

ИЗУЧЕНИЕ ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА МОРОЗОВЫНОСЛИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ЮГЕ УКРАИНЫ

Т.С. ЕЛМАНОВА, кандидат биологических наук; Д.А. САКОВИЧ

Проблема зимостойкости древесных растений продолжает оставаться в центре внимания физиологов, садоводов, интродукторов и селекционеров. Трудность ее решения связана с тем, что зимостойкость – свойство, контролируемое многими генами и зависит от целого комплекса как эндогенных, так и экзогенных факторов. Каждая морозоопасная климатическая зона выращивания характеризуется особым сочетанием повреждающих факторов. На севере это отрицательные температуры, на юге – непостоянство термического режима, резкая смена похолоданий и оттепелей. Положение здесь усугубляет еще и повышенная влажность среды в холодное время года вследствие частого выпадения осадков в виде дождей, особенно в период оттепелей. В этих условиях растения, если и приобретают закалку в течение осени – начала зимы, то быстро ее теряют, впоследствии преждевременно трогаясь в рост до окончания морозоопасного периода. Особенно это характерно для пород, у которых период биологического покоя довольно короткий и в зимнее время в генеративных почках, хотя и в замедленном темпе, отмечаются процессы роста и развития. Так, по нашим данным, у сортов абрикоса (*Prunus armeniaca*) и персика (*Prunus persica*) биологический покой заканчивается в конце декабря – начале января. Окончание покоя сопровождается увеличением содержания воды, количество которой достигает максимума на этапе «двуклеточная пыльца».

На основании изучения динамики содержания различных форм воды в генеративных почках персика в период биологического покоя обнаружен более высокий уровень связанной воды, но абсолютные величины этой формы воды больше коррелируют со степенью зимостойкости, чем с глубиной покоя [9].

На положительную корреляцию морозостойкости древесных растений с содержанием связанной воды и отрицательную корреляцию с уровнем общей оводненности указывают Е. Войко, И. В. Борзаковская и Л.А. Михайленко, Н.С. Терлыга и другие [1, 2, 6].

В то же время, высокая степень взаимосвязи динамики содержания воды с этапами морфогенеза [7] свидетельствует о том, что вода в генеративных почках выступает одним из регуляторных механизмов интенсивности метаболизма, и изменение ее содержания влечет за собой изменение концентрации других метаболитов, в частности ингибиторов роста и развития.

Изучение структурного состояния воды при замораживании клеток почек персика, клена, актинидии и других пород показало, что устойчивость этих довольно оводненных органов к действию низких температур связана с внеорганическим льдообразованием и наличием в тканях примордиев почек воды в переохлажденном состоянии [13, 14, 16]. При этом важно, чтобы при нарастающем действии отрицательных температур сохранялось равновесие между жидкой фазой внутри клетки и льдом в межклетниках. Задержка переохлажденной воды внутри клетки опасна, так как может вызвать губительное внутриклеточное замерзание. В связи с этим О.А. Красавцев [4] считает, что наличие переохлажденной воды в клетках нельзя рассматривать как полезное явление. Оно лишь задерживает обезвоживание, являющееся нормальной приспособительной реакцией на снижение температуры воздуха.

Кроме того, количество воды, удерживаемой клеткой в переохлажденном состоянии при замораживании, меняется в зависимости от физиологического состояния и действия внешних условий.

Опыты, проведенные на изолированных примордиях цветковых почек персика с применением методов ядерного магнитного резонанса и дифференциального термального анализа со скоростью охлаждения $4^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ и внесением небольших количеств льда для нуклеации при температуре $-2,5^{\circ}$ показали, что даже при наличии льда значительная часть воды в примордиях остается в переохлажденном состоянии. Однако искусственное повышение оводненности изолированных примордиев цветковых почек в условиях нуклеации льда устраняло переохлаждение. Такое же действие оказывало нарушение целостности тканей [16, 15]. При этом потеря способности воды к переохлаждению при замораживании сопровождалось возрастанием количества поврежденных почек.

В литературе имеются сообщения о снижении морозостойкости в экспериментах с искусственным повышением оводненности тканей, а также в опытах по задержке сроков цветения при использовании дождевальных установок [8, 10 - 12, 17]. Подобной реакции можно ожидать и при выпадении значительных осадков в виде дождя.

