии, равном радиусу кроны дерева. Для анализов использовались одревесневшие части молодых главных корней, по три с каждого дерева. Срезы корней окрашивались раствором Люголя. О количестве крахмала судили по интенсивности окраски срезов под микроскопом. Содержание крахмала оценивали по пятибальной системе.

Результаты опытов и их обсуждение

Вследствие прохладной весны 1962 года цветение и рост побегов наступили поздно (таблица 1). Раньше других наблюдалось цветение и начало роста у 'Ланге 1'. У привитых же

на 'Ланге 1' деревьев развитие не ускорялось. Влияние подвоя 'Пыллумаэское грушевидное' сказалось лишь в некотором торможении начала роста побегов. Таким образом, прививка мало влияла на начало вегетационного периода, что соответствует и литературным данным (Трусевич, 1957). Сильное влияние на начало вегетации, вероятно, оказали погодные условия. Последние также способствовали заболеванию деревьев пятнистостью листьев семечковых (таблица 2).

Таблица 1

Данные о возрасте, начале вегетации и средних размерах контрольных и опытных деревьев в 1962 году.

Наименование сорта и варианты опыта	Год пересадки на опытный участок	Средние размеры (в м)		Время цветения	Начало роста побегов
		высота деревьев	ширина кроны		
Пыллумаэское грушевидное (контроль)	1951	3,50	3,35	30/V—5/VI	10/VI
Ланге 1 (контроль)	1953	5,00	4,20	26/V—2/VI	26/V
Белый налив (корнесобств.)	1952	4,30	4,70	2—10/VI	5/VI
Белый налив / Пыллумаэское грушевидное	1952	4,50	3,60	2—10/VI	8/VI
Белый налив / Ланге 1	1951	3,75	3,65	2—10/VI	5/VI
Осеннее полосатое (корнесобств.)	1953	4,05	4,55	4—13/VI	8/VI
Осеннее полосатое / Пыллумаэское грушевидное	1952	3,90	4,65	4—13/VI	10/VI
Лифляндское луковичное (корнесобств.)	1951	4,65	5,60	3—11/VI	25/V
Осеннее полосатое / Ланге 1	1951	4,20	5,40	4—13/VI	5/VI
Лифляндское луковичное / Пыллумаэское грушевид.	1952	3,75	4,15	3—11/VI	28/V

Приведенные в таблице 2 данные показывают, что листья подвоев 'Пыллумаэское грушевидное' и 'Ланге 1' более устойчивы к этой болезни по сравнению с листьями всех остальных вариантов. По рассматриваемому признаку не наблюдалось положительного влияния подвоя на привитые деревья. Процент поврежденных листьев у деревьев, привитых на подвой 'Пыллу-

Степень повреждения листьев пятнистостью (1962)

Время анализа	% пораженных листьев									
	Контр.		Белый налив			Осеннее полосатое			Лифл. луков.	
	Пыллум. грушев.	Ланге 1	корне-собств.	на подвоях		корне-собств.	на подвоях		корне-собств.	Пыллум. грушев.
				Пыллум. грушев.	Ланге 1		Пыллум. грушев.	Ланге 1		
6/VI	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2—5/VII	2,5	7,7	32,6	60,0	50,0	31,2	52,9	20,0	64,5	60,3
12—16/VIII	40,0	3,3	100,0	100,0	94,5	83,5	56,7	66,7	53,4	80,0
17—22/IX	83,3	6,7	100,0	100,0	90,0	83,5	66,7	66,7	73,3	80,0

мясское грушевидное', был в ряде случаев даже выше, чем у корнесобственных деревьев (например у 'Белого налива' в начале июля, у 'Лифляндского луковичного' в августе и сентябре). Поскольку процент заболевания листьев увеличивается к осени, то заболеванию, по-видимому, подвергаются главным образом стареющие листья.

Листья деревьев, привитых на подвой 'Ланге 1', были в некоторых вариантах по сравнению с корнесобственными менее повреждены ('Белый налив', 'Осеннее полосатое'). Следует при этом отметить, что побеги их летом 1962 года отличались сравнительно интенсивным и продолжительным ростом.

По-видимому, от интенсивности ростовых процессов и возраста листьев зависит степень заболеваемости листьев пятнистостью.

Влияние подвоев на морфологические признаки листьев привоя в наших опытах не было обнаружено. Варианты опытов различались главным образом по показателю соотношения длины листьев к ширине. Из таблицы 3 видно, что величина соотношения возрастает в течение вегетационного периода. Существенной разницы между корнесобственными и привитыми деревьями не наблюдалось.

Определение качества плодов производилось только у сорта 'Осеннее полосатое', у других сортов плоды были настолько повреждены паршой, что оказались непригодными для анализов. Из таблицы 4 видно, что самый высокий урожай плодов дали деревья, привитые на подвой 'Пыллумяское грушевидное', что совпадает также с данными, полученными в предыдущие годы.

Таблица 3

Соотношение индексов листьев опытных и контрольных деревьев (1962)

Время анализа	Контр.		Белый налив			Осеннее полосатое			Лифл. луков.	
	Пыллумаэск. грушев.	Ланге 1	корнесобств.	на подвоях		корнесобств.	на подвоях		корнесобств.	на подвое
				Пыллумаэск. грушев.	Ланге 1		Пыллумаэск. грушев.	Ланге 1		
5/VI	1,5	1,9	1,2	1,2	1,2	1,2	1,3	1,3	1,3	1,2
2/VII	1,6	2,0	1,4	1,4	1,4	1,4	1,4	1,4	1,3	1,4
11/VIII	1,5	2,1	1,4	1,4	1,4	1,4	1,5	1,4	1,3	1,3

Таблица 4

Урожай и качество яблок в 1962 году

	Контр.		Осеннее полосатое		
	Пыллумаэск. грушев.	Ланге 1	корнесобств.	на подвоях	
				Пыллумаэск. грушев.	Ланге 1
Средний урожай с дерева (в кг)	—	—	1,7	16,0	4,6
Средний вес плода (в г)	49	5	46,0	70,0	70,0
Общ. кислотн. (в % на сыр. вес)	1,3	2,1	0,9	1,1	1,0
Общее содерж. сахаров (в % на сыр. вес)	10,6	12,6	10,8	10,6	10,8

Общая кислотность плодов у деревьев 'Осеннее полосатое', привитых на подвой 'Пыллумаэское грушевидное', была несколько выше, а содержание сахаров ниже, чем у корнесобственных и привитых на 'Ланге 1', но в целом разница незначительна и лежит в пределах ошибки. Отчетливого влияния подвоя здесь также не наблюдалось.

Наблюдения за ростом и развитием подопытных деревьев позволили отметить следующее (таблица 1). На подвое 'Пыллумаэское грушевидное' сорт 'Белый налив' имеет пирамидальную, 'Осеннее полосатое' — овальную и 'Лифляндское луковичное' шаровидную крону, что и является их сортовой особенностью (Карулис, 1959). Очевидно, привитые на 'Пыллумаэ-

ское грушевидное' деревья развивались быстрее, чем другие варианты, особенно корнесобственные деревья.

Динамика роста побегов приведена на рис. 1 и 2.

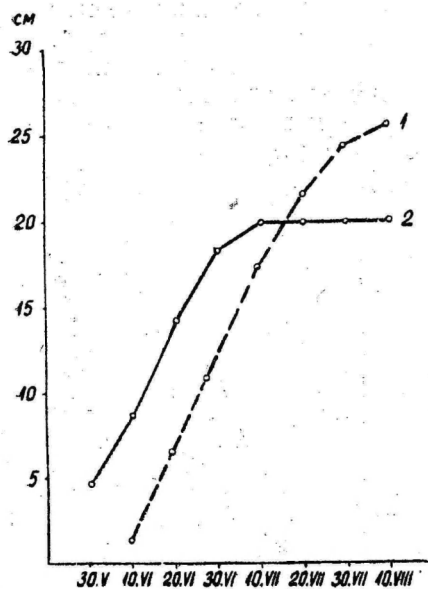


Рис. 1. Динамика роста побегов (1962 г.).

1 — Пыллумаэское грушевидное; 2 — Ланге 1.

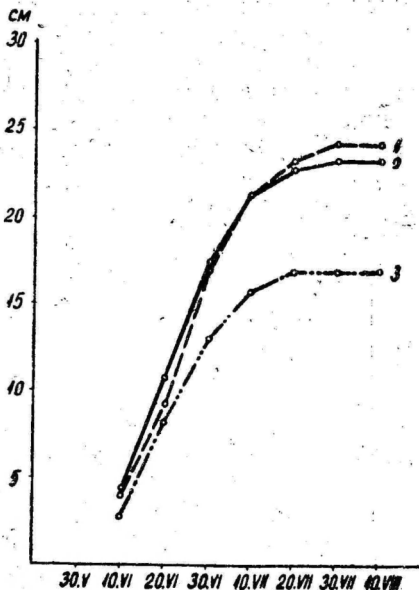


Рис. 2. Динамика роста побегов (1962 г.).

1 — Белый налив / Ланге 1; 2 — Белый налив (корнесобственный); 3 — Белый налив / Пыллумаэское грушевидное.

Побеги подвоя 'Ланге 1' ранней весной трогались в рост и заканчивали рост также раньше, чем у других подопытных деревьев. У подвоя 'Пыллумаэское грушевидное' рост побегов значительно запаздывал. У привитых деревьев картина иная. Рост побегов деревьев, привитых на подвой 'Ланге 1', продолжался сравнительно долго, а при подвое 'Пыллумаэское грушевидное' наблюдалось заметное отставание роста побегов с того времени (30 июня), когда начали увеличиваться размеры плодов.

По Кружилину (1960) сахара способствуют образованию генеративных органов растений. Макаревская и Микеладзе (1961) отмечают, что у привитых растений в листьях, побегах и корнях содержание сахаров выше, чем у непривитых. Пристли (Priestley, 1960) нашел, что содержание углеводов увеличивается при остановке ростовых процессов у побегов. Продук-

ты фотосинтеза расходуется на образование, налив и созревание плодов.

Наши данные о сезонной динамике аскорбиновой кислоты в листьях совпадают с литературными данными. Данные изменения содержания аскорбиновой кислоты в листьях привитых подвоев и сортов приведены на рис. 3. У сорта 'Белый налив' видны два минимума содержания аскорбиновой кислоты: в июне — во время интенсивного роста побегов и листьев и в августе — во время активного роста плодов.

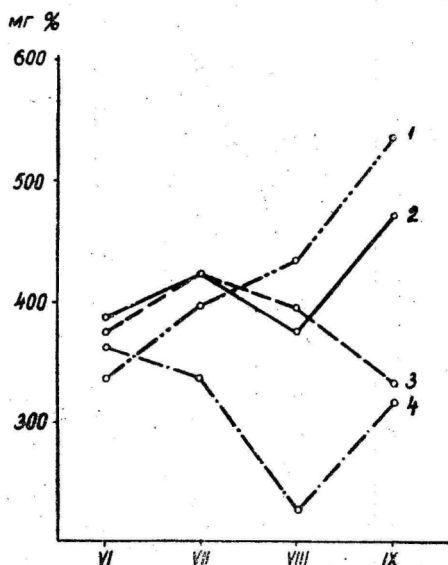


Рис. 3. Сезонная динамика содержания аскорбиновой кислоты в листьях (1962 г.).

1 — Осеннее полосатое; 2 — Белый налив; 3 — Пыллумыяское грушевидное; 4 — Ланге 1.

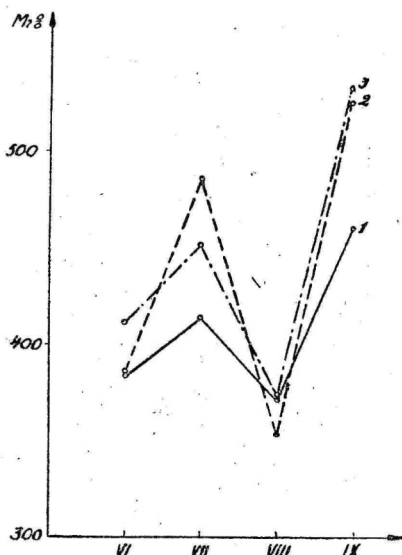


Рис. 4. Сезонная динамика содержания аскорбиновой кислоты в листьях (1962 г.).

1 — Белый налив (корнесобственный); 2 — Белый налив / Пыллумыяское грушевидное; 3 — Белый налив / Ланге 1.

Содержание аскорбиновой кислоты увеличивается после окончания интенсивного роста побегов (июль) и при полном прекращении внешнего роста (сентябрь). У деревьев с более ранним началом вегетации ('Ланге 1') во время взятия проб для анализов отсутствует первый минимум, у деревьев же с более поздним началом вегетации ('Пыллумыяское грушевидное') не наблюдается увеличения содержания аскорбиновой кислоты в сентябре.

У привитых вариантов, особенно на подвое 'Пыллумыяское грушевидное', содержание аскорбиновой кислоты увеличивалось (рис. 4), что совпадает с данными Новопавловской (1957).

Характерная для сорта динамика содержания аскорбиновой кислоты сохранялась.

Так как ограничение роста побегов заметно выражено у деревьев, привитых на подвой 'Пыллумаэское грушевидное', то наше внимание привлек сам подвой и его корневая система.

На рис. 5 приведены данные по динамике содержания крахмала в паренхиме корней. У деревьев, привитых на подвой 'Пыллумаэское грушевидное', содержание крахмала высокое,

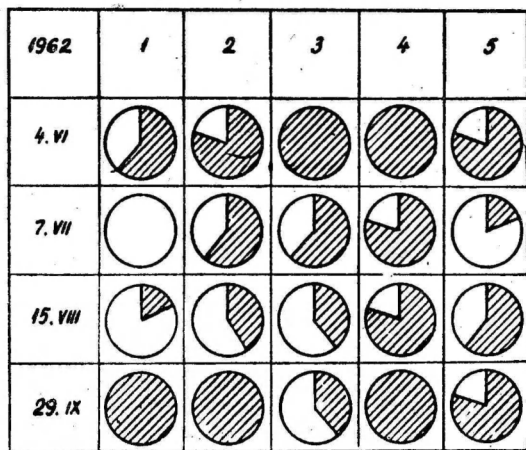


Рис. 5. Динамика содержания крахмала в корнях.

1 — Ланге 1; 2 — Пыллумаэское грушевидное; 3 — Белый налив (корнесобственный); 4 — Белый налив / Пыллумаэское грушевидное; 5 — Белый налив / Ланге 1.

но рост побегов был замедленный. У корнесобственных и привитых на 'Ланге 1' деревьев, отличающихся более интенсивным ростом побегов, содержание крахмала в корнях было значительно меньше. По данным Попова (1958) высокое содержание крахмала в побегах и корнях показывает, что ростовые процессы ограничены. Вероятно, корни подвоя 'Пыллумаэское грушевидное' росли медленно, что и явилось причиной замедленного роста побегов. Это совпадает с данными Роджерса (Rogers, 1939), который заметил, что у медленно растущих деревьев весной рост корней заторможен. Однако вопрос остается нерешенным, поскольку мы не знаем причин торможения роста корней.

Начало весеннего роста корней зависит от температуры почвы (Гена, 1958). Поскольку корни подвоя 'Ланге 1' имеют более поверхностное расположение, то они могут раньше тро-

гаться в рост. Известно, что корни очень восприимчивы к изменениям влажности почвы. Летом, как только высыхают верхние слои почвы, рост корней замедляется (Rogers, Booth, 1960), что оказывает влияние и на рост побегов.

Корни подвоя 'Пыллумязское грушевидное' расположены в почве глубже, чем у подвоя 'Ланге 1'. Этим и объясняются указанные различия в динамике роста их побегов.

