

<https://doi.org/10.3176/biol.1964.4.01>

ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ ОБРАБОТКИ СЕМЯН ПЕРЕМЕННЫМИ ТЕМПЕРАТУРАМИ НА БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В СЕЯНЦАХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ*

К. КАСК

В предыдущей статье (Каск, 1964) у пяти древесных видов — абрикос обыкновенный, персик обыкновенный, вишня войлочная, слива домашняя и яблоня домашняя — были рассмотрены изменения в росте сеянцев, вызванные воздействием на семена переменными температурами. С начала стратификации до появления зародышевого корешка семена опытного варианта в течение десятидневных периодов попеременно подвергались воздействию положительных (от 4 до 8°C) и отрицательных (от —1 до —3°C) температур. Семена контрольного варианта стратифицировались при постоянной температуре (от 4 до 8°C). Результаты опытов показывали, что воздействие переменными температурами на семена вызвало заметное торможение роста сеянцев в первый год жизни. Вместе с тем было выяснено, что полученные изменения в росте не сохранялись в дальнейшем развитии растений. Различия в росте между опытными и контрольными растениями сглаживались к осени третьего или четвертого года жизни.

В связи с изменениями в росте сеянцев остается неясным, различаются ли биохимические особенности сеянцев опытного варианта (выращенных из семян, подвергнутых воздействию переменных температур) существенно от сеянцев контрольного. В случае, если различия имеются, то закрепляются ли они в дальнейшем развитии растений или нет. Также важно выяснить характер связи между изменениями биохимических свойств растений и их зимостойкостью.

В части древесных растений эти вопросы до сих пор изучены чрезвычайно мало. Большая часть исследователей в последние годы изучала физиологию и биохимию однолетних культурных растений, выращенных из семян, подвергнутых воздействию переменных или постоянно пониженных температур. Так, Беляев (1962), цитируя литературу по томатам, отмечает, что растения, выросшие из обработанных холодом семян, отличаются от контрольных повышенным содержанием хлорофилла, усилением интенсивности фотосинтеза и дыхания, большим содержанием аскорбиновой кислоты и йодредуцирующих веществ, а также повышенной активностью ферментов — аскорбиноксидазы, пероксидазы, полифенолоксидазы, каталазы, инвертазы; он также отмечает, что при ука-

* Работа проведена под руководством проф. И. Н. Коновалова.

занной обработке семян понижается вязкость протоплазмы, повышается содержание связанной воды и интенсивность углеводного и азотного обмена растений. В результате предпосевного охлаждения семян растения приобретают устойчивость к пониженным температурам, становятся более урожайными и часто скороспелыми (Генкель, Кушниренко, 1959; Зауралов, 1957; Макаро, Кондратьева, 1960). Аналогичные результаты были получены у кукурузы (Корнеев, 1962; Пацека, 1960; Панкратова, 1963; Кушниренко, 1958; Генкель и др., 1955), у огурца (Кандина, 1958, 1962; Владимирова, 1952), дыни (Будурян, 1962) и ячменя (Тимофеев, 1963). Некоторые авторы (Беляев и др., 1962) отмечают, что увеличение активности физиологических процессов у растений томатов зависит от температуры воздействия, причем слишком низкие температуры (-4°) вызывают снижение активности этих процессов. Воздействие переменными температурами на семена сахарной свеклы не привело к повышению урожайности (Bartoš, 1961).

Исследований по биохимии сеянцев древесных растений в зависимости от предпосевной обработки семян переменными температурами пока немного. По данным Борзаковской (1962), предпосевная обработка семян переменными температурами вызывала изменение направленности действия ферментов и соотношения пигментов в коре сеянцев съедобного каштана и грецкого ореха. При понижении температуры в коре наблюдалось повышение содержания растворимых сахаров (глюкозы и фруктозы) и уменьшение числа свободных аминокислот. Зимой в тканях подопытных растений обнаружены глубокий гидролиз крахмала, изменение жиров и белково-липидных комплексов. В опытах Корейши и Муминова (1960, 1962) содержание углеводов, азота и фосфора в растениях персика, выращенных из семян, подвергнутых действию смены тепла и холода, оказалось выше, чем у контрольных. Особенно заметным было накопление крахмала и сахара. В обоих исследованиях воздействие на семена переменными температурами вызвало повышение зимостойкости сеянцев.

