

УКРАЇНСЬКА АКАДЕМІЯ АГРАРНИХ НАУК УКРАИНСКАЯ АКАДЕМИЯ АГРАРНЫХ НАУК

ДЕРЖАВНИЙ НІКІТСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ САД ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

ФІЗИОЛОГІЧНІ ТА ЕМБРІОЛОГІЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ ВИЩИХ РОСЛИН

**Збірник наукових праць
Том 125**

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

**Сборник научных трудов
Том 125**

**Под редакцией доктора биологических наук
С.В. Шевченко**

Ялта 2005

УДК 581.522:581.4+581.533:581.524.32(477.75)

В сборнике приведены результаты исследований физиологических основ адаптации растений к экстремальным факторам среды, информативных показателей для диагностики устойчивости, а также закономерностей формирования генеративных структур и процесса репродукции высших растений.

Освещены механизмы морозо- и засухоустойчивости плодовых, декоративных и технических культур, показана эффективность и чувствительность методов фитомониторинга для диагностики устойчивости растений к почвенной и атмосферной засухе. Обсуждаются особенности репродукции интродуцированных на юг Украины видов растений, а также естественного возобновления некоторых редких и исчезающих видов флоры Крыма. Изложены результаты исследований по применению метода культуры *in vitro* в создании новых форм плодовых и технических культур.

Сборник представляет интерес для специалистов в области ботаники, физиологии, эмбриологии, экологии, дендрологии, селекции, студентов биологических факультетов вузов.

Редакційно-видавнича рада:

В.М. Єжов (голова), А.М. Авідзба, Т.К. Єрємiна, Г.С. Захаренко,
О.А. Ільницький, В.П. Ісіков, З.К. Клименко, В.І. Копилов,
В.В. Корженевський, М.П. Литвинов, В.І. Машанов, В.І. Митрофанов,
О.В. Митрофанова, М.Є. Опанасенко, О.Ф. Поляков, В.Д. Работягов,
А.В. Смиков, В.К. Смиков, С.В. Шевченко, В.А. Шишкин (заступник голови).

Редакционно-издательский совет:

В.Н. Ежов (председатель), А.М. Авидзба, Т.К. Еремина, Г.С. Захаренко,
О.А. Ильницкий, В.П. Исиков, З.К. Клименко, В.И. Копылов,
В.В. Корженевский, Н.П. Литвинов, В.И. Машанов, В.И. Митрофанов,
О.В. Митрофанова, Н.Е. Опанасенко, А.Ф. Поляков, В.Д. Работягов,
А.В. Смыков, В.К. Смыков, С.В. Шевченко, В.А. Шишкин (зам. председателя).

THE UKRAINIAN ACADEMY OF AGRARIAN SCIENCES

THE STATE NIKITSKY BOTANICAL GARDENS

**PHYSIOLOGICAL AND EMBRYOLOGICAL
RESEARCHES OF HIGHER PLANTS**

Collected scientific works
Volume 125

**Edited by Doctor of Biology
S.V. Shevchenko**

Yalta 2005

The results of investigations adaptation of plants to extreme factors of environment, informative indexes for diagnostics of resistance and also laws of forming of generative structures of processes of reproduction of higher plans have been given.

The mechanisms of frost and drought resistance of fruit cultures, ornamental and technical cultures, effectiveness and sensitivity of phytomonitoring methods for diagnostics of plant resistance to soil and air drought have been shown. The peculiarities of reproduction of introduced plants on the South of the Ukraine, and also natural renewal of some rare and endanger species of the Crimean flora have been discussed. The results of researches of using the method in vitro for obtaining the new forms of fruit and technical cultures has been given.

It is destined for specialists in the fields of botany, physiology, ecology, dendrology, breeding, students in biology.

Editorial-Publishing Board:

V.N. Ezhov (Chairman), A.M. Avidzba, O.A. Ilnitsky, V.P. Isikov,
Z.K. Klimenko, V.I. Kopylov, V.V. Korzhenevsky, N..P. Litvinov,
V.I. Mashanov, V.I. Mitrofanov, O.V. Mitrofanova, N.E. Opanasenko,
A.F. Polyakov, V.D. Rabotyagov, S.V. Shevchenko, V.A. Shishkin (Vice-Chairman),
A.V. Smykov, V.K. Smykov, T.K. Yeryomina, G.S. Zakharenko

Светлой памяти сотрудников Никитского ботанического сада доктора биологических наук Здруйковской-Рихтер Антонины Иосифовны и доктора биологических наук, профессора, чл.-корр. УААН Лищука Адольфа Ивановича посвящается

В данном сборнике представлены результаты научных исследований, проводимых сотрудниками отдела физиологии и репродуктивной биологии растений Никитского ботанического сада. Эти исследования развиваются главным образом благодаря той большой интродукционной, генетико-селекционной и природоохранной тематике, над которой работают ученые сада. Необходимо подчеркнуть, что проблемы устойчивости растений к экстремальным факторам среды и антропогенному воздействию, проблемы выявления закономерностей репродукции интродуцированных растений, редких и исчезающих видов флоры Украины, проблемы сохранения и увеличения биоразнообразия являются в настоящее время наиболее приоритетными и привлекают все большее внимание ученых. Поэтому понятно, что для успешной интродукции перспективных видов южных плодовых, лекарственных и декоративных растений и получения новых форм хозяйственно ценных культур необходимо знание физиологических основ адаптивных процессов, выявления информационных показателей для диагностики устойчивости, а также знание взаимосвязанных и взаимообусловленных этапов онтогенеза растений. В связи с вышесказанным предлагаемый читателю сборник трудов представляет значительный научный интерес. Ряд статей сборника посвящен исследованиям механизмов морозо- и засухоустойчивости плодовых, декоративных и технических культур (статьи Т.С. Елмановой, О.А. Ильницкого, Ю.В. Иващенко). В работах О.А. Ильницкого освещены также результаты сравнительного изучения эффективности методов фитомониторинга, а статья Т.Б. Губановой посвящена исследованиям физиологических особенностей сортов и форм персика с контрастной устойчивостью к мучнистой росе. В статьях А.А. Чеботаря, А.И. Здруйковской-Рихтер, С.В. Шевченко и А.И. Ругузовой обсуждаются закономерности формирования генеративных структур, процессов цветения, опыления, оплодотворения, эмбриогенеза и развития семян, а также вопросы воспроизведения высших растений. В работах И.В. Котикова и И.Н. Саенко приведены результаты исследований по применению метода культуры *in vitro* в создании рано созревающих сортов и форм нектарина и алычи и в получении межвидовых гибридов полыни. Подробный генетический анализ спонтанных мутантов садовых роз в связи с селекцией на обильное цветение и отсутствие шипов представлен в работе З.К. Клименко и К.И. Зыкова.

В научных трудах настоящего сборника обобщены результаты многолетних исследований, которые будут способствовать повышению эффективности интродукционно-селекционной и природоохранной работы.

К ЦИТОЭМБРИОЛОГИИ РАНОСОЗРЕВАЮЩИХ СОРТОВ ЧЕРЕШНИ И ПЕРСИКА

А.И. ЗДРУЙКОВСКАЯ-РИХТЕР, доктор биологических наук

В отличие от сортов среднего и позднего сроков созревания у раносозревающих сортов черешни [20, 42], персика [38, 39, 43 - 45] и груши [8] по невыясненным еще причинам в процессе развития плодов происходит отмирание семян. Это серьезное препятствие в селекционно-генетической работе с ранними сортами, так как нельзя использовать их в качестве материнских растений при выведении новых ранних и ультраранних сортов. В связи с этим имеют большое значение исследования, позволяющие выявить цитоэмбриологические особенности упомянутых сортов.

Цитоэмбриологии плодовых культур посвящена значительная литература. В работах зарубежных авторов освещены отдельные стороны цитоэмбриологических процессов в связи с вопросами само- и перекрестной стерильности, а также опаданием цветков, завязей и плодов [40, 41 и др.]. Отечественные исследователи также уделяли большое внимание цитоэмбриологии плодовых культур [11, 12, 15, 16, 30 и др.]. Однако сведений, касающихся раносозревающих плодовых растений в литературе очень мало [42, 43, 45].

Объекты и методы исследований

В исследования были включены раносозревающие сорта черешни, отличающиеся формированием неполноценных семян: Красная Майская, Майская Зорька, Ранняя Рынка. В качестве контроля использовали сорта Бюттнера Красная Поздняя и Багратион – среднего срока созревания с полноценными семенами. В качестве объекта исследований были взяты также два раносозревающих сорта персика: Майский Цветок и Ранний Риверса. Контролем служил Кумберлянд – среднего срока созревания с полноценными семенами.

Исследования проводили на постоянных препаратах, приготовленных обычными методами, принятыми в цитоэмбриологии [19]. В качестве фиксирующих жидкостей использовали главным образом жидкость Карнуа (6:3:1) и фиксатор Навашина (10:4:1). Для окраски препаратов в большинстве случаев применяли гематоксилин по Гейденгайну и Эрлиху, метилгрюнпиронин по Унна, а также основной фуксин по Фельгену и Модилевскому с подкраской светлым зеленым. Препараты анализировали с помощью микроскопа NfPK. Рисунки выполнены при помощи рисовального аппарата РА-4, микрофотографии делали микрофотонасадкой МФН-12.

Материал собирали в коллекционных насаждениях отдела южного плодоводства Никитского ботанического сада.

Результаты и обсуждение

Цитоэмбриология черешни (*Cerasus avium* L. Moench.) Основные цитоэмбриологические закономерности развития семяпочки и зародышевого мешка, процесса оплодотворения, эндоспермогенеза и эмбриогенеза у плодовых описаны еще в 1940-1960 гг. [11, 14, 16]. Результаты исследований, полученные на наших объектах, согласуются с основными положениями этих авторов.

По данным А.А. Волошиной [3], дифференциация цветковых почек у сортов черешни в Никитском саду в среднем начинается в начале июля с колебаниями по годам от конца июня до середины июля. Процесс органобразования заканчивается во второй половине августа.

Завязь черешни образована одним плодолистиком. По брюшному шву плодолистика закладываются две семязпочки. Одна из них развивается в семя. Семязпочка красинуцеллярная, содержит два интегумента, сросшиеся между собой почти на всем протяжении. Женский археспорий одноклеточный. Он закладывается в конце марта – начале апреля. Макроспороцит расположен в глубине нуцеллуса под 6-8 рядами кроющих клеток и в результате двух последовательных делений мейоза дает начало четырем гаплоидным, линейно расположенным макроспорам. Мейоз проходит в последней декаде марта. У черешни, как правило, материнской клеткой зародышевого мешка становится нижняя клетка тетрады. Зародышевый мешок относится к нормальному Polygonum-типу. В годы проведения исследований зародышевые мешки достигали зрелости во второй половине апреля. В только что сформированных зародышевых мешках яйцевой аппарат, центральная клетка антиподы расположены довольно компактно (рис. 1а).

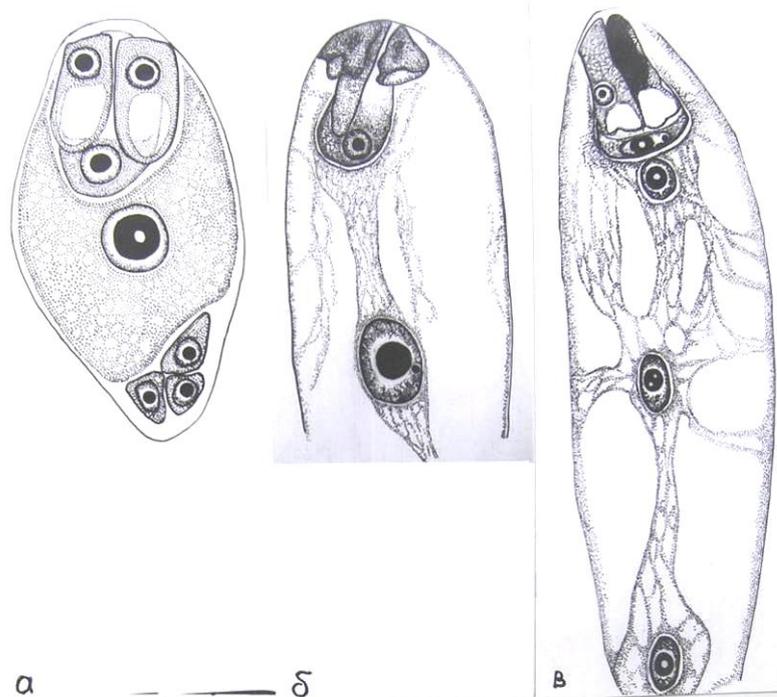


Рис. 1. Зародышевые мешки черешни сорта Красная Майская: а) зародышевый мешок до начала цветения (фаза появления лепестков); б) ядра яйцеклетки и центральной клетки с дополнительными ядрышками (видны отмирающие синергиды и добавочная пыльцевая трубка); в) в ядре яйцеклетки дополнительное ядрышко, одна синергида дегенерировала; три ядра эндосперма.

Рост зародышевого мешка, как обычно, происходит за счет разрушения нуцеллярных клеток, окружающих зародышевый мешок и находящихся с ним в непосредственной близости, а также благодаря развитию гаустория в халазальной части зародышевого мешка. При этом в его цитоплазме увеличиваются число и размеры вакуолей. Особенно значительной вакуолизации подвергается цитоплазма центральной клетки. Полярные ядра у черешни сливаются до оплодотворения, образуя ядро центральной клетки зародышевого мешка. Антиподы очень рано резорбируются. У синергид черешни в участках, обращенных к микропиле, имеется фибриллярный

(нитчатый) аппарат, который четко выявляется на препаратах, окрашенных генциановым фиолетовым по Ньютону.

Поскольку структура и функции элементов женского гаметофита разных растений, в том числе и плодовых, детально описаны в многочисленной цитоэмбриологической литературе [1, 2, 4 - 7, 17, 18, 22 – 25, 29, 31 - 37], на этих вопросах мы не останавливаемся.

Для изучения процессов развития эндосперма и зародыша у черешни было проведено искусственное опыление. Ниже приводятся данные о прохождении этапов эмбриогенеза и развития эндосперма у сортов черешни, взятых для изучения.

Процесс прорастания пыльцы и рост пыльцевых трубок в пестике черешни (табл. 1) наблюдали при конкретных условиях внешней среды (табл. 3).

Таблица 1

Рост пыльцевых трубок в пестике черешни после опыления, часов

| Последовательность роста пыльцевых трубок | Сорт | | |
|--|--------------|-----------------|--------------------------|
| | Ранняя Рынка | Красная Майская | Бюттнера Красная Поздняя |
| Начало прорастания пыльцы на рыльце | 2,5-6 | 2-6 | 2-7 |
| Пыльцевые трубки в верхней части столбика | 5-7 | 5-7 | 5-7 |
| Пыльцевые трубки в верхней половине столбика | 24-29 | 8-31 | 25-48 |
| Пыльцевые трубки по всей длине столбика | 25-40 | 8-28 | 29-48 |
| Пыльцевые трубки достигли зародышевого мешка | 22-56 | 24-52 | 29-48 |

Нанесенные на рыльце черешни пыльцевые зерна при температуре + 17-18°C в день опыления начинали прорастать, и через два часа можно было видеть короткие пыльцевые трубки в области рыльца. Через 5-7 часов пыльцевые трубки у всех трех сортов видны в верхней части столбика. Через 24-48 часов в зависимости от сорта пыльцевые трубки обнаруживали в верхней половине столбика, и примерно в эти же сроки они были видны по всей длине столбика. В зародышевых мешках кончики пыльцевых трубок были обнаружены через 22-56 часов у черешни сорта Ранняя Рынка, через 24-52 часа у сорта Красная Майская, а у сорта Бюттнера Красная Поздняя – через 29 часов.

По всей длине столбика и на рыльце наблюдали рост пыльцевых трубок и позже: через 54, 71 часов. Единичные пыльцевые трубки были видны и через 6 суток, когда в зародышевых мешках уже осуществился процесс оплодотворения, и началось развитие эндосперма и зародыша (рис. 1 б). Пыльцевые трубки поступали в зародышевый мешок, как правило, через синергиду, которая, как и у других растений, обычно при этом разрушается. Однако в нашем материале нередко встречали зародышевые мешки, в которых пыльцевые трубки вошли в обе синергиды. В одном случае наблюдали в зародышевом мешке черешни кончики трех пыльцевых трубок. Две из них вошли в синергиды и одна – между синергидами. Добавочные пыльцевые трубки наблюдали в зародышевых мешках с осуществленным процессом оплодотворения и развившимися двуклеточными зародышами (рис. 2 а, б, в).

Формирование зародыша (табл.2) у всех сортов отмечено в растянутые сроки. Зиготы в зародышевых мешках встречали у всех сортов до 6-7 суток после опыления. Двуклеточные и многоклеточные зародыши – через 5-8 суток (рис. 2 б, в). Стадия шаровидного зародыша наступала у Бюттнера Красной Поздней на 19, а у раносозревающих сортов Ранняя Рынка и Красная Майская на 22 сутки после опыления. Медленно осуществлялась дифференцировка зародышей – только на 32-33

сутки зародыши были дифференцированы на первичный корешок и семядоли. Примерно в эти же сроки шло развитие зародышей у черешни Майская Зорька при опылении пыльцой как черешни, так и вишни (рис. 3).

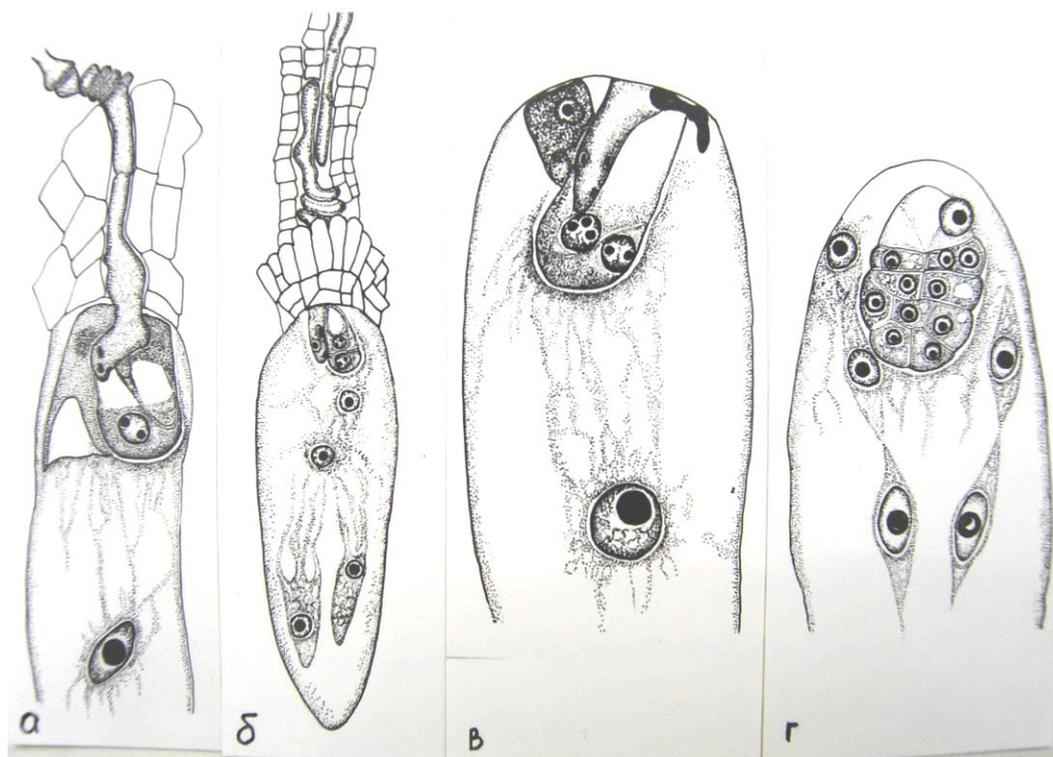


Рис. 2. Зародышевые мешки черешни сорта Красная Майская с зародышами и добавочными нескрывшимися пыльцевыми трубками: а) яйцеклетка с двумя ядрышками в ядре и двумя ядрами эндосперма (5 суток после опыления); б) двуклеточный зародыш и четыре ядра эндосперма (8 суток после опыления); в) двуклеточный зародыш и первичное ядро эндосперма, функционирует одна синергида (5 суток после опыления); г) многоклеточный зародыш, ядерный эндосперм, всего в этом зародышевом мешке 60 ядер эндосперма (8 суток после опыления).

Медленное развитие зародышей мы связываем с понижением температуры, что часто бывает в период цветения черешни и персика в условиях Никитского ботанического сада. Примером может служить весна 1957 и 1958 гг. (табл. 3). В литературе имеются сведения о том, что цитозембриологические процессы находятся в тесной зависимости от воздействия внешних климатических условий [22, 23]. В процессе дальнейшего развития отчетливо выявлялось различие между зародышами раносозревающих сортов и сорта Бюттнера Красная Поздняя. Зародыши первых в процессе созревания плодов не достигали окончательных размеров, тогда как у Бюттнера Красной Поздней еще задолго до созревания перикарпия зародыши заполняли почти весь объем семени. У самого раннего сорта черешни – Ранняя Рынка зародыши зрелых плодов были самой различной длины (1–5 мм). У этого и других раносозревающих сортов зародыши теряли тургор, становились вялыми. Для семян этих сортов характерны низкое содержание сухого вещества и низкая водоудерживающая способность [9] по сравнению с полноценными семенами сорта Бюттнера Красная Поздняя.

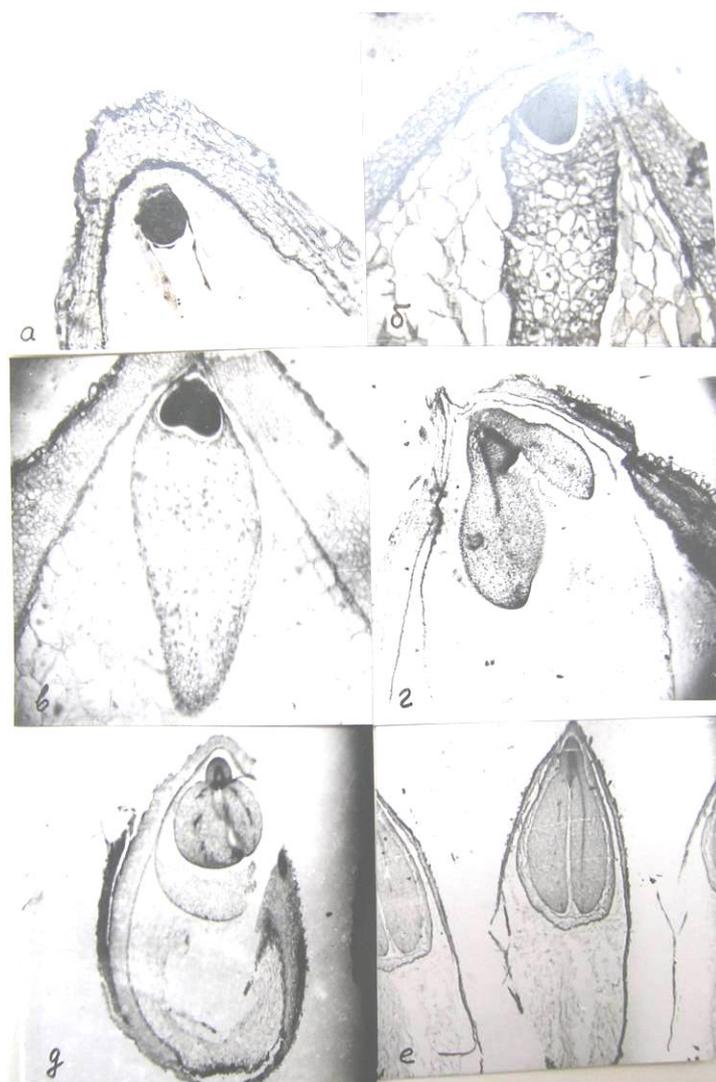


Рис. 3. Семяпочки черешни сорта Майская Зорька после опыления пылью вишни сорта Самсоновка: а, б, в, г) зародыш и эндосперм через 20, 26, 30 и 33 суток после опыления, соответственно; д, е) молодые семена из плодов в начале созревания.

Таблица 2

Развитие зародыша у трех сортов черешни (1957 г.)

| Стадия эмбриогенеза | Возраст после опыления (сутки) | | |
|--|--------------------------------|-----------------|--------------------------|
| | Ранняя Рынка | Красная Майская | Бютгнера Красная Поздняя |
| Зигота | 1,5-7 | 2,5-6 | 1,5-7 |
| 2-клеточный зародыш | 4,5 | 8 | 7-11 |
| Шаровидный зародыш | 22-23 | 22-25 | 19-23 |
| Зародыш в стадии сердечка | - | 24 | 24-28 |
| Зародыш дифференцирован на первичный корешок и семядоли, почечка не сформирована | 32 | 34 | 29-30 |
| Зародыш дифференцирован на семядоли и осевые органы, занимает ½ объема семени | 40 | 42-43 | 32-38 |
| Зародыш достиг окончательных размеров | - | - | 62-63 |

У всех сортов в растянутые сроки развивался и эндосперм, что, вероятно, тоже связано с условиями внешней среды. В период активного роста и развития эндосперма различий между сортами не наблюдали. Лизис эндосперма вблизи зародыша наступал в период закладки примордиев семядолей. Зона лизиса постепенно увеличивалась.

Таблица 3

Среднесуточная и максимальная температура по пятидневкам, °С

| Дата | 1957 | | 1958 | | 1971 | |
|--------------|-----------------|--------------|-----------------|--------------|-----------------|--------------|
| | средне-суточная | максимальная | средне-суточная | максимальная | средне-суточная | максимальная |
| 10-14/ IV | 11,8 | 17,0 | 6,6 | 9,9 | 9,9 | 12,7 |
| 15-19/ IV | 11,6 | 17,0 | 8,4 | 12,1 | 7,6 | 10,5 |
| 20-24/ IV | 8,7 | 12,6 | 9,9 | 13,3 | 13,2 | 16,4 |
| 25-29/ IV | 11,8 | 13,4 | 10,6 | 14,2 | 13,5 | 18,0 |
| 30-04/ IV- V | 10,7 | 14,3 | 11,5 | 14,5 | 13,1 | 17,5 |
| 05-09/ V | 11,3 | 16,1 | 11,3 | 14,7 | 13,8 | 16,6 |
| 10-14/ V | 16,4 | 20,5 | 17,0 | 20,9 | 13,0 | 15,9 |
| 15-19/ V | 13,1 | 15,6 | 20,9 | 24,2 | 17,4 | 20,5 |
| 20-24/ V | 15,9 | 19,0 | 18,5 | 22,2 | 15,1 | 18,5 |

В процессе развития и созревания перикарпия у черешни Бюттнера Красная Поздняя большая часть эндосперма лизировала под влиянием растущего зародыша и к концу развития зародыша эндосперм сохранялся в небольшом количестве, главным образом в микропилярном районе семени вокруг зародышевого корешка. У ранозревающих сортов, особенно у черешни Ранняя Рынка и Майская Зорька, эндоспермальная ткань в значительной степени сохранялась. Она теряла тургор и к концу созревания плодов вместе с другими тканями (нуцеллус и халазальная часть кожуры семени) сморщивалась.

Эмбриогенез. У сортов черешни Ранняя Рынка и Багратион зиготы развивались в одни и те же сроки (2-4 суток) после опыления. К 13-16 суткам (табл. 5) у сорта Ранняя Рынка, а у сорта Багратион к 11-15 суткам формировался многоклеточный, сферической формы зародыш. Вскоре после этого начиналась его дифференциация (рис. 4, 5). Прежде всего закладывались примордии семядолей, это происходило всегда при наличии клеточного эндосперма (рис. 4, 5). Закладке зачатков семядолей предшествовало образование двух центров с интенсивным клеточным делением. Апикальная часть зародыша становилась уплощенной. Примордии семядолей появлялись почти одновременно у обоих сортов. Вслед за этим зародыш достигал стадии сердечка. У сорта Ранняя Рынка эта стадия зародыша наступала на 4 дня раньше, чем у сорта Багратион. Сравнительно быстро после этого начиналось формирование осевых образований. К 5-27 суткам после оплодотворения осевые органы (подсемядольное колено и первичный корешок) в основном были уже дифференцированы. Имелся дерматоген, периблема, плерома и чехлик, прокамбий закладывался несколько раньше (рис. 4, 5). Только после закладки тканей зародышевого корешка и подсемядольного колена начинала закладываться апикальная меристема стебля с листовыми зачатками. Параллельно с формированием осевых органов шло развитие семядолей. Прокамбий из подсемядольного колена входил в семядоли, а затем в паренхиме семядолей дифференцировались проводящие пучки (жилки); в процессе дальнейшего роста образовывались анастомозы между ними. У черешни сорта Багратион зародыш в возрасте 37-40 дней после оплодотворения приближался к окончательным размерам. У черешни Ранняя

Рынка он не достигал нормальных размеров, если даже плоды оставляли на дереве после их созревания на 4-5 дней.

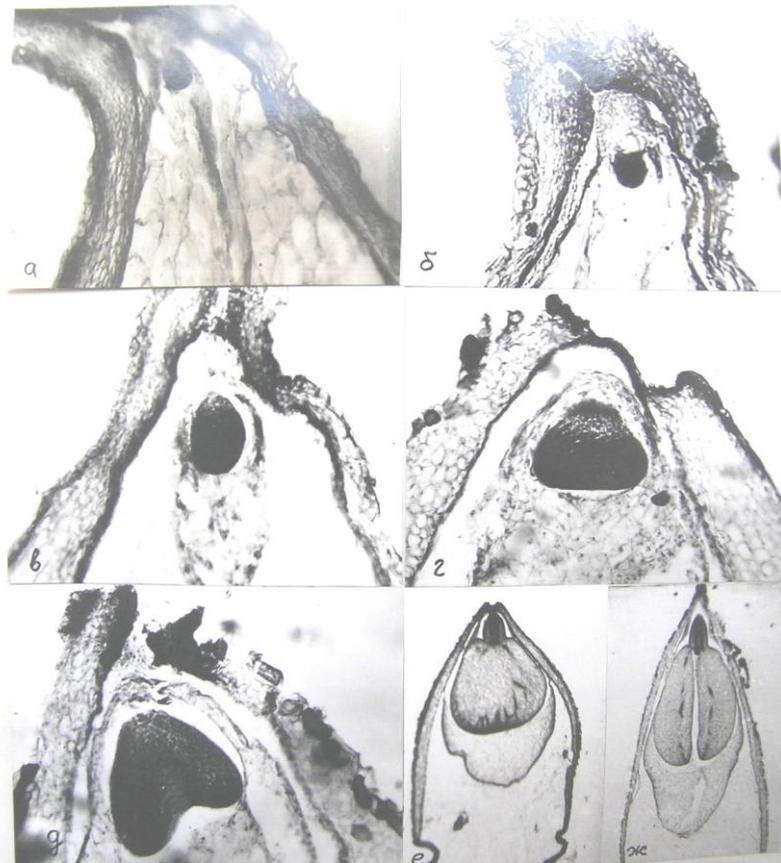


Рис. 4. Развитие зародыша и эндосперма в семени черешни сорта Ранняя Рынка через 11 (а), 13 (б), 19 (в), 25 (г, д), 30 (е) и 33 (ж) суток после опыления.

Размеры зародышей у этого сорта к концу созревания были очень вариабельны. Иногда они достигали $1/2$ и $2/3$ длины семени, но обычно были значительно меньше. Нередки случаи отмирания зародышей в период созревания плодов. Эндосперм у черешни, как известно, ядерного типа. Между 14-17 днями (табл. 6) после оплодотворения у обоих сортов черешни ядерный эндосперм превращался в клеточный. Центром первичного образования клеток в эндосперме является микропиллярная часть зародышевого мешка. Первые клетки появлялись на границе с зародышем, отсюда процесс образования клеток распространялся к халазальному концу зародышевого мешка. Ядра и ядрышки эндоспермальных клеток раза в 2 крупнее зародышевых. В процессе образования клеточного эндосперма ценоцитная структура эндоспермальной ткани сохранялась только в халазальной части зародышевого мешка. У изученных сортов черешни на протяжении всего периода развития периферийные ряды клеток эндосперма (3-5 рядов) были с четко выраженными ядрами и более темно окрашенной цитоплазмой. Они мельче, чем клетки в центральной части. С началом закладки примордиев семядолей совпадает начало лизиса эндосперма вокруг зародыша. Этот процесс значительно усиливался в период дальнейшего роста и дифференциации зародыша.

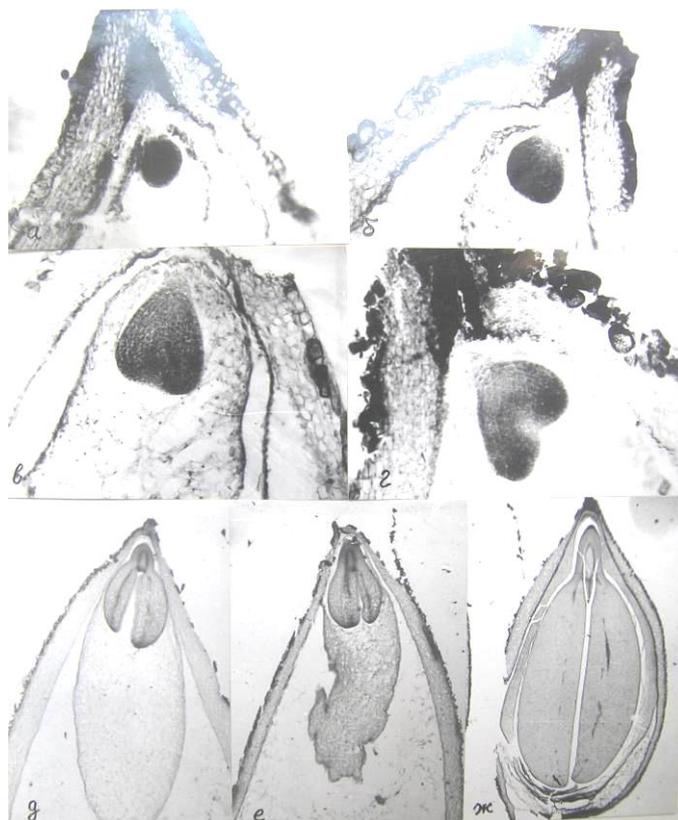


Рис. 5. Развитие зародыша и эндосперма в семени черешни сорта Багратион через 13 (а), 15 (б), 17 (в), 25 (г), 30-34 (д, е) и 37 (ж) суток после опыления.

Таблица 5

Этапы развития зародыша черешни в естественных условиях (1971 г.)

| Время после оплодотворения (сутки) | Сорт Ранняя Рынка | Время после оплодотворения (сутки) | Сорт Багратион |
|------------------------------------|---|------------------------------------|--|
| | Зародыш | | Зародыш |
| 2-4 | Зигота | 2-4 | Зигота |
| 3-5 | 2-клеточный | 4-5 | 2-клеточный |
| 6-10 | 6-43-клеточный | 6-10 | 4-40-клеточный |
| 11-12 | Около 100 клеток | 11-12 | Около 100 клеток |
| 13-16 | Многоклеточный-сферический | 11-15 | Многоклеточный-сферический |
| 16-18 | Апикальная часть зародыша уплощена | 15-23 | Апикальная часть зародыша уплощена |
| 19-22 | Появились примордии семядолей | 19-23 | Появились примордии семядолей |
| 23 | Зародыш в стадии сердечка | 24-25 | Зародыш в стадии сердечко |
| 23-25 | Формирование осевых органов | 24-27 | Формирование осевых органов |
| 25-35 | Оформление семядолей, листовых зачатков | 27-55 | Оформление семядолей листовых зачатков |
| 26-28 | Занимает 1/6-1/5 часть длины семени | 28-32 | Занимает 1/7-1/5 длины семени |
| 28-33 | Занимает 1/4-1/3 часть длины семени | 33-34 | Занимает 1/3-1/2 длины семени |
| 34-36 | Занимает 1/2-2/3 длины семени | 35-37 | Занимает 2/3-4/5 длины семени |
| - | - | 37-40 | Занимает почти все семя |
| - | - | 40-55 | Достиг нормальной величины |

В большей степени эндосперм разрушался вокруг формирующегося зародышевого корешка и около концов семядолей. За этой зоной лизиса обычно лежат слои разрушенных и полуразрушенных бледно окрашенных клеток эндосперма. По направлению к периферии степень полноценности клеток увеличивается. Позже, когда зародыш занимает $2/3 - 4/5$ длины семени (сорт Багратион), зона лизиса появляется и со стороны халазы за счет нарушения клеточных структур наружных слоев эндосперма. В это время у черешни сорта Багратион в халазальной части у концов семядолей эндосперм остается в виде узкой полосы разрушенных и полуразрушенных клеток.

Таблица 6

Развитие эндосперма черешни в естественных условиях (1971 г.)

| Время после оплодотворения (дни) | Сорт Ранняя Рынка | Время после оплодотворения (дни) | Сорт Багратион |
|----------------------------------|--|----------------------------------|---|
| | Стадия развития | | Стадия развития |
| 5-10 | От 3 до 107 ядер | 4-10 | От 3 до 148 ядер |
| 11-14 | От 103 до 758 ядер (или в делящемся состоянии) | 11-13 | От 129 до 1115 ядер |
| 14-16 | Переход ядерного эндосперма в клеточный | 14-17 | Переход ядерного эндосперма в клеточный |
| 17-35 | Клеточный | 18-55 | Клеточный |
| 25-35 | Занимает $1/3$ длины семени | 18-32 | Занимает $1/3$ длины семени |
| 30-40 | Занимает $1/3-1/2$ длины семени | 30-34 | Около $1/2-2/3$ длины семени |
| | Начало формирования плотной части эндосперма вокруг зародышевого корешка и в области наружных сторон семядолей | 35-55 | Формирование плотной части эндосперма вокруг зародышевого корешка и в области наружных сторон семядолей |

Следует отметить, что наряду с деструктивными процессами, происходящими в эндоспермальной ткани, идет формирование запасной формы эндосперма. Эта ткань локализуется в виде колпачка вокруг зародышевого корешка и в виде широких полос, проходящих вдоль наружных поверхностей семядолей, сужаясь (до 2-3 рядов клеток) к боковым частям и концам семядолей (рис. 4, 5). Клетки этих участков эндосперма постепенно заполняются питательными веществами. У черешни сорта Ранняя Рынка к концу созревания плодов эта ткань остается мало выраженной и менее заполненной питательными веществами, чем в семенах черешни Багратион (рис. 4, 5). Нередко клетки эндосперма этой зоны у сорта Ранняя Рынка являются пустыми. Семяпочка черешни характеризуется хорошо развитым нуцеллусом (красинуцеллярный тип). Нуцеллус покрыт эпидермисом, в микропиллярном конце имеется нуцеллярный колпачок из 4-5 рядов клеток. К нуцеллусу примыкает интегумент. В халазальной части нуцеллуса формируется гипостаза, состоящая из нескольких рядов (до 15) мелких клеток, ярко окрашиваемых пиронином, и имеющая форму плоской чаши.

Нуцеллярные клетки паренхимного типа с тонкими стенками. В средней части нуцеллуса между зародышевым мешком и халазой (на ранних стадиях) клетки отличаются вытянутой формой (параллельно длиной оси семяпочки). Это характерно для многих растений [32].

По мере роста зародыша и эндосперма нуцеллярная ткань постепенно теряет способность воспринимать красители. Близлежащие к эндосперму ряды клеток теряют контуры и лизируют. Лизису подвергаются клеточные стенки и цитоплазма. Более продолжительное время сохраняют жизнеспособность нуцеллярный колпачок и эпидермис нуцеллуса. Почти до конца развития семени неразрушенными остаются 2-3

ряда клеток нуцеллуса, примыкающих к гипостазе. Ядра этих клеток с четким контуром и с ярко окрашенными ядрышками.

В зрелых полноценных семенах черешни (сорт Багратион) нуцеллус полностью разрушается. В семенах раносозревающего сорта Ранняя Рынка в процессе очень рано наступающего созревания околоплодников халазальная часть полуразрушенного нуцеллуса (приблизительно 1/4 - 1/5 длины семени) теряет тургор и сморщивается.

Сопоставляя характер развития тканей семени у изучаемых нами сортов черешни (табл. 7) с учетом установленных Б. Тьюки [43] стадий в развитии плода вишни и персика, к I стадии относим развитие семяпочки (сорт Багратион) с момента оплодотворения до дифференциации гипофизиса. После этого наступает 2-я стадия, которая заканчивается, когда зародыш близок к окончательным размерам. Границей между 2 и 3 стадиями, вероятно, может служить формирование запасной формы эндоспермальной ткани. На 3-й стадии в ней, как и в тканях зародыша (в семядолях) накапливаются питательные вещества, необходимые для сохранения жизнеспособности семян в период стратификации и для формирования проростка. Клетки семядолей и эндосперма заполнены включениями запасных веществ, особенно полисахаридов.

Сравнивая онтогенез семени 2-х сортов черешни, состоящий условно из 3-х стадий, видим (табл. 7), что в течение 1-й стадии молодые семена изучаемых сортов в общем не различаются. Существенные различия появляются на 2-й стадии: у черешни сорта Багратион происходит окончательное формирование семени, в то время, как у черешни сорта Ранняя Рынка эта стадия остается незавершенной: зародыш не достигает окончательных размеров, в клетках эндосперма не видно заметного накопления питательных веществ. Уже в начале 2-й стадии наблюдается вакуолизация клеток эндосперма и зародыша, которая в дальнейшем все более усиливается. Наиболее крупные вакуоли имеют клетки паренхимы семядолей зародыша. Интегумент к 32 дню после оплодотворения в большинстве случаев состоит из плоских клеток и становится очень тонким. В халазальной части семени интегумент и нуцеллус сморщиваются.

В результате изучения гистогенеза органов семени черешни определены продолжительность и границы 3-х стадий онтогенеза семени. Продолжительность I-ой стадии у обоих сортов одинаковая (22-23 дня с момента оплодотворения), не видно отличий и в морфологии семени; 2-я стадия у черешни Багратион продолжается 12-15 дней (с 25-28 по 40 день после оплодотворения). В течение этой стадии семя окончательно формируется. Затем наступает 3-я стадия - стадия накопления запасных питательных веществ. У черешни сорта Ранняя Рынка 2-я стадия остается незавершенной. Уже в начале 2-й стадии в семенах этого сорта наблюдаются указанные выше аномалии в развитии тканей зародыша и окружающих его эндосперма и нуцеллуса. Эти патологические изменения совпадают с очень интенсивным ростом и созреванием околоплодника. У черешни сорта Багратион увеличение объема околоплодника происходит более медленно и постепенно.

Цитозембриология персика (*Persica vulgaris* Mill.). В литературе имеются данные о морфологических особенностях цветка персика, о возможности оплодотворения при опылении цветков разного возраста [26, 27]. Имеются также сведения о развитии зародышевого мешка [40, 42]. Детальное исследование цитозембриологии персика, включающее вопросы опыления и оплодотворения, развитие эндосперма и зародыша, провела М.В. Ключерова [12, 13]. Цитозембриологические процессы у раносозревающих сортов персика мы изучали в связи с характерной для них неполноценностью семян. В завязи персика, образованной одним плодолистиком, закладывается две семяпочки, одна из которых развивается в семя.

Таблица 7

Характеристика стадий формирования семени у разных по срокам созревания сортов черешни

| Стадии, их продолжительность после оплодотворения (дни) | Органы семени | Сорт | |
|---|---------------|--|--|
| | | Багратион | Ранняя Рынка |
| 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1 стадия | | | |
| От 4-х до 24-27 (Багратион) | Зародыш | От 2-клеточного до начала органогенеза (закладка примордиев семядолей, формирование гипофизиса). | От 2-клеточного до начала органогенеза (закладка примордиев семядолей, формирование гипофизиса). |
| От 3-х до 25-27 (Ранняя Рынка) | Эндосперм | От первых ядер до клеточного. К концу первой стадии эндосперм клеточный, сформирован ценоцитный халазальный гаусторий. Активный рост. | От первых ядер до клеточного. К концу первой стадии эндосперм клеточный, сформирован ценоцитный халазальный гаусторий. Активный рост. |
| | Нуцеллус | Эпидермис нуцеллуса и колпачок хорошо выражены. Гипостаза (15 рядов клеток) ярко окрашивается. Нуцеллярные клетки, граничащие с зародышевым мешком и эндоспермальным гаусторием, слабо окрашиваются и подвержены лизису. | Эпидермис нуцеллуса и колпачок хорошо выражены. Гипостаза (15 рядов клеток) ярко окрашивается. Нуцеллярные клетки, граничащие с зародышевым мешком и эндоспермальным гаусторием, слабо окрашиваются и подвержены лизису. |
| 2 стадия | | | |
| От 25-27 до 40 (Багратион) | Зародыш | Завершение органогенеза, активный рост, гистогенез. Приближение к окончательным размерам. | Завершение органогенеза, гистогенез. Не достигает нормальных размеров. Образование крупных вакуолей в паренхимных клетках семядолей. |
| От 26-28 до 36 (Ранняя Рынка) | Эндосперм | Вокруг зародыша появляется и все более увеличивается зона лизиса. В районе зародышевого корешка и вдоль наружной поверхности семядолей формируется запасная форма эндосперма. | Значительная зона лизиса вокруг зародыша. Запасная форма выражена слабо. В клетках мало включений, хорошо просматриваются ядра. Нередко ядра – в состоянии митоза. Имеются двуядерные клетки. |
| | Нуцеллус | Нуцеллус в большей своей части окрашивается слабо. Вокруг зародышевого мешка увеличивается лизированная зона. К концу стадии в халазальной области остается 2-3 ряда нормально окрашенных клеток. | Нуцеллус слабо окрашивается. В халазальной зоне остатки разрушенных в разной степени лизированных клеток. |
| 3 стадия | | | |
| 40-55 (для черешни Багратион) | Зародыш | Полностью сформирован, занимает почти весь объем семени. В клетках семядолей откладываются запасные питательные вещества | Третья стадия отсутствует |
| | Эндосперм | Клетки эндосперма, локализованного вокруг зародышевого корешка и вдоль наружных поверхностей семядолей, заполнены питательными веществами | Третья стадия отсутствует |
| | Нуцеллус | Нуцеллус в виде тончайшей пленки | Третья стадия отсутствует |

К концу марта (табл. 8) семечка уже была дифференцирована на нуцеллус и интегументы. В первой половине апреля осуществлялось заложение женского

археспория, проходил мейоз и тетрадогенез. Тетрада макроспор расположена линейно, зародышевый мешок обычно развивается из нижней макроспоры, однако часто зародышевым мешкам дают начало и другие макроспоры (рис.6).

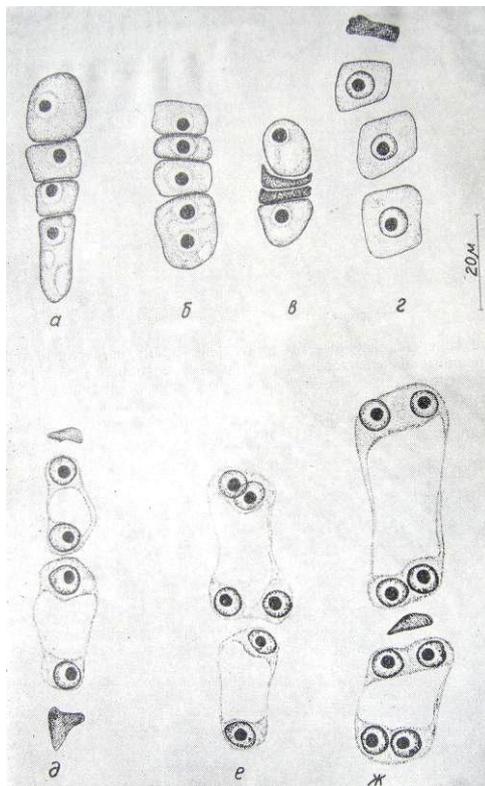


Рис. 6. Развитие зародышевого мешка персика: а) тетрада макроспор; б) двуядерный зародышевый мешок, развивающийся из халазальной макроспоры; в) развивающиеся микропилярная и халазальная макроспоры; г) дегенерирует микропилярная макроспора; д) два двуядерных зародышевых мешка, развивающиеся из средних макроспор; е) два зародышевых мешка, развивающиеся из двух нижних макроспор; ж) два четырехядерных зародышевых мешка.

Причем, у сортов персика Майский Цветок, Ранний Риверса, Кумберляндт могут развиваться одновременно 2-3 макроспоры, образующие дополнительные зародышевые мешки [10], чем и обусловлена ложная полиэмбриония у персика (развитие 2-3 зародышей в одном семени). Формирование зародышевого мешка было растянуто во времени (см. табл. 8), что, как уже говорилось, было связано с похолоданием в период бутонизации и цветения. При благоприятных температурных условиях зародышевый мешок персика перед раскрытием цветка окончательно сформирован и готов к оплодотворению. Для изучения процесса оплодотворения, развития эндосперма и зародыша проводили искусственное опыление пестиков кастрированных цветков смесью пыльцы этих же сортов. Прорастание пыльцы на рыльце и рост пыльцевых трубок в столбике происходили медленно, что приводило к растянутости процессов оплодотворения, эндоспермо- и эмбриогенеза (табл. 9, 10, 11).

Наши данные относительно роста пыльцевых трубок в столбике и процесса оплодотворения у персика отличаются от данных, полученных на других сортах М.В. Ключевой [12] в условиях Киева. Автор указывает, что пыльцевые трубки дорастают

до микропиле семяпочки через 10-12 часов после нанесения пыльцы на рыльце, а слияние половых элементов происходит через 20-24 часа.

Таблица 8

Развитие семяпочки и зародышевого мешка у сортов персика разных сроков созревания

| Этапы развития | Год | Сорт Майский Цветок | Сорт Ранний Риверса | Сорт Кумберляндт |
|---|------|------------------------|------------------------|---------------------|
| Закладка зачатка семяпочки | 1957 | 21/ I-01/ III | 24/ I-05/ II | 21/ I-03/ II |
| Начало образования интегументов | 1957 | 13/ III | 13/ III | 13/ III |
| Нуцеллус и интегументы сформированы | 1957 | 25/ III | 25/ III | 25/ III |
| Закладка женского археспория | 1957 | 04/ IV | 10/ IV | 10-13/ IV |
| | 1958 | 12/ IV | 14/ IV | 10-11/ IV |
| Редукционное деление, развитие тетрады макроспор | 1957 | 11/ IV | 25/ III-12/ IV | 11-16/ IV |
| Формирование материнской клетки зародышевого мешка | 1957 | 11-13/ IV | 25/ III-15/ IV | 11-16/ IV |
| Развитие 2-ядерного зародышевого мешка | 1957 | 11-18/ IV | 4-16/ IV | 11-19/ IV |
| | 1958 | 10-21/ IV | - | 10-11/ IV |
| 4-ядерный зародышевый мешок | 1957 | 11-18/ IV | 04-22/ IV | 11-24/ IV |
| | 1958 | 10-19/ IV | - | 11-13/ IV |
| 8-ядерный зародышевый мешок (не дифференцированный) | 1957 | 12-18/ IV | 11-17/ IV | 13-17/ IV |
| | 1958 | 11-18/ IV | - | 11-12/ IV |
| Зрелый зародышевый мешок | 1957 | 15-19/ IV | 11-24/ IV | 15-18/ IV |
| | 1958 | 12-30/ IV | - | 12-19/ IV |

Таблица 9

Рост пыльцевых трубок в пестике персика разных сортов (1957 г.)

| Проращение пыльцы | Время после опыления (часы) | | |
|--|-----------------------------|------------------------|------------------|
| | Сорт Майский Цветок | Сорт Ранний Риверса | Сорт Кумберляндт |
| Начало проращивания пыльцы на рыльце | 28-120 | 22-120 | 24-204 |
| Пыльцевые трубки в верхней части столбика | 28-48 | 48 | - |
| Пыльцевые трубки в верхней половине столбика | 48-120 | - | 96-144 |
| Пыльцевые трубки по всей длине столбика | 96-212 | 76-200 | - |

Таблица 10

Развитие эндосперма у персика разных сортов (1957 г.)

| Стадия развития эндосперма | Возраст после опыления (сутки) | | |
|---|--------------------------------|------------------------|------------------|
| | Сорт Майский Цветок | Сорт Ранний Риверса | Сорт Кумберляндт |
| Первичное ядро эндосперма | 4-13 | 7-10 | 6-13 |
| Первые ядра эндосперма | 13-18 | 7-22 | 9-20 |
| Эндоспермальные ядра, расположенные в пристенном слое цитоплазмы зародышевого мешка | 29 | 12-40 | 29 |
| Клеточный эндосперм | 77 | 44-52 | 36-60 |

Различие полученных данных, вероятно, связано с различными температурными условиями во время проведения опытов. В литературе имеются данные, близкие к нашим результатам [41], где указывается, что процесс оплодотворения у персика осуществляется на 14 день после искусственного опыления и через 10-16 дней после полного цветения при свободном опылении.

В наших опытах пониженные температуры воздуха в период опыления персика сказались на замедленном прорастании и росте пыльцевых трубок в столбике. Пыльцевые зерна длительное время лежали на поверхности рыльца и не прорастали. В течение длительного времени пыльцевые трубки незначительной длины мы обнаруживали в области рыльца и в верхней части столбика. В нижней части столбика встречали единичные пыльцевые трубки. У сортов персика, исследованных нами, вхождение дополнительных пыльцевых трубок в зародышевый мешок не отмечено. На излишнее содержание нескольких пыльцевых трубок в зародышевом мешке персика указывает М.В. Ключерова [12].

Таблица 11

Развитие зародыша персика разных сортов (1957 г.)

| Стадии развития зародыша | Возраст после опыления (сутки) | | |
|--|--------------------------------|------------------------|------------------|
| | Сорт Майский Цветок | Сорт Ранний Риверса | Сорт Кумберляндт |
| Зигота | 4-22 | 10-22 | 6-13 |
| 2-клеточный зародыш | 22 | 30 | - |
| Зародыш многоклеточный, шаровидный | 22-29 | 12-40 | 29-34 |
| Зародыш дифференцирован на корешок и семядоли. Почечка не сформирована | 44-73 | 67 | 57-63 |

Заторможенный рост пыльцевых трубок не мог не отразиться на процессах оплодотворения, развития эндосперма и зародыша. Так, слияние спермия с яйцеклеткой наблюдали у сорта Майский Цветок через 4-8 суток, у сорта Ранний Риверса через 10, а у сорта Кумберляндт на 11 сутки после опыления.

У персика Ранний Риверса оплодотворенные женские ядра наблюдали через 12 суток (рис. 7). У сорта Майский Цветок в одном из зародышевых мешков наблюдали зиготу и шесть ядер эндосперма через 13 суток после опыления. У этого же сорта мы наблюдали очень больших размеров зиготу и первичное ядро эндосперма в зародышевом мешке в возрасте 25 суток после опыления. Развитие зародыша и эндосперма происходило также довольно медленно. Образование первых ядер эндосперма (см. табл. 10, 11) наблюдали у персика Майский Цветок через 13-18 суток после опыления, а у сортов Ранний Риверса и Кумберляндт через 7-22 и 9-20 суток, соответственно. Медленно проходили и последующие стадии развития эндосперма и зародыша (см. табл. 11). Сравнивая цитоэмбриологические картины, наблюдаемые у раносозревающих сортов персика (Майский Цветок и Ранний Риверса), с теми, которые характерны для сорта среднего срока созревания (Кумберляндт), начиная с формирования зародышевого мешка и кончая процессами оплодотворения, развития зародыша и эндосперма, различий в этих процессах не обнаружили. Различия появились в дальнейшем развитии семени и плода.

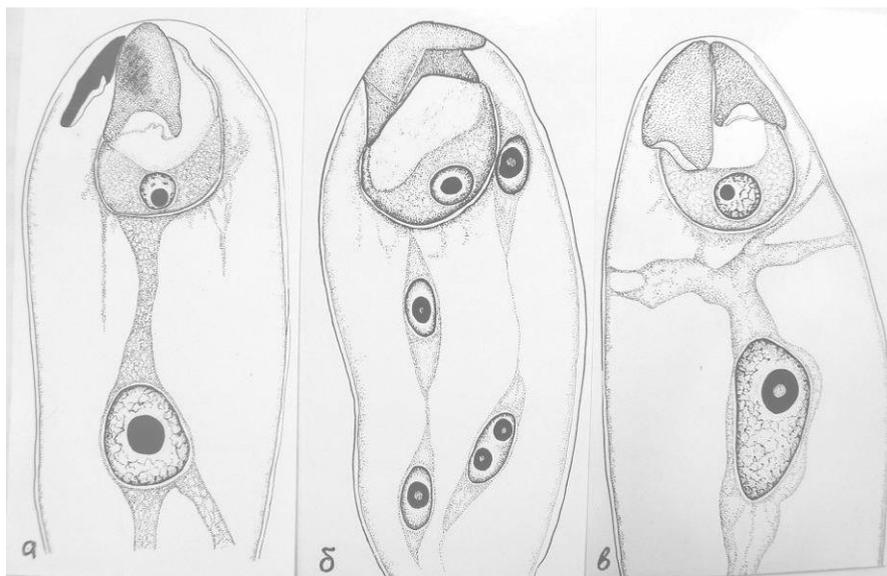


Рис. 7. Зародышевые мешки персика после оплодотворения: а) зигота и первичное ядро эндосперма через 12 суток после опыления (сорт Ранний Риверса); б) зигота и 6 ядер эндосперма через 13 суток после опыления (сорт Майский Цветок); в) зигота и первичное ядро эндосперма через 25 суток после опыления (сорт Майский Цветок).

Так, у сорта Кумберляндт к моменту созревания плодов зародыш заполнял весь объем семени. У персика сорта Ранний Риверса зародыши были недоразвитыми, особенно в плодах с треснувшим эндокарпием, а у сорта Майский Цветок в зрелых плодах, как уже отмечалось, зародыш занимал 3-ю или 5-ю часть семени и меньше. В семенах оставались недоиспользованными эндосперм и нуцеллус. Эндосперм часто был разделен на части, соединенные между собой тонкими тяжами. Наблюдали случаи, когда эндосперм состоял из отдельных, полностью изолированных частей. Вполне возможно, что такое состояние эндосперма нарушало транспорт питательных веществ к зародышу, который прекращал дальнейшее развитие.

Кроме указанных здесь сортов изучали также сорта Победитель, Гринсборо и др. Цитоэмбриологические данные, полученные для этих сортов, не отличаются от описанных выше. Конечные этапы формирования зародыша и семени у этих двух сортов в целом аналогичны сорту Ранний Риверса.

Итак, сравнение цитоэмбриологических процессов раносозревающих сортов черешни и персика с сортами средних сроков созревания показало их большое сходство. Различия наблюдали в основном на поздних этапах развития зародышей и в использовании эндосперма. У раносозревающих сортов черешни в семенах полностью созревших плодов зародыши не достигали нормальных размеров, в то время как у сорта Бютнера Красная (сорт среднего срока созревания) семена даже незрелых плодов содержали зародыши, заполнявшие почти весь объем семени.

Зародыши персика сорта Ранний Риверса в семенах зрелых плодов были нормально дифференцированными и часто достигали значительных размеров, но они не занимали всего объема семени, что характерно для зародышей персика сорта Кумберляндт, созревающего позже. У наиболее раннего сорта Майский Цветок, напротив, зародыши имели незначительные размеры. Что касается окружающих зародыш тканей (эндосперм и нуцеллус), то они в семенах раносозревающих сортов указанных растений оставались недоиспользованными зародышем. Особенно это

характерно для раносозревающих сортов. Эти ткани в халазальном конце семени вместе с кожурой сморщиваются и зародыш, оказавшись изолированным от поступления питательных веществ из тканей материнского растения, погибает.

Б. Тьюки [42 - 44] считает, что гибель зародышей у раносозревающих сортов связана с нарушением физиологической корреляции между семенем и ускоренно созревающим перикарпием, что создает ненормальные условия питания семени. В связи с этим вопросом интересны следующие факты. Нами в крону взрослого растения черешни среднего срока созревания был заокулирован ряд раносозревающих форм с неполноценными семенами. У развившихся и вступивших в пору плодоношения прививок созревание плодов наступало на несколько дней позже, чем у сеянцев, которым принадлежали черенки, использованные для окулировки. Семена прививок содержали более крупные зародыши по сравнению с семенами исходных сеянцев.

М.Т. Оратовский [20] искусственно замедлял созревание перикарпия путем регулирования поступления пластических веществ, идущих на формирование плодов и семян. Обрывая листьев на цветущих ветвях сразу после оплодотворения и оставляя в розетке 1-2 центральных наиболее молодых листочков, он получил у ряда сортов формирование нормально развитых семян. Однако эти данные в опытах И.М. Рядновой и Г.В. Еремина [28] не подтвердились. Всхожие семена не были получены.

Заслуживает внимания и тот факт, что в отдельные годы даже у самых ранних в условиях Крыма сортов черешни (Ранняя Рынка) и персика (Майский Цветок) зародыши бывают значительно крупнее, чем обычно.

Выводы

Таким образом, недоразвитие семян вызывается у раносозревающих сортов нарушением физиологической корреляции между семенами и перикарпием, однако причины этого нарушения, по-видимому, лежат не в самом плоде, а в вегетативных органах растения, и усиление питания способствует развитию семян с более крупными зародышами. Возможно также, что на формирование семян существенное влияние оказывают погодные условия.

Список литературы

1. Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы.- Л.: Колос, 1974. – 122 с.
2. Банникова В.П. Цитозембриология межвидовой несовместимости у растений. Киев: Наукова думка, 1975. – 185 с.
3. Волошина А.А. Результаты 30-летних фенонаблюдений над сортами черешни в южной зоне Крыма // Бюл. Никит. ботан. сада – 1971 . - Вып. 2(16) – С. 42-46.
4. Герасимова-Навашина Е.Н. Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных // Труды БИН. – 1962. – Сер. VII. – Вып.2. – С. 294-351.
5. Герасимова-Навашина Е.Н. Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение: Автореф. дис....д-ра. биол. наук. - Л., 1955. – 32 с.
6. Герасимова-Навашина Е.Н. Цитологические данные о стимуле к развитию клеток зародышевого мешка // Труды БИН. – 1962. – Сер. VII. – Вып. 5. – С. 235-249.
7. Герасимова-Навашина Е.Н. Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые теоретические аспекты // Проблемы эмбриологии. - Киев: Наукова думка, 1971. – С. 113-152.
8. Здруйковская А.И. Воспитание зародышей семян ранних сортов черешни // Агробиология. – 1951. - № 1. – С.177-179.
9. Здруйковская-Рихтер А.И. Получение сеянцев из семян раносозревающих

сортов черешни и персика путем их «стратификации» в стерильных условиях // Труды Никит. ботан. сада. – 1959. – Т. 9. – С.269-286.

10. Здруйковская-Рихтер А.И. Явление полиэмбрионии у персика // Труды Никит. ботан. сада. – 1970. – Т. 16. – С.173-177.

11. Капинос Г.Е. Эмбриологическое исследование американской песчаной вишни (*Cerasus bessey* Ball.) в связи с отдаленной гибридизацией // Тр. Ин-та ботаники Азерб. ССР. – 1948. – Т. 14. – С.87.

12. Ключерова М.В. Некоторые цитологические данные о процессе оплодотворения у персика // Агробиология. – 1954. - № 3-4 – С. 102-108.

13. Ключерова М.В. Цитоэмбриологическое изучение персика (*Persica vulgaris* Mill.) // Труды Ин-та генетики АН СССР – 1954а. - № 21 – С. 150-178.

14. Кобель Ф. Плодоводство на физиологической основе. - М.: Сельхозиздат, 1957. – С. 132-133.

15. Крылова В.В. Изучение биологии гамето- и эмбриогенеза яблони // Биология оплодотворения и гетерозис культурных растений. - Кишинев, 1966. – Т.4. – С. 150-183.

16. Мейер К.И. Женский гаметофит и развитие семени у яблони // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1959. – Т. 64(3). – С. 47-61.

17. Модилевский Я.С. Современное состояние вопроса об эндосперме у покрытосеменных растений в связи с формированием зародыша, семени и плода // Изв. АН СССР, Сер. биол. – 1950. - № 2. – С. 23.

18. Модилевский Я.С. Цитоэмбриология высших растений. - Киев: Изд-во АН УССР, 1963. – 183 с.

19. Навашин М.С. Методика цитологического исследования для селекционных целей. - М., 1934. – 48 с.

20. Оратовский М.Т. Преодоление несовместности семян ранозревающих сортов черешни // Агробиология. - 1953. - № 2 – С. 109-113.

21. Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964. – 301 с.

22. Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. – С. 51-348.

23. Поддубная-Арнольди В.А., Дианова В.Н. Характер размножения некоторых каучуконосных и некаучуконосных видов рода *Taгaxacum* // Ботан. журн. – 1937. – Вып. 2, № 3. – С. 67-295.

24. Романов И.Д. Движение ядер при развитии зародышевого мешка // Ботан. журн. – 1970. – Т. 55, № 11. – С. 1563-1569.

25. Романов И.Д. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии. - Киев: Наукова думка, 1971. – С. 72-118.

26. Рябов И.Н. Биология цветения персиков // Вісник плодоводства, виноградарства та огородництва. – 1926. - № 89. – С. 362-368.

27. Рябов И.Н. Межвидовая гибридизация косточковых плодовых культур // Отдаленная гибридизация косточковых плодовых культур. - Ялта, 1978. – С.7-69.

28. Ряднова И.М., Еремин Г.В. Формирование раннеспелости у сеянцев косточковых культур в условиях Западного Предкавказья // Растениеводство. Краснодар, 1966. – С. 29-39.

29. Савченко М.Н. Морфология семян покрытосеменных растений. - Л.: Наука, 1973. – 110 с.

30. Спицин Н.П. Изучение эмбриогенеза вишни, черешни и вишне-черешневых гибридов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Воронеж, 1967 – 20 с.