Все остальные использованные в опытах деревья росли на более влажной почве. Вероятно, этим можно объяснить более длительный рост побегов деревьев, привитых на подвой 'Ланге 1', и сокращение роста побегов деревьев на подвое 'Пыллумязское грушевидное'. Глубоко расположенные корни у деревьев на последнем подвое близки к уровню грунтовой воды, что также препятствует их росту (Кобель, 1957).

Таким образом, влажность почвы сильно влияет на рост корней деревьев. Ответ на вопрос, являются ли свойства почвы и расположение корней главным регулятором ростовых процессов у привитых деревьев яблонь, должны дать дальнейшие исследования.

На основании полученных экспериментальных данных можно сделать следующие выводы.

1. Подвой оказывает значительное влияние на рост и плодоношение привоя. У яблонь, привитых на подвой 'Пыллумязское грушевидное', рост побегов был слабый, а урожай выше, чем у других вариантов.

2. Корни деревьев с подвоем 'Пыллумязское грушевидное' отличаются более высоким содержанием крахмала, чем на подвое 'Ланге 1'.

3. Содержание аскорбиновой кислоты в листьях увеличивается с ограничением ростовых процессов. У привитых яблонь, особенно на подвое 'Пыллумязское грушевидное', содержание аскорбиновой кислоты в листьях выше, чем у корнесобственных деревьев.

4. В наших опытах не проявилось влияния подвоя на сроки начала вегетации привоев, качество плодов, морфологические признаки листьев и на степень их устойчивости к пятнистости листьев семечковых.

Считаю своим приятным долгом выразить благодарность сотрудникам экспериментальной базы Полли и кафедры физиологии и биохимии растений Ленинградского государственного университета за оказанную помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

- Айвазян П. К., 1958. Изменчивость сеянцев винограда под влиянием прививки. *Агробиология* 1; 76—85.
- Верменичева А. Д., 1956. Рост и урожайность яблони в зависимости от подвоев. *Тр. Ташкентского с.-х. ин-та*, 7; 127—136.
- Гарнер Р. (Garner, R. J.), 1962. Руководство по прививке плодовых культур. М.
- Гена Н., 1958. Особенности роста и плодоношения яблони на различных подвоях. *Доклады ТСХА*, 32; 197—202.
- Каблучко Г. А., 1961. Подвой и сорт. *Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии* 6; 14—17.
- Карулис Я., 1959. О морозоустойчивости некоторых отобранных сортов *Malus hybrida* и их влияния на динамику роста культурных сортов яблонь. В сб.: *Почва и урожай*, 9; 187—202.
- Кобель Ф., (Kobel, F.), 1957. Плодоводство на физиологической основе. М.
- Кружилин А. С., 1960. Взаимовлияние привоя и подвоя растений, 272. М.
- Кужелева Е. П., 1960. Результаты изучения подвоев яблони. В сб.: *Агротехника, селекция, сортоиспытание плодово-ягодных культур*, 299—346.
- Макаревская Е. А. и Э. Г. Микеладзе, 1961. Изменение содержания сахаров в однолетних прививках виноградной лозы. *Сообщ. АН Груз. ССР* 26, 4; 427—432.
- Новопавловская Н. В., 1957. Аскорбиновая кислота у корнесобственных и привитых растений винограда. *Бюлл. центр. генет. лабор.*, 3; 15—19.
- Попов В. Н., 1958. Влияние подвоя на ход фотосинтеза и содержание сахаров в саженцах яблони. *Сб. работ по селекции и агротехнике плодовых и ягодных культур*, 225—238.
- Степанов С. Н., 1959. Плодовый питомник. М.
- Трусевиц Г. В., 1957. Подбор подвоев плодовых растений в свете учения И. В. Мичурина. В кн.: *Достижения по садоводству*, 321—332.
- Шпонько Г. А. и Ф. М. Воробей, 1950. Выбор подвоев для яблони. *Сб. работ Белорусской плодово-ягодной оп. ст.* 2; 83—102.
- Beakbane Beryl, A., 1956. Possible mechanismus of rootstock effect. *The Annals of Applied Biology*, 44, : 3; 517—521.
- Marjpa, U., 1962. Liivi kollase munaploomi pookealustest. *Sotsialistlik Põllumajandus*, 10; 456—457.
- Palk, J., 1963. Ouna- ja ploomipuu pookealused Eesti NSV-s. *Kandidaadi väitekirj.*
- Priestley, C. A., 1960. Seasonal changes in the carbohydrate resources of some six-years old apple trees. *Rep. E. Malling Res. Sta. for 1959*, 70—77.
- Rogers, W. S., 1939. Root studies VIII. Apple root growth in relation to rootstock, soil, seasonal and climatic factors. *J. Pom. a. Hort. Sci.* 17: 1/2; 99—130.
- Rogers, W. S. a. G. A. Booth., 1960. The roots of fruit trees. *Scient. Hort.*, XIV, 27—34.

POOKEALUSE MÖJUST ÕUNAPUUEDEL

H. Moorits

Resümee

1962. a. suvel jälgiti Eesti Maaviljeluse ja Maaparanduse Teadusliku Uurimise Instituudi Polli katsebaasi Morna osakonnas pookealuste 'Põllumäe pirnükujuline' ja 'Lange 1' mõju sortidele 'Valge klaar', 'Sügisjooknik' ja 'Liivi sibul'. Kontrollvariantideks olid omajuursed puud. Puude vanus 9—11 aastat.

Võrreldi fenofaaside kulgemist, mõõdeti pikivõrsete juurdekasvu, jälgiti aluse mõju lehtede kujule ja haiguskindlusele, määrati lehtede askorbiinhappesisalduse sessoonne dünaamika ning analüüsiti viljade kvaliteeti. Juurtes jälgiti tärkliisesisalduse sessoonset dünaamikat.

Saadud tulemused lubavad teha järgmise kokkuvõtte.

1. Pookealus mõjustab märgatavalt poogendi kasvu intensiivsust ja viljakust. Alusel 'Põllumäe pirnükujuline' oli võrsete juurdekasv nõrgem, saagikus aga suurem kui teistel variantidel. Võrsete nõrgemale juurdekasvule kaasnes juurte kõrge tärkliisesisaldus.

2. Kasvuprotsesside pidurdumisel suurenes lehtede askorbiinhappesisaldus. Poogitud puude lehtedes oli askorbiinhappesisaldus kõrgem kui pookimata puudel.

3. Pookealus ei avaldanud märgatavat mõju puude vegetatsiooniperioodi algusele, viljade kvaliteedile, lehtede kujule ja laikpõletiku vastuvõtlikkusele.

VOM EINFLUß DER UNTERLAGE BEI APFELBÄUMEN

H. Moorits

Zusammenfassung

Im Sommer 1962 wurde der Einfluß zweier Unterlagen ('Põllumäe pirnükujuline' und 'Lange 1') auf die Wuchsentensität der Triebe, auf die Form und den Ascorbinsäuregehalt der Blätter sowie auf die Qualität der Früchte dreier Sorten ('Valge klaar', 'Sügisjooknik', 'Liivi sibul') verfolgt und der Stärkegehalt der Wurzeln untersucht. Als Kontrolle dienten unveredelte Bäume.

Auf Grund der erhaltenen Resultate kann zusammenfassend gesagt werden:

1) Die Unterlage übt einen bedeutenden Einfluß auf die Wuchs-

intensität der Triebe und auf die Ertragshöhe der veredelten Bäume aus. Der Zuwachs der Triebe war bei Bäume, die auf die Unterlage 'Pöllumäe pirnikujuline' gepfropft worden waren, geringer, der Ertrag aber höher, als bei den übrigen Versuchsvarianten. Dabei zeichneten sich die Wurzeln der Bäume durch hohen Stärkegehalt aus.

2) Der Ascorbinsäuregehalt der Blätter vergrößerte sich bei der Verminderung der Wuchsintensität von Trieben. Die Blätter veredelter Bäume enthielten meistens mehr Ascorbinsäure als die Blätter wurzelechter Bäume.

3) Die Unterlage übte keinen wesentlichen Einfluß auf den Anfang der Vegetationsperiode und auf die Form der Blätter aus.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ХРАНЕНИЯ НА ДИНАМИКУ СОДЕРЖАНИЕ АЗОТИСТЫХ ВЕЩЕСТВ У КАРТОФЕЛЯ

Л. Вийлеберг

Из литературных данных известно, что биохимический состав и семенные качества картофеля в значительной степени зависят от режима хранения клубней (Thornton, 1939; Мойхо, Коваль, 1957; Шмалько, 1957; Овчаров, 1958; K. Viileberg, 1962 и др.). Даже высококачественный семенной материал вследствие неблагоприятных условий хранения может превратиться в низкоурожайный. Исходя из этого, представляется важным выяснить рациональные режимы хранения клубней картофеля, которые максимально соответствовали бы их биологическим особенностям.

Руководствуясь данными мотивами, на кафедре растениеводства Эстонской Сельскохозяйственной Академии были начаты исследования по выяснению реагирования районированных в Эстонской ССР сортов картофеля на различные условия хранения клубней.

Происходящий из этих опытов семенной материал изучался на кафедре физиологии растений Тартуского государственного университета в отношении обусловленных различными режимами хранения изменений в динамике содержания общего азота (по дистилляционному методу Кьельдаля), белкового азота, различных фракций свободных аминокислот и растворимого белка (методом электрофореза). Анализы проводились на трех сортах картофеля с различной продолжительностью вегетационного периода: 'Приекульский ранний', 'Йыгева пиклик' (среднепозднеспелый) и 'Олев' (поздний сорт).

Выяснение происходящих под влиянием условий хранения изменений в обмене азотистых веществ имеет важное значение, так как от направленности и величины этих изменений зависит репродукционная способность клубней картофеля. Семенные клубни подопытных сортов хранились в 1959/60 и 1960/61 гг. при трех различных температурных режимах: 1) в теплом погребе со сравнительно константной температурой (средняя температура за весь период хранения была соответственно по го-

дам 5,8 и 6,4°); 2) в подземном погребе с каменными стенами, где осенью температура держалась на сравнительно высоком уровне, а зимой и весной была более или менее оптимальной для хранения клубней (от 1 до 3°). Средняя температура за весь период хранения по годам была соответственно 3,1 и 3,0°; 3) в надземном с каменными стенами хранилище, температурный режим которого значительно определялся температурой внешнего воздуха. Осенью и весной температура была более или менее оптимальной для хранения клубней, тогда как зимой она была ниже оптимальной. Средняя температура за весь период хранения по годам была соответственно 2,8 и 4,2°.

В 1961/62 году хранение клубней проводилось в четырех хранилищах, в которых средняя температура за весь период хранения на основании данных срочных определений выражалась 1,6; 2,0; 4,5 и 5,0°.

В литературе встречаются лишь единичные данные относительно влияния условий хранения на динамику азотистых веществ у картофеля. Согласно данным исследований Бертон (Burton, 1952), Сигле (Sigle, 1954) и Жуковского (1958) содержание азотистых веществ в клубнях картофеля во время хранения изменяется, хотя и в меньшей степени, чем содержание ряда других входящих в их состав веществ. Этими работами было показано, что в течение первой половины периода хранения в клубнях повышается содержание сырого протеина и общего азота, а затем снижается, достигая ко времени посадки почти первоначального уровня. Прокошев (1947) и Сокол (1957) указывают, что причины подобных изменений пока остаются невыясненными.

Результаты наших анализов подтверждают указанную закономерность в динамике азотистых веществ (рис. 1). Причину повышения относительного содержания общего азота в первой половине периода хранения мы склонны видеть в том, что в результате дыхания абсолютное содержание сухого вещества (в основном крахмала) убывает интенсивнее, чем содержание азотистых веществ, вследствие чего доля последних при расчете на сухой вес повышается. Уменьшение содержания общего азота во второй половине периода хранения, по-видимому, объясняется тем, что в связи с началом прорастания клубней происходит усиленный отток азотистых веществ в зоны расположения глазков. Перемещение азотистых веществ особенно усиливается в верхушечную часть клубня, где расположены наиболее развитые глазки и интенсивнее совершаются ростовые процессы. При взятии же проб для анализов верхушечная часть клубня (0,5 см) и проростки удаляются, вследствие чего богатые азотистыми веществами части клубня в пробу для анализов не попадают и, следовательно, относительное содержание определяемых веществ оказывается пониженным.

Повышение содержания белкового азота может происходить за счет уменьшения небелкового азота. Так, в процессе аминирования кетокислот происходит включение аммиака в состав аминокислот, которые находят использование в синтезе белка. Поплавский (1956, 1957) также указывает, что азот у плодовых деревьев зимой представлен в виде запасного белка, причем под влиянием низких температур наблюдается обогащение белков азотом. Этим представляется возможным объяснить при значительном повышении содержания общего азота сравнительно небольшое повышение количества небелкового азота.

Большинство исследователей (Кобель, 1957, Проценко, 1958) придерживаются взгляда, что зимой в плодовых деревьях повышается количество водонерастворимых азотистых соединений, представленных в основном запасными белками, в противоположность заключениям Гарвея (Harvey, 1916), Ньютона (Newton, 1922, 1924) и некоторых других исследователей.

Таблица 1

Динамика содержания азотистых веществ у клубней картофеля в период хранения 1960/61 года (в % к абсолютно сухому весу)

Время определений	Сорт и температура хранения								
	'Прикульский ранний'			'Йыгева пиклик'			'Олев'		
	3,0°C	4,2°C	6,4°C	3,0°C	4,2°C	6,4°C	3,0°C	4,2°C	6,4°C
Содержание общего азота									
Ноябрь	1,22	1,22	1,22	1,11	1,11	1,11	1,48	1,48	1,48
Февраль	1,30	1,26	1,27	1,15	1,19	1,18	1,58	1,59	1,56
Май	1,20	1,17	1,15	0,99	1,00	0,98	1,36	1,48	1,45
Содержание белкового азота									
Ноябрь	0,72	0,72	0,72	0,68	0,68	0,68	0,61	0,61	0,61
Февраль	0,78	0,73	0,76	0,71	0,71	0,70	0,70	0,71	0,69
Май	0,72	0,69	0,70	0,65	0,67	0,68	0,59	0,61	0,60
Содержание небелкового азота									
Ноябрь	0,50	0,50	0,50	0,43	0,43	0,43	0,87	0,87	0,87
Февраль	0,52	0,53	0,51	0,44	0,48	0,48	0,88	0,88	0,87
Май	0,48	0,48	0,45	0,34	0,33	0,30	0,77	0,86	0,85

Определения показывают, что использованные в наших опытах сорта картофеля различаются по содержанию общего, белкового и небелкового азота (табл. 1).

На динамику содержания азотистых веществ в клубнях значительное влияние оказывали условия режима хранения (табл. 1 и рис. 2). У сорта 'Прикульский ранний' наибольшие измене-

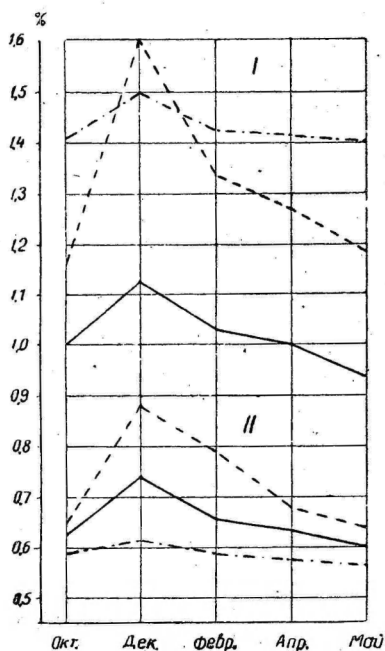


Рис. 1. Динамика содержания азотистых веществ в клубнях во время хранения при температуре 2,8°С (1959/60 г.).