Небольшое число соответствующих опытов с древесными растениями не позволяет получить удовлетворительное представление о биохимических изменениях.

В наших опытах изучалась динамика содержания углеводов и полифенольных соединений осенью и зимой в побегах сеянцев древесных растений, выращенных из семян, обработанных переменными температурами. Во время вегетационного периода растений определялась динамика содержания полифенолов в листьях. Углеводы были выбраны для исследования из-за их значения в качестве запасных веществ. Огромную роль в достижении морозоустойчивости растений играют сахара (Максимов, 1952; Туманов, 1940; Белкин, 1961; Kramet, Kozlowski, 1960; Sakai, 1962). В побегах морозостойких древесных видов или сортов содержание сахаров заметно выше, чем у слабоморозостойких (Проценко, Полищук, 1948; Таргон, 1961; Перк, 1961; Карапетян, 1963).

Комплекс же полифенольных соединений является одной из наиболее характерных и специфических групп веществ в растениях. Они имеют важное значение в каталитических процессах дыхания. Изменение активности многих ферментов и их ингибирование прямо связаны с наличием этих соединений в тканях (Porter и др., 1961; Schwimmer, 1958; Давидек, 1960; Delaveau, Paris, 1961). По последним исследованиям, полифенолы непосредственно связаны с процессами роста и развития (Tomaszewski, 1959; Mumford и др., 1961; Gordon, Paleg, 1961; Пашкаръ, 1958; Miyamoto и др., 1961; Börner, 1958; Бардинская и др., 1962).

Материал и методика опытов

Объектами исследования являлись двух-пятилетние сеянцы обыкновенного абрикоса (*Armeniaca vulgaris* Lam.) сорта 'Литовченко' (1960—1963), сеянцы войлочной вишни (*Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall.) сорта 'Отбор' и 'Поздноцветущий отбор' в возрасте двух до четырех лет (1961—1963) и сеянцы домашней сливы (*Prunus domestica* L.) сорта 'Зеленый реңклюд' в возрасте двух-трех лет (1962—1963). В 1960—1962 гг. в опыте были еще сеянцы обыкновенного абрикоса сорта 'А-10-28', выращенные в 1958 г. посевом семян Россошанской опытной станции Воронежской области. Растения всех вариантов опыта росли в условиях однородного удобрения и ухода.

Взятие проб. Средняя проба материала у каждого варианта состояла из побегов или листьев всех растений, притом у 'Отбора' войлочной вишни в каждом варианте материал брали с 70—100 сеянцев, у 'Поздноцветущего отбора' с 35—40, у сливы с 30—50, у абрикоса 'Литовченко' с 10—12 и у 'А-10-28' с 5—11 сеянцев.

Пробы однолетних побегов (по 1—2 побега с каждого дерева) брали первый раз в октябре (во время пожелтения или в начале опадения листьев), затем в декабре, в конце января или в начале февраля и в первую половину марта (в период последних зимних морозов; в 1962 г. этот период совпал с температурным минимумом зимы). Последний раз проба бралась в апреле (во время начала набухания почек). В названные сроки побеги брали в зимы 1961/62 и 1962/63 гг., тогда как в 1960/61 г. пробы брали только в октябре, марте и апреле. Пробы листьев брали в среднем через каждые три недели, всего от 5 до 6 раз за лето: в 1962 г. — с 23. VI по 15. IX, в 1963 г. — с 5. VI по 24. IX. Первый сбор листьев проводили по достижению ими нормальных размеров. В дальнейшем пробы составляли также из самых молодых листьев, достигших нормальных размеров. Материал фиксировали водяным паром, затем высушивали и измельчали.