31. Устинова Е.Н. Эмбриология покрытосеменных растений с основами цитологии. - М.: Изд-во МГУ, 1965. – 190 с.
32. Цингер Н.В. Семя, его развитие и физиологические свойства. - М.: Изд-во АН СССР, 1958. – 285 с.
33. Чеботарь А.А. Эмбриология кукурузы. - Кишинев:Штиинца, 1972 – 384 с.
34. Яковлев М.С. Эмбриогенез и его значение для развития растений // Комаровские чтения. – 1961. – Вып. 13. – 40 с.
35. Яковлев М.С. Ценоцитные структуры // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.-Л.: Наука, 1965. – С. 131-140.
36. Яковлев М.С. Основные задачи в области изучения эмбриогенеза. - Киев: Наукова думка, 1971. – С. 152-170.
37. Яковлев М.С. Основные типы эмбрионального развития высших растений // Эмбриология покрытосеменных растений. - Кишинев: Штиинца, 1973. – С. 16-24.
38. Davidson O. W. The germination of “Non-viable” peach // Proc. Amer. Hort. Sci. – 1933. – Vol. 30. – P. 129-132.
39. Davidson O. W. Growing Trees from “non-viable” peach seeds // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1934. – Vol. 32. – P. 308-312.
40. Harrold T. Comparative study of the developing and aborting fruits of *Prunus persica* // Bot. Gaz. – 1935. – Vol. 96, N 3 – P. 505-520.
41. Rogland C. H. The development of the peach fruit, with special reference to split-pit and gumming // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1934. – Vol. 31, N 1 – P. 1-21.
42. Tukey H. B. Embryo abortion in early-ripening varieties of *Prunus avium* // Bot. Gaz. – 1933. – Vol. 94. – P. 433-468.
43. Tukey H.B. Development of cherry and peach fruits as affected by destruction of the embryo // Bot. Gaz. – 1936. – Vol. 98, N 1 – P. 1-24.
44. Tukey H. B. Growth of the embryo, seed and pericarp of the sour cherry (*Prunus cerasus*) in relation to season of fruit ripening // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1934. – Vol. 31. – P. 125.
45. Tukey H.B., Lee F.A. Embryo abortion in the peach in relation to chemical composition and season of fruit ripening // Bot. Gaz. – 1937. – Vol. 98, N 3 – P. 586-597.

To the cytoembryology of early ripening kinds of cherry and peach

Zdrjovskaya-Rihter A.I.

The results of comparative study of embryo and endosperm development in cherry and early ripening kinds with the middle ripening kinds are given. It's shown that differences take place on the late stages of embryogenesis and during the endosperm utilization. Seeds underdevelopment in early ripening kinds is conditioned by disturbance of nutrition and correlation between seeds and pericarp.

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ

С.В. ШЕВЧЕНКО, доктор биологических наук

Репродуктивная биология растений является особой научной проблемой, включающей всестороннее исследование процесса репродукции и взаимосвязанных с ним этапов онтогенеза: органогенез цветка, цветение, опыление, оплодотворение, эмбриогенез, созревание семян, диссеминация и т.д. А поскольку одним из важнейших критериев результативности интродукции растений является их способность к естественному возобновлению в новых условиях произрастания, знание вышеуказанных процессов применительно к каждому интродуцированному виду представляется чрезвычайно важным.

Успешное изучение репродуктивного процесса у цветковых растений и обобщение имеющихся в литературе данных [6, 7, 11, 14, 28, 31 и др.] показало, что сведения об эмбриологии и антокологии могут быть широко использованы в разных областях биологической науки (генетика и селекция, систематика и филогения, охрана растительного мира).

Несмотря на то, что эмбриологические признаки довольно консервативны и отдельные из них могут быть присущи крупным таксонам, сравнительные исследования вскрывают специфические особенности различных таксономических единиц, а черты сходства или различия в эмбриологических признаках могут послужить для установления систематических и филогенетических взаимоотношений.

В данной работе проведены результаты сравнительного изучения процессов формирования генеративных структур, цветения, опыления и семяобразования у некоторых интродуцируемых на юг Украины цветковых растений.

Объекты и методы исследований

В качестве объектов послужили *Davidia involucrata* Baill. (сем. *Davidiaceae*), *Camptotheca acuminata* Decne (сем. *Nyssaceae*), *Zizyphus jujuba* Mill. (сем. *Rhamnaceae*), *Olea europaea* L. (сем. *Oleaceae*) и *Asimina triloba* L. (сем. *Annonaceae*).

Наблюдения по биологии цветения осуществляли по методике А.Н. Пономарева [10], при изучении экологии опыления использовали методические рекомендации В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина [3]. Цитоэмбриологические исследования осуществлялись на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятым методикам [8, 9]. Препараты окрашивали метиловым зеленым и пиронином с подкраской алциановым синим [24, 25] и гематоксилином по Гейдегайну [9]. Препараты анализировали под микроскопом JENAMED-2 фирмы Цейсс. Рисунки выполняли при помощи рисовальных аппаратов РА-4 и РА-6.

Результаты и обсуждение

Богатейшая коллекция древесных растений Никитского ботанического сада позволяет проводить разноплановые сравнительные исследования, в том числе по биологии цветения, плодоношения и репродукции в целом. Так, в арборетуме имеются высокодекоративные древесные растения - *Davidia involucrata* Baill. (сем. *Davidiaceae*) и *Camptotheca acuminata* Decne (сем. *Nyssaceae*). Семейство *Davidiaceae* включает один монотипный род *Davidia*. В естественном виде *Davidia* произрастает в горах Китая, где она и была обнаружена французским натуралистом Давидом. Никитским садом в 1934 году были получены семена из Англии, в 1935 году сеянец был высажен в парк.

Родиной *Camptotheca acuminata* являются влажные горные леса западного Китая, семена в Никитский сад поступили в 1992 году, сеянец на постоянную экспозицию был высажен в 1999 году.

О систематической принадлежности этих видов в литературе в течение ряда лет ведется дискуссия. Ряд исследователей [1, 29, 34] включали род *Davidia* в семейство *Nyssaceae* порядка *Cornales*, другие [30, 32] – относят этот род к семейству *Cornaceae*. По мнению Horne [33], по ряду признаков род *Davidia* близок к семейству *Alangiaceae*. Относительно систематической принадлежности рода *Camptotheca* в литературе также нет единого мнения. Так, если R. Eyde [32] и Cronquist [30] относят этот род (равно, как и род *Davidia*) к семейству *Cornaceae*, то А.Л. Тахтаджян [12] выделяет самостоятельное семейство *Nyssaceae* порядка *Cornales*, включая в это семейство два рода: род *Nyssa* и род *Camptotheca*.

Наши наблюдения позволили установить наличие у *Davidia involucrata* и *Camptotheca acuminata* черт как сходства, так и различия. Обе эти древесные породы – листопадные, из переходной зоны широколиственных умеренных лесов к субтропической и тропической областям, корни их происхождения – тропические. Это определяет их потребность в повышенной влажности почв и воздуха. Несмотря на близкий ареал и сходные орографические условия произрастания, изучаемые виды растений значительно различаются по темпам развития и строению репродуктивной сферы. И хотя по дате начала ростовых процессов они могут быть отнесены к одной фенологической группе (средневесенней), цветение у них отмечено в разные сроки: *Davidia involucrata* цветет в мае и относится к поздневесенней фенологической группе, *Camptotheca acuminata* цветет в июне-июле (среднелетняя фенологическая группа) [2].

По строению репродуктивной сферы эти виды различаются значительно. Генеративные побеги *Davidia* слабо специализированные, верхушечные, а у *Camptotheca* – неспециализированные пазушные или терминальные головчатые. Соцветие *Davidia* в виде шаровидной головки состоит из множества голых мужских цветков и одного обоеполого цветка. В мужском цветке обычно 5-6 тычинок с красными пыльниками, обоеполый цветок представлен коническим столбиком со звездчато расходящимся рыльцем и короткими, почти сидячими тычинками. У основания соцветия имеется обертка из двух, иногда трех брактеей, которые ко времени цветения становятся снежно-белыми, очень яркими на фоне зеленых листьев, что придает растению особую прелесть и декоративность (рис.1).

У *Camptotheca* структура генеративного побега неоднородна: они бывают простые и сложно разветвленные. Многочисленные мужские цветки собраны в шаровидные соцветия, имеют мясистый подушкообразный нектарный диск, некоторые цветки содержат шиловидный рудимент гинецея. Обоеполые цветки также собраны в шаровидные соцветия и являются, по сути, функционально женскими, поскольку тычинки их недоразвиты, и пыльца в них, в основном, дефективная. Мужские цветки без брактеей, женские имеют мелкие черепитчатые, почти незаметные брактеей (рис. 2).

И *Camptotheca* и *Davidia* – анемофильные растения, пыльца их мелкая, легкая, сыпучая, с тонкой гладкой экзиной.

Сравнительный анализ эмбриологических признаков указанных видов также позволил установить их сходство и различия. Так, стенка микроспорангия у *Davidia involucrata* развивается центробежно, и тапетум является производным первичного париетального слоя, в то время как у *Camptotheca acuminata* стенка микроспорангия развивается центростремительно, и тапетум является производным вторичного париетального слоя. *Davidia* отличается от *Camptotheca* также меньшим числом слоев в сформированной стенке микроспорангия (5-7 против 6-9), нерегулярно-двуслойным



Рис. 1. Соцветия *Davidia involucrata* с обоеполым цветком (1) и множеством голых мужских цветков (2).



Рис. 2. Соцветия *Camptotheca acuminata* с мужскими и женскими цветками.

тапетумом (в отличие от однослойного у *Camptotheca*), 3-слойной стенкой зрелого пыльника (эпидермис, эндотеций и средний слой) в отличие от 2-слойного у *Camptotheca* (эпидермис и эндотеций) (рис. 3). При наличии ряда общих черт в

развитии женских генеративных структур (унитегмальный семязачаток, наличие интегументального тапетума) имеются также и черты различий: так у *Davidia* семязачаток красинуцеллятный (против tenuинуцеллятного у *Camptotheca*), и в зародышевом мешке формируется довольно долго сохраняющийся антиподальный комплекс (рис. 4), которого мы не наблюдали у *Camptotheca* (рис. 5).

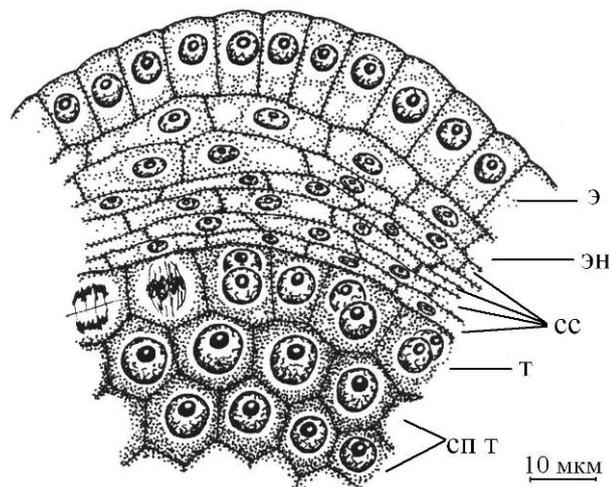


Рис. 3. Сформированная стенка микроспорангия *Camptotheca acuminata* (э – эпидермис, эн - эндотеций, сс – средние слои, т – тапетум, сп т – спорогенная ткань).

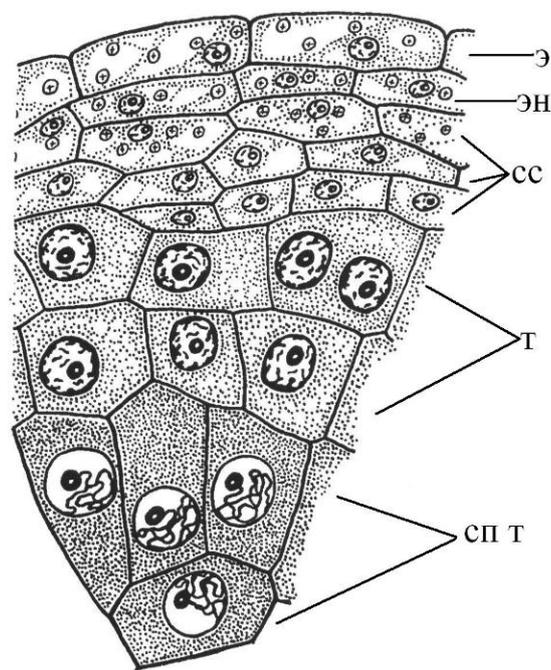


Рис. 4. Сформированная стенка *Davidia involucreta*.

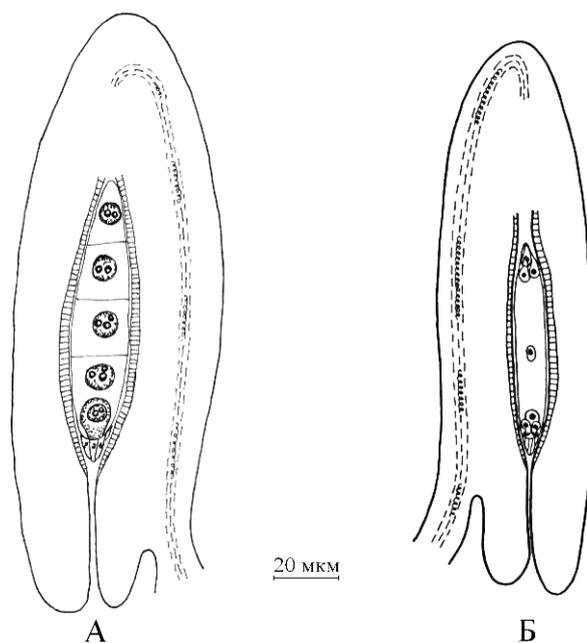


Рис. 5. Схема строения семязачатков *Camptotheca acuminata* (А) и *Davidia involucrata* (Б).

Плод у *Davidia* многокостянка с семенами в очень твердых косточках, плод *Camptotheca* – сплюснутая 3-гранная, крылатковидная семянка.

Таким образом, строение репродуктивной сферы (соцветий, цветков, плодов), особенности цветения и эмбриологии *Davidia involucrata* и *Camptotheca acuminata* подтверждают обоснованность их систематической принадлежности к различным семействам порядка *Cornales*.

Известно также, что эмбриологические и антэкологические исследования чрезвычайно важны при проведении генетико-селекционных работ, поскольку они углубляют и уточняют сведения по биологии цветения, опыления и оплодотворения, а знание процессов формирования элементов системы репродукции позволяет вникнуть в суть репродуктивного процесса, чтобы научиться управлять отдельными его этапами. Особенно это касается интродуцированных растений, так как репродуктивный цикл в новых условиях может в определенной степени меняться.

В результате многолетней интродукционной и селекционной работы, которая ведется специалистами Никитского ботанического сада, созданы богатые коллекции ценных субтропических плодовых культур – *Zizyphus jujuba* Mill., *Olea europaea* L., *Asimina triloba* L. Интродуцированные из Китая сорта *Zizyphus jujuba* обладают, с одной стороны, рядом ценных хозяйственных признаков, но с другой – имеют и недостатки. Одни из них крупноплодны, но малоурожайны, другие – высокоурожайны, но с мелкими плодами и т.д.. С целью создания отечественных сортов с комплексом положительных свойств в Саду ведется большая селекционная работа, которая, однако, осложнена некоторыми особенностями этого растения. У *Zizyphus jujuba* имеет место особый механизм цветения и опыления, выражающийся в наличии двух типов обоеполых цветков и одновременности их функционирования. Цветки первого типа раскрываются утром и функционируют как мужские, а к вечеру – как женские; цветки второго типа раскрываются вечером и тоже сначала (т.е. вечером) функционируют как мужские, а затем утром – как женские. Это обусловлено морфобиологическими особенностями пестика и тычинок, которые способствуют гейтоно- и ксеногамии и

исключают автогамию. В только что раскрытом цветке пестик недоразвит, лопасти его не раскрыты, зародышевый мешок не дифференцирован, тычинки загнуты вовнутрь к пестику. Затем тычинки отгибаются, а пестик растёт, его лопасти раскрываются, но собственная пыльца не может попасть на рыльце пестика (рис.6). Иными словами, у *Zizyphus jujuba* наблюдается как временное, так и пространственное разъединение мест высвобождения пыльцы и мест ее восприятия, что, по определению Webb'a и Lloyd'a [39], соответствует дихогамии и геркогамии. Поскольку интервал между половыми функциями цветка составляет всего 13-17 часов, при проведении гибридизации нужно быть особенно внимательным и ориентироваться на состояние пестика, тычинок и нектарного диска [23, 36, 38].

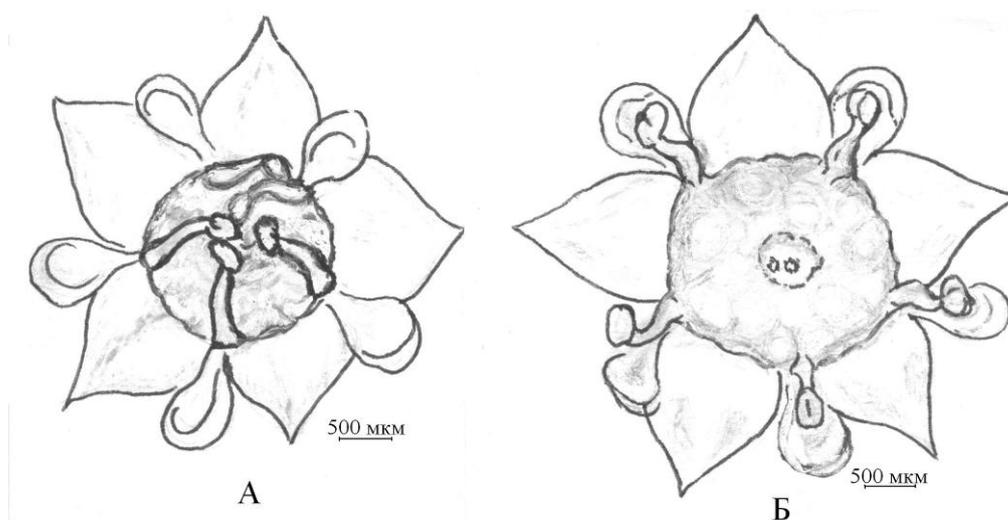


Рис. 6. Цветок *Zizyphus jujuba*: только что раскрывшийся (А) и в конце цветения (Б).

Olea europaea L. с давних времен успешно культивируется в Крыму, куда она попала, видимо, из Греции или Малой Азии. До настоящего времени в Никитском ботаническом саду сохранилось 10-метровое дерево *Olea europaea* в возрасте около 700 лет. Старинные рощи, в которых насчитывается от 50 до 500 растений, со следами высокой культуры земледелия (террасированные склоны, системы ливневодоов и сооружений для орошения) встречаются по всему побережью от Фороса до Алушты [26]. С древних времен *Olea europaea* привлекает внимание людей благодаря качеству плодов, обладающих диетическими свойствами и представляющих пищевую ценность, а также как высокодекоративное растение. Сравнительный анализ процессов формирования пыльника и семязачатка и сопоставление наших наблюдений со сведениями А. Мессери [35] показали, что в условиях интродукции на Южном берегу Крыма все процессы формирования генеративных структур, оплодотворение и эмбриогенез отстают во времени от таковых в естественных условиях произрастания (рис. 7). Кроме того, в новых условиях значительно сильнее выражено явление протерандрии, что необходимо учитывать как при проведении гибридизации, так и при закладке промышленных насаждений, когда для повышения урожайности следует размещать рядом сорта с разными сроками цветения.

Asimina triloba L. – эндем Флориды, в Европу интродуцирована в 1736 году, в Никитском ботаническом саду впервые на постоянную экспозицию в парк сеянцы были высажены в 1922 году. Растения активно росли, цвели, давали семена и естественно размножались.

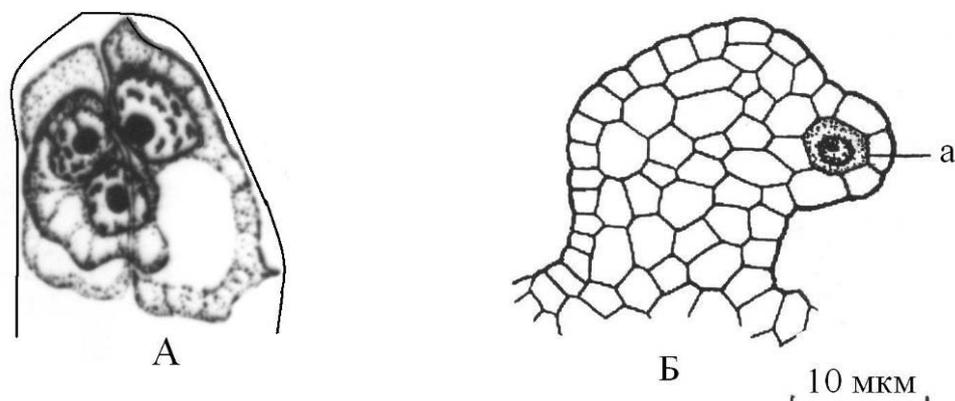
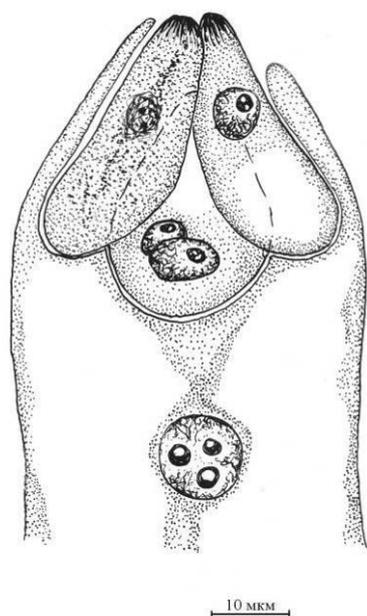
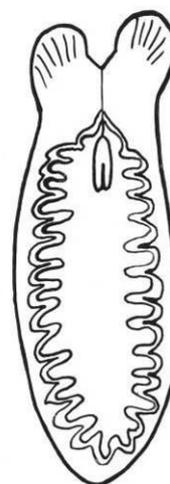


Рис. 7. Состояние женской генеративной сферы *Olea europaea* в конце мая: А) яйцевой аппарат дифференцированного зародышевого мешка, Италия (рис. Messeri, 1950); Б) археспориальная клетка в субэпидермальном слое семязачатка, Крым.

К сожалению, эти экземпляры в 1994 году погибли, однако в 1996 году *Asimina triloba* снова была завезена из США и в настоящее время имеется в коллекции Никитского ботанического сада [15]. Предварительные наблюдения свидетельствуют о том, что эта перспективная субтропическая плодовая культура, имеющая ароматные вкусные плоды, при надлежащей агротехнике может расти, цвести и плодоносить не только на Южном берегу Крыма, но и в условиях юга Украины (Херсонская область) [4, 15]. В условиях Южного берега Крыма *Asimina triloba* цветет в конце мая при среднесуточной температуре воздуха +15-+18°C. Цветки ее крупные, до 5 см в диаметре, красно-коричневые, с неприятным запахом, который, однако, привлекает мух и жуков, что способствует гейтоно-и ксеногамии. Развитие мужских и женских генеративных структур протекает без особых отклонений, в результате чего формируется достаточное количество гамет, происходит двойное оплодотворение (рис. 8), и образуются семена с нормально развитым зародышем. Зрелый зародыш *Asimina* прямой, дифференцированный на семядоли, бесхлорофилльный, очень маленький по сравнению с эндоспермом – занимает примерно 1/16 семени. Зрелые семена имеют ариллусы и руминированный эндосперм, руминация которого происходит в результате неодинакового роста в разных участках семенной кожуры и самого эндосперма (рис. 9).

Учитывая, что естественное семенное размножение в новых условиях выращивания является одним из основных показателей успешности интродукции, следует отметить неравноценную степень адаптированности обсуждаемых видов растений к новым условиям выращивания. Как было указано выше, *Davidia involucreta* и *Camptotheca acuminata* – высокодекоративные виды растений, представляющие интерес для использования в зеленом строительстве, что предполагает знание способов их размножения. По нашим наблюдениям, оба вида образуют нормально выполненные семена с дифференцированным зародышем.

Однако следует отметить, что семена *Davidia* в парке не дают естественного потомства, в лабораторных условиях нам тоже не удалось их прорастить, в то время как из семян местной репродукции *Camptotheca* уже получены растения, несмотря на то, что растение *Davidia* произрастает в Саду 70 лет, а *Camptotheca* – всего 5 лет.

Рис. 8. Сингамия у *Asimina triloba*.Рис. 9. Схема зрелого семени *Asimina triloba*.

Эти данные свидетельствуют о разной степени успешности их интродукции на юг Украины. Что касается *Zizyphus jujuba*, *Olea europaea* и *Asimina triloba*, то все три вида достаточно хорошо адаптировались к новым условиям произрастания и формируют жизнеспособные семена, которые прорастают в соответствии с биологическими особенностями вида: у *Asimina triloba* и *Zizyphus jujuba* весной следующего года, а у *Olea europaea* – на второй или третий год. Для повышения эффективности селекции и ускорения селекционного процесса *Olea europaea* и *Zizyphus jujuba* нами разработаны способы ускоренного и более эффективного получения гибридного материала (опыление с учетом состояния женской сферы *Zizyphus jujuba*, использование метода культуры *in vitro* зародышей для обеих культур и др.) [23, 27, 37]. Все это дает возможность использовать их высокий потенциал и создавать новые перспективные сорта этих ценных субтропических плодовых культур. Необходимо, однако, обратить внимание на то, что многие процессы в репродуктивном цикле зависят и от погодных условий. Для успешного опыления энтомофильных *Zizyphus jujuba* и *Asimina triloba* необходимы солнечные дни, наличие опылителей, а для анемофильных *Davidia involucrata* и *Camptotheca acuminata* желательны солнечные теплые дни с ветром. Поскольку *Olea europaea* свойственен переходный тип переноса пыльцы (в начале цветения – энтомофилия, в конце – анемофилия), то погодные условия для нее особенно важны. На рост, развитие, формирование генеративных побегов у *Camptotheca acuminata* значительное влияние оказывает температура в ранний весенний период: мороз в $-5,5^{\circ}\text{C}$ 3 апреля 2004 года повредил генеративные почки, и она не цвела практически совсем (единичные цветки были отмечены на верхушке дерева).

Приведенные примеры только в незначительной степени иллюстрируют значение знаний репродуктивной биологии цветковых растений при решении вопросов интродукции и общебиологических вопросов, поскольку процессы репродукции в значительной степени определяют регулярное возобновление растительного покрова и восстановление нарушенного все возрастающим антропогенным давлением многообразия растительного мира. Следует заметить, что в литературе ведется дискуссия относительно того, что понимать под репродуктивной биологией. По

мнению Р.Е. Левиной [7], репродуктивная биология растений развилась как бы из «биологии размножения», которая изучалась на организменном уровне и учитывала морфофизиологические особенности особи, репродуктивная биология же выходит на уровень вида и отражает также зависимость от экологических условий. Э.С. Терехин, [13] на основании собственных многолетних исследований и литературных сведений [10,14 и др.], значительно развил предложенную Р.Е. Левиной формулировку и предложил свое понимание репродуктивной биологии, как проблемы, предметом которой является изучение конкретных особенностей процессов репродукции в различных таксонах и экологически дифференцированных группах растений на всех уровнях организации (клетка, орган, организм, вид, популяция), включая исследования механизмов опыления, генетический контроль развития цветка и его структур. Основываясь на результатах наших многолетних наблюдений процессов цветения, опыления, оплодотворения и семяобразования ряда цветковых растений, особенностей формирования их репродуктивных структур и в целом системы воспроизведения [5, 16, 17, 20 - 23], а также принимая во внимание чрезвычайно высокую специализацию генеративных тканей при глубокой интеграции процессов семенного размножения, мы полагаем, что данная трактовка понятия репродуктивной биологии более обоснованна.

Выводы

1. Результаты проведенных сравнительных исследований *Davidia involucrata* и *Camptotheca acuminata* позволяют заключить, что, несмотря на общность происхождения и мест естественного произрастания, они обладают разными способностями адаптации к субаридным условиям Южного берега Крыма, и только *Camptotheca acuminata* можно рекомендовать для семенного размножения здесь в целях использования в озеленении.

2. Данные об особенностях формирования генеративных структур, цветении, опылении, оплодотворении и семяобразовании у *Zizyphus jujuba*, *Olea europaea* и *Asimina triloba* в условиях интродукции на юге Украины свидетельствуют об их высоких адаптивных возможностях, несмотря на разные естественные ареалы (*Zizyphus jujuba* – Китай, *Olea europaea* – Средиземноморье, *Asimina triloba* – Флорида). Однако специфические черты репродуктивной биологии каждого из данных видов следует учитывать как при их селекции, так и при размещении промышленных посадок.

Список литературы

1. Анисимова А.И. Итоги интродукции древесных растений в Никитском ботаническом саду за 30 лет (1926-1956 гг.) / Под ред. Рубцова Н.И. и Кормилицына А.М. - Ялта, 1957. – 239 с.

2. Галушко Р.В., Шевченко С.В. Морфобиологические особенности *Davidia involucrata* Baill. var. *vilmoriniana* (Dode) Wagner и *Camptotheca acuminata* Decne // Интродукція рослин. - 2003. - №1-2. – С.78-83.

3. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические принципы организации репродуктивной структуры. - Ялта, 1986. – 38 с.

4. Дерев'янку В.Н., Дерев'янку Н.В., Хохлов С.Ю. Перспективи культури *Asimina triloba* L. (Dun.) в умовах нижнього Придніпров'я // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". - 2002.- С.156-158.

5. Камелина О.П., Шевченко С.В. К эмбриологии *Davidia involucrata* Baill. // Ботан. журн. - 1988. - Т.73, №2. - С. 203-213.

6. Кордюм Е.Л. Эволюционная цитозембриология покрытосеменных растений / Киев: Наукова думка, 1978. – 219с.
7. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. – Москва: Наука, 1981.- 96 с.
8. Наумов Н.А., Козлов В.Е. Основы ботанической микротехники / М.: Сельхозгиз, 1954. – 165с.
9. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений.- М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
10. Пономарев А.Н. Предмет и некоторые аспекты антэкологии // Вопросы антэкологии. - Л., 1969. – С.43-45.
11. Сравнительная эмбриология цветковых - Л.: Наука, 1981-1990.
12. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. - Ленинград: Наука, 1987. – 439 с.
13. Терехин Э.С. Репродуктивная биология // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. - Санкт-Петербург: Мир и семья, 2000. – С.21-24.
14. Фегри К., Ван дер Пейл. Основы экологии опыления. - Москва: Мир, 1982. – 379 с.
15. Хохлов С.Ю. Азимины трехлопастная в Никитском ботаническом саду, особенности ее агротехники // Проблемы дендрологии, цветоводства, плодородства. Мат. V Междунар. конф., 6-10 окт.1997 г. – Ялта, 1997. – С.167-171.
16. Шевченко С.В. Некоторые особенности эмбриологии *Arbutus andrachne* L. (сем. Ericaceae) // Труды Никит. ботан. сада. - 1983. – Т.91. – С. 54-62.
17. Шевченко С.В. Особенности опыления у *Asimina triloba* и *Olea europaea* // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. - Санкт-Петербург, 1999. - С. 329-331.
18. Шевченко С.В. Сравнительное изучение мужской и женской генеративной сферы некоторых цветковых растений // Бюл. Главн. ботан. сада РАН. - 2003. – Вып.186. – С.105-120.
19. Шевченко С.В. Оплодотворение и ранний эмбриогенез у *Asimina triloba* L.(Dun). // Вісті Біосферного заповідника “Асканія-Нова” - 2003. – Т.5. – С. 67-70.
20. Шевченко С.В., Васильева Е.А. Особенности воспроизведения и сохранения *Pistacia mutica* Fisch. et Mey. в Крыму // Труды Никит. ботан. сада. – 1992.- Т.113. - С. 45-51.
21. Шевченко С.В., Дьяченко А.Д., Марко Н.В. К вопросу об особенностях антэкологии некоторых редких растений Крыма // Охрана редких видов растений: проблемы и перспективы. Материалы Междунар. научн. конф. Харьков, 27-30 сентября 2004 г. – Харьков, 2004. - С.139-142.
22. Шевченко С.В., Камелина О.П. Семейство *Davidiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых. - Л.: Наука, 1987. - С. 7-12.
23. Шевченко С.В., Литвинова Т.В. Биология цветения, опыления и оплодотворения *Zizyphus jujuba* Mill. // Труды Никит. ботан. сада.– 2004. – Т.122. - С.116-120.
24. Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином // Бюл. Никит. ботан. сада. – 1986. – Вып. 60. – С.99-101.
25. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea* L.) // Труды Никит. ботан. сада. – 1992. – Т.113. - С.52-61.
26. Шолохова В.А. Интродукция маслины на Южном берегу Крыма // Роль ботанических садов в охране и обогащении растительного мира. – Киев: Наукова думка, 1989. – Т.1. – С.90.

27. Шолохова В.А., Шевченко С.В. Характеристика зрелой пыльцы некоторых гибридов маслины и эффект опыления ею // Цитолого-эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений. – Киев: Наукова думка, 1982. – С. 354-356.
28. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции - Санкт-Петербург: Мир и семья, 1994-2000.
29. Cronquist A. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. - N.-Y.: Columbia Univ. Press, 1981. – 1262 p.
30. Cronquist A. The Evolution and Classification of Flowering Plants / The New York Botanical Garden, Bronx. New York, 1988. – 555 p.
31. Embryology of Angiosperms / Ed. Johri B.M. - Berlin: Springer-Verlag, 1984. – 602 p.
32. Eyde R.H. The peculiar gynoecial vasculature of Cornaceae and its systematic significance // Phytomorphology. 1967. – Vol.17, №2. – P. 172-182.
33. Horne A.S. The structure and affinities of *Davidia involucreta* Baill. // Trans Lin. Soc. Lond., ser. Bot.. - 1909. - Vol.7. – P.303-326.
34. Krüssman G. Manual of cultivated broadleaved trees and shrubs - Timber Press, Beaverton, Oregon, 1984. – 448 p.
35. Messeri A. Alkuni dati sulla embriologia ed embiogenesi di *Olea europaea* L. // Nuovo giornale botanica italiano. – 1950. – Vol.57, № 1-2. - S.149-169.
36. Mitrofanova I.V., Mitrofanova O.V., Shevchenko S.V. Obtaining of plants from somatic embryos of *Zizyphus* // Abstracts Intern. Symp. "Plant Biotechnology and Genetic Engineering". - Kiev, 1994. - P. 100.
37. Shevchenko S.V. Special features of male and female gametophyte differentiation in *Zizyphus jujuba* Mill. in the Crimea // XII International congress in sexual plant reproduction. – Columbus, Ohio, 1992. - P. 63.
38. Shevchenko S.V. Flowering, pollination and fertilization in *Zizyphus jujuba* in South coast of the Crimea // Abstr. 13-th Intern. Congr. on Sexual Plant Reproduction. Vienna, Austria, 1994. - P.155.
39. Webb C. J., Lloyd D.G. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy // N.Z.J.Bot. – 1986. – Vol.24, №1. – P.163-178.

The reproductive biology of the introduced plants

Shevchenko S.V.

Results of the comparative study formation of the generative structures, flowering, pollination and possibility of native reproduction of valuable subtropical fruit plants in the conditions of the South Ukraine have been shown.

ФИТОМОНИТОРИНГ И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

О.А. ИЛЬНИЦКИЙ, доктор биологических наук; А.И. ЛИЩУК, доктор биологических наук; И.Н. ПАЛИЙ, Т.И. БЫСТРОВА

В южных районах Украины и в Крыму одной из основных причин низкой продуктивности плодовых и технических культур является их недостаточная устойчивость к почвенной и атмосферной засухе. Поэтому в интродукционной и селекционной работе, а также для рационального размещения плодовых насаждений и технических культур применяются характеристики устойчивости сортов и форм к недостаточному водоснабжению и действию атмосферной засухи [1, 2, 7, 10, 12, 16].

Для более точной оценки этих показателей необходим поиск новых приемов и методов диагностики их засухоустойчивости. Нами разработаны методы, позволяющие определять засухоустойчивость не повреждая растений, а процесс сбора информации автоматизирован, что позволяет обрабатывать информацию на компьютере.

Объекты и методы исследований

Эксперименты проводили в Никитском ботаническом саду в 1987 - 1992 и 2002 гг. в условиях вегетационного опыта. Объектами исследований являлись саженцы различных сортов плодовых культур: черешни сортов Биггаро Гоше, Черная Мелитопольская, Ранняя Зорька; абрикоса сортов Еревани, Олимп, Степняк, Нарядный, Зард, Нью Кестль и Шалах; алычи сортов Калиновка, Кизилташская; персика сортов Сочный, Муза, Маяковский, Пушистый Ранний, сливы сорта Ренклюд Алтана; яблони сорта Ренет Симиренко; в исследования были также включены технические культуры: монарда дудчатая, котовник кошачий и лофант анисовый. Растения 2-4 - летнего возраста выращивали в вегетационных сосудах с массой почвы 40-50 кг. Для создания почвенной засухи сосуды закрывали пленкой и прекращали полив. Длительность опыта от полной влагообеспеченности до влажности почвы 50-60 % НВ составляла 5-9 дней в зависимости от погодных условий.

В качестве информативных параметров применяли различные методы, характеризующие водный режим растений [8]. Параметры регистрировали при помощи фитометрической установки ИСР-2Т, а с 1991г. - "Экоплант" [1]. Эти же установки позволяют регистрировать основные метеопараметры и влажность почвы. Они разработаны и изготовлены КБ "Биоприбор" (г. Кишинев).

Результаты и обсуждение

Рассмотрим некоторые из разработанных нами методов определения относительной засухоустойчивости плодовых культур. Метод оценки относительной засухоустойчивости плодовых и эфирномасличных культур к почвенной засухе основан на измерении относительной скорости ксилемного потока в побеге растений.

Растения различных экологических групп, приспособившихся в процессе эволюции к определенным условиям обитания, по-разному реагируют на изменение метеорологических условий и на водный дефицит. При этом реакция растений на недостаточное водообеспечение затрагивает многие стороны массо-и энергообмена.

Некоторые растения при появлении водного дефицита мобилизуют свой массо-и энергообмен для поддержания водного режима на достаточно высоком уровне, хотя период активности, естественно, сменяется спадом. Другие в условиях недостаточного водоснабжения реагируют "консервативно" - снижают интенсивность массо-и

энергообмена, в том числе и водного, и тем самым предохраняют себя от чрезмерного обезвоживания. Последний тип реакции характерен для растений из засушливых мест и вообще для ксерофитов. У большинства же культурных растений-мезофитов различия в реакции на водный дефицит не всегда легко зафиксировать. Между тем, эти различия могут быть использованы для определения относительной засухоустойчивости различных видов и сортов плодовых и технических культур [13].

В своих экспериментах мы рассматривали не динамику суточного хода относительной скорости водного потока в побегах растения, а изменения средних его значений за светлое время суток (с 7 до 20 часов) при достаточной влагообеспеченности растения и при появлении водного дефицита. Степень снижения средней скорости параметра V за время опыта оценивали по формуле:

$$K_3 = \frac{V_{\text{ср.н}} - V_{\text{ср.з}}}{V_{\text{ср.н}}}, \quad (1)$$

где K_3 - коэффициент относительной засухоустойчивости, характеризующий реакцию растения на воздействие почвенной засухи;

$V_{\text{ср.н}}$ - средняя относительная скорость водного потока в побеге в начале опыта при влажности почвы 90-100% НВ;

$V_{\text{ср.з}}$ - средняя относительная скорость водного потока в побеге в конце опыта при влажности почвы 40-50% НВ.

Предлагаемый термин "коэффициент засухоустойчивости" означает, что чем больше величина этого коэффициента, тем в большей степени данное растение сократило расход воды при появлении водного дефицита и, следовательно, тем более оно устойчиво к засухе. С точки зрения величины этого коэффициента мы и оценивали результаты наших данных.

В таблице 1 показаны динамика изменения водного режима черешни, алычи и абрикоса и коэффициенты их относительной засухоустойчивости.

По степени засухоустойчивости исследованные нами растения располагаются в следующем порядке: абрикос Олимп, алыча Калиновка, черешня Бигаро Гоше (1976 г.) для побегов нижних и верхних ярусов; абрикос Еревани, алыча Кизилташская, черешня Ранняя Зорька (опыт 1979 г.).

В таблице 2 приведена динамика изменения водного режима различных сортов абрикоса в опытах 1981 и 1984 гг. и коэффициенты их относительной засухоустойчивости.

Чтобы проверить достоверность результатов наших экспериментов, был проведён опыт с тремя растениями одного сорта (абрикос Зард). Для всех трёх особей величины коэффициента засухоустойчивости достаточно близки, что подтверждает репрезентативность принятой методики (табл. 3).

Таблица 1

Динамика изменения водного режима черешни, алычи и абрикоса и коэффициенты их относительной засухоустойчивости, где W почвы – наименьшая влагоёмкость почвы в процентах НВ; НВн - в начале опыта и НВз - при засухе .

| Культура, сорт | Ярус | Vн, мв | Vз, мв | Кз | W почвы, % НВ | | |
|----------------|-------------------|--------|--------|-----|---------------|--------|----|
| | | | | | НВн | НВз | |
| Опыты 1976 г. | | | | | | | |
| <i>Абрикос</i> | Олимп | верх. | 2,8 | 1,1 | 0,60 | | |
| | | ниж. | 2,3 | 0,3 | 0,87 | 90-100 | 50 |
| <i>Черешня</i> | Биггаро Гоше | верх. | 3,8 | 3,6 | 0,05 | | |
| | | ниж. | 2,8 | 2,6 | 0,08 | 90-100 | 50 |
| <i>Алыча</i> | Калинов- ка | верх. | 3,5 | 2,2 | 0,38 | 100 | |
| | | ниж. | 3,0 | 1,3 | 0,56 | | |
| Опыты 1976 г. | | | | | | | |
| <i>Абрикос</i> | Олимп | верх. | 3,5 | 1,2 | 0,65 | | |
| | | ниж. | 2,5 | 0,7 | 0,72 | 90-100 | 50 |
| <i>Черешня</i> | Биггаро Гоше | верх. | 3,3 | 3,1 | 0,06 | | |
| | | ниж. | 3,0 | 2,7 | 0,1 | 90-100 | 50 |
| <i>Алыча</i> | Калинов- ка | верх. | 4,4 | 2,8 | 0,36 | | |
| | | ниж. | 4,2 | 2,0 | 0,52 | 90-100 | 50 |
| Опыты 1979 г. | | | | | | | |
| <i>Абрикос</i> | Шалах | верх. | 5,4 | 2,8 | 0,48 | | |
| | | ниж. | 4,3 | 1,5 | 0,65 | 90-100 | 50 |
| <i>Черешня</i> | Ранняя Зорька | верх. | 1,5 | 2,5 | -0,65 | | |
| | | ниж. | 1,5 | 2,5 | -0,66 | 90-100 | 50 |
| <i>Алыча</i> | Кизилта- шская | верх. | | | | | |
| | | ниж. | 1,4 | 1,0 | 0,28 | 90-100 | 50 |

Обращает на себя внимание то, что, как правило, значение K_z для нижних ярусов больше, чем для верхних. Это объясняется тем, что именно в нижних ярусах при появлении водного дефицита ранее всего начинает снижаться транспирация и скорость поступления воды, что отмечалось во многих работах [3, 13]. Таким образом, проведена оценка относительной засухоустойчивости различных пород и сортов косточковых путем анализа степени снижения скорости транспорта в побегах различных ярусов при наступлении дефицита влаги в почве, и предложен критерий оценки этого показателя в виде коэффициента относительной засухоустойчивости.

Таблица 2

Динамика изменения водного режима абрикоса различных сортов и коэффициенты их относительной засухоустойчивости (1981, 1984 гг.)

| Сорт | Ярус | V _н , мв | V _з , мв | К _з | W почвы, % НВ | |
|---------------|-------|---------------------|---------------------|----------------|-----------------|-----------------|
| | | | | | НВ _н | НВ _з |
| Опыты 1981 г. | | | | | | |
| Степняк | верх. | 2,1 | 1,2 | 0,30 | | |
| | ниж. | 4,0 | 1,8 | 0,55 | 90-100 | 50 |
| Шалах | верх. | 5,0 | 2,6 | 0,48 | | |
| | ниж. | 3,2 | 1,0 | 0,69 | 90-100 | 50 |
| Нарядный | верх. | 2,6 | 1,4 | 0,46 | 100 | |
| | ниж. | 4,0 | 2,0 | 0,50 | | |
| Опыты 1981 г. | | | | | | |
| Нью-Кестль | верх. | 2,4 | 1,4 | 0,42 | | |
| | ниж. | 3,6 | 1,3 | 0,64 | 90-100 | 44 |
| Зард | верх. | 4,2 | 2,7 | 0,36 | | |
| | ниж. | 4,3 | 2,0 | 0,54 | 90-100 | 44 |
| Нью-Кестль | верх. | 2,9 | 1,5 | 0,48 | | |
| | ниж. | 3,0 | 0,50 | 0,83 | 90-100 | 44 |
| Зард | верх. | 4,8 | 2,7 | 0,44 | | |
| | ниж. | 3,9 | 2,3 | 0,41 | 90-100 | 50 |
| Опыты 1984 г. | | | | | | |
| Еревани | верх. | 5,0 | 2,6 | 0,48 | | |
| | ниж. | 3,2 | 1,0 | 0,69 | 90-100 | 50 |
| Нарядный | верх. | 2,6 | 1,4 | 0,46 | | |
| | ниж. | 4,0 | 2,0 | 0,50 | 90-100 | 50 |
| Степняк | верх. | 2,1 | 1,2 | 0,30 | | |
| | ниж. | 4,0 | 1,8 | 0,55 | 90-100 | 50 |

Таблица 3

Динамика изменения водного режима трех растений абрикоса сорта Зард и коэффициенты их относительной засухоустойчивости (1984 г.)

| Номер растения | Ярус | V _н , мв | V _з , мв | К _з | W почвы, % НВ | |
|----------------|-------|---------------------|---------------------|----------------|-----------------|-----------------|
| | | | | | НВ _н | НВ _з |
| 1 | верх. | 4,6 | 3,4 | 0,26 | | |
| | ниж. | 4,8 | 2,9 | 0,40 | 90-100 | 50 |
| 2 | верх. | 5,3 | 3,9 | 0,26 | | |
| | ниж. | 3,7 | 2,2 | 0,41 | 90-100 | 50 |
| 3 | верх. | 5,4 | 3,8 | 0,27 | | |
| | ниж. | 4,7 | 2,4 | 0,48 | 90-100 | 50 |

Данный метод можно использовать только для параллельной одновременной оценки сортов в вегетационных опытах, поскольку величины К_з, полученные в разных погодных условиях и в разные годы, могут значительно различаться и сравнивать их было бы неправомерно.

В таблице 4 показаны динамика изменения водного режима монарды дудчатой,

котовника кошачьего и лофанта анисового и коэффициенты их относительной засухоустойчивости.

Таблица 4

Динамика изменения водного режима монарды дудчатой, лофанта анисового и котовника кошачьего и коэффициенты их относительной засухоустойчивости (2002 г.)

| Культура, сорт | V _н , мв | V _з , мв | К _з | W почвы, % НВ | |
|------------------|---------------------|---------------------|----------------|-----------------|-----------------|
| | | | | НВ _н | НВ _з |
| Монарда дудчатая | 2,4 | 0,5 | 0,79 | 90-100 | 50 |
| Лофант анисовый | 4,2 | 3,1 | 0,26 | 90-100 | 50 |
| Котовник кошачий | 2,4 | 1,6 | 0,33 | 90-100 | 50 |

Следует подчеркнуть, что предлагаемый метод оценки относительной засухоустойчивости является неповреждающим и прижизненным, поскольку в качестве объекта используют не отдельные части растения (листья, побеги), а вегетирующее растение в целом. Этот момент является важным, поскольку известно, что засухоустойчивость, определенная, например, по листьям и корням, может значительно различаться [3]. Следовательно, комплексная оценка засухоустойчивости целого вегетирующего растения должна быть наиболее достоверной.

Метод определения относительной засухоустойчивости плодовых культур в условиях почвенной засухи, основанный на измерении диаметра побегов.

Известно, что одной из наиболее чувствительных реакций на недостаток влаги является подавление ростовых процессов [17, 18]. Чем более устойчиво растение, тем при меньшей влажности почвы оно может осуществлять процессы роста и развития. Непрерывная регистрация процессов роста органов растений при помощи соответствующих датчиков [4] позволяет фиксировать изменения диаметра корней, побегов (стеблей), стволов и плодов при различной влагообеспеченности.

При определении относительной засухоустойчивости растений к почвенной засухе эксперимент проводят в условиях вегетационного опыта. Зависимость процессов прироста побегов плодовых культур от влажности почвы изучают на фоне её снижения от 90-100% НВ до 45-50% НВ. Периодически или непрерывно регистрируются влажность почвы и изменения диаметра побегов. Затем строятся экспериментальные линии регрессии зависимости суточных приростов побегов от влажности почвы. Точка пересечения линии прироста побегов с линией влажности почвы дает искомую величину, которая показывает, при какой влажности почвы прирост побега прекращается, т.е. $\Delta d=0$.

При этом все измерения регистрируются на самопишущем потенциометре, либо непосредственно вводятся в базу данных компьютера, а затем обрабатываются по специальной программе. На рис.1 А изображены зависимости величины суточного прироста побегов в толщину от влажности почвы для черешни, персика, яблони и сливы.

Предельная влажность почвы для персика равна 50 %НВ, для сливы - 57% НВ, для черешни - 61 % НВ, для яблони - 78 % НВ. Наиболее устойчивым к почвенной засухе следует считать персик, наименее устойчивой - яблоню, что соответствует литературным данным.

Для оценки чувствительности разработанного нами метода по определению относительной засухоустойчивости сортов одного вида был проведен вегетационный опыт, результаты которого представлены на рис.1Б. На нем показаны зависимости суточного прироста побегов различных сортов персика в толщину от влажности почвы.

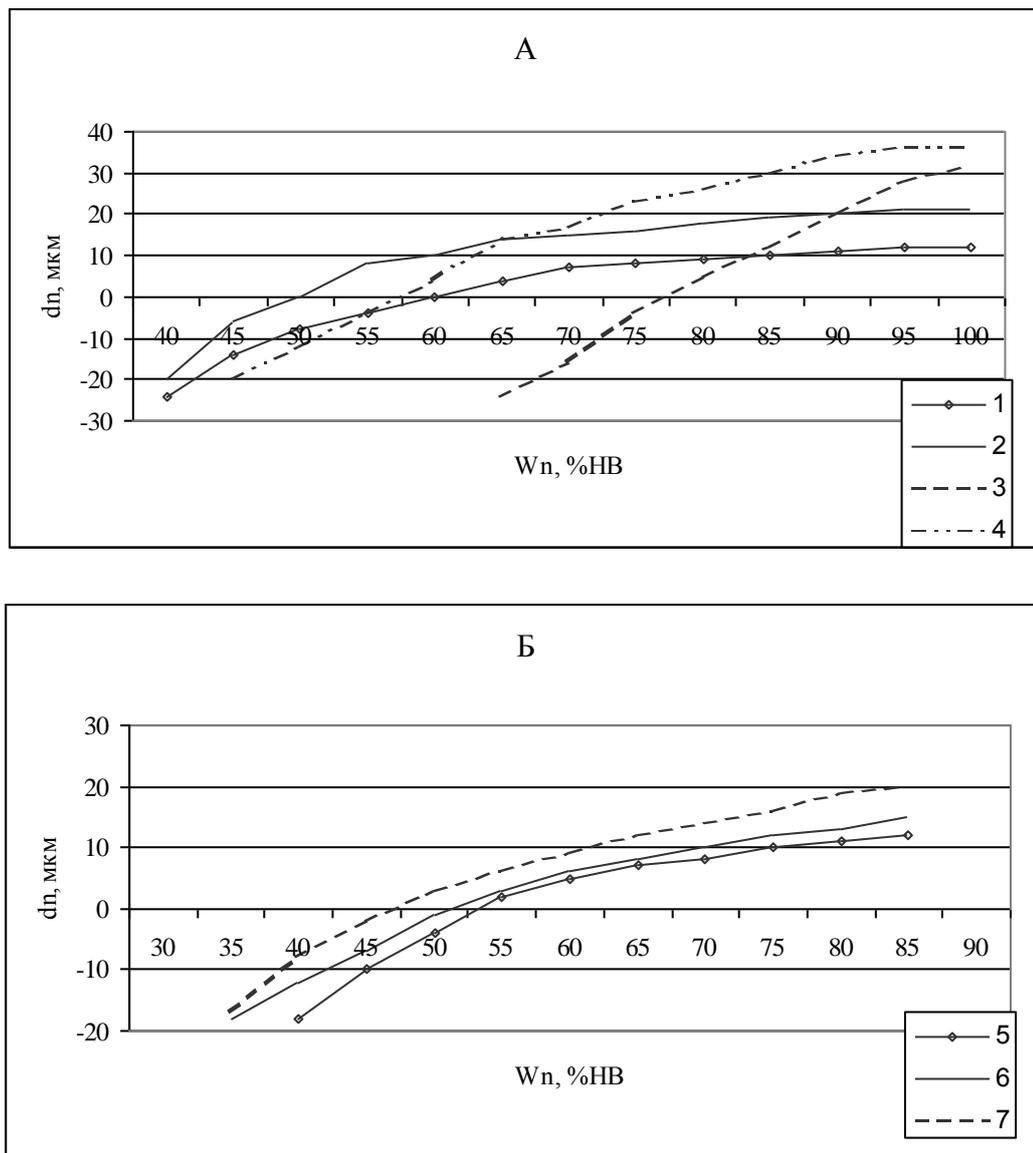


Рис. 1. Зависимость между d_n и W_n для различных видов (А) и сортов (Б) плодовых культур: 1 – черешня Черная Мелитопольская, 2 – персик Сочный, 3 – яблоня Ренет Симиренко, 4 – слива Ренклод Альтана; персики 5 – Муза, 6 – Маяковский, 7 – Пушистый Ранний.

Наиболее устойчивым к почвенной засухе является сорт Пушистый Ранний. У него прирост прекращается при влажности почвы 48 % HB; у сорта Маяковский - при 52 % HB, у сорта Муза - 55 % HB. Разработанный нами способ оценки засухоустойчивости плодовых культур защищен авторским свидетельством [5].

Метод измерения относительной засухоустойчивости плодовых культур в условиях атмосферной засухи, основанный на измерении относительной скорости ксилемного потока в побеге и диаметра побега.

В оптимальных условиях при наличии достаточного количества почвенной влаги между параметрами водного режима (V отн. и d побегов) и факторами среды существуют тесные корреляционные зависимости противоположной направленности.

Так, взаимосвязь между V отн. в побегах, освещенностью, температурой и дефицитом насыщенности воздуха прямо пропорциональна, а между изменениями диаметра (d) побегов и теми же факторами обратно пропорциональна [6].

При достаточном увлажнении почвы в условиях атмосферной засухи для устойчивых растений характерна почти строгая противофазность изменений относительной скорости ксилемного тока и диаметра побегов. У растений, чувствительных к атмосферной засухе, в тех же условиях наблюдается синхронное уменьшение этих параметров (рис.2). Сравнивая динамику изменений V отн. и d побегов в одних и тех же условиях атмосферной засухи, можно выделить наиболее устойчивые формы растений. Синхронность изменений этих показателей может наблюдаться в течение нескольких часов после полива, но в этом случае происходит увеличение как относительной скорости ксилемного тока в побегах, так и их диаметров.

На рис. 2 приведены суточные изменения относительной скорости ксилемного тока в побегах и их диаметров у черешни Черная Мелитопольская и персика Сочный в жаркий день при оптимальном увлажнении почвы (около 63-77 % НВ). У более устойчивого персика с 6 ч утра на фоне нарастающего дефицита насыщения воздуха наблюдалась четкая противофазность изменений V отн. и d побегов, что свидетельствует об оптимальном водном режиме этой культуры в условиях атмосферной засухи. У черешни, напротив, противофазность изменений указанных параметров наблюдалась только до 11 ч и затем после 20 ч. Начиная с 11 ч при дефиците насыщения воздуха выше 26 ГПа отмечено одновременное снижение V отн. и d побегов, т.е. в условиях атмосферной засухи даже при оптимальном увлажнении почвы ($W_{п}=77\%НВ$) водный режим черешни нарушается, происходит уменьшение как скорости ксилемного тока, так и тургесцентности побегов.

Величина вероятности нарушений водного режима растений в условиях атмосферной засухи является надежной и достаточно объективной характеристикой их устойчивости. Сигналом нарушения процессов транспорта воды может служить синхронное уменьшение относительной скорости ксилемного тока и величины диаметров побегов и стволов. Расчет вероятности проводится следующим образом: по данным параметров водного режима растений и факторов среды подсчитывают число часов с одновременным уменьшением V отн. и d побегов (или стволов) при тех или иных градациях дефицита насыщения воздуха d_i и общее число часов с заданным значением d_i . Вероятность (P) рассчитывается по формуле:

$$P = \frac{N_i \times 100\%}{N_i}, \quad (2)$$

где n_i - число часов с одновременным уменьшением V отн. и d побегов (стволов) при d_i значениях дефицита насыщения воздуха;
 N_i - общее число часов с дефицитом насыщения воздуха d_i .

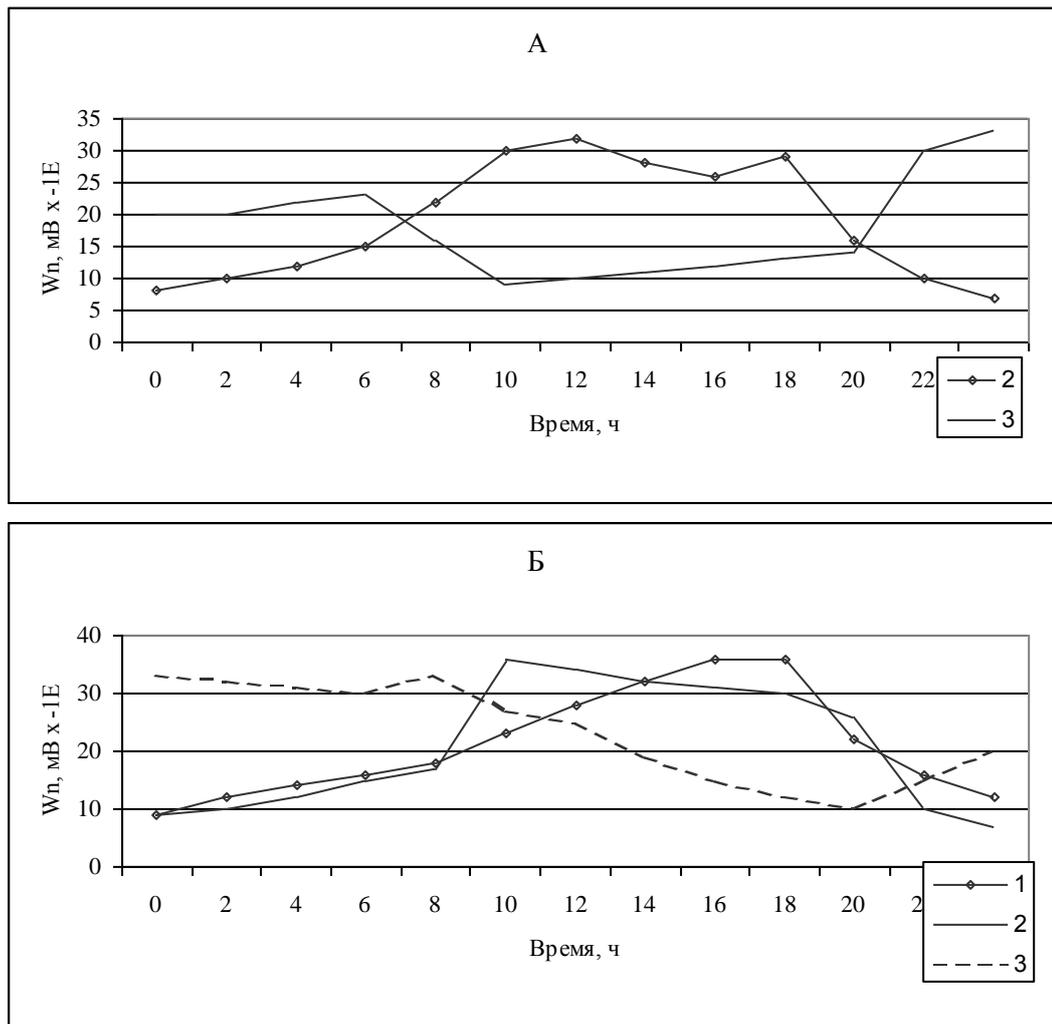


Рис. 2. Суточные изменения относительной скорости водного тока (1) и диаметра побега (2) при разных показателях воздушного дефицита (3) для персика (А) и черешни (Б). Опыт 1987 г.

Вероятность нарушения водного режима растений при различных грациях дефицита насыщения воздуха представляют графически, откладывая по оси абсцисс значения d , а по оси ординат вероятность (Р). На рисунке 3 приведена зависимость вероятности нарушения состояния водного режима черешни Черная Мелитопольская, сливы Ренклод Альтана и персика Сочный при варьировании дефицита насыщения воздуха от 0 до 36 ГПа и при влажности почвы $W_n=61-100\%НВ$. При дефицитах насыщения ниже 14 ГПа вероятность ухудшения состояния водного режима у исследованных косточковых культур ниже 10%. С дальнейшим увеличением дефицита насыщения воздуха резко возрастает вероятность нарушения процессов транспорта воды, особенно у черешни. По величине вероятности одновременного снижения относительной скорости ксилемного тока в побегах и уменьшения их диаметров представляется возможным сделать заключение о более высокой степени устойчивости персика и сливы к атмосферной засухе по сравнению с черешней.

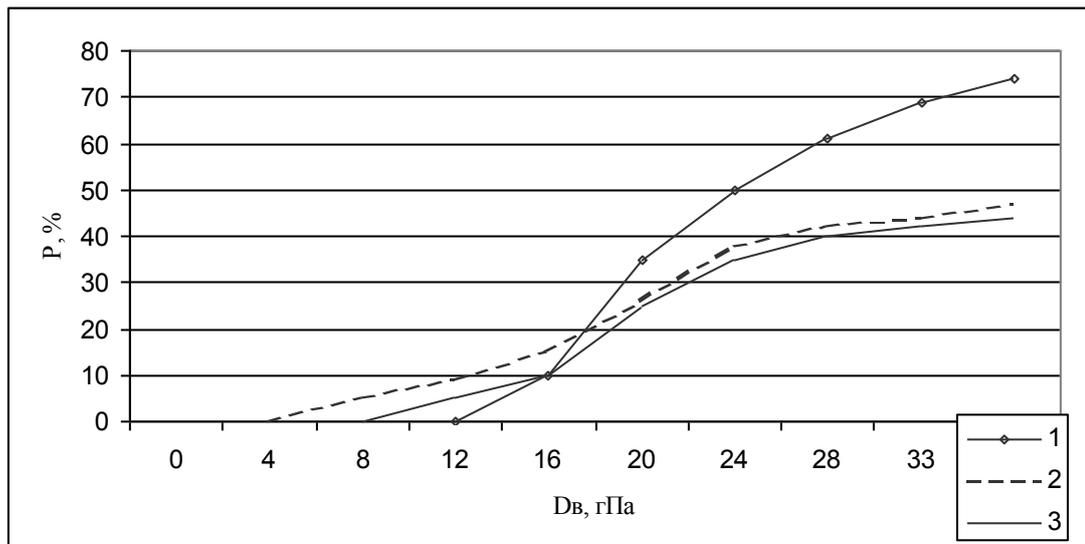


Рис. 3. Вероятность (P,%) одновременного снижения относительной скорости водного потока в побеге растения (V_p) и диаметра побегов (d_n) при различных значениях дефицита влажности воздуха (D_v , ГПа): 1 – черешня, 2 – слива, 3 – персик.

Коэффициент варьирования отдельных параметров транспорта воды у плодовых культур является характеристикой их устойчивости. Чем выше коэффициент и размах варьирования, тем ниже их устойчивость к атмосферной засухе.

Метод измерения относительной засухоустойчивости плодовых культур в условиях атмосферной засухи, основанный на определении коэффициента варьирования водного потенциала листьев.

Стабильность водного режима растений в условиях атмосферной или почвенной засухи является важной характеристикой их засухоустойчивости [1].

О стабильности, степени регулирования процессов водного режима можно судить по величине варибельности водного дефицита, водного потенциала [14, 15], температурного градиента, величине поляризационного электросопротивления и т.д.

Показателями варибельности обычно служат размах (лимит) и коэффициент варьирования изучаемых величин. Лимиты варьирования определяются по разности между максимальными и минимальными значениями вариант в экспериментальных выборках. Коэффициент варьирования рассчитывают по формуле [11]:

$$C = \frac{S_x}{x} \cdot 100\%, \quad (3)$$

где C - коэффициент варьирования изучаемой величины в %;
 x - средняя арифметическая из суммы всех вариант выборки;
 S_x - среднее квадратическое отклонение для выборки.

Значение S_x определяется по формуле:

$$S_x = \frac{X_{\max} - X_{\min}}{K}, \quad (4)$$

где X_{\max} - максимальное значение изучаемого параметра;

X_{\min} - минимальное значение изучаемого параметра;

K – величина, которая устанавливается в зависимости от объема выборки с помощью таблицы.

Чем выше коэффициент и размах варьирования отдельных параметров транспорта воды у растений, тем меньше стабильность их водного режима, тем ниже их устойчивость к атмосферной засухе.

В табл.5 приведены сведения о варьировании величины водного потенциала листьев ряда культур в условиях атмосферной засухи ($W_n=60-100\%НВ, d=30-36$ гПа). Наименьший коэффициент варьирования (18,6 %) отмечен у персика, наибольший (40,7%) - у яблони. По степени регулирования водного режима в условиях атмосферной засухи приведенные культуры ранжируются в следующем убывающем порядке: персик – черешня – слива – яблоня.

Таблица 5

Варьирование величин водного потенциала (ψ) листьев плодовых культур
(июль-август 1988 г., Южный берег Крыма)

| Культура, сорт | Число опред. | ψ_{\min} 10.e5 Па | ψ_{\max} 10.e5 Па | ψ 10.e5 Па | Коэффициент варьирования |
|----------------------------------|-----------------|---------------------------|---------------------------|--------------------|-----------------------------|
| Персик Сочный | 27 | -12,6 | -27,5 | -19,0 | 18,6 |
| Черешня Черная Мелитопольская | 29 | -12,0 | -28,3 | -19,6 | 20,8 |
| Слива Ренклюд Альтана | 41 | -14,6 | -34,9 | -21,6 | 23,5 |
| Яблоня Ренет Симиренко | 40 | -5,4 | -29,8 | -15,0 | 40,7 |

Изучая вариабельность параметров водного режима растений на поливе и в богарных условиях, можно оценить степень их устойчивости, как к атмосферной, так и к почвенной засухе.