I — общий азот;
 II — белковый азот;
 ————— 'Йыгева пиклик';
 - - - - - 'Приекульский ранний';
 - · - · - 'Олев'.

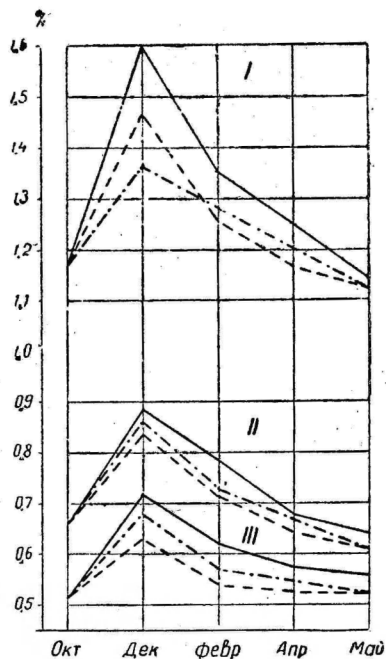


Рис. 2. Динамика содержания азотистых веществ в клубнях картофеля 'Приекульский ранний' при различных температурах хранения (1959/60 г.).

I — общий азот;
 II — белковый азот;
 III — небелковый азот;
 ————— 2,8°С;
 - - - - - 3,1°С;
 - · - · - 5,8°С.

ния азотистых веществ наблюдались в сравнительно холодном (2,8° и 3,0°) с колеблющейся температурой хранилище.

На основании проведенного исследования выясняется, что клубни 'Приекульского раннего' выходят из органического покоя от 17 до 20 дней раньше, чем клубни позднеспелого сорта 'Олев' (табл. 2). Вышедшие из состояния покоя клубни в условиях неустойчивого температурного режима хранения (температура часто падала ниже 0°), легко провоцируются на более активную жизнедеятельность. Вследствие этого повышается энергия дыхания и, следовательно, усиливается трата сухого вещества, особенно углеводов. Усилению дыхания также способствует накопление при пониженных температурах в клубнях сахара, являющегося наиболее доступным субстратом для дыхания. Также исследования Рубина с сотрудниками (1959) показывают, что переменные температуры активируют дыхание.

Снижение содержания углеводов в течение первой половины периода хранения приводит к повышению относительного содержания общего азота. Также содержание белкового и небелкового азота в клубнях из данного хранилища было самым высоким.

Таблица 2

Продолжительность периода покоя у клубней различных сортов картофеля (в днях)

Сорт	1959/60 г.	1961/62 г.
'Прикульский ранний'	117	117
'Йыгева пиклик'	132	127
'Олев'	134	137

Амплитуда изменения содержания азотистых веществ была меньше у клубней при хранении в условиях сравнительно теплого погреба. В этом хранилище температурные условия благоприятствовали более раннему прорастианию клубней, вследствие чего перемещение азотистых веществ к глазкам начиналось при более низком уровне их содержания. Снижение содержания сухого вещества происходит одновременно с усиливающимся оттоком азота к глазкам. В результате усиления энергии дыхания повышается кислотность среды, что, в свою очередь, оказывает влияние на активность ферментов, в том числе на интенсивность и направленность деятельности протеолитических ферментов. Усиление гидролитической деятельности протеолитических ферментов способствует передвижению азотистых веществ к глазкам.

Штрёмер и Штифт (Ströhmer, Stift, 1903) определяли содержание белка в корнеплодах и нашли, что пониженные температуры благоприятствуют потере белка, которая может составить 40—50% от ее первоначального содержания. Гидролиз белка обуславливался повышением активности протеолитических ферментов. Указанные авторы пришли к заключению, что превращение азотистых соединений в корнеплодах связано с метаболизмом других входящих в их состав веществ. Повышение кислотности в клетках и повреждение тканей микроорганизмами приводит обычно к повышению гидролиза белка и накоплению веществ небелковой природы.

У клубней позднего сорта 'Олев' и среднепозднеспелого сорта 'Йыгева пиклик' максимальное содержание азотистых веществ было отмечено в хранилищах с промежуточной температурой (3,1 и 4,1°). Наименьшим изменениям содержание азо-

тистых веществ в клубнях подвергалось в хранилищах со сравнительно высокой температурой.

При выяснении особенностей обмена азотистых веществ в клубнях в связи с условиями хранения важное значение имеет не только уровень содержания белкового и небелкового азота, но также величина их соотношения. По Прокошеву (1947) и Соколу (1957) величина соотношения белкового азота к небелковому может колебаться в пределах от 1 до 2. По Сигле (1951) величина указанного соотношения у клубней в первой половине периода хранения повышается, а затем в течение второй половины хранения снижается. Эти данные подтверждаются также результатами наших определений, причем особенно отчетливо в опытах 1959/60 года; в 1960/61 году от указанной закономерности наблюдались отдельные отклонения.

Сигле (1951) считает существенной причиной, обуславливающей изменения содержания азотистых веществ в клубнях во время хранения, температурный фактор.

Богатые содержанием азотистых веществ клубни сохраняются лучше и отличаются более высокой репродукционной способностью, чем клубни с пониженным содержанием азота (Kгүйег, 1927).

Из результатов наших опытов видно, что клубни картофеля, несмотря на различные температурные условия хранения, ко времени посадки по относительному содержанию азотистых веществ заметным образом не отличаются (табл. 1). Однако при сравнении урожайности у клубней подопытных вариантов выявляются значительные различия (табл. 3). Последнее обстоятельство приводит к предположению, что условия хранения

Таблица 3

Влияние различных режимов хранения на урожай клубней картофеля
(данные К. Вийлеберг, 1962)

Годы	Средняя t° хранения семенных клубней	Урожай клубней					
		'Прикульский ранний'		'Йыгева пиклик'		'Олев'	
		ц/га ±	%	ц/га ±	%	ц/га ±	%
1960	5,8	266,5 ± 2,1	100,0	281,1 ± 3,6	100,0	408,8 ± 4,9	100,0
	3,1	312,2 ± 2,3	117,1	284,1 ± 2,2	101,1	398,6 ± 1,9	97,5
	2,8	324,2 ± 11,6	121,7	356,7 ± 5,3	126,9	345,9 ± 3,9	84,6
1961	6,4	373,4 ± 4,2	100,0	340,9 ± 5,8	100,0	445,6 ± 5,4	100,0
	4,2	416,1 ± 5,4	111,4	386,9 ± 5,9	113,5	409,5 ± 4,1	91,9
	3,0	431,2 ± 5,2	115,5	420,5 ± 2,4	123,3	407,9 ± 2,2	91,5

вызывают в клубнях семенного картофеля глубокие изменения, от которых зависит их репродукционная способность.

Можно полагать, что эти изменения должны затрагивать и обмен азотистых веществ, так как последним принадлежит важная роль в определении репродукционной способности клубней.

Для проверки этого предположения нами были выяснены с помощью метода электрофореза наряду с количественными изменениями также и качественные изменения состава азотистых веществ, в частности, изменения в содержании различных фракций свободных аминокислот и растворимого белка.

Описанный в литературе метод электрофореза животных белков был нами приспособлен для разделения растительных белков.

При электрофорезе свободных аминокислот использовался фосфатный буфер (рН 6,9). Количество наносимой пробы составляло 0,02 мл. Электрофорез проводился при напряжении 500 V и силе тока 30—40 mA в течение 3—3,5 часов. В качестве проявителя использовался раствор хингидрона в ацетоне. Электрофореграммы пропускали через денситометр, и вычислялось относительное содержание отдельных фракций.

Для электрофореза вытяжки растворимого белка использовался фосфатный буфер (рН 4,94). Продолжительность электрофореза растворимых белков составляла 4 часа и он проводился при тех же условиях, что и с аминокислотами. В качестве проявителя использовался спиртовой раствор бромфенол-синего и сулемы. Промывка электрофореграмм проводилась в 0,5%-ой уксусной кислоте.

Методом электрофореза удается выделить три фракции свободных аминокислот (кислую, нейтральную и щелочную). Результаты анализов показывают, что подопытные сорта заметно различаются по содержанию фракций свободных аминокислот (табл. 4). Отсюда можно предположить, что сорта с различ-

Таблица 4

Относительное содержание различных фракций свободных аминокислот в клубнях картофеля

Сорт	Фракции свободных аминокислот					
	кислая		нейтральная		щелочная	
	1960 г.	1961 г.	1960 г.	1961 г.	1960 г.	1961 г.
'Прикульский ранний'	32,3	31,5	46,8	45,2	20,9	21,1
'Олев'	31,5	31,0	42,6	42,2	25,9	26,8
'Иыгева пиклик'	31,2	—	51,2	—	17,6	17,0

ной продолжительностью вегетационного периода имеют качественные различия в составе белков.

Направленность изменения содержания фракций свободных аминокислот у клубней всех подопытных сортов при различных режимах хранения была одинаковой, однако величина этих изменений, в зависимости как от сорта, так и от режима хранения, была различной.

Из приведенных на рис. 3 данных выясняется, что в течение периода хранения содержание кислой фракции аминокислот в клубнях сорта 'Приекульский ранний' повышается, содержание нейтральной фракции снижается, тогда как содержание щелочной фракции практически не изменяется. Более значительные изменения наблюдаются в первой половине периода хранения.

Можно предполагать, что происходящие изменения в составе белков обусловлены тем, что часть свободных аминокислот нейтральной фракции включается в биосинтез белков, а также в результате реакций переаминирования превращается в аминокислоты кислой фракции. Последние (глутаминовая и аспарагиновая кислоты), как известно, играют важную роль в обмене веществ. Присоединяя аммиак, они превращаются в соответствующие амиды, а при реакциях дезаминирования переходят в кетокислоты. Следовательно, аминокислоты кислой фракции можно считать тем звеном, который связывает между собой обмен азотистых и безазотистых веществ. Повышение содержания кислой фракции аминокислот должно быть признано полезным для жизнедеятельности растительного организма.

Турецкая (1961) отмечает, что повышение содержания аминокислот происходит в результате аминирования органических кислот. Последние, очевидно, имеют источником своего образования образующиеся при гидролизе крахмала сахара. На возможность образования аминокислот из сахаров через органические кислоты указывают в своих работах также Курсанов, Туева и Верещагин (1934).

Растворимый белок клубней картофеля при электрофорезе разделяется на две фракции, которые мы условно обозначали как легко подвижная и слабо подвижная фракции.

В течение периода хранения, особенно в его первой половине, содержание легко подвижной фракции растворимого белка повышается, после чего происходит снижение. Весной содержание данной фракции остается выше, чем осенью. Содержание же слабо подвижной фракции растворимого белка снижается в течение всего периода хранения.

Еще в 1963 году Кёрнер и Фалта (цит. по Сигле, 1951) указывали, что в течение периода хранения белок картофеля переходит в легко растворимое состояние. Осенью в клубнях содержится свыше 50% истинного белка, содержание которого в течение периода хранения значительно снижается. По Соловье-

вой (1959) у плодовых деревьев содержание различных форм азота в значительной мере определяется условиями водного режима и температуры.

Содержание легко подвижной фракции растворимого белка зависит в большой степени от режима хранения (рис. 4). У

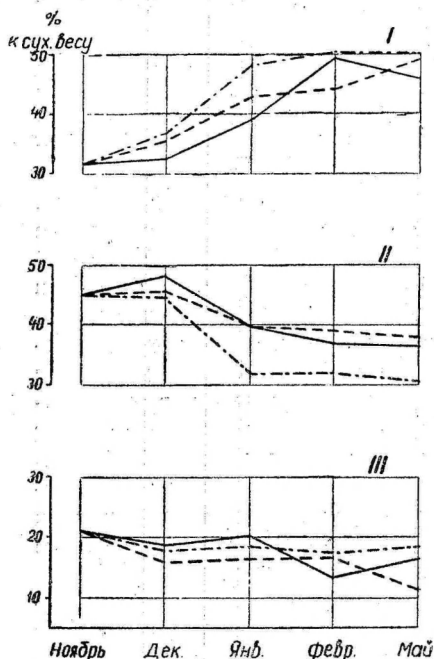


Рис. 3. Динамика содержания различных фракций свободных аминокислот в клубнях картофеля 'Прикульский ранний' во время хранения (1961/62 г.).

I — кислая фракция;
 II — нейтральная фракция;
 III — щелочная фракция;
 ————— 4,5° С;
 - - - - - 2,0° С;
 - · - · - 2,0° С;
 ······ 4,5° С;
 - - - - - 5,0° С.

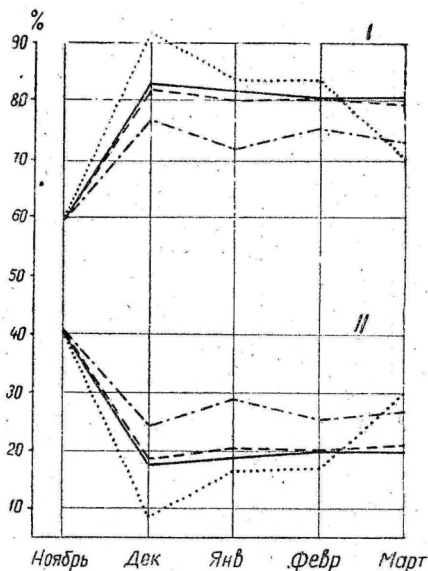


Рис. 4. Динамика содержания различных фракций белковых веществ в клубнях картофеля 'Прикульский ранний' во время хранения (1961/62 г.).

I — легко подвижная фракция;
 II — слабо подвижная фракция;
 ————— 1,6° С;
 - - - - - 2,0° С;
 - · - · - 4,5° С;
 ······ 4,5° С;
 - - - - - 5,0° С.

сорта 'Прикульский ранний' содержание легко подвижной фракции в ноябре составляло 59,1% от общего содержания растворимого белка и в дальнейшем изменялось в зависимости от режима хранения. В хранилищах со средней температурой 5,0° содержание легко подвижной фракции белков резко повышалось в течение первой половины периода хранения. Следующее за ним снижение было в указанном варианте максимальным. Также при других температурных режимах хранения отмечено

резкое повышение содержания названной фракции в первой половине периода хранения, однако во второй половине периода хранения снижение происходило медленнее, чем в предыдущем варианте. Весной у клубней, находившихся в хранилищах со средней температурой 1,6°, было высокое содержание легко подвижной фракции белка (80%), и низкое содержание слабоподвижной фракции (20%).

Повышение содержания легко подвижной фракции растворимого белка благоприятно сказывается на репродукционной способности клубней, так как эта часть белка наиболее динамична и легко находит применение в процессах жизнедеятельности.

Повышенное содержание более гидрофильных белков и аминокислот должно положительно сказаться на снабжении растений водой уже в самом начале их развития и, следовательно, способствовать более усиленному росту. Подавление синтеза аминокислот и белков приводит к снижению водоудерживающих сил клеток (Гриненко, 1961).

В листьях растений из семенных клубней, хранение которых в 1959/60 году производилось при температуре 3,1° и в 1960/61 году — при 4,1°, отмечалось самое высокое содержание общего, белкового и небелкового азота, а также кислой фракции свободных аминокислот и минимальное содержание нейтральной фракции аминокислот. Полученные данные дают основание для утверждения, что в листьях растений указанного варианта опыта имелись благоприятные условия для синтеза белков.