Методы определений. Содержание сахаров (редуцирующие сахара и дисахариды) определяли полумикрометодом Ильина (Iljin, 1928). Содержание гемицеллюлозы (без предшествующего извлечения крахмала) определяли по методу гидролиза (Вальтер и др., 1957). Содержание водорастворимой фракции полифенолов определяли перманганатным методом Левентали в модификации Курсанова (1941). Метод был несколько видоизменен (Margna, 1962a), что позволяло применять его в качестве полумикрометода. В остатке, после изготовления водного экстракта, определяли содержание связанной фракции полифенолов по методу Бокучава и Попова (1946). Результаты определений полифенолов выражали в миллиграммах на 1 г сухого вещества побегов или листьев.

Результаты определений подвергали математическому анализу, применяя в основном дисперсионный анализ в сочетании с студентизированным критерием Данкана (Duncan), t -критерии Стьюдента и коэффициент варьирования (Weber, 1961; Урбах, 1963). В случае процентных чисел они предварительно трансформировались с помощью угловой трансформации (Snedecor, 1957). Существенность различий определялась на уровне значимости $P < 0,05$.

Результаты исследований

Зима 1960/61 г. была чрезвычайно мягкой (Plištsenko, 1962; Raik, 1962). Изучение содержания сахаров, гемицеллюлозы, сухого вещества, а также полифенолов показало, что в таких зимних условиях между опытным и контрольным вариантами существенных различий не было. Сравнительно мягкой была также первая половина зимы 1961/62 г., в то время как март был самым холодным месяцем зимы. По содержанию редуцирующих сахаров, дисахаридов, гемицеллюлозы и сухого вещества

Таблица 1

**Содержание сахаров в побегах сеянцев
абрикоса 'Литовченко'**

Дата	Редуцирующие сахара, %		Дисахариды, %		Суммарное содержание сахаров, %	
	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль
12. X 1960	1,0	0,8	0	0	1,0	0,8
2. III 1961	2,0	2,2	0,3	0,2	2,3	2,4
5. IV 1961	2,6	2,5	0,2	0,2	2,8	2,7
16. X 1961	2,0	1,7	0	0	2,0	1,7
7. II 1962	5,0	4,9	0	0	5,0	4,9
7. III 1962	4,3	4,2	0	0	4,3	4,2
18. IV 1962	2,1	2,4	0	0	2,1	2,4

в эту зиму между вариантами опять существенных различий не было выявлено (табл. 1 и 2, рис. 1). Общая же сумма полифенолов в сеянцах опытного варианта была меньше, чем у контрольного, но содержание связанной фракции и ее относительное содержание от общей суммы полифенолов в вариантах существенно не различались (см. табл. 3).

В противоположность предыдущим годам, зима 1962/63 г. была чрезвычайно суровой, причем крепкие морозы стояли от середины декабря до конца марта без оттепелей.

Плодовые насаждения, особенно косточковые, сильно пострадали от мороза по всей республике, также и в садах института. В эту суровую зиму проявились заметные различия между опытным и контрольным вариантами, особенно в конце зимы. Осенью отличия в содержании сахаров ограничивались различиями между относительным содержанием моно- и дисахаридов, за исключением сливы, у которой, кроме того, суммарное содержание сахаров у сеянцев опытного варианта было меньше, чем у контрольного. В конце января суммарное содержание сахаров у растений опытного варианта сливы и абрикоса также было меньше, чем у контрольного (рис. 2 и 3). Но в середине марта в сеянцах опытного варианта всех трех видов содержание сахаров было больше, чем у контрольного (табл. 4).