В связи с этим в задачу наших исследований входило выявление характера изменения оводненности и морозостойкости зимующих органов различных пород в опытах, имитирующих проливные дожди в морозоопасный период.

Объекты и методы исследований

Исследования проводились в зимне-весенние периоды 1997-1999 и 2004-2005 гг. на различных по степени зимостойкости сортах абрикоса (*Prunus Armeniaca*): Искра, Краснощекий, Крымский Амур, Мелитопольский, Президент; персика (*Prunus persica*): Дионис, Лауреат, Маяковский, Румяный, Старт; а также на видах декоративных кустарников: дейция шероховатая (*Deutzia scabra* Thunb.), жасмин голоцветковый (*Jasminum nudiflorum* Lindl.), жимолость душистая (*Lonicera fragrantissima* Lindl.), кизильник мелколистный - *Cotoneaster microphylla* Wall., кизильник сизолистный поздний (*Cotoneaster glaucophyllus serotinus* Hutchins Stapf.), спирея Вангутта (*Spiraea vanhouttei* Lab.). Опытные растения произрастают в коллекционных насаждениях Никитского ботанического сада.

Влияние осадков изучали в лабораторных условиях, имитируя проливные дожди разной продолжительности путем погружения побегов срезанными концами вверх в сосуды с водой. Однолетние побеги с почками каждого сорта или вида делили на варианты по пять побегов в каждом: в двух вариантах опыта побеги выдерживали в воде при температуре $+3^{\circ}\text{C}$ в течение 2 и 20 часов, в одном – в воде при температуре $+20^{\circ}\text{C}$ в течение 20 часов. Контролями служили варианты, в которых побеги выдерживали при таких же температурах ($+3^{\circ}$ и $+20^{\circ}\text{C}$), но во избежание подсушивания их заворачивали в целлофан.

В опытах с побегами декоративных кустарников длительность намачивания была увеличена до 36 часов, а влияние оттепели изучали при $+15^{\circ}\text{C}$.

После окончания опыта побеги перекладывали листами фильтровальной бумаги для удаления лишней поверхностной влаги и проводили промораживание в холодильной камере «Grunland», предварительно определив в побегах и почках содержание воды путем высушивания навески в термостате при $+105^{\circ}\text{C}$.

Скорость понижения и повышения температуры составляла 2°С в час, экспозиция при заданной температуре – 15 часов. Перед промораживанием побеги закаливали при 0°С в течение 15 часов, затем при -2°С в течение 6 часов.

Морозостойкость выражали в процентах неповрежденных почек от их общего числа, или участков тканей от площади среза побега.

Опыты проводили на этапах органогенеза почек, которые они проходят после окончания глубокого покоя. Контроль за развитием осуществляли путем анатомо-морфологического анализа временных препаратов пыльников или цветковых примордиев [3,5].

Результаты и обсуждение

Влияние осадков и оттепели на морозостойкость генеративных почек абрикоса и персика. В результате проведенных опытов, имитирующих проливные дожди, установлено, что ткани репродуктивных органов различных сортов абрикоса способны насыщаться водой в период выпадения осадков (табл. 1).

Таблица 1

Зависимость степени морозостойкости генеративных почек от их оводненности у сортов абрикоса, 1997 г.

Вариант опыта	5 февраля				4 марта				18 марта			
	% воды на сух. в-во	% воды к контролю	% моро зост. -17°С	% морозост. к конт роллю	% воды на сух. в-во	% воды к конт роллю	% морозост. -15°С	%	% воды на сух. в-во	% воды к конт роллю	% морозост. -11°С	% морозост. к контролю
Сорт Крымский Амур												
Контроль	111	100	92	100	200	100	50	100	218	100	28	100
Вода, 2 ч.	119	107	83	90	233	116	0	0	280	128	9	32
Вода, 20 ч.	160	144	61	66	275	137	0	0	294	135	1	3
Сорт Претендент												
Контроль	79	100	98	100	150	100	79	100	177	100	97	100
Вода, 2 ч.	94	119	86	87	173	116	28	35	207	117	40	41
Вода, 20 ч.	124	157	78	79	213	142	32	40	243	137	36	37
Сорт Искра												
Контроль	96	100	93	100	177	100	86	100	194	100	80	100
Вода, 2 ч.	115	120	77	83	217	122	42	49	245	126	23	29
Вода, 20 ч.	141	147	62	67	253	143	12	14	277	143	18	22