В листьях картофеля 'Прикульский ранний' из семенного материала, который хранился при сравнительно низкой температуре, содержание легко подвижной фракции растворимого белка значительно превосходило содержание слабо подвижной фракции. У сортов 'Олев' и 'Йыгева пиклик' максимальное содержание легко подвижной фракции белка (табл. 5) отмечалось в листьях растений из клубней, хранение которых производилось в хранилищах со средней температурой.

С урожаем клубней положительно коррелировало содержание легко подвижной фракции растворимого белка в листьях.

Из приведенных в табл. 3 данных видно, что наиболее высокие урожаи у сортов 'Прикульский ранний' и 'Йыгева пиклик' обеспечил семенной материал, хранившийся при сравнительно низкой температуре, а у сорта 'Олев' — семенной материал, хранившийся в относительно теплом погребе.

В заключение следует отметить, что в отношении репродукционной способности картофеля для раннего сорта 'Прикульский ранний' и среднепозднеспелого сорта 'Йыгева пиклик' оказываются полезными происходящие при сравнительно низкой температуре хранения в клубнях изменения, которые проявляются в повышении содержания кислой фракции свободных ами-

нокислот и легко подвижной фракции растворимого белка при одновременном уменьшении содержания нейтральной фракции аминокислот и слабо подвижной фракции белка. Листья выросших из таких клубней растений характеризуются повышенным содержанием общего, белкового и небелкового азота. Между различными фракциями свободных аминокислот в листьях оказывается полезным такое же соотношение их, как и в семенных клубнях.

Таблица 5

Относительное содержание различных фракций растворимого белка в листьях картофеля в зависимости от режима хранения клубней (1961)

Сорт	Средняя t° C хранения клубней	Фракции растворимого белка	
		слабо подвижная	легко подвижная
'Прикульский ранний'	3,0	41,1	58,9
	6,4	46,7	53,3
	4,1	41,8	58,2
'Иыгева пиклик'	6,4	42,2	57,8
	4,1	36,3	63,7
	3,0	41,7	58,3
'Олев'	6,4	47,1	52,9
	4,1	39,0	61,0
	3,0	45,4	54,6

Клубни позднеспелого сорта 'Олев' обнаруживают лучшие семенные качества в случае хранения при более высокой температуре (5,8 и 6,4°).

В комплексе условий хранения семенного картофеля важное значение имеет температурный фактор, потребность в котором у клубней находится в зависимости от сортовых особенностей и в частности от продолжительности периода покоя клубней.

Умело произведенный подбор условий хранения способствует лучшему сохранению клубнями семенных качеств.

ЛИТЕРАТУРА

- Гриненко В. В., 1961. Изменение водного режима как приспособительная реакция растений. Водный режим растений в засушливых районах СССР. Изд-во АН СССР.
- Жуковский Д. И., 1958. Как сохранить урожай картофеля. Москва.
- Кобель Ф. (Kobel F.), 1957. Плодоводство на физиологической основе. Гос. изд-во сельскохозяйств. лит. Москва.
- Курсанов А. Л., Туева О. Ф., Верещагин А. Г., 1954. Углеводно-фосфорный обмен и синтез аминокислот в корнях тыквы (*Cucurbita pepo*). Физиол. раст. т. 1, вып. 1.
- Мойхо В., Коваль Е., 1957. Продление периода покоя у клубней картофеля при опрыскивании его химическими препаратами. РЖБ.
- Овчаров К. Е., 1958. Роль витаминов в жизни растений. Изд-во АН СССР. Москва.
- Поплавский К. М., 1956. О динамике азота в зимний период у яблони. Труды Плодоовощн. ин-та им. И. В. Мичурина, 9.
- Поплавский К. М., 1957. О периоде зимнего развития яблони. Достижения по садоводству.
- Прокошев С. М., 1947. Биохимия картофеля. Москва—Ленинград.
- Проценко Д. Ф., 1958. Морозостойкость плодовых культур СССР.
- Рубин Б. А., Метлицкий Л. В., Салькова Е. Г., 1959. Использование ионизирующих излучений для управления покоем клубней картофеля при хранении. Биохимия плодов и овощей, сб. 5.
- Сокол П. Ф., 1957. Хранение картофеля. Москва.
- Турецкая Р. Х., 1961. Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. Изд-во АН СССР.
- Шмалько В. С., 1957. Технология сельскохозяйственных продуктов. Москва.
- Burton, W. G., 1948, The potato. London.
- Harvey, R. B., 1918. Hardening process in plants and defending from frost injury. Jour. of Agriculture R., 15.
- Krüger, K., 1927. Die Wirkung stickstoffhaltiger Düngemittel auf den Wert des Pflanzgutes und die Zusammensetzung der Kartoffel bei vier verschiedenen Bodenarten. Z. wiss. Landw., 66.
- Newton, R., 1922. A comparative study of winter wheat varieties with especial reference to winter killing. Jour. of Agr. Sc., 12.
- Siglé, K., 1951. Das Kartoffeleiweiß, seine Steigerung und Verwertung. Ztschr. Acker. u. Pflbau, V. 93, H. 2.
- Ströhmer, Stift., 1903. Реф. по С. М. Прокошеву, 1947.
- Thornton, N., 1939. Relationship of oxygen to carbon dioxide in breaking dormancy of potato tubers. Ibid., 10.
- Viileberg, K., 1962. Kartulisaa oleneb seemnematerjali säilitustingimustest. «Sotsialistlik Põllumajandus», 17.

MITMESUGUSTE SÄILITUSTINGIMUSTE MÖJUST KARTULI LÄMMASTIKAINETE SISALDUSE DÜNAAMIKALE

L. Viileberg

Resümee

Käesolev uurimistöo toimus aastail 1959—1962 mitmesugustes tingimustes säilitatud kolme kartulisordiga.

Säilitusperioodil määrati mugulates ja vegetatsiooniperioodil reproduktsioonitaimede lehtedes üld-, valgulise ja mittevalgulise lämmastiku sisalduse dünaamika Kjeldahli destillatsiooni meetodil ning vabade amiinohapete ja lahustuvate valkude fraktsioonide sisaldus elektroforeesi meetodil.

Mugulate üld-, valgulise ja mittevalgulise lämmastiku sisaldus muutus kõigi temperatuurirežiimide juures ühes suunas, kuid muutuste amplituud oli erinev. Nimetatud näitajate sisaldus tõusis säilitusperioodi esimesel poolel (septembrist jaanuarini), sest tärglise absoluutne sisaldus kuivainest vähenes. Säilitusperioodi teisel poolel (jaanuarist maini) toimus lämmastikainete sisalduse vähenemine, mille põhjuseks on tõenäoliselt nende ümberpaigutus mugulas.

Kõige suuremad muutused toimusid lämmastikainete sisalduses suhteliselt külmas kõikuva temperatuuriga (tähtajaliste vaatluste keskmine temperatuur aastati 2,8; 3,0 °C) ja kõige väiksemad suhteliselt soojas hoidlas (5,8; 6,4 °C) säilitatud mugulais.

Reproduktsioonivõime seisukohalt osutub varajasele sordile 'Priekuli varajane' ja keskhilisele sordile 'Jõgeva piklik' kasulikuks suhteliselt madalas temperatuuris (2,8 ja 3,0) ning hilisele sordile 'Olev' suhteliselt kõrges temperatuuris (5,8 ja 6,4) toimunud happeliste amiinohapete ja lahustuva valgu kergesti liikuva fraktsiooni hulga suurenemine ning neutraalsete amiinohapete ja valgu liikumatu fraktsiooni sisalduse vähenemine seemnemugulais. Reproduktsioonitaimede lehtedes tõuseb üld-, valgulise ja mittevalgulise lämmastiku sisaldus. Amiinohapete rühmade vahel osutub lehtedes sobivaks samasugune suhe kui seemnemugulais.

Kartuli seemnemugulate säilitamisel on oluliseks tingimuseks hoidla temperatuur, mis olenevalt sordi omadustest, eeskätt puhkeperioodi pikkusest, erineb.

Kartulimugulate oskuslikul hoidmisel on võimalik säilitada sordile omast reproduktsioonivõimet.

ÜBER DEN EINFLUß VERSCHIEDENER LAGERUNGS- BEDINGUNGEN AUF DIE DYNAMIK DER STICKSTOFF- VERBINDUNGEN IN KARTOFFELN

L. Viileberg

Zusammenfassung

In den Jahren 1959—1962 wurden Untersuchungen mit drei verschieden gelagerten Kartoffelsorten durchgeführt.

Während der Lagerungszeit wurden in den Knollen, im Laufe der Vegetationsperiode in den Blättern der Reproduktionspflanzen die Dynamik des Gesamtstickstoffes, des Eiweißstickstoffes und des Nichteiweißstickstoffes mit der Kjeldahl-Destillationsmethode und die Fraktionen freier Aminosäuren sowie der löslichen Eiweiße durch die Elektrophorese bestimmt.

Der Gesamt-, Eiweiß- und Nichteiweißstickstoff der Knollen veränderte sich unter allen Temperaturbedingungen in einer bestimmten Richtung, die Amplitude der Veränderungen war aber unterschiedlich. Der Gehalt obengenannter Stickstoffverbindungen stieg in der ersten Hälfte der Lagerungszeit (vom September bis Januar) an, denn der Absolutgehalt der Stärke, bezogen auf die Trockensubstanz, verminderte sich.

In der zweiten Hälfte der Lagerperiode (vom Januar bis Mai) sank der Stickstoffgehalt. Als wahrscheinliche Ursache kann eine Umgruppierung im Bereich der Knolle angesehen werden.

Die größten Veränderungen des Stickstoffgehaltes der Knollen fanden in Lagerräumen mit verhältnismäßig niedrigen wechselnden Temperaturen (Mitteltemperatur fristmäßiger Beobachtungen 2,8; 3,0° C), die kleinsten Veränderungen aber in verhältnismäßig warmen Lagerräumen (5,8; 6,4° C) statt.

Vom Standpunkt des Reproduktionsvermögens erwies sich der kühle Lagerraum (2,8 bis 3,0° C) für die frühen ('Priekuli varajane') und mittelfrühen ('Jõgeva piklik') Sorten am günstigsten, weil dadurch in den Saatkartoffeln der Gehalt saurer Aminosäuren und der leicht beweglichen Fraktion des löslichen Eiweißes zunahm und der Gehalt neutraler Aminosäuren und der unbeweglichen Fraktion des Eiweißes sich verminderte.

In den Blättern der aus diesen Knollen hervorgegangenen Pflanzen erhöht sich der Gehalt des Gesamtstickstoffes, des Eiweiß- und Nichteiweißstickstoffes. In den Blättern erweist sich am günstigsten das gleiche Verhältnis der Aminosäuregruppen wie bei den Saatkartoffeln.

Für späte Sorten mit langer Vegetationsperiode eignet sich

hinsichtlich des Reproduktionsvermögens am besten die Lagerung bei verhältnismäßig hohen Temperaturen (5,8 und 6,4° C).

Bei Lagerung der Saatkartoffeln ist die Temperatur des Lager-raumes von ausschlaggebender Bedeutung und hängt von den Eigenschaften der Sorten, besonders aber von der Länge der Ruheperiode, ab.

Saatkartoffeln, die für die jeweilige Sorte unter günstigsten Bedingungen gelagert werden, behalten das sortenbedingte Reproduktionsvermögen bei.

О БИОХИМИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЯХ В ЛИСТЬЯХ ПОДСОЛНЕЧНИКА, ВЫЗЫВАЕМЫХ ПРИВИВКОЙ ЗАРОДЫША

Л. Ару

Научный руководитель настоящей работы О. Ф. Михайлов (1957) изучал морфогенез растений подсолнечника, полученных из семядолей без зародыша, с целью выяснения значения семядолей в росте и развитии растений. Полученные им интересные результаты побудили автора данной работы к изучению влияния пересадки зародыша на разные семядоли. Объектом исследования был выбран подсолнечник, поскольку у него довольно крупные семянки, а также ввиду того, что нами же раньше были проведены на данном объекте соответствующие морфологические (Агу, 1960; Михайлов, Ару 1962) и анатомические (Агу, 1961) наблюдения. В настоящей статье представлен анализ опытных растений по биохимическим признакам*, поэтому она является дополнением к ранее выполненным работам.

Литературные данные о зародышевой прививке

Литература, касающаяся результатов разных экспериментов по выяснению роли семядолей в жизни растений, довольно обширна, но работ, в которых описывается получение растений с привитыми семядолями, сравнительно мало.

По первому вопросу имеются обзорные статьи О. Ф. Михайлова (1952) и Э. О. Пийпер (1957), где описываются известные из научной литературы эксперименты по выращиванию растений как из зародышей без семядолей, так и из семядолей без зародышей. Поэтому в настоящей статье мы не останавливаемся более подробно на результатах этих опытов. В целом же во всех их большое значение придается семядолям как резервам пищи, которые обеспечивают растение в более молодом воз-

* Биохимические анализы проводились в лаборатории кафедры физиологии растений ТГУ благодаря технической помощи мл. научн. сотрудника Биол. станции ТГУ А. Ю. Рийспере.

расте необходимыми специфическими питательными веществами.

Роль семядолей в росте и развитии растений, полученных из семян с пересаженными зародышами на чужие семядоли и корни, обсуждается лишь в немногих работах. Среди них заслуживают внимания труды коллектива Кишиневского сельскохозяйственного института (1955). Ниже остановимся на полученных коллективом сотрудников этого института результатах.

Опыты были проведены с зернобобовыми культурами. Теплолюбивые растения короткого дня, как например фасоль и др., выращивали на семядолях многоцветковой фасоли, а холодолюбивые растения длинного дня (чечевица, горох, вик и др.) — на семядолях конского боба. Выяснилось, что наряду с удачными комбинациями прививки встречаются и такие, которые плохо или вообще не сращиваются. У растений преобладающего большинства изученных комбинаций прививок в год прививки наблюдался гетерозис в отношении интенсивности роста и количества листьев. Наблюдалось изменение в сроках прохождения фаз цикла развития. Выявленные положительные комбинации были использованы для получения исходного материала в селекционной работе.

Материал и методика исследования

Лабораторные опыты проводились на кафедре генетики и дарвинизма и кафедре физиологии растений ТГУ. В качестве исходного материала были использованы среднеспелый масличный сорт подсолнечника 'Саратовский 169' и позднеспелый сорт 'Гигант 549'.* Семена получены из ВИР-а.

Опытные растения получались посредством автотрансплантации (по Пиле и Струна, 1958), т. е. прививки, состоящей в удалении зародыша и переносе его на собственные семядоли, а также гетеротрансплантацией. Последний способ прививки заключается в отделении зародыша от семени и в его пересадке на семядоли семени другого сорта с предварительно изолированным зародышем (рис. 1).

В опытах при пересадке зародыша на чужие семядоли мы применяли выработанную нами методику, которая заключается в следующем. Освобожденные от внешних оболочек семена замачиваются в течение 24 часов в водопроводной воде при комнатной температуре. После замочки семя освобождается от внутренних оболочек и подсушивается на фильтровальной бумаге. Затем производят путем клинообразного выреза острой бритвой отделение зародыша от семядолей.

* В дальнейшем сорт 'Саратовский 169' будем обозначать сокращенно С и сорт 'Гигант 549' — Г.

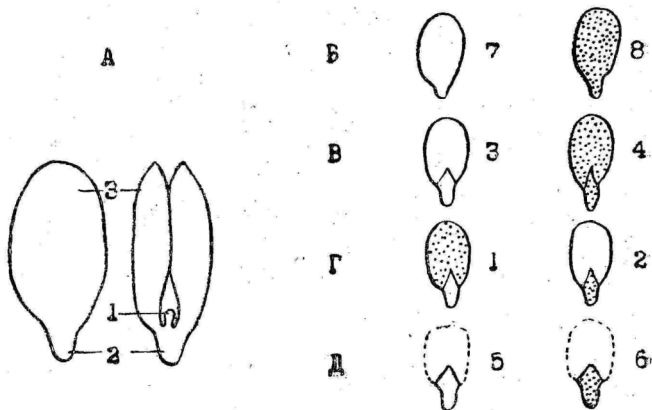


Рис. 1. Схема строения семени подсолнечника и проведения зародышевой прививки.