Таблица 2

**Содержание гемицеллюлозы (вместе с крахмалом)
в побегах сеянцев
(в % на сухое вещество)**

Вид	Сорт	Дата	Опыт	Контроль
Абрикос	'Литовченко'	2. III 1961	20,8	20,7
		5. IV 1961	17,2	16,7
		16. X 1961	22,6	23,0
		7. II 1962	16,7	17,1
		7. III 1962	17,9	18,0
		18. IV 1962	19,0	18,8
Вишня войлочная	'Поздноцветущий отбор'	4. X 1961	19,9	20,2
		9. XII 1961	16,1	16,2
		31. I 1962	15,4	14,6
		1. III 1962	15,6	14,0
		14. IV 1962	16,9	17,3
	'Отбор'	4. X 1961	21,0	19,2
		9. XII 1961	15,9	15,0
		31. I 1962	14,2	13,5
		1. III 1962	14,3	14,6
		14. IV 1962	17,2	18,8

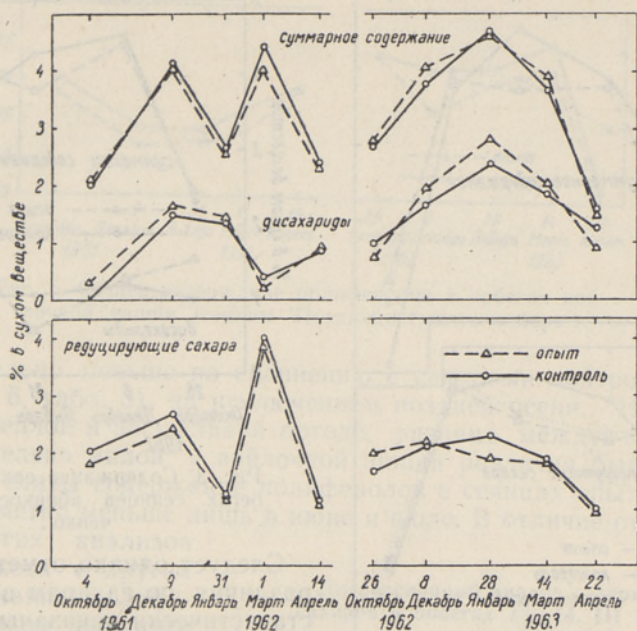


Рис. 1. Содержание сахаров в побегах войлочной вишни (сеянцы 'Поздноцветущего отбора').

Таблица 3

Дисперсионный анализ содержания полифенолов в побегах и листьях

Источник варьирования	Побеги								Листья		
	Зимой 1961/62 г.				Зимой 1962/63 г.				Летом 1962 г. с 23. VI по 22. VIII		
	Сумма полифенолов		Связанная фракция		Сумма полифенолов		Связанная фракция		Число степе-ней свободы	Средний квадрат	
	Число степе-ней свободы	Средний квадрат	Число степе-ней свободы	Средний квадрат	Число степе-ней свободы	Средний квадрат	Число степе-ней свободы	Средний квадрат		Сумма полифе-нолов	Связан-ная фракция
	Число степе-ней свободы	Средний квадрат	Число степе-ней свободы	Средний квадрат	Число степе-ней свободы	Средний квадрат	Число степе-ней свободы	Средний квадрат			
Варианты	1	193**	1	30	1	456**	1	211**	1	1332*	870*
Виды и сорта	2	190**	2	30	3	1646**	3	200**	1	3365**	676*
Времена сбора	3	110**	3	100**	4	462**	4	383**	3	5023**	2678**
Варианты × виды и сорта	2	36**		***		***	3	27,5*		***	***
Варианты × времена сбора	3	11**		***		***		***		***	***
Виды и сорта × времена сбора	6	35**		***	12	201**	12	170**	3	2048**	607*
Остаток	6	0,22	17	11,2	19	20	16	7,9	7	128	82