При кратковременных дождях (в нашем опыте 2 часа) это насыщение не превышает 128% от исходного уровня, но при более длительных «дождях» (в нашем опыте 20 часов) насыщение может достигать 150%. Если рассматривать способность тканей почек насыщаться водой на разных этапах их органогенеза, то видно, что по мере увеличения общей оводненности почек в ходе зимне-весеннего развития интенсивность поступления воды в почки во время выдерживания побегов в воде у разных сортов изменяется по – разному. Однако для всех характерна тенденция к максимальному насыщению тканей водой весной на последнем этапе морфогенеза почки «двуклеточная пыльца» (рис. 1).

Сортовые различия четко проявляются начиная с этапа «микроспора» и выражаются они в том, что менее устойчивый сорт (Крымский Амур) интенсивнее насыщается водой по сравнению со среднезимостойкими сортами (Искра и Президент).

Аналогичные изменения в оводненности тканей почек при намачивании их в воде обнаружены нами в опытах с сортами персика. Исходная оводненность у генеративных почек персика на этапах «микроспора»- «двуклеточная пыльца» была от 117% у сорта Старт до 148% у сорта Дионис. После двухчасового намачивания содержание воды в почках составило от 174% до 208%.

Более длительное выдерживание побегов в воде привело к насыщению почек до 237% (сорт Лауреат). Установлено, что исследуемые сорта очень сильно различаются по способности поглощать воду. Большой поглотительной способностью характеризуются сорта Лауреат, Румяный и Старт.

Изменение оводненности почек у абрикоса и персика наблюдается и при сочетании осадков с оттепелью. Однако температура мало влияет на поглотительную способность тканей (табл.2).

Таблица 2

Влияние искусственных осадков и оттепели на оводненность (% воды на сухое вещество) генеративных почек персика и абрикоса

Сорт	Исходная оводненность А	Оводненность после обогрева Г	Намачивание в воде			Влияние факторов Б,В,Д % к исходному уровню		
			при температуре + 3°C		при температур е + 20°C	Б·100	В100	Д100
			2 часа Б	20 часов В	20 часов Д	А	А	Г
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Персик								
Дионис	148	146	208	229	229	141	155	157
Лауреат	136	146	200	237	224	147	174	153
Маяковский	138	146	185	197	192	134	143	139
Румяный	128	132	197	224	231	154	175	175
Старт	117	114	174	222	250	149	189	219
Абрикос								
Искра	151	150	193	204	226	128	135	151
Краснощекый	158	143	212	204	218	134	129	153
Крымский Амур	181	187	222	238	246	123	131	131
Мелитопольский	166	168	215	265	274	129	160	163
Президент	118	122	151	160	172	130	138	141

Из приведенных данных можно заключить, что вследствие обильного выпадения осадков в зимне-весенний период в почках сортов персика и абрикоса возможно увеличение содержания воды как на фоне низких положительных температур, так и в период оттепелей.

Изменение оводненности влияет на устойчивость почек к отрицательным температурам. Все сорта обеих культур под влиянием осадков и оттепели резко снижают свою устойчивость. Однако степень реактивности у этих культур зависит от действующего фактора. Сорта абрикоса на этапе «микроспора» меньше снижают устойчивость к морозу после оттепели, а сорта персика более индифферентны к воздействию проливных дождей, хотя у обеих культур данные по насыщению тканей почек водой свидетельствуют о значительном ее поступлении во время опытов по имитации проливных дождей. Различия состоят в том, что у абрикоса исходная

оводненность довольно высокая, вследствие чего водный дефицит был в пределах 50%, а у персика он достигал 80%. Это дает нам основание заключить, что культура персика адаптируется путем регулирования проницаемости тканей для воды в период слабых осадков, а во время проливных дождей идет пассивное поступление воды, но по всей вероятности, в основном в межклетники.

При совместном воздействии оттепели и осадков сорта абрикоса быстрее теряют свои адаптационные возможности (табл. 3).