А — общий вид семени подсолнечника: 1 — зародышевая почка, 2 — зародышевый корень, 3 — семядоли. Б — целые семена среднеспелого масличного сорта 'Саратовский 169' (7) и позднеспелого сорта 'Гигант 549' (8). В — схема по вариантам автотрансплантации: 3 — С/С, 4 — Г/Г. Г — гетеротрансплантации: 1 — С/Г, 2 — Г/С. Д — декотилированные зародыши: 5 — С/О, 6 — Г/О.

При прививке необходимо следить за тем, чтобы используемые для прививки семена были одинаковы по размерам. Тогда новый компонент подходит по величине к удаленной части семени, и обеспечивается тесный контакт между ними, что очень важно для получения хорошего срастания.

Важно также, чтобы зародыш был удален при помощи узкого клина, что обеспечивает более тесный контакт прививаемых частей семени, тогда как применение для прикрепления различных веществ и других приемов мало подходит из-за разрастания семядолей. При удалении зародыша от семядолей срез должен проходить через место прикрепления семядоли к зародышевой почке. Здесь наиболее интенсивно совершаются регенерационные процессы, приводящие к сращиванию. Отрицательной стороной прививки клином является то обстоятельство, что часть тканей семядолей остается на зародышевой почке. После вышеописанной подготовки производят трансплантацию, при этом стремятся сохранить естественное расположение зародыша по отношению к семядолям.

В дальнейшем при выращивании опытных растений соблюдались общие требования, предъявляемые к культивированию привитых травянистых растений.

Опыты были заложены 29 апреля 1957 года. Растения высаживались на грядках на расстоянии 60×70 см друг от друга. В течение лета проводили пятикратную межрядковую пропол-

ку путем ручного рыхления. Минеральные удобрения вносили до посева и два раза в течение вегетации. Основное удобрение давали в форме суперфосфата из расчета 1 ц на га. Подкормки проводили в первый раз аммиачной селитрой (1,5 ц/га) после появления всходов (в фазе двух настоящих листьев) и второй раз — калийным удобрением и суперфосфатом (1:2) в период образования розетки листьев.

Для биохимических анализов были использованы листья. Так как биохимические показатели изменяются в зависимости от яруса, то для анализов брались 7—9 пара листьев, считая снизу.

Фиксация материала для лабораторных анализов проводилась в термостате при температуре 100—105°С в течение 15—20 минут. Затем листья высушивали в тени до воздушно-сухого состояния. Пробы брались в фазе цветения растений.

Цель исследования

В настоящее время имеется много работ, в которых описываются результаты опытов по прививке зерновых злаков (Плотников, 1939; Алеев, 1948; Головцев, 1948; Калинин, 1951 и др.). В них основное внимание обращается на выяснение изменений в морфологических признаках. Только в отдельных случаях описываются изменения в биохимических показателях (Пиле и Струн, 1958). Что касается двусемядольных растений, то соответствующие данные в доступной нам литературе отсутствуют.

Чтобы выяснить влияние пересадки зародыша и роль семядолей для развития ростков, целесообразно было изучить изменения в биохимическом составе листьев, так как не всегда изменения в физиологических процессах отражаются в морфологических признаках. Биохимические анализы позволяют выявлять внешне слабо заметные изменения.

Из биохимических показателей в листьях опытных растений прослеживалось содержание сухого вещества, золы, клетчатки, сырого протеина и сырого масла. Мы остановились на определении указанных показателей ввиду того, что в литературе приводятся отдельные данные о биохимическом составе листьев подсолнечника (Muuga, 1954; Ларин, 1956). Однако приводимые данные часто противоречивы, что обусловлено сортовыми особенностями, различиями в климатических условиях и в сроках взятия проб для анализа.

Результаты исследования

Содержание сырого протеина. Содержание сырого протеина вычислялось путем умножения количества общего азота на коэффициент 6,25. Содержание общего азота опреде-

ляли по Кьельдалю (Ермаков и др., 1952). Для определения бралась навеска 0,3 г. воздушно сухого материала.

Результаты определений сырого протеина в листьях подопытных растений приведены в таблице 1; анализ их позволяет сделать следующие выводы:

Таблица 1

Содержание сырого протеина и клетчатки в листьях подсолнечника

Варианты опыта	Содержание сырого протеина		Содержание клетчатки	
	в %-х (на абс. сух. вещ.)	в %-х к контролю	в %-х (на абс. сух. вещ.)	в %-х к контролю
Г/С	27,7	103,90	25,6	104,07
Г/О	29,4	110,47	23,8	96,74
Г/Г	31,5	118,05	20,1	81,71
Г	26,6	100	24,6	100
С	30,4	100	18,7	100
С/С	31,4	103,18	19,1	102,14
С/О	30,7	101,51	18,3	97,86
С/Г	31,5	103,61	19,7	105,34

1. В листьях контрольных растений (полученных из целых семян) в зависимости от сорта содержание сырого протеина неодинаково. Листья сорта 'Саратовский 169' содержат сырого протеина больше, чем листья 'Гиганта 549'.

2. Вследствие автотрансплантации содержание сырого протеина в варианте Г/Г повысилось.

3. При декотиледонии процент сырого протеина увеличился по отношению к контролю только в варианте Г/О.

4. Существенных изменений в содержании сырого протеина при гетеротрансплантации не наблюдается.

5. В вариантах С/С, С/О и С/Г не отмечалось значительных изменений в содержании сырого протеина.

Содержание клетчатки. Известно, что чем больше в корме клетчатки — трудно перевариваемого животным организмом вещества, — тем ниже его кормовые качества. Поэтому анализы листьев подсолнечника на содержание в них клетчатки представляют как теоретический, так и практический интерес.

Богатова (1957) исследовала изменение содержания клетчатки в листьях подсолнечника в зависимости от фаз разви-

тия. Согласно ее данным минимальное содержание клетчатки у подсолнечника наблюдается во время массового образования почек, в дальнейшем оно повышается.

Определение клетчатки нами проводилось по методике, приведенной в руководстве Белозерского и Проскуракова (1951). Навеска воздушно сухого материала при определении клетчатки составляла 2—3 г.

Данные по содержанию клетчатки в опытных растениях приведены в таблице 1. На основании этих данных выявляются следующие закономерности:

1. Более высокими кормовыми достоинствами обладает сорт 'Саратовский 169', так как он содержит меньше клетчатки в листьях во время цветения, чем сорт 'Гигант 549'.

2. Декотиледония не оказывает влияния на содержание клетчатки.

3. Автотрансплантация не оказывает существенного влияния на содержание клетчатки в варианте С/С, но снижает его в варианте Г/Г.

4. При гетеротрансплантации имело место увеличение содержания клетчатки, но, по-видимому, оно непосредственно не обуславливается прививкой семядолей. По Семененко (1953) повышение содержания клетчатки в листьях имеет место при прививках томата на баклажан и баклажана на томат, независимо от уровня ее содержания в исходных формах.

Содержание золы. Основная роль кормов в животноводстве заключается в том, чтобы удовлетворить потребности животных как в органических, так и в минеральных веществах. Поэтому определение золы в кормовых материалах представляет определенный интерес.

Из литературных данных известно, что содержание сырой золы в зеленой массе подсолнечника увеличивается до начала цветения. При этом в листьях содержание золы значительно выше, чем в остальных частях и органах, например, в стеблях и корзинках (Богатова, 1957).

Определение золы производили по Халлику (1948), для чего брали навеску 2,0 г воздушно сухого материала. Данные определений приведены в таблице 2.

Из таблицы 2 выясняется, что в листьях контрольных растений сорта 'Саратовский 169' содержание сырой золы выше, чем у сорта 'Гигант 549'.

В опытных вариантах С/О, С/С, и С/Г существенных изменений по содержанию золы в листьях растений не наблюдается, тогда как в остальных комбинациях при автотрансплантации и декотиледонии имело место повышение содержания золы. При гетеротрансплантации в варианте Г/С содержание сырой золы также увеличивалось, хотя и в меньшей мере, чем при автотрансплантации и декотиледонии.

Содержание сырого масла. Определение содержания сырого масла проводили в аппарате Сокслета, для чего бралась навеска 2,5 г воздушно сухого материала.

Результаты определений представлены в табл. 2.

Таблица 2

Содержание сырой золы и сырого масла в листьях подсолнечника

Варианты опытов	Содержание сырой золы		Содержание сырого масла	
	в %-х (на абс. сух. вещ.)	в %-х к контролю	в %-х (на абс. сух. вещ.)	в %-х к контролю
Г/С	15,2	113,33	3,6	110,09
Г/О	16,6	122,96	4,5	136,40
Г/Г	16,5	122,22	4,6	141,59
Г	13,5	100	3,3	100
С	19,1	100	2,5	100
С/С	18,4	96,33	2,8	113,71
С/О	18,5	96,86	2,6	104,03
С/Г	19,6	102,62	3,4	136,69

Из анализа результатов определения выясняется, что в листьях 'Гиганта 549' содержание сырого масла выше, чем у 'Саратовского 169'.

Содержание сырого масла повышается вследствие гетеротрансплантации в комбинации Г/С и особенно значительно в варианте С/Г.

При автотрансплантации увеличивается процентное содержание сырого масла, особенно в варианте прививки Г/Г.

Влияние декотиледонии на содержание сырого масла заметно проявляется в варианте Г/О.

Содержание сухого вещества. От содержания сухого вещества зависят кормовые качества растений, поэтому определение сухого вещества в подсолнечнике представляло также практический интерес.

По данным Богатовой (1957) и других исследователей у подсолнечника содержание сухого вещества увеличивается до начала цветения, причем листья содержат больше сухого вещества, чем стебли или корзинки.

Определение сухого вещества проводилось из навески 3,0 г воздушно сухого материала.

Из результатов определений, приведенных в таблице 3,

Содержание сухого вещества в листьях подсолнечника

Варианты опытов	Содержание сухого вещества	
	в %-х к воздушно сухому весу	в %-х к контролю
Г/С	85,9	98,13
Г/О	86,3	98,58
Г/Г	84,9	97,05
Г	87,5	100
С	88,6	100
С/С	84,90	95,83
С/О	88,9	98,93
С/Г	88,7	100,20

выясняется, что по рассматриваемому показателю между вариантами опыта имели место небольшие различия.

По содержанию сухого вещества в листьях использованные в опытах сорта подсолнечника практически не различались.

Обсуждение результатов

Результаты проведенных опытов зависели от использованных комбинаций прививки. Более высокая изменчивость по изученным показателям наблюдалась у растений из семян с зародышем сорта 'Гигант 549' (Г). В противоположность этому более константными оказались растения в вариантах с зародышем сорта 'Саратовский 169' (С). В связи с этим биохимические признаки в варианте С/О в значительной степени не изменялись при декотиледонии. Незначительно изменились признаки, за исключением содержания сырого масла, также и в варианте С/С. Вследствие гетеротрансплантации в варианте С/Г наблюдались значительные изменения только в содержании сырого масла. На основании результатов биохимических анализов можно утверждать, что 'Саратовский — 169' оказывается сортом с относительно устойчивыми признаками. Он является старым сортом. В противоположность ему сорт 'Гигант — 549' выведен значительно позже и, по-видимому, поэтому более изменчив.

Резюмируя результаты опытов, можно утверждать следующее:

1. При декотиледонии в комбинации Г/О значительно повышается в листьях подсолнечника содержание сырого протеина, золы и масла.

2. При автотрансплантации в комбинации Г/Г имеет место изменение содержания клетчатки, сырого протеина, золы и масла в листьях опытных растений. При этом содержание клетчатки снижается, а содержание других веществ повышается.

3. При гетеротрансплантации в комбинации Г/С увеличивается содержание сырой золы и масла; в варианте С/Г — содержание сырого масла.

4. Полученные результаты подтверждают необходимость проведения дальнейших исследований по выяснению происходящих вследствие трансплантации частей семени изменений, с охватом, наряду с биохимическими показателями, также и физико-химических свойств клеток и тканей на различных фазах развития подопытных растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Н. П., 1948. Опыты по изучению природы пшеницы путем вегетативной гибридизации. *Агробиология*, 4.
- Белозерский А. Н. и Проскураков Н. И., 1951. Практическое руководство по биохимии растений. *Сов. Наука*.
- Богатова М. Г., 1957. Кормовые достоинства подсолнечника. *Докл. АН СССР*, 6.
- Головцев Л. А., 1948. Вегетативная гибридизация злаков. *Агробиология*, 1.
- Ермаков А. И. и др., 1952. Методы биохимического исследования растений. *Сельхозгиз*, М.—Л.
- Калинин Ф. Л., 1951. Культура изолированных зародышей как возможный путь изменения природы растений. *Труды Ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева*, т. VII, вып. 2.
- Ларин И. В., 1956. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, т. III. М.—Л.
- Михайлов О. Ф., 1952. Биологическая специфика семядолей в семенах растений, не сохраняющих эндосперм. *Научн. труды, посвящ. 150-летию ТГУ*, Таллин.
- Михайлов О. Ф., 1957. Метод культуры тканей и получение новых форм растений. *TRU Toimetised* пг. 46.
- Михайлов О. Ф. и Ару Л. Х., 1962. Замена семядолей зародыша растений как метод вегетативной гибридизации. *Агробиология*, 1.
- Пийпер Э. О., 1957. Культивирование каллуса изолированной семядоли как способ получения растений-новообразований. *TRU Toimetised* пг. 46.
- Пиле П.-Э. и Струн М., 1958. О физиологических и биохимических изменениях у мягкой пшеницы, вызываемых прививкой зародыша. *Агробиология*, 3.
- Плотников И. Г., 1939. Прививка злаковых растений. *Соц. зерновое хозяйство*, 4.
- Труды Кишиневского с.-х. ин-та им. М. В. Фрунзе, 1955, т. III и VII.

- Aru, L., 1960. Idulehtede osatähtsusest päevalille kasvus ja arengus. TRÜ Toimetised nr. 93.
- Aru, L., 1961. Päevalille lehtede õhulõhede arvust. LUS'i Aastaraamat, 54. köide, Tartu.
- Hallik, O., 1948. Mullateaduse ja agrokeemia praktikum. RK «Tead. Kirj.», Tartu.
- Muuga, A., 1954. Eesti NSV söötade keemiline koostis ja toiteväärtus. Tabelid. Eesti R. Kirj., Tallinn.

BIOKEEMILISTEST MUUTUSTEST PÄEVALILLE LEHTEDES IDU TRANSPLANTEERIMISE KORRAL

L. Aru

Resüme

Käesolevas töös esitatakse andmeid mõnede päevalillesortide lehtede biokeemilise analüüsi kohta seoses taimede kasvatamisega vahetatud iduga seemnetest. Katsetes selgitatakse biokeemilise koosseisu muutusi idandite dekotüleerimisel, idude auto- ja hetero-transplanteerimisel. Võrdlusandmed esitatakse ka tervetest seemnetest kasvatatud kontrolltaimede kohta.

Määratud on toorproteiini-, tselluloosi-, toortuha-, toorrasva- ja kuivainesisaldus.