* $0,01 < P < 0,05$

** $P < 0,01$

*** Взаимодействия, являвшиеся несущественными, присоединены к остаточному варьированию.

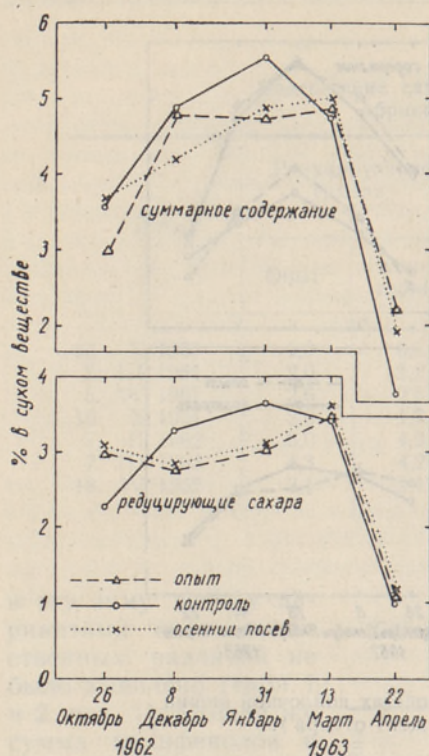


Рис. 2. Содержание сахаров в побегах сеянцев сливы 'Зеленый ренклод'.

Что касается суммарного содержания полифенолов, то оно было в сеянцах опытного варианта сливы и абрикоса во все времена взятия проб меньше, чем у контрольного (рис. 4). Особенно большая разница обнаруживалась в марте. В сеянцах 'Поздноцветущего отбора' войлочной вишни изменения в том же направлении проявлялись с декабря до марта (рис. 5), но у 'Отбора' заметные различия были только в марте и апреле. Зимой 1962/63 г. в растениях опытного варианта существенно меньше было также содержание связанной фракции полифенолов (табл. 3).

Анализ содержания полифенольных соединений в листьях показали, что различия между опытным и контрольным вариантами наиболее резко выражены в неблагоприятные по погодным условиям годы — прохладные и дождливые. Таким был 1962 год (Raik и др., 1963). В сеянцах опытного варианта суммарное содержание, а также содержание связанной фракции полифенолов в период вегетации в 1962 г.

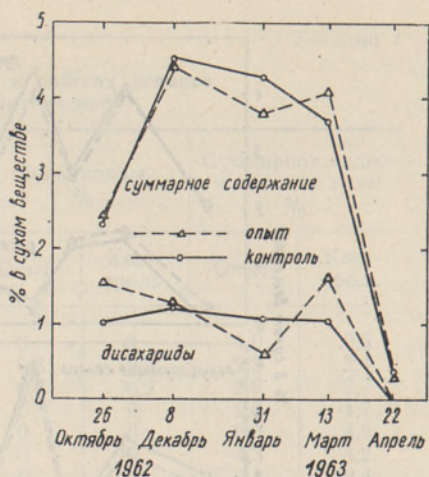


Рис. 3. Содержание сахаров в побегах сеянцев абрикоса 'Литовченко'.

Следует, однако, отметить, что хотя различия по сахарам в марте были статистически доказаны, у большинства сортов они являются незначительными. Весной (22. IV) существенные различия обнаружались только у сливы, в опытном варианте которой суммарное содержание сахаров было приблизительно в два раза больше, чем у контрольного.

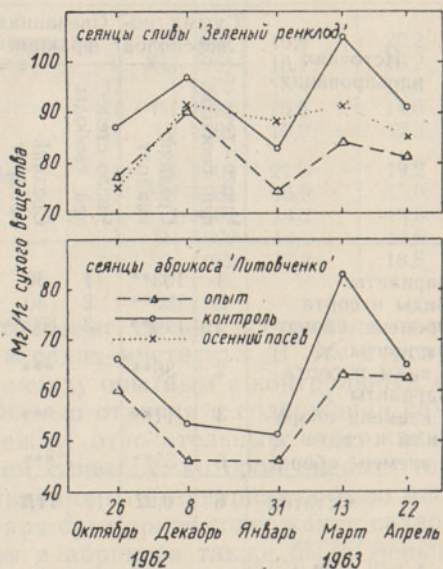


Рис. 4. Общее содержание полифенолов в побегах сеянцев сливы и абрикоса.