Описанные выше различные методы определения засухоустойчивости плодовых культур, являясь различными по своей природе, характеризуют лишь какую-либо одну сторону засухоустойчивости. Поскольку устойчивость растений характеризуется целым рядом анатомо-морфологических и физиолого-биологических особенностей, при изучении засухоустойчивости следует учитывать комплекс признаков. Диагностика предполагает распознавание существенных свойств растений и широко применяется в различных областях биологии. На первый взгляд, все выглядит достаточно просто. Казалось бы, достаточно выявить и изучить основные признаки, определяющие свойство, чтобы получить о нем относительно полную информацию. Однако сложность диагностики заключается не столько в выявлении информативных признаков, сколько в выделении и расшифровке по каждому из них части информации об искомом свойстве, а затем синтезе этих частей в единое целое. Разработанные нами методы диагностики засухоустойчивости растений, как нам кажется, являются определенным шагом в этом направлении.

Выводы

Растения различных видов и сортов, приспособившиеся в процессе эволюции к определенным условиям обитания, по-разному реагируют на изменение факторов внешней среды, что позволяет использовать это свойство в диагностических целях, в частности для изучения засухоустойчивости плодовых культур.

Изменения относительной скорости водного потока в побегах растений и их диаметра (тургесцентности) являются весьма чувствительными параметрами водного режима растений в условиях почвенной, воздушной и комплексной засухи. На основе использования этих закономерностей разработаны новые методы определения относительной засухоустойчивости плодовых культур к почвенной и атмосферной засухе.

Предложенные методы позволяют получать информацию о водном режиме растения, не повреждая его, причем эта информация является непрерывной и удобной для регистрации и ввода в компьютер для математической обработки.

Коэффициент варьирования отдельных параметров транспорта воды у плодовых культур является характеристикой их устойчивости. Чем выше коэффициент и размах варьирования, тем ниже их устойчивость к атмосферной засухе.

Разработанные методы диагностики засухоустойчивости плодовых культур могут быть применены в целях селекции, интродукции, районирования плодовых культур.

Список литературы

1. Генкель П.А. Основные пути изучения физиологии засухоустойчивости растений // Физиология водного режима растений. - М., 1971. - С.5-26.
2. Гриненко В.В. Значение авторегуляции водного режима растений в адаптации его к природным факторам // Физиология засухоустойчивости растений. - М.: Наука, 1971. - С.115-131.
3. Еремеев Н.Г. Лабораторно-полевой метод оценки засухоустойчивости плодовых и других растений и результаты его применения // Труды Никит. ботан. сада. - 1964. - Т.37. - С. 472-489.
4. Ильницкий О.А. Прибор для определения прироста органов растений // Бюл. Никит. ботан. сада. - 1979. - Вып.3. - С.73-76.
5. Ильницкий О.А., Фалькова Т.В. Способ оценки засухоустойчивости плодовых культур: А.с. СССР 1739914 // БИ. - 1992. - № 22.
6. Ильницкий О.А. Зависимость интенсивности фотосинтеза от динамики водного обмена хризантемы и алычи при различной скорости и степени их обезвоживания // Физиология и биохимия культурных растений. - 1982. - Т.14, №2.- С.192-198.
7. Клейман Э.И. Водный режим растений при резких изменениях факторов среды: Автореф. Дис... канд. биол. наук.- Кишинев, 1988. - 17 с.
8. Карманов В.Г., Рябова Е.П. Прибор для регистрации относительных изменений скорости водного тока по растению // Сб. тр. по агр. физике. - 1968.- Вып. 16. - С.81-87.
9. Кушниренко М.Д. Физиология водообмена и засухоустойчивости плодовых растений. - Кишинев: Штиинца, 1975. - С.124-125.
10. Кушниренко М.Д. Водный обмен растений при различной влагообеспеченности в связи с засухоустойчивостью и продуктивностью // Водный обмен с.-х. растений.- Кишинев: Штиинца, 1989. - С.3-12.
11. Лакин Г.Ф. Биометрия. - М.: Высшая школа, 1980. - 234 с.
12. Литвинов Л.С. Методы оценки засухоустойчивости // Семеноводство. - 1983. - № 6. - С.10-16.
13. Лищук А.И., Радченко С.С., Ильницкий О.А. Динамика водного обмена плодовых культур в условиях водного дефицита // Бюл. Никит. ботан. сада. - 1980. - №1. - С.73-75.

14. Надеждина Н.Е., Кайбияйнен Л.К. Способ определения засухоустойчивости древесных растений - А.с.СССР №1496704 // БИ.- 1989.- № 28.

15. Надеждина Н.Е. Способ оценки засухоустойчивости сортов яблони - А.с. СССР №1655356 // БИ.- 1991.- № 22.

16. Новые эфирномасличные культуры. Справочное издание / Машанов В.И., Андреева Н.Ф., Машанова Н.С., Логвиненко И.Е. - Симферополь: Таврия, 1988. - 160 с.

17. Радченко С.С., Баранецкий В.А. Динамика тургесцентности как показатель относительной засухоустойчивости // Тез. Докл. 1 Всесоюз. семинара по молекулярной и прикладной биофизике с.-х. Растений. – Краснодар, 1974.- С.19-20.

18. Шевелуха В.С., Ковалев В.М. Ауксанографический способ в оценке устойчивости растений к стрессовым воздействиям // Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям. - Л.: ВИР, 1988. - С.211-215.

Phytomonitoring and drought resistance of plants

Пnitskiy O.A., [Lischuk A.I.], Paliy I.V., Bystrova T.I.

Changes in relative rate of water flow in plant's shoots and variations of their diameter (turgescence) under the conditions of soil, air and complex drought were studied. New methods for determination of relative drought resistance of fruit crops and technical plants were developed.

СОДЕРЖАНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА В ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧКАХ ПЕРСИКА

Т.С. ЕЛМАНОВА, кандидат биологических наук

В длительном процессе эволюции древесные растения сформировались как обладатели многоступенчатой системы взаимосвязанных и взаимозависимых циклов жизнедеятельности, включающих рост и репродукцию. Важнейшим элементом дерева является почка. Ее жизненный цикл включает в себя рост органов, которые могут быть вегетативными или генеративными. Для плодового дерева особый интерес представляют генеративные почки, поскольку они являются основой будущего урожая. Особенности их морфогенеза у разных плодовых культур мы находим в ряде публикаций [1, 3, 9 и др.]. Однако для управления процессами дифференциации генеративных почек необходимо и знание эндогенной регуляции перехода от одного этапа к другому. Главное звено в механизме регуляции почки, как и дерева в целом, принадлежит фитогормонам и веществам, выступающим в роли их синергистов или антагонистов. На уровне целого растения в компетенции фитогормонов находится общая корреляция жизнедеятельности путем влияния на поступление минеральных веществ, процессы фотосинтеза, контролирования всех функций роста и развития [19]. На уровне клеток они ответственны за деление и растяжение клеток и их дифференцировку [10]. На ядерном уровне гормоны выполняют роль эффекторов и репрессоров генов [14].

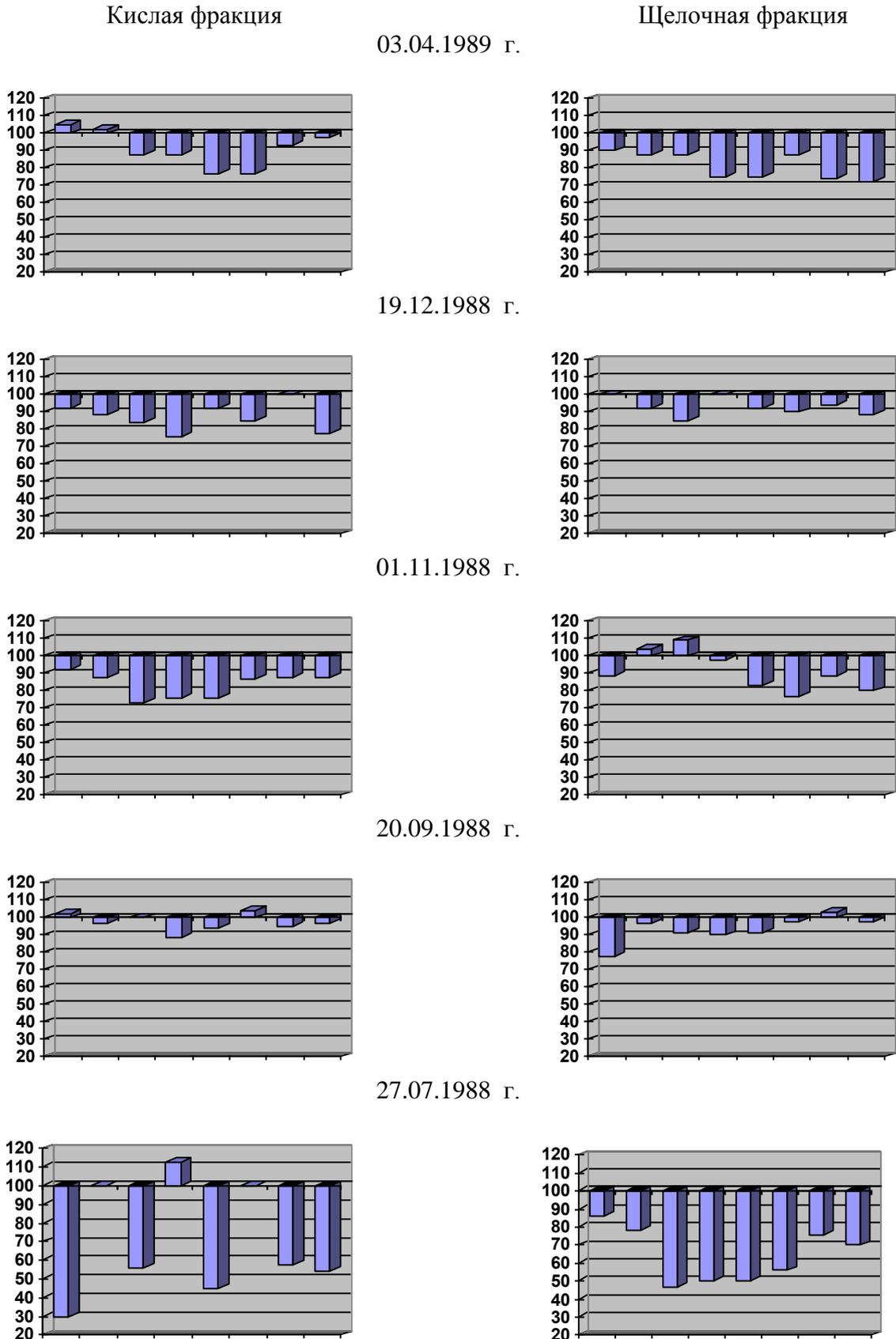
В данной работе мы попытались проследить динамику содержания гиббереллиноподобных веществ, соединений, обладающих ауксиновой или цитокининовой реакцией, и фенольных ингибиторов роста на различных этапах морфогенеза генеративных почек персика.

Объекты и методы исследований

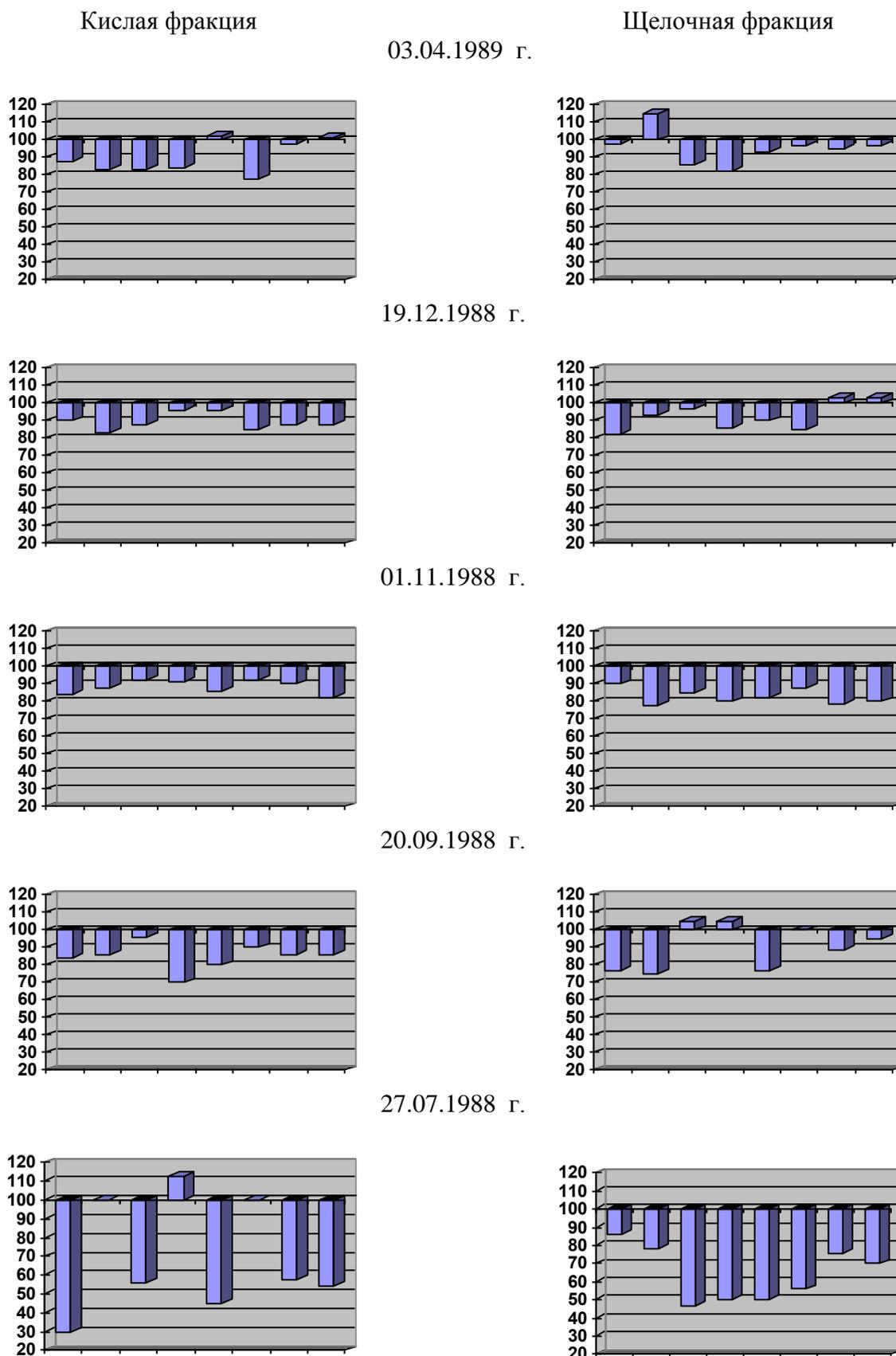
Исследования проводились на базе коллекционных насаждений Никитского ботанического сада на Южном берегу Крыма. Пробы для определения содержания ингибиторов и стимуляторов роста отбирались на определенных этапах морфогенеза (органогенез цветка, спорогенная ткань пыльника, микроспора, пыльца). Этапы морфогенеза почек устанавливали на давленных препаратах пыльников [3]. Выделение и очистку гиббереллинов, цитокининов, ауксинов и фенольных веществ проводили по известным методикам [15, 16, 18] или их модификациям, связанным с подбором навески для экстракции, выбором систем растворителей при бумажной хроматографии, идентификацией веществ, обладающих рострегулирующей активностью. Более подробно об этой стороне методического характера сказано в соответствующих разделах работы.

Результаты и обсуждение

1. **Ауксиноподобные вещества в почках.** Из эфирных экстрактов генеративных почек персика на различных этапах морфогенеза были выделены кислая и щелочная фракции, обладающие ауксиновой реакцией (задержка опадания черешка колеуса, ускорение роста колеоптиля пшеницы, ингибирование роста корешка гороха). Хроматографическое разделение этих фракций, проведенное на бумаге *Filtrak* в системе растворителей изопропанол : аммиак : вода, в отношении 10:1:1, показало, что ауксиноподобных веществ несколько, и их активность различна в течение развития почек (гистограммы 1 и 2). Кислоторастворимые ауксиноподобные вещества наиболее



Гистограмма 1. Содержание ауксиноподобных веществ в генеративных почках персика. Биотест: подавление роста корешков гороха, % к контролю.



Гистограмма 2. Содержание ауксиноподобных веществ в вегетативных почках персика. Биотест: подавление роста корешков гороха, % к контролю.

широко представлены в летний период во время начала дифференциации почек на генеративные и вегетативные. В этот срок значительных количеств достигают вещества с R_f 0,06; 0,30; 0,54; 0,78; 0,90 (гистограмма 1). Соединение с R_f 0,54 идентифицировано нами как индолил-3-уксусная кислота (ИУК). В дальнейшем при переходе генеративных почек к осеннему развитию, когда отмечается резкое затухание ростовых процессов и листопад, а в почках уже заложены все элементы цветка, содержание кислых ауксинов резко снижено и накопление их снова отмечается при формировании спорогенной ткани пыльника. В это время обнаруживаются вещества с R_f 0,30; 0,42; 0,54. В весенний период на этапе "пыльца" кислые ауксины представлены в основном индолил-3-уксусной кислотой.

Рассматривая динамику веществ с ауксиновой активностью щелочной фракции, следует отметить, что в целом прослеживается картина, описанная по кислым ауксином, а отличие состоит в количественном соотношении этих фракций: летом и весной в генеративных почках преобладают щелочные ауксиноподобные вещества, зимой – вещества кислой природы.

Оценивая в сумме по пятибалльной системе ауксиновую активность обеих фракций, мы приходим к выводу о том, что существенную роль в морфогенезе генеративных почек ауксины играют в начальный период дифференциации (см. далее табл.4). Динамика ауксинов в вегетативных почках обнаруживает тенденцию постепенного снижения их содержания к весне по сравнению с осенним их количеством (гистограмма 2).

2. Цитокининовые вещества в почках. Очищенные этанольные экстракты из генеративных почек подвергли разделению на четыре фракции: эфирную (pH 9,0), этилацетатную (pH 2,5), бутанольную (pH 7,0) и водную (pH 7,0). Упаренные остатки каждой фракции растворяли в этаноле и хроматографировали на бумаге в системе растворителей изопропанол : аммиак : вода (10:1:1). Определение цитокининовой активности проводили с помощью биотестов (старение листьев редиса и ячменя, рост семядолей и др.). Наиболее чувствительным в наших опытах оказался тест с семядолями тыквы крупноплодной [15]. Результаты исследований приведены в табл. 1.

Как видим, выраженной цитокининовой активностью в генеративных почках обладает этилацетатная фракция, особенно вещества с R_f 0,40-1,0. В вегетативных почках цитокининовой активностью обладали вещества эфирной фракции. Сравнение величины цитокининовой активности у вегетативных и генеративных почек и анализ динамики у последних явно свидетельствуют об участии цитокининов в регуляции процессов морфогенеза, особенно на поздних его этапах ("микроспора", "пыльца"), очевидно, путем повышения функциональной активности рибосом, влияя тем самым на белковый обмен [13]. Подтверждением этого служат наши данные об увеличении белкового азота в генеративных почках на этапе "пыльца" [4].

3. Гиббереллиноподобные вещества в почках. Хроматографирование гиббереллиноподобных веществ из генеративных почек персика в системе растворителей изопропанол : аммиак : вода (80:5:15) показало, что этилацетатные экстракты содержат два вещества - с R_f 0,41 и 0,71. Последнее соединение нами идентифицировано как гибберелловая кислота [6].

В таблице 2 приведены данные о содержании гиббереллинов в генеративных и вегетативных почках. Количественная их оценка проводилась по площади пятен, окрашенных и флуоресцирующих в УФ-свете после обработки хроматограмм серной кислотой [18]. Как видим, в количественном отношении вещество с R_f 0,71 превалирует над веществом с R_f 0,4 и больше варьирует в зависимости от этапа развития. У генеративных почек на начальном этапе морфогенеза (закладка органов

Таблица 1

Характеристика цитокининовой активности (рост семядолей тыквы, % к контролю) в различных фракциях из почек персика сорта Спартак

| Rf | Петролейный эфир pH 9,0 | | | | Этилацетат pH 2,5 | | | | Бутанол pH 7,0 | | | |
|--------------------|-------------------------|-------|-------|-------|-------------------|-------|-------|-------|----------------|-------|-------|-------|
| | 01.10 | 03.01 | 19.02 | 19.04 | 01.10 | 03.01 | 19.02 | 19.04 | 01.10 | 03.01 | 19.02 | 19.04 |
| Генеративные почки | | | | | | | | | | | | |
| 0,20 | 99 | 98 | 99 | 95 | 107 | 115 | 111 | 106 | 86 | 88 | 94 | 90 |
| 0,40 | 104 | 94 | 101 | | 98 | 107 | 114 | 108 | 90 | 89 | 92 | 88 |
| 0,60 | 99 | 97 | 99 | 99 | 103 | 111 | 112 | 108 | 90 | 92 | 88 | 94 |
| 0,80 | 94 | 95 | 100 | 94 | 99 | 100 | 111 | 120 | 88 | 83 | 88 | 85 |
| 1,00 | 102 | 92 | 99 | 97 | 96 | 113 | 109 | 116 | 88 | 82 | 86 | 73 |
| Вегетативные почки | | | | | | | | | | | | |
| 0,2 | 95 | 97 | 100 | 102 | 87 | 90 | 100 | 100 | 77 | 78 | 98 | 100 |
| 0,4 | 102 | 103 | 112 | 103 | 95 | 93 | 103 | 98 | 87 | 87 | 99 | 101 |
| 0,6 | 100 | 106 | 106 | 106 | 91 | 91 | 91 | 100 | 74 | 85 | 90 | 99 |
| 0,8 | 104 | 100 | 101 | 100 | 91 | 94 | 88 | 95 | 76 | 86 | 95 | 100 |
| 1,0 | 93 | 102 | 98 | 107 | 87 | 102 | 100 | 101 | 67 | 66 | 99 | 83 |

Примечание. В указанные сроки отбора проб генеративные почки были 01.10 на этапе "формирование спорогенной ткани пыльника", 03.01 - "тетрады микроспор", 19.02 - "микроспора", 19.04 - "пыльца".

цветка) уровень гиббереллинов низкий, затем в период листопада и вхождения почек в глубокий покой количество гиббереллинов повышается, достигая максимума после выхода из покоя на этапе "микроспора". Динамика гиббереллинов в вегетативных почках также связана с периодом покоя. После окончания покоя (декабрь - январь) их количество возрастает, но в отличие от генеративных почек весной, в период активизации ростовых процессов снова падает, тогда как в генеративных почках количество гиббереллинов сохраняется на достаточно высоком уровне.

4. **Фенольные соединения в почках.** Содержание фенольных соединений в генеративных почках персика максимальное в период начала дифференциации (вторая половина июля) и минимальное весной в период цветения (табл. 3.). Вегетативные почки имеют свои отличительные особенности. Уровень фенолов в зимнее время в этих органах выше, чем в генеративных, и снижение наблюдается только весной (март - апрель), что, по-нашему мнению, связано с меньшей интенсивностью ростовых

Таблица 2

Содержание гиббереллинов (баллы) в почках персика сорта Спартак

| Почки | Август | Сентябрь | Октябрь | Ноябрь | Декабрь | Январь | Февраль | Март | Апрель |
|--------------|---------------|---------------|---------------|-----------------------------------|---------------|---------------------------|---------------|-----------------|-----------------|
| Генеративные | $\frac{1}{1}$ | $\frac{2}{1}$ | $\frac{2}{2}$ | $\frac{2}{1}$ | $\frac{3}{2}$ | $\frac{4^*}{\text{след}}$ | $\frac{5}{2}$ | $\frac{3}{0}$ | $\frac{5}{0}$ |
| Вегетативные | $\frac{1}{1}$ | $\frac{1}{1}$ | $\frac{2}{2}$ | $\frac{\text{след}}{\text{след}}$ | $\frac{2}{1}$ | $\frac{4^*}{1}$ | $\frac{4}{2}$ | $\frac{2.5}{1}$ | $\frac{1.5}{0}$ |

Примечание. Над чертой содержание гиббереллиноподобного вещества с Rf 0.71, под чертой – с Rf 0.41. В указанные сроки отбора проб генеративные почки были в августе-сентябре на этапе "закладка органов цветка", в октябре-декабре - "формирование спорогенной ткани пыльника", в январе - "тетрады микроспор", в феврале - "микроспора", в марте-апреле - "пыльца", * - почки вышли из глубокого покоя.

процессов. Коэффициент корреляции между накоплением сухой массы почки и содержанием в ней фенолов для генеративных почек составил $r = 0,90$, для вегетативных - $r = 0,92$.

Биосинтез фенолов обусловлен деятельностью определенных компартментов клетки: эндоплазматический ретикулум, митохондрии, микротельца и хлоропласты, причем доля участия последних превалирует [8]. А так как в зимне-весеннее время погодные условия не благоприятствуют процессам фотосинтеза, то, естественно, синтез фенолов в хлоропластах ограничен, и для поддержания определенного уровня фенолов в увеличивающихся в размерах клетках зачатков цветка идет дополнительное перераспределение имеющихся фенолов, поскольку они являются необходимыми компонентами биосинтеза клеточных структур.

Таблица 3

Содержание фенольных веществ в генеративных почках персика сорта Спартак

| Дата | Этап морфогенеза | Количество фенолов | | |
|--------|---|-----------------------|-----------------------|------------------|
| | | в % на сырое вещество | в % на сухое вещество | в мг на 10 почек |
| 8.IX | Закладка органов цветка | 8,7 | 17,0 | 7,8 |
| 30.IX | | 7,9 | 15,0 | 12,7 |
| 27.X | Формирование спорогенной ткани пыльника | 7,4 | 14,5 | 11,9 |
| 16.XI | | 6,0 | 12,4 | 12,1 |
| 2.XII | | 6,4 | 12,9 | 14,5 |
| 17.XII | | 7,6 | 14,8 | 17,3 |
| 6.I | Тетрады микроспор | 5,1 | 10,8 | 11,9 |
| 20.I | Микроспора | 5,4 | 11,4 | 13,3 |
| 4.II | Микроспора | 4,4 | 9,9 | 13,0 |
| 23.II | Пыльца | 4,0 | 9,5 | 11,8 |
| 16.III | Пыльца | 2,0 | 6,6 | 12,2 |
| 9.IV | Пыльца | 1,5 | 6,6 | 24,4 |

В период органогенеза цветка, когда цветковые зачатки очень малы, основное количество фенолов приходится на долю кроющих чешуй, выполняющих защитную и трофическую роль. Очевидно, к этому следует добавить еще и регуляторную роль, так как кроющие чешуи непосредственно взаимодействуют с окружающей средой, и через них идет информация в зачатки цветка. По мере роста элементов цветка изменяется весовое соотношение чешуи / цветковый зачаток и в последнем увеличивается содержание фенолов. Например, концентрация полифенолов у сорта Спартак в январе на этапе "тетрады микроспор" в чешуях была 11,9%, в цветковых зачатках 5,77%, в марте на этапе "пыльца" в чешуях 10,2% и в цветковых зачатках 9,0%.

Дисперсионный анализ экспериментальных данных по пяти сортам показал, что влияние этапов развития генеративных почек на содержание в них фенолов составляет $\eta^2 = 0,75$, $\rho = 0,999$.

Среди выделенных фенолов нами идентифицированы хлорогеновая, изохлорогеновая и неохлорогеновая кислоты, два производных пара-кумаровой кислоты (пара-кумароилхинные кислоты), флаваноны нарингенин и прунин. О наличии в генеративных почках персика хлорогеновой кислоты, нарингенина и прунина сообщают В.И. Кривенцов, К. Анандараджа, А.А. Садыков, Х.И. Исаев, А.И. Исмаилов [12, 17].

Все выделенные нами фенольные соединения являются ингибиторами ростовых процессов [7, 5]. При использовании в качестве биотеста пыльцы персика было установлено, что степень подавления процесса прорастания пыльцы при добавлении фенолов зависела от концентрации вещества и его химической природы. Самый слабый ингибитор роста - хлорогеновая кислота, за ней следуют изохлорогеновая кислота и прунин. Сильными ингибиторами являются нарингенин, а также производные пара-кумаровой кислоты.

Поскольку хлорогеновая кислота в количественном отношении является основным фенольным соединением на протяжении всего периода развития почки, то динамика ее содержания повторяет динамику суммарного содержания фенолов. Что же касается флаванонов, то прослеживается четкая закономерность: вхождение в глубокий покой сопровождается увеличением уровня флаванонов, выход из него – падением их концентрации [5]. В целом влияние этапов морфогенеза на содержание нарингенина в почках составило $\eta^2 = 0,42$, $\rho = 0,99$. В специально поставленных опытах была изучена динамика содержания флаванонов после выхода из покоя на этапе формирования мужского гаметофита [5]. В этом опыте испытывались температуры от +3° (нижний предел формирования мужского гаметофита у персика) до +16° (верхний предел). Как и следовало ожидать, интенсивность формирования мужского гаметофита, и также рост почек зависели от температуры опыта. Аналогичные различия получены и по содержанию флаванонов. Во всех вариантах опыта переход к этапу "пыльца" сопровождается гидролизом нарингенина, но при температурах +3° и +6° отмечалось небольшое увеличение количества прунина, тогда как при более высоких температурах содержание этого флаванона не изменялось.

В вегетативных почках флаванонов больше, но, так же, как и в генеративных, отмечено снижение их уровня к весне.

5. Соотношение регуляторов роста в генеративных почках. Рассматривая гормональную регуляцию морфогенеза генеративных почек персика как результат сбалансированного действия стимулирующих и ингибирующих факторов [11], мы попытались объединить разрозненные экспериментальные сведения по регуляторам роста (табл. 4.). Для этого содержание и активность регуляторов роста были выражены в баллах, причем пятью баллами оценивалось содержание регулятора в период его

Таблица 4

Динамика содержания (баллы) ингибиторов и стимуляторов роста на основных этапах морфогенеза генеративных почек персика

| Тип регулятора | Вещество | Уплотнение конуса нарастания | Органогенез цветка | Спорогенная ткань пыльника | Микроспора | Пыльца |
|----------------|----------------------|------------------------------|--------------------|----------------------------|------------|--------|
| Ингибиторы | Хлорогеновая кислота | 3 | 5 | 1.5 | 1 | 0.5 |
| | Нарингенин | 0 | 1-2 | 4-5 | 2-0.5 | 0 |
| Стимуляторы | Гиббереллины | 0 | 0-2 | 2-3 | 4-3 | 3-5 |
| | Ауксины | 5 | 0-0.5 | 1.5 | 2 | 2-3 |
| | Цитокинины | 1 | 1 | 3 | 4 | 4-5 |

максимума. Установлено, что начальный этап морфогенеза почки (уплощение конуса нарастания) контролируется ауксинами, при этом превалирует фракция щелочных ауксинов. В период органогенеза цветка усиливается действие таких ингибиторов, как хлорогеновая кислота. По мере прохождения покоя, который совпадает с этапом формирования спорогенной ткани пыльника, в почках накапливаются сильные ингибиторы, такие, как нарингенин. В этот же период отмечено постепенное увеличение пула гиббереллиноподобных веществ. Выход из покоя и дальнейшее развитие почек контролируется соотношением ауксинов, цитокининов и гиббереллинов с преобладанием последних на фоне низкого уровня фенольных ингибиторов. В табл. 4. нет данных об участии в регуляции морфогенеза таких важных гормонов, как этилен и абсцизовая кислота. Корреляция между содержанием абсцизовой кислоты и покоем была обнаружена у почек березы, яблони, смородины и бука, однако у почек персика подобной корреляции не оказалось [2].

Таким образом, процессы развития генеративных почек персика регулируются путем взаимодействия гормонов и веществ негормональной природы. Взаимодействие между этими соединениями частично связано с прямым влиянием одних на активность других, частично на их биосинтез (метаболическая вилка). По нашим данным, фенольные соединения участвуют в процессах окисления ИУК. Хлорогеновая кислота и ее изомер неохлорогеновая кислота выступают в роли ингибиторов ауксиноксидазы, производные пара-кумаровой кислоты обладают стимулирующим действием на ауксиноксидазу. Антигиббереллиновым действием в отношении синтеза и активности амилазы характеризуется нарингенин [5].

Выводы

1. Сравнительное изучение содержания веществ гормональной природы: ауксинов, гиббереллинов, цитокининов и фенольных ингибиторов роста в генеративных и вегетативных почек выявило различия в динамике их соотношения, связанные со специализацией почки.

2. Начальный этап дифференциации почек на генеративные и вегетативные характеризуется максимальным уровнем содержания веществ ауксиновой природы, период органогенеза цветка – накоплением хлорогеновой кислоты. Во время формирования спорогенной ткани пыльника синтезируются сильные ингибиторы роста (нарингенин и прунин) и отмечается накопление цитокининов и гиббереллинов.

3. Весеннее развитие генеративных почек контролируется соотношением ауксинов, цитокининов и гиббереллинов на фоне низкого уровня фенольных ингибиторов роста.

Список литературы

1. Витковский В.Л. Морфогенез плодовых растений. - Л.: Колос, 1984.- 207с.
2. Дерфлинг К. Гормоны растений. Системный подход.- М.: Мир, 1985.- 304с.
3. Елманов С.И. Зимнее развитие цветочных почек персика и абрикоса // Труды Никит. ботан. сада.-1959. - Т. 29.- С.251-263.
4. Елманова Т.С. Морфофизиологическое изучение генеративных почек персика в связи с зимостойкостью // Бюл. Никит. ботан. сада.- 1987.- Вып.64 - С.76-80.
5. Елманова Т.С. Фенольные соединения персика. Деп. ВИНТИ №0287. 0046765, 1987, 54с.
6. Елманова Т.С. Содержание гиббереллиноподобных веществ в почках персика в связи с зимостойкостью // Труды Никит. ботан. сада. – 1989. - Т.108. - С.21-36.
7. Елманова Т.С., Шевченко С.В. Реакция мужского гаметофита на действие фенольных соединений // Бюл. Никит. ботан. сада. – 1985.- Вып. 56. - С.83-86.
8. Запрометов М.Н. Фенольные соединения растений. Биосинтез, превращения и функции // Новые направления в физиологии растений. - М.: Наука, 1985. - С.143-162.
9. Исаева И.С. Органогенез плодовых растений. -М., 1977. – 135с.
10. Кефали В.И. Рост растений и природные регуляторы // Физиология растений. – 1978. - Т.25. Вып.5. - С.975-990.
11. Кефали В.И. Природные ингибиторы как факторы регуляции роста // Фитогормональная регуляция роста и развития растений. – Киев: Наукова думка, 1985. - С.110-116.
12. Кривенцов В.И., Анандараджа К. Сезонные изменения нарингенина и хлорогеновой кислоты в почках персика в период покоя // Физиология и биохимия культурных растений. - Т.5.- С.61-64.
13. Кулаева О.Н. О механизме действия цитокининов // Рост растений и природные регуляторы. - М.: Наука. - 1977. - С.216-234.
14. Кулаева О.Н. О регуляции экспрессии генов в растительных клетках // Физиология растений – 1978. - Т.25, Вып.5. - С.990-1088.
15. Мазин В.В., Шашкова Л.С. Изучение природных цитокининов // Рост растений и природные регуляторы. - М.:Наука, 1977.- С.122-142.
16. Николаева М.Г. Методы определения фитогормонов и фенольных веществ - Л.:Наука, 1979.- 79с.
17. Садыков А.А., Исаев Х.И., Исмаилов А.И. Полифенолы коры корней и цветков *Persica vulgaris* // Химия природных соединений. – 1975. – Вып.2. - С.281-282.

18. Серебряков Э.П. Методы количественного определения гиббереллинов в растительных объектах // Рост растений и природные регуляторы. - М.: Наука, 1977 - С.105-121.

19. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. - М.: Мир, 1984. – 512 с.

Content of growth regulators in the peach buds

Elmanova T.S.

Common regularities in the level changes of auxins, gibberellins, cytokinins and phenol inhibitors in generative peach buds were studied. It was determined that initial stage of morphogenesis is controlled with auxins. At the period of flower elements formation the influence of such inhibitors as chlorogen acid become more intensive. During the rest period which is coincide with the stage of anther sporogen tissue formation passing strong inhibitors of phenol nature are accumulated, gradual increase of gibberellin substances pool was observed. Issue from the rest and further buds' development are controlled with correlation of auxins, cytokinins and gibberellins, with the predominance of gibberellins on the background of phenol inhibitors low level.

ИЗМЕНЕНИЯ В МЕТАБОЛИЗМЕ ПЕРСИКОВ И НЕКТАРИНОВ ПРИ ИХ ИНОКУЛЯЦИИ МУЧНИСТОЙ РОСОЙ И ОБРАБОТКЕ 2,4-ДИНИТРОФЕНОЛОМ

Т. Б. ГУБАНОВА, кандидат биологических наук; А.И. ЛИЦУК, доктор биологических наук; Г.В. ОВЧАРЕНКО, кандидат сельскохозяйственных наук

За последние годы достигнут определенный прогресс в изучении механизмов устойчивости растений к инфекционным болезням и неблагоприятным факторам среды. Согласно современным представлениям, иммунитет растений – это система защитных реакций, направленных не только против возбудителей инфекционных болезней, но и против всего чужеродного, проникающего в организм извне и возникающего в нем самом [14].

Анализ литературы, посвященной вопросам устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды и инфекционным болезням, позволил сделать вывод, о том, что в растительном организме кроме строго специфических систем защиты от фитопатогенов, появившихся как результат коэволюции растения-хозяина и паразита, существуют также неспецифические защитные системы, действующие на всех уровнях организации растения, чем достигается сохранение его внутреннего постоянства и функциональной целостности. Такие механизмы могут проявляться как активные ответные реакции, либо функционировать в качестве пассивных или конституциональных защитных систем, обусловленных видовыми или индивидуальными особенностями растения. Конституциональную устойчивость обуславливают особенности структурной организации клеточных стенок и мембран, цитоплазмы, химического состава тканей и их анатомического строения [7]. В частности, особенности химического состава растения могут определять его пригодность в качестве питательной среды для развития патогена, что особенно важно при изучении устойчивости к биотрофам.

Исследованиями Ю.А. Волчкова, Т.И. Исачкиной [5] установлена прямая зависимость устойчивости персиков к мучнистой росе и клястероспориозу от толщины кутикулы и количества железок с нижней стороны листа. Эти же анатомические особенности являются показателями ксероморфности и, следовательно, характеризуют степень устойчивости к обезвоживанию. Четко выраженные анатомические и морфологические различия, связанные с устойчивостью, наблюдаются в основном у генетически отдаленных видов. У близкородственных видов или сортов культурных растений одного вида не всегда удается выделить морфологические особенности, которые отличают устойчивую к стрессу форму, от неустойчивой [10]. Таким образом, при изучении механизмов устойчивости близкородственных растительных форм особую актуальность приобретает определение связанных с ней физиолого-биохимических характеристик, поскольку именно они в силу своей высокой по сравнению с анатомическими структурами мобильностью, определяют индивидуальные адаптивные возможности растения.

Еще одним существенным моментом при изучении устойчивости растений к болезням является зависимость нормального функционирования систем защиты от условий внешней среды. Изучение характера развития эпифитотий в различные годы показывает, что массовое поражение персиков мучнистой росой приходится на засушливый период. Есть данные, свидетельствующие о том, что сильные зимние морозы и холодная затяжная весна предшествуют эпифитотиям парши на яблоне [12]. По Ван дер Планку [4], взаимодействия хозяина, патогена и среды составляют

равносторонний треугольник, а скорость проникновения инфекции есть суммарный показатель генетической устойчивости хозяина, агрессивности патогена (инфекционной нагрузки), количества осадков, относительной влажности и температуры воздуха и всех других факторов любого происхождения. В этом отношении интересны исследования Л. А. Ищенко и М. В. Горленко [8], проведенные на сортах яблони с различной степенью устойчивости к парше. Ими установлено, что при заражении сеянцев яблони возбудителем парши в условиях оптимальных температур происходит четкое разделение сортов по степени устойчивости и типу реакции на инфицирование. При действии низких температур устойчивые и среднеустойчивые сорта поражаются с такой же интенсивностью, что и сильно восприимчивые. Исходя из выше изложенных фактов, можно заключить, что абиотический стресс в значительной мере снижает устойчивость растения к инфекционным болезням, вероятно, вызывая нарушения в функционировании иммунных систем. Следовательно, можно предположить, что те растения, которые обладают способностью переносить действие неблагоприятных факторов абиотического происхождения без развития выраженных аномалий, смогут сохранить имеющийся уровень устойчивости к фитопатогенам даже в условиях, способствующих возникновению эпифитотий. Выявление таких растительных форм и изучение их физиологических характеристик должно стать доминирующей задачей на современном этапе познания защитных механизмов растений. С целью проверки высказанных предположений нами были изучены некоторые физиологические характеристики, обычно используемые при определении засухоустойчивости (осмотический и водный потенциалы) видов, сортов и форм персиков и нектаринов с различной степенью устойчивости к мучнистой росе, а также уровень повреждения мембран; вызванного инфицированием и действием 2,4-динитрофенолом (ДНФ).

Объекты и методы исследований

В качестве объектов исследований нами были использованы виды, сорта и формы персиков и нектаринов с различной степенью устойчивости к мучнистой росе из коллекции плодового отдела Никитского ботанического сада: устойчивые - персик Давида (*Persica davidiana* Carr.), персик мира (*P. mira* (Koehne) Koval. et Kost.), сорт персика ферганского Товарищ (*P. vulgaris* Mill. subsp. *Ferganensis*), межвидовой гибрид нектадиана 26-76 (*P. vulgaris* x *P. davidiana*); среднеустойчивые гибридные формы персик мира x Царевна-лебедь, Ветеран x Товарищ; сильно восприимчивые к мучнистой росе сорт персика обыкновенного (*P. vulgaris* Mill.) Ветеран и нектарин Лола. Исследования проводились в полевых условиях и в лаборатории при искусственном заражении отрезков листьев персиков конидиями гриба *Sphaeroteca pannosa* var. *persicae* Woronich. Степень пораженности изучаемых сортообразцов оценивали по 4-балльной шкале (табл. 1). Для определения содержания легкорастворимой формы белка (цитоплазматический белок) использовали листья семидневного возраста, которые брали непосредственно с деревьев. Навеску (1г) растирали в 10 мл трис-глицинового буфера pH 8,4, центрифугировали в течение 15 мин при 4200 оборотах в минуту для осаждения фрагментов клеточных стенок и внутриклеточных структур.

Таблица 1

Пораженность мучнистой росой (в баллах) видов, сортов и гибридных форм персиков и нектаринов в коллекции Никитского ботанического сада, 1991-1992 гг.

| Виды, сорта, формы | июль | август |
|------------------------------|------|--------|
| Персик Давида | 0 | 1 |
| Персик мира | 2 | 2 |
| Товарищ | СВЧ | СВЧ |
| Нектарин Лола | 4 | 4 |
| Ветеран | 3 | 3 |
| Ветеран х Товарищ | 2 | 2 |
| Персик мира х Царевна-лебедь | 2 | 2 |
| Нектадиана 26-76 | СВЧ | СВЧ |

СВЧ – реакция сверхчувствительности.

В супернатанте количество белка фотоколориметрическим методом с амидочерным [3]. Осмотический (φ_s) и водный (φ_w) потенциалы тканей листьев измеряли психрометрическим методом [6].

Для определения влияния инфицирования и обработки ДНФ на состояние клеточных мембран был поставлен эксперимент по искусственному заражению отрезков листьев персиков и нектаринов возбудителем мучнистой росы. Листья, по возможности сложенные лодочкой, брали с деревьев в утренние часы. Быстро доставляли в лабораторию и раскладывали в стерильные чашки Петри на ватные фильтры, смоченные 0,004% раствором бензимидазола. Под листья подкладывали стерильные предметные стекла. Срез листа закрывали стерильной полоской ватного фильтра, смоченного в растворе бензимидазола в той же концентрации. Часть отрезков листьев заражали конидиями *Sph. rapposa*, прикасаясь к ним ранее заразившимися листьями. В течение всего эксперимента в лаборатории поддерживалась оптимальная для развития гриба температура 18-22 °С.

Такое же количество отрезков листьев подвергалось действию 10^{-3} М ДНФ, добавленного по 1 мл в чашки Петри. Затем чашки закрывали с целью сохранения влажности. Для изучения процессов экзосмоса отрезки листьев помещали в дистиллят из расчета 20-40 мл на 1 г сырых листьев. Через 2 часа определяли количество ионов K^+ и нингидринпозитивных веществ (НПВ), перешедших в раствор. Измерения количества ионов K^+ и НПВ, выделившихся из тканей листьев, осуществляли через 24, 78, 124, 144 часа с момента нанесения инокулюма и обработки ДНФ. Количество ионов K^+ в инкубационном растворе измеряли с помощью мембранного ион-селективного электрода на иономере И-135. Содержание НПВ определяли фотоколориметрическим методом с нингидрином. Повторность опытов в полевых исследованиях пятикратная, в эксперименте по искусственному заражению – трехкратная. Экспериментальные данные обработаны статистически по методу условных отклонений для малых выборок [6].

Результаты и обсуждение

Определение уровня осмотического и водного потенциалов тканей листьев видов и сортов персиков и нектаринов, контрастных по устойчивости к мучнистой росе, а также средне устойчивых гибридных форм позволило установить следующую

закономерность: листья высоко устойчивых сортообразцов (персик Давида, персик мира, Товарищ, Нектадиана 26-76) характеризуются высоким уровнем осмотического и водного потенциалов, сильно восприимчивые сорта (Ветеран, нектарин Лола) – низким уровнем этих показателей, среднеустойчивые гибридные формы (Ветеран х Товарищ и персик мира х Царевна-лебедь) занимают промежуточное положение (табл.2). Наши данные согласуются с результатами, полученными ранее на других культурах [16], в том числе и на персиках [2]. Считается, что уровень осмотического и водного потенциалов определяет пассивную устойчивость, поскольку для нормального поступления веществ из клетки растения-хозяина в гифу гриба-паразита необходимо, чтобы осмотическое давление клеточного сока в гифе значительно превышало осмотическое давление в клетках растения [9]. Аналогичная зависимость установлена при определении водорастворимой формы белка в листьях персиков и нектаринов: относительно более высокая концентрация белка характерна для сортообразцов устойчивых к *Sph. pannosa* (табл. 3). Корреляционный анализ перечисленных показателей позволил сделать вывод об их взаимозависимости поскольку большое количество цитоплазматического белка способствует увеличению концентрации клеточного сока, а значит высокому уровню осмотического и водного потенциалов (табл.4).

Таблица 2

Значения осмотического (φ_s) и водного (φ_w) потенциалов (бары) в тканях листьев персиков и нектаринов с различной степенью устойчивости к мучнистой росе

| Виды, сорта, формы | φ_s | φ_w |
|-------------------------------|-------------|-------------|
| Персик Давида | -27,10±0,03 | -18,71±0,01 |
| Персик мира | -23,43±0,03 | -17,07±0,03 |
| Товарищ | -23,13±0,03 | -17,62±0,02 |
| Ветеран | -19,71±0,03 | -14,01±0,01 |
| Нектарин Лола | -18,41±0,03 | -14,07±0,04 |
| Ветеран х Товарищ | -21,68±0,23 | -14,43±0,07 |
| Персик мира х Царевна- лебедь | -20,09±0,01 | -15,18±0,04 |
| Нектадиана 26-76 | -24,21±0,11 | -18,14±0,06 |

Таким образом, можно считать, что установленные нами различия изучаемых параметров у контрастных по устойчивости к мучнистой росе видов, сортов, и гибридных форм определяют конституциональную устойчивость. Основываясь на результатах исследований, проводившихся ранее и свидетельствующих о том, что уровень водного потенциала тканей листьев персиков является показателем устойчивости этой культуры к засухе [11], а также исходя из общеизвестного положения о способности некоторых белков благодаря наличию в их структуре гидрофильных группировок связывать внутриклеточную воду, мы считаем, что величины осмотического и водного потенциалов, количество цитоплазматического белка в листьях персиков и нектаринов являются показателями устойчивости их как к действию стрессоров абиотической природы, так и к возбудителям инфекционных болезней, иными словами – показателями неспецифической конституциональной устойчивости.

Таблица 3

Количество водорастворимого белка в листьях персиков и нектаринов с различной степенью устойчивости к мучнистой росе

| Виды, сорта, формы | Количество белка в мг на 1 г сырых листьев |
|------------------------------|--|
| Персик Давида | 8,34 ± 0,04 |
| Персик мира | 8,23 ± 0,04 |
| Товарищ | 9,65 ± 0,04 |
| Ветеран | 5,19 ± 0,02 |
| Нектарин Лола | 5,24 ± 0,04 |
| Ветеран х Товарищ | 7,76 ± 0,02 |
| Персик мира х Царевна-лебедь | 7,12 ± 0,01 |
| Нектадиана 26-76 | 9,46 ± 0,02 |

Таблица 4

Коэффициенты корреляции между изучаемыми показателями

| Виды, сорта, формы | Белок/ | Белок/ | φ_w/φ_s |
|------------------------------|-------------|-------------|-----------------------|
| | φ_s | φ_w | |
| Персик Давида | 0,68 | 0,33 | 0,12 |
| Персик мира | 0,61 | 0,56 | 0,94 |
| Товарищ | 0,62 | 0,50 | 0,83 |
| Ветеран | 0,47 | 0,51 | 0,83 |
| Нектарин Лола | 0,83 | 0,72 | 0,96 |
| Ветеран х Товарищ | 0,64 | 0,36 | 0,78 |
| Персик мира х Царевна-лебедь | 0,61 | 0,56 | 0,94 |
| Нектадиана 26-76 | 0,65 | 0,54 | 0,66 |

В настоящее время считается доказанным, что одной из первых реакций растения на раздражение (в том числе и неблагоприятного характера) является изменение регуляторных функций клеточной мембраны, выражающееся в изменении ее проницаемости. Если эти изменения не носят выраженного аномального характера, принято считать, что они являются признаком адаптации и свидетельствуют об устойчивости растения к стрессу. У неустойчивых к стрессу растительных форм такие изменения имеют патологическую направленность и являются следствием возрастания энтропии в живой системе. Инфицирование в лабораторных условиях отрезков листьев персиков и нектаринов грибом *Sph. pannosa* позволило определить степень повреждения мембран у сортообразцов с различной степенью устойчивости.

Экспериментально установлено, что конидии *Sph. pannosa* прорастают в течение 24 часов. К этому же моменту начинается выход ионов K^+ и НПВ из тканей листьев персиков, причем более интенсивный из листьев неустойчивых сортов (рис. 1,2). С течением времени, прошедшего с момента инокуляции, наблюдалось непрерывное увеличение интенсивности экзосмоса ионов K^+ и НПВ из тканей листьев сортов с низкой степенью устойчивости (Ветеран, нектарин Лола). У высокоустойчивых видов и форм (персик мира, персик Давида, нектадиана 26-76, Товарищ) усиление процессов экзосмоса менее выражено, а через 124 часа выход веществ из

тканей практически прекращается. Следовательно, можно считать, что устойчивость персиков к мучнистой росе определяется устойчивостью мембраны, иными словами, клеточные мембраны устойчивых видов и сортов персиков в меньшей степени подвержены повреждению, в результате чего затрудняется развитие болезни. На других видах растений достоверно установлено, что проникновение возбудителя болезни в клетки устойчивых и неустойчивых форм растений происходит одинаковым путем [1], при этом клеточные стенки и мембраны являются одним из первых барьеров, которые встречает патоген на своем пути в клетку, играя роль компонентов пассивной устойчивости.

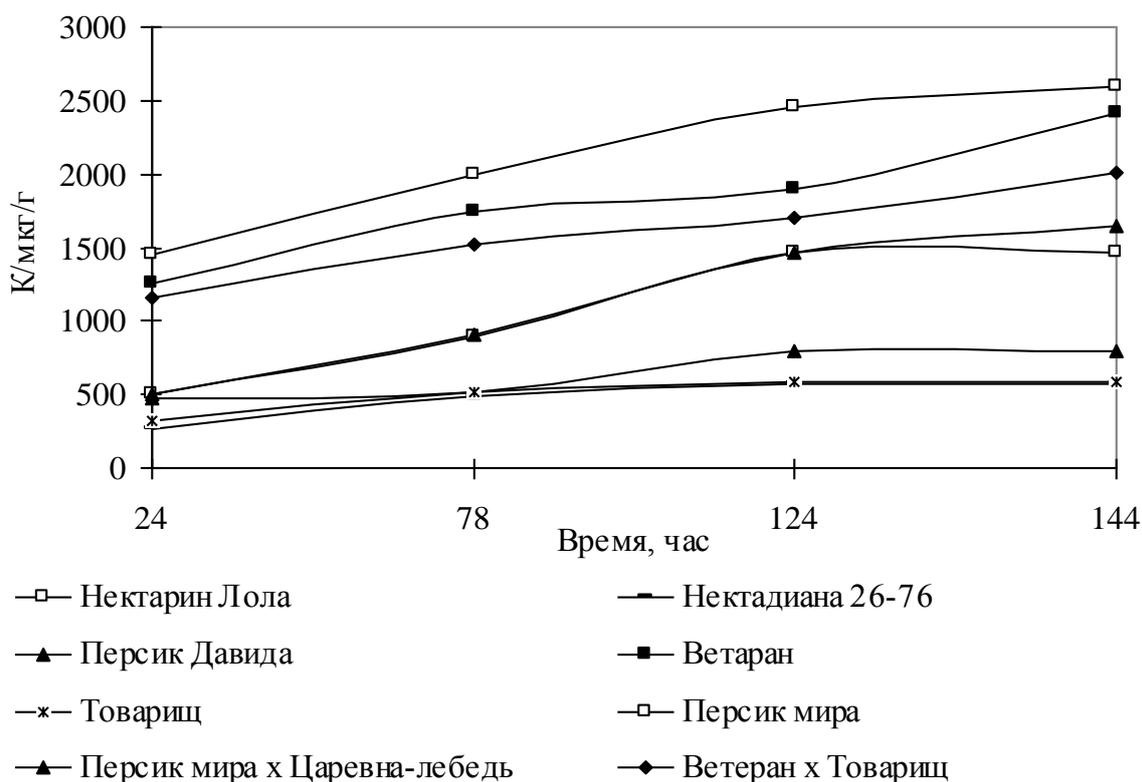


Рис.1. Изменение интенсивности экзосмоса ионов K^+ (мкг/г сырого вещества) в зависимости от времени, прошедшего с момента инокуляции.

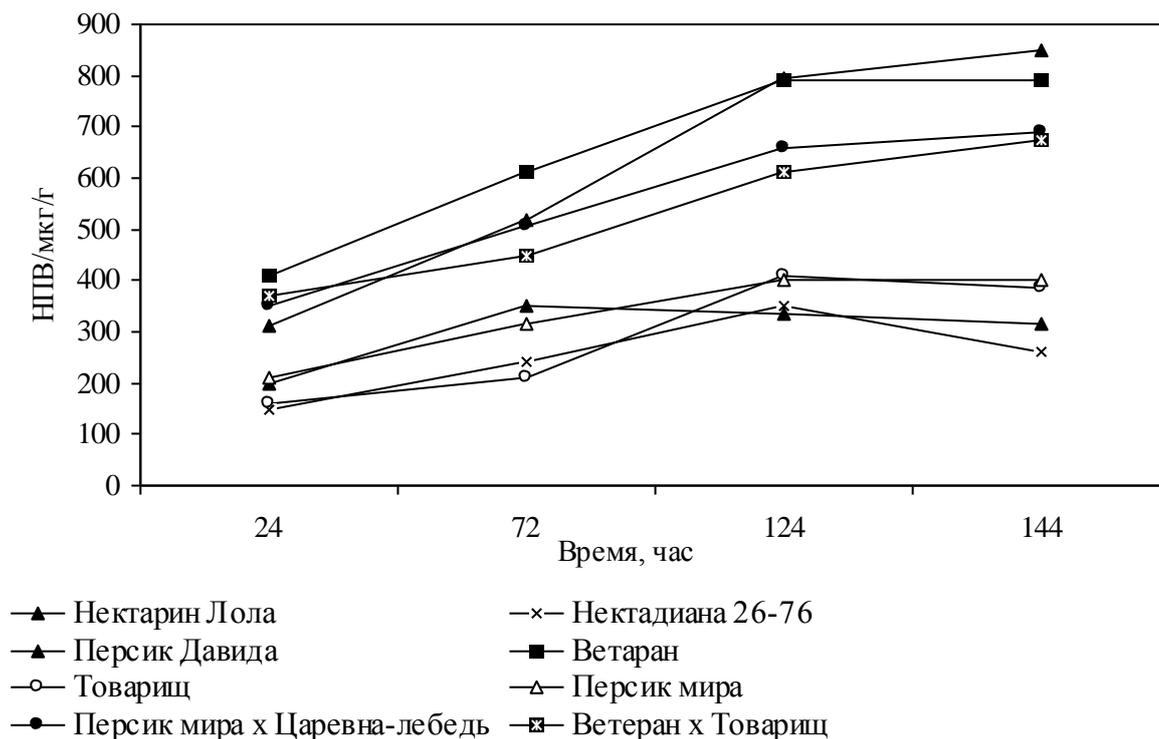


Рис. 2. Изменение интенсивности экзосмоса нингидринпозитивных веществ в зависимости от времени, прошедшего с момента инокуляции.

При изучении влияния ДНФ на состояние клеточных мембран нами получены сходные результаты (рис.3,4): экзосмос ионов K^+ и НПВ из листьев персиков и нектаринов, контрастных по устойчивости к мучнистой росе, с течением после экспозиционного времени был наиболее интенсивным у неустойчивых образцов; минимальная интенсивность отмечена у высоко устойчивых видов и сортов; среднеустойчивые гибридные формы занимают промежуточное положение. Исходя из этого, можно предположить, что устойчивость мембран также относится к неспецифическим системам защиты. Сопоставляя полученные результаты с данными Р.К. Соляева, М.А. Корзун [15] об участии мембран в процессах осморегуляции при стрессе, мы предполагаем, что рассмотренные нами характеристики являются компонентами неспецифических защитных систем у персиков и нектаринов, которые должны быть учтены при изучении устойчивости данной культуры к инфекционным болезням и неблагоприятным факторам среды, прямо или опосредованно вызывающим состояние водного стресса у растения.

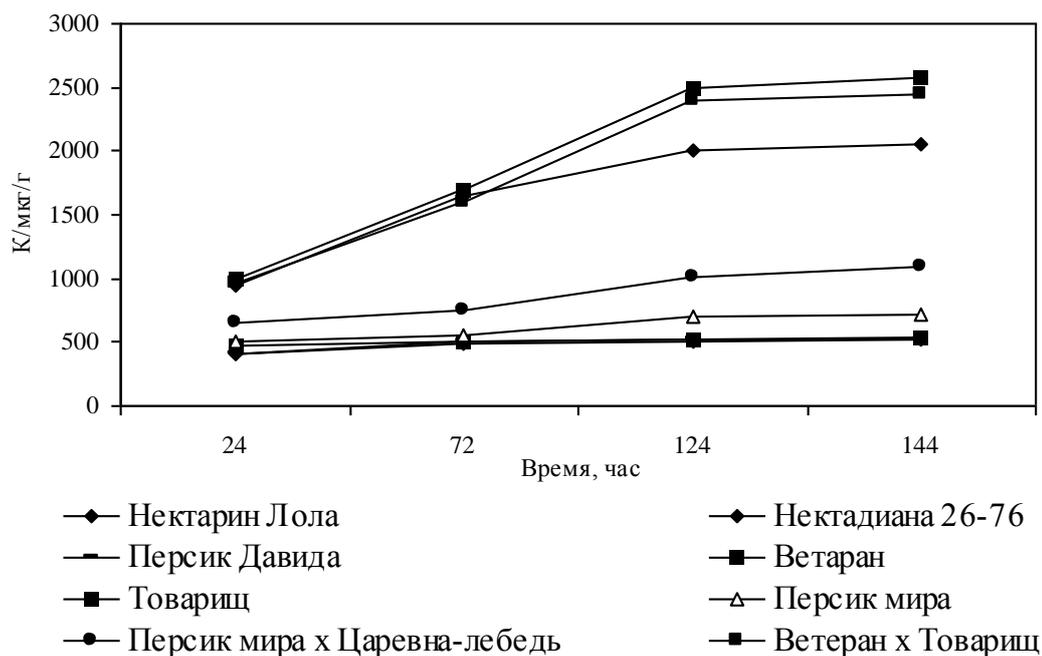


Рис.3. Изменение интенсивности экзосмоса ионов K^+ в зависимости от времени, прошедшего после обработки листьев раствором 2,4-ДНФ

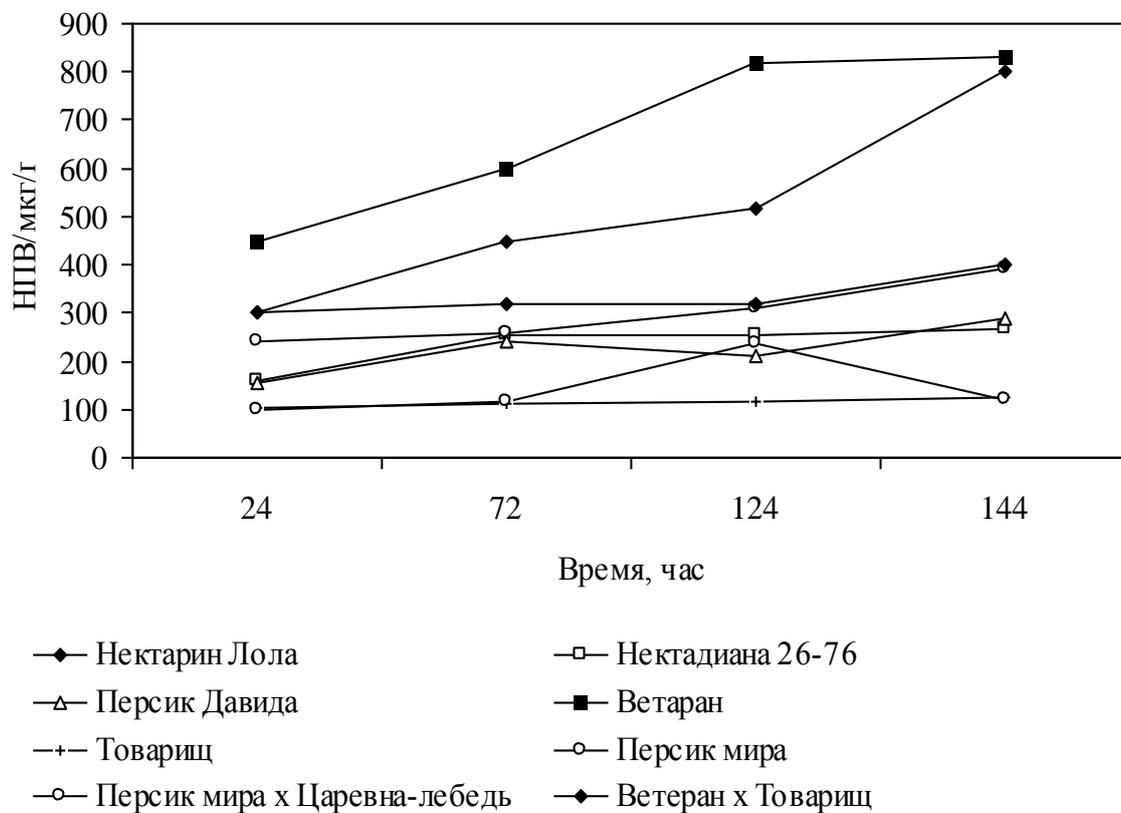


Рис.4. Изменение интенсивности процессов экзосмоса НПВ в зависимости от времени, прошедшего после обработки листьев раствором 2,4-ДНФ.

Выводы

1. Ткани листьев устойчивых к мучнистой росе сортов персиков и нектаринов характеризуются более высоким содержанием белка, осмотическим и водным потенциалом по сравнению с сильно восприимчивыми сортами и формами.

2. Поражение листьев персиков и нектаринов мучнистой росой увеличивает проницаемость плазмалеммы для ионов K^+ и $НРВ$, причем интенсивность экзосмоса тем сильнее, чем менее устойчив сорт.

3. Количество белка, величины осмотического и водного потенциалов, интенсивность процессов экзосмоса могут быть использованы для диагностики персиков и нектаринов на устойчивость к мучнистой росе.

Список литературы

1. Аксенова В.А., Воронков Л.А., Гришкова В.Г. Анализ структурных особенностей клеточных мембран инфицированных растений в связи с их устойчивости к фитопатогенам // Молекул. и генетич. механизмы взаимодействия микроорганизмов и высших растений. - Пушино, 1989. С.126-130.

2. Брегадзе А.Г. Мучнистая роса персиков и борьба с ней в Грузинской ССР: Автореф дис. канд. Биол. наук.- Тбилиси, 1997. 25 с.

3. Бузун Г.А., Милешко Л.Ф., Джимухадзе К.М. Определение белка в растении с помощью амидочерного // Физиол. раст. – 1982. –Т. 29. № 1. – С.198-204.

4. Ван дер Планк Л. Устойчивость растений к болезням и вредителям. М.: Колос, 1972. -252 с.

5. Волчков Ю. А., Исачкина Т.И., Радецкий В.П. Идентификация форм персиков, устойчивых к мучнистой росе и кластероспорозу по морфотипу листа // Тез. докл. Всесоюз. Совещ. по иммунитету растений к болезням и вредителям. – Рига, 1986. - С. 20-22.

6. Глобус А.М. Экспериментальная гидрофизика почв. -Л.: Гидрометеиздат, - 197 с.

7. Гойман Э. Инфекционные болезни растений. - М.: ИЛ, 1954. – 164 с.

8. Горленко М.В., Ищенко Л.А. Активность окислительных ферментов у различных по устойчивости к парше сортов яблони // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отдел биол. –1965. -№2. – С. 90 - 92.

9. Горленко М.В. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным болезням М.: Высшая школа, 1973 – 176 С.

10. Деева В.П. Физиолого-биохимическая природа регуляции адаптивных реакций генетически различных форм растений с помощью физиологически активных веществ // Регуляция адаптивных реакций с.-х. растений. – Кишинев, 1986. – С.11-19.

11. Ильницкий О.А., Лищук А.И. Определение стабильности водного режима в условиях атмосферной и почвенной засухи // Методические рекомендации по селекции плодовых культур / Под. ред. Лищука А.И. М.: ВАСХНИЛ, 1991. – С.40-43.

12. Ищенко Л.А., Инденко И.Ф., Котов Л.А., Пономаренко В.В. Наследование устойчивости к парше у различных форм яблони в связи с особенностями хозяина, паразита и среды // Бюл. ЦГЛ им. В.И. Мичурина. – 1982. – Вып.39. – .114-123.

13. Лакин Г.Ф. Биометрия М.: Высшая школа, - 1990. – 351 с.

14. Метлицкий Л.В., Озерецковская О.Л. Биохимия иммунитета, покоя и старения растений. М.: Наука, 1984. – 64 с.