Toorproteiini-, toortuha- ja toorrasvasisalduse kasv esines üksnes päevalillesordil 'Gigant-549' seemnete dekotüleerimise korral. Niisugust nähtu märkasime ka 'Gigant-549' seemneosade auto-transplanteerimisel, kus lisaks nimetatud muutustele vähenes tselluloosiprotsent.

Hetero-transplanteerimise katsevariantides esines tunduvald muutusi ainult lehtede toorrasvasisalduses.

Seemneosade transplanteerimisel ilmnenuid biokeemiliste muutuste tõttu tuleb vajalikuks pidada katsetaimede üksikasjalist analüüsi ontogeneetilise arengu eri etappidel ja ka kudede füüsikaliskemiliste omaduste järgi.

ÜBER DIE BIOCHEMISCHEN VERÄNDERUNGEN AN DEN BLÄTTERN VON SONNENBLUMENPFLANZEN NACH DER TRANSPLANTATION VON KEIMLINGEN

L. Aru

Zusammenfassung

Die in der vorliegenden Arbeit gebrachten Angaben sind das Ergebnis biochemischer Analysen, vorgenommen an den Blättern von Sonnenblumenpflanzen (Sorten 'Saratow 169' und 'Gigant 549'), die aus Samen mit transplantierten Keimlingen gezogen wurden. Die Versuche sollten etwaige Veränderungen in der biochemischen Zusammensetzung der Pflanzen nach Dekotylieren der Keimpflanzen sowie nach der Auto- und der Heterotransplantation der Keimlinge klarstellen. Als Vergleichsmaterial werden in der Arbeit auch die entsprechenden Angaben von normalen, aus unverletzten Samen gezüchteten Kontrollpflanzen angeführt.

Bestimmt wurde der Gehalt an Rohprotein, Zellulose, Rohasche, Rohfett und Trockensubstanz.

Ein Ansteigen des Rohprotein-, Rohasche- und Rohfettgehalts war lediglich bei der Sorte 'Gigant 549' nach Dekotylieren der Samen festzustellen. Ähnliches konnte bei derselben Sorte auch nach der Autotransplantation von Samenteilchen nachgewiesen werden, wobei außer den genannten Veränderungen noch ein Absinken des Zelluloseprozentsatzes beobachtet wurde.

Bei den Versuchsvarianten für Heterotransplantation waren Veränderungen nur im Rohfettgehalt der Blätter nachzuweisen.

Die bei der Transplantation von Samenteilchen auftretenden biochemischen Veränderungen lassen eine eingehende Untersuchung der Versuchspflanzen auf verschiedenen Etappen der Ontogenese auch hinsichtlich der physikalisch-chemischen Beschaffenheit der Gewebe als notwendig erscheinen.

О РЕГЕНЕРАЦИОННЫХ ПРОЦЕССАХ У ОБЛУЧЕННЫХ РАСТЕНИЙ

А. Рийспере

Изучение закономерностей действия радиоактивного излучения на жизнедеятельность растений является актуальной проблемой. Радиоактивные изотопы как индикаторы и источники излучения широко применяются в промышленности и в сельском хозяйстве. Повышается радиоактивность атмосферы, воды и почвы. Многочисленными исследованиями выясняется действие радиации на обмен веществ растительных клеток и тканей, в частности на синтез белка, нуклеиновых кислот, сахара, аскорбиновой кислоты и др.; изучается действие радиации на рост, дыхание, фотосинтез и минеральное питание. Полученные данные являются прочной основой для дальнейших исследований в области физиологии облученных растений.

В данной работе проблема регенерации облученных растений рассматривается с морфологической стороны при помощи некоторых гистохимических показателей. Задачей работы является выяснение регенерационной способности облученных растений, характера возникновения вторичной меристемы, новых тканей и органов (способны ли облученные растения восстанавливать потерянные органы и в какой мере их строение отличается от регенерирующих органов необлученных растений). Внешние наблюдения позволяют следить только за поздними стадиями регенерации, однако в данной работе мы стремились наблюдать за регенерационными явлениями, начиная с первых внутренних изменений после повреждения.

Поскольку жизненные процессы тесно взаимосвязаны, то при рассмотрении проблемы регенерации облученных растений необходимо познакомиться с тем, каким образом радиация влияет на другие физиологические процессы. В последующем дается краткий обзор опубликованных в данной области работ.

Радиочувствительность растений

Радиочувствительность разных видов растений очень различна. Торможение роста у конского боба, например, появляется при дозе 500 рентгенов, а у злаковых, картофеля и гороха в

этом смысле минимальной дозой считается 2000—3000 г. Критические дозы разных видов растений (по всхожести семян), приведенные в работе Валева (1958), следующие: у гороха 5000—15 000 г, у конского боба 7000 г, у фасоли 8000—10 000 г, у моркови 80 000 г, у сосны и ели 900 г.

Радиочувствительность тканей и органов находится также в зависимости от биохимических процессов, происходящих в них. По Будницкой (1958) наименее радиочувствительными являются сухие семена и паренхима покоящихся клубней. По данным Сисакяна и Калачевой (1957) радиочувствительность растений понижается с увеличением возраста. Различную реакцию органоидов клетки на радиацию описывает Бреславец (1958), приводя данные Надсона и Рохлина о более значительной радиочувствительности цитоплазмы по сравнению с ядром.

По данным Кузина (1958) синтез ферментов нарушается именно в тех микроструктурах клетки, которые наиболее богаты высокомолекулярными нуклеиновыми кислотами (хромосомы, митохондрии, микросомы). Бедные нуклеиновыми кислотами структуры (например хлоропласты) более радиорезистентны.

Васильев (1962) в обзоре о радиочувствительности растений и ее физиологической природе утверждает, что основой радиочувствительности растений являются процессы роста. Поскольку рост растений не остается постоянным, то изменяется и их радиочувствительность. Таким образом, чувствительность растений к радиации определяется не структурой органов, тканей и клеток, а характером физиологических процессов, происходящих в них. Растение защищает себя от вредного действия излучений, инактивируя ядовитые продукты (перекиси) радиолиза. Соответствующими инактиваторами являются: фермент каталаза, аскорбиновая кислота, глутатион, цистеин и некоторые пластические вещества. Сульфгидрильные группы глутатиона и цистеина восстанавливают перекиси и при этом окисляются. Так как сульфгидрильные группы глутатиона и цистеина принимают непосредственное участие в синтезе живого вещества, то их окислением накопление цитоплазматических веществ задерживается.

Действие ионизирующей радиации на обмен веществ растений

В работе Васильева (1962) по радиофизиологии растений приводится следующая точка зрения: ионизирующая радиация, превышающая естественный окружающий фон, является биологически вредным фактором. Но при этом нарушается только рост в смысле образования живого вещества. Однако подобное нарушение имеет, благодаря защитным средствам расте-

ний, возвратный характер. В живом растении, как отмечает Васильев, даже при облучении дозами в сотни тысяч рентгенов не прерывается фотосинтез, адсорбция минеральных веществ, синтез белков, полисахаридов и липидов, так как защитные вещества цитоплазмы препятствуют накоплению ядовитых продуктов радиолиза.

Противоположные данные о синтезе белка имеются в работе Сисакяна и Калачевой (1957). В их опытах облучение (доза 10 000 г) задерживало синтез белка, интенсивность последнего понизилась до 75% от исходной интенсивности. Будницкая (1957) получила сходные результаты в опытах с проростками пшеницы. По данным Васильева белки и нуклеиновые кислоты весьма радиорезистентны в случае, если их облучают не в чистом виде, а в растительном организме *in vivo*. Они не разрушаются даже при облучении дозами 300 000—500 000 г.

Рубин и Метлицкий (1958) отмечают уменьшение способности к прорастанию клубней картофеля после облучения дозой 10 000 г. Причиной этого явления авторы считают изменение физико-химических свойств клеточных коллоидов, замедление синтеза нуклеиновых кислот в точке роста и инактивацию ряда окислительных ферментов в митохондриях. Учитывая тесную связь роста с обменом нуклеиновых кислот, авторы исследовали содержание рибонуклеиновой и дезоксирибонуклеиновой кислот в облученных клубнях. Оказалось, что синтез РНК, который постоянно происходит во всех клетках пропорционально с синтезом белка, менее радиочувствителен, чем синтез ДНК. Последний, образующийся только в меристематических клетках во время интерфазы, задерживается под влиянием радиации или вовсе прекращается. Такие же результаты получил Говард (1958) в опыте с корнями конского боба.

Исследования Шерли (цит. Васильев, 1962) показали замедление митотического цикла под влиянием радиации. В облученных корнях бобов продолжительность митотического цикла была 24—36 часов, в облученных 140 рентгенами 48 часов.

Одним из основных эффектов биологического действия радиации ряд исследователей считает изменения электрических свойств клеточных коллоидов. Трудова (1950), исследуя изменения изоэлектрической точки (ИЭТ) в облученных проростках овса, обнаружила, что после облучения рН ИЭТ сдвигается в щелочную сторону. Использовались дозы 250, 500 и 13 000 г. Указанные сдвиги ИЭТ наблюдались только в меристематических клетках, и возвращение в первоначальное состояние происходило в течение 24 часов. Сдвиг ИЭТ в щелочную сторону указывает на уменьшение заряда коллоидов, на понижение интенсивности жизнедеятельности и их устойчивости. Перемещение ИЭТ сопровождалось увеличением амплитуды ее колебаний по сравнению с контролем. ИЭТ в необлученной ткани

колебалась в пределах 0,2—0,4 рН, у облученных варьирование достигло 0,6—0,8 рН. Автор делает вывод, что ионизирующее излучение изменяет не только электроколлоидные, но и химические свойства белков, делает компоненты клетки более гетерогенными.

Рубин и Метлицкий (1958), определяя изоэлектрическую зону в глазках клубней картофеля, получили противоположный результат: в клубнях, облученных дозой 10 000 г, изоэлектрическая зона сдвигалась в кислую сторону. В опыте констатировали одновременно значительное расширение изоэлектрической зоны белков плазмы в глазках облученных клубней картофеля. Несовпадение данных может быть обусловлено различием опытных объектов.

При рассмотрении обмена веществ в клетке важное значение придается вязкости плазмы. Изменения вязкости плазмы под влиянием ионизирующей радиации наблюдали Библ (Biebl, 1947) и Васильев (1962). Согласно их данным под действием сильных доз радиации вязкость плазмы повышается пропорционально дозе.

Приведенные литературные данные показывают, что ионизирующая радиация даже в высоких дозах не убивает растения непосредственно и моментально. Все физиологические функции собственно сохраняются, нарушается лишь рост. В результате этого в клетках накапливаются неиспользованные пластические вещества. Этим и объясняется уменьшение физиологической активности и гибель облученных растений (Васильев, 1962).

Действие ионизирующей радиации на морфологию растительных клеток и органов

Облучая зерновки ржи рентгеновыми лучами, Бреславец (1954) наблюдала сильную вакуолизацию клеток, удлинение их и слипание вследствие растворения перегородок, изменение формы клеточных ядер и их пикнотические превращения.

Надсон и Рохлина (1934), исследуя клетки облученного лука, заметили ускоренное движение плазмы непосредственно после облучения, после чего следовала депрессия. Депрессию сопровождало уплотнение цитоплазмы, причем нити цитоплазмы в углах клетки разрывались. В цитоплазме и ядре появились капли жира.

По данным Медведевой, Мейселя и Шехтмана (1954) под влиянием радиации ядро и митохондрии уплотняются.

Рубин и Метлицкий (1958) отмечают изменения в меристематической ткани глазков облученных клубней картофеля. Клетки образовавшихся до облучения листовых зачатков увеличивались в результате сильной вакуолизации. Одновременно

измененные меристематические клетки потеряли способность к делению.

Сорокина и Аникеева (1961) нашли следующие изменения в проростках пшеницы, облученных нейтронами. Объем ядра увеличивался пропорционально дозе облучения. Увеличивалось и число ядрышек. Реакция Фельгена ядер ослаблялась, и ядра становились сильно вакуолизированными. При окрашивании метилгрюн-пиронином появилась сильная пиронинофилия цитоплазмы, что указывает на повышенное содержание РНК. Авторы считают, что увеличение ядер происходит за счет накопления в них РНК. При летальной дозе ядро увеличивается в результате вакуолизации. Митотическая активность снижается пропорционально дозе облучения, и при летальной дозе деление клеток полностью прекращается.

Рассел (Russell, 1937), облучая проростки кукурузы рентгеновыми лучами, заметила задержку в появлении боковых корешков при дозе 1500 г. Гистологический анализ показал, что часть образовавшихся зачатков корешков росли не в радиальном направлении, а вертикально внутри главного корня, оставаясь таким образом снаружи невидимыми.

Васильев (1962), изучая радиационные повреждения у озимой пшеницы, отмечает сужение и удлинение листьев. Но подобные изменения появились только у листьев, зачатки которых были уже сформированы ко времени облучения. Листья, сформировавшиеся после облучения, имели нормальную форму.

Действие радиации на регенерационные процессы

Для сравнительного изучения влияния радиации на регенерационные процессы следует познакомиться с изменениями в обмене веществ при механическом повреждении тканей и при явлении их регенерации. Кренке (1950), характеризуя реакции тканей на механическое повреждение, отмечает превращение крахмала в сахар, повышение содержания белка и увеличение дыхания в клетках, окружающих место повреждения.

Хартсема (Hartsema, 1926) заметил ускоренное движение плазмы в листе бегонии около разреза. Интенсивная циркуляция плазмы, по мнению автора, способствует передвижению ядра в центр клетки, где оно начинает делиться.

Афанасьева, Глущенко и Элленгори (1955), которые исследовали возникновение каллюса у декаптитированных растений томата, наблюдали повышение базофильности регенерирующих тканей. По Кедровскому (1951) базофильность регенерирующей ткани обуславливается повышенным содержанием РНК.

Регенерацию облученных растений исследовали Хариг (цит. по Нейлору, 1940), Нейлор (Naylor, 1940), Трудова (цит. по Васильеву, 1962). Первые из них исследовали регенерацию об-

лученных растений *Begonia rex* и *Bryophyllum calycinum* путем внешних морфологических наблюдений. При этом они не заметили качественных изменений при регенерации листьев, облученных радием. Трудова, исследуя образование корней у черенков фасоли, обнаружила уменьшение митотической активности при облучении дозами 250—500 г и полное отсутствие образования корней при дозе 2000 г.

Экспериментальная часть

В области регенерации облученных растений требуют дальнейшего исследования следующие вопросы: способны ли и в какой степени к регенерации растения, облученные высокими дозами (10 000 г и больше); отличаются ли регенераты облученных растений морфологически от регенератов необлученных растений. С целью выяснения отмеченных вопросов в 1959—1961 гг. на кафедре генетики и дарвинизма Тартуского государственного университета проводились соответствующие исследования.

Объекты исследования и примененные дозы облучения

В качестве подопытного материала применяли королевскую бегонию (*Begonia rex* Putz.) и коралловый томат (*Solanum capsicastrum* Link), исходя из их высокой регенерационной способности. Листовые черенки королевской бегонии и кораллового томата облучали γ -лучами (дозы 10 000, 20 000 и 50 000 г) непосредственно после их срезания. Источником излучения служила гамма-установка Со-60 мощностью 50 г/мин. Число черенков в каждом варианте было 100. Облученные черенки высаживались во влажный песок.

Регенерацию исследовали также у облученных декапитированных растений кораллового томата. Растения были облучены перед декапитацией гамма-лучами (дозы 1000 и 5000 г). Сразу после облучения отрезался стебель до гипокотили. В каждом варианте опыта оперировали 40—50 растений. Декапитированные растения поместили во влажную камеру. Каждый вариант опыта сопровождался контрольным вариантом из необлученных растений, которые оперировались одновременно с облученными.