Меньше реагируют на осадки сорта абрикоса в период формирования спорогенной ткани пыльника, то есть в период глубокого покоя. После выхода из него по мере падения устойчивости, в целом, негативное воздействие «проливных дождей» увеличивается (рис.1).

Таблица 3

Влияние искусственных осадков и оттепели на морозостойкость генеративных почек (% живых почек) персика и абрикоса.

Сорт	Исходная морозостойкость А	Морозостойкость после обогрева Г	Намачивание в воде			Влияние факторов Б, В, Д % к исходному уровню		
			при Т + 3°С		при Т + 20° С	$\frac{Б \cdot 100}{А}$	$\frac{В \cdot 100}{А}$	$\frac{Д \cdot 100}{Г}$
			2 ч. Б	20ч.. В	20 ч. Д			
Персик								
Дионис	76	23	66	63	20	86	83	87
Лауреат	79	36	79	77	23	100	98	64
Маяковский	89	18	87	86	4	99	97	22
Румяный	83	57	65	59	9	78	71	16
Старт	71	25	28	22	0	39	31	0
Абрикос								
Искра	92	86	55	39	4	60	42	4
Краснощекый	73	35	46	25	0	63	34	0
Крымский Амур	84	38	65	37	0	77	44	0
Мелитопольский	73	42	2	6	0	3	8	0
Президент	92	41	46	56	1	50	61	2

2. Влияние осадков и оттепели на морозостойкость почек и побегов видов декоративных кустарников. Изучение оводненности почек и побегов у шести видов декоративных кустарников показало, что среди выбранных видов наибольшей оводненностью в январе характеризовались генеративные почки жимолости душистой, наименьшей – генеративно-вегетативные почки спиреи Вангутта (табл.4). Содержание воды в побегах, как правило, было ниже, чем в почках и колебалось от 109% у жасмина голоцветкового до 57% у спиреи Вангутта.