15. Соляев Р.К., Корзун А.М., Пузанов В.И. О значении стрессового состояния мембран в осморегуляции растительных клеток // Ферменты, ионы, биоэлектrogenез у растений. – Горький. 1984. – С. 33-37.

16. Попкова К.В. Учение об иммунитете растений. – М.: Колос, 1973. – 23 с.

Changes in metabolism of peaches and plumpeaches under their inoculation with *Sphaeroteca pannosa* and treatment by 2,4- dinitrophenol.

Gubanova T.B., Lishchuc A. I., Ovcharenko G.V.

The quantity of albumen, osmotic and hydrogen potential in the leaves of species and forms of peaches and plumpeaches with the contrast great of firmness to the *Sphaeroteca pannosa* are defined. It was found out that leaves of firm kinds and forms the characterized with high albumen content, and osmotic potential and low intensivity of exosmos iones K^+ and NPS under the infection.

О ПОЛОВОЙ РЕПРОДУКЦИИ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ СОРТОВ КИВИ В КРЫМУ

О.И. КИРИЛЛОВА, кандидат биологических наук; А.А. ЧЕБОТАРЬ, доктор биологических наук

Киви (*Actinidia deliciosa* L.F.) – многолетняя быстрорастущая плодовая лиана, с высоким содержанием витаминов в плодах. Потребление только одного плода весом 20 г позволяет удовлетворить суточную потребность человека в витамине С. Сочетание сбалансированного соотношения минеральных солей и высокое содержание в плодах витамина С (300 мг%) повышает сопротивляемость организма к инфекционным заболеваниям, увеличивает количество гемоглобина в крови, положительно действует на восстановление тканей и укрепление мышц. Наличие в плодах протеолитического фермента актинидина препятствует свертыванию крови и способствует перевариванию пищевых продуктов.

Первые сорта киви получены в Новой Зеландии в начале XX века, здесь же начато ее интенсивное промышленное возделывание. В последние годы данная культура интродуцирована в США (Калифорния) и ряде стран Западной Европы. Для Украины киви – малоизвестное растение, способное произрастать лишь в регионах с субтропическим климатом.

Интродукционно-селекционная работа с новой культурой предусматривает изучение, прежде всего, репродуктивной сферы, которая у данного растения, как показал анализ зарубежной литературы, изучена фрагментарно [11, 18, 23, 24].

Цель наших исследований – дать морфобиологическую характеристику развития репродуктивной сферы четырех сортов киви, интродуцированных на Южном берегу Крыма (ЮБК).

Объекты и методы исследований

Исследования проведены в Никитском ботаническом саду в 1990-1993 гг. Объекты исследования: сорта киви (Аббот, Бруно и Монти – с пестичными цветками, Томури – с тычиночными). Прорастание пыльца на рыльце пестика цветка и рост пыльцевых трубок изучали согласно методике И. Кхо и Д. Байера (по А.И. Литваку) [3].

В основу изучения жизнеспособности пыльца положена методика Д.А. Транковского [7]. Пыльцу проращивали в растворах сахарозы концентрации от 2 до 16% (градиент увеличения – 2%), 0,5% и 1% агар-агаровой среде с добавлением сахарозы той же концентрации.

Для изучения мужского и женского гаметофитов, оплодотворения и раннего эмбриогенеза материал фиксировали ежедневно в утренние часы фиксаторами Навашина (10:4:1) и Карнуа (6:3:1). Исследование объектов проведено на временных и постоянных препаратах по общепринятым в цитозембриологии методам [4, 9]. Для окрашивания препаратов использовали ацетокармин и гематоксилин по Гейденгайну.

Изучение препаратов проведено на микроскопах «Biolar» и МБС-9. Рисунки выполнены рисовальным аппаратом РА-2. Экспериментальные данные обработаны методами математической статистики [1].

Результаты и обсуждение

Вегетативно-генеративные почки киви закладываются в период интенсивного роста побегов в год, предшествующий цветению. До зимнего покоя в почках

формируются вегетативные пазушно-примордиальные структуры и верхушечные апикальные меристемы (конус нарастания).

При среднесуточной температуре 5⁰С и влажности воздуха 70% с началом сокодвижения (III декада февраля) отмечали активизацию роста почечных структур, а в III декаде марта – заложение цветковых бугорков.

Дифференциация генеративной сферы киви тесно связана с ростом и развитием побегов. За 10 дней до выдвигания почек наблюдали появление зачаточного кроющего листа, еще через 5-6 дней – 5-7 зачаточных чашелистиков. Распускание почек сопровождалось заложением лепестков венчика и нескольких кругов тычиночных бугорков. К моменту полного раскрытия почки отмечали образование гинецея в виде изогнутого диска вокруг периферии верхушечной апикальной меристемы.

Развитие стенки пыльника, микроспоро-и гаметогенез. В конце марта – начале апреля усиливается активность меристемы тычиночных бугорков. Из наружного слоя меристематического бугорка дифференцируется эпидермис. Затем в ткани меристемы выделяются 4 бугорка, в каждом из которых несколько субэпидермальных клеток становятся археспориальными. Последовательные деления клеток археспория и их производных приводят к формированию стенки микроспорангия и спорогенной ткани.

Стенка микроспорангия сортов киви развивается центробежно по типу двудольных. К особенностям ее строения следует отнести накопление таннинов в цитоплазме клеток эпидермиса, наличие эндотеция и 2-3 средних слоев, которые исчезают к стадии тетрад микроспор и многоядерного секреторного тапетума (рис. 1). Стенка микроспорангия зрелого пыльника киви представлена клетками эпидермиса, заполненными таннинами, и эндотеция с фиброзными утолщениями, которые появляются в период образования тетрад микроспор.

Четыре микроспорангия пыльника объединены попарно связником в две теки. В процессе созревания пыльника перегородки между микроспорангиями в теках разрушаются, их полости объединяются. В зрелом пыльнике под воздействием солнечных лучей они вскрываются одной продольной щелью.

Спорогенные клетки преобразуются в микроспороциты, угловатая форма которых постепенно меняется на округлую, они обособляются одна от другой и свободно располагаются в полости пыльника. В профазе мейоза I вокруг каждого микроспороцита формируется неравномерно утолщенная оболочка. В процессе мейоза образуются тетрады гаплоидных микроспор. Перегородки в тетрадах закладываются по симультанному типу. Расположение микроспор в тетрадах тетрадральное или избилатеральное. После завершения мейоза вокруг микроспор в тетрадах дифференцируются элементы первичной экзины, нарастание которой возрастает после разрушения каллозной оболочки тетрад.

Дальнейшее развитие микроспор в тычиночных и пестичных цветках проходит по-разному. В пыльниках мужских цветков микроспора увеличивается в размерах, вакуолизируется, ядро смещается в пристенное положение, где проходит дифференцирующий митоз, в результате которого образуются генеративная и вегетативная клетки. Генеративная клетка имеет небольшие размеры, линзовидную форму, хроматизированное ядро. Постепенно она смещается в центр пыльцевого зерна. Вегетативная клетка значительно крупнее генеративной, она постепенно вакуолизируется. В зрелом пыльцевом зерне ядро вегетативной клетки смещается из района поры в центр, в клетке исчезает вакуоль.

Зрелое пыльцевое зерно тычиночных цветков 2-клеточное, 28-30 мкм, поперечно-эллиптической или округло-треугольной формы с тремя

крассимаргинатными порами и гладкой экзиной. Спермиогенез происходит в пыльцевой трубке.

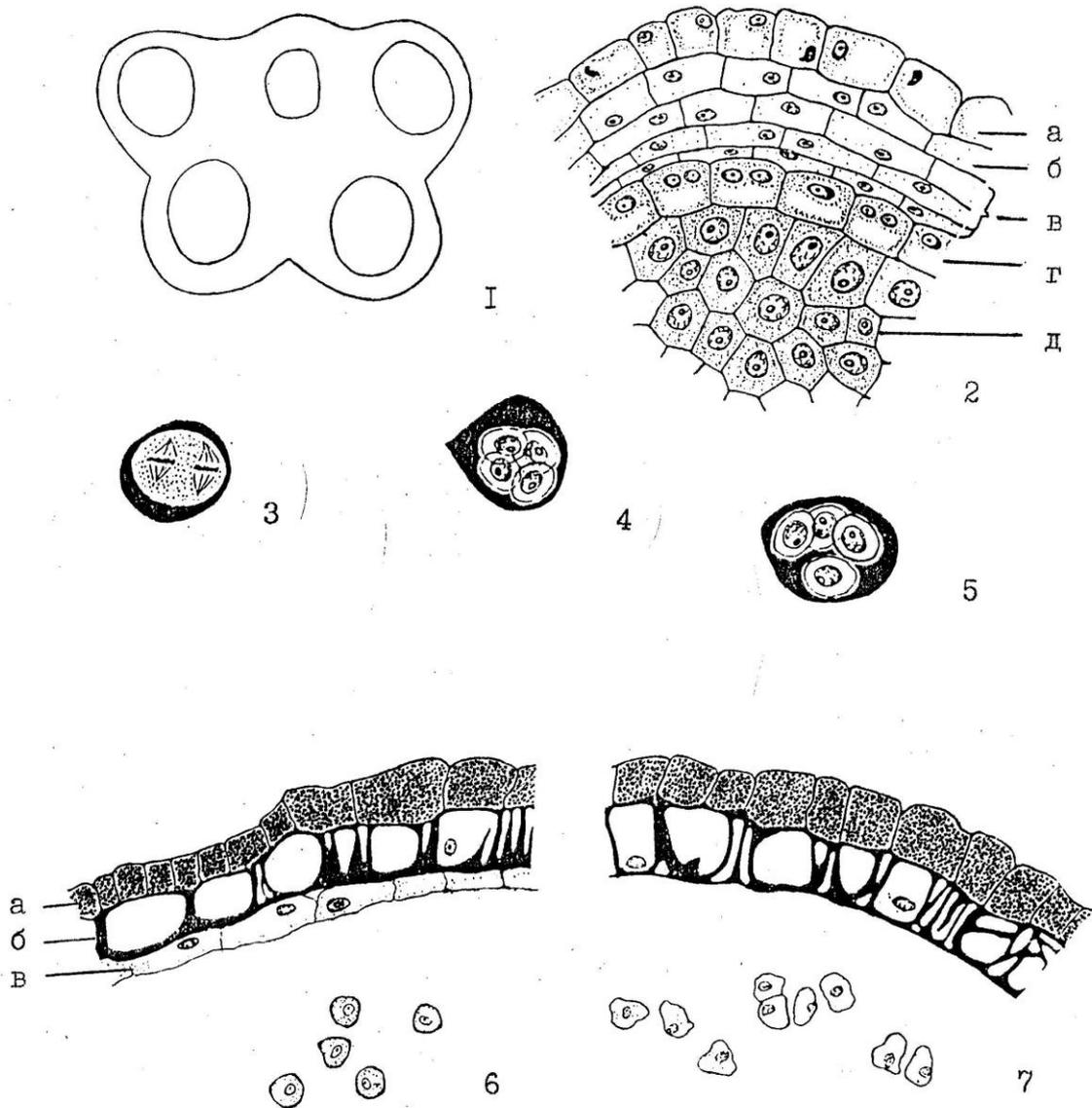


Рис. 1. Развитие пыльника киви: 1) схема поперечного среза четырехгнездного пыльника; 2) стенка микроспорангия на стадии микроспорозитов (а - эпидермис, б - эндотеций, в - средние слои, г - тапетум, д - микроспорозиты); 3-5) тетрады микроспор; 6) стенка микроспорангия мужского цветка на стадии микроспоры (а - эпидермис, заполненный таннином, б - эндотеций, в - средний слой); 7) стенка зрелого пыльника женского цветка с деформированными пыльцевыми зернами.

В пыльниках пестичных цветков после разобшения из тетрад микроспоры дегенерируют: цитоплазма клеток сжимается и отслаивается от спородермы, ядра конденсируются, пыльца становится стерильной.

Установлено, что во все годы изучения пыльца сорта Тогури имела высокую потенциальную жизнеспособность, свыше 90% пыльцевых зерен окрашивалось ацетокармином. Однако ее фактическое прорастание на питательных средах не превышало 45% (рис. 2).

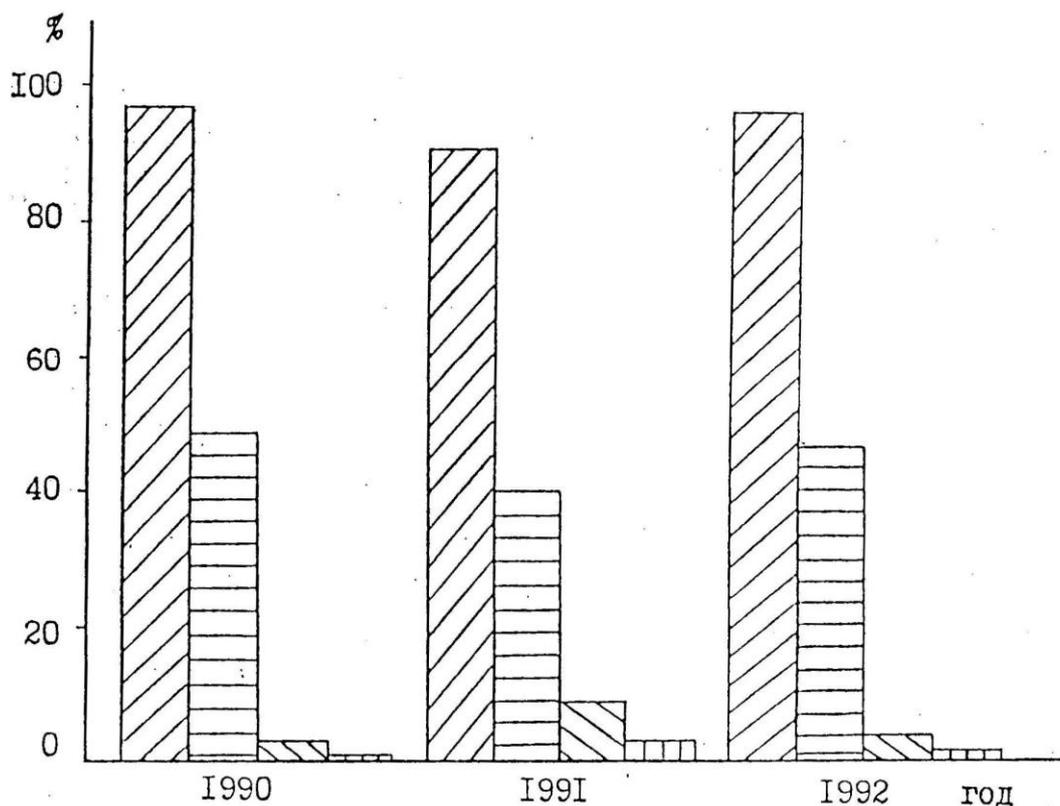


Рис. 2. Жизнеспособность пыльцевых зерен киви сорта Тогури (1990-1992 гг):

-  - жизнеспособные пыльцевые зерна
-  - проросшие пыльцевые зерна
-  - стерильные пыльцевые зерна
-  - аномальные пыльцевые зерна

Стерильность пыльцы за годы исследований составляла около 6%, однако если в период микроспорогенеза и формирования пыльцевых зерен среднесуточная температура опускалась до 10-12⁰С при влажности воздуха ниже 60%, стерильность возрастала до 12%. В эти годы отмечали появление полностью аномальных стерильных бутонов, а также увеличение микроспор в тетрадах, гигантские и карликовые пыльцевые зерна.

Пыльца киви мелкая, сыпучая, легко разносится ветром и быстро теряет жизнеспособность: уже через 2-3 дня после раскрытия цветка.

Таким образом, нашими исследованиями и исследованиями отечественных и зарубежных авторов установлено, что развитие генеративной сферы киви начинается с закладки вегетативно-генеративных почек в период интенсивного роста побегов в год, предшествующий цветению [5, 8, 15, 24].

Весной в субэпидермальном слое меристемы тычиночного бугорка пыльника киви закладываются клетки археспория. Стенка микроспорангия развивается по типу двудольных. Археспориальные клетки образуют первичный париетальный и спорогенный слои. Первичный париетальный слой дает начало тапетуму и вторичному париетальному слою, который формирует средние слои и эндотеций.

Полностью сформированная стенка микроспорангия состоит из эпидермиса, эндотеция, 2-3 средних слоев и секреторного тапетума, а в зрелом пыльнике – из эпидермиса и фиброзного эндотеция. Характерной особенностью киви является накопление в процессе жизнедеятельности в клетках эпидермиса танинов.

До стадии микроспоры мужской гаметофит тычиночных и пестичных цветков киви развивается идентично, затем в мужских цветках микроспоры преобразуются в 2-клеточную, чаще всего фертильную, пыльцу; в женских цветках микроспоры дегенерируют.

Стерильность пыльцы покрытосеменных растений обусловлена как генетическими причинами, так и влиянием факторов окружающей среды, вызывающих модификационную мужскую стерильность пыльцы [5, 6, 13, 18, 21]. Новозеландские ученые L. Fraser, C. Harvey [16] считают, что стерильность пыльцы пестичных цветков киви может быть также обусловлена несоответствием развития спорогенной ткани и тапетума еще в премейотический период.

Мы считаем, что стерильность тычиночных цветков киви обусловлена прежде всего генетическими причинами и модификационной мужской стерильностью, которая возрастает в годы, неблагоприятные для цветения, а пестичных цветков – несоответствием развития тапетума и спорогенной ткани.

Установлено и согласуется с исследованиями M.E. Hopping [20] и A.R. Ferguson [14], что пыльца сорта Тогури уже через 2-3 суток утрачивает способность к оплодотворению, что является, по-видимому, одной из причин ее слабого прорастания на питательных средах.

Быстрая потеря энергии прорастания, легкость и сыпучесть пыльцы указывают на невысокую опылительную способность сорта Тогури и необходимость подбора других сортов-опылителей.

Новозеландские ученые также считают этот сорт слабым опылителем и не рекомендуют использовать его в промышленных посадках [15].

Развитие мегаспорангия, мегаспоро- и гаметогенез. Изучение женской генеративной сферы сортов киви показало, что в условиях Крыма за три недели до цветения на плаценте верхней синкарпной завязи закладываются меристематические бугорки 13-28 будущих семязачатков.

Семязачаток киви анатропный, тенуинуцеллярный, унитегмальный. Структура анатропного семязачатка формируется путем более активного деления клеток одной из сторон меристематического бугорка по сравнению с другой. Семязачаток имеет эфемерный однослойный нуцеллус, который редуцируется уже к стадии тетрады мегаспор. Единственный интегумент многослойный. Дифференциация его слоев завершается заложением интегументального тапетума, который примыкает непосредственно к зародышевому мешку.

Проводящая система семязачатка представлена многослойным прокамбиальным тяжем, идущим от фуникулуса к халазе и гипостазе. Гипостаза хорошо выражена.

За 10-15 дней до цветения в субэпидермальном слое нуцеллуса выделяются 1-2 клетки археспория. Только одна из них без отделения кроющих клетки преобразуется в мегаспороцит. Мегаспороцит дает начало линейной тетраде мегаспор. Из халазальной мегаспоры образуется 8-ядерный, 7-клеточный зародышевый мешок (рис. 3). Он округло-треугольной формы, окружен плотным слоем меристематических клеток интегументального тапетума, сохраняющегося вплоть до созревания семени.

В микропилярной части зародышевого мешка находятся две синергиды и яйцеклетка, в центральной – два полярных ядра, в халазальной – три клетки антипод. Полярные ядра сливаются до оплодотворения.

Установлено, что за 1-2 дня до цветения зародышевый мешок полностью сформирован и готов к оплодотворению.

Таким образом, наши исследования и исследования M.R. Vijayaraghavan [24], R. Schmid [23], H.X. An et al. [11] показали, что за три недели до цветения на плаценте завязи закладываются меристематические бугорки будущих семязачатков. Семязачаток киви анатропный, тенуинуцеллятный, однопокровный. Археспорий 1-2-клеточный, но только одна из этих клеток непосредственно преобразуется в мегаспороцит. Он дает начало линейной тетраде мегаспор, и из халазальной мегаспоры образуется моноспорический зародышевый мешок Polygonum-типа.

Т.Б. Батыгина и др. считают, что тенуинуцеллятный семязачаток с очень маленьким и тонким нуцеллусом и единственным интегументом встречается у наиболее высокоорганизованных растений [10]. Интегументальный тапетум в жизнедеятельности зародышевого мешка имеет огромное значение, так как, по мнению В.А. Поддубной-Арнольди [5], он выполняет не только защитную и секреторную функции, но и обеспечивает его согласованный рост. Сохранение у киви интегументального тапетума вплоть до созревания семени позволяет предположить, что он, как и хорошо развитая гипостаза, играет значительную роль в питании зародыша.

Важным моментом в эволюции покрытосеменных растений служит редукция археспория и кроющих клеток [5]. Нами установлено, что только одна из клеток женского археспория киви без отделения кроющих клеток непосредственно преобразуется в мегаспороцит, что характерно только для высокоорганизованных растений. Эти наши данные согласуются с исследованиями H.X. An et al., C.F. Harvey, L.G. Fraser [11, 18].

Однако, как показали наши исследования, для женской генеративной сферы киви наряду с прогрессивными признаками характерны и примитивные. Так, образование на плаценте завязи многочисленных семязачатков можно рассматривать как приспособительную реакцию растения на изменение условий окружающей среды. Т.Б. Батыгина считает, что наиболее распространенный анатропный семязачаток характерен для наиболее примитивных порядков и семейств. Примитивными признаками обладает также моноспорический зародышевый мешок Polygonum-типа с большим числом митозов [10].

Нами установлено, что к моменту раскрытия цветка зародышевый мешок киви полностью сформирован и готов к оплодотворению.

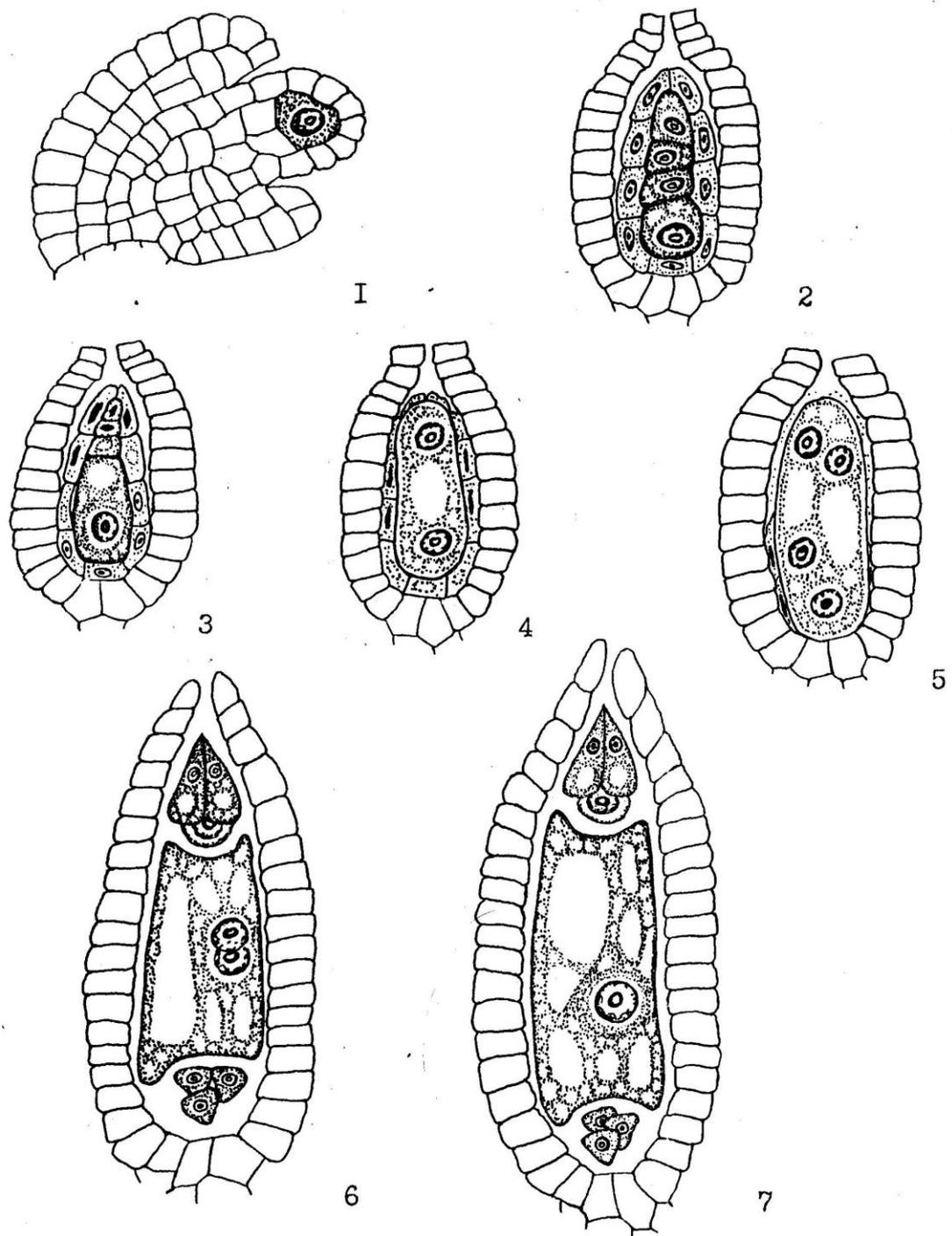


Рис. 3. Семязачаток и зародышевый мешок киви: 1) мегаспороцит, 2) тетрада мегаспор, 3) одноядерный зародышевый мешок, 4) двуядерный зародышевый мешок, 5) четырехядерный зародышевый мешок, 6) семиклеточный зародышевый мешок.

Цветение и опыление. Цветки киви актиноморфные, чашевидные, свободноплепестные, 5-6-членные, до 5,5 см в диаметре у сорта Тофури и до 6 см у женских растений, собранные в соцветие дихазий.

Тычиночный цветок на цветоножке содержит остатки редуцированной завязи и до 250 свободных тычинок, которые располагаются на цветоножке по спирали; пестичный имеет 2-3 круга свободных тычинок и синкарпный гинецей, образованный от срастания нижней части 28-36 плодolistиков. Завязь верхняя многогнездная.

Анализ строения цветка киви показал приспособленность его к опылению как насекомыми, так и ветром. Крупные размеры цветка, яркая окраска лепестков венчика, аромат указывают на приспособленность его к опылению насекомыми. Однако двудомность растений, отсутствие нектарников, обилие и легкость пыльцы свойственны ветроопыляемым растениям.

Зацветают сорта киви в условиях ЮБК в I-II декадах июня при среднесуточной температуре $16,6^{\circ}\text{C}$ и относительной влажности воздуха выше 70%, продолжительность цветения зависит от условий окружающей среды. При благоприятных погодных условиях сорта цветут 6-10 дней, один цветок – 3-4 дня. Низкие температуры в сочетании с высокой влажностью воздуха растягивают продолжительность цветения, что неблагоприятно отражается на опылении сортов.

Исследование процессов опыления показало, что в начале цветения для киви характерна энтомофилия, в конце – анемофилия. Основную роль в опылении киви играют шмели и пчелы, роль других насекомых незначительна (рис. 4).

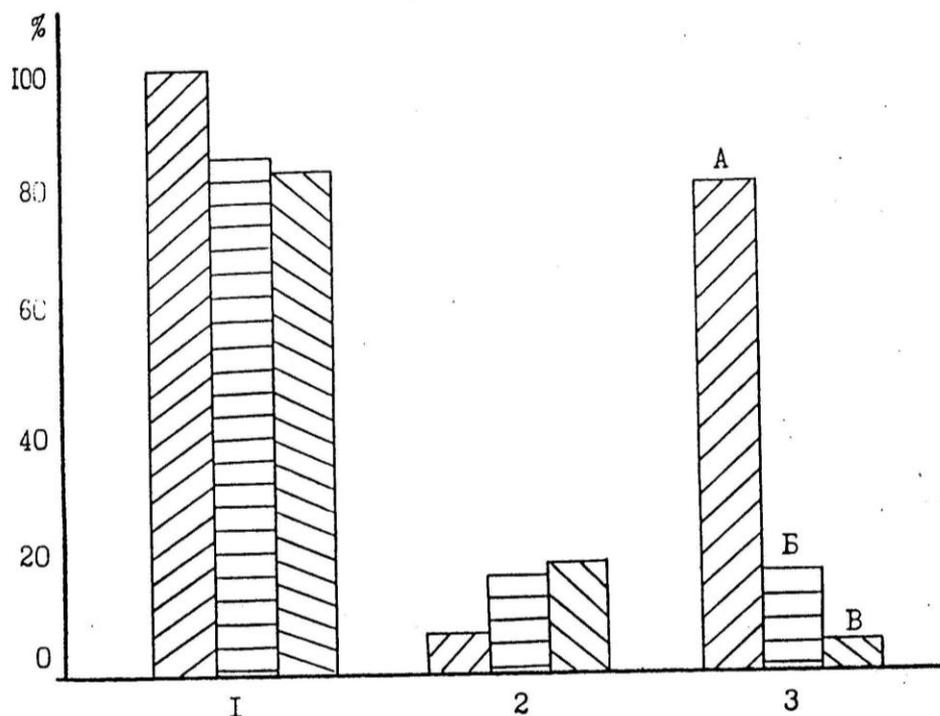


Рис. 4. Опыление сортов киви в условиях Южного берега Крыма (1990 – 1992 гг): 1) % цветков, опыленных насекомыми, 2) % цветков, опыленных ветром, 3) % посещения цветков насекомыми (А – шмели, Б – пчелы, В – другие насекомые)



- сорт Монти,



- сорт Бруно,



- сорт Аббот.

В конце цветения цветки киви теряют привлекательность для насекомых, и их активность падает. В это время, как и при неблагоприятных погодных условиях, возрастает роль ветроопыления. Качество опыления сортов киви снижает также несовпадение сроков цветения сорта-опылителя Томури с женскими растениями. Сорт Томури начинает и заканчивает цветение на 2-4 дня раньше других сортов, особенно по срокам цветения опережает сорта Аббот и Бруно.

Таким образом, наши исследования, как и исследования A.R. Ferguson, J.L. Graig, A.M. Stewart, позволили установить, что цветок киви приспособлен к опылению насекомыми и ветром [15, 17]. По нашему мнению и мнению J.L. Graig, A.M. Stewart [17], эффективное опыление киви могут обеспечить только насекомые. Ветроопыление можно рассматривать как приспособительную реакцию растений к неблагоприятным погодным условиям.

Оплодотворение и эмбриогенез. Установлено, что на рыльце пестика пыльца прорастает через 1-2 часа после опыления, а через 24-36 часов пыльцевые трубки достигают микропиле семязачатка. Двойное оплодотворение проходит через 48-96 часов после опыления. При благоприятных погодных условиях процессы оплодотворения в многочисленных семязачатках киви протекают дружно в течение 48-72 часов, если же среднесуточная температура воздуха опускалась до 10-12⁰С, и шли дожди, оплодотворение растягивалось до 96 часов и более и снижалось количество оплодотворенных семязачатков. Оптимальными для процессов опыления и оплодотворения на ЮБК являются среднесуточные температуры 19-22⁰С и влажность воздуха выше 70%. В период оплодотворения разрушаются антиподы. Слияние спермия со вторичным ядром центральной клетки опережает по времени оплодотворение яйцеклетки. После непродолжительного покоя первичное ядро эндосперма приступает к делению. Эндосперм клеточный. Зигота, как правило, начинает делиться, когда в зародышевом мешке 4-12 клеток эндосперма. Зародыш развивается по Solanad-типу и заканчивает развитие на 100-110 день после оплодотворения. В зрелом семени зародыш прямой, цилиндрической формы, занимает 1/3 его объема. Питательные вещества накапливаются в эндосперме и двух сердцевидных семядолях.

Семя киви темно-коричневого цвета, эллиптической формы, 2-3 мм длиной. Бугорчатые покровы семени образованы из многослойного интегумента. Наружный его слой преобразуется в семенную кожуру или тесту. Средние слои сдавливаются между эпидермисом и интегументальным тапетумом и разрушаются. Интегументальный тапетум зрелого семени представлен слоем уплощенных клеток, заполненных таннином. Плод киви – густоопушенная, многосемянная сочная ягода бурого цвета и яйцевидной формы.

В годы исследований формирование урожая киви зависело от погодных условий в период цветения и оплодотворения (табл.).

На Южном берегу Крыма на количество и качество плодов киви большое влияние оказывают условия выращивания. Низкая агротехника и недостаток влаги в период роста и развития завязи приводит к сбросу растениями части урожая и формированию мелких уродливых плодов.

Таким образом, установлено и согласуется с исследованиями R. Schmid [23], Н.Х. An et al. [11], что прорастание пыльцы на рыльце пестика, рост пыльцевых трубок в тканях столбика цветка и оплодотворение киви тесно связаны с условиями окружающей среды.

Двойное оплодотворение проходит у киви по премитотическому типу. Нами не выявлено отклонений в данном процессе от классической схемы, данной В.А. Поддубной-Арнольди [5].

C.F. Harvey, L.G. Fraser установили, что у проэмбрио киви на 2-клеточной стадии развития наступает состояние покоя продолжительностью не менее 60 дней [18]. Нами, как и M.R. Vijayaraghavan [24], такой факт не отмечен, что, по-видимому, можно объяснить различными условиями произрастания культуры. Зародыш киви развивается по Solanad-типу, детально описанному P. Macheshwari [22].

Наши исследования, как и исследования P. Costa, K. Ryugo [12], M.E. Hopping [19], показали, что качество опыления и завязывания плодов киви зависит от погодных условий в период цветения и оплодотворения. Размеры плодов и величина урожая культуры тесно связаны с количеством семян в плодах и условиями влагообеспеченности и питания в период их формирования. Проведенные исследования, анализ отечественной и зарубежной литературы позволили выявить критические периоды в жизнедеятельности киви при интродукции на ЮБК.

Наиболее критическими оказались мейоз и период формирования пыльцы. В это время в тычиночных и пестичных цветках киви проходит редукция: в мужских – гинецея, в женских – андроцея. Эволюционная целесообразность этого явления заключается в смене гомозиготности на гетерозиготность, обусловленной перекрестным оплодотворением. Потомство двудомных растений обладает большей генотипической изменчивостью, чем однодомных, и становится более жизненным [2].

Формирование урожая киви сорта Монти в условиях ЮБК (1990-1992 гг.)

| Показатели | Годы | | | НСР ₀₉₅ |
|--|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|--------------------|
| | 1990 | 1991 | 1992 | |
| Процент завязывания плодов по I ревизии | 78,9 | 89,3 | - | - |
| Процент завязывания плодов по II ревизии | 76,3 | 70,0 | - | - |
| Процент завязывания плодов за 30 дней до сбора урожая | 68,4 | 27,6 | - | - |
| Объем плода: <u>высота плода (см)</u> диаметр плода (см) | <u>6,16±0,3</u> 4,27±0,2 | <u>5,00±0,5</u> 3,09±0,3 | <u>6,35±0,4</u> 4,32±0,4 | - |
| Масса плода (г) | 61,58 | 46,24 | 65,18 | 6,67 |
| Количество семян (один плод, шт.) | 772 | 603 | 908 | 244 |
| Вес 1000 семян (г) | 1,20 | 1,03 | 1,36 | 0,23 |
| Урожай на 100 опыленных цветков (кг) | 4,2 | 1,5 | - | 0,08 |

В пестичных цветках киви редукция андроцея приводит к полной стерильности пыльцы, что связано с генетическими нарушениями в мейозе и нарушениями взаимодействия тапетума и спорогенной ткани [15, 16, 18, 23].

В тычиночных цветках образуется пыльца с высокой потенциальной жизнеспособностью, однако она быстро теряет энергию прорастания. Мужским цветкам присуща модификационная мужская стерильность, которая возрастает при неблагоприятных погодных условиях.

Вторым критическим периодом мы считаем фазу цветения и оплодотворения. В это время выявлена высокая чувствительность киви к температуре и влажности воздуха. Неблагоприятные погодные условия растягивают период цветения культуры, снижают качество опыления и завязывания плодов.

При интродукции в условиях Крыма период формирования плодов киви можно также отнести к критическим. Нами установлена тесная связь между влагообеспеченностью растений и количеством и качеством плодов. Киви – растение влажного климата. В условиях сухих субтропиков Крыма у данной культуры резко возрастает потребность во влаге в июне и июле. В июне в период роста побегов закладываются почки урожая будущего года, в июле растут и развиваются плоды. Слабая влагообеспеченность растений в это время вызывает сброс части урожая и формирование мелких уродливых плодов.

Эволюция покрытосеменных растений шла по пути редукции цветка, вследствие которой максимально обеспечено прохождение процессов оплодотворения и развития зародыша при минимальных затратах [2]. Изучение репродуктивной сферы киви позволило выявить как примитивные, так и прогрессивные черты, присущие данной культуре. Киви – реликт третичного периода. Примитивные признаки вида подчеркивают его древность.

К примитивным признакам в репродуктивной сфере киви относятся: спиральное расположение членов цветка, большое число тычинок и пестиков, раздельнолепестность, актиноморфность, верхняя завязь цветка, а также анемофилия, большое количество семязачатков на плаценте завязи, их анатропность, зародышевый мешок Polygonum-типа, прямой двусемядольный зародыш, семя с развитым эндоспермом. Только благодаря выработанной веками высокой приспособленности к влажным субтропикам северного и западного Китая данный вид дошел до наших дней.

Более совершенными и прогрессивными признаками у киви являются: наличие соцветия, 5-членность чашечки и лепестков венчика, синкарпный гинецей, трехбороздчатость пыльцы, раздельнополость цветков, двудомность, энтомофилия, тенуинуцеллярный семязачаток, плод сочная ягода. Совокупность прогрессивных признаков указывает на широкую внутривидовую изменчивость данной культуры, обусловленную ее гетерозиготностью.

Огромное значение в эволюции покрытосеменных растений играет полиплоидия. Киви – гексаплоид с большим числом хромосом ($2n=170$, $2n=174$) [25]. Полиплоидия предопределяет высокий полиморфизм данного вида, который открывает широкие перспективы создания гибридов, экотипов и сортов, приспособленных к местным условиям.

Выводы

1. В почках киви заложение верхушечных апикальных меристем и вегетативных структур происходит в период роста побегов в год, предшествующий цветению.
2. Специализация тычиночных и пестичных цветков следует после заложения диска гинецея: в мужских цветках происходит редукция гинецея, в женских – андроцея.

3. Стенка микроспорангия у всех сортов киви формируется идентично по типу двудольных и на стадии микроспороцитов состоит из эпидермиса, эндотеция, 2-3 средних слоев и секреторного тапетума; в зрелом пыльнике – представлена эпидермисом и фиброзным эндотецием. Перегородки между микроспорами в тетрадах закладываются симультанно. Зрелая пыльца 2-клеточная, поперечно-эллиптической или округло-треугольной формы с тремя красимаргинатными порами и гладкой экзиной. В пестичных цветках мужской гаметофит дегенерирует на стадии микроспоры.

4. Стерильность пыльцы киви обусловлена, прежде всего, нарушениями в геноме. В годы, неблагоприятные для цветения, возрастает модификационная мужская стерильность. Наряду с генетическими причинами стерильность пестичных цветков может быть вызвана несоответствием развития стенки микроспорангия и спорогенной ткани.

5. В условиях Крыма киви зацветает в I-II декадах июня при среднесуточной температуре 16,5⁰ С и влажности воздуха 70%. Продолжительность цветения тесно связана с условиями окружающей среды и составляет 6-10 дней, одного цветка – 3-4 дня, жизнеспособность пыльцы – 2-3 дня. Опыление осуществляется насекомыми и ветром. Качественное опыление возможно лишь при энтомофилии. Роль анемофилии возрастает при неблагоприятных погодных условиях.

6. Семязачаток киви анатропный, тенуинуцеллярный, с эфемерным однослойным нуцеллусом и единственным многослойным интегументом. Археспорий 1-2-клеточный. Зародышевый мешок Polygonum-типа. Двойное оплодотворение проходит по премитотическому типу через 48-96 часов после опыления. Эндосперм клеточный. Зародыш развивается по Solanad-типу.

7. Полноценное завязывание плодов киви возможно лишь в годы благоприятные для цветения и оплодотворения. Недостаток влаги в период роста плодов приводит к их опаданию.

8. Использование выявленных критических периодов в жизнедеятельности киви при интродукции на ЮБК и предрасположенности культуры к широкой внутривидовой изменчивости открывает перспективы создания новых экотипов, гибридов и сортов, приспособленных к местным условиям возделывания.

Список литературы

1. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: МГУ, 1979. – 268 с.
2. Жуковский П.М. Ботаника. – М.: Высшая школа, 1964. – 667 с.
3. Литвак А.И. Люминесцентная макро- и микроскопия в исследованиях плодовых культур и винограда. – Кишинев: Штиинца, 1973. – 112 с.
4. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Колос, 1980. – 304 с.
5. Поддубная-Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений. – М.: Наука, 1976. – 507 с.
6. Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. – М.: Наука, 1984. – 268 с.
7. Транковский Д.А. Метод цитологического исследования пыльцевых трубок и его перспективы // Тр. Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. – 1929. – Т. 2. – 1930.
8. Фрейберг Т.Е. Семейство Actinidiaceae / Сравнительная эмбриология цветковых. Phytolaccaceae – Thymelaeaceae. – Л.: Наука, 1983. – Т. 2. – С. 193-197.
9. Чеботарь А.А. Эмбриология кукурузы. – Кишинев: Штиинца, 1972. – 384 с.

10. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т.Б. Батыгиной. – СПб.: Мир и семья, 1994. – Т. 1. – 320 с.
11. An H.X., Gai D.R., Wang J.R., Qian N.F. Investigations on early embryogenesis of *Actinidia chinensis* Planch. var. *Chinensis* (in Chinese) // *Acta Bot. Sin.* – 1983. – V. 25. – P. 99-103.
12. Costa P., Ryugo K. Indagini preliminari sulla partenocarpia e sullo sviluppo dei frutti di *actinidia* indotto da fitoregolatori esogeni // Eynard I. (coord.). *Incontro Frutticolo. L – Actinidia.* – Torino: Università di Torino, 1978. – P. 137-146.
13. Downes R.W., Marshall D.R. Low temperature induced male sterility in *Sorghum bicolor* // *Austral. J. Exp. and Husb.* – 1971. – V. 11. – P. 352-356.
14. Ferguson A.R. Impollinazione e qualita dei frutti nell'*actinidia* // *Riv. Frutticolt. Ortofloricolt.* – 1970. – V. 52. – N 10. – P. 9-16.
15. Ferguson A.R. Kiwifruit: a botanical review // *Hort. Rev.* – 1984. - V. 6. – P. 1-64.
16. Fraser L., Harvey C. Preparation of protoplasts from microspore tetrads of kiwifruit, *Actinidia deliciosa* (Actinidiaceae) // *Sci. Hort.* – 1988. – V. 37. – N 1/2. – P. 111-121.
17. Graig J.L., Stewart A.M. A review of kiwifruit pollination: were to next? // *N. Zeal. J. Exp. Agr.* – 1988. – V. 16. – P. 385-399.
18. Harvey C.F., Fraser L.G. Floral biology of two species of *Actinidia* (Actinidiaceae). 2. Early embryology // *Bot. Gaz.* – 1988. – V. 149. – N 1. – P. 37-44.
19. Hopping M.E. Supplemental pollination. – // *Proc. Kiwifruit Seminar, Tauranga, 1979.* – N. *Zeal. Min. Agr. Fish.* – Tauranga, 1979. – P. 8-14.
20. Hopping M.E. Kiwifruit: hand pollination to improve fruit size // *Orchardist N. Zeal.* – 1981. – V. 54. – P. 258.
21. Knox R.B. Cytology and developmental physiology of breeding systems in certain grasses // *Ph. D. Thes. Univ.* – Birmingham, 1962.
22. Maheshwari P. An introduction to the embryology of angiosperms. – New York: McGraw-Hill Book Company, 1950. – 453 p.
23. Schmid R. Reproductive anatomy of *Actinidia chinensis* (Actinidiaceae) // *Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr.* – 1978. – Bd. 100. – S. 149-195.
24. Vijayaraghavan M.R. Morphology and embryology of *Actinidia polygama* Franch. & Sav. and systematic position of the family Actinidiaceae // *Phytomorphology.* – 1965. – V. 15. – P. 224-235.
25. Zhang Z.Y. A report on the chromosome numbers of 2 varieties of *Actinidia chinensis* Planch. (in Chinese) // *Acta Phytotaxon.* – 1983. – V. 21. – P. 161-163.

About sexual reproduction of introduced varieties of kiwi in the Crimea

Kirilova O.I., Chebotar A.A.

The formation of male and female generative sphere, flowering, pollination, fertilization and early embryogenesis of 4 varieties of kiwi have been studied in the condition of the Southern Coast of the Crimea. The peculiarities of development of kiwi during introduction and influence of environment on the given processes have been determined. The critical periods in reproduction cycle of culture have been established and the wide variability within the species has been determined.

РАЗВИТИЕ МИКРОСТРОБИЛА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *TAXACEAE*

А.И. РУГУЗОВА

Изучение мужской репродуктивной сферы у видов семейства *Taxaceae* Lindl. было начато в конце XIX – начале XX веков [10, 12, 17, 24]. Работы, посвященные развитию мужской генеративной сферы у видов семейства *Taxaceae*, время от времени обобщались в сводках по эмбриологии голосеменных [4, 22]. Однако большинство авторов изучали развитие мужского гаметофита у *Taxus baccata* L. Остальные виды *Taxaceae* в этом отношении изучены значительно меньше. Развитию микроспорангия у видов *Taxaceae* посвящены единичные работы [1, 19], также выполненные на *T. baccata*.

Цель настоящего исследования – установить закономерности развития микростробила и микроспорангия у некоторых видов семейства *Taxaceae* в условиях культуры в Крыму.

Объекты и методы исследований

Объектами исследований являлись: *Taxus cuspidata* Zieb. et Zucc и *Torreya grandis* Fort., интродуцированные в Никитском ботаническом саду (НБС) и представленные в арборетуме однодомными особями. Фенологические наблюдения и сбор материала для эмбриологических исследований проводили каждые семь дней, а в период мейоза и перед опылением через сутки. Собранные образцы фиксировали по Карнуа (6:3:1), хранили в 70%-ном этаноле. Постоянные препараты готовили по общепринятой в цитозембриологии методике [6]. Толщина срезов 10-12 микрон. Препараты окрашивали метиловым зеленым – пиронином по Унна с подкраской алциановым синим [9]. Анализ препаратов проводили на микроскопе Jenaval, рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты и обсуждение

У *T. cuspidate* и *T. grandis* микростробилы закладываются в июне в пазухах хвоинок на побегах прироста текущего года. В течение июля у обоих видов формируются микроспорофиллы. В августе в субэпидермальном слое микроспорофилла дифференцируются несколько археспориальных клеток, которые выделяются своими крупными размерами, плотной цитоплазмой и большим ядром с одним или несколькими ядрышками (рис. 1 А, 2 А). На ультраструктурном уровне установлено, что в цитоплазме археспориальных клеток много свободных рибосом, а клеточные стенки пронизаны многочисленными плазмодесмами [2]. Археспориальные клетки делятся периклинально и дают начало двум рядам клеток (рис. 1 Б, 2 Б). Слой клеток, расположенных под эпидермисом, еще раз делится периклинально, формируя клетки средних слоев стенки микроспорангия (рис. 1 В, 2 В). Второй слой клеток, сформировавшихся после деления археспория, делится во всех направлениях и образует спорогенную ткань. Клетки средних слоев небольшие, прямоугольной формы, со светлой цитоплазмой и маленьким интенсивно окрашенным ядром с несколькими ядрышками (рис. 1 Г, 2 Г). В процессе развития микроспорангия эти клетки вытягиваются в радиальном направлении, в их цитоплазме появляются вакуоли, ядро принимает удлинено-овальную форму. У *T. cuspidate* клетки средних слоев очень скоро начинают дезинтегрировать и во время мейоза в материнских клетках микроспор полностью лизируют (рис. 1 Д-Ж). У *T. grandis* клетки средних слоев начинают дезинтегрировать на стадии мейоцитов, но лизируют только в период созревания микроспор (рис. 2 Ж-Л). Исследователи, изучавшие формирование стенки

микроспорангия у хвойных растений, чаще всего только упоминают о числе рядов клеток средних слоев, не описывая ни их структуру, ни продолжительность жизни. Хотя имеются сведения, что они играют важную роль в питании спорогенной ткани на ранних стадиях развития [2]. У покрытосеменных растений клетки средних слоев пыльника изучены достаточно хорошо и установлены их многогранные функции: запасаящая (депо крахмала и других питательных веществ), транспорта ассимилянтов, секреторная, механическая, связанная со вскрытием стенки пыльника. Очевидно, что все эти функции (кроме механической) выполняют клетки средних слоев и у голосеменных растений. У обоих изученных нами видов клетки средних слоев на ранних стадиях развития накапливают большое количество крахмала. Его гидролиз проходит постепенно, по мере развития спорогенной ткани.

К началу сентября стенка микроспорангия у обоих видов состоит из трех слоев клеток: эпидермиса, сформированного из антиклинально делящихся клеток поверхностного слоя микроспорофилла, и двух средних слоев, которые окружают активно делящиеся клетки спорогенной ткани. Спорогенные клетки несут крупное ядро с одним или несколькими ядрышками, окруженное плотной цитоплазмой (рис. 1 Г, 2 Г). В центре спорогенной ткани выделяются несколько групп клеток, которые интенсивно окрашены, их протопласт отходит от клеточной стенки, в ядрах заметны признаки дезинтеграции. Особенно много таких клеток было у *T. grandis*, тогда как у *T. cuspidate* их было значительно меньше. Во время дифференциации микроспороцитов эти клетки лизировали. Подобные клетки описаны также у *T. baccata* [19], исследователи полагают, что для этого вида дегенирирующие спорогенные клетки являются нормой развития и служат питательной средой для других спорогенных клеток. С этим можно согласиться, поскольку в это время тапетум еще не сформирован, но появление большого числа дегенирирующих спорогенных клеток у *T. grandis* также может быть вызвано неблагоприятными условиями окружающей среды. У этого вида развитие спорогенной ткани проходит в августе – январе, в период с частой сменой температуры воздуха. К началу сентября клетки самого наружного слоя спорогенной ткани становятся прямоугольными, их клеточные стенки утоньшаются, цитоплазма становится менее плотной, чем в спорогенных клетках (рис. 1 Д, 2 Д) – дифференцируется тапетум. В процессе дальнейшего развития клеток тапетума их цитоплазма уплотняется, ядро увеличивается и делится, кариокинез не сопровождается цитокинезом, и клетки становятся двуждерными (рис 1 Е-К, 2 Е-К). Клетки тапетума у обоих видов дезинтегрируют в период распада тетрад, а полностью лизируют во время формирования пыльцевых зерен. Сформированная стенка микроспорангия у обоих видов состоит из крупных клеток эпидермиса, двух средних слоев, клетки которых вытянуты в радиальном направлении, и одного слоя двуждерных клеток тапетума, которые окружают крупные, многоугольные клетки спорогенной ткани с густой цитоплазмой и большим ядром, занимающим большую часть клетки. К началу ноября у *T. cuspidate* клеточные стенки спорогенных клеток утолщаются, ядра увеличиваются, дифференцируются мейоциты. Электронно-микроскопическими исследованиями установлено, что в это время между плазмолемой и клеточной стенкой начинает формироваться каллозная оболочка, которая окружает микроспороциты, в цитоплазме накапливается большое количество рибосом, в ядре, рядом с ядерной мембраной появляются вакуоли [2,19]. Исследователи считают, что вакуоли в ядре появляются в результате оттягивания внутренней ядерной мембраны в процессе сокращения хромосом. Хромосомы связаны с ядерной мембраной своими концами, и их сжатие начинается от ядерной оболочки. У *T. baccata* вакуоли в ядре были наиболее крупными на стадии пахитены, когда хромосомы были полностью конденсированы. Вакуоли в

ядре исчезают к концу профазы, когда хромосомы теряют связь с ядерной мембраной и движутся к экватору [19].

Мейоз у *T.cuspidate* проходит в третьей декаде ноября – первой декаде декабря. Оптимальные температуры его прохождения от + 6° до + 9° С. У *T.grandis* материнские клетки микроспор дифференцируются к началу января, но мейотически делятся в конце марта – начале апреля. Оптимальная температура прохождения мейоза у этого вида колеблется от + 6° С до + 11°С. Нарушения в мейозе у изученных нами видов вызваны низкими температурами воздуха, что в дальнейшем обуславливает формирование нежизнеспособных микроспор и пыльцевых зерен. У изученных видов продолжительность мейоза в пределах дерева 7–10 дней. Для них характерна асинхронность прохождения мейоза не только в пределах стробила, но и в пределах микроспорангия (рис. 1 З-Ж, 2 З-И).

Благодаря асинхронности протекания мейоза жизнеспособная пыльца образуется при любых погодных условиях. Асинхронность прохождения мейоза характерна и для других хвойных растений [18]. Исследователи объясняют это явление отсутствием у голосеменных растений плазмодесм и цитоплазматических мостиков между микроспороцитами, которые характерны для покрытосеменных растений.

J. Neslor-Harrison [15] пишет, что обмен растворенными в цитоплазме веществами через плазмодесмы обеспечивает синхронность прохождения ранних стадий развития микроспороцитов у покрытосеменных растений.

Тетрады микроспор у *T.cuspidate* формируются по сукцессивному типу (рис. 1 Ж - И), у *T.grandis* – по симультанному (рис. 2 К). Согласно электронно-микроскопическим данным активное участие в формировании клеточных перегородок между ядрами тетрады микроспор принимает пузырьково-микротрубочный комплекс цитоплазмы [3, 2, 20]. Во время формирования перегородок происходит отложение каллозы вокруг микроспор. У обоих видов формируются тетраэдрические и изобилатеральные тетрады микроспор. Клетки тетрады с плотной цитоплазмой, ядро расположено в центре клетки, хроматин равномерно распределен по всему объему ядра в виде крупных глыбок, в цитоплазме видны мелкие крахмальные зерна. У *T.cuspidate* тетрады микроспор формируются в первой половине декабря, а у *T.grandis* – во второй декаде апреля. У *T.cuspidate* иногда вместо тетрады микроспор формируется диада (рис. 1 И). Очевидно, второе деление мейоза в этих клетках не прошло. Изредка встречали диады, несущие по два ядра, по-видимому, мейоз II не завершился цитокинезом. Такие диады, вероятно, формируют нежизнеспособные пыльцевые зерна которые быстро дегенерируют, поскольку в выборках зрелой пыльцы двуядерные пыльцевые зерна не встречаются. Распад тетрад и образование молодых микроспор у *T.cuspidate* проходит во второй половине декабря, а у *T.grandis* в конце апреля – начале мая. У обоих видов микроспоры сферической формы со светлой цитоплазмой, ядро с одним ядрышком расположено в центре клетки (рис. 2 Л). Гранулярно-ритикулярная структура кариоплазмы, характерная для клеток тетрады, в молодой микроспоре исчезает. Созревание микроспор у *T.cuspidate* длится два месяца (январь, февраль), у *T.grandis* этот процесс проходит в течение 20 – 25 суток (первая – вторая декады апреля). В этот период микроспоры значительно увеличиваются, клеточная оболочка утолщается, цитоплазма дифференцируется на две зоны: ядро окружает плотная цитоплазма с большим количеством крахмальных зерен, на периферии клетки цитоплазма светлая, мелко вакуолизирована, с единичными крахмальными зёрнами.

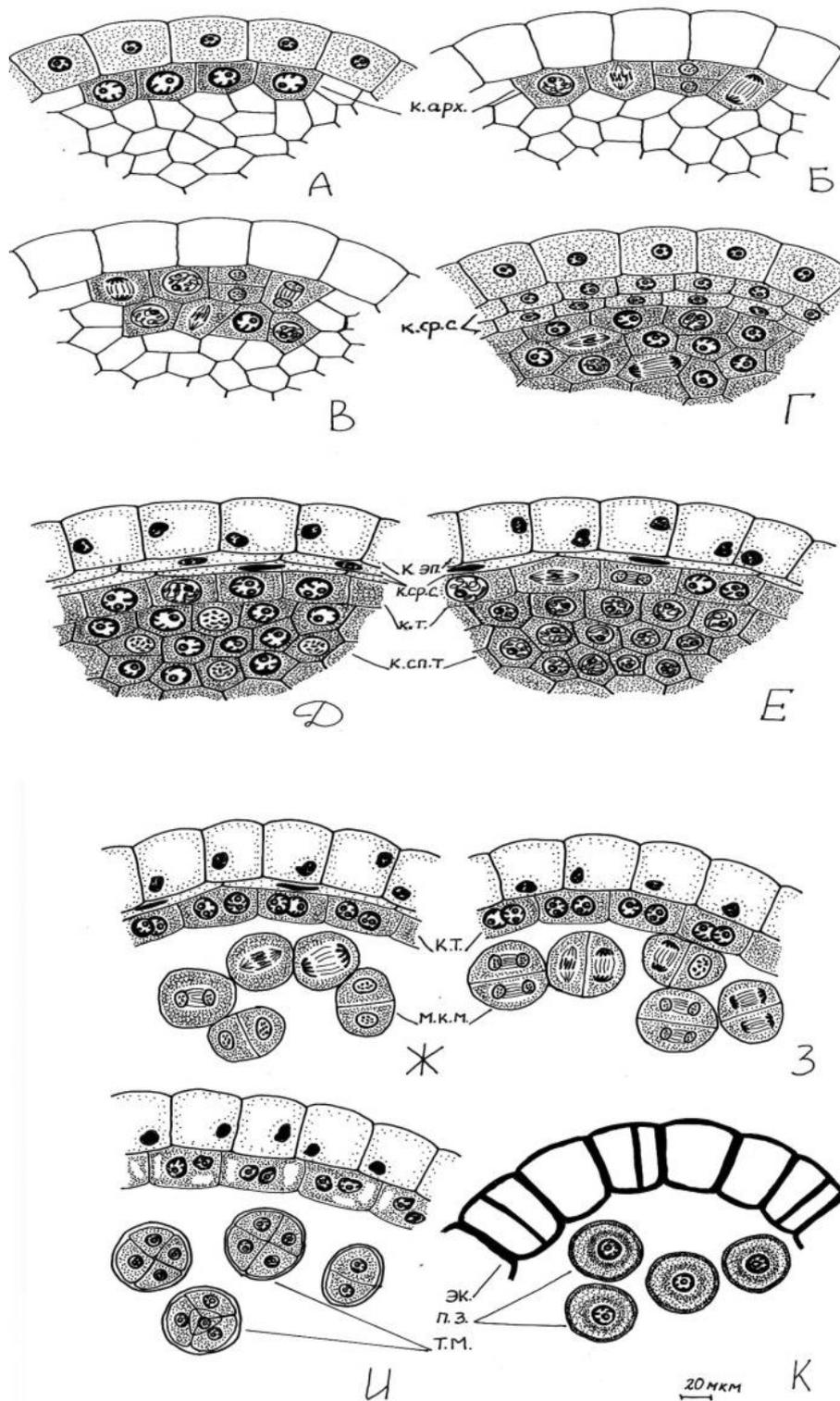


Рис. 1 (А-К) Последовательные стадии развития стенки микроспорангия и пыльцевых зерен у *Taxus cuspidate* (к. арх. – клетки архегония; кл. сп. т. – клетки спорогенной ткани; к. ср. с. – клетки средних слоев; к. эп. – клетки эпидермиса; м. к. м. – материнские клетки микроспор; м. м. – молодая микроспора; п. з. – пыльцевые зерна; т. м. тетрады микроспор; эк. – экзотеций).

В период созревания микроспор все слои стенки микроспорангия (кроме клеток эпидермиса) полностью лизируют. В клетках эпидермиса цитоплазма и ядра также лизируют, клеточные стенки заметно утолщаются, появляются фиброзные утолщения – образуются экзотеции (рис. 1К, 2 М). Образование экзотеция характерно для всех хвойных растений [22]. У *T. cuspidate* в течение марта в микроспорах проходит гидролиз крахмала, ядро увеличивается, цитоплазма несколько уплотняется. В начале апреля микроспорангии трескаются, и пыльцевые зерна высыпаются. Пыльцевые зерна сферической формы, без воздушных мешков, большое ядро интенсивно окрашено и находится в центре клетки (рис. 1 К).

У *T. grandis* ядро зрелой микроспоры делится с образованием двух ядер, которые очень похожи по форме, размеру и структуре кариоплазмы. Но, как только между ядрами формируется клеточная перегородка, ядро, расположенное ближе к дистальному полюсу мигрирует к центру клетки и значительно увеличивается. Другое ядро перемещается к проксимальному полюсу, оно окружено небольшим количеством цитоплазмы, ограниченной клеточной стенкой – формируется небольшая чечевицеобразная антерициальная клетка. Большую часть клетки занимает интенсивно окрашенное ядро с крупным ядрышком (рис. 2 М). Значительный объем пыльцевого зерна занимает клетка трубки с плотной цитоплазмой и большим ядром с ядрышком. Деление микроспоры с образованием антерициальной клетки и клетки трубки проходит у этого вида за неделю до опыления. Пыльцевые зерна сферической формы, без воздушных мешков, двуклеточные, оболочка состоит из экзины и интины, на дистальном полюсе видна небольшая редуцированная проростковая борозда, которая описана и у других видов рода *Torreya*.

Жизнеспособность пыльцевых зерен у *T. grandis* колеблется от 70% до 82%. Вылет пыльцевых зерен из микроспорангия наблюдается во второй половине мая.

Микростробилы у *T. cuspidate* почти сферической формы (1,8-2мм), расположены на короткой ножке. Каждый стробил несет 9 – 11 щитковидных микроспорофиллов с 5 – 9 микроспорангиями, которые расположены радиально.

У *T. grandis* микростробилы эллипсоидные, одиночные, их длина 5 – 7мм. Каждый микростробил несет 25–30 дорсивентральных, с зазубренным верхним краем, микроспорофиллов с 2–4 (чаще 3) свисающими микроспорангиями. Микроспорофиллы расположены на короткой ножке.

У видов семейства *Taxaceae* описаны как одноклеточные пыльцевые зерна [23], так и двуклеточные [20, 13, 11]. Для видов из родов *Taxus*, *Pseudotaxus*, *Austrotaxus* характерны одноклеточные пыльцевые зерна без воздушных мешков. У видов из родов *Amentotaxus* и *Torreya* пыльцевые зерна - двуклеточные. У видов *Austrotaxus* и *Amentotaxus*, как и у *Cephalotaxus*, формируются собрания микростробилов, тогда как для остальных родов этого семейства характерны одиночные микростробилы. У представителей *Taxaceae* микроспорофиллы характеризуются чрезвычайным разнообразием – у *Pseudotaxus* и *Austrotaxus* микроспорофилл состоит из одной ножки, на верхушке которой расположены 2 – 6 микроспорангия; у *Taxus* микроспорофиллы щитковидные, на короткой ножке, с 9 –11 радиально расположенными микроспорангиями; у *Amentotaxus* и *Torreya* на короткой ножке расположены дорсивентральные микроспорофиллы с 2–5 свисающими микроспорангиями. А.Л.Тахтаджян [8] считает, что исходной была радиально-симметричная форма микроспорофилла (как у *Austrotaxus*), от него произошли щитковидные микроспорофиллы (как у *Taxus*) в результате расширения и уплощения его верхушечной части.

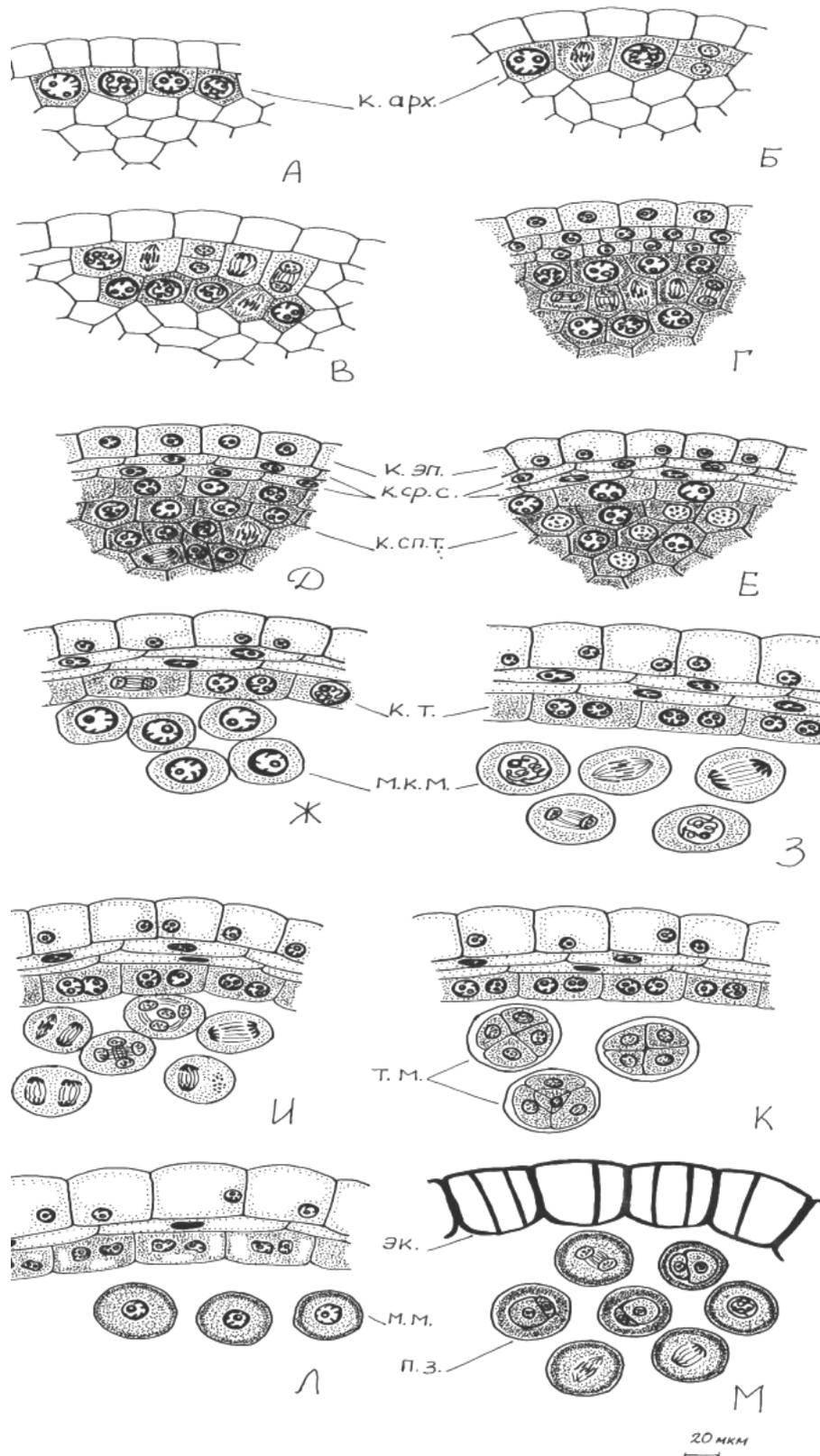


Рис. 2 (А-М). Последовательные стадии развития стенки микроспорангия и пыльцевых зерен у *Torreya grandis* (к. арх. – клетки архегония; кл. сп. т. – клетки спорогенной ткани; к. ср. с. – клетки средних слоев; к. эп. – клетки эпидермиса; м. к. м. – материнские клетки микроспор; м. м. – молодая микроспора; п. з. – пыльцевые зерна; т. м. – тетрады микроспор; эк. – экзотеций).