Методика исследования

Для исследования регенерации черенков и декапитированных растений применялся гистологический метод. Стебли (гипокотили) декапитированных растений и базальные части черенков фиксировались, начиная с 2—5-го дня после операции,

с промежутками в несколько дней. Фиксаторами служили параллельно следующие три смеси: 1) жидкость Навашина (для гисто-морфологического анализа), 2) смесь хромовокислого калия-формалина-уксусной кислоты (для реакции на белки), 3) 10-процентный формалин (для реакции на нуклеиновые кислоты и определения изоэлектрической точки белков). Зафиксированный материал заливали в парафин. Срезы готовили толщиной 10—12 μ . Препараты окрашивали в соответствии с использованным фиксатором гематоксилином по Гейденгайну, берлинской лазурью и раствором Люголя для обнаружения белков и крахмала (Прозина, 1960) и метилгрюн-пиронином для выявления нуклеиновых кислот (Пирс, 1962). Определение изоэлектрической точки проводили по методу Пишингера с видоизменениями Рудаевой (1957).

Результаты морфологических исследований

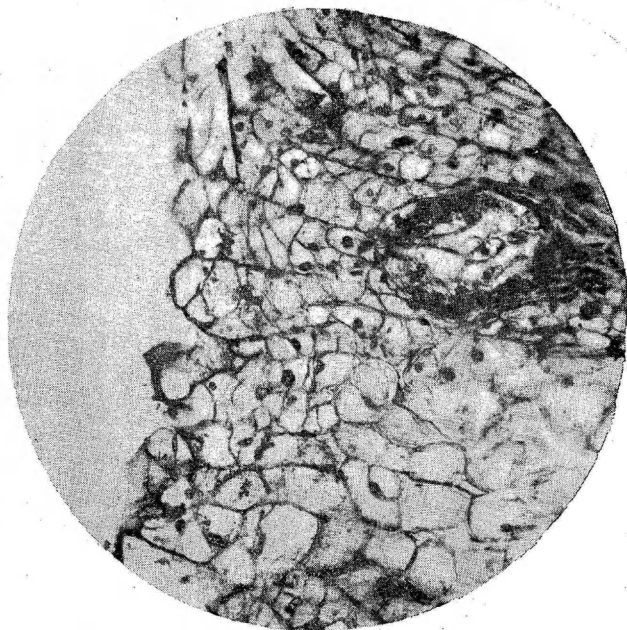
В регенерации облученных черенков бегонии отмечено отставание в появлении новых органов по сравнению с контролем. У черенков, облученных дозой 10 000 г, корни появились на 9 дней позже, чем у необлученных (у контроля на 14-ый день у облученных на 23-ий день после срезания). Адвентивные листья у облученных растений появились на 4 дня позже необлученных (у контроля на 38-ой день, у облученных на 42-ой день после срезания). В дальнейшем развитии облученных черенков по сравнению с необлученными не констатировали отклонений. Молодые растения, развившиеся из облученных черенков, не отличались по внешнему виду от контроля. Однако в облученном варианте было значительно меньше укоренившихся черенков, чем в необлученном (в первом случае 10%, во втором 63%). Кроме того молодые растения, полученные из облученных черенков, плохо переносили пересадку в землю.

В гистологической картине регенерации, не считая отставания во времени, отличий между облученными и необлученными растениями не обнаружено. В обоих случаях образование адвентивного корня началось приблизительно на расстоянии 1,5—2 мм от среза в результате деления паренхимных и камбиальных клеток около проводящего пучка. Стеблевые почки возникли экзогенно путем деления клеток эпидермиса. В форме и величине клеток отличий между облученными и необлученными черенками при примененной дозе не обнаружили.

Из ста черенков бегонии, облученных дозой 20 000 г, образовались корни только у двух и только на 74-ый день после срезания. Адвентивный лист не образовался, и черенки погибли при пересадке.

У черенков, облученных еще более высокой дозой (50 000 г), корней вовсе не образовались. Черенки сохранялись во

а



б

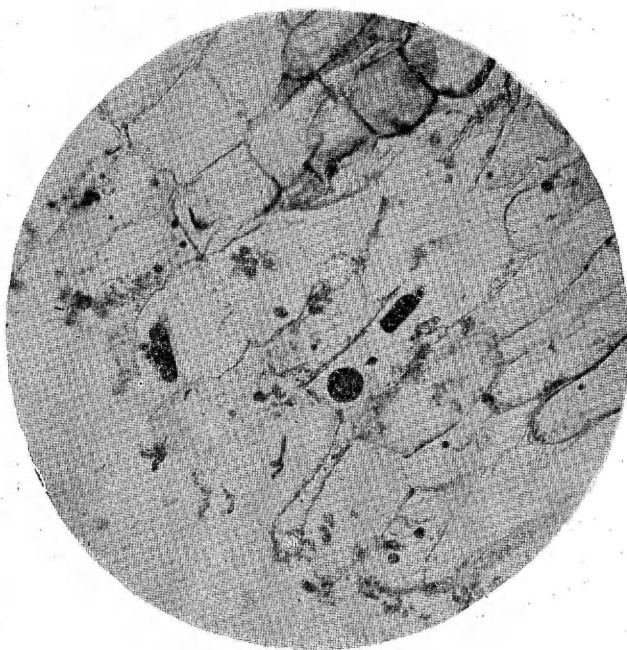


Рис. 1. Продольный срез через базальную часть листового черенка кораллового томата на 17-ый день после срезания.

а — необлученный черенок, б — облученный дозой 10 000 ч. (Микрофото, ок. 7 X, об. 20 X).

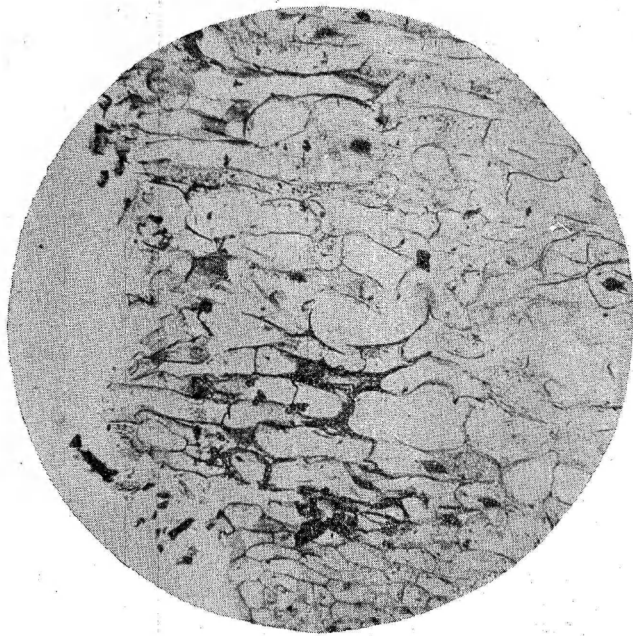


Рис. 1в. Продольный срез через базальную часть листового черенка, облученного дозой 20.000 ч, кораллового томата на 17-ый день после срезания. (Микрофото, ок. 7 X, об. 20 X).

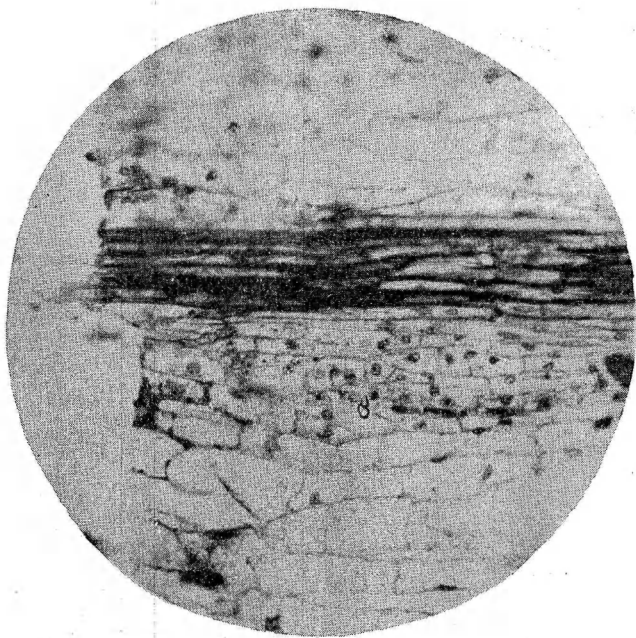


Рис. 2. Продольный срез через гипокотиль облученного (1000 г) и декальцированного кораллового томата. а — активизирующиеся камбиальные клетки на 6-ой день после декальциации. (Микрофото, ок. 7 X, об. 20 X).

влажном песке три месяца, после чего они погибли из-за гниения.

Для листовых черенков кораллового томата дозы 10 000 и 20 000 г оказались летальными. У черенков не происходило образования каллюса на поверхности среза и корни не образовались. В варианте, облученном дозой 10 000 г, было замечено лишь незначительное деление паренхимных клеток под поверхностью среза путем цикатризации, но каллюс, подобно тому как он образовался у необлученных черенков (рис. 1, а), не возник. При дозе 20 000 г размножения клеток не происходило. В базальной части черенка появились патологические изменения: паренхимные клетки вблизи проводящего пучка обладали вытянутой и неправильной выпуклой формой, наблюдались слияние клеток и гигантские ядра (рис. 1, б и 1 в). Черенки сохранялись в песке два месяца, после чего погибли из-за гниения.

Опыты с декапитированным растением кораллового томата показали, что последние не теряют способности к регенерации и восстанавливают утраченную часть после облучения дозами 1000 и 5000 г. Облучение дозой 1000 г не влияло существенно на регенерационные процессы в гипокотиле. Активизирование клеток вблизи проводящего пучка (камбий и его первичные дериваты) (рис. 2), а также образование адвентивных почек и листьев произошло более или менее одновременно с аналогичными процессами у контрольных растений. Активизирование клеток наступало на 4—6-ой день, «клин» из вторичной меристемы между проводящим пучком и паренхимой образовался на 6—8-ой день, адвентивная почка на 13-ый день и адвентивный лист — на 17-ый день после декапитации (рис. 3). Возникшие из облученных гипокотилей адвентивные растения не отличались по размерам и по форме от регенератов необлученных гипокотилей.

При дозе 5000 г активизирование клеток в области камбия наступало на 4 дня позже, чем у контроля. Замедлялось образование «клина» между проводящим пучком и коровой паренхимой. Активизирование клеток отмечалось на 8-ой день, возникновение «клина» на 13-ый день, образование почки на 18-ый день и адвентивного листа на 23-ий день после декапитации. Таким образом, по сравнению с контролем появление первого адвентивного листа отстало на 7 дней. Образующиеся адвентивные стебли развивались нормально и не отличались по внешнему виду от регенератов необлученных гипокотилей.

Патологических изменений в форме и размерах клеток при дозах 1000 г и 5000 г не обнаружили.

Гистохимические изменения в регенерирующей ткани

В качестве гистохимических показателей исследовали содержание белка, крахмала и нуклеиновых кислот; кроме того опре-

деляли изоэлектрическую точку протеидов ядра в поврежденной ткани и изменения ее в ходе регенерации.

Реакция на белок и крахмал. Меристематические очаги в эпидермисе листовых черенков бегонии, облученных дозой 10 000 г, дали лишь слабую реакцию на белок, и интенсивность окраски не отличалась от окраски окружающих клеток листовой паренхимы. Зато гораздо богаче белком по сравнению с окружающей тканью были зачатки корней и стеблей у необлученных черенков.

У черенков бегонии, облученных дозой 20 000 г, в первые дни после срезания наблюдалось (аналогично необлученным растениям) незначительное повышение содержания белка около среза. Различие в содержании белка у облученных и контрольных черенков появилось лишь на 15—17-ый день, когда у контрольных черенков сформировавшиеся зачатки корней и стеблей давали интенсивную положительную реакцию на белки (рис. 4). В то же время реакция на белок во всех тканях облученных черенков была слабая. Такие же результаты были получены на черенках бегонии, облученных дозой 50 000 г.

Как у облученных, так и у необлученных черенков отсутствовали крахмальные зерна вблизи поверхности среза и в меристематических очагах.

Реакция на нуклеиновые кислоты. Во всех вариантах опыта наблюдалось повышенное содержание рибонуклеиновой кислоты в ядрах клеток, расположенных около поверхности среза. Ядра увеличивались и окрашивались пиронином в интенсивно красный цвет. При образовании очага вторичной меристемы у необлученных черенков исчезла пиронинофилия ядер. Ядра меристематических клеток окрашивались в яркозеленый цвет в результате реакции дезоксирибонуклеиновой кислоты с метилгрюном. Цитоплазма меристемного очага оставалась сильно пиронинофильной. У черенков, облученных дозой 10 000 г, начиная с 9-го дня после срезания наблюдалось уменьшение пиронинофилии ядер, но меристематический очаг у них не образовался. При дозе 20 000 г пиронинофилия ядер сохранилась в течение более длительного времени по сравнению с облученными дозой 10 000 г и контрольными растениями. На тринадцатый день после срезания ядра вблизи поверхности среза еще сильно окрашивались пиронином, в то время как у необлученных соответственно с падением интенсивности окрашивания ядер с пиронином в меристематическом центре наблюдалась реакция на хроматин с метилгрюном.

Изоэлектрическая точка в ядрах активизирующей ткани. Результаты определения изоэлектрической точки протеидов ядер камбиальных клеток приведены в таблице 1.

ИЭТ протеидов ядер необлученных черенков сдвигается в



Рис. 3. Зачатки адвентивных листьев на гипокотиле облученного (1000 г) и декапитированного кораллового томата на 18-ый день после декапитации. (Микрофото, ок. 7 X, об. 9 X).



Рис. 4. Стеблевые зачатки на базальной части листового черенка королевской бегонии (необлученной). Препарат окрашен раствором Люголя. (Микрофото, ок. 15 X, об. 9 X).

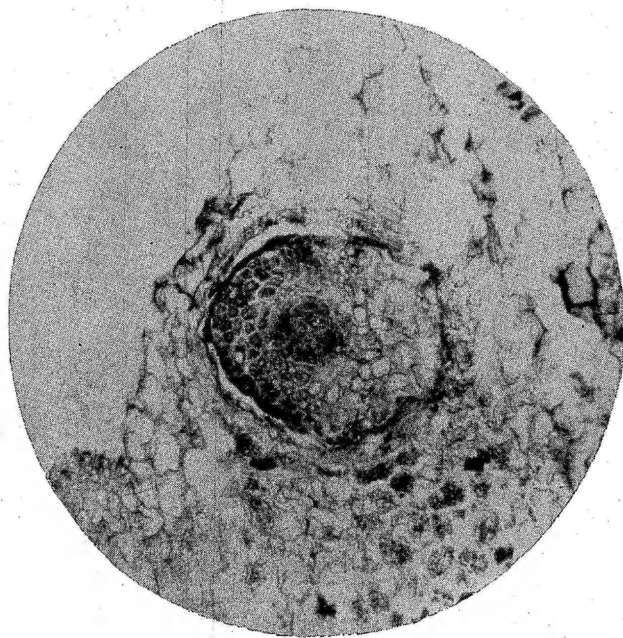


Рис. 5. Поперечный срез через зачаток корня в базальной части листового черенка королевской бегонии (необлученной). Препарат окрашен толудиновым синим. (Микрофото, ок. $15\times$, об. $20\times$).