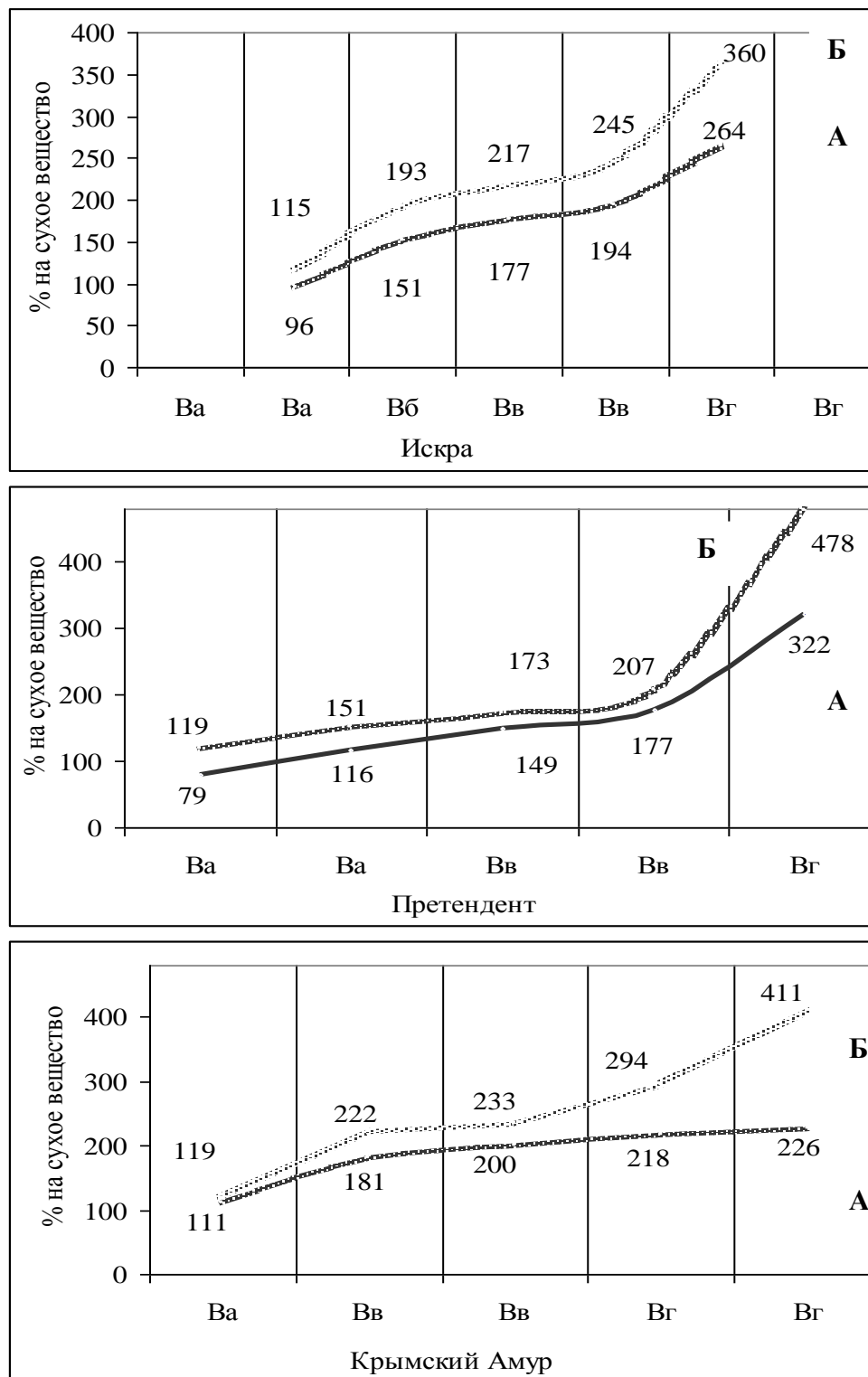


Рис.1. Изменение содержания воды в генеративных почках абрикоса при искусственном насыщении (среднее за 3 года.): А- содержание воды в почках на разных этапах морфогенеза (В а-г); Б - содержание воды после насыщения в течение 2 часов; Ва – формирование спорогенной ткани пыльника, Bб - мейоз-тетрады микроспор; Bв- микроспора; Bг- двуклеточная пыльца.

Таблица 4

Влияние «осадков» на содержание воды (% на сухое вещество) в почках и побегах декоративных кустарников, январь 2005 г.

Вид	Этап развития	Исходная оводненность (контроль)	Намачивание в воде 36 ч.		А	Б
			при Т +3°С	при Т +15°С		
Дейция шероховатая	Формирование соцветия	<u>100</u>	<u>183</u>	<u>300</u>	<u>183</u>	<u>300</u>
		94	121	144	129	153
Жасмин голоцветковый	Двухклеточная пыльца	<u>188*</u>	<u>254</u>	<u>383</u>	<u>135</u>	<u>203</u>
		109	116	123	106	113
Жимолость душистая	Двухклеточная пыльца	<u>301</u>	<u>342</u>	<u>373</u>	<u>114</u>	<u>124</u>
		71	102	109	144	153
Кизильник мелколистный	Вегетативный конус	<u>—</u>	<u>—</u>	<u>—</u>	<u>—</u>	<u>—</u>
		76	100	100	131	131
Кизильник сизолистный поздний	Вегетативный конус	<u>87</u>	<u>135</u>	<u>127</u>	<u>155</u>	<u>146</u>
		87	112	120	129	138
Спирея Вангутта	Формирование соцветия	<u>58</u>	<u>135</u>	<u>136</u>	<u>233</u>	<u>234</u>
		57	59	60	103	105

Примечание*: над чертой содержание воды в почках, под чертой – в побегах

А – процент к контролю после намачивания при +3°С.

Б – процент к контролю после намачивания при +15°С.

Выдерживание побегов в воде в течение 36 часов при температуре +3°С или +15°С привело к увеличению содержания воды как в почках, так и в побегах. У всех видов содержание воды было максимальным в опытах с температурой +15°С.

Высокой способностью к насыщению тканей водой обладали спирея Вангутта и дейция шероховатая. При этом у последнего вида насыщение водой при температуре +15°С достигало 300% по отношению к исходной оводненности. Что же касается побегов, то их оводненность после намачивания в воде у жасмина голоцветкового и спиреи Вангутта повышалась мало, тогда как у жимолости душистой и дейции шероховатой ее содержание составило 153% по отношению к первоначальному.