Дорсивентральный тип микроспорофилла (как у *Torreya*) образовался из щитковидного путем редукции адаксиальных микроспорангиев. Таким образом, у представителей *Taxaceae* можно проследить развитие микроспорофилла от радиально-симметричного через щитковидный до дорсивентрального.

Выводы

1. Мужские репродуктивные органы у обоих видов формируются в пазухах хвоинок на приросте текущего года. Микростробилы одиночные, состоящие из 9–11 микроспорофиллов с 5–9 спорангиями у *T.cuspidate* и из 25–30 микроспорофиллов с 2–4 спорангиями у *T.grandis*.

2. От закладки микростробил до их созревания у *T.cuspidate* проходит 9 месяцев, а у *T.grandis* – 11 месяцев. Последовательно образуются: микроспорофиллы, четырехслойная стенка микроспорангия, спорогенная ткань, микроспороциты, микроспоры, пыльцевые зерна.

3. Для видов характерна асинхронность прохождения мейоза даже в пределах микроспорангия, что обеспечивает формирование жизнеспособной пыльцы при любых погодных условиях. Нарушения в мейозе обусловлены низкой температурой воздуха.

4. Сформированная стенка микроспорангия состоит из эпидермиса, двух средних слоев, одного слоя двухядерных клеток тапетума. В зрелом спорангии она представлена только экзотецием.

5. Тетрады микроспор у *T.cuspidate* формируются по сукцессивному типу, у *T.grandis* – по симультанному.

6. У обоих видов пыльцевые зерна сферической формы, без воздушных мешков, одноклеточные у *T.cuspidate* и двуклеточные, с редуцированной проростковой бороздой у *T.grandis*. Жизнеспособность пыльцы у первого вида варьирует от 31 до 72%, у второго – от 70 до 82% в зависимости от погодных условий в период мейоза.

Список литературы

1. Георгиев Г.Н. Морфогенетическое и цитозембриологическое исследование *Taxus baccata* L. I. Развитие мужских генеративных органов // Годишник на Софийския университет «Климент Орхидский». – 1985. – Т.75. – Кн.2. – С.21-30.
2. Козубов Г.М., Тренин В.В., Тихова М.А., Кондратьева В.П. Репродуктивные структуры голосеменных растений. - Л.: Наука, 1982. – 104 с.
3. Кордюм Е.Л. Эволюционная цитозембриология покрытосеменных растений – Киев: Наукова думка, 1982. – 219 с.
4. Мошкович А.М. Эмбриология хвойных. – Кишинев: Штиинца, 1992. – 250 с.
5. Никифоров Ю.Л., Ругузов И.А. Морфогенез генеративных органов и опыление у тиса ягодного // Половая репродукция хвойных. Новосибирск: Наука, 1973. – Т.1. – С.135-138.
6. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. – М.: Колос, 1980. – 304 с.
7. Ругузов И.А., Склонная Л.У. Формирование мужского гаметофита у некоторых представителей сосновых, кипарисовых и тисовых // Труды Никит. ботан. сада. – 1992. – Т.113. – С.62-73.
8. Тахтаджян А.Л. Высшие растения. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – Т.1. – 488 с.
9. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Труды Никит. ботан. сада. – 1992. – Т.113. – С. 52-61.
10. Belajeff W.C. Zur Lehre von dem Pollenchlauche der Gymnospermen II // Ber. Deutschen bot. Ge. – 1891. – V. 9. – P. 280-286.

11. Chen Zu-Keng, Wang Fu-Xiong. Систематическое положение рода *Amentotaxus* на основании изучения его эмбриологии // Чжоу фэньяэй сюэбао Acta phytotokou sin. – 1984. – V. 22. № 4. – P.206-213.
12. Coker W.C. On the spores of certain Coniferae // Bot. Gaz. – 1904. – V. 38. – P. 206-213.
13. Coulter J.M., Land W.J.G. Gametophyte and embryo of *Torreya taxifolia* // Bot. Gaz. – 1905. – V. 39. – P. 161-178.
14. Dupler A.W. The gametophytes of *Taxus canadensis* Marsh. // Bot. Gaz. – 1917. – V.64. № 2. – P. 115-136
15. Heslop-Harrison J. Cytoplasmic continuities during spore formation in flowering plants // Endeavour – 1966 – V. 25, № 95. – P. 65-72.
16. Hofmeister W. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung hoherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen – Fr. Hofmeister, Leipzig – 1851. – P. 179/
17. Jager L. Beitrage zur Kenntnis des Eudospermibildung und zur Embryologie von *Taxus baccata* L. // Flora. – 1899. – Bd. 86. – S. 241-288.
18. Moitra A., Bhatnager S.P. Ultrastructura, cytochemical and histochemical studies on pollen and male gamete development in Gymnosperms // Gamete Res. – 1982. – V. 5, № 1. – P.71-112.
19. Pennell R.I., Bell P.R. Microsporogenesis in *Taxus baccata* L.: the development of the archaesporium // Ann. Bot. – 1985. – V. 56, № 3. – P. 415-427.
20. Robertson A. Studies in the morphology of *Torreya californica*. I Spore formation // New Phytologist. – 1904. – V. 3, № 6-7. – P. 133-148.
21. Saxton W.T. Notes on conifers. VIII. The morphology of *Austrotaxus spicata* Compton // Ann. Bot. – 1934. – V. 48. – P. 411-427.
22. Singh H. Embryology of gymnosperms. – Berlin – Stuttgart, 1978. – 304 p.
23. Sterling C. Structure of the male gametophyte in gymnosperms // Biol. Rev. – 1963. – V. 38. – P. 167-203.
24. Strasburger E. Uber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgange bei den Gymnospermen // Histol. Beitr. – 1892. – Hf 4. – P. 1-158.

Microstrobile development in some species of family Taxaceae

Ruguzova A.I.

Microstrobile development in two species of family Taxaceae - *Taxus cuspidata* Zieb.et Zucc and *Torreya grandis* Fort. in the conditions of reproduction to the south coast of Crimea is described in this article. As the result of investigations it was found out that in both species single microstrobile forms in the axil of an acerose leaf on the present year shoots. It takes 9 months in *T.cuspidata* and 11 months in *T.grandis* from the microstrobiles walling till their maturity. Both species are characterized with asynchronic passing of meiosis even in the borders of microsporangium. Thanks that some viable pollen grains form in any weather conditions. Pollen viability in *T.cuspidata* is from 31 to 72 % and in *T.grandis* it is from 70 to 82 %. It depends from weather conditions during the period of meiosis.

О ЕСТЕСТВЕННОМ ВОЗОБНОВЛЕНИИ *ADONIS VERNALIS* L. И *PAEONIA TENUIFOLIA* L. В КРЫМУ

Н.В. МАРКО, С.В.ШЕВЧЕНКО, доктор биологических наук

Одним из направлений сохранения биоразнообразия является изучение дикорастущих полезных (лекарственных, декоративных, эфирномасличных, кормовых и т.д.) растений, а также разработка тактики и стратегии сохранения видов флоры, которые находятся под угрозой исчезновения. К таким редким и нуждающимся в охране растениям можно отнести *Adonis vernalis* L. (горицвет весенний, сем. *Ranunculaceae*) и *Paeonia tenuifolia* L. (пион тонколистный, сем. *Paeoniaceae*), которые довольно часто встречаются в одном и том же фитоценозе.

Adonis vernalis взят под региональную охрану в Тернопольской, Черниговской, Сумской, Полтавской, Хмельницкой, Кировоградской, Днепропетровской, Донецкой, Луганской и Запорожской областях и в АР Крым [16, 17], так как он является незаменимым источником лекарственного сырья [6, 18, 22]. *Paeonia tenuifolia* имеет статус сокращающегося в численности вида, который занесён в Красную книгу Украины и в Приложение I Бернской Конвенции [5, 15, 16, 17, 33]. Из-за красивой тёмно-красной окраски довольно крупных цветков и изящных тонко рассечённых листьев *Paeonia tenuifolia* широко используется в декоративном садоводстве и ландшафтном дизайне [14].

Для определения устойчивости и жизнеспособности популяций вида чрезвычайно важно знать характер семенного и вегетативного размножения и наличие молодого подроста растений. Плодоношение и семенная продуктивность имеют большое значение для характеристики биологических особенностей вида [31], поскольку семенная продуктивность является одним из показателей, по которому судят о перспективах воспроизведения вида в природе или об успешности его интродукции. Поэтому цель наших исследований состояла в изучении особенностей плодоношения *Adonis vernalis* и *Paeonia tenuifolia* и выяснении возможностей их естественного возобновления.

Объекты и методы исследований

Основные наблюдения проводили на модельных ценопопуляциях в окрестностях с. Лозовое Симферопольского района на случайно выбранных пробных и постоянных площадках площадью 1 м², дополнительные - на Долгоруковской яйле. Во время полевых исследований изучали ритм плодоношения особей, семенную продуктивность, особенности и способы распространения семян, наличие проростков и возрастную структуру ценопопуляций, возможности вегетативного размножения видов. Для изучения семенной продуктивности использовали методику И.В. Вайнагия, с расчетом на 100 генеративных побегов [3]. Для описания ритма плодоношения опирались на работу Р.Е. Левиной [19]. Интенсивность прохождения последовательных фаз созревания плодов изучали на модельных особях в различных частях ценопопуляций (холмы в окрестностях с. Лозовое, склоны южной и северной экспозиций). На модельных особях отмечали бирками генеративные побеги с указанием даты и фазы развития. Под наблюдением находилось по 15-20 особей каждого вида. Результаты наблюдений заносили в паспорт соответствующей модельной особи, для *Adonis vernalis* отмечали порядок генеративного побега. Наблюдения проводили с периодичностью 5 дней. Возрастную структуру ценопопуляций изучали по методике Т.А. Работнова [29, 30]. Возрастные состояния выделяли в полночленных популяциях на основании

анализа комплекса качественных и количественных признаков, принимая во внимание работы А.П. Пошкурлат, В.И. Мельник, Р.П. Барыкина, Н.М. Журавель [2, 10, 23, 24, 25].

Результаты и обсуждение

В результате наблюдений выявлено, что плодоношение *Adonis vernalis* в условиях предгорной зоны Крыма (окрестности с. Лозовое) наступает в начале мая, у *Paeonia tenuifolia* несколько позже – в середине или 20-х числах мая. Созревание плодов у *Adonis vernalis* продолжается 25-30 дней. Уже в конце мая начинают осыпаться плоды с побегов I-го порядка. Вслед за ними в течение 7-10 дней осыпают семена побеги II-го и III-го порядков (состояние репродуктивных органов определяли по Л. Д. Ефремовой [7]). Плод *Adonis vernalis* – орешек обратно-яйцевидной формы с крючковидно загнутым носиком на вершине [1]. На выпуклом коническом цветоложе формируется соплодие – многоорешек. Количество плодов в соплодиях на одном побеге *Adonis vernalis* может варьировать в пределах от 50 до 120. Каждый плод *Adonis vernalis* содержит одно семя. В среднем, одно соплодие образует около 25–30 морфологически нормальных семян.

У *Paeonia tenuifolia* плоды созревают дольше: 45-50 дней. Плод – густоопушенная листовка. Растрескивание плодолистиков наблюдается в конце июня – начале июля. Одна особь *Paeonia tenuifolia* может содержать от одного до пяти плодолистиков. Наиболее часто встречаются особи с 2-3 плодолистиками. Интересно заметить, что у растений, которые произрастают в горной зоне на высоте 800-1000 м н. у.м., чаще встречаются особи с 3-4 плодолистиками. В каждом апокарпном гинецее *Paeonia tenuifolia* закладывается от 15 до 25 семязачатков и формируется около 10-15 морфологически нормальных семян.

По литературным данным, *Adonis vernalis* является мирмекохором [9, 20]. Наши наблюдения показали, что распространение семян муравьями у *Adonis vernalis* имеет место, но есть и другие способы диссеминации. Осыпание плодов у *Adonis vernalis* происходит как раз в тот период (май-июнь), когда муравьи выкармливают личинок и особенно активны в собирании пищи [11]. Кроме того, *Adonis vernalis* характеризуется наличием прочных покровов семян и незначительных выростов тканей в базальной части околоплодника, возможно элайосом, поедаемых муравьями. На протяжении всего вегетационного периода на растениях *Adonis vernalis* и *Paeonia tenuifolia* (ценопопуляция в с. Лозовое) нами неоднократно наблюдались муравьи: *Camponotus aethiops* Lafr. и *Formica cunicularia* Lafr.. По мнению Р.Е. Левиной [20], благодаря мирмекохории семена *Adonis vernalis* могут разноситься на расстояние до 10 м. Кроме того, наши наблюдения показали, что по способу распространения семян *Adonis vernalis* можно отнести и к механохорам: зрелые семена *Adonis vernalis*, осыпаясь с конического цветоложа, удерживаются крючочками плодов за тонко рассечённые листья и черешки (рис.1), при сотрясении генеративных побегов плоды *Adonis vernalis* рассеиваются в радиусе 15-20 см от материнского растения. Крючковатые рыльца *Adonis vernalis* также, по-видимому, являются приспособлением к диссеминации, в частности, к эпизоохории.

Paeonia tenuifolia по способу распространения семян относится к баррохорам, механохорам, орнитохорам. После цветения стебли распластываются по земле, верхушечные цветки сменяются крупными, длиной 1,7 – 3,3 см, плодами, которые, растрескиваясь, тут же роняют блестящие коричневые или буро-коричневые семена овальной формы. Сеянцы появляются вблизи от родительских растений, в радиусе 20-30 см. Довольно часто семена *Paeonia tenuifolia* разбрасываются при раскачивании репродуктивных побегов ветром, при соприкосновении с человеком и животными.

Блестящие, гладкие семена *Paeonia tenuifolia* могут разноситься и на дальние расстояния, так как они хорошо заметны и привлекательны для птиц (рис. 1).



А

Б

Рис.1. Распространение семян *Adonis vernalis* и *Paeonia tenuifolia* (А – механохория у *Adonis vernalis*; Б – механохория и орнитохория у *Paeonia tenuifolia*).

С целью выявления популяционного уровня репродукции [12] нами был проведен сравнительный анализ основных количественных параметров в ценопопуляциях *Adonis vernalis* и *Paeonia tenuifolia* (табл. 1).

Таблица 1

Основные параметры репродуктивности ценопопуляций *Adonis vernalis* и *Paeonia tenuifolia* в условиях Крыма (2005 г.)

| Вид | Место произрастания | Количество генеративных особей на 1 м ² | Количество генеративных побегов/плодолистиков на 1 м ² | Количество семяпочек на 1 м ² | Количество морфологически нормальных семян на 1 м ² | Реальная семенная продуктивность, % |
|---------------------------|------------------------|--|---|--|--|-------------------------------------|
| <i>Adonis vernalis</i> | Окрестности с. Лозовое | 9,28 ± 0,41 | 9,8 ± 0,49 | 624,2 ± 33,21 | 251,8 ± 12,59 | 40,92 |
| | Долгоруковская яйла | 2,58 ± 0,11 | 10,33 ± 0,52 | 600,8 ± 30,04 | 221,8 ± 11,09 | 36,9 |
| <i>Paeonia tenuifolia</i> | Окрестности с. Лозовое | 4,4 ± 0,22 | 10,6 ± 0,53 | 136,6 ± 6,81 | 60 ± 3,01 | 44,37 |
| | Долгоруковская яйла | 4,11 ± 0,21 | 10,57 ± 0,53 | 197,0 ± 9,85 | 49 ± 2,45 | 25,0 |

Из таблицы видно, что репродуктивные возможности ценопопуляций *Adonis vernalis* и *Paeonia tenuifolia* в условиях предгорной зоны Крыма (окрестности с. Лозовое) значительно выше, чем на Долгоруковской яйле, о чём свидетельствует количество генеративных особей на единицу площади и величина реальной семенной продуктивности.

Следует обратить внимание на то, что у *Paeonia tenuifolia* количество генеративных особей и плодolistиков в его ценопопуляциях в окрестностях с. Лозовое и на Долгоруковской яйле различается незначительно, но при большей закладке семян на Долгоруковской яйле количество морфологически нормальных семян и реальная семенная продуктивность значительно ниже (табл. 1). По всей вероятности, это можно объяснить недостаточной эффективностью процесса опыления и оплодотворения, а также дегенерацией (около 2 % от общего числа семязачатков) зародыша на различных стадиях эмбриогенеза (рис.2).



Рис.2. Дефективные семена *Paeonia tenuifolia*.

В то же время у *Adonis vernalis* на Долгоруковской яйле при значительно меньшей плотности особей на единицу площади, чем в ценопопуляции в окрестностях с. Лозовое, показатели реальной семенной продуктивности, количества генеративных побегов, закладывающихся семян и морфологически нормальных семян почти одинаковы. Это может быть обусловлено тем, что на Долгоруковской яйле особи *Adonis vernalis* значительно старше и находятся, по классификации А.П. Пошкурлат [24], в периоде мощного генеративного развития.

Для характеристики способности видов к самовоспроизведению и самоподдержанию была изучена возрастная структура ценопопуляций *Adonis vernalis* и *Paeonia tenuifolia* в окрестностях с. Лозовое в течение двух лет. В результате установлено, что у *Adonis vernalis* ценопопуляция нормальная, дефинитивная, неполночленная (отсутствуют особи сенильной группы) с абсолютным максимумом на средневозрастных генеративных особях. Возрастные спектры левостороннего типа весьма динамичны по соотношению возрастных групп (рис.3).

Среднее количество проростков увеличивается с 0,33 на 1 м² в 2004 г. до 4,28 на 1 м² в 2005 г., соответственно, и ювенильных особей – с 2 до 4,52; имматурных – с 2

до 3. Число генеративных особей довольно стабильно: 9,33 на 1 м² в 2004 г. и 9,28 на 1 м² в 2005 г. Изменения могут быть вызваны неравномерным семенным размножением и элиминацией прегенеративных и генеративных особей.

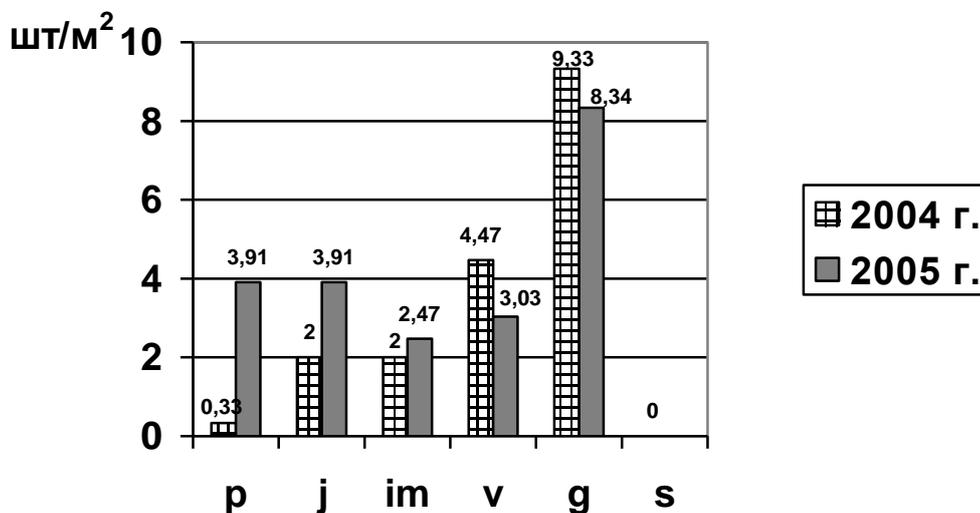


Рис.3. Возрастная структура ценопопуляции *Adonis vernalis* в окрестностях с. Лозовое в 2004-2005 гг. (по оси ординат – число особей на 1 м², по оси абсцисс – возрастные состояния: p – проростки, j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g – генеративные, s – сенильные).

Графическое изображение распределения возрастных групп в 2005 г. в ценопопуляции *Adonis vernalis* представлено на рис. 4.

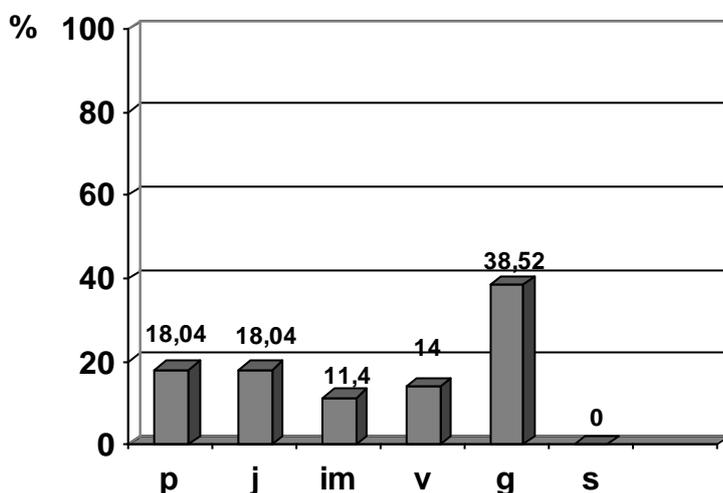


Рис. 4. Возрастная структура ценопопуляции *Adonis vernalis* в окрестностях с. Лозовое в 2005 г.

Ценопопуляция *Paeonia tenuifolia* – нормальная, дефинитивная, неполночленная, с максимальным развитием проростков: в среднем 26 на 1 м² в 2004 г. и 20 на 1 м² в 2005 г., в отдельных случаях до 80-100 на 1 м². Количество ювенильных, имматурных, виргинильных особей незначительное; генеративных – варьирует: 6,4 на 1 м² в 2004 г. и 2 на 1 м² в 2005 г., особи сенильной группы отсутствуют (рис.5).

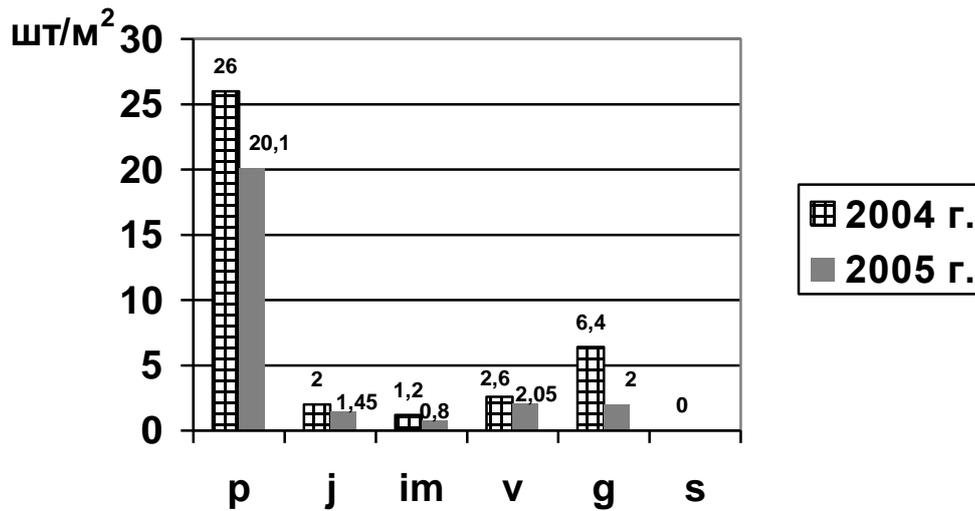


Рис. 5. Возрастная структура ценопопуляции *Paeonia tenuifolia* в окрестностях с. Лозовое в 2004–2005 гг.

Такое распределение возможно при обильном плодоношении или высокой всхожести семян с последовательным уменьшением численности особей по мере их взросления. Распределение возрастных групп в ценопопуляции *Paeonia tenuifolia* в 2005 г. представлено на рис. 6.

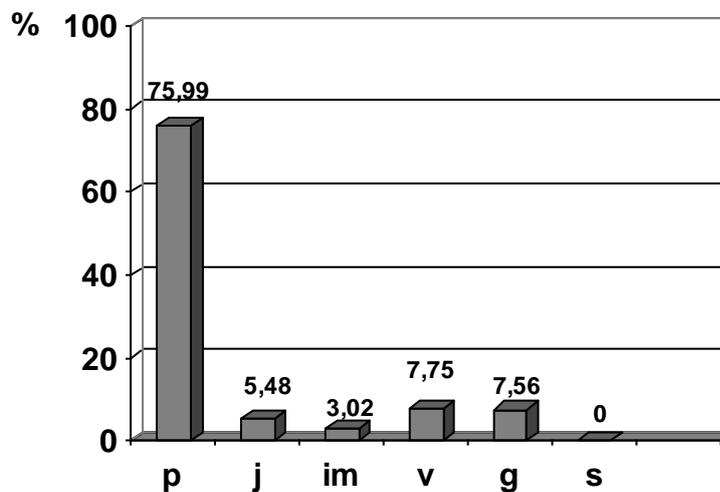


Рис. 6. Возрастная структура ценопопуляции *Paeonia tenuifolia* в окрестностях с. Лозовое в 2005 г.

Для сравнительной оценки развития ценопопуляций *Adonis vernalis* и *Paeonia tenuifolia* в различных эколого-ценотических условиях нами была изучена их возрастная структура на Долгоруковской яйле.

Общая площадь ценопопуляции *Paeonia tenuifolia* на Долгоруковской яйле около 50 га, здесь этот вид распределяется равномерно, занимая все южные склоны, верхнюю часть яйлы, встречается в балках. По возрастному составу ценопопуляция *Paeonia tenuifolia* нормальная, дефинитивная, неполночленная (отсутствуют особи

сенильной группы) с правосторонним двухвершинным максимумом на стадиях проростков и виргинильных растений (рис.7). Наличие большого числа проростков говорит о способности вида возобновляться семенным путём, а присутствие достаточного числа особей виргинильных и генеративных стадий свидетельствует о хорошей его приживаемости в ценозе.

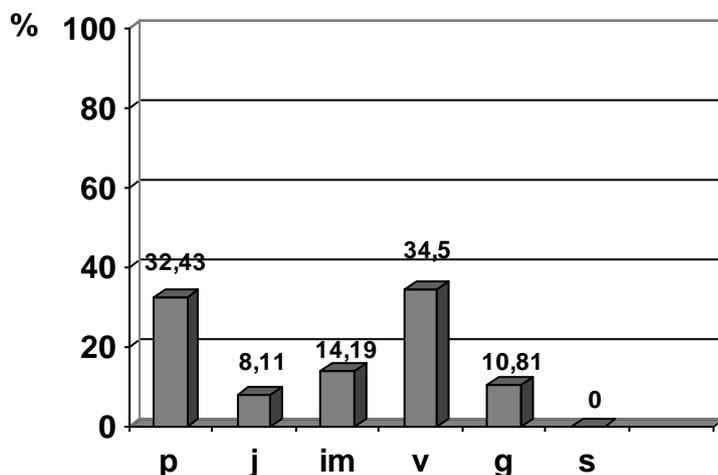


Рис. 7. Возрастная структура ценопопуляции *Paeonia tenuifolia* на Долгоруковской яйле в 2005 г.

На Долгоруковской яйле *Adonis vernalis* растёт преимущественно на склонах балок. Его ценопопуляция нормальная, дефинитивная, неполночленная (отсутствуют проростки) с максимумом на виргинильных и средневозрастных генеративных особях, с незначительным количеством ювенильных особей, что свидетельствует о плохой приживаемости семенного подростка (рис.8). Устойчивость *Adonis vernalis* в составе травянистого покрова Долгоруковской яйлы обеспечивается в основном благодаря большой продолжительности жизни особей и в значительной степени определяется характером вегетативного возобновления.

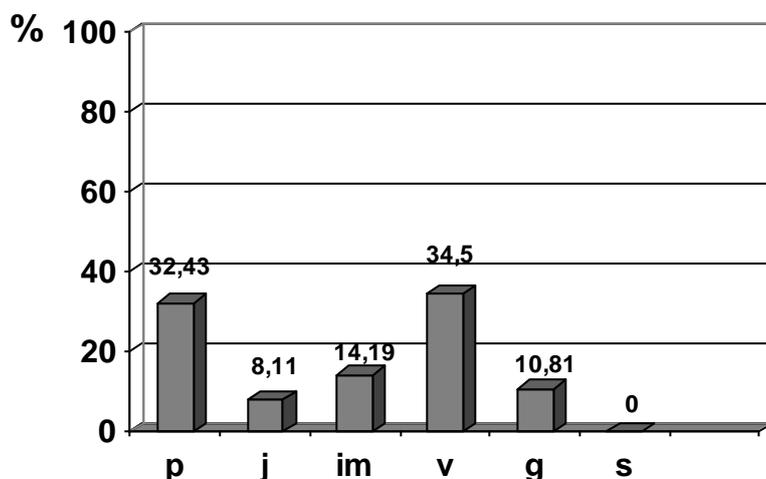


Рис. 8. Возрастная структура ценопопуляции *Adonis vernalis* на Долгоруковской яйле в 2005 г.

Следует отметить, что вопрос о вегетативном размножении *Adonis vernalis* в литературе дискутируется. Так, А.П. Пошкурлат, которая изучала возможности распространения, онтогенез и особенности строения вегетативных органов *Adonis vernalis* в течение ряда лет, утверждает, что этот вид способен размножаться только семенным путём [24, 27, 28]. Другие исследователи говорят о возможности вегетативного размножения [8, 13, 34]. М.А. Цибанова [32] очень подробно описывает процесс формирования, развития, старения и распада дерновины *Adonis vernalis*, но как таковой вегетативный способ размножения не выделяет. Анализ литературных данных и наших исследований подземных побегов *Adonis vernalis* позволяет говорить о возможной боковой партикуляции, наступающей во время перехода растения в генеративный период. По нашим наблюдениям, дерновина *Adonis vernalis* образована из небольших, соединённых одно с другим корневищ (рис.9).



Рис.9. Дерновина *Adonis vernalis*.

По мере старения дерновина разрушается на отдельные партикулы: способные к самостоятельному существованию живые части. А.П. Пошкурлат интерпретирует это явление как чисто возрастное, не имеющее существенного биологического значения, как один из признаков старческого распада растения. Она считает, что обособившиеся стареющие партикулы не могут служить исходным материалом для развития новых особей, поэтому партикуляцию *Adonis vernalis* нельзя рассматривать как приспособление к вегетативному размножению [24, 26]. По мнению В.Н. Голубева, биологический смысл партикуляции заключается в продолжении жизни клона и сохранении за видом определённой территории [4]. По нашему мнению, партикуляцию у *Adonis vernalis* можно отнести к вегетативному размножению в широком смысле слова, как увеличение числа особей данного вида посредством отделения жизнеспособных частей вегетативного тела растений без учёта степени омоложения этих частей. Кроме того, биологический смысл партикуляции мы видим и в увеличении

количества генеративных побегов на единицу площади, а соответственно, и семян, что приведёт к увеличению репродуктивного давления популяции (по терминологии Ю.А. Злобина) на ценоз [12].

У *Paeonia tenuifolia* вегетативного размножения на данном этапе исследования мы не наблюдали.

Выводы:

В результате проведенных нами исследований установлено, что у обоих изучаемых видов прослеживается ряд приспособительных особенностей, которые обеспечивают возобновление и устойчивость в ценозе. Воспроизведение и самоподдержание *Adonis vernalis* в изучаемых ценопопуляциях осуществляется за счёт семенного размножения и вегетативной партикуляции, что в определенной степени и обуславливает его стратегию выживания. Для *Adonis vernalis* характерна значительная продолжительность жизни, что позволяет виду долгое время удерживать занимаемую территорию. У *Paeonia tenuifolia* возобновление происходит семенным путём, о чём свидетельствует достаточная семенная продуктивность (около 40%), высокая всхожесть семян и наличие большого числа проростков, хотя по мере взросления растений количество особей значительно уменьшается.

В анализируемых ценопопуляциях *Adonis vernalis* в Крыму слабо выражен сенильный период, что говорит об относительной их молодости.

Плотность популяций растений и способность их занимать новые территории определяется способом диссеминации. По способу распространения семян *Paeonia tenuifolia* относится к баррохорам, механохорам, орнитохорам. Для *Adonis vernalis* характерна механохория, мирмекохория и эпизоохория. Специализация растений к рассеиванию семян различными агентами может быть обусловлена ритмом плодоношения. Так, сроки созревания семян *Adonis vernalis* совпадают с распространением его семян муравьями.

Сравнительный анализ основных количественных параметров в ценопопуляциях *Adonis vernalis* и *Paeonia tenuifolia* в окрестностях с. Лозовое и на Долгоруковской яйле показал, что реализация репродуктивной стратегии изучаемых видов значительно выше в предгорной зоне, чем на яйле. Это свидетельствует о большем соответствии данных условий для их произрастания. Обе изучаемые ценопопуляции в окрестностях с. Лозовое жизнеспособны, рассматриваются в качестве модельных, для охраны которых необходим особый режим.

Авторы выражают искреннюю благодарность д.б.н. В.П. Исикову за фото и оказанную помощь в экспедициях на Долгоруковскую яйлу, а также к.б.н. А.А. Хаустову за определение систематической принадлежности насекомых.

Список литературы

1. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Семя. Л.:Наука, 1990. – 204 с.
2. Барыкина Р.П., Гулянян Т.А., Клычкова Т.В. Онторморфогенез некоторых представителей рода *Paeonia* L. // Вестник Моск. ун-та. Ботаника. – 1976. – № 2. – С. 32-39.
3. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журнал. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826 – 831.
4. Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений Центральной лесостепи // Журн. общ. Биологии. – 1967. – Т.28, №2. – С.239-243.

5. Голубев В.Н., Косых В.М. Каталог редких и исчезающих растений Горного Крыма. - Ялта: ГНБС, 1984. – 6 с.
6. Дикорастущие полезные растения Крыма / Под. общ. ред. Н.И.Рубцова // Труды Никит. ботан. сада Г. – 1971. Т.49. - С. 58-61.
7. Ефремова Л. Д. Состояние репродуктивных органов у *Adonis vernalis* L. на различных этапах генеративного развития // Растительные ресурсы. 1971.- Т. 7, Вып. 2. – С. 200-204.
8. Животенко Л.Ф. Состояние ресурсов адониса весеннего в предгорном Крыму // IV Міжнародна конференція з медичної ботаніки: тез. доп. – К., 1997. – С. 90 – 91.
9. Жизнь растений. В 6-ти т. / Гл. ред. А.А Федоров, Т. 5., Ч. 2. Цветковые растения / Под. ред. А.Л. Тахтаджяна. - М.: Просвещение, 1981. - 510 с.
10. Журавель Н.М. Особливості онто- и морфогенезу, фенологічна та інтродукційна характеристики дикорослих видів роду *Raeonia* L. флори України // Вісник КНУ ім. Т.Г. Шевченко. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2004. - Вип. 7. - С. 17-19.
11. Захаров А.А. Организация сообществ у муравьёв. – М.: Наука, 1991. – 277 с.
12. Злобин Ю.А. Популяционное и ценотическое регулирование репродукции у цветковых растений // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений / Под. ред. Э.С. Терёхина. – 1993. – Вып. 8.– С. 8-15.
13. Івашин Д.С. До біології і екології горицвіту весняного (*Adonis vernalis* L.) // Укр. бот. журн.. – 1962. – Т. 19, № 4. – С. 84-90.
14. Киселев Г.Е. Цветоводство. – М.: Колос.. – 1964. - 981 с.
15. Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2 / Главн. ред. коллегия: А.М. Бородин, А.Г. Банников, В.Е. Соколов и др. – Изд. 2-е. – Лесн. пром-сть, 1984 г. – 480 с.
16. Красная Книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под. ред. А.Л. Тахтаджяна. - Л: Наука, 1975. – 204 с.
17. Крюкова И.В., Лукс Ю.А., Привалова Л.А. Заповедные растения Крыма: Справочник. – Симферополь: Таврия, 1980. – 96 с.
18. Лебеда А.П. Інвентаризація флори України (Лікарські рослини – носії серцевих глікозидів). – К.: Академперіодика, 2002. – 52 с.
19. Левина Р.Е. К изучению ритма плодоношения травянистых многолетников // Ботан. журн., 1963. - Т.48, № 10. – С.1512 – 1520.
20. Левина Р.Е. Плоды. Морфология, экология, практическое значение. – Саратов: Приволжское книжн. изд-во, 1967. - 215 с.
21. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). - М.: Наука, 1981. - 96 с.
22. Мацку Я., Крейча И. Атлас лекарственных растений. – Из-во Словацкой АН «Веда», 1981. – 464 с.
23. Мельник В.І., Грищенко В.В., Перегрим М.М. Ценопопуляції *Raeonia tenuifolia* L. (*Raeoniaceae*) в степових культуросценозах // Інтродукція рослин. – 2003. - № 1-2. – С. 9-14.
24. Пошкурлат А.П. Большой жизненный цикл горицвета весеннего // Растит. ресурсы. - 1975. -Т. 11, № 4. - С. 483-492.
25. Пошкурлат А.П. Материалы стационарных наблюдений за развитием горицвета весеннего *Adonis vernalis* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1966. - Т. 71, № 2. – С. 83-99.
26. Пошкурлат А.П. Развитие подземных органов виргинильных растений горицвета весеннего // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1969 - Т. 74, № 5. – С. 118-128.

27. Пошкурлат А.П. Семенное размножение весеннего горицвета (*Adonis vernalis* L.) // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1969. - № 7. – С. 54-59.
28. Пошкурлат А.П. Урожайность семян *Adonis vernalis* в географическом и возрастном аспекте // Ботан. журн. – 1975. - Т. 60, № 4. – С. 578-582.
29. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. – 1950. - № 6. – С. 7-207.
30. Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяции видов в сообществе // Полевая геоботаника. - М.- Л. –1960 - Т. 3. – С. 132-145.
31. Ходачек Е.А. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.- Л. – 1974 - 24 с.
32. Цибанова Н.А. К биологии горицвета (*Adonis vernalis* L.) // Тр. Центр.–Чернозёмн. гос. заповедника им. В.В. Алёхина. – 1960 - № 6. – С. 209 – 222.
33. Червона книга України. Рослинний світ / Під. ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонка. – К.: Українська енциклопедія, 1996. – 602 с.
34. Юдін С.І. Біологічні особливості насінневого розмноження *Adonis vernalis* L. // Інтродукція рослин. – 2002 - № 3-4. – С. 63-67.

Natural renewal of *Adonis vernalis* L. and *Paeonia tenuifolia* L. in the Crimea

Marko N. V., Shevchenko S.V.

The results of studying of fruiting and peculiarities of renewal of *Adonis vernalis* и *Paeonia tenuifolia* in the Crimea have been given in this article. It is shown, that coenopopulations of studied species have some adapted peculiarities, which ensure the renewal and resistance in coenosis. The special attention is paid to studying of age structure, rhythm of fruiting, seed-setting rate and deseeding, reproductive parameters of coenopopulations, opportunities of vegetative propagation of species.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ МЕТОДОВ ФИТОМОНИТОРИНГА ПРИ ОБЕЗВОЖИВАНИИ ПЛОДОВЫХ И ТЕХНИЧЕСКИХ КУЛЬТУР

О.А. ИЛЬНИЦКИЙ, *доктор биологических наук*; Т.И. БЫСТРОВА, И.Н. ПАЛИЙ

При изучении динамики водного режима плодовых и технических культур исследователи применяют достаточно много различных методов: измерения относительной скорости водного тока в побегах и стволе растения, измерения изменений диаметра ствола и побега растения, измерения интенсивности транспирации, измерения водного потенциала листьев, измерения устьичного сопротивления листьев и др. Эти методы различны по своей физической сущности, вследствие чего обладают различной чувствительностью. В современной научной литературе не имеется сведений о сравнительной чувствительности данных методов. Мы решили восполнить этот пробел. Была проведена серия вегетационных опытов на различных видах и сортах плодовых и технических культур [6, 7] при изменяющемся водном режиме.

Применяемые нами методы условно можно разбить на две группы [5]: первая группа может характеризоваться как изучение процесса, интенсивности, динамики, обмена, скорости; вторая - содержания, концентрации, напряженности, емкости. Согласно этой классификации в первую группу мы можем отнести интенсивность транспирации и скорость передвижения воды в различных органах растения, во вторую - водный потенциал, тургор, осмотическое давление (осмотический потенциал).

Вышеперечисленные методы изучения динамики водного режима плодовых и технических культур необходимо применять одновременно на одних и тех же растениях, лишь в этом случае сравнение их чувствительности является вполне правомерным.

Объекты и методы исследований

Эксперименты проводили в Никитском ботаническом саду в 1987- 1992 гг., 2002 г. в условиях вегетационного опыта. Объектами исследований являлись саженцы яблони сортов Ренет Симиренко и Голден, персика сорта Золотой Юбилей и груши сорта Бере Арданпон; технические культуры: монарда дудчатая, котовник кошачий и лофант анисовый. Растения 2-3 летнего возраста выращивали в вегетационных сосудах с массой почвы 40-50 кг. Для создания почвенной засухи сосуды закрывали пленкой и прекращали полив.

Параметры водного режима, регистрировались при помощи фотометрической установки ИСР-2Т, а с 1991г. - "Экоплант" [1]. Эти же установки позволяют регистрировать основные метеопараметры и влажность почвы. Они разработаны и изготовлены КБ "Биоприбор" (г. Кишинев).

Результаты и обсуждение

Чувствительность каждого из применяемых методов выражена в виде коэффициента, отображающего изменение данного параметра до и после воздействия стресса (почвенной засухи):

$$K_m = \frac{K_1}{K_2}, \quad (1)$$

где K_1 и K_2 - коэффициенты, отображающие относительное изменение изучаемого параметра до и после воздействия экстремальных факторов в %, а отношение этих коэффициентов (K_m) характеризует чувствительность самого метода. При этом следует четко представлять, что чувствительность метода и устойчивость растения к обезвоживанию это не одно и то же.

В таблице 1 показана сравнительная чувствительность семи различных методов к обезвоживанию для сортов яблони Ренет Симиренко и Голден, груши Бере Д'Арданпон и персика Золотой Юбилей, в таблице 2 технических культур: монарды дудчатой, котовника кошачьего и лофанта анисового.

В них приведены результаты двух экспериментов по созданию почвенной засухи на фоне меняющихся метеофакторов внешней среды. Соответствующие характеристики водного режима сравниваются до и после воздействия фактора обезвоживания, параллельно приводится также влажность почвы и дефицит влажности воздуха.

В качестве характеристик водного режима растений использованы метод измерения изменений диаметра побегов, метод измерения устьичного сопротивления листьев, метод измерения водного потенциала листьев, интенсивности транспирации листьев, метод измерения относительной скорости ксилемного потока в стволе растения, метод измерения линейной скорости воды в стволе растения и метод измерения относительной ее скорости в побеге.

Чувствительность метода, использующего изменение диаметра побега под воздействием стресса, выражается формулой:

$$K_d = \frac{K_1}{K_2}, \quad \text{где } K_{1,2} = \frac{dn, \text{ мм}}{dn \text{ max, мм}}, \% \quad (2)$$

где dn - диаметр побега в месте установки датчика (в мм) в начале эксперимента, $dn \text{ max}$ - максимальное дневное изменение диаметра побега в месте установки датчика (от 6-7 час. до 13-15 час.) в мм.

Устойчивость растения к обезвоживанию характеризуется эластичностью побега (ксилемы) и способностью его к восстановлению. Так в наших экспериментах 12.07.90 максимальное дневное изменение (уменьшение) в условиях почвенной засухи (40%НВ) для яблони сорта Голден составляло 0,45% dn , а для персика Золотой Юбилей 1,9% dn . Восстановление же тургора (диаметра побега) за ночь по отношению к предыдущему утреннему значению у яблони составило 30-40%, т.е. у персика побеги являются более эластичными в условиях обезвоживания и, следовательно, он является более устойчивым к воздействию этого экстремального фактора.

У яблони сорта Ренет Симиренко 12.07.90 при почвенной засухе (45%НВ) дневное уменьшение диаметра побегов составило 1,2 % dn , а восстановление к следующему утру также 30-40%.

Таблица 1

Сравнительная эффективность методов определения чувствительности различных видов и сортов растений к обезвоживанию, 1990 г.

| Дата измерения | Измеряемые и рассчитанные параметры | | | | | |
|-----------------------|-------------------------------------|---------|--|------------------------|----------|---------------------------|
| | Wn, %НВ | Db, гПа | $K = \frac{dn, \text{мм}}{dn, \text{max\%}}$ | $Kd = \frac{K_1}{K_2}$ | Rs, с/см | $Krs = \frac{Rs_1}{Rs_2}$ |
| Яблоня Голден | | | | | | |
| 12.07 | 40 | 27 | 0,45 | 2,65 | 150 | 3,0 |
| 13.07 | 95 | 20,3 | 0,17 | | 50 | |
| 16.07 | 52 | 24,5 | 0,65 | 2,6 | 180 | 2,0 |
| 17.07 | 95 | 18,7 | 0,25 | | 90 | |
| Яблоня Ренет Смиренко | | | | | | |
| 16.07 | 45 | 24,5 | 1,2 | 2,73 | 341 | 1,79 |
| 17.07 | 95 | 18,7 | 0,44 | | 190 | |
| Персик Золотой Юбилей | | | | | | |
| 12.07 | 40 | 27 | 1,9 | 9,04 | 85 | 6,53 |
| 13.07 | 95 | 20,3 | 0,21 | | 13 | |
| 16.07 | 55 | 24,5 | 1,36 | 2,95 | 150 | 3,75 |
| 17.07 | 95 | 18,7 | 0,46 | | 40 | |
| Груша Бере Д'Арданпон | | | | | | |
| 12.07 | 66 | 27 | 0,77 | | 222 | |
| 12.07 | | | | 1,13 | | 2,61 |
| 13.07 | 95 | 20,3 | 0,68 | | 85 | |
| 16.07 | 62 | 24,5 | 0,75 | 1,59 | 303 | 1,21 |
| 17.07 | 95 | 18,7 | 0,47 | | 250 | |
| Яблоня Ренет Смиренко | | | | | | |
| 12.07 | 40 | 27 | 0,98 | 1,2 | - | 0,48 |
| 13.07 | 95 | 20,3 | 0,64 | | - | |
| 16.07 | 52 | 24,5 | | 2,0 | - | 0,41 |
| 17.07 | 95 | 18,7 | | | - | |
| 16.07 | 45 | 24,5 | 0,79 | 1,7 | - | 0,39 |
| 17.07 | 95 | 18,7 | 0,68 | | - | |
| Персик Золотой Юбилей | | | | | | |
| 12.07 | 40 | 27 | 2,1 | 6,5 | - | 0,82 |
| 13.07 | 95 | 20,3 | 0,54 | | - | |
| 16.07 | 55 | 24,5 | 1,59 | 3,75 | - | 0,23 |
| 17.07 | 95 | 18,7 | 0,9 | | - | |
| 12.07 | 66 | 27 | 0,98 | 2,61 | - | 0,18 |
| Груша Бере Д'Арданпон | | | | | | |
| 13.07 | 95 | 20,3 | 0,87 | | - | 0,15 |
| 16.07 | 62 | 24,5 | 0,9 | 1,21 | - | |
| 17.07 | 95 | 18,7 | 0,88 | | - | |
| Яблоня Голден | | | | | | |
| 12.07 | 40 | 27 | 2,0 | 0,41 | - | 0,56 |
| 13.07 | 95 | 20,3 | - | - | - | |
| 16.07 | 52 | 24,5 | 1,7 | - | - | 0,37 |
| 17.07 | 95 | 18,7 | - | - | - | |
| 16.07 | 45 | 24,5 | 1,8 | - | - | 0,32 |
| Яблоня Ренет Смиренко | | | | | | |
| 17.07 | 95 | 18,7 | - | - | - | |
| 12.07 | 40 | 27 | - | 0,65 | - | |
| Персик Золотой Юбилей | | | | | | |
| 13.07 | 95 | 20,3 | 2,33 | - | - | 0,61 |
| 16.07 | 55 | 24,5 | 1,9 | - | - | 0,21 |
| 12.07 | 66 | 27 | 0,68 | - | - | 0,27 |
| Груша Бере Д'Арданпон | | | | | | |
| 13.07 | 95 | 20,3 | | - | - | |
| 16.07 | 62 | 24,5 | 0,8 | - | - | 0,33 |
| 17.07 | 95 | 18,7 | | - | - | |

Так как почвенная засуха у этого сорта была меньше, чем у сорта Голден (40%НВ), то эластичность его побегов и, следовательно, устойчивость к обезвоживанию меньше, чем у сорта Голден. Сравнивая значение коэффициента Kd у различных видов и сортов растений (12-13.07.90), видим, что метод, использующий этот параметр, является очень чувствительным. Так у яблони Голден Kd - 2,65, у персика - 9,04, у груши - 1,13. У всех опытных растений влажность почвы составляла 40-45 % НВ, кроме груши, у которой она равнялась 66 %НВ. Во втором вегетационном опыте почвенная засуха была слабее (16-17.07.90) и составляла 45-55 %НВ, поэтому эти коэффициенты различались меньше. У яблони сорта Голден Kd 2,6, Ренет Симиренко 2,73, персика - 2,95 груши (при влажности почвы равной 62%НВ) 1,59. У монарды дудчатой в первом вегетационном опыте (08-09.07.2002) значение Kd 1,4 при влажности почвы 55% НВ. Во втором вегетационном опыте (13-14.07.2002) значение Kd 1,3 при влажности почвы 66% НВ, у лофанта анисового (13-14.07.2002) значение Kd 1,57 при влажности почвы 66% НВ; у котовника кошачьего в первом вегетационном опыте (14-15.07.2002) значение Kd 2,1 при влажности почвы 55% НВ, во втором вегетационном опыте (18-19.07.2002) значение Kd 1,7 при влажности почвы 40% НВ.

Ясно, что отсутствие или уменьшение воздействия экстремальных факторов нивелирует значения этих коэффициентов. Таким образом, чтобы определить чувствительность различных видов и сортов растений к обезвоживанию, необходим довольно сильный стресс, вызывающий это обезвоживание.

Таблица 2.

Сравнительная эффективность методов определения чувствительности различных видов технических культур к обезвоживанию, 2002 г.

| Дата измерения | Измеряемые и рассчитанные параметры | | | |
|------------------|-------------------------------------|---------|--------------------------------|------------------------|
| | Wn, %НВ | Db, гПа | $K = \frac{dn, мм}{dn, max\%}$ | $Kd = \frac{K_1}{K_2}$ |
| Монарда дудчатая | | | | |
| 08.07 | 55 | 20,8 | 0,88 | 1,4 |
| 09.07 | 95 | 19,6 | 0,6 | |
| 13.07 | 66 | 20,0 | 0,76 | 1,3 |
| 14.07 | 95 | 19,4 | 0,58 | |
| Лофант анисовый | | | | |
| 13.07 | 55 | 20,0 | 0,77 | 1,57 |
| 14.07 | 95 | 19,4 | 0,49 | |
| Котовник кошачий | | | | |
| 14.07 | 55 | 19,4 | 0,76 | 2,1 |
| 15.07 | 95 | 17,1 | 0,36 | |
| 18.07 | 40 | 9,9 | 0,65 | 1,7 |
| 19.07 | 95 | 14,3 | 0,39 | |

Известно, что устьичное сопротивление листьев является весьма чувствительным к обезвоживанию [8, 9, 10]. В таблице 2 чувствительность метода, использующего устьичное сопротивление листьев, представлена в виде:

$$Krs = \frac{Rs_1}{Rs_2}, \quad (3)$$

где Rs1 и Rs2 - устьичное сопротивление листьев, соответственно, при воздействии и после окончания воздействия экстремальных факторов.

Анализ изменений коэффициента в условиях вегетационного опыта 12-13.07.90

показывает, что этот показатель является также очень чувствительным к обезвоживанию растений. Так у яблони сорта Голден его значение равно 3,0, а у персика 6,53. У груши значение этого коэффициента равно 2,61, правда, при более высокой влажности почвы ($W_n=66\%НВ$). В условиях второго вегетационного опыта (16-17.07.90) при воздействии менее напряженных факторов внешней среды эти коэффициенты, соответственно, равны: у яблони сорта Голден - 2,0, яблони сорта Ренет Симиренко - 1,79, персика - 3,75, груши - 1,21.

Весьма чувствительным к обезвоживанию является метод, основанный на измерении водного потенциала листьев [11,12]. В своих исследованиях мы применяли психрометрический метод измерения водного потенциала листьев. В таблице 1 чувствительность метода, использующего измерение водного потенциала листьев, представлена в виде:

$$K_p = \frac{K_1}{K_2}, \quad \text{где } K = \frac{\psi_{л(8)}}{\psi_{л(8-16)}}, \quad (4)$$

где K_p - коэффициент отображающий изменение данного параметра до и после воздействия стресса,

$\psi_{л(8)}$ - водный потенциал листа, измеренный в утренние часы (7-8ч.),

$\psi_{л(8-16)}$ - максимальное дневное изменение водного потенциала, представляющее собой разницу между утренним значением и показателем, полученным в 15-16 ч.

Коэффициенты характеризуют изменение этого соотношения как при воздействии экстремальных факторов внешней среды (K_1), так и при отсутствии этого воздействия (K_2).

Анализируя изменения коэффициента K_p в условиях вегетационного опыта 12-13.07.90 г., видим, что у яблони сорта Голден Делишес его значение равно 1,2, у персика - 6,55, у груши Бере Д`Арданпон - 2,61.

В условиях второго вегетационного опыта (16-17.07.90) эти значения были равны: у яблони сорта Голден - 2,0, Ренет Симиренко - 1,79, персика - 6,55 и груши - 1,21. Эксперименты показывают, что предложенная методика определения чувствительности растений к обезвоживанию является весьма достоверной и эффективной.

Известно, что интенсивность транспирации определяется напряженностью факторов внешней среды. На этом принципе построен подход к определению чувствительности растений к обезвоживанию, предполагающий измерение интенсивности транспирации при воздействии экстремальных факторов внешней среды и после этого воздействия. Чувствительность метода можно выразить в виде:

$$K_{тр} = \frac{Tr_1}{Tr_2}, \quad (5)$$

где Tr_1 и Tr_2 - интенсивность транспирации при воздействии экстремальных факторов внешней среды и при их отсутствии соответственно.

Проанализировав значение этого коэффициента в условиях вегетационного опыта 12-13.07.90, мы видим, что у яблони Голден он равен 2,0, у персика - 2,33, а у груши - 0,68. Во втором вегетационном опыте (16-17.07.90) $K_{тр}$ был равен: у яблони Голден - 1,7, у Ренет Симиренко - 1,8, у персика - 1,9, у груши - 0,8, у лобелии анисового и монарды дудчатой - 0,89. Как и при изучении чувствительности других

методов при уменьшении интенсивности воздействия экстремальных факторов на растение (второй вегетационный опыт) наблюдается нивелирование этого коэффициента у различных видов и сортов.

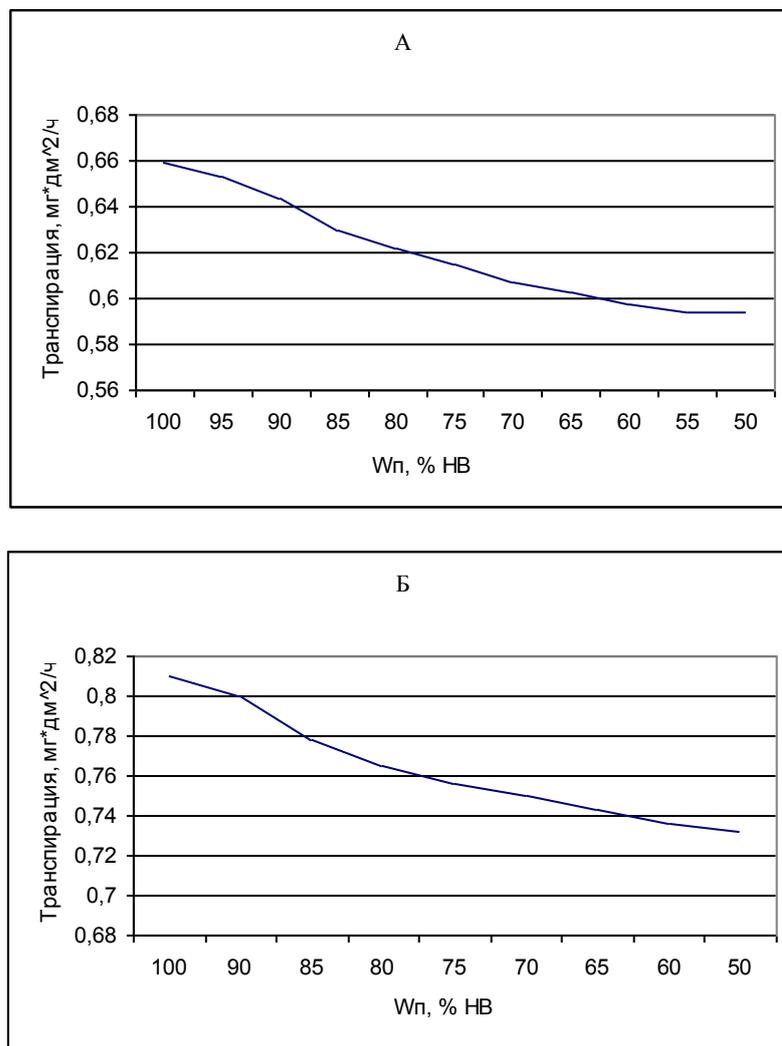


Рис. 1. Зависимость динамики транспирации листьев лопанта анисового (А) и монарды дудчатой (Б) от влажности почвы в 2002 г.

На рисунках 1 и 2 представлена сравнительная чувствительность методов, использующих интенсивность транспирации $K_{тр}$ в условиях почвенной засухи для лопанта анисового (А) и монарды дудчатой (Б).

Относительная скорость водного потока в стволе растения также является параметром, весьма чувствительным к обезвоживанию растений, особенно к воздушной засухе [2].

Чувствительность этого метода можно выразить в виде:

$$K_{vo.c.} = \frac{V_{o.c.ут.}}{V_{o.c.дн.}}, \quad (6)$$

где $V_{o.c.ут.}$ - относительная скорость водного потока в стволе растения в утренние часы (6-7 ч),

$V_{o.c.дн.}$ - относительная скорость водного потока в стволе растения в середине дня (13-14 ч).

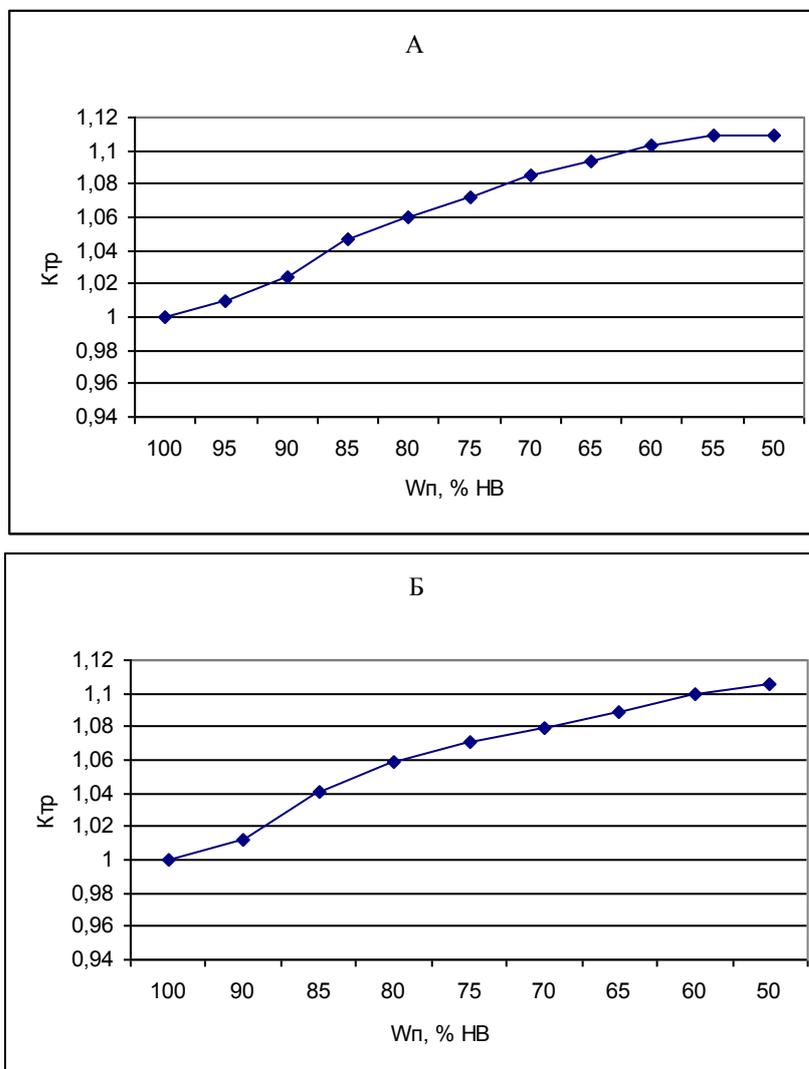


Рис. 2. Сравнительная чувствительность метода Ктр. для лопуха анисового (А) и монарды дудчатой (Б) к почвенной засухе в 2002 г.

Как известно, ствол является резервуаром влаги, и в нем может содержаться до 80% воды, находящейся в растении. В дневные часы при воздействии экстремальных условий внешней среды расход воды на транспирацию превышает ее приток из почвы. Дефицит влаги растение восполняет в ночные часы, и такая характеристика, как $V_{o.c.ут.}$, показывает степень его восполнения. Если эта величина в утренние часы близка к нулю, то растение полностью восстановило тургор. При высоком дефиците влаги в растении эта величина может приближаться к значению дневных скоростей и даже превышать их. В наших экспериментах 12.07.90 эта величина равнялась для яблони сорта Голден 0,41, для персика 0,65 и для груши 1,1, из чего видно, что предложенный метод является весьма чувствительным к обезвоживанию растений.

Естественно, что высокие значения V о.с. в ночные и утренние часы возможны лишь при наличии влаги в почве, т.е. метод является чувствительным, в основном, к атмосферной засухе. В дальнейшем мы использовали эту особенность для разработки и обоснования алгоритма оптимального управления водным режимом растений в условиях атмосферной засухи.

Относительная скорость водного потока в ксилеме побегов, как и изменение их диаметра, является очень чувствительным к обезвоживанию растений параметром. Это явление было использовано нами при разработке новых методов определения относительной засухоустойчивости плодовых культур [3,4].

Чувствительность метода к обезвоживанию растений можно представить в виде:

$$K_{v \text{ о.п.}} = \frac{V_{\text{ср.1}} - V_{\text{ср.2}}}{V_{\text{ср.1}}} = \frac{V_{\text{ср.}}}{V_{\text{ср.1}}}, \quad (7)$$

где $V_{\text{ср.1}}$ и $V_{\text{ср.2}}$ - среднее дневное (с 7 до 20 ч.) значение скоростей ксилемного потока в побеге, соответственно, до и после воздействия экстремального фактора.

Анализируя результаты вегетационного опыта 12-13.07.90 наблюдаем следующие значения этих коэффициентов: для яблони сорта Голден 0,480, для персика 0,82, для груши 0,180. Во втором вегетационном опыте при менее интенсивном воздействии экстремальных факторов эти значения равны: у яблони Голден 0,410, у Ренет Симиренко 0,39, у персика 0,13, а у груши 0,15. Приведенные результаты свидетельствуют о достаточно высокой чувствительности этого метода к обезвоживанию растений.

Таким же образом рассчитана чувствительность метода, использующего линейную скорость ксилемного потока в стволе растения:

$$K_{V_{\text{л.с.}}} = \frac{V_{\text{ср.1}} - V_{\text{ср.2}}}{V_{\text{ср.1}}} = \frac{V_{\text{ср.}}}{V_{\text{ср.1}}}, \quad (8)$$

Все обозначения такие же, как в формуле (7), только вместо относительной скорости водного потока в побегах здесь представлена линейная скорость водного потока в стволе растения. Анализ результатов первого вегетационного опыта (12-13.07.90) показывает, что эти коэффициенты составили у яблони Голден 0,56, у персика 0,61, у груши 0,27. Во втором вегетационном опыте (16-17.07.90) эти значения, соответственно, равны: у яблони Голден 0,37, яблони Ренет Симиренко 0,32, у персика 0,21, у груши 0,33. Здесь, как и в других экспериментах, правомерно сравнить результаты, полученные в условиях одного и того же опыта. Из приведенных результатов видно, что этот метод обладает достаточно высокой чувствительностью к обезвоживанию растений.

При определении чувствительности описанных выше методов к обезвоживанию необходимо иметь в виду, что на растение влияет не только создаваемая исследователем почвенная засуха, но и метеофакторы (температура и влажность воздуха, освещенность, скорость ветра). Так в проведенных экспериментах кроме почвенной засухи на растение воздействует дефицит влажности воздуха: 12.07 - 27 ГПа, 13.07 - 20 ГПа, 16.07 - 25 ГПа и 17.07 - 18 ГПа (см. табл.1).

Определить чувствительность метода к воздействию какого-либо одного фактора задача довольно сложная. Проследим изменения чувствительности четырех

описанных выше методов на фоне почвенной засухи для различных видов плодовых культур. На рисунке 3 представлена сравнительная чувствительность методов, использующих изменения диаметров побегов растений K_d , устьичного сопротивления K_{rs} , водного потенциала листьев K_p , интенсивности транспирации K_{tr} в условиях почвенной засухи для яблонь сорта Голден, Ренет Симиренко и персика Золотой Юбилей.

Анализируя эти результаты можно прийти к выводу, что наиболее чувствительными к почвенной засухе являются методы, использующие изменение диаметра побегов растений и устьичного сопротивления листьев. Применительно к яблоне сорта Голден эти методы сравнимы по чувствительности, а для яблони Ренет Симиренко и персика более чувствительным является метод, использующий изменение диаметра органов растений. Известно, что водный потенциал листьев является очень чувствительным к обезвоживанию, и более низкая чувствительность предложенного нами метода объясняется тем, что в своей методике мы использовали относительные дневные изменения этого показателя:

$$K = \frac{\psi_{л.(8)}}{\psi_{л.(8-16)}} \quad (9)$$

в условиях воздействия почвенной засухи и без нее.