Таблица I

Изменения рН ИЭТ протенидов ядер камбиальных клеток в листовом черенке королевской бегонии в ходе регенерации

Доза облучения в г	Число дней после срезания и облучения	Пределы рН ИЭТ черенков		
		облученных	необлученных	
10 000	8	4,0—4,6	4,6	
	10	4,6	4,6	
	20 000	6	5,0	4,2
		9	4,2—4,6	4,4—4,6
		13	4,6—4,8	4,4—4,8
50 000	17	4,0—4,3	4,6	
	24	4,2—4,6	—	
	9	4,6	4,6	
	11	4,4—4,8	4,8—5,2	

ходе регенерации в щелочную сторону. Противоположные изменения произошли в облученных черенках начиная с дозы 20 000 г. У них в первые дни после срезания рН ИЭТ было выше, чем у необлученных черенков. В дальнейшем ИЭТ сдвинулась в кислую сторону.

Поскольку при определении изоэлектрической точки основным красителем служил толуидиновый синий, то благодаря индикаторным свойствам последнего можно было наблюдать и за изменениями окислительно-восстановительного потенциала (ОВП) регенерирующей ткани. На препаратах, окрашенных толуидиновым синим, получалась трехцветная гамма. Зеленая окраска указывает на преобладание в ткани окислительных процессов, фиолетовая окраска — на преобладание восстановительных процессов, а синий цвет был показателем перехода окислительного режима в восстановительный (Пирс, 1962). В первые дни после срезания у необлученных черенков вблизи поверхности среза было отмечено преобладание окислительных процессов; клетки окрашивались в зеленый цвет. У облученных черенков подобная картина с такой регулярностью не наблюдалась. Зачатки корней и стеблей, обладая высоким окислительным потенциалом, отчетливо выделялись из окружающей ткани (рис. 5). ОВП снижался по мере дифференциации молодых тканей.

Наблюдения за гистохимическими показателями в регенерирующей ткани показали, что ионизирующая радиация не изменяет содержания белка и крахмала в процессе регенерации. Следовательно, не в этом скрывается причина задержки возникновения новых тканей. Отчетливое влияние радиация оказы-

вает на содержание нуклеиновых кислот и на их соотношение. Необлученные черенки реагируют на повреждение увеличением содержания РНК в ядрах вблизи среза. С возникновением вторичной меристемы содержание РНК в ядрах уменьшается и усиливается реакция на ДНК. У облученных черенков также повышается пиронинофилия ядер в регенерирующей ткани (указывает на увеличение содержания РНК), но интенсивной реакции на ДНК здесь не обнаруживается.

Одной из причин задержки регенерации у облученных черенков можно считать наблюдаемое отклонение изоэлектрической точки у ядер клеток в ходе регенерации. Вызванное критической дозой (20 000 и 50 000 г) резкое отклонение ИЭТ в щелочную сторону задерживало активизирование клеток и возникновение вторичной меристемы. Эта точка зрения подтверждается также наблюдениями Трудовой (1950), Рубина и Метлицкого (1958).

Выводы

1. У растений, облученных ионизирующей радиацией, при регенерации задерживается в основном начало образования вторичной меристемы. Чем выше доза облучения, тем позже начинается активизирование клеток, образующих вторичную меристему. Дозы выше критической (10 000 и 20 000 г) вызывают необратимые изменения в структуре клеток, последние утрачивают способность к делению и регенерация не происходит.

2. Если радиация не вызывает необратимых изменений (доза меньше критической), то после нормализации физиологических процессов клетки соответствующей ткани (камбий и его производные) активизируются, начинают делиться и образуют вторичную меристему. Из последней развиваются морфологически нормальные корни и стебли.

3. Задержка активизации клеток у облученных черенков связана со сдвигами изоэлектрической точки протеидов ядер камбиальных клеток.

4. Поскольку одним из условий активизации ядер является ускорение циркуляции плазмы, то повышение вязкости под влиянием облучения препятствует циркуляции плазмы и вместе с тем является одной из причин, задерживающих активизирование клеток.

5. Если во время облучения у черенков еще не сформировались зачатки корней и стеблей, то морфологически измененные формы среди регенератов отсутствуют.

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьева А. С., Глущенко И. Е. и Элленгорн Я. Е. 1955. Процесс каллюсообразования у томатов. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3.
- Бреславец Л. П. 1958. Радиочувствительность органелл клетки. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3.
- Будницкая Е. В. 1957. Биохимические изменения в растительном организме при действии ионизирующих излучений. Успехи совр. биол., т. XLIII, вып. 3.
- Валева С. А. 1960. Данные о радиочувствительности сельскохозяйственных культур. Биофизика, т. V, вып. 2.
- Васильев И. М. 1962. Действие ионизирующих излучений на растения. Изд. АН СССР, М.
- Говард А. 1958. Действие излучения на метаболизм ДНК. Сб.: «Ионизирующее излучение и клеточный метаболизм». М.
- Кедровский Б. В. 1951. Рибонуклеиновая кислота и ее роль в заживлении ран. Успехи совр. биол., т. XXXI, № 38.
- Кренке Н. П. 1950. Регенерация растений. М.—Л.
- Кузин А. М. 1958. О начальных механизмах биологического действия ионизирующих излучений. Сб.: «Радиобиология». М.
- Медведева Г., Мейсель И. и Шехтман Я. 1952. О применении одномоментных кратковременных облучений большой мощности для изучения радиобиологического эффекта. Журн. общ. биол., т. XIII № 3.
- Надсон Г. А. и Рохлина Э. Я. 1934. О действии рентгеновых лучей на протоплазму, ядро и хондриосом растительной клетки по наблюдениям *in vitro*. Вестн. рентгенол. и радиол., т. XIII, № 1—2.
- Пирс Э. 1962. Гистохимия.
- Прозина Н. М. 1960. Ботаническая микротехника. Высшая школа. М.
- Рубин Б. А. и Метлицкий Л. В. 1958. Действие ионизирующего излучения на обмен веществ запасных органов растений. Журн. общ. биол., т. XIX, № 5.
- Рудаева А. В. 1957. Некоторые теоретические предпосылки методики определения изоэлектрической точки и ее место в цитохимии. Ученые записки Харьковского ордена Трудового Красного Знамени Гос. Ун-та, т. LXXIX.
- Сисакян Н. М. и Калачева В. Я. 1957. О действии рентгеновского облучения на синтез белка в проростках ржи. Биофизика, т. II, вып. 4.
- Сорокина О. Н. и Анисеева И. Д. 1961. Цитологическое исследование зародыша пшеницы, облученного нейтронами. Цитология, т. III, № 3.
- Трудова Г. И. 1950. Изменение изоэлектрической точки клеточных коллоидов у растений под влиянием лучей Рентгена. Докл. АН СССР, т. LXXII, № 1.
- Biebl, R. 1947. Strahlenwirkungen auf das pflanzliche Protoplasma. Mikroskopie, Bd. 2, H. 9/12.
- Härtsema, A. M. 1926. Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildungen an Blättern von *Begonia rex*. Recueil des travaux botaniques neerlandais. Amsterdam.
- Naylor, E. 1940. The effects of x-rays and radium upon regeneration of *Bryophyllum Calycinum*. Am. J. Bot., vol. 27, № 1.
- Russell, M. A. 1937. Effects of x-rays on *Zea mays*. Plant Physiol., vol. 12, № 1.

REGENERATSIOONIPROTSSESSIDEST KIIRITATUD TAIMED

A. Riispere

Resümee

Käesolevas töös esitatakse katsete tulemused erinevate γ -kiirguse dooside mõjust taimede regeneratsioonivõimele. Katseobjektideks olid *Begonia rex* Putz. (lehtpistikud) ja *Solanum capsicastrum* Link (lehtpistikud ja dekapiteeritud taimed). Katseobjekte kiiritati kohe pärast lõikamist doosidega 1000, 5000, 10000, 20000 ja 50000 r. Kiirguse allikaks oli Co^{60} (50 r/min.). Katses jälgiti regeneratsiooni histoloogilist pilti alates esimestest operatsioonijärgsetest muutustest. Selleks otstarbeks fikseeriti vigastatud organeid pärast operatsiooni 2—3 päevaste vaheaegadega. Fiksatorina kasutati Navašini segu, kaaliumbikromaat-formaliin-äädikhappe segu ja 10%-list formaliini. Fikseeritud materjalist valmistati püsipreparaadid, mida värviti Heidenhaini hematoksüliiniga, Lugoli lahusega ja metüülroheline-püroniiniga. Katseobjektidel määrati ka tuuma proteiidide isoelektrilist täppi Pischingeri meetodil regeneratsiooni käigus.

Katsete tulemusena selgus, et ioniseeriv kiirgus mõjub pidurdavalt peamiselt regeneratsiooni esimesele etapile — vigastatud koe rakkude aktiveerumisele. Mida kõrgem on kiirguse doos, seda hiljem algab teise meristeemi moodustumine. Kriitilise doosi ületamisel (käesolevate objektide puhul 10000 ja 20000 r) ilmuvad pöördumatud muutused rakkude struktuuris, rakud kaotavad jagunemisvõime ja regeneratsiooni ei toimu. Rakkude aktiveerumist vigastatud koes pidurdab tuuma proteiidide isoelektrilise täpi kõrvalekaldumine kiirituse mõjul. Ioniseeriv kiirgus ei muutnud taimede histoloogilist pilti ja kiiritatud taimedest saadud regeneraatide hulgas ei esinenud morfoloogiliselt muutunud vorme.

REGENERATION PROCESSES IN RADIATED PLANTS

A. Riispere

Summary

The experimental results of the influence of γ -radiation doses on the regeneration abilities of plants are presented in this paper. The *Begonia rex* Putz. and *Solanum capsicastrum* Link served for experimental objects. These objects were radiated just after

cutting with doses of 1000, 5000, 10 000, 20 000 and 50 000 r. The source of radiation was Co^{60} (50 r/min.). The histological image of regeneration was followed beginning with the first post-operative changes. For this purpose the damaged organs were killed after the operation with intervals of 2—3 days. Navashin's solution, potassium-bichromate-formaldehyde — acetic acid solution and 10 per cent formalin were used as killing fluids. Constant preparations were made of the killed material, stained with Heidenhain's haematoxylin, Lugol's solution and methyl-green-pyronin. In the course of regeneration the isoelectric point of nuclear proteids was determined after Pishinger's method.

As a result of the experiment, it was found out that ionizing radiation stops regeneration mainly in its first stage — the activation of the cells of damaged tissue. The higher the dose of radiation, the later the formation of secondary meristem. Exceeding the critical dose (10 000 and 20 000 r with the present objects), irrevocable changes in the structure of cells appear. The cells lose their ability of division and there is no regeneration. The activation of cells in the damaged tissue is inhibited by the averting of the isoelectrical point of nuclear proteids as a result of radiation. Ionizing radiation did not change the histological structure of plants and there were no morphologically changed forms among the regenerates of the radiated plants.

ОГЛАВЛЕНИЕ -- SISUKORD

A. Перк и X. Мооритс. История развития физиологии растений в Тартуском университете	3
A. Perk ja H. Moorits. Taimefüsioloogia arenemise ajalugu Tartu Ülikoolis. <i>Resümee</i>	15
A. Perk und H. Moorits. Die Entwicklung der Pflanzenphysiologie an der Universität Tartu. <i>Zusammenfassung</i>	15
✓ A. Перк и Л. Халлоп. Эколого-физиологическое исследование периода покоя у древесных растений	16
A. Perk ja L. Hallop. Puutaimede puhkeperioodi ökoloogilis-füsioloogiline uurimine. <i>Resümee</i>	87
A. Perk und L. Hallop. Ökologisch-physiologische Untersuchungen der Ruheperiode bei Holzgewächsen. <i>Zusammenfassung</i>	89
• Л. Саралуу. О физиологической роли флоридзина в качестве β -ингибитора и сезонной динамике регуляторов роста в побегах яблони	91
L. Saraluu. Floridsiini füsioloogilisest tähtsusest β -inhibiitorina ja kasvuregulaatorite sesoonsel dünaamikast õunapuuvõrsetes. <i>Resümee</i>	113
L. Saraluu. Phloridzin als β -Inhibitor und über die periodischen Dynamie der Wuchsstoffe in Apfelbäumen. <i>Zusammenfassung</i>	115
X. Мийдла и М. Ратас. Изучение динамики одревеснения побегов яблони с помощью ультрафиолетового микроскопа	116
H. Miidla ja M. Ratas. Õunapuuvõrsete puitumise dünaamika uurimine ultraviolettmikroskoobiga. <i>Resümee</i>	122
H. Miidla und M. Ratas. Zur Untersuchung der Verholzungsdynamik der Triebe des Apfelbaumes mittels des Ultraviolettmikroskops. <i>Zusammenfassung</i>	123
X. Мийдла и Т. Вардья. О динамике превращения лигнина в побегах яблони	124
H. Miidla ja T. Vardja. Ligniini muundumise dünaamikast õunapuuvõrsetes. <i>Resümee</i>	129
H. Miidla und T. Vardja. Über die Dynamik des Lignin-Gehaltes in den Trieben des Apfelbaumes. <i>Zusammenfassung</i>	129
X. Мооритс. О влиянии подвоя на привой яблони	130
H. Moorits. Pookealuse mõjust õunapuudel. <i>Resümee</i>	140
H. Moorits. Vom Einfluß der Unterlage bei Apfelbäumen. <i>Zusammenfassung</i>	140

Л. Вийлеберг. Влияние условий хранения на динамику содержания азотистых веществ у картофеля	142
L. Viileberg. Mitmesuguste säilitustingimuste mõjust kartuli lämmastikainete sisalduse dünaamikale. <i>Resüme</i>	154
L. Viileberg. Über den Einfluß verschiedener Lagerungsbedingungen auf die Dynamik der Stickstoffverbindungen in Kartoffeln. <i>Zusammenfassung</i>	155
Л. Ару. О биохимических изменениях в листьях подсолнечника, вызываемых прививкой зародыша	157
L. Aru. Biokeemilistest muutustest päevalille lehtedes idu transplanteerimise korral. <i>Resüme</i>	166
L. Aru. Über biochemischen Veränderungen an den Blättern von Sonnenblumenpflanzen nach der Transplantation von Keimlingen. <i>Zusammenfassung</i>	167
А. Рийспере. О регенерационных процессах у облученных растений	168
A. Riispere. Regeneratsiooniprotsessidest kiiritatud taimedel. <i>Resüme</i>	180
A. Riispere. Regeneration Processes in Radiated Plants. <i>Summary</i>	180

Redaktsioonikolleegium:

L. Viileberg, H. Miidla, A. Perk (vastutav toimetaja).

Редакционная коллегия:

Л. Вийлеберг, Х. Мийдла, А. Перк (ответственный редактор).

Тартуский Государственный Университет
Тарту, ул. Юликооли, 18

ТРУДЫ ПО ФИЗИОЛОГИИ
И БИОХИМИИ РАСТЕНИЙ I

На русском, эстонском и немецком языках

Vastutav toimetaja A. Perk
Korrekторид A. Pravdin, F. Kibbermann, E. Võ-
handu

Сдано в набор 29/VII 1963. Подписано к пе-
чати 25/VI 1964. Бумага 60 × 90, 1/16. Печатных
листов 11,5 + 4 вклейки. Учетно-издательских ли-
стов 12,96. Тираж 500 экз. МВ-05768. Заказ № 6175.

Типография им. Ханса Хейдеманна.
ЭССР, г. Тарту, ул. Юликооли, 17/19. II.

Цена 95 коп.

ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
29	12 снизу	считается в северном полушарии	считается важным районом в северном полушарии
99	4 снизу	и тем же веществом	одним и тем же веществом
142	В заголовке	содержание	содержания
174—175	Подписи	10 000 ч	10 000 г
вклейка	к рис. 1,	20 000 ч	20 000 г
	1в, 2	1 000 г	1 000 г

Заказ № 6175