Анализ данных, приведенных в таблице 4, выявил тенденцию зависимости интенсивности насыщения водой тканей репродуктивных органов данных видов от исходной оводненности: чем меньше воды содержат почки до воздействия «осадков», тем выше их водопоглотительная способность. Можно предположить, что адаптация почек к низким отрицательным температурам у этих видов связана с частичным обезвоживанием тканей. Поэтому репродуктивные органы жимолости душистой, характеризующиеся малым дефицитом насыщения и высокой оводненностью, отличаются и более низкой морозостойкостью по сравнению с другими видами. Так, при промораживании побегов при температуре –17°С повреждение репродуктивных органов у жимолости душистой составило 100%, жасмина голоцветкового – 99%, спиреи Вангутта – 24% и дейции шероховатой – 20%.

Влияние «осадков» и «оттепели» проявилось в снижении морозостойкости у всех видов. На рисунках 2 и 3 показано изменение степени морозостойкости генеративных почек у двух зимнецветущих видов как после выдерживания побегов при +15°С («оттепель»), так и после намачивания их в воде.

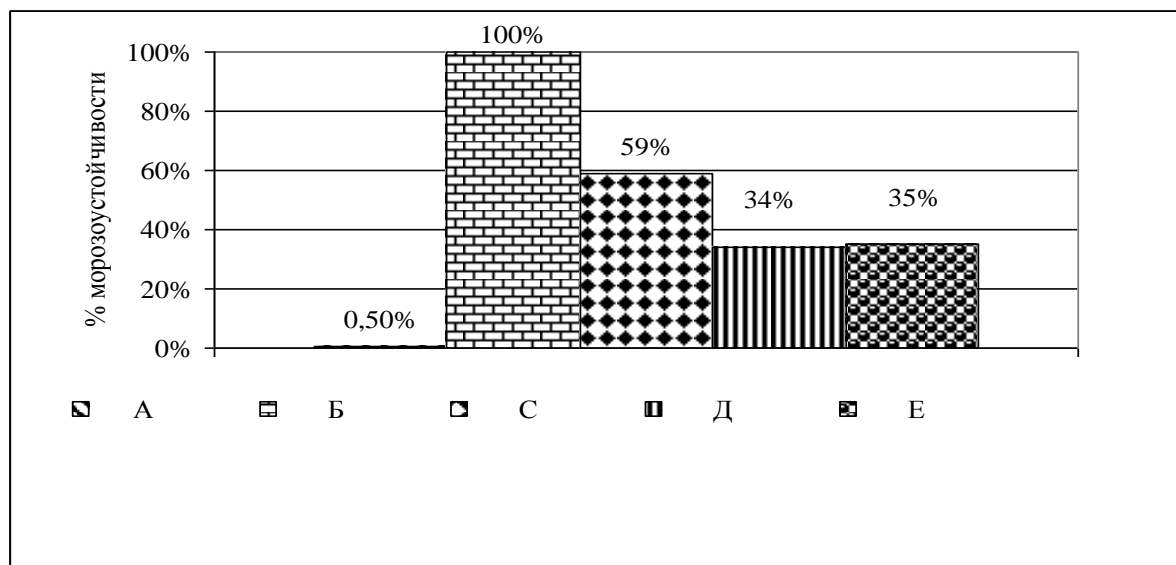


Рис. 2. Влияние осадков и оттепели на морозостойкость генеративных почек жимолости душистой (*Lonicera fragrantissima* Lindl), январь 2005 г.: А- потенциальная морозостойкость почек при -17°C ; Б - морозостойкость почек при -10°C после предварительного выдерживания побегов в термостате при $+3^{\circ}\text{C}$ в течение 36 часов; С - морозостойкость почек при -10°C после предварительного выдерживания побегов в термостате при $+15^{\circ}\text{C}$; Д - морозостойкость почек при -10°C после предварительного выдерживания побегов в воде при $+3^{\circ}\text{C}$ в течение 36 часов; Е - морозостойкость почек при -10°C после предварительного выдерживания побегов в воде при $+15^{\circ}\text{C}$ в течение 36 часов.