Если же сравнить сами величины водных потенциалов (утренние или в середине дня) в условиях воздействия почвенной засухи (K_1) и при ее отсутствии (K_2):

$$K_p = \frac{K_1}{K_2},$$

то чувствительность метода значительно повышается.

Метод, основанный на измерении интенсивности транспирации, оказался более чувствительным применительно к обоим сортам яблони по сравнению с методом, использующим измерение водного потенциала. Наименее чувствительным был метод, использующий K_{tr} у персика.

Сравним чувствительность каждого из четырех методов (K_d , K_{rs} , K_p , K_{tr}) для изучаемых нами видов и сортов растений в условиях почвенной засухи. На рис. 4 видно, что величина K_d у персика равна 9, а у обоих сортов яблони 2,5 - 2,7.

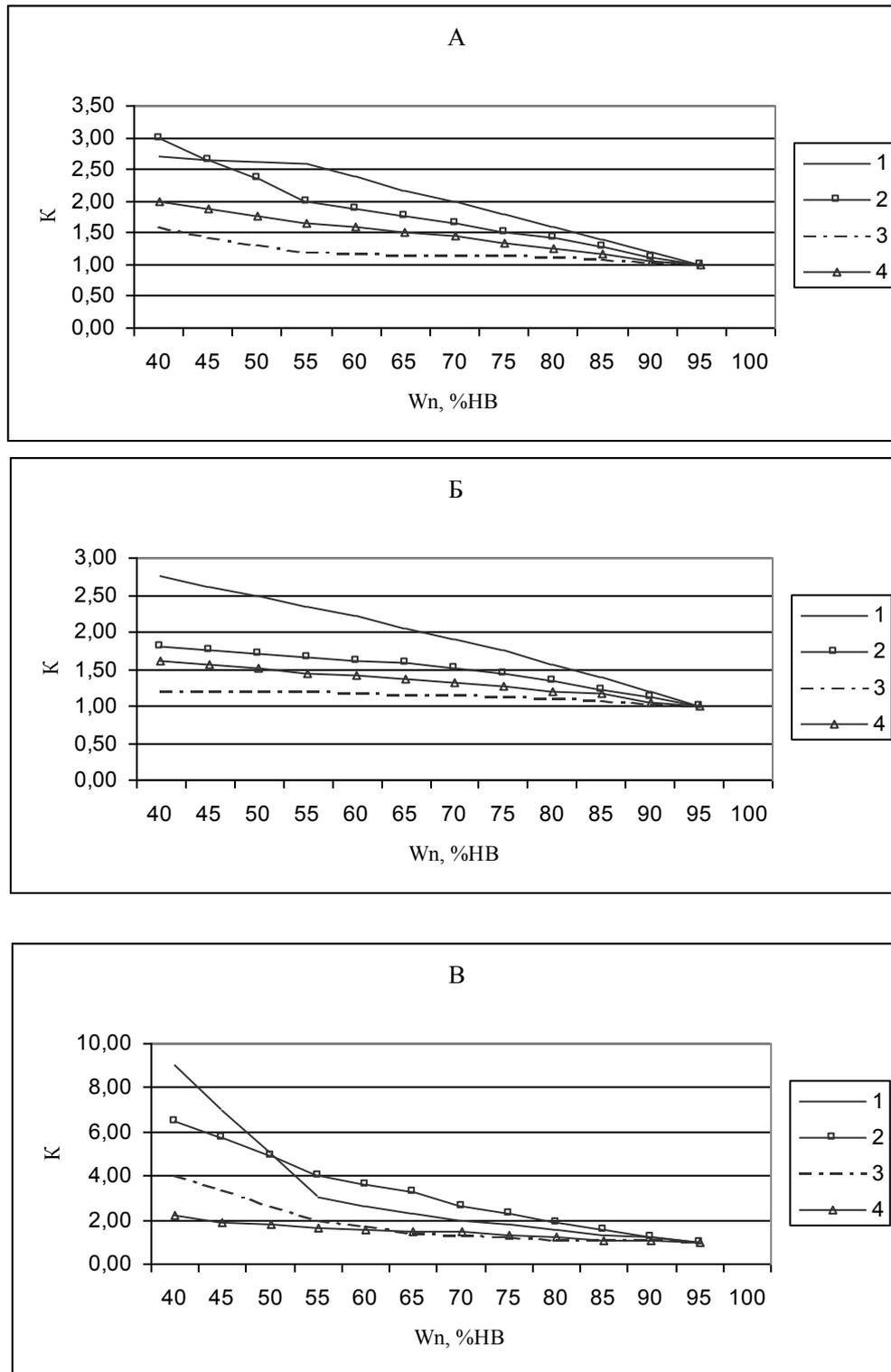


Рис. 3. Сравнительная чувствительность различных методов к почвенной засухе: А – для яблони Голден, Б – для яблони Ренет Симиренко, В – для персика Золотой Юбилей; 1 – метод Kd, 2 – метод Krs, 3 – метод Kn, 4 – метод Kтр.

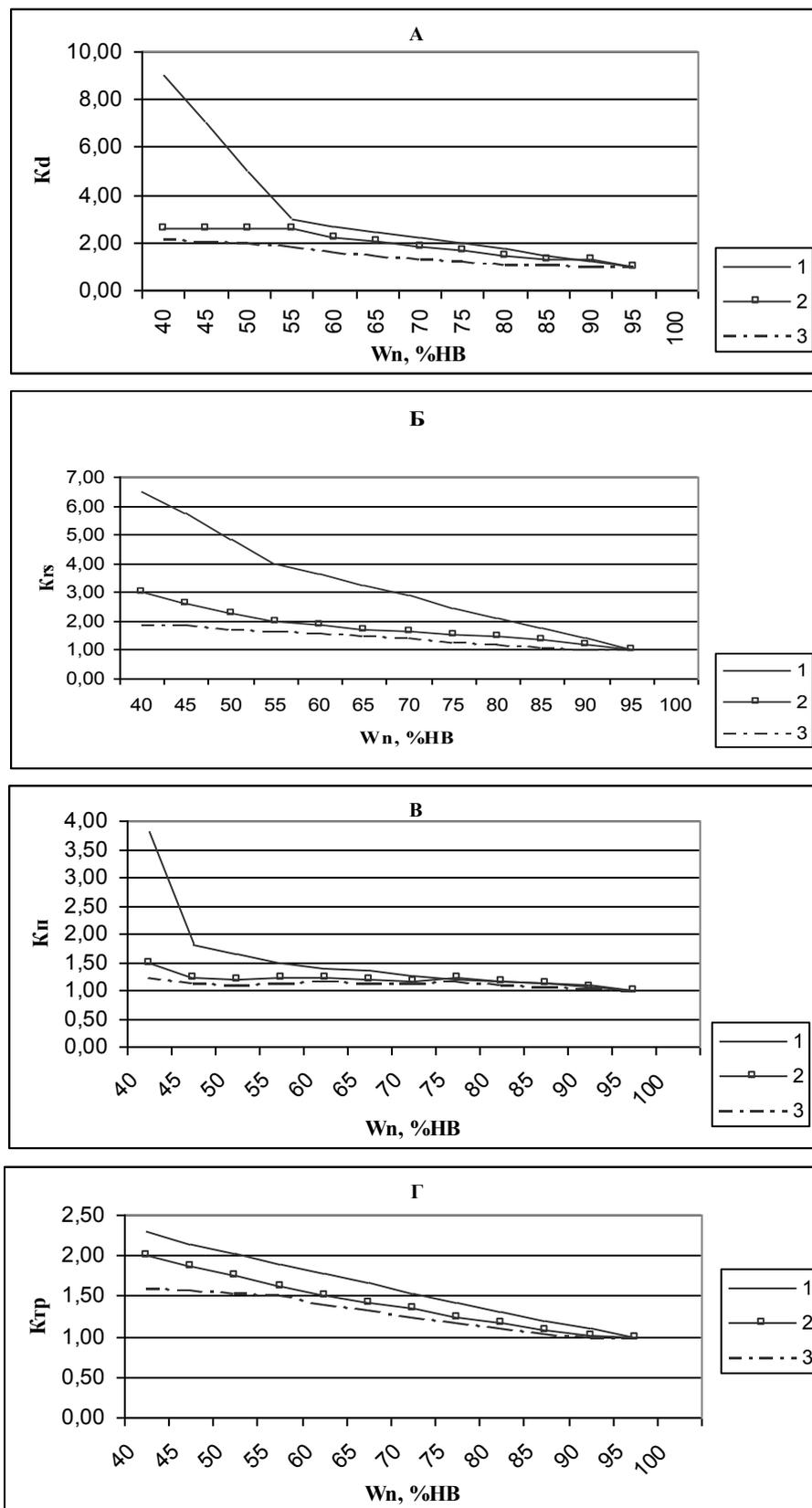


Рис. 4. Сравнительная чувствительность методов Kd (А), Krs (Б), Kп (В), Kтр (Г) при почвенной засухе: 1 – персик сорт Золотой Юбилей, 2 – яблоня сорт Голден, 3 – яблоня сорт Ренет Симиренко.

Метод, использующий измерение устьичного сопротивления, показывает, что K_{rs} у персика 6,5, у яблони сорта Голден 3,0, а у сорта Ренет Симиренко 1,8. Метод, использующий измерение водного потенциала листьев, дает следующие результаты: K_p у персика 3,8, у яблони Голден 1,56, а у Ренет Симиренко 1,2. Анализ сравнительной чувствительности метода, использующего измерение интенсивности транспирации, дает следующие результаты: K_{tr} для персика 2,7, для яблони сорта Голден 2,0, Ренет Симиренко 1,7.

Анализируя представленные выше результаты исследований можно прийти к выводу, что наиболее чувствительным к воздействию почвенной засухи у изучаемых культур является метод, использующий измерение диаметра органов растений. Наиболее близким к нему по чувствительности является метод, основанный на измерении устьичного сопротивления листьев.

Сравнивая чувствительность к почвенной засухе различных видов и сортов плодовых культур, оцениваемых с помощью различных методов, можно прийти к выводу, что наиболее высокой устойчивостью обладает персик, у которого $K_d=9, K_{rs}=6,5, K_p=3,8, K_{tr}=2,7$, у яблони Голден $K_d=2,7, K_{rs}=3,0, K_p=1,5, K_{tr}=2,0$. У яблони Ренет Симиренко $K_d=2,5, K_{rs}=1,8, K_p=1,2, K_{tr}=1,7$. Таким образом, все предложенные нами методы позволяют сделать вывод, что устойчивость изучаемых видов и сортов к почвенной засухе можно разместить в следующей последовательности: персик Золотой Юбилей - яблоня Голден - яблоня Ренет Симиренко. Это подтверждается данными из научной литературы.

Предложенные методы определения реакции растений на обезвоживание различны по своей физической сущности и обладают разной чувствительностью.

Наибольшей чувствительностью к обезвоживанию растений обладает метод, использующий измерение тургесцентности (диаметра) побегов. Высокая чувствительность метода объясняется способностью растений восстанавливать гомеостаз.

Выводы

Предложенные методы обладают различной чувствительностью к почвенной и атмосферной засухе. Так метод, использующий изменение относительной скорости ксилемного потока в стволе растения, обладает высокой чувствительностью к атмосферной засухе и может использоваться для разработки алгоритма управления водным режимом растений в условиях воздушной засухи.

Предложенные методы могут быть использованы для оценки относительной засухоустойчивости плодовых культур. Четыре метода, использованные для ее изучения, дали один и тот же результат.

Выполненная работа позволит исследователям, работающим в различных областях биологических наук, применять предложенные и изученные нами методы для конкретных целей селекции, сортоиспытания, интродукции, районирования культурных растений.

Список литературы

1. Клейман Э.И. Водный режим растений при резких изменениях факторов среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.- Кишинев, 1988.- 17 с.
2. Надеждина Н.Е. Водный режим яблони и его оптимизация в условиях юга Украины.// Автореф. дис. ... канд. биол. наук.- Киев, 1988.- 25 с.

3. Лищук А.И., Радченко С.С., Ильницкий О.А. Динамика водного обмена плодовых культур в условиях водного дефицита // Бюл. Никит. ботан. сада. - 1980. - Вып.2. - С.73-75.

4. Лищук А.И., Ильницкий О.А., Радченко С.С. К методике определения засухоустойчивости абрикоса в вегетационном опыте // Бюл. Никит. ботан. сада.- 1985.- Вып.56.- С. 86-89.

5. Радченко С.С. Элементы системного анализа физиологической информации при автоматической диагностике водного дефицита растений // Физические методы и средства получения информации в агромониторинге. - Л. - 1987. - С. 35-45.

6. Новые перспективные эфирномасличные культуры для юга СССР / Фролов Т.В., Невструева Р.И., Маляренко С.Г., Сокол В.А.- Симферополь: Крымиздат. - 1962. - 64 с.

7. Новые эфирномасличные культуры. Справочное издание / Машанов В.И., Андреева Н.Ф., Машанова Н.С., Логвиненко И.Е. - Симферополь: Таврия, 1988. - 160 с.

8. Hiroshi N., Ernst S., Hubert D.Z. Mechanisms of stomatal movements in response to air water potential // Planta. - 1991. - P. 57-64.

9. Myung Y.I., Hanno R. Stomatal conductance and leaf-water parametrs of apple, pear, sweet cherry and plum in an orchard // Jarten banwissenschaft. - 1991. - P. 75-80.

10. Meidner H. Stomata and the whole plant // Biochem. und Phisiol. Pflanz. – 1990. - P. 262-264.

11. Pothier D., Bedord M., Caissy R., Stein J. Variations du potential en Foction de variables meteorologiques // Natur. Can.- 1989.-116, №17.- P. 61-68.

12. Turner J.B. The extent and heftterni of osmotic adjustment in while clever during the development of waters stress // Ann. Bot.(USA).- 1990.- 66, №6.- P. 721-727.

Comparative efficiency of phytomonitoring methods to the dehydration of fruit crops and technical plants

Ilnitskiy O.A., Bystrova T.I., Paliy I.V.

Comparative estimation of phytomonitoring methods of plants' state during the drought is given. Among the proposed methods, method which is based on the registration of shoots turgescence (diameter) changes has the highest sensivity. Algorithm of managing water regimen in plants is developed.

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 |
| Краснощекий | 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.

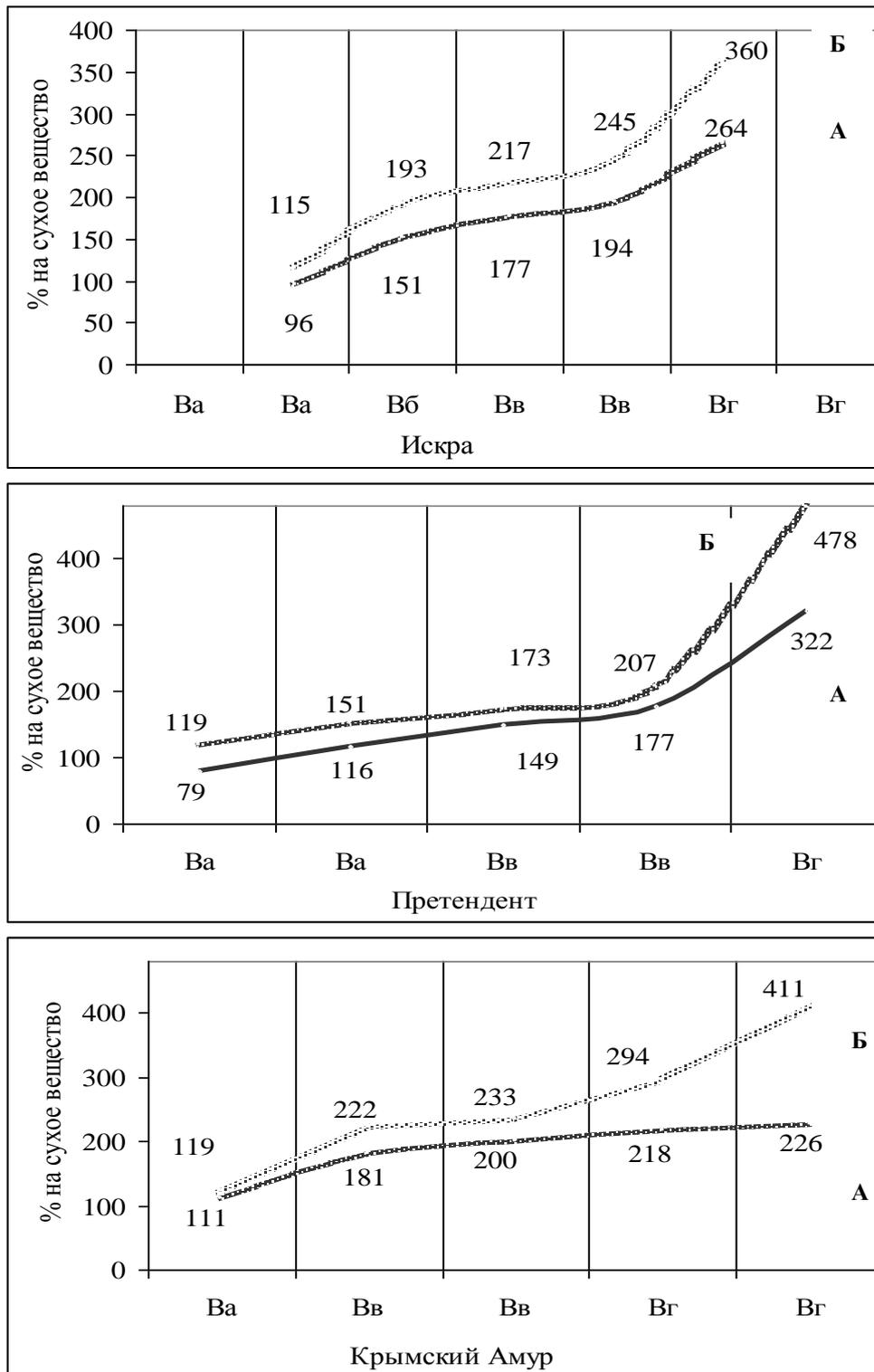


Рис.1. Изменение содержания воды в генеративных почках абрикоса при искусственном насыщении (среднее за 3 года.): А- содержание воды в почках на разных этапах морфогенеза (В а-г); Б - содержание воды после насыщения в течение 2 часов; Ва – формирование спорогенной ткани пыльника, Бб - мейоз-тетрады микроспор;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

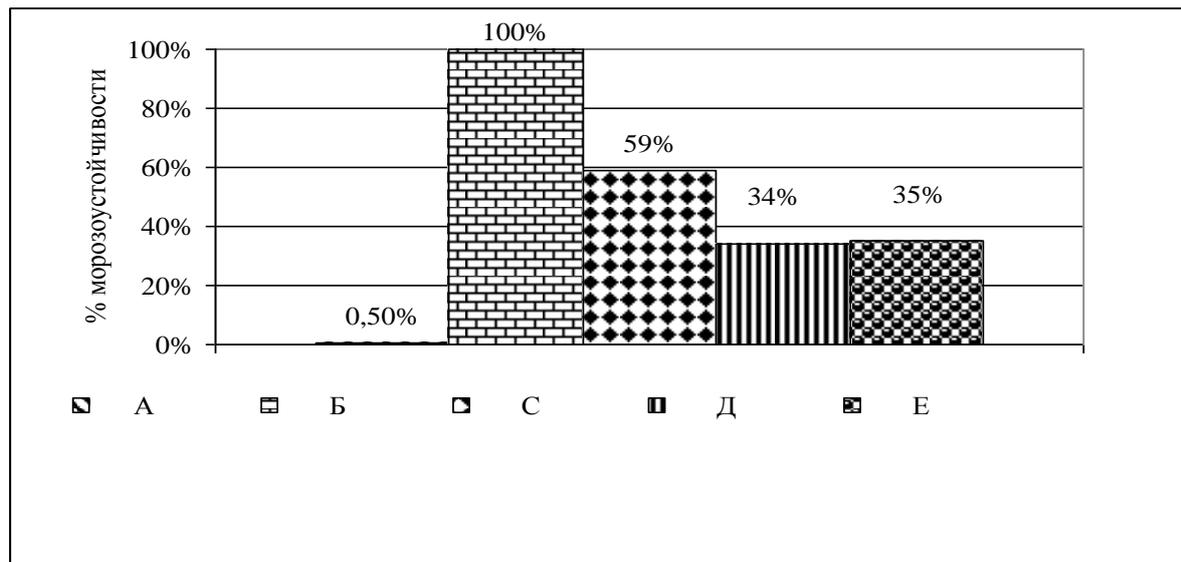


Рис. 2. Влияние осадков и оттепели на морозостойкость генеративных почек жимолости душистой (*Lonicera fragrantissima* Lindl), январь 2005 г.: А- потенциальная морозостойкость почек при -17°C ; Б - морозостойкость почек при -10°C после предварительного выдерживания побегов в термостате при $+3^{\circ}\text{C}$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

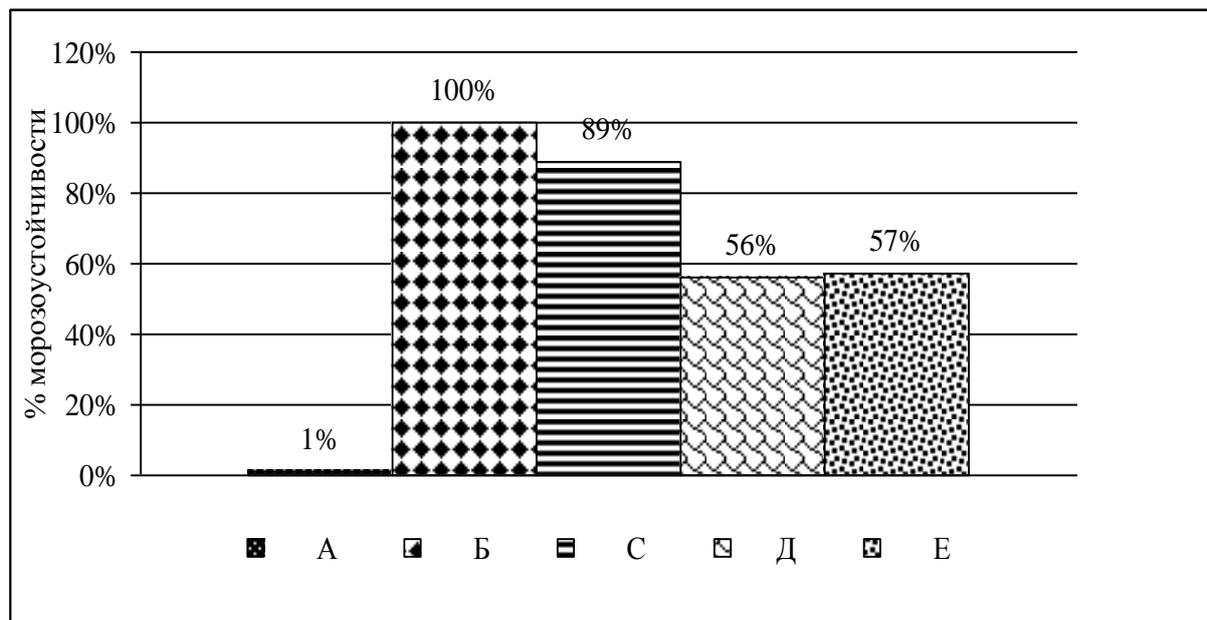


Рис. 3. Влияние осадков и оттепели на морозостойкость генеративных почек жасмина голоцветкового (*Jasminum nudiflorum* Lindl.)

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 дождей 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.

ОБИЛЬНО ЦВЕТУЩИЕ И БЕСШИПНЫЕ СПОНТАННЫЕ МУТАНТЫ САДОВЫХ РОЗ

К.И. ЗЫКОВ, кандидат технических наук; З.К. КЛИМЕНКО, доктор
биологических наук

Обильное цветение, малое количество или полное отсутствие шипов на побегах являются ценными хозяйственными признаками садовых роз. Для прогнозирования возможностей создания таких сортов методом индуцированного мутагенеза мы изучали изменчивость обилия цветения и шиповатости побегов при спонтанном мутировании роз.

Объекты и методы исследований

В качестве исходного материала для исследований использовались отобранные в мировой селекционной практике естественные почковые мутанты (спорты). Ранее нами с целью выявления закономерностей спонтанной мутационной изменчивости растений были собраны литературные данные о 1935 естественных почковых мутантах (спортах) садовых роз, отобранных в мировой селекционной практике от 823 исходных сортов. Среди них оказалось 118, у которых изменилось в ту или иную сторону по сравнению с контролем обилие цветения (получены от 96 исходных форм), и 9 с побегами, лишенными шипов (получены от 5 исходных форм).

Изучалась взаимосвязь между обилием цветения сортов и интенсивностью антоцианового окрашивания цветков, а также между обилием цветения и шиповатостью побегов сортов, с одной стороны, и происхождением их исходных сортов, с другой стороны. Исследования носили чисто теоретический характер и опирались на данные о происхождении, признаках и свойствах исходных сортов, их родителей и отобранных от них сортов, заимствованные из мировой справочно-информационной литературы по розам [7, 9, 10].

Результаты и обсуждение

У сортов с изменённым обилием цветения нами было изучено также отклонение от контроля общей интенсивности розового или красного антоцианового окрашивания цветков. Введем следующие символы: «<» - менее обильное цветение мутантов по сравнению с исходным сортом, «>» - более обильное; «-» - менее интенсивное окрашивание мутантов по сравнению с контролем, «+» - более интенсивное. Если же по описанию сортов в справочной литературе трудно с уверенностью решить, в какую сторону по сравнению с исходной формой изменилась интенсивность антоцианового окрашивания, то такой спорт обозначим знаком «0». При этом каждый мутант может быть обозначен каким-либо из 6 возможных символов, а именно: (> -), (> +), (< -), (< +), (> 0) и (< 0).

При независимой мутационной изменчивости признаков обилия цветения и интенсивности антоцианового окрашивания вероятность появления сортов любого типа одинакова и равна $1/6$, а вероятность появления мутантов типа (> -) и (< +) составляет, соответственно, $2/6$, то есть 0,333. В нашей же выборке оказалось, что доля сортов указанных типов в их общем числе составила 0,5, что в 1,5 раза больше, чем 0,333 (табл.). Математическая обработка полученных результатов по методу χ^2 показала, что указанное различие является существенным при уровне значимости не большем, чем 0,001, то есть очень достоверным. Это свидетельствует о том, что существует отрицательная корреляция между обилием цветения сортов и интенсивностью их антоцианового окрашивания. В среднем обилие цветения должно

увеличиваться с уменьшением общей интенсивности антоцианового окрашивания цветков и уменьшаться с его увеличением.

Таблица

Частота появления спортов различных типов

| *Тип мутантов | Количество мутантов, шт | Процент мутантов |
|---------------|-------------------------|------------------|
| - > | 56 | 47,5 |
| + < | 3 | 2,5 |
| - < | 6 | 5,1 |
| + > | 21 | 17,8 |
| 0 > | 28 | 23,7 |
| 0 < | 4 | 3,4 |
| Всего | 118 | 100 |

* См. в тексте

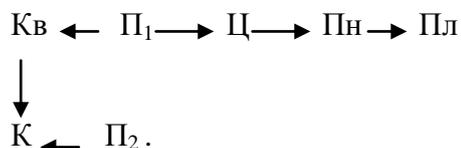
Особенно склонны к образованию более обильно цветущих спортов исходные сорта с оранжевыми тонами и оттенками в окраске цветков. Например, нами выявлены 5 исходных сортов, от которых отобраны от 4 до 6 обильнее цветущих спортов. Из них 3 имеют в окраске цветков ярко выраженные оранжевые тона и оттенки, а именно: Orange Triumph (цветки оранжевые), Pink Delight (цветки темно-розовые) и Superb, 1927 (цветки темно-оранжево-красные). Здесь и далее на схемах происхождения после названия сорта указывается год его создания.

Ранее нами было обнаружено, что действие гамма-радиации также может способствовать появлению более обильно и продолжительно цветущих мутантов, имеющих, как правило, менее интенсивную антоциановую окраску цветков. Например, от темно-оранжево-красного сорта Montezuma (1955) нами было получено 4 более светлых радиационных мутанта: 7081 и 7091 с розовыми цветками, а также 7065 и 7086 со светло-желтовато-розовыми цветками. У этих мутантов обилие цветения оказалось в среднем в 1,5 раза выше, чем у исходной формы. Примерно так же увеличилась урожайность у более светлых радиационных мутантов Краски Осени, 1976 (цветки желтые с розовыми краешками лепестков) и Пестрая Фантазия, 1976 (светло-фуксиново-красные со светло-желтыми полосами и обратной стороной лепестков), полученных от исходных сортов, соответственно, Piccadilly, 1960 (ярко-красные, у оснований оранжевые, с обратной стороны лепестков желтые) и Kronenbourg, 1965 (темно-красные, с обратной стороны лепестков желтые). Интересно, что у Пестрой Фантазии изменилось прежде всего обилие повторного цветения, приходящегося на жаркие месяцы (вторая половина июня – июль): продолжительность его увеличилась почти в 2 раза по сравнению с исходным сортом.

Ранее нами было показано, что светлые радиационные мутанты в среднем являются более иммунными, чем их темные исходные сорта [4]. Сильная поражаемость грибными болезнями многих темно-красных сортов отмечена и в других работах [8].

Описанные выше результаты хорошо согласуются с разработанной нами ранее теоретической моделью конечных этапов биогенеза флавоноидов в цветках роз [3,5,6]. Согласно этой модели, антоцианидины цианидин (Ц), пеонидин (Пн) и пеларгонидин (Пл), с одной стороны, и флавонолы кверцетин (Кв) и кемпферол (К), с другой стороны,

образуются из общего предшественника (Π_1), при дефиците которого между ними могут иметь место конкурентные отношения, что обуславливает отрицательную корреляцию между содержаниями антоцианидинов и флавонолов в цветках:



В связи с этим усиление интенсивности антоцианового окрашивания цветков, связанное с увеличением в них содержания антоцианидинов, коррелирует с уменьшением содержания флавонолов и наоборот. Указанные же флавонолы оказывают большое влияние на процессы роста, развития и репродукции растений [1], в частности, видимо, и на обилие цветения. Возможно, что К и Кв в силу своей биологической активности увеличивают также прямо или косвенно общую сопротивляемость растений грибным заболеваниям.

Согласно указанной выше модели биогенеза появление в цветках конечного антоцианидина Пл означает, что синтез пигментов этого класса у роз идет интенсивно и до конца, то есть накапливается большое их количество, а следовательно может уменьшаться содержание флавонолов. Пл придает цветкам оранжевые тона и оттенки. Исходные сорта с такой окраской, как было отмечено выше, особенно часто образуют более светлые и обильно цветущие спорты в результате мутаций, уменьшающих интенсивность синтеза антоцианидинов и, следовательно, повышающих содержание флавонолов.

Итак, переходя от окраски цветков к содержанию в них флавоноидных пигментов, мы предполагаем, что при мутировании имеет место положительная корреляционная зависимость между обилием цветения, а также иммунитетом растений и содержанием в них флавонолов К и Кв. Так ранее нами было определено, что в описанной выше группе более обильно цветущих радиационных мутантов сорта *Montezuma* содержание флавонолов в цветках увеличилось по сравнению с исходной формой в 1,33 раза, в то время как содержание антоцианидинов уменьшилось в 4,72 раза [5]. Из этого примера видно, что увеличение обилия цветения мутантов в 1,45 раза наиболее тесно связано именно с увеличением количества флавонолов в цветках, и в меньшей степени зависит от уменьшения содержания антоцианидинов и, следовательно, интенсивности антоцианового окрашивания. Дело в том, что, согласно схеме биогенеза, К может образовываться не только из Кв, но и из предшественника Π_2 , вообще не связанного с антоцианидинами. Это должно ослаблять отрицательную корреляционную связь между содержанием в цветках антоцианидинов и флавонолов и, следовательно, между интенсивностью антоцианового окрашивания и обилием цветения спортов.

Из приведенной таблицы видно, что, несмотря на существование обратной корреляции между обилием цветения и интенсивностью антоцианового окрашивания мутантов, существуют, видимо, и другие факторы, влияющие на урожайность и связанные с генотипом исходных форм. Особенно много обильнее цветущих спортов продуцировали сорта *Orange Triumph* (4 спорта), *Joanna Hill* (4), *Talisman* (5), *Pink Delight* (6) и *Superb* (6). Перечислим эти спорты. От исходного сорта *Orange Triumph*: *Princesse Joséphine Charlotte* (1945), *Scarlet Triumph* (1951), *Red Triumph* (1956), *Waverley Triumph* (1951); от исходного сорта *Joanna Hill*: *Minuet* (1930), *Sunnymount* (1933), *Blondine* (1954), *Sayonara* (1959); от исходного сорта *Talisman*: *Mrs. Franklin D.*

Roosevelt (1933), Dorothy Marie (1935), Manhattan (1936), Carioca (1942), Painted Desert (1965); от исходного сорта

Pink Delight: Aristocrat (1949), Desire (1953), Gorgeous (1956), Home Run (1956), Emperor (1958), Pink Sensation (1958); от исходного сорта Superb: Česká Ponádka (1927), California Gold (1934), Coral Cup (1936), Scarlett O' Hara (1947), Joan Margaret Derrick (1953), Tranquility (?).

Точное происхождение сорта Superb не известно, но как один из самых ранних сортов, относящихся к садовой группе полиантовых роз, он должен иметь в качестве близкого предка обильно цветущий вид *R. multiflora* Thunberg. Происхождение 4 остальных исходных сортов нам удалось частично изучить. Среди известных предков Orange Triumph обнаружены 9 с обильным цветением (схема 1). Ближайшие из них Eva в 1 поколении и Miss Edith Cavel в 3 поколениях по материнской линии. Происхождение всех 9 указанных предков восходит к видам *R. moschata* Herrmann и *R. multiflora* Thunberg, отличающимся обильным цветением.

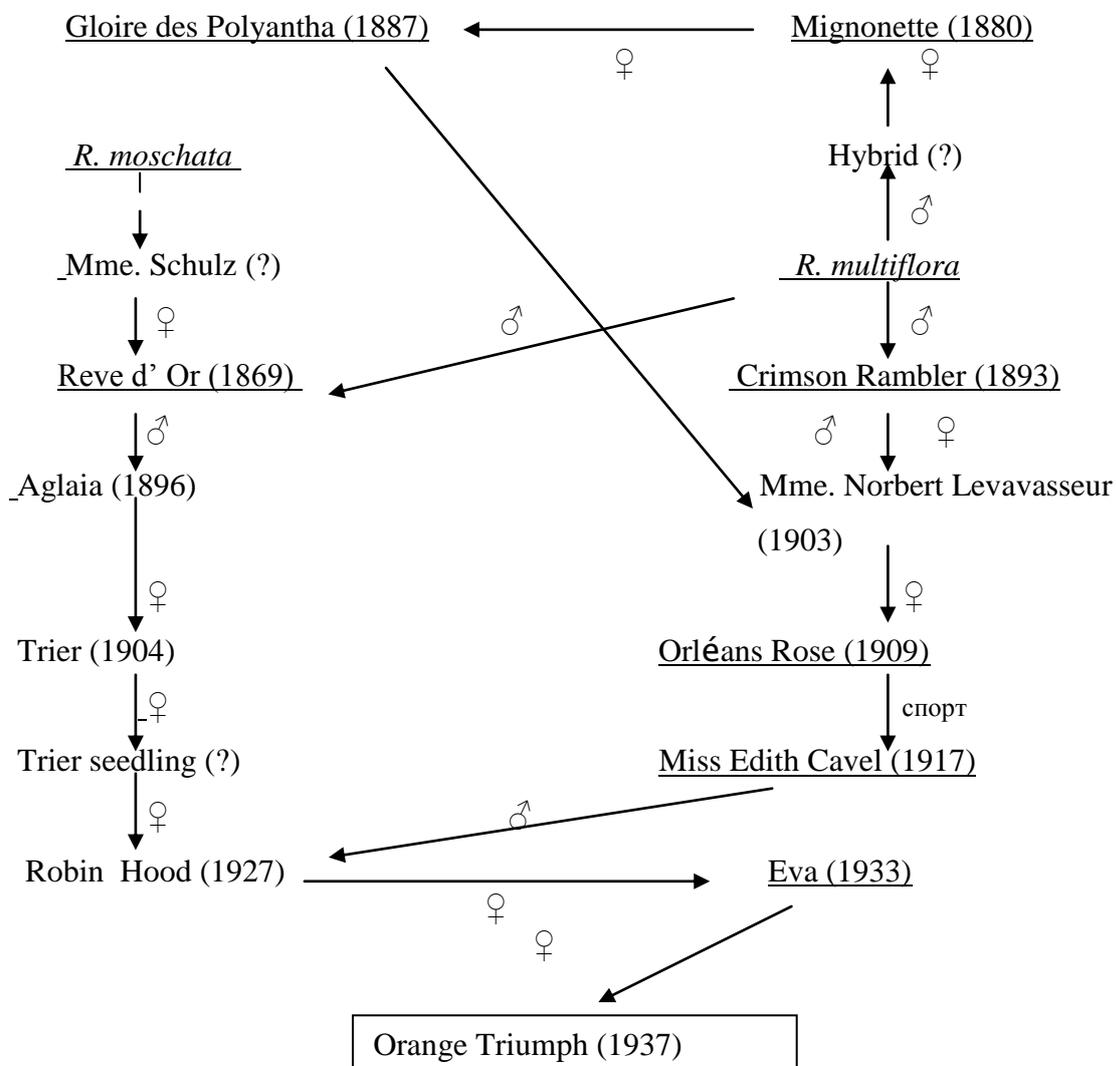


Рис. 1. Упрощенная схема происхождения исходного сорта Orange Triumph.

* Здесь и на последующих схемах исходные сорта взяты в рамку, а их обильно цветущие или малоколючие предки подчеркнуты.

Исходные сорта *Talisman*, *Joanna Hill* и *Pink Delight* также имеют в родословной обильно цветущих предков, ближайшими из которых являются, соответственно, *Souvenir de Claudius Pernet* в 1 поколении по отцовской линии, *Columbia* в 2 поколении по отцовской линии и *Columbia* в 3 поколении по материнской линии (схема 2). Указанные исходные формы очень близки по происхождению благодаря обильно цветущему сорту *Antoine Rivoire*, являющемуся их общим предком по материнским линиям, соответственно, во 2, 3 и 4 поколениях. Предками же *Antoine Rivoire* во 2-3 поколениях являются высокоурожайные сорта *Jules Margotin*, *Safrano*, *Duschesse de Brabant* и *Devoniensis*, восходящие по происхождению к обильно цветущим видам *R. chintnsis* Jacquin и *R. X odorata* (Andrews) Sweet (схема 3). Итак, родословные исходных сортов рассматриваемой группы насыщены обильно цветущими сортами.

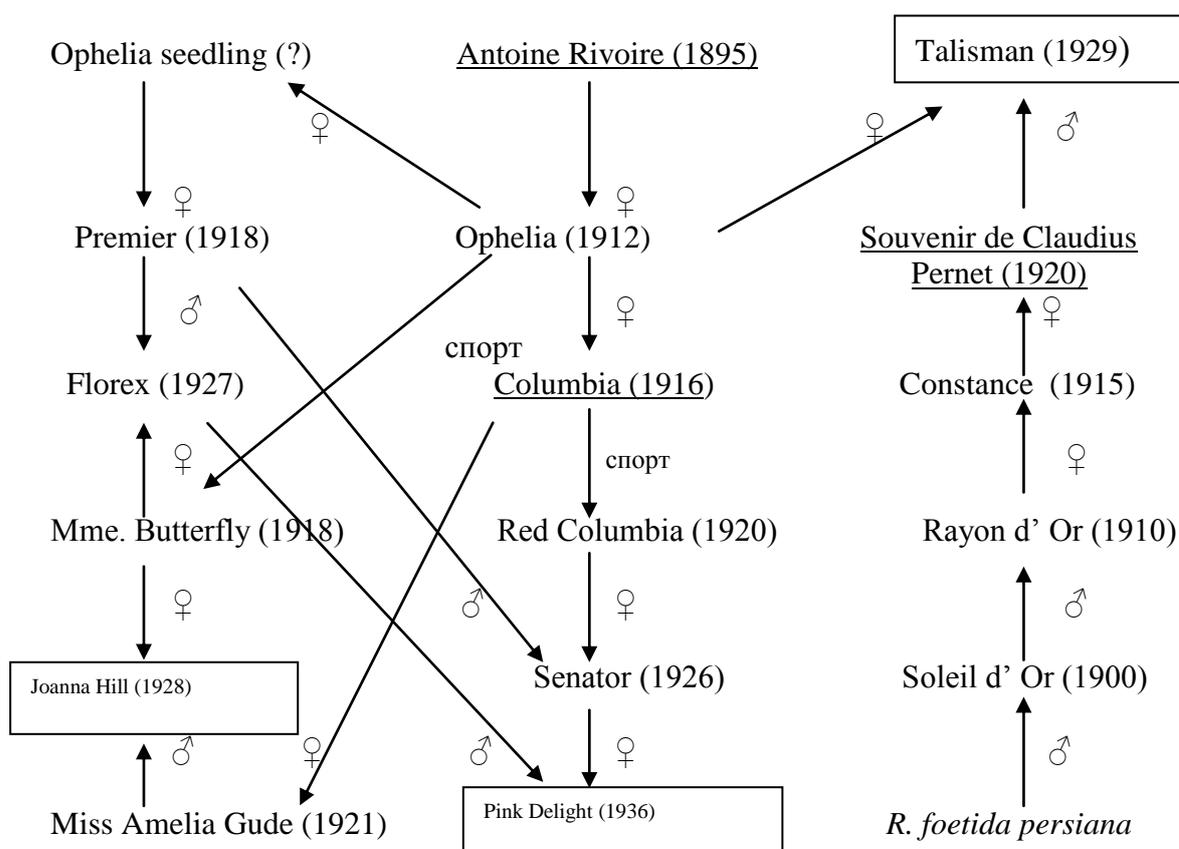


Рис. 2. Упрощенная схема происхождения исходных сортов *Joanna Hill*, *Pink Delight*, *Talisman*.

Мутирование сорта *Talisman* отличается от мутирования остальных рассматриваемых выше 4 исходных сортов, так как 4 его обильнее цветущих спорта из 5 имеют более интенсивную антоциановую окраску цветков, чем у *Talisman*. Его отцовский родитель – обильно цветущий сорт *Souvenir de Claudius Pernet* – является также предком 4 поколения исходного сорта *Kronenbourg*, от которого, как упоминалось выше, нами был отобран радиационный мутант *Пестрая Фантазия* с повышенной урожайностью. Мутирование сорта *Kronenbourg* также отличается от мутирования других изученных нами исходных сортов: в семье радиационных мутантов, полученных от него, имеет место не отрицательная, а положительная

корреляция между содержанием флавонолов и антоцианидинов. У Пестрой Фантазии содержание флавонолов в цветках не увеличилось по сравнению с Kronenbourg [5].

Происхождение сорта Souvenir de Claudius Pernet восходит по материнской линии к дикому виду *R. foetida persiana* (Lemaire) Rehder (в 4 поколениях), имеющему желтые цветки, в которых отсутствуют антоцианидины.

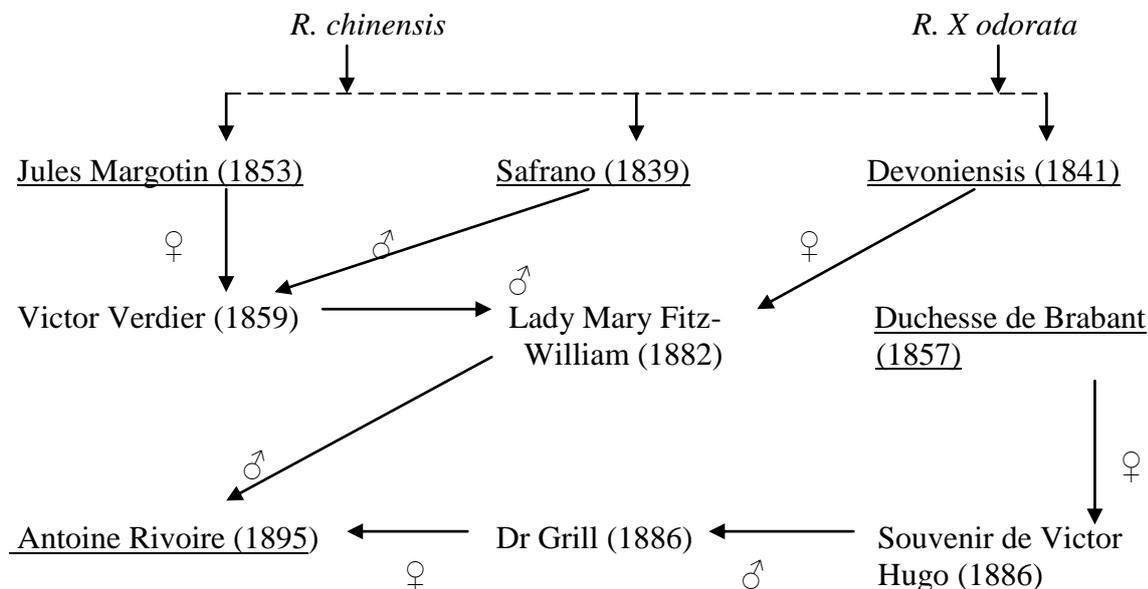


Рис. 3. Упрощенная схема происхождения сорта Antoine Rivoire

Нами установлено, что сорта, которые близки по происхождению к этому ациановому виду, часто имеют склонность образовывать спорты с более интенсивной антоциановой окраской по сравнению с контролем, в то время как в среднем спонтанная мутационная изменчивость цвета у садовых роз направлена преимущественно в противоположную сторону [2]. Не исключено, что, как и в случае Kronenbourg, при мутировании таких исходных сортов имеет место не отрицательная, а положительная корреляционная связь между содержанием в цветках антоцианидинов и флавонолов в результате изменения интенсивности синтеза их общего предшественника P_1 .

Возможно также, что увеличение обилия цветения у спортов этих исходных сортов имеет другую основную причину. Так, известно, что *R. foetida persiana* происходит из Малой Азии и, следовательно, является жаростойкой. Выше уже отмечалось, что у мутанта Пестрая Фантазия увеличилось обилие и продолжительность именно второго цветения, приходящегося на жаркий период лета, когда у большинства других изучаемых нами сортов снижается интенсивность цветения. Возможно, что в случае с Пестрой Фантазией мы имеем дело фактически с мутацией, повышающей жаростойкость, присущую предкам ее исходного сорта Kronenbourg.

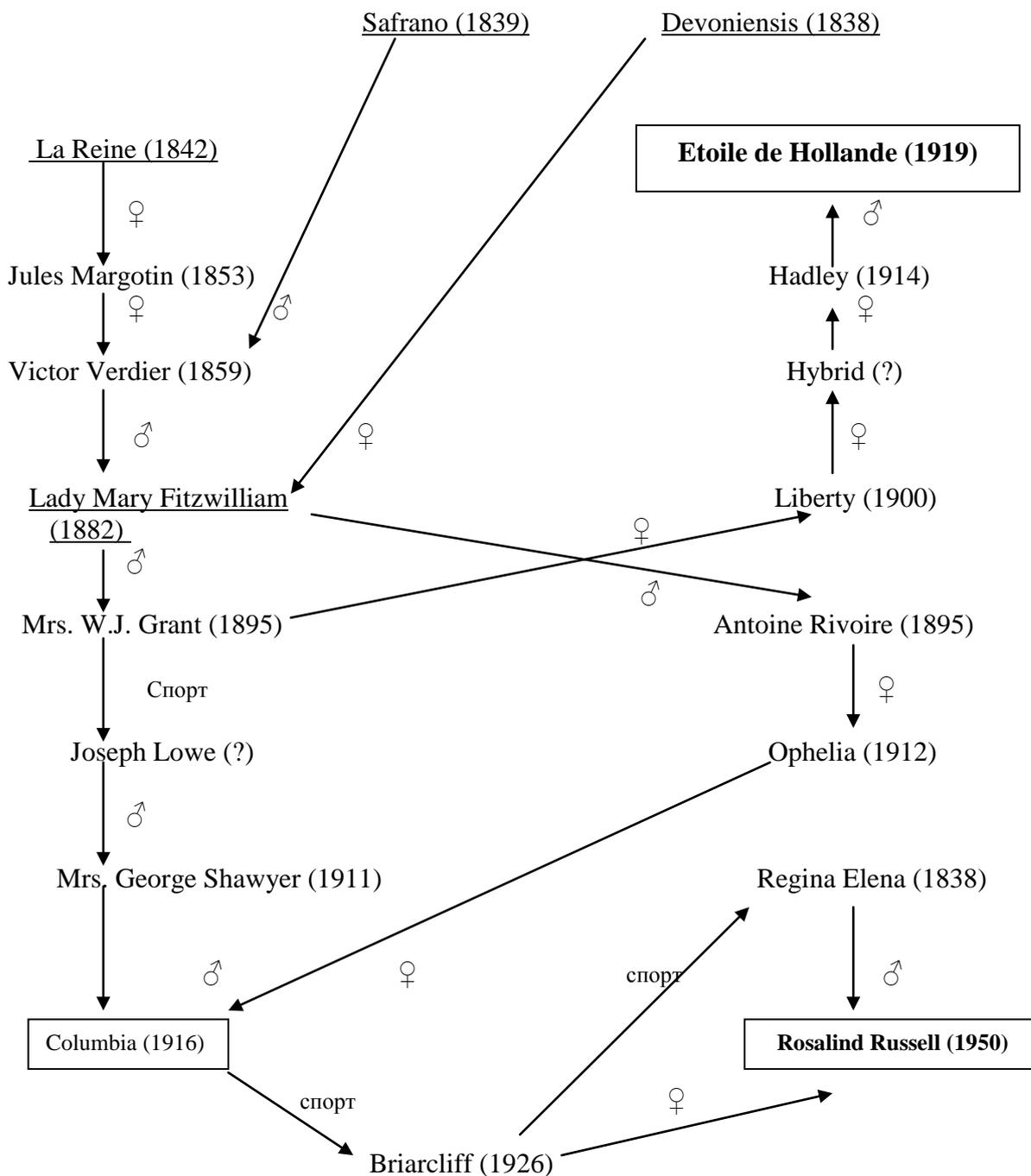


Рис. 4. Упрощенная схема происхождения исходных сортов Etoile de Hollande, Columbia и Rosalind Russel.

Как уже отмечалось, среди 1935 изученных нами спонтанных почковых мутантов садовых роз 9 оказались лишеными колючек (шипов) на побегах. Они получены от 5 исходных сортов. Замечательно, что 5 из этих бесшипных сортов (Lucinda, 1927; Frau Luise Lindecke, 1928; Thornless Beauty, 1938; Spelbond, 1949 и Thornless, Mirage, 1955) относятся к семье мутантов одного и того же исходного сорта Columbia. Еще один бесшипный мутант Thornless Blush (1954) происходит от исходного сорта Rosalind Russel, который очень близок по происхождению к сорту Columbia, а именно получен в результате скрещивания двух его мутантов: Briarcliff и Regina Elena. Из остальных бесшипных мутантов Climbing Queen Thornless (?) отобран

от исходного сорта Etoile de Hollande, Texas Queen (1965) – от Tip Toes и Climbing Festival (1945) – от E.G. Hill.

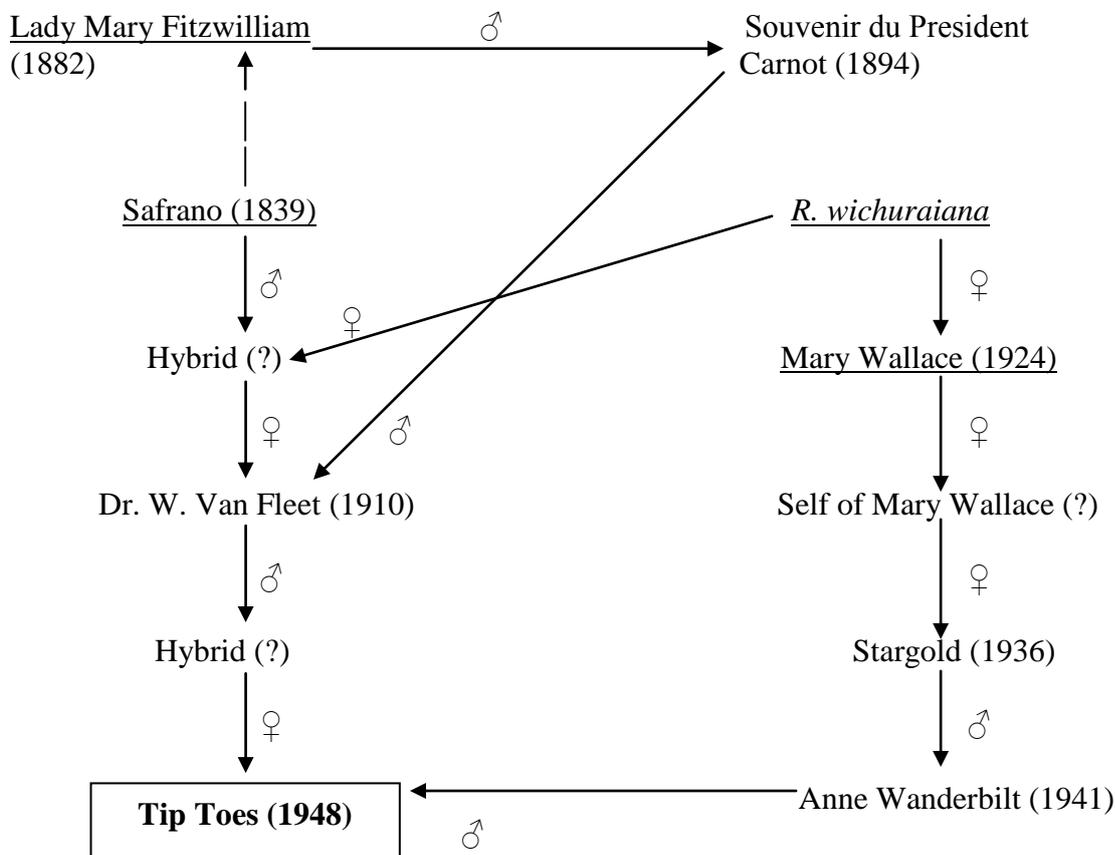


Рис. 5. Упрощенная схема происхождения исходного сорта Tip Toes.

Родители сорта E.G. Hill неизвестны. Что же касается остальных 4 исходных сортов, то они оказались очень близкими по происхождению. Их объединяет наличие в родословной слабоколючего сорта Lady Mary Fitzwilliam, который является предком 4 поколения исходных сортов Columbia и Tip Toes, предком 5 поколения исходного сорта Etoile de Hollande и предком 6 поколения исходного сорта Rosalind Russel (схема 4, 5). Lady Mary Fitzwilliam также имеет в происхождении ряд почти бесшипных предков: Devoniensis (в 1 поколении), Safrano (во 2 поколении) и La Reine (в 3 поколении). Кроме этого общего для всех слабоколючего предка родословные исходных сортов содержат и другие формы, обладающие слабой шиповатостью. Такими являются Devoniensis – предок 4 поколения исходного сорта Columbia и Safrano, *R. wichuraiana* Crepin и Mary Wallace – предки 4 поколения исходного сорта Tip Toes. Итак, родословные исходных сортов, от которых отобраны бесшипные сорта, насыщены слабоколючими сортами.

Выводы

Изложенные в этой работе данные, касающиеся возникновения более устойчивых к грибным болезням, обильнее цветущих и бесшипных сортов садовых

роз, подтверждают развиваемую нами концепцию, согласно которой мутационная изменчивость садовых роз связана главным образом с проявлением у них вследствие мутаций потенциальных возможностей, содержащихся в рецессивном состоянии в генотипе исходных форм [2]. При этом некоторые рецессивные факторы, способствующие увеличению устойчивости растений к грибным болезням и обилия цветения, осуществляют это посредством увеличения содержания в растениях биологически активных флавонолов: кемпферола и кверцетина.

Список литературы

1. Волинец А.П., Пальченко Л.П. Регуляция ауксинового обмена фенольными соединениями // 3 Всесоюз. симпозиум по фенольным соединениям. - Тбилиси: Мецниереба, 1976. - С. 13.
2. Зыков К.И., Клименко З.К. Генетические аспекты селекции садовых роз // Генетика. - 1993. - Т. 29, № 1. - С. 68-76.
3. Зыков К.И., Клименко З.К. Эволюция состава флавоноидных пигментов в цветках при создании современных садовых роз // Изв. Российской АН. Сер. Биол. - 1993. - № 3. - С. 385-392.
4. Зыков К.И., Клименко З.К., Семина С.Н. Поражаемость грибными болезнями мутантных форм садовых роз // Бюл. Главн. ботан. сада. - 1995. - Вып. 172. - С. 111-116.
5. Зыков К.И., Ратькин А.В., Клименко З.К. Биохимическая природа мутантов по окраске цветков у роз садовых // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1990. - № 4. - С.524-531.
6. Зыков К.И., Ратькин А.В., Клименко З.К. Изменчивость по составу флавоноидных пигментов в процессе развития цветков у сортов и мутантов садовых роз // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1991. - № 2. - С. 201-207.
7. Jäger A. Rosenlexikon. Leipzig: Zentral-Antiquaritet der DDR, 1960. - 768 s.
8. Krüssmann G. Rosen, Rosen, Rosen. - Berlin und Hamburg: Verlag Paul Parey, 1974. - S. 165.
9. Modern roses 7 / Preface by Allen R.C. - Hamburg, Pennsylvania: The McFarland Company, 1969. - 472 p.
10. Modern roses 9 / Edited by P.A. Haring. - Shreveport, Louisiana: The American Rose Society, 1986. - 402 p.

Abundat blowring and thornless spontanic mutants of garden roses

Zykov K.I., Klimenko Z. K.

The given data, concerning the obtaining of more resistant to bungi, abundant flowering and thorn less varieties of garden roses, confirm our conception, that the mutation changeability of garden roses is connected with development of potential opportunities due to mutation, contained in recessive condition in genotype of starting forms. Some recessive factors, facilitated the increasing of plant resistance to fungi diseases and abundat flowering, do this due to increasing the content of biologically active flavonols (kempferol, kvercetine) in plants.

ЭМБРИОКУЛЬТУРА НЕКТАРИНА И АЛЫЧИ В СВЯЗИ С ЗАДАЧАМИ СЕЛЕКЦИИ

И.Н. САЕНКО

Большое экономическое значение имеет расширение сроков потребления свежих фруктов населением за счет выращивания сортов раннего и сверхраннего сроков созревания. Из косточковых плодовых культур, выращиваемых в условиях Крыма и различных регионах Украины, у местного населения и многочисленных отдыхающих значительной популярностью пользуются раннеспелые сорта алычи (*Prunus cerasifera* Ehrh) и нектарина (*Persica vulgaris* Mill. *subsp.* *Nectarina* Ait. Shof.). Их плоды имеют универсальное использование, т.е. потребляются в свежем и переработанном виде.

Алыча – ценная пищевая и лекарственная культура, содержащая витамины, пектины, жирное масло, углеводы. Ценным свойством алычи является более раннее созревание плодов подавляющей массы ее сортов по сравнению с сортами сливы домашней (*Prunus domestica* L.). Алыча скороплодна. Привлекает внимание и группа гибридной алычи, ее высокая урожайность, способность плодов дозревать при хранении, хорошая лежкость, транспортабельность [5,6]. Сорта алычи гибридной выведены методом межвидовой гибридизации алычи с сортами других видов сливы и прежде всего с сортами сливы китайской (*Prunus salicina* Lindl.) [3].

Сорта алычи по времени созревания в условиях Крыма делятся на пять групп: I – очень ранние (созревают в середине июня); II – ранние (в начале июля); III – средние (в середине июля); IV – поздние (в конце июля); V – очень поздние (в августе – сентябре) [7].

Нектарин – голоплодный персик. Плоды нектарина имеют более плотную мякоть, чем у персика и значительно лучше переносят транспортировку. Однако многим сортам нектарина свойственна мелкоплодность, сильное повреждение мучнистой росой. Среди имеющихся в Никитском ботаническом саду сортов нектарина мало ранозревающих и очень ранних сортов, созревающих одновременно с ранними сортами персика Майский Цветок и Фаворита Мореттини.

У нектарина, также как и у персика (*Persica vulgaris* Mill.), по сроку созревания плодов в Крыму сорта делятся на шесть групп: I- очень ранние и ранние (созревают в III декаде июня – I и II декадах июля); II- ранне-средние (III декада июля – I декада августа); III – средние (II – III декады августа); IV – средне-поздние (I декада сентября); V- поздние (II – III декады сентября); VI – очень поздние (I – III декады октября) [8].

В Госреестр сортов растений Украины и Крыма на 2004 г. включены три сорта гибридной группы алычи (сливо-алычевые гибриды) селекции Никитского ботанического сада: Десертная (1969 г.), Обильная (1969 г.) и Оленька (1995 г.), созданные в результате межвидовой гибридизации алычи (*Prunus cerasifera*) и сливы китайской (*Prunus salicina*), а также три сорта нектарина: Кримсон Голд (1992 г.), Старк Сангло (1993 г.) – зарубежной селекции и Рубиновый 8 (2001 г.) – селекции Никитского ботанического сада. Сорта алычи Обильная и Оленька относятся к среднему сроку созревания, а Десертная – к очень позднему. Нектарин Кримсон Голд – ранне-среднего срока созревания, Старк Сангло – среднего, Рубиновый 8 – средне-позднего.

В районированном сортименте алычи и нектарина отсутствуют генотипы очень раннего и раннего сроков созревания, что не позволяет обеспечивать население свежей плодовой продукцией в ранне-летний период (июнь-июль). Следовательно, создание новых сортов алычи гибридной и нектарина селекционным путем является крайне необходимым. Плодовые культуры, в том числе сорта алычи и нектарина, сверхраннего

и раннего сроков созревания, образуют неполноценные семена, неспособные развиваться в жизнеспособные растения в обычных условиях выращивания. Их семена с недоразвитыми зародышами гибнут в процессе созревания плодов. Это сильно сужает процесс гибридизации, так как селекционеры не могут их успешно использовать в качестве материнских исходных форм [4]. В связи с этим создание новых сортов алычи и нектарина очень раннего и раннего сроков созревания – актуальная задача.

Целью данной работы было установление возможности развития *in vitro* зародышей нектарина и алычи разных стадий эмбриогенеза для размножения и создания исходного материала плодовых культур для селекции и получения растений раннего и сверхраннего сроков созревания.

Объекты и методы исследований

В качестве исходного растительного материала использовали семена нектарина и алычи от свободного опыления, искусственного опыления, а также самоопыления разных стадий развития и сроков созревания.

Косточки опускали предварительно в этанол на 1-2 сек., а затем стерилизовали путем обжига в пламени спиртовки. [4]. Все работы по извлечению семян, освобождению их от покровов и окружающих тканей проводили в стерильных условиях бокса Fatran – LF [1].

Изолированные зародыши помещали в пробирки 22 x 160 мм. на искусственные питательные среды различного состава согласно схеме эксперимента. Культуры содержали 1,5 – 2 месяца в освещенном холодильнике, после чего их помещали в освещенные камеры или на СУВР с освещением 2-3 тыс. лк., температурой 22-25° С, фотопериодом 16 ч. для развития проростков. Нормально развитые растения переводили в асептические условия *in vivo*. Почву для горшечной культуры стерилизовали в режиме текучего пара. Для адаптации растения прикрывали стеклянными сосудами, а затем, по мере укоренения и приспособления к почвенным условиям, сосуды убирали.

Изучение каллусогенеза у алычи проводили на гибридных зародышах Кизилташская Ранняя x Вилора и Вилора x Кизилташская Ранняя от реципрокных скрещиваний сортов, у нектарина – на зародышах от свободного опыления сортов Crimson Gold и Рубиновый 4 торпедовидной стадии. Зародыши алычи и нектарина семядольной стадии использовали для получения растений.

Изучение морфогенеза зародышей *in vitro* у ранозревающих сортов и форм нектарина проводили на развивающихся зародышах 13 образцов и 11 гибридных комбинаций скрещивания, в том числе и межвидового гибрида, созданного с участием дикого китайского персика мира *Persica mira* (Koehne) Koval. et Kostina (Нектамира 140-75 x свободное опыление), а также гибрида, полученного в результате межвидовой гибридизации с привлечением дикого персика Давида *Persica davidiana* Carr. (Нектадиана 723-1-91 x (47-94), а также у 4 сортов и гибридных комбинаций алычи: Курортная, Субхи Раняя, Вилора, Кизилташская Ранняя, Кизилташская Ранняя x Вилора и Вилора x Кизилташская Ранняя.

Изучение морфогенеза завязей и семяпочек изучали на примере гибридной комбинации скрещивания нектарина Хемус x Mayglo и у 41-9-3 от свободного опыления.

Результаты и обсуждение

При исследовании развития зародышей данных плодовых культур разных стадий развития *in vitro* мы изучали пути морфогенеза завязей и семяпочек, а также зрелых и недозрелых зародышей, занимающих 1/3, 1/2 или весь объем семени.

У зародышей нектарина ранних стадий эмбриогенеза, которые имели сформированные семядоли, но очень малый размер семени длиной 1,5-3 мм развитие шло по пути каллусогенеза (табл.1). Интенсивность роста каллуса и его качество зависели от генотипа (сорта), соотношения фитогормонов и их состава в питательной среде. Диаметр зародышей за 30 дней культивирования увеличился с 1,5 – 3 мм до 1 – 1,5 см. Развитие происходило главным образом за счет разрастания семядолей. Максимальной величины семядоли достигали в варианте Рубиновый 4 при добавлении 6-БАП 1,5 мг/л.