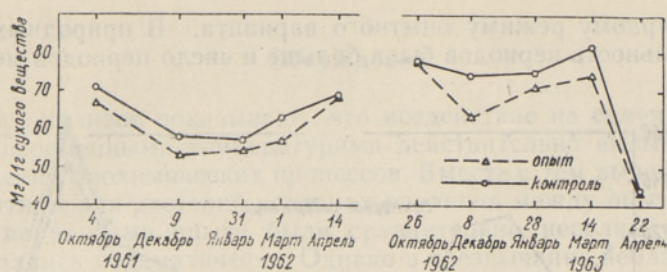


Рис. 5. Общее содержание полифенолов в побегах войлочной вишни (сеянцы 'Поздноцветущего отбора').

было значительно меньше по сравнению с сеянцами контрольного варианта (рис. 6, табл. 3), за исключением поздней осени. Наоборот, в 1963 г., при теплой и засушливой погоде, разница между вариантами была сравнительно малой: у войлочной вишни различия были несущественными, у сливы содержание полифенолов в сеянцах опытного варианта было заметно меньше лишь в июне и июле. В отличие от результатов всех других анализов листьев абрикоса и других видов, содержание полифенолов в опытном варианте абрикоса в тот год было не меньше, а даже больше, чем в контрольном варианте (табл. 5).

Кроме того, биохимические показатели определялись еще у сеянцев, выращенных посевом семян осенью 1960 г. (см. Каск, 1964). В этом варианте семена подвергались в почве воздействию естественных изменений температуры. Зимой 1960/61 г. почва попеременно замерзала и оттаивала; таким образом создавались условия, в некоторой мере близкие

Таблица 4
Дисперсионный анализ содержания сахаров в побегах 13—14. III 1963 г.

Источник варьирования	Число степеней свободы	Средний квадрат
Варианты	1	1326*
Виды и сорта	3	11528**
Остаток	3	78

* $P < 0,05$

** $P < 0,01$

Таблица 5
Содержание полифенолов в листьях сеянцев абрикоса 'Литовченко' (мг/1 г сухого вещества)

Дата		Водорастворимая фракция		Связанная фракция		Сумма полифенолов	
		Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль
1962 г.	23. VI	82	80	39	28	121	108
	7. VII	81	80	35	55	116	135
	2. VIII	110	95	98	122	208	217
	22. VIII	134	126	85	106	219	232
	15. IX	125	101	65	65	190	166
1963 г.	5. VI	52	50	43	38	95	88
	29. VI	94	74	73	64	167	138
	19. VII	92	73	77	69	169	142
	14. VIII	95	97	55	50	150	147
	30. VIII	103	79	65	65	168	144
	24. IX	104	77	47	53	151	130

к температурному режиму опытного варианта. В природных условиях лишь длительность периодов была больше и число периодов меньше, чем в опытных.