Однако у жасмина голоцветкового отрицательное действие «оттепели» на морозостойкость выражено слабее, чем у жимолости душистой. Такая же картина наблюдается и при имитации дождей. Общим для обоих видов является отсутствие различий в уровнях устойчивости после выдерживания побегов в воде при разных температурах, хотя данные по насыщению тканей водой свидетельствуют об обратном. Различия в уровнях морозостойкости в зависимости от температуры окружающей среды во время воздействия «дождей» обнаружены нами у вегетативных почек кизильника сизолистного позднего. Устойчивость почек снижалась как при «оттепелях», так при «дождях», особенно при совместном их действии. Например, исходная морозостойкость почек при -10°C была 78%, после воздействия повышенной температуры $+15^{\circ}\text{C}$ – 66%. Намачивание побегов при $+3^{\circ}\text{C}$ снизило устойчивость до 58%, а при $+15^{\circ}\text{C}$ до 30%.

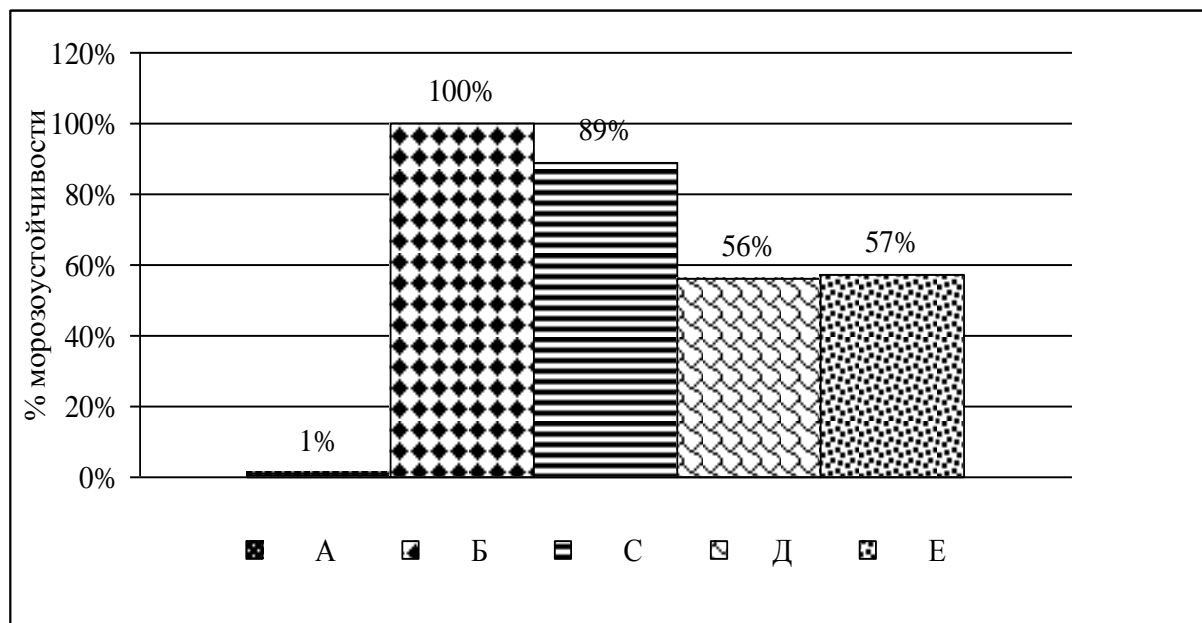


Рис. 3. Влияние осадков и оттепели на морозостойкость генеративных почек жасмина голоцветкового (*Jasminum nudiflorum* Lindl.)

Условные обозначения: см. рис. 2.

Таким образом, опыты, проведенные на зимующих органах различных видов и сортов древесных пород, показали, что зимой в период выпадения значительных осадков в виде дождя возможно падение морозостойкости репродуктивных органов и однолетних побегов, особенно если дожди идут во время оттепели. Снижение морозостойкости почек в некоторой степени, связано с возрастанием оводненности тканей вследствие интенсивного водопоглощения и с нарушением механизма внеорганного образования льда.

Выводы

1. На различных по морозостойкости сортах персика, абрикоса и видах декоративных кустарников экспериментально установлено, что обильные атмосферные осадки в виде дождей и оттепели являются факторами, снижающими морозостойкость зимующих органов. Выявлены видовые и сортовые различия в реакции на эти факторы.