Таблица 1

Каллусогенез из зародышей раносозревающих сортов нектарина и алычи от свободного опыления

| Исходная форма | Дата введения in vitro | Количество (шт.) | |
|--------------------|------------------------|------------------|-------|
| | | плодов | семян |
| Субхи Ранняя | 23.05.94 | 90 | 90 |
| Курортная | 23.05.94 | 90 | 90 |
| Early Star | 27.07.94 | 45 | 71 |
| Super Crimson Gold | 03.08.94 | 13 | 13 |
| Early Star | 10.08.94 | 47 | 47 |
| Субхи Ранняя | 01.05.95 | 81 | 81 |
| Курортная | 2.06.95 | 32 | 32 |
| Рубиновый 4 | 19.06.96 | 53 | 47 |
| Crimson Gold | 20.06.96 | 54 | 23 |

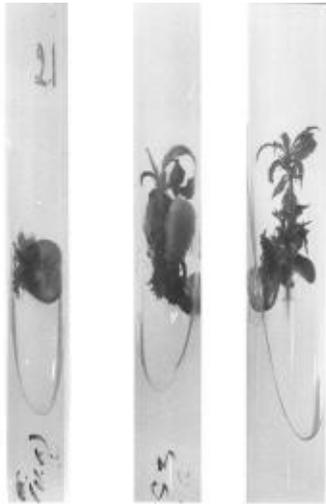
Листовой и стеблевой морфогенез наблюдали у сорта Рубиновый 4 в варианте с 6-БАП 0,2 + ИУК 0,1 мг/л. Однако зародыши сорта Crimson Gold в варианте с 6-БАП 0,2 + 2,4-Д 1 мг/л лучше продуцировали каллус. Он был плотный, зеленого цвета. Ауксин 2,4-Д способствовал образованию более плотного каллуса, чем ИУК.

Известно, что возникновение органов, систем и частей растений in vitro определяется соотношением цитокининов и ауксинов в питательной среде [1], поэтому сравнивали влияние фитогормонов на тип морфогенеза у зародышей алычи ранней семядольной стадии развития. В данном случае использовали 6-БАП, кинетин, 2,4-Д. Применение 6-БАП 0,1 мг/л и 2,4-Д 0,22 мг/л вызывало на 14 день культивирования образование и дифференциацию мельчайших структур на семядолях у 52% зародышей. Они были темно-зеленого цвета, локализованы на разных частях семядолей, но в большинстве случаев – по краям, развивались без предварительного образования каллуса на поверхности семядолей. В дальнейшем из них развивались листья и почки. Таким образом, в данных условиях наблюдался листовой и стеблевой органогенез.

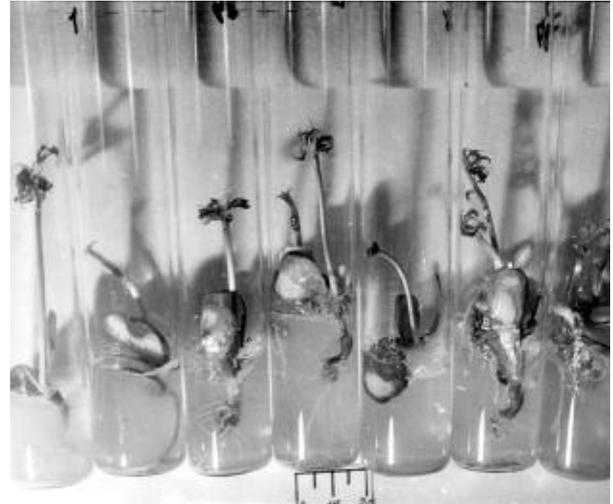
В вариантах с кинетином и 2,4-Д зародыши тоже увеличивались, открывались семядоли, выдвигались почки, но дальше, как правило, они деформировались.

У более крупных зародышей алычи, занимавших почти полный объем семени, даже без предварительной стратификации, тоже развивались адвентивные побеги, а также центральный (главный) побег и корни (рис.1.1). Аналогичные явления выявили у абрикоса и черешни W.D. Lane и F. Cossio [11]. В результате сравнения влияния состава питательных сред MS и Монье с различными сочетаниями цитокининов и ауксинов наблюдали образование каллуса только на среде MS в варианте с 6-БАП 0,1 мг/л + ГК 1мг/л. Среди всех вариантов опыта выделялись среды с добавлением 6-БАП

1,13 мг/л и 2,4-Д 0,2 мг/л. На них отмечена стимуляция адвентивных побегов, а также рост побегов и корней, однако на поверхности корней образовывался неморфогенный каллус коричневого цвета. На среде MS во всех вариантах больше образовывалось адвентивных побегов, чем на среде Монье. У них была лучше развита корневая система. Например, на среде Монье получено 11,3% растений с корнями средней и слабой степени развития, а на среде MS – 35,7% растений.



1



2



3



4

Рис. 1. Морфогенез зародышей нектарина и алычи: 1 – формирование адвентивных побегов их зародышей алычи; 2 – проростки нектарина 404-90; 3 – растения алычи, полученные в пробирочной культуре; 4 – проростки нектарина, полученные в пробирочной культуре.

У сорта алычи Субхи Ранняя было очень мало зародышей, которые не развивались после помещения их на питательную среду (8%), в то время как у сорта Курортная таких зародышей было 50% как на свету и с предварительной обработкой пониженной положительной температурой, так и без нее. Однако у Субхи Ранняя отмечено замедление роста на начальных стадиях культивирования у 62% зародышей, а у Курортной у 25%.

При изучении потенциальных возможностей семядолей алычи, их отделяли от осевых органов зародыша. Размер эксплантов составлял 3-4 мм. Использовали среду MS и 7 вариантов сочетания фитогормонов 2,4-Д, ИУК и 6-БАП.

У таких эксплантов побегообразования не происходило по сравнению с более зрелыми зародышами. На 27 день культивирования наблюдали, что экспланты незначительно увеличивались, у них заворачивались края и дальше они не развивались.

У более развитых зародышей нектарина сортов Кримсон Голд и Супер Кримсон Голд, находящихся на семядольной стадии и занимающих 1/3, 1/2 и больший объем семени, развитие шло по пути эмбриогенеза, а затем останавливалось, или шло по пути органогенеза. Так, зародыши, занимавшие 1/3 объема семени, при введении в эмбриокультуру были прозрачными. В течение 20-30 дней они приобретали белую окраску и более плотную консистенцию. Обработка таких зародышей пониженной положительной температурой +5-8° С не способствовала их росту и дальнейшему развитию.

Зародыши, занимавшие 1/2 и больший объем семени различались по темпу развития, который четко зависел от генотипа. Побеги сорта Crimson Gold от свободного опыления были лучше сформированы и имели листья нормальной формы. Растения сорта Super Crimson Gold от самоопыления чаще всего имели слабо развитый побег с розеткой листьев на верхушке. Кроме того, зародыши развивались в условиях пониженной положительной температуры разное время – 52 и 86 дней. В первой группе оказались растения сорта Crimson Gold, а во второй – растения сорта Super Crimson Gold. По количеству развившихся растений между ними разница была невелика и составила 62,5% и 60,9% соответственно. Корневая система проростков обоих сортов нектарина развивалась с нарушениями в виде расщепления главного корня и с образованием мелких петель.

По нашим наблюдениям, органогенез у морфологически зрелых зародышей нектарина, взятых из окрашенных неспелых плодов, зависел от степени физиологической зрелости зародышей, т.е. от сроков введения в эмбриокультуру; состава питательной среды, количества фитогормонов в ней и генотипа. Так, у очень ранних сортов и гибридных комбинаций скрещивания нектарина качество проростков было ниже, чем у созревающих на 1-2 декады позже. Такие растения плохо приживались *in vivo*. Вероятно, для ранозревающих сортов требуется более тщательная оптимизация питательной среды.

В 1999 году были введены в эмбриокультуру зародыши нектарина семядольной стадии сортов Super Crimson Gold, Armcing Precose, Mauglo и гибридных комбинаций 404-90 и Рубиновый- 4 x Early Star на питательные среды MS и Уайта. Из всех комбинаций быстрее начали прорасти и сформировались нормальные проростки у зародышей сорта Armcing Precose и гибридной комбинации 404-90. Срок их культивирования при пониженной положительной температуре составлял 47 дней, и по срокам созревания они являются более ранними из изучаемых сортов.

Зародыши сортов Mauglo и Super Crimson Gold нуждались в более длительном периоде прорастания в условиях пониженной положительной температуры, этот период составил 65 дней. По качеству значительно отличались проростки гибридной

комбинации от проростков сорта *Armsing Precose*. Их листья располагались по побегу не очередно, как у *Armsing Precose*, а густыми мутовками на верхушках побегов. Корневая система у растений обеих комбинаций часто имела ненормальный главный корень, например, многочисленные петли у 404-90 (рис. 1.2), а у *Armsing Precose* преждевременно останавливался рост (до 2 см) при отсутствии боковых корней. У проростков сорта *Mauglo* главный корень имел темно-бурое окончание и развивался медленнее, чем корешки проростков выше упомянутых сортов.

Сравнивая влияние питательных сред на количественный выход проростков и растений, лучшей в данных условиях оказалась среда Уайта. У сорта *Mauglo* на среде MS в среднем получено 66,7% растений, а на среде Уайта 91,7%, т.е. для роста и развития незрелых семян нектарина лучшей была среда Уайта. Применение повышенных доз ГК (3 мг/л) в этих средах было благоприятным для роста проростков.

У гибридной комбинации 404-90 на среде MS получено 29,3% растений, на среде Уайта 64,6 %; в варианте с ГК 3мг/л получено 87,5% растений, а при обычной концентрации ГК 1 мг/л – 33,3% растений.

Однако, зародыши, введенные *in vitro* на 3-4 недели позже, в 1996 году, например, у сорта *Mauglo* лучше развивались на питательной среде Монье. Среда Монье более богата микроэлементами и некоторыми макроэлементами, чем среды Уайта и MS. На ней было получено 79,6 % растений, а на питательной среде MS – 68,2 % (табл. 2).

В результате изучения в эмбриокультуре ранних сортов и гибридов нектарина Никитский 85, *Mauglo* и F₁ (Флаус x Фаворита Мореттини) от свободного опыления на средах Монье и MS отмечено хорошее прорастание зародышей у изучаемых сортов и гибридных комбинаций. Эти зародыши занимали почти весь объем семени. Из них получали 52-89% проростков. У зародышей начинали расти корни, раскрывались семядоли, и развивался побег. При переводе проростков из условий пониженной положительной температуры при дальнейшем культивировании наблюдали их неравноценное развитие. Часто после остановки роста главного корня рост побегов продолжался, но через 10-20 дней заметно угнетались верхушечные почки побегов, если к этому времени у таких проростков не образовывались боковые корни.

Таблица 2

Влияние состава питательной среды и генотипа на получение растений нектарина из зародышей от свободного опыления

| Сорт | Всего зародышей в опыте, шт. | Зародышей на среде MS, шт. | Получено растений | | Зародышей на среде Монье /шт/ | Получено растений | |
|--------------------------------|------------------------------|----------------------------|-------------------|------|-------------------------------|----------------------|------|
| | | | на среде MS, шт. | % | | на среде Монье, /шт/ | % |
| <i>Mauglo</i> | 93 | 44 | 30 | 68,2 | 49 | 39 | 79,6 |
| Рубиновый 4 | 59 | 29 | 25 | 86,2 | 30 | 21 | 70 |
| F1(Флаус x Фаворита Мореттини) | 76 | 48 | 23 | 47,9 | 28 | 7 | 25 |

В практике культуры *in vitro* принято условно разделять процесс культивирования эксплантов на этапы. На первом этапе - введения зародышей семядольной стадии в культуру *in vitro* - положительное действие оказало сочетание ГК

0,5-1 мл/л, 6-БАП 0,2-0,7 мг/л и ИМК 0,01 мг/л. На втором этапе - удлинения побегов - содержание фитогормонов изменяли в 2-3 раза, что вызвало удлинение побегов и нарастание листьев в 1,5-2 раза за 7-10 дней. На третьем этапе культивирования зародыши переносили на жидкие среды аналогичного состава для улучшения ризогенеза.

У раносозревающих сортов семена часто бывают физиологически недозрелыми. Так, у ранних сортов нектарина, созревающих во 2-3 декаде июля, при сьеме с дерева зеленых и слабо окрашенных плодов, зародыши уже занимали весь объем семени, но очень немногие из них были способны сформировать нормальный проросток. Если высаживали такие зародыши *in vitro*, то получали 13-15% растений даже при обработке пониженной положительной температурой сроком 50-60 дней.

При введении *in vitro* физиологически недозрелых зародышей сорта Mauglo в период созревания плодов получили 23,8% растений, у сорта Никитский-85 при введении на 2 недели ранее получили 13,1% растений. У F₁ (Флаус х Фаворита Мореттини) от свободного опыления при введении *in vitro* в тот же срок – 15,4% растений, у F₁(Флаус х Фаворита Мореттини) х Рубиновый 4 от искусственного опыления при введении в фазу полной зрелости – 55,6% растений (табл. 3). Аналогичная картина наблюдалась и в другие годы.

Таким образом, зародыши нектарина раносозревающих сортов становятся нормально сформированными и физиологически зрелыми, чтобы развиваться в полноценные растения к концу июля – началу августа.

Анализ динамики появления проростков показал, что к началу октября основная часть проростков 77,9% была готова к высадке в почву, это составляло 57,3% от количества всех зародышей в эксперименте.

У разных комбинаций скрещивания нектарина качество проростков было разным. Так, у сорта Early Star зародыши развивались ненормально: увеличивались и атипически разрастались семядоли, которые впоследствии приобретали бурый цвет и отмирали. Развитие зародышей заканчивалось, когда корень достигал 1 редко 3 см.

У растений комбинации скрещивания 404-90 х 47-94 побеги достигали 0,5-1 см, они имели крупные деформированные листья.

Побеги сорта Нектаред 2 от свободного опыления достигали 3-5 см, были густо облиственными (более 10 шт), с листьями нормальной формы.

Таблица 3

Выход растений нектарина в зависимости от сроков введения в культуру *in vitro*, %

| Сорт | 1996 год | | 1998 год | |
|---|---------------|-------------------|---------------|-------------------|
| | Дата введения | Выход растений, % | Дата введения | Выход растений, % |
| Никитский 85 * | - | - | 1.07 | 13,1 |
| F ₁ (Флаус х Фаворита Мореттини) * | 29.07 | 36,5 | 2.07 | 15,4 |
| Mauglo * | 2.08 | 73,9 | 17.07 | 23,8 |
| F ₁ (Флаус х Фаворита Мореттини) х Рубиновый 4 | - | - | 31.07 | 55,6 |

* - Свободное опыление

Растения межвидовых гибридов Нектамира 140-75 и Нектамира 545-85 от свободного опыления были нормально развитыми. Отмечено, что все адаптированные *in vivo* растения этих межвидовых гибридов имели листья нормальной формы, расположенные по побегу в строгой очередности.

Из проростков форм нектарина 18-94 и 29-94 от свободного опыления получены растения с высотой побега 4-6 см в основном с листьями нормальной формы и пропорциональных размеров. Встречались проростки с пучком листьев на верхушке побега, с деформированной (сморщенной) листовой пластинкой.

Проростки гибрида F₁ 169-81 (нектарин Говера х Гвардейский Желтомясый) от свободного опыления отличались дружным выровненным корнеобразованием у проростков в пробирках, а побеги - длиной 4-5 см и сближенными междоузлиями. Встречались растения с дважды-трижды рассеченными листьями.

У проростков нектарина N 12 V от свободного опыления при пересадке в почву часто отмирал главный побег, а затем из межсемядольной области вырастали новые, также встречались растения с деформированными листьями.

Проростки межвидовой гибридной формы Нектадиана 723-1-91 х (47-94) имели хорошо развитый побег с очередным расположением листьев нормальной формы. Корень одного из них имел вид сросшихся по длине двух корней. Это растение хорошо адаптировалось в почве.

Таким образом, выход проростков нектарина и их качество зависели от генотипа материнской формы и срока введения исходных эксплантов в культуру.

Все сорта нектарина, с которыми мы работали, по сроку созревания плодов относятся к ранней и ранне-средней группам [8]. Они созревают в I – II декадах июля - I декаде августа. При культивировании *in vitro* зародышей этих сортов, выяснилось, что количество получаемых проростков и растений зависит от срока их созревания в природе и поэтому мы разделили их на четыре класса по мере введения *in vitro*.

Зародыши из зрелых плодов Early Star от свободного опыления и (404-90) х (47-94), созревающие во 2 декаде июля, прорастали дольше других - 53-67 дней. Они были введены в эмбриокультуру 16.07 (табл. 5). Из них у зародышей сорта Early Star от свободного опыления растений не получено, а у гибридной комбинации скрещивания 404-90 х (47-94) получили всего 1 растение этого срока посадки, что составляет 5,3% (табл.4).

Зародыши межвидовых гибридов Нектамира 140-75 и Нектамира 545-85 нектарина 20-94, Изысканный 18-94 и Нектаред 2 от свободного опыления, взятые из плодов, созревших на 10-14 дней позже, начали прорастать в основном через 44 дня. Их вводили в эмбриокультуру 25.07. Из них получено 31,3% растений второго срока введения *in vitro*.

Менее зрелые зародыши нектарина 20-94 и F₁ 169-81, занимавшие 2/3 объема семени, прорастали на 42-56 день. Их вводили в эмбриокультуру 27.07. А зародыши нектарина N 12 V из незрелых плодов, которые созревают в I декаде августа, помещали в культуру *in vitro* 30.07. Зародыши прорастали 40 дней. В 3 группе получили 40,2 % растений.

Зародыши гибридной комбинации скрещивания Нектадиана 723-1-91 х 47-94 вводили в эмбриокультуру 16.08. из перезрелых плодов. Они прорастали 36 дней. Получили 100% проростков и 50% растений.

Следовательно, исходя из полученных результатов, можно заключить, что от срока созревания сортов зависят количество и качество получаемых проростков и растений нектарина, а также срок содержания таких зародышей в условиях пониженных положительных температур.

Таблица 4

Выход проростков и растений нектарина

| Срок введения in vitro | Комбинация скрещивания | Зародышей, шт. | Проростков, шт. | Количество адаптированных растений | | |
|------------------------|--|----------------|-----------------|------------------------------------|------|------------|
| | | | | шт. | (%) | % в группе |
| 1 | Early Star * | 16 | 0 | 0 | 0 | |
| | 404-90 x (47-94) | 3 | 2 | 1 | 33,3 | |
| | <u>Всего:</u> | 19 | 2 | 1 | | 5,3 |
| 2 | Нектамира 140-75 * | 5 | 1 | 1 | 20 | |
| | Нектамира 545-85 * | 7 | 4 | 5 | 71,4 | |
| | Нектарин 20-94 * | 6 | 2 | 2 | 33,3 | |
| | Изысканный 18-94 * | 8 | 2 | 2 | 25 | |
| | Нектаред- 2 * | 6 | 0 | 0 | 0 | |
| | <u>Всего:</u> | 32 | 9 | 10 | | 31,3 |
| 3 | Нектарин 20-94 * | 20 | 15 | 7 | 35 | |
| | F1 169-81 (нектарин Говера x Гвардейский Желтомясый) * | 26 | 18 | 17 | 65,4 | |
| | Нектарин N 12 V * | 86 | 36 | 29 | 33,7 | |
| | <u>Всего:</u> | 136 | 69 | 53 | | 40,2 |
| 4 | Нектадиана 723-1-91 x (47-94) | 2 | 1 | 1 | 50 | |
| | <u>Всего:</u> | 2 | 1 | 1 | | 50 |

* - Свободное опыление

Наши исследования по раннеспелым сортам нектарина согласуются с литературными данными. Так, O.W. Davidson [10], выращивая зародыши персика разных сроков созревания, установил, что зародыши из плодов, созревающих до 20.07, редко прорастали в искусственной культуре. Зародыши, взятые из семян плодов, созревающих до 25.07, прорастали тоже слабо. Если же брались для культивирования зародыши из зрелых и незрелых плодов после 25.07, то они обычно прорастали хорошо.

В зависимости от природных условий года качество семян нектарина, вводимых в эмбриокультуру, различалось. Часто лучшей питательной средой для получения проростков и растений из зародышей была среда MS, иногда среда Уайта или Монье. Анализ динамики появления проростков показал, что к 1 октября основная часть проростков (77,9%) по силе развития была готова к высадке в почву, это составило 57,3% от количества всех зародышей в эксперименте.

Органогенез у зародышей алычи семядольной стадии проходил менее интенсивно. Полностью сформированные зародыши алычи, занимавшие полный объем семени, развивались хуже, чем зародыши нектарина. Проростки имели слабо развитую корневую систему т.к. на главном корне развивался каллус, который препятствовал росту и развитию проростков. Зародыши алычи гибридной комбинации скрещивания Кизилташская Ранняя x Вилора лучше развивались на среде MS, по сравнению со средой Монье. Так, на среде Монье хуже развивались побеги, корни достигали 1,5 – 5 см, у большинства зародышей только приоткрывались семядоли.

Таблица 5

Эмбриокультура нектарина и алычи ранозревающих сортов и гибридов

| Исходная форма | Дата введения | Период низкотемпературной обработки | Количество (шт.) | | | |
|--|---------------|-------------------------------------|------------------|-------|------------|----------|
| | | | плодов | семян | проростков | растений |
| Субхи Ранняя * | 11.06.93 | 58 | 47 | 47 | 10 | 0 |
| Курортная * | 11.06.93 | 58 | 48 | 48 | 5 | 0 |
| Mayglo * | 29.07.96 | 51 | 69 | 93 | 69 | 13 |
| Mayglo * | 07.08.96 | 51 | 46 | 68 | 45 | 4 |
| Рубиновый 4 * | 10.08.96 | 60 | 53 | 59 | 46 | 6 |
| F1(Флаус х Фаворита Мореттини) * | 26.07.96 | 51 | 70 | 79 | 30 | 5 |
| Вилора х Кизилташская Ранняя * | 8.06.96 | 60 | 16 | 16 | 0 | 0 |
| Вилора * | 8.06.96 | 60 | 7 | 7 | 3 | 0 |
| Субхи Ранняя * | 8.06.96 | 60 | 6 | 6 | 1 | 0 |
| Курортная * | 8.06.96 | 60 | 5 | 5 | 0 | 0 |
| Кизилташская Ранняя * | 8.06.96 | 60 | 13 | 13 | 7 | 1 |
| Кизилташская Ранняя х Вилора | 8.06.96 | 60 | 33 | 33 | 7 | 1 |
| Super Crimson Gold ** | 28.07.97 | 86 | 24 | 28 | 14 | 0 |
| Crimson Gold * | 28.07.97 | 52 | 22 | 26 | 18 | 3 |
| Никитский 85 * | 01.07.98 | 50-60 | 46 | 47 | 11 | 0 |
| F1(Флаус х Фаворита Мореттини) * | 02.07.98 | 50-60 | 26 | 26 | 6 | 0 |
| Mayglo * | 14.07.98 | 60 | 42 | 48 | 13 | 3 |
| F1(Флаус х Фаворита Мореттини) х Рубиновый 4 | 31.07.98 | 46 | 10 | 9 | 7 | 4 |
| Mayglo * | 12.07.99 | 51 | 54 | 64 | 53 | 34 |
| Armcing Precose * | 12.07.99 | 50 | 16 | 19 | 13 | 3 |
| Super Crimson Gold * | 13.07.99 | 74 | 11 | 13 | 4 | 0 |
| 404-90 * | 14.07.99 | 49 | 24 | 28 | 25 | 11 |
| Рубиновый 4 х Early Star | 04.08.99 | 50 | 2 | 2 | 0 | 0 |
| Хемус* | 28.06.00 | 54 | 4 | 2 | 0 | 0 |
| Mayglo * | 28.06.00 | 48-54 | 68 | 74 | 46 | 27 |
| Mayred х Mayglo | 03.07.00 | 49 | 45 | 33 | 29 | 12 |
| Early Star * | 16.07.01 | 53-67 | 17 | 16 | 0 | 0 |
| (404-90) х (47-94) | 16.07.01 | 53-67 | 3 | 3 | 2 | 1 |
| Нектамира 140-75 * | 25.07.01 | 44 | 9 | 5 | 1 | 1 |
| Нектамира 545-85 * | 25.07.01 | 44 | 10 | 7 | 4 | 5 |
| 20-94 * | 25.07.01 | 42-56 | 5 | 6 | 2 | 2 |
| 20-94 * | 27.07.01 | 42-56 | 16 | 20 | 15 | 7 |
| Изысканный 18-94 * | 05.07.01 | 42-56 | 9 | 8 | 2 | 2 |
| F1 169-81 (Нектарин Говера х Гвардейский Желтомясый) | 27.07.01 | 42-56 | 26 | 26 | 18 | 17 |
| Нектарин 12 V * | 30.07.01 | 39 | 55 | 86 | 36 | 29 |
| Нектаред 2 * | 25.07.01 | 44 | 11 | 6 | 0 | 0 |
| Нектадиана 723-1-91 х (47-94) | 16.08.01 | 36-75 | 2 | 2 | 1 | 1 |

* * - Самоопыление

На среде МС с добавлением 6-БАП 1,2 мг/л и 2,4-Д 0,2 мг/л растения росли лучше, корни достигали 1,5 - 9 см, а побеги 1,5 см с 8-9 сильно разросшимися листьями.

Сравнительный анализ роста гибридных и негибридных проростков показал значительное преимущество гибридов. У них побеги были вдвое выше, чем у проростков исходных материнских сортов. Адвентивное побегообразование отмечено у зародышей родительских сортов Кизилташская Ранняя и Вилора от свободного опыления, чего не наблюдали у зародышей гибридной комбинации скрещивания.

Адаптацию растений к почвенным условиям проводили через 3-4 недели культивирования *in vitro* стратифицированных зародышей. Успех адаптации зависел от стабильности условий выращивания.

При изучении морфогенеза зародышей *in vitro* проводили эксперименты с наиболее ранними стадиями эмбриогенеза на примере нектарина 41-9-3.

В культуру *in vitro* вводили семяпочки и завязи на три варианта питательной среды МС с добавками фитогормонов. Исследования показали различную реакцию эксплантов на органические добавки. Так, при культивировании завязей в течение первых 10 суток наблюдали увеличение их, в среднем на 27,5 – 37,5%. В последующие 10 дней – еще на 41,3 – 75 %, что в среднем за 20 суток составило 65,5 % на питательной среде с ГК 0,7 мг/л и 75% - на среде с добавлением аденина 1,5 мг/л, кинетина 0,1 мг/л, 6-БАП 0,7 мг/л и ГК 0,7 мг/л (см. рис. 2). Экспланты только последнего варианта среды через 30 дней культивирования достигли 87,5% прироста к первоначальному объему. При этом наблюдали естественное постепенное усыхание столбика у пестиков и изменение окраски эксплантов. У нормально развивающихся эксплантов окраска была зеленой и темно-зеленой, у эксплантов с замедленным развитием – светло-зеленого, желтого и бурого цвета. Отмечен положительный синергизм аденина, кинетина, 6-БАП и ГК на завязи нектарина ранних фаз развития.

Изолированные семяпочки развивались следующим образом. В первые 7 дней культивирования *in vitro* они увеличивались очень незначительно и их покровы, как правило, приобретали бурый цвет. Через 14 дней культивирования наблюдали раскрытие бурых покровов и появление из них прозрачных глобул, размер которых к этому времени в 1,5 раза превышал первоначальные размеры семяпочек.

Затем мы дополнили наши исследования развития завязей и семяпочек на примере гибридной комбинации Хемус х Мейгло. Проводили сравнительное цитоэмбриологическое изучение процессов, протекающих в них в это время *in vitro* и в природе. Год проведения эксперимента отличался холодной весной. Сроки цветения у многих сортов нектарина и других косточковых культур в среднем запоздали на 2 недели. Среднесуточная температура в 10-дневный период после опыления равнялась +6,2°C и за последующие еще 10 дней +11,9 °С. Для наших культур эти показатели на 4-8 °С ниже оптимальной среднесуточной температуры, необходимой для нормального прорастания пыльцы и оплодотворения в первые 10 суток после опыления. Такие погодные условия не способствовали нормальному прохождению процессов опыления и оплодотворения, развитию зародыша, которые находятся в тесной зависимости от воздействия внешних климатических условий. Различные неблагоприятные факторы нарушают нормальный ход всех эмбриологических процессов. В частности, при низкой температуре воздуха нарушается нормальность процессов оплодотворения, развития эндосперма и зародыша.

На наших цитоэмбриологических препаратах было отмечено общее замедление протекания процесса оплодотворения, как в природе, так и *in vitro*.

Отмечено, что на питательной среде $\frac{1}{2}$ MS с сахарозой у завязей, находящихся на ранних этапах развития (введенных *in vitro* через 7 дней после опыления) и содержавшихся 5-16 дней в культуре *in vitro*, наблюдали рост и изменение окраски покровов от зеленого цвета до более светлого. Через 5 дней культивирования *in vitro* завязи увеличились на 20%, а через 16 дней – на 33% от первоначального размера.

В природе на цитоэмбриологических препаратах в этот период наблюдали зрелый зародышевый мешок, а *in vitro* – развитие интегументов и нуцеллуса.

В зависимости от сорта и погодных условий, согласно данным Л.М. Смыченко [9], у персика созревание зародышевого мешка достигает окончательного развития на 2-5 сутки с начала цветения, а оплодотворение проходит через 5-8 (до 14 суток) после опыления. Оплодотворяется у персика только 1 семяпочка, вторая отстает в развитии еще до начала цветения и ко времени оплодотворения более жизнеспособной семяпочки имеет признаки дегенерации. После оплодотворения идет интенсивное разрастание завязи и семяпочки. Дифференциация зародыша начинается через 40-45 суток после оплодотворения, а полного развития зародыш достигает примерно через 70 суток после оплодотворения.

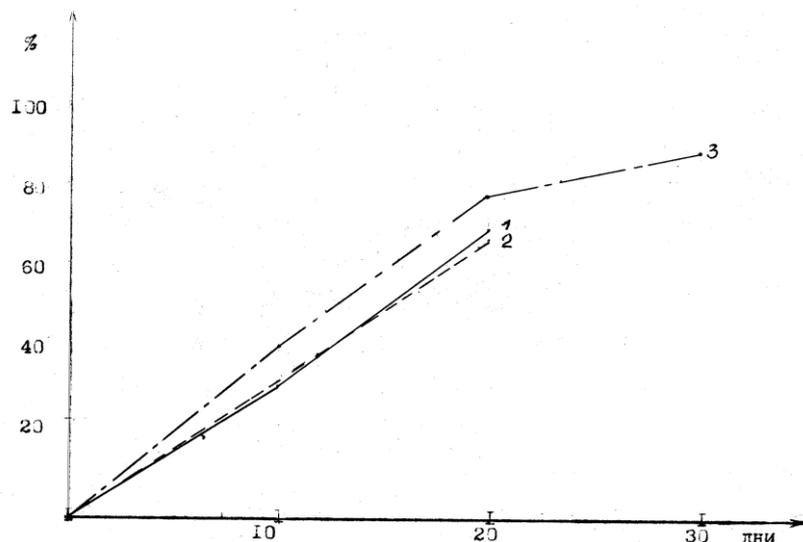


Рис. 2. Динамика роста завязей нектарина 41-9-3 *in vitro*, %: 1 – питательная среда с ГК₃ 0,7 мг/л, 2 – с аденином 1,5 мг/л, кинетином 0,1 мг/л, ГК₃ 0,7 мг/л, 3 – с аденином 1,5 мг/л, кинетином 0,1 мг/л, ГК₃ 0,7 мг/л, 6-БАП 0,7 мг/л

У алычи на 6-7 сутки с момента раскрытия цветка и опыления зародышевый мешок был полностью готов к оплодотворению. Процесс оплодотворения зарегистрирован на 8-10 сутки после опыления, в зависимости от среднесуточной температуры в период от опыления до оплодотворения [2].

По нашим наблюдениям у некоторых сортов нектарина, в отличие от персика, часто оплодотворяются две семяпочки, семена достигают полного развития или одно из них бывает меньшего размера.

При введении в культуру *in vitro* завязей сроком 12 дней после опыления отмечено разрастание нижней части тканей завязей с образованием меристематических зон. Семяпочки по скорости роста опережали рост тканей завязи таким образом, что

семяпочки выдвигались из них. Эти завязи находились *in vitro* от 8 до 22 дней. За этот период увеличение их размеров составило 50 – 66,7% к первоначальному размеру.

У персика в природных условиях в этот период уже начинают образовываться клеточные перегородки в эндосперме [9]. Образование их начинается с микропиллярного конца через 30 – 35 суток после оплодотворения.

При культивировании завязей и семяпочек нектарина более поздних сроков развития (22 – 35 дней после опыления) через 4 – 13 дней культивирования мы наблюдали, что их покровы приобретали бурый цвет, а нуцеллус появлялся через трещины в интегументах. Цитологический анализ показал, что это происходит за счет увеличения размера клеток нуцеллуса, тогда как интегументы становились бурыми и жесткими. Вероятно, что оплодотворение произошло приблизительно на 22–26 сутки, поскольку в этот период в природе наблюдали образование глобулярного зародыша, а в условиях *in vitro* – в основном дегенерацию тканей семяпочки и элементов зародышевого мешка, т.е. дегенерацию проэмбрио и ядер эндосперма.

У персика в природе [9] в этот период клетки проэмбрио интенсивно делятся незадолго до образования клеточного эндосперма. Дифференциация зародыша начинается через 40 – 45 суток после оплодотворения.

При введении семяпочек *in vitro* на 44 день после опыления и культивирования их в течение 14 – 28 дней у всех эксплантов отмечено появление фенольных соединений на питательной среде. Размер эксплантов увеличивался на 42,9 – 50%.

На наших цитоэмбриологических препаратах *in vivo* наблюдали развитие зародыша семядольной стадии с дифференцирующейся в нем проводящей системой. На препаратах *in vitro* в этот срок наблюдали приближение пыльцевой трубки со спермием к ядру яйцеклетки, т.е. процесс оплодотворения очень затянулся.

Таким образом, наблюдаемое в нашем случае сильное замедление процесса оплодотворения в природе (на 22 – 26-й день после опыления) в конечном итоге может быть причиной низкой завязываемости семян у данной гибридной комбинации.

Эти данные подтверждаются результатами следующего 2003 года, когда из-за неблагоприятных для цветения и опыления погодных условий опыление и оплодотворение у всех наших гибридных комбинаций оказалось неполноценным. Семена у них были недоразвитыми или отсутствовали. У комбинации скрещивания Mayred x Mauglo развились всего 9 плодов, в семенах которых не было зародышей. А у комбинации Хемус x Mauglo из 53 развившихся плодов только один содержал семя, которое было недоразвито. У остальных плодов не сформировались даже косточки и вместо них наблюдали группы каменистых клеток. Лишь на дереве, находившемся в теплице, у нектарина Mauglo от самоопыления развились 9 плодов. Их зародыши были нормально сформированы, но маленькие. Из них получены адаптированные растения.

Выводы

Таким образом, в результате исследования возможностей и особенностей развития зародышей нектарина и алычи разных стадий эмбриогенеза в условиях *in vitro* установлены пути морфогенеза из эксплантов разного возраста: каллусогенез, эмбриогенез, органогенез. Выявлено, что пути морфогенеза у зародышей нектарина и алычи *in vitro* определяются составом фитогормонов и их соотношением в питательной среде.

Экспериментальным путем определены оптимальные стадии введения зародышей нектарина и алычи в культуру *in vitro* для получения каллуса или жизнеспособных растений. Так, развитие зародышей нектарина ранних стадий эмбриогенеза со сформированными семядолями длиной 1,5-3 мм шло по пути

каллусогенеза. Интенсивность роста и качество каллуса зависели от генотипа и состава питательной среды и были лучше у сорта Кримсон Глод на питательной среде МС с добавлением 6-БАП 0,2 мг/л и 2,4-Д 1 мг/л.

При помещении в культуру более развитых зародышей нектарина и алычи семядольной стадии развитие шло по пути эмбриогенеза, а затем останавливалось, или шло по пути органогенеза.

Развитие морфологически зрелых зародышей, взятых из окрашенных неспелых плодов, зависело от степени физиологической зрелости зародышей. Потенциальные возможности к дальнейшему развитию зародышей нектарина и алычи, изолированных в различные сроки семядольной стадии и процент получения адаптированных растений был тем выше, чем больший объем семени занимал зародыш и чем более зрелым он был.

Установленные закономерности развития зародышей нектарина и алычи в культуре *in vitro* главным образом определялись возможностью генотипа материнских форм изучаемых культур. У сортов и гибридов нектарина раннего срока созревания это особенно хорошо прослеживалось. Из зародышей очень ранних сортов (Хемус, Маугед от свободного опыления) и гибридных комбинаций (404-90) x (47-94) и других, растений не получали или они были единичными (5.3%). Из зародышей более позднего срока созревания семядольной стадии развития выход гибридных растений был выше и достигал 31-52%.

В результате изучения развития завязей и семян нектарина 41-9-3 и гибридной комбинации скрещивания Хемус x Мейгло в неблагоприятных погодных условиях в период опыления (2002-2003 гг.) установлено замедленное протекание всех эмбриологических процессов в женской генеративной сфере в природных условиях и в культуре *in vitro*.

Список литературы

1. Бутенко Р.Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений.- М.: Наука, 1964. – 272 с.
2. Елманов С.И., Шоферистова Е.Г. Цитоэмбриологическое исследование абрикоса, алычи и их гибридов // Труды Никит. ботан. сада. - 1970. - Т.46.- С.159-172.
3. Еремин Г.В. Алыча. – М.: Агропромиздат, 1989. – 113 с.
4. Здруйковская-Рихтер А.И. Культура изолированных зародышей и некоторые другие приемы выращивания растений *in vitro*. Метод. реком.- М.: Наука, 1974.-62 с.
5. Костина К.Ф. Культурная алыча Крыма // Сад и огород. - 1946. - N8/9. - С. 33-37.
6. Костина К.Ф. Селекция алычи // Бюл. Ботан. Сада. М.:Наука, 1966. - Вып.62. - С.20-23.
7. Костина К.Ф. Алыча (*Prunus cerasifera* Ehrh) // Каталог коллекции сортов плодовых культур Государственного Никитского ботанического сада (Косточковые породы).- Симферополь, 1970. – С. 31-37.
8. Рябов И.Н., Гуф З.В. Персик (*Persica vulgaris* Mill) // Каталог коллекции сортов плодовых культур Государственного Никитского ботанического сада (Косточковые породы).- Симферополь, 1970. – С. 47-75.
9. Смыченко Л.М. Особенности цветения и эмбриологии раносозревающего персика в связи с его селекцией в полесье УССР: Автореф. дис. канд. биол. наук - Киев, 1972.- 23 с.
10. Davidson O.W. The germination of «non-viable» peach seeds // Proc. Am. Soc. Hort. Sci., 1933, - V.30. – P.129-132.

11. Lane W.D., Cossio F. Adventitious shoots from cotyledons of immature cherry and apricot embryos // Canadian J. of Plant Sci., 1986. - № 4, V.66. - P. 953-959.

Embryoculture of cherr-plum and nectarine in the connection with the aims of selection

Saenko I. N.

The results of many-years researches on embryoculture of early ripening varieties and forms of nectarines and cherry-plums have been given. The ways of morphogenesis of ovary and ovule and also ripened and not ripened, occupied $1/3$, $1/2$ or the whole volume of the seed have been studied in vitro.

The adapted plants of nectarines and cherry-plum growing in the field condition have been obtained.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РАСТЕНИЙ *ARTEMISIA BALCHANORUM* KRASCH., ПОЛУЧЕННЫХ *IN VIVO* И *IN VITRO*, ПО РЯДУ ОСНОВНЫХ ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

И.В. КОТИКОВ, Г.В. ХОДАКОВ, кандидат химических наук; В.И. МАШАНОВ, доктор сельскохозяйственных наук; Р.Г. БУТЕНКО, доктор биологических наук

Artemisia balchanorum Krasch. – новое эфиромасличное растение, культивируемое для получения эфирного масла, отдельные компоненты которого (цитраль, линалоол, гераниол) находят очень широкое применение в парфюмерно-косметической, пищевой и медицинской промышленности. Введение этого растения в культуру, а также селекционные исследования, направленные на улучшение его основных хозяйственно ценных признаков, были связаны с тем, что еще в СССР нужные для вышеперечисленных отраслей промышленности компоненты эфирного масла импортировались в составе дорогостоящих кориандрового и лимонграссового масел.

A. balchanorum является высокоперспективным растением в плане дальнейшей селекции на увеличение массовой доли эфирного масла и повышение концентрации его отдельных компонентов. Трудности традиционного размножения *A. balchanorum*, связанные с его биологией, создают определенные проблемы на пути как интенсификации его селекционного процесса, так и масштабного тиражирования с сохранением генетической идентичности к исходным, материнским формам. При семенном размножении *A. balchanorum* в силу быстрой потери всхожести возможно использование семян лишь предшествующего урожая [7]. Кроме того, используя семенной материал полыни балханской, невозможно заложить промышленные плантации её элитных форм, т.к. *A. balchanorum* – гетерозиготная культура, и в первой же генерации возможно расщепление, в том числе и по основным хозяйственно ценным признакам. Поэтому для сельскохозяйственного производства целесообразнее использовать закладку промышленных площадей растительным материалом, полученным в результате черенкования. Применяют размножение одревесневшими черенками, но слабая приживаемость черенков, составляющая 15-30%, максимально до 40% [1], препятствует повышению эффективности сельскохозяйственного производства. Таким образом, календарное время, нужное для традиционного выведения новой формы, необходимое для семенного или вегетативного производства, ограничено жесткими рамками биологии данной культуры. Поэтому вполне естественным является привлечение методов культуры *in vitro* для расширения возможностей традиционной селекции и размножения *A. balchanorum* [11].

Целью настоящих исследований явилось изучение качественного и количественного состава эфирного масла отобранных сеянцев ряда сортообразцов *A. balchanorum* для определения динамики накопления его наиболее важных компонентов на протяжении всей вегетации с последующим выделением более перспективной по данным хозяйственно ценным признакам формы, массовая доля и компонентный состав которой сравнивались между растениями полученными *in vivo* и *in vitro*.

Объекты и методы исследований

В качестве объектов исследований использованы отдельные (выборочно взятые по морфологическим признакам) растения семенной популяции сортообразцов *Artemisia balchanorum* селекции отдела новых ароматических и лекарственных культур Никитского ботанического сада (НБС): 130, 192, 210, 1-36, 1-50 (на момент проведения

исследований). По сортообразцу 130 в 2004 г. получено свидетельство об авторстве на сорт Эллада [10].

Эфирные масла получали стандартным методом гидродистилляции свежесобранного сырья по Гинсбургу [3,13] и экстракцией петролейным эфиром с последующим пересчетом массовой доли масла на сырой и сухой вес. Разделение эфирного масла на компоненты проводили стандартным методом газожидкостной хроматографии на капиллярной колонке [12,15] с использованием хроматографа 3700, кварцевой капиллярной колонки с фазой SE-52 длиной 50 м, внутренним диаметром 0,25 мм, газом-носителем азотом, расходом газа-носителя 1 мл/мин., температурой испарителя и детектора 220°C, начальной температурой термостата 80°C с последующим подъемом 3°/мин. в течение 30 мин. до 170°C. Идентификацию компонентов проводили методом внутренних стандартов.

Выделенную для дальнейшего изучения форму *A. balchanorum* получали через культуру меристем в условиях *in vitro*, увеличивая объем растительного материала посредством микрклонального размножения согласно методике, предложенной Е.К.Спринчану [11].

Для работы в асептических условиях с культурой *in vitro* применяли отработанные методы [2].

В качестве основной использовали питательную среду Murashige-Scoog [14].

В соответствии с договором о научно-техническом содружестве между НБС УААН и Институтом физиологии растений (ИФР) РАН проводили сравнительный анализ качественного и количественного содержания эфирного масла растений, полученных *in vivo* и *in vitro* [4].

Результаты и обсуждение

Значения массовой доли эфирного масла в пересчете на сырой и сухой вес всех изученных семян в фазу весеннего отрастания побегов свидетельствуют о том, что наиболее продуктивными являются семена сортообразцов 1-50 и 1-36 с показателями 1,64% и 4,54%, 1,43% и 3,88% соответственно. Наименьшее количество масла отмечено у семени сортообразца 210 – 0,37% и 1,08%. Однако все полученные данные (табл.1) согласуются со значениями массовой доли в пересчете на сырой вес, полученными нами для исходных сортообразцов в фазу весеннего отрастания (130 – 0,74%, 192 – 1,25%, 210 – 0,43%, 1-36 – 1,54%, 1-50 – 1,71%), а также с результатами, описанными в литературе [5], где диапазон значений количественного содержания эфирного масла у растений *A. balchanorum* определен в пределах до 2,1% в пересчете на сырой вес.

Что касается качественного состава, то всего в эфирных маслах изученных семян всех сортообразцов обнаружено 43 компонента, 16 из которых идентифицированы. Установлена их принадлежность к монотерпенам. Это мирцен, 1,8 – цинеол, γ -терпинеол, α -туйон, линалоол, β -туйон, камфора, борнеол, цитронеллаль, α -терпинеол, нераль (цитраль-1), гераниол, гераниаль (цитраль-2), оксцитронеллаль, геранилацетат и геранилпропионат. Особенностью исследованных образцов масел является наличие соединений сесквитерпеновой природы, в количестве, не превышающем 17 компонентов (№26, 28-43), которые располагаются в узком диапазоне времени удерживания, причем их суммарное содержание не превышает 7,3%. Идентификация этих минорных соединений нами не проводилась. Сравнительный анализ образцов эфирных масел семян всех сортообразцов, полученных в различные фазы вегетации (фазу весеннего отрастания побегов, бутонизации и цветения), показывает, что по набору основных компонентов исследуемые растения очень близки между собой. Различия же наблюдаются в

соотношения основных соединений, а также в наличии или отсутствии минорных, спорадически появляющихся компонентов (табл. 2, рис.1).

Сопоставляя данные литературы по количественному содержанию основных компонентов в эфирном масле сортообразцов 130 и 192 [5] и сортообразцов 210, 1-36 и 1-50 (период цветения), значения массовой доли всех исходных форм (фаза весеннего отрастания), (собственные результаты) с аналогичными показателями соответствующих семян, установили, что изученные семена по исследованным хозяйственно ценным признакам соответствовали исходным материнским формам.

Анализируя полученные нами данные и сравнивая их с опубликованными в разное время сведениями о составе различных образцов масла [5,6,9], мы не обнаружили расхождений в качественном составе, а именно в наборе основных компонентов, между исследованными сеянцами сортообразцов 130, 192, 1-36 и 1-50, сортами Эврика, Славянка и природной формой соответственно. Некоторые расхождения касаются количественного содержания отдельных компонентов. Это является основой дальнейшего анализа.

Доминирующим компонентом эфирного масла в фазу весеннего отрастания побегов сеянцев сортообразцов 130 и 210 является геранилацетат, в сеянцах сортообразцов 192, 1-36 и 1-50 преобладающими являются два компонента, а именно линалоол и геранилацетат (табл.2, рис.1). Во всех изученных сеянцах суммарное содержание гераниола с продуктами его биосинтетической модификации - геранилацетатом и геранилпропионатом - абсолютно преобладает и составляет около 50%. Таким образом, результаты наших исследований показывают, что в период весеннего отрастания в верхушках побегов всех изученных сеянцев преобладают процессы этерификации (рис.2).

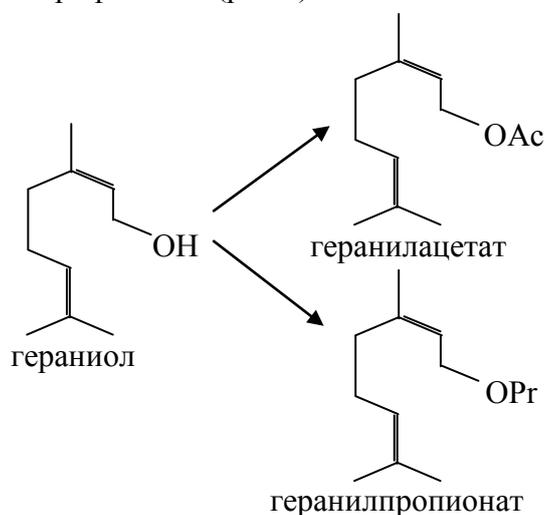


Рис. 2. Биосинтетическая схема образования геранилацетата и геранилпропионата.

Полученные нами экспериментальные данные о процентном содержании преобладающих компонентов эфирного масла в период бутонизации сеянца сортообразца 130 (цитральное направление селекции) сопоставимы с данными литературы [5]. Количественное содержание основных соединений эфирного масла в эту фазу не сбалансировано. Это подтверждается тем, что при переходе от фазы весеннего отрастания к фазе бутонизации в эфирном масле резко возрастает содержание линалоола - с 11,2% до 50,8%. Также и по данным литературы, в соответствующий период вегетации отмечается высокое содержание линалоола в

цитральном сорте Эврика [5]. Период бутонизации является переходным от фазы отрастания к фазе цветения. Поэтому несбалансированность количественного содержания монотерпенов эфирного масла в данный период и последующая стабилизация его в фазу цветения является наглядной формой биохимической перестройки в растении исследованного сеянца сортообразца 130. Сбалансированность процентного содержания монотерпенов эфирного масла в изученном растении наступает в период цветения. Селекционное направление сеянца идентифицируется как цитральное, что полностью соответствует данным литературы [5]. Значительно возрастает содержание цитраля-1 (с 3,14% до 24,26%) и цитраля-2 (с 3,88% до 38,68%) при резком сокращении количества линалоола (с 50,8% до 3,66%). Содержание геранилацетата в период бутонизации и массового цветения остается на одном уровне: 7,59% и 8,46% (табл.2, рис.1). Установленные концентрации монотерпенов в эфирном масле сеянца сортообразца 130 в период цветения близки к данным литературы по материнской форме и сорту Эврика, согласно которым в эфирном масле растений сортообразца 130 во время сбора урожая отмечается: линалоола – 5,0%, гераниола – 14,0%, геранилацетата – 8,3%, цитраля-1 – 23,0% , цитраля-2 – 46,0%, а в растениях цитрального сорта Эврика содержится: линалоола – 2,4%, геранилацетата – 12,5%, цитраля-1 – 21,3% и цитраля-2 – 36,4% [5]. Таким образом, нами установлено, что особенностью данного сеянца сортообразца 130 является биохимическая перестройка, приводящая к ослаблению процессов этерификации и усилению окислительных процессов, характеризующих период массового цветения. Нестабильность процентного содержания основных компонентов эфирного масла в период бутонизации, а также увеличение количества целевых продуктов в нем (цитраль-1 и цитраль-2) в фазу цветения, очевидно, является результатом направленной селекции сортообразца 130, проявляющимся на примере изученного сеянца.

В эфирном масле сеянца сортообразца 192 (линалоольное направление) содержание линалоола в течение всей вегетации стабильно и находится на высоком уровне: 37,44%, 40,7% и 40,6%. В то же время несколько повышается количество цитраля-1 и цитраля-2 (2,41%, 5,31%, 6,03% и 3,71%, 7,74%, 8,04% соответственно). Концентрация гераниола при переходе от весеннего отрастания к бутонизации возрастает с 16,5% до 26,04%, а затем в период цветения снижается до 16,69% (табл.2, рис.1). Количественные величины основных компонентов эфирного масла изученного сеянца сортообразца 192 в фазу цветения близки к данным литературы по процентному содержанию этих соединений в эфирном масле исходной формы – сортообразца 192 в аналогичный период (линалоол – 50,0%, гераниол – 6,0%, геранилацетат – 8,0%, цитраль-1 – 2,0%, цитраль-2 – 18,0%), [5], к данным по культурной форме *A. balchanorum*, согласно которым культурная форма содержит: линалоола – 45-50%, гераниола – 25% и цитраля – 5% [9], а также к данным литературы по линалоольному сорту Славянка, у которого для фаз бутонизации, начала цветения и массового цветения, соответственно, установлено следующее количество основных компонентов эфирного масла: линалоола – 47,5%, 60,0% и 58,3%; геранилацетата – 13,0%, 9,0% и 8,5%; цитраля-1 – 5,2%, 0,7% и 3,1%; цитраля-2 – 13,5%, 13,8% и 9,7% [5].

В изученном сеянце сортообразца 192 линалоольное направление поддерживается стабильно в течение всей вегетации, что указывает на ослабление в растениях процессов как этерификации, так и окисления.

В эфирном масле сеянца сортообразца 210 (гераниольное направление) нами выявлено низкое содержание линалоола, составляющее в фазу бутонизации 4,8%. Отмечено дальнейшее его снижение в фазу цветения до 3,89%. Содержание цитраля-1 и

цитраль-2 в эти фазы также значительно падает: с 17,47% до 7,48% и с 27,74% до 10,05% соответственно. Однако, суммарное количество гераниола, геранилацетата и геранилпропионата преобладает над остальными, в том числе и неидентифицированными компонентами и находится на высоком уровне в течение всей вегетации, что указывает на усиленный процесс этерификации (рис.2). Исключением является переходная фаза бутонизации, когда суммарное содержание цитраля-1 и -2, составляющее 45,21%, несколько преобладает над общим количеством гераниола, геранилацетата и геранилпропионата (30,52%). Если конечной целью выращивания сортообразца 210 является получение цитраля, то, исходя из данных, полученных на примере этого сеянца, уборку урожая целесообразнее осуществлять в период бутонизации. Установленные в фазу цветения результаты сопоставимы с данными количественного содержания основных соединений в эфирном масле сортообразца 210 в репродуктивный период (линалоол – 2,72%, гераниол – 35,4%, геранилацетат – 34,25%, цитраль-1– 5,94%, цитраль-2 – 8,63%).

Селекционное направление сеянца сортообразца 210, как и материнской формы, является гераниольным (содержание гераниола – 15,38%, 10,2% и 34,3%; геранилацетата – 41,13%, 19,25% и 33,51% соответственно по фазам вегетации), (табл.2, рис.1). Гераниольное направление поддерживается практически стабильно в течение всей вегетации.

Количественный анализ компонентного состава эфирных масел сеянцев сортообразцов 130, 192 и 210 в разные фазы вегетации позволил выделить две особенности направленной селекции, проявившиеся в том числе и на примере сеянцев:

со стабильным обогащением растения хозяйственно ценным продуктом на протяжении всей вегетации: гераниол с геранилацетатом и геранилпропионатом (сеянец сортообразца 210), линалоол (сеянец сортообразца 192);

с биохимической перестройкой растения для обогащения хозяйственно ценным продуктом непосредственно в период вегетации, в котором происходит сбор урожая (фаза цветения): цитраль (сеянец сортообразца 130).

Сеянцы сортообразцов 1-36 и 1-50 имеют общую динамику накопления основных компонентов эфирного масла. Так, в период весеннего отрастания наблюдается характерное для них высокое содержание двух составляющих: геранилацетата и линалоола. В сеянце сортообразца 1-36 – 41,5% и 32,8%, в сеянце сортообразца 1-50 – 40,27% и 36,33% соответственно. Затем, в период бутонизации наблюдается некоторое снижение количества линалоола: в сеянце сортообразца 1-36 до 25,54% и в сеянце сортообразца 1-50 до 20,0%, после чего опять следует возрастание его содержания в фазу цветения, что сопоставимо с данными периода отрастания: в сеянце сортообразца 1-36 до 32,12%, в сеянце сортообразца 1-50 до 35,98%. Количество геранилацетата в обоих сеянцах продолжает сокращаться и при переходе от фазы бутонизации к фазе цветения: в сеянце сортообразца 1-36 с 13,42% до 9,26%, в сеянце сортообразца 1-50 с 22,9% до 15,24%. В то же время содержание цитраля-1 и цитраля-2 на протяжении всей вегетации возрастает. Так, в сеянце сортообразца 1-36 с 1,63% до 15,5% и с 3,18% до 22,23% соответственно, а в сеянце сортообразца 1-50 с 2,62% до 13,97% и с 3,56% до 18,15% соответственно, достигая своего максимума в период цветения: в сеянце сортообразца 1-36 – 15,92% и 22,45% и в сеянце сортообразца 1-50 – 16,87% и 21,49% соответственно (табл.2, рис.1). Данные количественного содержания доминирующих монотерпенов в эфирном масле сеянцев сортообразцов 1-36 и 1-50 в период сбора урожая согласуются с концентрациями основных компонентов в эфирном масле исходных форм в фазу цветения (сортообразец 1-36: линалоол – 30,44%, гераниол – 7,27%, геранилацетат – 8,30%, цитраль-1– 17,19%, цитраль-2 – 23,82%; сортообразец 1-

50: линалоол – 32,71%, гераниол – 7,55%, геранилацетат – 12,39%, цитраль-1 – 17,74%, цитраль-2 – 24,08%).

Развивая представление Р.Я. Рафановой [9] об образовании цитраля, предполагаем, что уже в фазу бутонизации и далее в период цветения усиливаются окислительные процессы и путем изомеризации линалоола происходит образование гераниола, окисление которого (рис.3) приводит к накоплению цитраля. Наши результаты по данным сеянцам также показывают, что возрастание содержания цитраля при переходе растения к следующей фазе вегетации сопровождается сокращением количества его непосредственного предшественника: гераниола (фаза цветения), т.е. сопровождается усилением окислительных процессов и хорошо проявляющимся ослаблением процессов этерификации, при котором наблюдается уменьшение количества геранилацетата (фаза бутонизации и цветения). Хотя, например, данные А.Г.Николаева, И.М.Щелоковой и Л.Н.Буянджиу [8], работавших с семенной популяцией *A.balchanorum*, свидетельствуют о том, что накопление линалоола и гераниола происходит независимо друг от друга. Согласно их результатам, уменьшение процента спиртов идет лишь за счет линалоола. Количество гераниола при этом остается неизменным. Однако следует учитывать то, что линалоол и гераниол изомеры, а также то, как свидетельствуют результаты наших исследований и данные литературы, что, по всей видимости, различные генотипы *A.balchanorum* имеют определенные отличительные особенности накопления вторичных метаболитов.

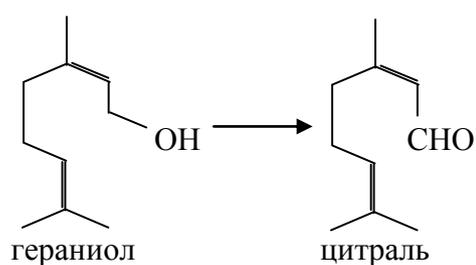


Рис.3. Схема образования цитраля.

Обобщая полученные нами результаты качественного и количественного содержания эфирного масла сеянцев сортообразцов 1-36 и 1-50 подчеркиваем, что набор основных компонентов и концентрация линалоола в нем такие же, как у природной формы *A.balchanorum* [9], а высокое содержание цитраля и низкое – гераниола, по сравнению с природной формой, объясняется проявлением направленной селекции *A.balchanorum* в изученных сеянцах.

Некоторые расхождения полученных нами данных о количественном содержании отдельных компонентов эфирного масла изученных сеянцев и данных литературы по исходным сортообразцам [5] связаны с тем, что *A.balchanorum* является гетерозиготной культурой. Поэтому в семенной популяции каждого изучаемого сортообразца возможно расщепление в первом же поколении, и растения, взятые для исследований, отличаются от исходных материнских форм, в том числе и по основным хозяйственно ценным признакам. Данные расхождения крайне невелики и укладываются в амплитуду колебания содержания основных компонентов, установленную для сортов *A.balchanorum*, выращиваемых в пределах одного региона [5].

Таким образом, представленные выше результаты свидетельствуют о том, что наиболее интересным с научной и одновременно хозяйственной стороны является

сеянец сортообразца 130 (цитральная форма). Растения этого сеянца были также получены в культуре *in vitro*.

Сравнивали массовую долю эфирного масла в пересчете на сырой вес, качественный и количественный состав масла растений, выращенных *in vivo* и *in vitro*. Для этого использовали данные о количественном содержании масла и его отдельных компонентов в фазу весеннего отрастания побегов у растений *in vivo*, так как растение в этот период по физиологическим показателям условно сопоставимо с растением в пробирке.

Крайне малое содержание эфирного масла в пробирочных растениях сеянца сортообразца 130, составляющее 0,04%, по сравнению с аналогичным показателем растений *in vivo* – 0,65% (табл.1) вполне объяснимо. В естественных условиях сеянец последовательно проходит все фазы своего развития, и после периода покоя на одревесневших побегах образуются молодые, зеленые побеги. Естественным путем идут и процессы, связанные с образованием вторичных метаболитов. В культуре *in vitro* все растение находится в состоянии постоянного, искусственно вызванного роста и преобладающим здесь будет основной метаболизм. Поэтому содержание эфирного масла в нем на порядок ниже, чем в растении, полученном *in vivo*. Это сопоставимо с данными Р.Г.Бутенко [4], которые свидетельствуют, что у растений *in vitro* линалоольной формы *A.balchanorum* отмечали 0,034 % эфирного масла, тогда как в оранжерейных растениях его содержание составляло 0,21%.

Таблица 1

Массовая доля эфирного масла в пересчете на сырой и сухой вес сеянцев сортообразцов *A.balchanorum* 130, 192, 210, 1-36, 1-50, полученных *in vivo* и *in vitro*

| Сеянец сортообразца | Растения <i>in vitro</i> | Растения <i>in vivo</i> в фазу весеннего отрастания побегов | | |
|---------------------|---|---|-----------------|---|
| | Среднее значение массовой доли эфирного масла в пересчете на сырой вес, (%) | Среднее значение массовой доли эфирного масла в пересчете на сырой вес, (%) | % сухих веществ | Среднее значение массовой доли эфирного масла в пересчете на сухой вес, (%) |
| 130 | 0,04±0,001 | 0,65±0,031 | 35,67±1,782 | 1,91±0,094 |
| 192 | | 1,17±0,057 | 35,67±1,782 | 3,38±0,168 |
| 210 | | 0,37±0,017 | 35,67±1,782 | 1,08±0,052 |
| 1-36 | | 1,43±0,071 | 35,67±1,782 | 3,88±0,192 |
| 1-50 | | 1,64±0,081 | 35,67±1,782 | 4,54±0,226 |

Анализ компонентного состава эфирных масел растений *in vivo* и *in vitro* не выявил различий между ними (табл.2, рис.1). Подобные данные представлены в работе Р.Г.Бутенко с соавторами [4], где у линалоольной формы также не было отличий в качественном составе масла между растениями *in vivo* и *in vitro*. Характерной особенностью результатов наших исследований является сохранение цитрального направления для пробирочных растений сеянца сортообразца 130. Так же, как и у растений *in vivo*, в фазу весеннего отрастания побегов у растений *in vitro* преобладают процессы этерификации (табл.2, рис.2).

Практически согласуются результаты процентного содержания цитраля-1 и -2 и геранилацетата, доминирующих в эфирном масле пробирочных растений (общее количество цитраля – 25,0%; геранилацетата – 70,0%) и сеянца сортообразца 130 *in vivo* (цитраля-1 и -2 – 9,94%; геранилацетата – 53,09%). Учитывая наличие у данного сеянца *in vivo* в фазу весеннего отрастания 13,08% гераниола и 0,22% геранилпропионата, являющегося, как и геранилацетат, продуктом биосинтетической модификации гераниола, которые составляют в сумме 66,39%, а также 3,79% цитронеллала (дигидроцитраля) и следов оксидитронеллала, составляющих в сумме с

цитралем-1 и-2 – 13,73% (табл.2, рис.1), можно говорить о сопоставимости полученных данных.

Влияние различных почвенно-климатических условий на количественное содержание ряда компонентов эфирного масла растений *A. balchanorum* показано в работе И.Е.Логвиненко [5]. Так, в эфирных маслах сортов Эврика и Славянка, выращенных в разных районах юга Украины, отмечалось различное количество основных соединений. Например, у сорта Эврика концентрация цитраля колебалась от 50% до 65%, а у сорта Славянка содержание линалоола варьировало от 53% до 63%, т.е. амплитуда для цитраля и линалоола составляла 10-15%. *A. balchanorum*, культивируемая в естественных условиях в Молдове, накапливала значительно большие количества хозяйственно ценных компонентов (линалоол, гераниол, цитраль), вплоть до 86%, по сравнению, например, с Крымом, где фиксировали следующие показатели по этим веществам: линалоол – 40-60%, цитраль – до 70% [5]. Поэтому вполне естественно, что содержание компонентов эфирного масла растений, полученных *in vivo* и *in vitro* несколько различается, причем в пределах норм, установленных для сортов, выращиваемых в естественных условиях.

Еще раз подчеркиваем, что сравнение как самих пробирочных растений с растениями *in vivo* в фазу весеннего отрастания побегов, так и условий, в которых они культивировались, носит условный характер.

Подводя итог проведенным исследованиям, установив абсолютное сходство качественного состава эфирного масла растений, полученных *in vivo* и *in vitro*, а также сохранение цитральной направленности для растений *in vitro* сеянца сортообразца 130, считаем, что возможности селекции и размножения *A. balchanorum* с применением метода клонального микроразмножения могут быть определенным образом расширены, данные работы необходимо продолжать и в дальнейшем возможно использование массового размножения сортов, ценных сортообразцов и перспективных форм *A. balchanorum* в культуре *in vitro* в промышленном масштабе.

Выводы

Исследовали качественное и количественное содержание эфирного масла у отобранных сеянцев сортообразцов *Artemisia balchanorum* 130 (сорт Эллада), 192, 210, 1-36, 1-50 на протяжении всей вегетации и установили соответствие изученных сеянцев по исследованным хозяйственно ценным признакам исходным материнским формам, а также сходство качественного состава масла сеянцев между собой. Сеянцы сортообразцов 130, 192, 1-36 и 1-50 оказались достаточно близки по процентному содержанию основных соединений эфирного масла к сортам Эврика, Славянка и природной форме соответственно. Сеянцы сортообразцов 130, 192 и 210 идентифицированы как цитрального, линалоольного и гераниольного направления соответственно, а 1-36 и 1-50, как близкие к природной форме, но со значительно большим, чем у природной формы, содержанием цитраля. Сравнение качественного состава эфирного масла растений, полученных *in vivo* и *in vitro* более перспективного сеянца сортообразца 130 показало отсутствие отличий между пробирочными растениями и собственно сеянцем. Для растений *in vitro* сеянца сортообразца 130 сохранялась цитральная направленность.

Список литературы

1. Бодруг М.В. Агротехника полыни лимонной *Artemisia balchanorum* Krasch. в условиях Молдавской ССР. – Кишинев, 1989.