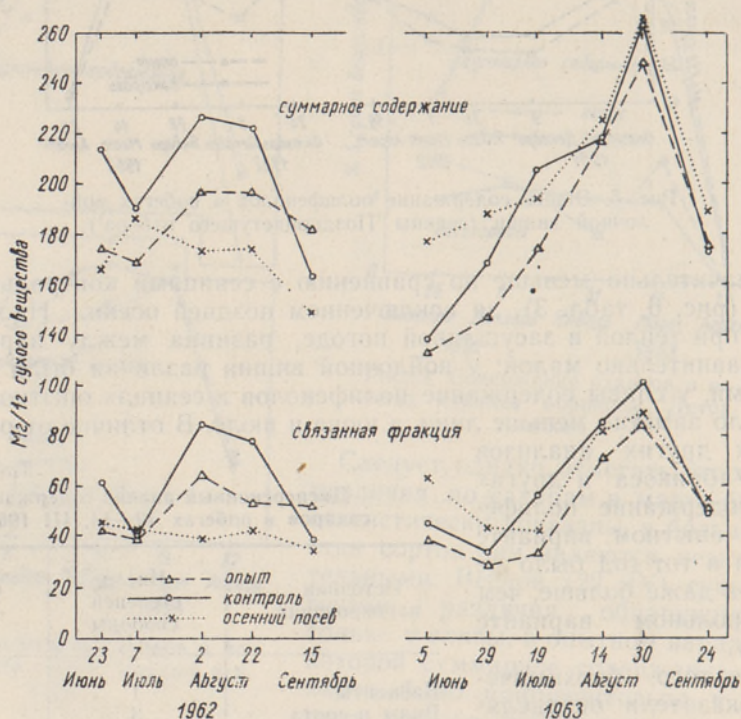


Рис. 6. Содержание полифенолов в листьях сеянцев сливы 'Зеленый ренклед'.

Изменения в сеянцах осеннего посева были очень близки к тем, которые были получены экспериментально под воздействием на семена переменными температурами. Так, например, в побегах сливы зимой 1962/63 г. содержание редуцирующих сахаров у сеянцев осеннего посева опытного варианта было одинаковым в течение всего периода взятия проб (рис. 2). Содержание дисахаридов у сеянцев осеннего посева в большинстве было промежуточным между опытными и контрольными сеянцами, но суммарное содержание сахаров в большинстве случаев также было очень близко к показателям опытных сеянцев. Такая же закономерность обнаруживалась в изменениях содержания полифенольных соединений. По критерию Данкана зимой 1962/63 г. суммарное содержание полифенолов в побегах у сеянцев, выращенных от осеннего посева семян, несущественно различалось от содержания полифенолов в побегах сеянцев при экспериментальном воздействии на семена переменными температурами. Однако сеянцы, полученные от осеннего посева, существенно отличались по содержанию сахаров и полифенолов от контрольных сеянцев. В листьях сеянцев от осеннего посева суммарное содержание, а также содержание связанной фракции полифенолов в прохладное лето 1962 г. было заметно меньше, чем у сеянцев контрольного и даже опытного вариантов (рис. 6). Летом же 1963 г. различия были очень незначительными, за исключением начала лета (в июне), когда в листьях сеянцев от осеннего посева было заметно больше полифенолов, чем у сеянцев контрольного и опытного вариантов.

Обсуждение

Данные анализов показывают, что воздействие на семена древесных растений переменными температурами действительно вызывает в сеянцах изменения биохимических процессов. Вместе с тем выяснилось, что в благоприятных для растений условиях различия между опытным и контрольным вариантами опыта были сравнительно невелики и часто не подтверждались математически. Однако в чрезвычайно неблагоприятных условиях (например, в очень прохладное и дождливое лето 1962 г., в исключительно суровых условиях зимы 1962/63 г.) были обнаружены ясно выраженные различия.

При сравнении данных, полученных нами на различных древесных видах о влиянии предпосевного воздействия на семена переменными температурами, выясняется, что самые большие различия проявлялись у сливы, затем у абрикоса, в то время как у войлочной вишни они были самыми маленькими. В таком же порядке располагались изучавшиеся сеянцы видов растений и по изменениям интенсивности роста сеянцев в первый год жизни под влиянием воздействия на семена переменными температурами, что было нами отмечено в предыдущей статье (Каск, 1964, табл. 1). Здесь отчетливо проявляется параллелизм между диапазоном изменений роста сеянцев опытного варианта в первый год их жизни и биохимическими показателями в последующие годы.

Можно высказать некоторые предположения о причинах указанного параллелизма между интенсивностью роста сеянцев и их биохимическими свойствами.