2. Во время выпадения осадков ткани репродуктивных органов зимующих растений способны насыщаться водой, что приводит к значительному возрастанию их оводненности. Установлено, что на этот процесс влияет температура окружающей среды: максимальное насыщение тканей водой отмечено в период оттепели (+15°...+20°C).

3. На сортах абрикоса в опытах по имитации проливных дождей выявлена зависимость способности тканей почек к насыщению водой от этапа их морфофизиологического развития.

Список литературы

1. Борзаковская И.В., Михайленко Л.А. Зимостойкость персика в лесостепи Украины // Персик.– Ереван: Айастан, 1977. – С. 491-495.
2. Войко Е. Возделывание персика в Социалистической республике Румынии // Персик.– Ереван: Айастан, 1977. – С.72-79.

3. Елманов С.И. Зимнее развитие цветочных почек персика и абрикоса // Труды Никит. ботан. сада. – 1959. - Т.29.– С. 251-263.
4. Красавцев О.А. Калориметрия растений при температурах ниже нуля. - М.: Наука, 1972.– 117 с.
5. Куперман Ф.М. Морфофизиологическая изменчивость растений в онтогенезе. - М.: МГУ, 1963. – 65 с.
6. Терлыга Н.С. О зимостойкости некоторых редких вечнозеленых лиственных интродуцентов в условиях Кривбасса // Проблемы дендрологии, садоводства и цветоводства: Тез. докл. междунаро. конф. молодых ученых 24-26 октября 1994. – Ялта, 1994.– С. 19-20.
7. Яблонский Е.А. Системный подход в изучении экологической стойкости растений // Труды Никит. ботан. сада.- 1985. – Т. 96. – С. 7-25.
8. Chesness I.L., Hendershott G. H., Convillon G.A. Evaporative cooling of peach trees to delay bloom // Trans. NSHE. – 1977. – 20– № 3.– P. 466-468.
9. Erez A., Faust M. and Line M.I. Changes in water status in peach buds on induction, development and release from dormancy // Scientia Horticulturae. - 1998. – V. 73, № 2-3.– P. 111-123.
10. Gilreath I., Buchanan D.W. Floral and vegetative bud development of «Sungold» and «Sunlite» nectarine as influenced by evaporative cooling by overhead sprinkling during rest // J. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1981.– 106.– № 3.– P. 321-324.
11. Hamer P.I.C. The effects of evaporative cooling on apple bud development and frost resistance. // J. Hort. Sci. – 1981.– 56.– № 2 – P. 107-112.
12. Hewett E. W., Young K. Water sprinkling to delay bloom in fruit trees // N.Z.J. Agr. Res.– 1980.–23.– № 4 – P. 523-528.
13. Ishikawa M., Price W. S., Ide H. , Arata I. Visualization of freezing behaviors in leaf and flower buds of full-moon maple by nuclear magnetic resonance microscopy // Plant. Physiol. – 1997. – 115. - P. 1515-1524.
14. Lawesa G. S., Cheongb S. T. and Varela-Alvarezc H. The effect of freezing temperatures on buds and stem cuttings of Actinidia species // Scientia Horticulturae.-1995.– V.61.– № 1-2.–P.1-12.
15. Quamme H.A., Layne, R.E.C. and Ronald W. G. Relationship of supercooling to cold hardiness and the northern distribution of several cultivated and native Prunus species and hybrids // Can. J. Plant. Sci. -1982- 62. P.137-148.
16. Rajashekar C. B. Supercooling characteristics of isolated peach flower bud primordia // Plant. Physiol. – 1989.– V.89.– № 4 –P. 1031-1034.
17. Salzer J. Frostverträglichkeit der Obstarten. I. Mitteilung: Stand der Methodik zur Frostverhaltensforschung, Faktoren, die die Frostverträglichkeit beeinflussen und daraus abgeleitete Methode zur Beurteilung der Frostverträglichkeit der reproduktiven Organe des Apfels //Archiv für Gartenbau.- 1984.– B.32.– H.7.– S.275-291.

Study of constraints effecting frost hardiness of woody plants on the south of Ukraine

Elmanova T.S, Sakovich D.A.

The experimental research shows the influence of down rain and thaw on the frost hardiness and water content in the wintering buds and shoots of fruit and decorative plants.