2. Бутенко Р.Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. – М., 1964.
3. Ермаков А.Е. и др. Методы биохимического исследования растений. – М., 1952. – С. 438-439.
4. Котиков И.В., Пивень И.П., Бутенко Р.Г., Барвина Т.В., Константинова Т.Н., Воробьев А.С., Сергеев Л.И., Зальцман О.О., Машанов В.И., Работягов В.Д. Биохимическая характеристика растений полыни балханской, выращенных *in vitro* // Тезисы международной конференции молодых ученых «Проблемы дендрологии, садоводства и цветоводства» 24-26 октября 1994 г. – Ялта, 1994. – С.83-84.
5. Логвиненко И.Е. Биологические особенности и хозяйственно ценные признаки полыни лимонной: Дис. канд. биол. наук. - Ялта, 1980. – 273 с.
6. Машанов В.И., Андреева Н.Ф., Машанова Н.С., Логвиненко И.Е. Новые эфиромасличные культуры. – Симферополь: Таврида, 1988. – С.76-90.
7. Машанов В.И., Логвиненко И.Е. Особенности семенного размножения полыни лимонной // Бюл. Никит. ботан. сада. – 1978. – Вып.3. – С.57-61.
8. Николаев А.Г., Щелокова И.М., Буянджиу Л.Н. Изменчивость эфирного масла у лимонной полыни за вегетационный период // Труды по химии природ. соед. / Кишинев. ун-т. – 1958. – Вып.1. – С.143-150.
9. Рафанова Р.Я. О химическом составе эфирного масла туркменской лимонной полыни *Artemisia balchanorum* // Труды НПО «Эфирмасло» ВНИИСНДВ. – 1952. - Вып. 1. – С.119-120.
10. Свідозтво №0417 про авторство на сорт Еллада *Artemisia balchanorum* Krasch. / В.І. Машанов (Україна). – 2004.- 1арк.
11. Спринчану Е.К. Культивирование *Artemisia balchanorum* Krasch. *in vitro* и разработка технологии её клонального микроразмножения // Растительные ресурсы. 1990. – Т.26. – Вып. 2. – С. 242-249.
12. Тесаржик К., Комарек К. Капиллярные колонки в газовой хроматографии / Под ред. В.Г.Березкина. – М.: Мир, 1987. – 273 с.
13. Tunalier Z., Kirimer N., Baser K.H.C. The composition of essential oils from various parts of *juniperus foetidissima* // Химия природных соединений. – 2002. -№1. – С.35-38.
14. Murashige T., Scoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // *Physiol. Plant.* – 1962. – Vol. 15. - №3. – P.473-497.
15. Jennings W., Shibamoto T. Qualitative analisis of flavor and fragrance volatiles by glass capillary gas chromatography. – New York: Academic Press, 1980. – 134 p.

Таблица 2

Компонентный состав эфирного масла (%) семян сортообразцов *A.balchanorum* 130, 192, 210, 1-36, 1-50 по фазам вегетации, полученных *in vivo* и *in vitro*

| № п/п | Компонент | Сеянец сортообразца | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|------------------------------|---------------------|--------------------|-------------|-------------|--------------------|-------------|-------------|--------------------|-------------|-------------|---------------------|-------------|-------------|---------------------|-------------|-------------|
| | | 130 <i>in vitro</i> | 130 <i>in vivo</i> | | | 192 <i>in vivo</i> | | | 210 <i>in vivo</i> | | | 1-36 <i>in vivo</i> | | | 1-50 <i>in vivo</i> | | |
| | | | фаза* | I | II | III | I | II | III | I | II | III | I | II | III | I | II |
| 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | |
| 1. | | + | + | + | + | - | + | + | 0,56±0,024 | 0,16±0,007 | + | - | + | + | - | + | + |
| 2. | | + | + | - | 0,77±0,035 | 0,03 | 0,37±0,017 | + | 0,04 | 0,05 | 0,03 | - | + | + | - | + | 0,38±0,018 |
| 3. | | - | - | 0,15±0,007 | - | + | - | + | 0,65±0,032 | 0,41±0,022 | + | 0,03 | 1,0±0,048 | 0,03 | + | 0,74±0,036 | + |
| 4. | Мирцен | + | 0,17±0,007 | 0,09±0,004 | 0,03 | 0,24±0,011 | 0,3±0,012 | 0,71±0,031 | 0,57±0,025 | 0,37±0,017 | 0,27±0,012 | + | 0,29±0,013 | 0,46±0,021 | - | 0,34±0,015 | + |
| 5. | 1,8-цинеол | + | 0,18±0,008 | 0,42±0,020 | 0,13±0,006 | + | 0,04 | 0,04 | 0,4±0,018 | + | 0,59±0,026 | 0,46±0,022 | 0,3±0,012 | 0,87±0,042 | + | 0,04 | + |
| 6. | γ-терпинеол | + | 0,08±0,003 | 0,41±0,020 | + | 0,27±0,012 | 0,32±0,015 | 0,22±0,010 | 0,41±0,022 | 0,64±0,031 | 0,3±0,012 | 0,39±0,018 | 0,31±0,014 | 0,51±0,021 | 0,27±0,013 | 0,15±0,007 | 0,33±0,016 |
| 7. | α-туйон | + | + | 0,04 | 0,58±0,025 | + | 0,03 | 0,05 | 0,24±0,010 | + | 2,3±0,112 | 0,73±0,036 | 0,3±0,012 | 0,32±0,015 | 0,4±0,018 | + | 0,03 |
| 8. | Линалоол | + | 11,2±0,552 | 50,8±2,521 | 3,66±0,181 | 37,44±1,868 | 40,7±2,025 | 40,6±2,021 | 1,47±0,071 | 4,8±0,232 | 3,89±0,192 | 32,8±1,61 | 25,54±1,275 | 32,12±1,602 | 36,33±1,815 | 20,0±0,895 | 35,98±1,789 |
| 9. | β-туйон | - | - | - | 0,03 | - | + | + | 0,07±0,003 | 0,23±0,011 | + | + | 0,24±0,011 | 0,36±0,016 | - | + | 0,38±0,018 |
| 10. | | - | - | 0,05 | 0,41±0,020 | - | 0,05 | + | 0,09±0,004 | 0,34±0,015 | 0,38±0,018 | - | 0,03 | + | - | + | + |
| 11. | | + | + | - | 0,37±0,018 | - | + | + | 0,07±0,003 | 0,27±0,012 | 0,29±0,013 | - | 0,17±0,008 | + | - | + | 0,36±0,018 |
| 12. | | + | + | - | 0,3±0,012 | - | + | 7,00±0,325 | 0,05 | 0,2±0,009 | + | - | 0,61±0,032 | 0,61±0,031 | - | 0,46±0,022 | 0,55±0,026 |
| 13. | Камфора | + | 0,03 | 0,2±0,008 | 0,32±0,015 | + | + | + | 0,2±0,008 | 0,18±0,008 | + | 0,16±0,007 | 0,23±0,011 | 0,41±0,020 | + | 0,21±0,010 | 0,44±0,021 |
| 14. | Борнеол | + | 0,99±0,048 | + | 0,38±0,018 | + | 0,63±0,031 | 0,82±0,038 | 0,27±0,013 | + | 0,61±0,027 | 0,03 | 0,62±0,025 | 0,36±0,016 | - | + | + |
| 15. | Цитронеллаль(дигидроцитраль) | + | 3,79±0,183 | 14,1±0,693 | 0,75±0,036 | 1,74±0,085 | + | + | 1,55±0,076 | 0,78±0,035 | 0,24±0,011 | 4,0±0,189 | 0,21±0,010 | + | 3,13±0,154 | 1,45±0,071 | 0,49±0,023 |
| 16. | | + | + | 0,03 | 0,64±0,031 | + | 0,03 | + | 0,51±0,024 | + | 0,19±0,008 | + | 0,18±0,007 | 0,47±0,022 | - | + | + |
| 17. | α-терпинеол | + | + | 0,14±0,006 | 0,43±0,021 | + | 0,41±0,020 | 0,24±0,011 | 0,33±0,015 | 0,63±0,030 | 0,21±0,010 | 0,37±0,017 | 0,92±0,045 | 1,0±0,04 | 0,29±0,012 | 0,33±0,015 | + |
| 18. | | - | - | + | 0,42±0,020 | 0,05 | + | + | 0,07±0,003 | 0,03 | 0,21±0,010 | - | + | + | 0,04 | 0,03 | + |
| 19. | | + | + | + | + | - | + | 0,03 | + | + | 0,03 | + | 0,56±0,027 | 0,51±0,024 | + | 0,17±0,007 | + |
| 20. | | - | - | + | 0,04 | - | + | + | + | + | + | + | + | 0,34±0,016 | + | + | + |
| 21. | Цитраль-1 | 25,0±1,21** | 3,81±0,187 | 3,14±0,152 | 24,26±1,211 | 2,41±0,118 | 5,31±0,259 | 6,03±0,300 | 12,49±0,622 | 17,47±0,871 | 7,48±0,372 | 1,63±0,081 | 15,50±0,771 | 15,92±0,793 | 2,62±0,110 | 13,97±0,693 | 16,87±0,835 |
| 22. | Гераниол | + | 13,08±0,648 | 16,45±0,816 | 10,61±0,524 | 16,5±0,819 | 26,04±1,292 | 16,69±0,832 | 15,38±0,761 | 10,2±0,507 | 34,3±1,712 | 6,07±0,301 | 10,59±0,523 | 5,79±0,287 | 10,5±0,515 | 12,98±0,641 | 5,62±0,279 |
| 23. | Цитраль-2 | + | 6,13±0,305 | 3,88±0,192 | 38,68±1,924 | 3,71±0,182 | 7,74±0,385 | 8,04±0,401 | 19,8±0,987 | 27,74±1,385 | 10,05±0,501 | 3,18±0,156 | 22,23±1,110 | 22,45±1,121 | 3,56±0,181 | 18,15±0,903 | 21,49±1,072 |
| 24. | Оксидитронеллаль | + | + | 0,97±0,047 | 0,03 | + | + | 0,67±0,032 | - | 0,47±0,022 | + | + | 0,03 | + | 0,05 | 0,08±0,003 | + |

Окончание таблицы 2

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 |
|------------|-------------------|-----------|-------------|------------|------------|-------------|-------------|------------|-------------|-------------|-------------|------------|-------------|------------|-------------|------------|-------------|
| 25. | Геранил-ацетат | 70,0±3,44 | 53,09±2,652 | 7,59±0,377 | 8,46±0,421 | 36,23±1,810 | 17,63±0,874 | 18,6±0,927 | 41,13±2,051 | 19,25±0,959 | 33,51±1,672 | 41,5±2,063 | 13,42±0,659 | 9,26±0,461 | 40,27±2,011 | 22,9±1,143 | 15,24±0,758 |
| 26. | | + | + | - | - | - | - | - | - | + | + | + | 0,24±0,011 | + | - | 0,18±0,008 | 0,05 |
| 27. | Геранил-пропионат | + | 0,22±0,010 | 0,46±0,022 | 1,14±0,055 | 0,35±0,015 | 0,44±0,021 | 0,44±0,020 | 1,58±0,077 | 1,07±0,052 | 1,3±0,062 | 0,47±0,022 | 1,43±0,070 | 0,8±0,035 | 0,49±0,023 | 1,37±0,067 | 0,53±0,025 |
| 28. | | + | + | 0,05 | 0,55±0,026 | 0,34±0,015 | - | + | 0,64±0,031 | 0,39±0,018 | 0,3±0,014 | 0,03 | 0,18±0,008 | + | + | 0,21±0,010 | 0,24±0,011 |
| 29. | | + | 1,35±0,065 | 0,2±0,009 | 0,89±0,043 | + | + | - | 0,57±0,027 | 0,38±0,018 | 0,53±0,025 | 0,74±0,035 | 0,44±0,021 | 0,39±0,018 | + | 0,43±0,020 | + |
| 30. | | + | + | + | 0,35±0,017 | 0,36±0,017 | - | - | 0,03 | + | + | 2,7±0,131 | 0,38±0,018 | + | 0,48±0,022 | 0,42±0,020 | - |
| 31. | | + | + | + | 0,6±0,028 | - | - | - | 0,25±0,011 | 0,46±0,022 | 0,51±0,024 | + | 0,28±0,012 | + | 0,18±0,007 | 0,26±0,012 | 0,29±0,013 |
| 32. | | + | + | + | 0,28±0,013 | - | + | 0,04 | - | 0,2±0,007 | + | - | - | + | - | + | + |
| 33. | | + | 0,27±0,012 | + | 1,3±0,062 | - | - | 0,09±0,003 | - | 0,47±0,022 | 0,64±0,031 | 0,62±0,030 | 0,53±0,025 | + | 0,39±0,018 | 0,34±0,016 | 0,2±0,007 |
| 34. | | + | 0,76±0,036 | - | 1,1±0,053 | + | + | 0,11±0,004 | - | 1,81±0,090 | 1,41±0,070 | 0,59±0,029 | 0,48±0,023 | 0,24±0,011 | 0,57±0,027 | 1,55±0,771 | 0,4±0,018 |
| 35. | | - | - | + | 0,36±0,015 | - | + | + | - | 0,41±0,020 | + | + | + | + | - | + | + |
| 36. | | - | - | + | 0,58±0,027 | - | + | - | - | 0,44±0,021 | + | + | 0,31±0,014 | + | - | 0,23±0,011 | + |
| 37. | | + | + | - | + | - | + | - | - | 0,61±0,030 | + | + | 0,45±0,021 | + | - | + | - |
| 38. | | + | + | + | 0,12±0,005 | - | + | 0,03 | - | 0,04 | + | + | + | 0,56±0,025 | - | + | - |
| 39. | | + | 4,57±0,222 | - | 0,44±0,021 | - | - | + | - | 0,41±0,020 | + | + | 0,44±0,021 | + | + | 0,17±0,008 | - |
| 40. | | + | + | 0,74±0,035 | 0,42±0,020 | + | - | + | - | 0,24±0,011 | + | 0,79±0,039 | 0,44±0,021 | 0,03 | + | 0,29±0,012 | - |
| 41. | | - | - | 0,05 | 0,29±0,013 | + | - | - | - | 0,26±0,012 | + | + | + | + | + | + | - |
| 42. | | - | - | - | + | + | - | - | - | - | + | - | + | + | 0,39±0,018 | 0,3±0,014 | - |
| 43. *** | | - | - | - | + | - | - | + | - | - | + | - | 0,76±0,037 | + | - | 1,06±0,052 | - |

Примечание: фаза *:

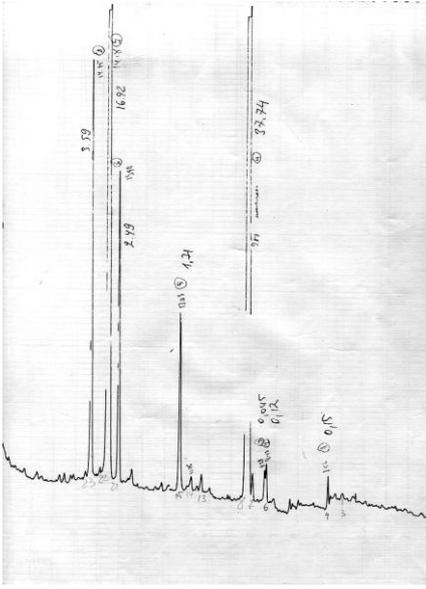
I - весеннего отрастания побегов,

II - бутонизации,

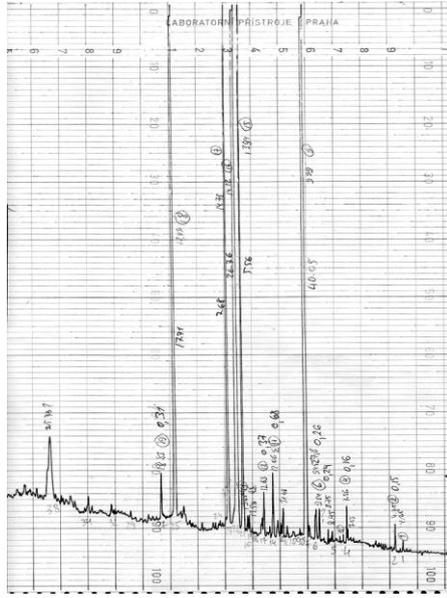
III - цветения;

** - указано общее содержание цитраля-1 и цитраля-2;

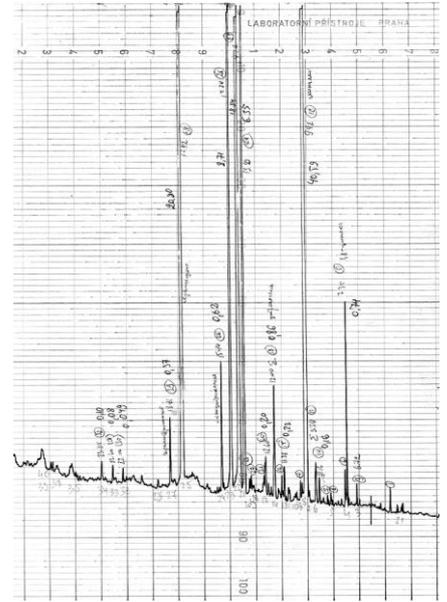
43*** - порядковый номер без обозначения компонента означает не идентифицированный компонент.



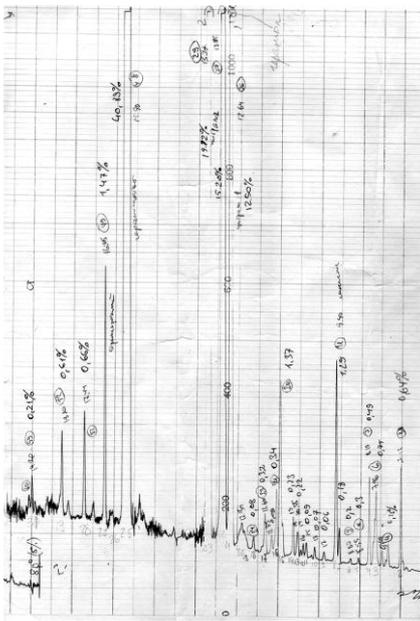
192 in vivo I (часть 2)



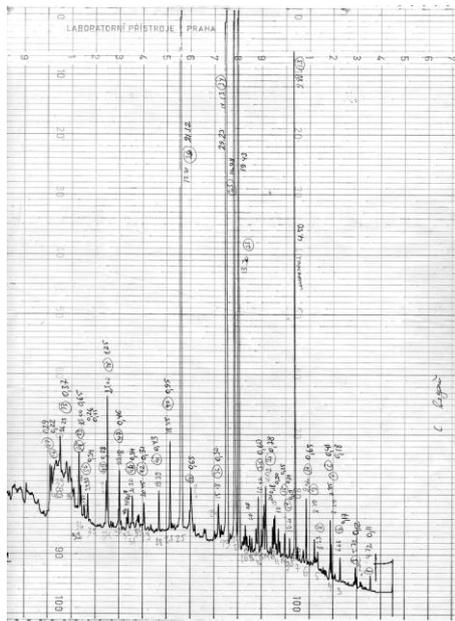
192 in vivo II



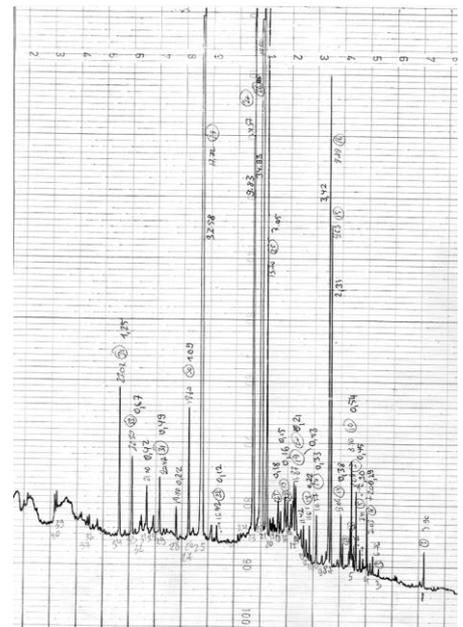
192 in vivo III



210 in vivo I



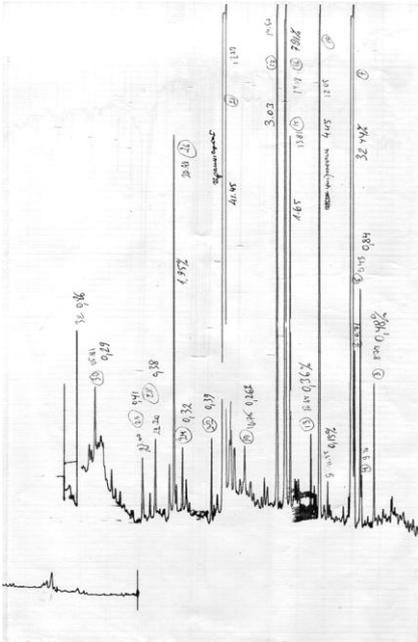
210 in vivo II



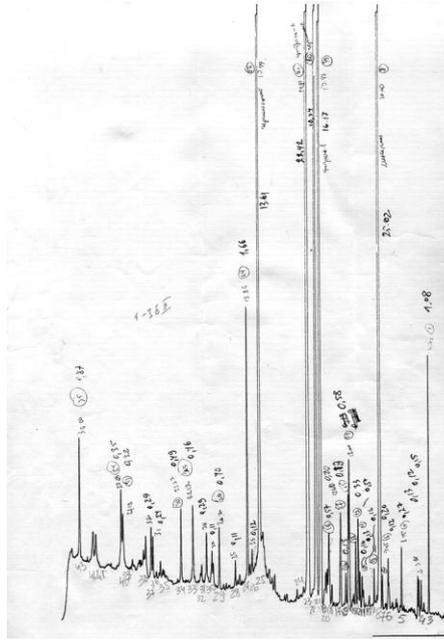
210 in vivo III

Продолжение

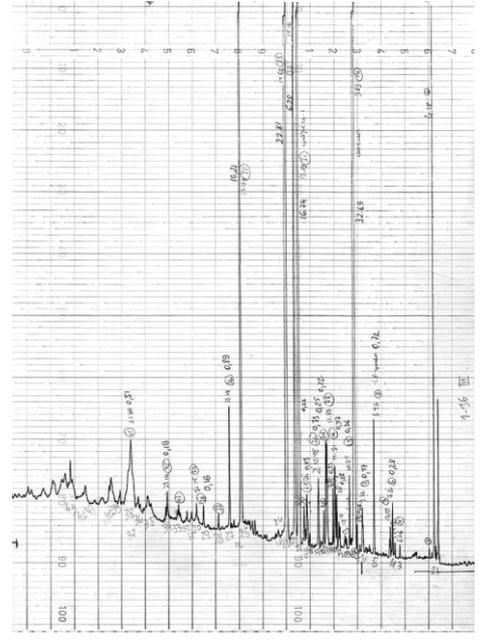
рис.1.



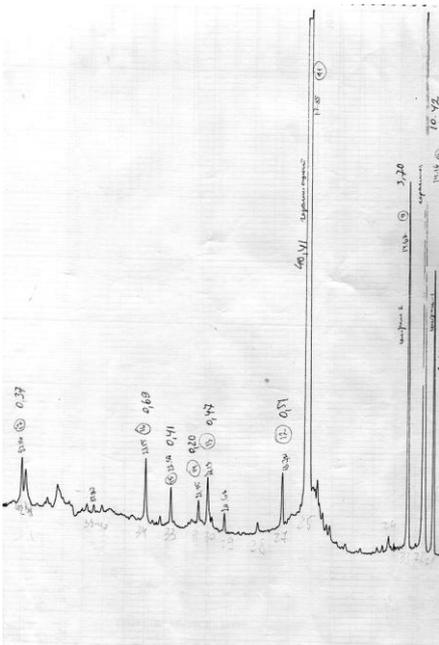
1-36 in vivo I



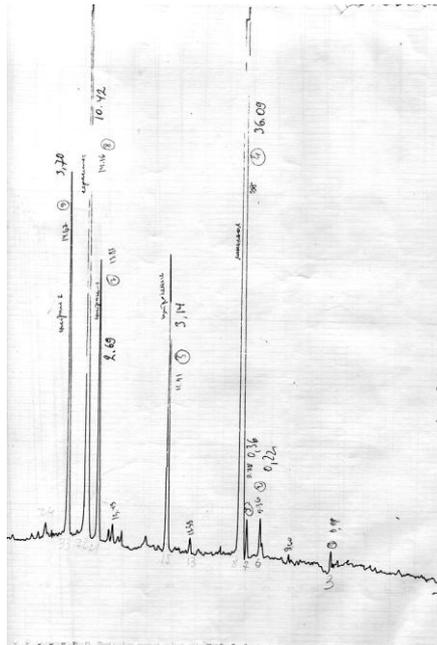
1-36 in vivo II



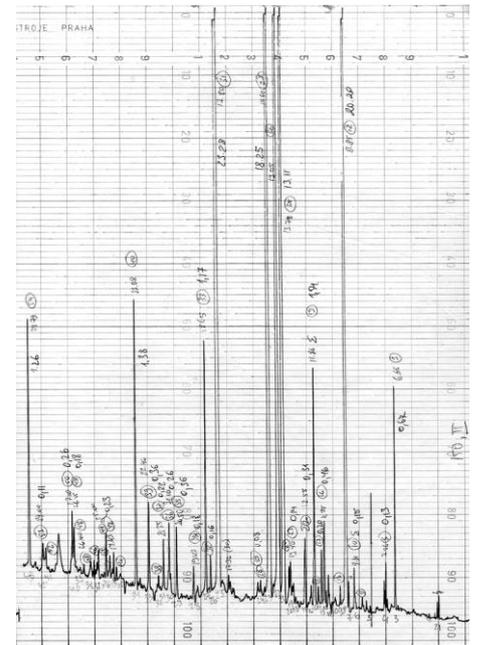
1-36 in vivo III



1-50 in vivo I (часть 1)

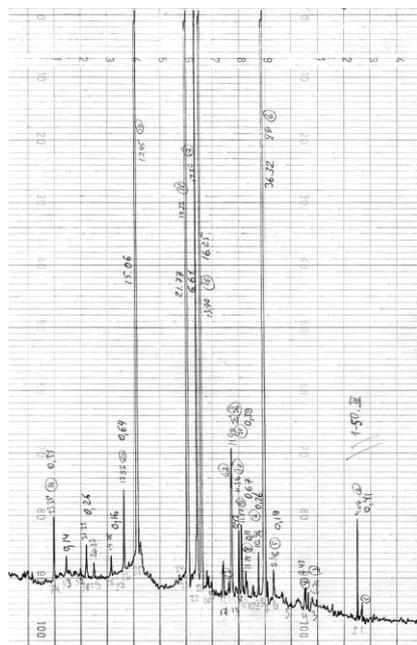


1-50 in vivo I (часть 2)



1-50 in vivo II

Продолжение рис.1.



1-50 in vivo III

Окончание рис.1

A comparative study of *Artemisia balchanorum* Krasch. plants obtained in vivo and in vitro based on a number of main economical characters

Kotikov I.V., Khodakov G.V., Mashanov V.I., Butenko R.G.

The qualitative and quantitative composition of ethereal oil was studied in selected seedlings of *Artemisia balchanorum* sample varieties 130 (cv Ellada), 192, 210, 1-36, 1-50 throughout the vegetation period. The correspondence of studied seedlings according to valuable characteristics of starting mother forms and also likeness of quality composition of oil of seedlings between themselves have been determined. Seedlings of varieties 130, 192, 1-36, 1-50 are quite close according to percent content of main combinations of ethereal oil to varieties Evrica, Slavianka and to natural form. Seedlings of sample varieties 130, 192 and 210 were identified as distinguished for citral-, linalool- and geraniol- dominated styles, respectively. Seedlings of sample varieties 1-36 and 1-50 were characterized as corresponding to the natural form, except for being higher in citral level. A seedling of sample variety 130 obtained by isolated meristem culture was assessed as more promising both scientifically and economically. *In vivo* and *in vitro*-plants of the seedling did not differ in the qualitative composition of ethereal oil. *In vitro*- plants of the seedling preserved their citral- dominated style.

ФЛУОРИМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОУДЕРЖИВАЮЩИХ СВОЙСТВ ЛИСТЬЕВ ПЕРСИКА В ПРОЦЕССЕ ОБЕЗВОЖИВАНИЯ

Ю.В. ИВАЩЕНКО, кандидат биологических наук; А.В. СМЫКОВ,
кандидат сельскохозяйственных наук

В селекционной практике всегда существовала необходимость всесторонней и объективной оценки материала по наиболее существенным хозяйственным признакам. Одним из таких признаков является засухоустойчивость растений, которую в значительной степени определяет водоудерживающая способность листьев. В свою очередь функции листового аппарата основаны на фотосинтетических процессах, изменения которых объективно диагностируются методами флуориметрии [1,6].

Известно, что дефицит влаги влияет на эффективность фотохимического расщепления молекул воды, которое сопровождается изменением светопоглощающей способности листьев и непродуктивным излучением света в виде флуоресценции [5]. В связи с этим задачей данной работы явилось изучение влияния обезвоживания на интенсивность флуоресценции листьев персика с целью разработки методических аспектов оценки засухоустойчивости растений.

Объекты и методы исследований

Объектами исследований были листья 30 радиомутантных форм персика сорта Советский (MV1, MV2) с хозяйственно-ценными признаками: повышенной морозостойкостью, сдержанным ростом, поздним цветением, ранним созреванием, крупными плодами, полученные в результате гамма-облучения формирующихся вегетативных почек в дозах 20, 30, 50 Гр и повторного облучения 20 Гр.

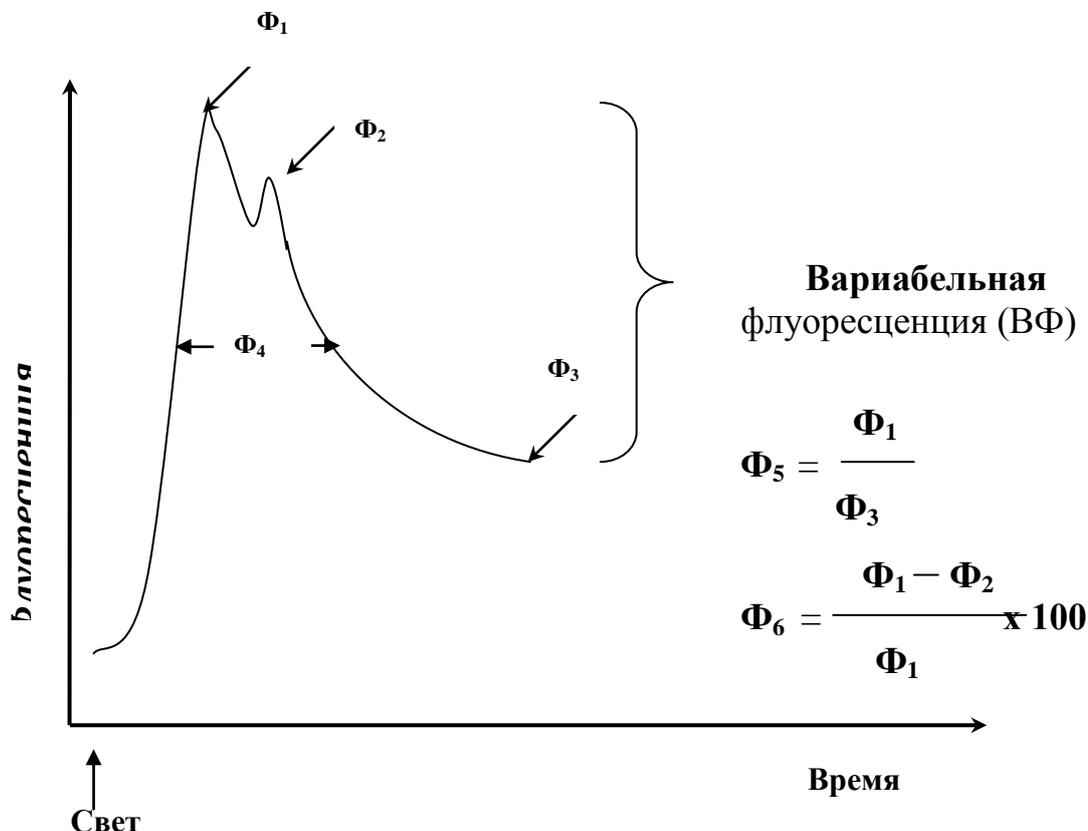


Рис. 1. Параметры фотоиндукционной кривой листьев персика: Φ_1 – максимальный уровень флуоресценции (отн. ед.), Φ_2 – промежуточный (отн. ед.), Φ_3 – стационарный (отн. ед.), Φ_4 – время полунарастания вариабельной флуоресценции (с), Φ_5 , Φ_6 – показатели, характеризующие изменение стационарного и промежуточного уровней относительно максимального уровня.

Облученные почки одновременно с необлученными (контрольными) окулировали на миндале. Для сравнения использовали сорт персика Кудесник с низкой засухоустойчивостью. Облиственные однолетние побеги длиной 20-30 см брали с плодоносящих растений в Степном отделении Никитского ботанического сада, доставляли в лабораторию и выдерживали во влажной среде в течение суток. Таким образом, начальная оводненность для всех листьев достигала 100 %. Период отбора листьев в степных районах Крыма является наиболее стрессовым по условиям почвенной и воздушной засухи, поэтому существует объективная возможность ранжировать растения по чувствительности к засухе. В качестве показателя водоудерживающей способности использовали степень подавления вариательной флуоресценции в течение 24, 36, 48 часов обезвоживания. Принципы измерения флуоресценции детально описаны в литературе [3]. Вариательная флуоресценция (ВФ) – участок фотоиндукционной кривой Φ_1 - Φ_3 (рис. 1), важный функциональный показатель, характеризующий интегральные процессы, начиная с момента поглощения квантов света и заканчивая образованием простейших органических веществ. Каждый из параметров ФИК (Φ_1 - Φ_6) может характеризовать чувствительность фотосинтетического аппарата к степени обезвоживания листа. Φ_1 – параметр, проявляющийся в течение 3-8 с от начала попадания света на адаптированный к темноте лист и свидетельствующий о наиболее непродуктивном этапе в усвоении квантов света. Чем больше величина Φ_1 тем значительней потери поглощенной энергии света в виде флуоресценции. Однако, параметр Φ_1 в ВФ информативен, так как показывает потенциальные возможности фотосинтетического аппарата, указывая на относительное количество светопоглощающих структур, способных улавливать энергию с целью дальнейшей ее передачи при благоприятных условиях на «реакционные центры» [4]. Параметр Φ_2 , выделяющийся в структуре ВФ как промежуточный «пик» (5-10 с от начала освещения), также косвенно характеризует чувствительность фотосинтетического аппарата листа к обезвоживанию, поскольку связан с проявлением деятельности механизмов, функционирующих на основе разложения молекулы воды. Параметр Φ_3 в целом является результатом установления через 250-300 с после воздействия света стабильного уровня фотосинтеза. Чем меньше его значение, тем более эффективно функционируют фотосистемы листа. Каждый из параметров ФИК регистрируется в зависимости от интервала времени, который вычисляется с момента включения света и характеризует реактивность фотосинтетического аппарата. Параметр Φ_4 призван количественно оценить степень этой активности. Чем меньше значение Φ_4 , тем более реактивен фотосинтетический аппарат. При определении оводненности листьев измеряли их массу гравиметрическим методом, а для контроля водоудерживающей способности листьев использовали общепринятую методику [2].

Результаты и обсуждение

Как правило, показатели фотоиндуцированной кривой (ФИК) и наличие ВФ используют как тест функциональной активности фотосинтетического аппарата. В случае отсутствия ВФ констатируют гибель листа или полное прекращение фотосинтеза.

В начале экспериментов фиксировали ФИК отчлененных от побега листовых пластин до обезвоживания (табл.1). Кинетика их ФИК развивалась у большинства листьев по траектории, которая характеризовалась нормальной формой. По параметру Φ_1 наиболее контрастными оказались мутантные формы персика 379, 4015, 38 176, 4140, 64164. Большинство анализируемых форм не проявили существенных различий,

Таблица 1

Флуоресценция листьев мутантных форм персика сорта Советский до обезвоживания

| Мутантная форма | Доза облучения, Гр | Показатели фотоиндуцированной кривой, отн. ед. | | | | | |
|-----------------|--------------------|--|----------|----------|----------|------------|-------------|
| | | Φ_1 | Φ_2 | Φ_3 | Φ_4 | Φ_5 | Φ_6 |
| 379 | 20 | 161 ± 13 | 129 ± 25 | 64 ± 6 | 23 ± 3 | 2,52 ± 0,1 | 20,0 ± 10,0 |
| 403 | 50 | 156 ± 55 | 138 ± 50 | 55 ± 16 | 31 ± 5 | 2,80 ± 0,3 | 11,8 ± 0,8 |
| 3943 | 50 | 88 ± 5 | 79 ± 5 | 36 ± 7 | 32 ± 7 | 2,47 ± 0,3 | 9,8 ± 1,4 |
| 4010 | 50 | 90 ± 18 | 81 ± 14 | 39 ± 3 | 26 ± 3 | 2,32 ± 0,3 | 10,0 ± 3,8 |
| 4014 | 50 | 81 ± 6 | 72 ± 5 | 36 ± 5 | 32 ± 5 | 2,26 ± 0,3 | 10,7 ± 1,0 |
| 4015 | 50 | 59 ± 10 | 54 ± 9 | 28 ± 2 | 28 ± 7 | 2,13 ± 0,4 | 7,9 ± 1,4 |
| 4020 | 50 | 71 ± 11 | 64 ± 10 | 30 ± 5 | 31 ± 1 | 2,36 ± 0,1 | 8,8 ± 0,8 |
| 4027 | 50 | 82 ± 15 | 75 ± 13 | 34 ± 9 | 36 ± 7 | 2,47 ± 0,2 | 8,8 ± 0,8 |
| 4058 | 50 | 111 ± 38 | 100 ± 47 | 54 ± 25 | 32 ± 18 | 2,08 ± 0,3 | 10,5 ± 3,5 |
| 35179 | 50 | 96 ± 14 | 81 ± 20 | 36 ± 5 | 27 ± 3 | 2,65 ± 0,4 | 14,7 ± 3,3 |
| 38176 | 30 | 142 ± 25 | 126 ± 23 | 56 ± 13 | 29 ± 6 | 2,57 ± 0,2 | 11,3 ± 1,5 |
| 38192 | 30 | 142 ± 21 | 126 ± 20 | 59 ± 8 | 25 ± 4 | 2,39 ± 0,2 | 10,9 ± 4,4 |
| 44140 | 50 | 131 ± 20 | 116 ± 17 | 49 ± 9 | 23 ± 2 | 2,68 ± 0,3 | 11,0 ± 1,9 |
| 64164 | 20 | 75 ± 5 | 65 ± 5 | 32 ± 5 | 18 ± 4 | 2,32 ± 0,3 | 11,0 ± 1,7 |

что свидетельствует о выравнивании их функций в начальный период световой индукции. Влияния дозы облучения на качественные показатели параметра не обнаружено. Повышенный максимальный уровень Φ_1 у форм 379, 38 176, 44140 может характеризовать их фотосинтетический потенциал в виде комплекса условий (интегрального содержания активных форм хлорофилла и пула светособирающих молекул). Сохраняется тенденция в отношении высокого уровня параметров Φ_2 и Φ_3 у всех вышеуказанных форм. Однако, для всех параметров ВФ наблюдается высокое варьирование, что затрудняет проведение тестирования чувствительности форм персика к обезвоживанию.

Существуют также трудности в интерпретации показателя Φ_4 . При нарастании обезвоживания в кинетике ФИК проявляются такие временные компоненты, которые приводят к изменению угла наклона различных ее участков. В данных условиях удается определить Φ_4 с большой долей погрешности. Как правило, это приводит к искажению результатов. Показатель Φ_6 в процессе исследований проявил нестабильность, поскольку «пик» Φ_2 , значение которого служит основой для вычисления Φ_6 , может нивелироваться, и точно определить его значение невозможно.

Относительной стабильностью отличается показатель Φ_5 . Следует отметить его пригодность для определения водоудерживающей способности листьев. Он вычисляется по соотношению параметров Φ_1 и Φ_3 . Для мутантных форм 379, 403, 38176, 44140 подтверждается наличие высокого фотосинтетического потенциала и востребованность его в фотосинтетических процессах. Следует выделить форму 35179, которая по показателю Φ_5 превалирует над другими формами и поэтому является перспективной в отношении фотоактивности структур пигментного комплекса. Из всех исследуемых форм самое низкое соотношение параметров показателя Φ_5 проявили формы 4014, 4015, 4058.

Для подтверждения информативности показателя Φ_5 в одном из экспериментов проводили сравнительное определение подавления показателя Φ_5 на неповрежденных,

полностью оводненных до 100% -ной влажности листьях и в процессе различного периода обезвоживания между сортами индикаторами Советский (засухоустойчивый) и Кудесник (незасухоустойчивый), а также мутантными формами (рис.2).

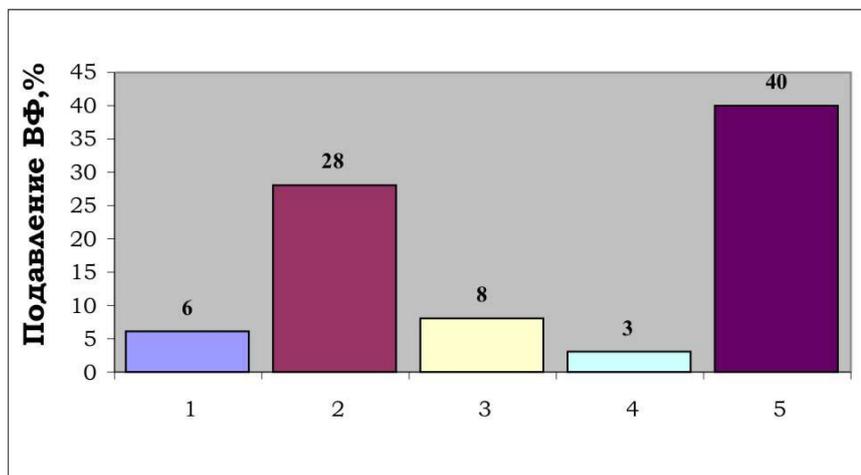


Рис. 2 Изменение показателя Φ_5 в процессе обезвоживания (24 часа) :1- сорт Советский, 2 - сорт Кудесник, 3 - форма 4010, 4 - форма 4058, 5 - форма 35179.

Необходимо отметить, что показатель Φ_5 определяли до и после обезвоживания. Степень водоудерживающей способности листьев по сути оценивали (в процентах) в результате подавления ВФ на основании формулы:

$$\frac{\Phi_5 - \Phi_0}{\Phi_5} \cdot 100,$$

где Φ_5 – значение до обезвоживания,
 Φ_0 – после 24 часов обезвоживания.

В результате исследований проявилась закономерность: чем меньше подавление ВФ, тем выше водоудерживающая способность листьев.

Параллельно с регистрацией фотоиндукционной кривой проводимое обезвоживание листьев сортов-индикаторов засухоустойчивости и мутантных форм показывает, что суточные естественные потери влаги составляют у большинства исследуемых образцов 23-25% от изначального 100%-ного увлажнения, за исключением сорта Кудесник, у которого этот показатель превысил 48% (рис.3). Листья этого сорта потеряли в 2,8 раза больше влаги, чем листья сорта Советский. Отмечена повышенная потеря влаги у формы 35179 в результате более длительного периода высушивания листьев. Флуоресцентные характеристики сортов индикаторов и форм изменяются более контрастно по сравнению с изменением веса обезвоженных листьев. В течение суточного высушивания различия между сортами Советский и Кудесник по подавлению ВФ составляли 5,6 ед., а для мутантных форм повышались до 40 ед.

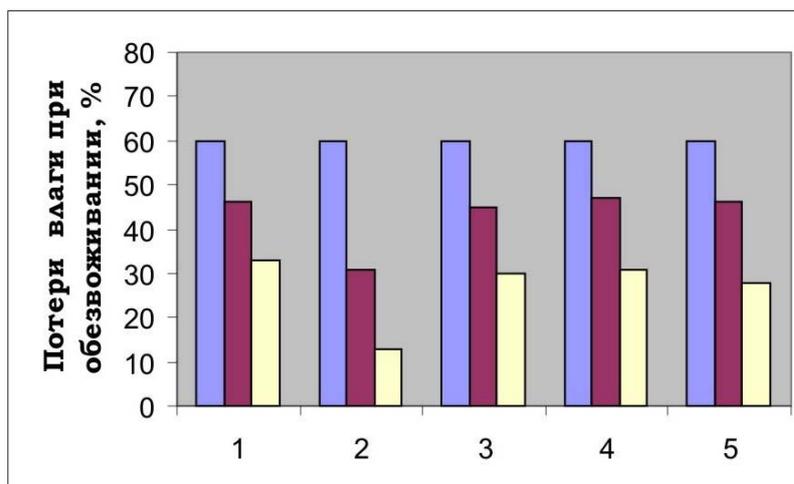


Рис. 3. Водоудерживающая способность сортов и мутантных форм персика в зависимости от длительности обезвоживания (1- сорт Советский, 2 - сорт Кудесник, 3 - форма 4010, 4 - форма 4058, 5 - форма 35179):

- - до обезвоживания
- - 24 часа обезвоживания
- - 48 часов обезвоживания.

В связи с этим можно констатировать, что флуориметрический способ определения степени водоудерживающей способности листьев был более чувствительным. С целью апробации полученных результатов было проведено массовое тестирование мутантных форм персика сорта Советский на водоудерживающую способность (табл. 2). В зависимости от величины подавления флуоресценции применяли три градации водоудерживающей способности: низкая (37,0-68,0), средняя (28,0-42,0), высокая (1,0-25,0). Среди изученных растений 8 форм (403, 638, 4010, 4016, 35179, 38177, 38192, 64164) характеризовались высокой, 11 форм (378, 3712, 3743, 3814, 3926, 4014, 4027, 6330, 6387, 6566, 34207) средней и 8 форм (372, 379, 393, 639, 3831, 4058, 39199, 44140) низкой водоудерживающей способностью. Прямая зависимость между величиной дозы облучения и водоудерживающей способностью не проявилась. Среди растений с высокой водоудерживающей способностью наибольшую стабильность признака показали формы: 403, 4010, 4016, 6312, 38176, 38192. Некоторые мутантные формы с низким подавлением флуоресценции, но с большим его варьированием были отнесены в группу со средней водоудерживающей способностью.

Отдельные формы (4010, 4016, 38176) характеризовались не только минимальным подавлением ВФ, но даже более высокими показателями по сравнению с периодом до высушивания листьев.

Таким образом, у многих радиомутантных форм сорта Советский наблюдались большие различия по подавлению флуоресценции, и проявилось существенное снижение этого показателя по сравнению с контрольным сортом Советский в 1,9-10,8 раз. Выявленная взаимосвязь между подавлением флуоресценции и водоудерживающей способностью позволила выделить 8 мутантных форм с высокой водоудерживающей способностью.

Таблица 2

Подавление вариабельной флуоресценции и водоудерживающая способность листьев мутантных форм персика сорта Советский

| Сорт, форма | Доза облучения, Гр | Подавление флуоресценции *, $\frac{\Phi_5 - \Phi_0}{\Phi_5} \cdot 100, \%$ | Водоудерживающая способность |
|-------------|--------------------|--|------------------------------|
| Советский | 0 | $52,7 \pm 6,9$ | Низкая |
| 372 | 20 | $30,5 \pm 15,7$ | Низкая |
| 376 | 20 | $19,6 \pm 10,6$ | Средняя |
| 378 | 20 | $23,6 \pm 14,7$ | Средняя |
| 379 | 20 | $49,1 \pm 9,3$ | Низкая |
| 393 | 50 | $47,4 \pm 6,7$ | Низкая |
| 403 | 50 | $26,1 \pm 1,4$ | Высокая |
| 638 | 50 | $19,1 \pm 8,2$ | Высокая |
| 639 | 50 | $43,1 \pm 11,0$ | Низкая |
| 3712 | 20 | $30,4 \pm 17,2$ | Средняя |
| 3743 | 20 | $32,3 \pm 9,2$ | Средняя |
| 3814 | 20 | $27,5 \pm 6,0$ | Средняя |
| 3831 | 20 | $54,5 \pm 12,9$ | Низкая |
| 3926 | 50 | $35,8 \pm 12,7$ | Средняя |
| 4010 | 50 | $4,9 \pm 3,6$ | Высокая |
| 4014 | 50 | $32,5 \pm 10,0$ | Средняя |
| 4016 | 50 | $27,5 \pm 1,9$ | Высокая |
| 4020 | 50 | $57,9 \pm 8,8$ | Низкая |
| 4027 | 50 | $34,7 \pm 11,4$ | Средняя |
| 4058 | 50 | $46,3 \pm 3,0$ | Низкая |
| 6312 | 50 | $25,0 \pm 3,2$ | Высокая |
| 6330 | 30 + 20 | $31,5 \pm 10,8$ | Средняя |
| 6387 | 50 | $17,1 \pm 13,0$ | Высокая |
| 6566 | 30 | $18,2 \pm 18,0$ | Средняя |
| 34207 | 20 | $33,5 \pm 15,6$ | Средняя |
| 35179 | 50 | $24,4 \pm 8,4$ | Высокая |
| 38176 | 30 | $14,3 \pm 3,2$ | Высокая |
| 38192 | 30 | $23,1 \pm 0,0$ | Высокая |
| 39199 | 30 | $40,6 \pm 12,1$ | Низкая |
| 44140 | 50 | $44,0 \pm 17,9$ | Низкая |
| 64164 | 20 | $22,7 \pm 7,1$ | Высокая |

* Объяснение см. в тексте.

Выводы

Способ флуориметрического определения степени водоудерживающей способности листьев может быть использован для сравнительной оценки различных форм и сортов персика, а также в комплексе с другими методами оценки засухоустойчивости листового аппарата для повышения объективности отбора перспективных по данному признаку растений.

Список литературы

1. Бухов Н.Г. Применение измерений кинетики фотоиндуцированных изменений флуоресценции хлорофилла в физиологии растений // Спектроскопические методы исследования в физиологии и биохимии. - Л.: Наука, 1987. - С. 29-33.
2. Еремеев Г.Н., Лищук А.И. Методические указания по отбору засухоустойчивых сортов и подвоев плодовых растений.- Ялта, 1974.- 18 с.
3. Иващенко Ю.В., Семин В.С. Зависимость интенсивности флуоресценции листьев некоторых многолетних растений от скорости и амплитуды нарастания температуры // Физиология и биохимия культурных растений.- 1991.- Т.23., № 2.- С. 112-117.
4. Нестеренко Т.В., Сидько Ф.Я. О количественном описании медленной индукции флуоресценции хлорофилла в онтогенезе листьев высших растений // Физиология растений.- 1993.- Т.40, № 1.- С.10-15.
5. Орт Д. и др. Фотосинтез. - М.: Мир, 1987.- Т.1. -728 с.
6. Malkin S., Armond P.A., Mooncy H.A., Fork D.C. Fotosystem II photosynthetic unit sizes from fluorescence induction in leaves // Plant physiology. - 1981. - Vol. 67. - P. 570-579.

Fluorimetric characteristic of water-holding properties of peach leaves in the process of dehydration

Ivashchenko Yu. V., Smykov A.V.

The researches on comparative evaluation of methods of fluorimetric analysis of water-holding ability of leaves and their level of drying during the day period of dehydration of peach varieties "Sovetsky" ' its 30 mutant forms' variety "Kudesnik" have been given . The mutant forms' having the higher level of water-holding abilities then variety "Sovetsky" have been selected. The perspective method of fluorimetric analysis of leaves has been suggested.

РЕФЕРАТЫ

УДК 634.23+634.25:631.526.3:581.3

Здруйковская-Рихтер А.И. К цитоэмбриологии раносозревающих сортов черешни и персика // Труды Никит. ботан. сада. – 2005. – 125. – С. 5 – 23.

Представлены результаты сравнительного изучения развития зародыша и эндосперма черешни и персика раносозревающих сортов с сортами средних сроков созревания. Показано, что различия имеют место на поздних стадиях эмбриогенеза и в использовании эндосперма, а недоразвитие семян у раносозревающих сортов обусловлено нарушением питания и корреляции между семенами и перикарпием.

Ил. 7. Табл. 11. Библ. 45.

УДК 634.6:581.3(477.7)

Шевченко С.В. Репродуктивная биология интродуцированных растений // Труды Никит. ботан. сада. – 2005. – Т.125. – С. 24 – 34.

Представлены результаты сравнительного изучения формирования генеративных структур, особенностей цветения, опыления и возможностей естественного воспроизведения ряда ценных субтропических плодовых растений в условиях интродукции на юге Украины.

Ил. 9. Библ. 39.

УДК 58.032.3:681.513.3

Ильницкий О.А., Лищук А.И., Палий И.Н., Быстрова Т.И. Фитомониторинг и засухоустойчивость растений // Труды Никит. ботан. сада. – 2005. – Вып.125. – С. 35 – 46.

Изучено изменение относительной скорости водного потока в побегах растений и их диаметра (тургесцентности) в условиях почвенной, воздушной и комплексной засухи. Разработаны новые методы определения и прогнозирования относительной засухоустойчивости плодовых и технических культур.

Ил. 3. Табл. 5. Библ. 18.

УДК 634.25:581.143

Елманова Т.С. Содержание регуляторов роста в генеративных почках персика // Труды Никит. ботан. сада. - 2005. - Т.125. - С. 47 – 56.

Исследованы общие закономерности в изменении уровня ауксинов, гиббереллинов, цитокининов и фенольных ингибиторов в генеративных почках персика. Установлено, что начальный этап морфогенеза контролируется ауксинами. В период формирования элементов цветка усиливается действие таких ингибиторов, как хлорогеновая кислота. По мере прохождения покоя, который совпадает с этапом формирования спорогенной ткани пыльника, накапливаются сильные ингибиторы фенольной природы, отмечено постепенное увеличение пула гиббереллиноподобных веществ. Выход из покоя и дальнейшее развитие почек контролируется соотношением ауксинов, цитокининов и гиббереллинов с преобладанием последних на фоне низкого уровня фенольных ингибиторов.

Ил. 2. Табл. 4. Библ. 19.

УДК 634.26:58.071:632.938

Губанова Т. Б., Лищук А.И., Овчаренко Г.В. Изменения в метаболизме персиков и нектаринов при их инокуляции мучнистой росой и обработке 2,4-динитрофенолом // Труды Никит. ботан. сада. - 2005.- Т.125. - С. 57 – 66.

Определено количество белка, величина осмотического и водного потенциалов в листьях видов, сортов и форм персиков и нектаринов с контрастной степенью устойчивости к мучнистой росе. Установлено, что листья устойчивых сортов и форм высоким содержанием белка, осмотическим потенциалом и низкой интенсивностью экзосмоса ионов K^+ и НПВ при инфицировании.

Ил. 4. Т абл. 4. Библ. 16.

УДК 634.74: 631ю529:581.162(477.75)

Кириллова О.И., Чеботарь А.А. О половой репродукции интродуцированных сортов киви в Крыму // Труды Никит. ботан. сада. – 2005. – Т.125. – С. 67 – 79.

Изучено формирование мужской и женской генеративной сферы, цветение, опыление, оплодотворение и ранний эмбриогенез четырех сортов киви в условиях Южного берега Крыма. Выявлены особенности развития киви при интродукции и влияние условий окружающей среды на данные процессы. Установлены критические периоды в репродукционном цикле культуры и предрасположенность растений к широкой внутривидовой изменчивости.

Ил. 4. Табл. 1. Библ. 25.

УДК 582.471:581.3

Ругузова А.И. Развитие микростробила у некоторых видов семейства *Taxaceae* // Труды Никит. ботан. сада. – 2005. – Т.125. - С. 80 – 87.

В статье рассматривается развитие микростробила у двух видов семейства *Taxaceae* - *Taxus cuspidata* Zieb. et Zucc. и *Torreya grandis* Fort. в условиях интродукции на южном берегу Крыма. Установлено, что у обоих видов одиночные микростробилы формируются в пазухах хвоинок на приросте текущего года. От закладки микростробилов до их созревания у *T.cuspidata* проходит 9 месяцев, а у *T.grandis* – 11 месяцев. Для обоих видов характерна асинхронность прохождения мейоза даже в пределах микроспорангия, что обеспечивает формирование жизнеспособных пыльцевых зерен при любых погодных условиях. Тетрады микроспор у *T.cuspidate* формируются по сукцессивному типу, у *T.grandis* – по симультанному. У обоих видов пыльцевые зерна сферической формы, без воздушных мешков, одноклеточные у *T.cuspidate* и двуклеточные, с редуцированной проростковой бороздой у *T.grandis*. Жизнеспособность пыльцы у первого вида варьирует от 31 до 72%, у второго – от 70 до 82% в зависимости от погодных условий в период мейоза.

Ил. 2. Библ. 24.

УДК: 582.675.1: 581.145: 502.7

Марко Н.В., Шевченко С.В. О естественном возобновлении *Adonis vernalis* L. и *Paeonia tenuifolia* L. в Крыму // Труды Никит. ботан. сада.– 2005. – Вып.125. – С. 88 – 98.

В статье представлены результаты исследования плодоношения и особенностей возобновления ценопопуляций *Adonis vernalis* и *Paeonia tenuifolia* в Крыму. Показано, что в ценопопуляциях изучаемых видов прослеживается ряд приспособительных особенностей, которые обеспечивают возобновление и устойчивость в ценозе. Особое внимание уделено изучению возрастной структуры ценопопуляций, ритму

плодоношения, вопросам завязываемости семян и диссеминации, репродуктивным параметрам ценопопуляций, возможностями вегетативного размножения видов.

Ил. 9. Табл. 1. Библ. 34.

УДК 634.1+633.8:58.032.3:681.513.3

Ильницкий О.А., Быстрова Т.И., Палий И.В. Сравнительная эффективность методов фитомониторинга при обезвоживании плодовых и технических культур // Труды Никит. ботан. сада.– 2005. – Вып.125. – С. 99 – 111.

Приведена сравнительная оценка методов фитомониторинга состояния растений в условиях засухи. Из предложенных наибольшей чувствительностью к обезвоживанию растений обладает метод, в основе которого лежит регистрация изменений тургесцентности (диаметра) побегов. Разработан алгоритм управления водным режимом растений.

Ил. 6. Табл. 2. Библ.12.

УДК 58.036.5:712.41:631.529 (477.7)

Елманова Т.С., Сакович Д.А. Изучение факторов, влияющих на морозовыносливость древесных растений на юге Украины // Труды Никит. ботан. сада.– 2005. – Вып.125. – С. 112 – 121.

Приведены данные многолетнего изучения факторов, лимитирующих морозоустойчивость зимующих органов у плодовых и декоративных растений в условиях юга Украины. Установлено, что обильные атмосферные осадки в виде дождя и оттепели снижают морозостойкость почек. Отмечены видовые и сортовые различия в реакции растений на эти метеофакторы. Сорта абрикоса меньше снижают устойчивость к морозу во время оттепели, а сорта персика более индифферентны к воздействию осадков. Показано, что во время выпадения осадков ткани репродуктивных органов способны насыщаться водой, что приводит к значительному возрастанию их оводненности. Этот процесс зависит от температуры окружающей среды и этапа морфофизиологического развития почки.

Ил. 3. Табл. 4. Библ.17.

УДК 635.9:582.734.4:631.528.1

Зыков К.И., Клименко З.К. Обильно цветущие и бесшипные спонтанные мутанты садовых роз // Труды Никит. ботан. сада. – 2005. – Т.125. - С. 122 – 130.

Изложенные в данные, касающиеся возникновения более устойчивых к грибным болезням, обильнее цветущих и бесшипных сортов садовых роз, подтверждают развиваемую авторами концепцию, согласно которой мутационная изменчивость садовых роз связана главным образом с проявлением у них вследствие мутаций потенциальных возможностей, содержащихся в рецессивном состоянии в генотипе исходных форм. При этом некоторые рецессивные факторы, способствующие увеличению устойчивости растений к грибным болезням и обилию цветения, осуществляют это посредством увеличения содержания в растениях биологически активных флавонолов: кемпферола и кверцетина.

Ил. 5. Табл. 1. Библ. 10.

УДК 634.22+634.26:57.086.83:631.527

Саенко И.Н. Эмбриокультура нектарина и алычи в связи с задачами селекции // Труды Никит. ботан. сада. – 2005. – Т.125. - С. 131– 145.

Изложены результаты многолетних исследований по эмбриокультуре раносозревающих сортов и форм нектарина и алычи. *In vitro* изучали пути морфогенеза завязей и семяпочек, а также зрелых и незрелых зародышей, занимающих 1/3, 1/2 или весь объем семени. Получены адаптированные растения нектарина и алычи, растущие в полевых условиях.

Ил.2. Табл.5. Библ.11.

УДК 582.998.16:57.085.2

Котиков И.В., Ходаков Г.В., Машанов В.И., Бутенко Р.Г. Сравнительное исследование растений *Artemisia balchanorum* Krasch., полученных *in vivo* и *in vitro*, по ряду основных хозяйственно ценных признаков // Труды Никит. ботан. сада. – 2005. – Т.125. - С. 146 – 160.

Исследовали качественное и количественное содержание эфирного масла у отобранных сеянцев сортообразцов *Artemisia balchanorum* Krasch. 130 (сорт Эллада), 192, 210, 1-36, 1-50 на протяжении всей вегетации и установили соответствие изученных сеянцев по исследованным хозяйственно ценным признакам исходным материнским формам, а также сходство качественного состава масла сеянцев между собой. Сеянцы сортообразцов 130, 19, 1-36 и 1-50 оказались достаточно близки по процентному содержанию основных соединений эфирного масла к сортам Эврика, Славянка и природной форме, соответственно. Сеянцы сортообразцов 130, 192 и 210 идентифицированы как цитральное, линалоольное и гераниольное направления, соответственно, а 1-36 и 1-50, как близкие к природной форме, но со значительно большим, чем у природной формы, содержанием цитраля. Сравнение качественного состава эфирного масла растений, полученных *in vivo* и *in vitro* более перспективного сеянца сортообразца 130 показало отсутствие отличий между пробирочными растениями и собственно сеянцем. Для растений *in vitro* сеянца сортообразца 130 сохранялась цитральная направленность.

Ил. 3. Табл. 2. Библ. 15.

УДК 634.25: 581.144:58.032

Иващенко Ю.В., Смыков А.В. Флуориметрическая характеристика водоудерживающих свойств листьев персика в процессе обезвоживания // Труды Никит. ботан. сада. - 2005.- Т.125. – С.161 – 167.

Проводилась сравнительная оценка способов флуориметрического анализа водоудерживающей способности листьев и их высушивания в течение суточного периода обезвоживания у сортов персика Советский, 30 его мутантных форм и сорта Кудесник. Выделены мутантные формы, превосходящие по степени водоудерживающей способности сорт Советский, и предложен перспективный способ флуориметрического анализа листьев.

Ил. 3. Табл. 2. Библ. 6.

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|-----|
| Здруйковская-Рихтер А.И. К цитоэмбриологии раносозревающих сортов черешни и персика | 5 |
| Шевченко С.В. Репродуктивная биология интродуцированных растений | 24 |
| Ильницкий О.А., Лищук А.И. , Палий И.Н., Быстрова Т.И. Фитомониторинг и засухоустойчивость растений | 35 |
| Елманова Т.С. Содержание регуляторов роста в генеративных почках персика | 47 |
| Губанова Т.Б., Лищук А.И. , Овчаренко Г.В. Изменения в метаболизме персиков и нектаринов при их инокуляции мучнистой росой и обработке 2,4-динитрофенолом | 57 |
| Кириллова О.И., Чеботарь А.А. О половой репродукции интродуцированных сортов киви в Крыму | 67 |
| Ругузова А.И. Развитие микростробила у некоторых видов семейства <i>Taxaceae</i> | 80 |
| Марко Н.В., Шевченко С.В. О естественном возобновлении <i>Adonis vernalis</i> L. и <i>Paeonia tenuifolia</i> L. в Крыму..... | 88 |
| Ильницкий О.А., Быстрова Т.И., Палий И.Н. Сравнительная эффективность методов фитомониторинга при обезвоживании плодовых и технических культур..... | 99 |
| Елманова Т.С., Сакович Д.А. Изучение факторов, влияющих на морозовыносливость древесных растений на юге Украины | 112 |
| Зыков К.И., Клименко З.К. Обильно цветущие и бесшипные спонтанные мутанты садовых роз | 122 |
| Саенко И.Н. Эмбриокультура нектарина и алычи в связи с задачами селекции | 131 |
| Котиков И.В., Ходаков Г.В., Машанов В.И., Бутенко Р.Г. Сравнительное исследование растений <i>Artemisia balchanorum</i> Krasch., полученных <i>in vivo</i> и <i>in vitro</i> , по ряду основных хозяйственно ценных признаков | 146 |
| Иващенко Ю.В., Смыков А.В. Флуориметрическая характеристика водоудерживающих свойств листьев персика в процессе обезвоживания | 161 |
| Рефераты | 168 |

CONTENS

| | |
|--|-----|
| <u>Zdrujkovskaya-Rihter A.I.</u> To the cytoembryology of early ripening kinds cherry and peach | 5 |
| Shevchenko S.V. The reproductive biology of the introduced plants | 24 |
| Ilitskiy O.A., <u>Lishchuc A. I.</u> , Paliy I.N., Bystrova T.I. Phytomonitoring and drought resistance of plants | 35 |
| Elmanova T.S. Content of growth regulators in the peach buds | 47 |
| Gubanova T.B., <u>Lishchuc A. I.</u> , Ovcharenko G.V. Changes in metabolism of peaches and plum peaches under their inoculation with <i>Sphaeroteca</i> <i>pannosa</i> and treatment by 2,4- dinitrophenol | 57 |
| Kirilova O.I., Chebotar A.A. About sexual reproduction of introduced varieties of kiwi in the Crimea | 67 |
| Ruguzova A.I. Microstrobile development in some species of family Taxaceae | 80 |
| Marko N. V., Shevchenko. S.V. Natural renewal of <i>Adonis vernalis</i> L. and <i>Paeonia tenuifolia</i> L. in the Crimea | 88 |
| Ilitskiy O.A., Bystrova T.I., Paliy I.N. Comparative efficiency of phytomonitoring methods to the dehydration of fruit crops and technical plants | 99 |
| Elmanova T.S, Sakovich D.A Study of constraints effecting frost hardiness of woody plants on the south of Ukraine | 112 |
| Zykov K.I., Klimenko Z. K. Abundant blowring and thornless spontanec mutants of garden roses | 122 |
| Saenko I. N. Embryoculture of cherry-plum and nectarine in the connection with the aims of selection | 131 |
| Kotikov I.V., Khodakov G.V., Mashanov V.I., <u>Butenko R.G.</u> A comparative study of <i>Artemisia balchanorum</i> Krasch. plants obtained in vivo and in vitro based on a number of main economical characters | 146 |
| Ivashchenko Yu. V. , Smykov A.V. Fluorimetric characteristic of water-holding properties of peach leaves in the process of dehydration | 161 |
| Summaries | 168 |

Печатается по постановлению редакционно-издательского совета
Никитского ботанического сада

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Сборник научных трудов
Том 125

Редактор Т.К. Еремина

Свідоцтво про державну реєстрацію серія КВ № 3466

Подписано к печати 19.05.05. Тираж 500 экз. Уч.- изд. л. 26.
98648, Ялта, Никитский ботанический сад, редакционно-издательская группа.
Тел. (0654) 33-56-16

Тип. ЧП Николаенко. Г. Ялта, ул. Руданского, 4/1, 23-09-38, 32-45-52