В последние годы многими исследователями установлено, что соединения типа полифенолов принимают участие в обменных реакциях, связанных с образованием так называемых регуляторов роста, а в ряде случаев эти соединения сами обладают свойствами таких регуляторов (Пашкар, 1958; Бардинская и др., 1962; Tomaszewski, 1959; Mumford и др., 1961; Gordon, Paleg, 1961; Miyamoto и др., 1961; Wagenbreth, 1963; Кефели, Турецкая, 1964). В этой связи представляет интерес гипотеза (Margna, 1962b), согласно которой относительно более высокое содержание полифенолов (особенно связанной фракции) в листьях деревьев вызывает затухание процессов дыхания, роста и различных биосинтетических процессов. По этой гипотезе окисленные формы полифенолов взаимодействуют с некоторой частью белков, в том числе и ферментов; в результате этого каталитическая способность ферментов снижается или теряется, что и приводит к снижению прироста деревьев. Меньшее содержание полифенолов сочетается, наоборот, с относительно более интенсивным ростом деревьев.

Если сопоставить данные наших опытов о содержании полифенолов в листьях сеянцев разных вариантов опыта с данными прироста растений, то выясняется, что в 1962 г. меньшему содержанию полифенолов в листьях растений опытного варианта соответствует больший прирост растений. Также получает объяснение тот факт, что у сеянцев абрикоса 'Литовченко' опытного варианта в 1963 г. прирост был меньшим. По вышерассмотренной гипотезе это можно объяснить большим содержанием полифенолов в листьях растений этого варианта по сравнению с контрольными растениями (табл. 5).

Таким образом, изменения содержания полифенолов в листьях опытных сеянцев коррелируют с приростом сеянцев в этом же году. Более того, меньшее содержание полифенолов в листьях сеянцев опытного варианта отражает повышенную интенсивность роста этих сеянцев в

возрасте двух-четырех лет, на что мы указывали в наших работах уже раньше (Каск, 1964).

Выше было отмечено, что различия в содержании полифенолов у опытных и контрольных растений были особенно большими в неблагоприятное лето 1962 г. Теперь мы можем добавить к этому, что изменения биохимических процессов растений, вызываемые под воздействием на семена переменных температур, имеют, по-видимому, характер приспособления, позволяющего им лучше использовать погодные условия для роста.

Таблица 6
Гибель семян в опытном и контрольном вариантах

Вид	Сорт	Год посева	Количество семян в год посева		Гибель семян, %			
					Во время первой зимовки		Зимой 1962/63 г.	
			Опыт	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль
Абрикос	'Байрак'	1958	61	72	46	36	11	12
	'А-10-28'	1960	17	27	6	0	*	*
	'Литовченко'	1958	10	23	10	43	*	*
	'Кашенко 84'	1959	74	72	54	29	30	32
	'Миндальный'	1961	19	25	21	36	*	*
		1961	16	22	25	23	*	*
Вишня войлочная	'Поздноцветущий отбор'	1960	121	195	12	5	14	8
	'Отбор'	1960	145	194	10	4	9	10
	Репродукция из Киева	1960	74	158	26	23	3	3
Слива	'Ренклюд зеленый'	1961	56	76	0	1	0	0
Яблоня	'Снежный кальвиль'	1959	30	31	70	68	0	0
	'Джонатан'	1959	58	52	86	75	0	0

* Количество растений слишком мало.

В наших опытах изучались биохимические свойства молодых деревьев в возрасте до пяти лет. Можно предполагать, что обнаруженные в неблагоприятные годы различия между опытным и контрольным вариантами будут в соответствующих условиях проявляться и в более старшем возрасте.

Пока не удалось найти удовлетворительного толкования изменениям биохимических показателей в побегах в суровые зимы. Все виды и сорта в 1962/63 г. перезимовали без существенных различий между опытным и контрольным вариантами. В обоих вариантах процент погибших растений был более или менее одинаковым (табл. 6). Предположение некоторых авторов, что большее или меньшее содержание полифенолов коррелирует с морозостойкостью деревьев (Еськин, 1960; Кокин, Вилкова-Мальшева, 1955) нашими данными не подтверждается.

Фенологические наблюдения, проводившиеся ежегодно, показали, что резких различий в темпе роста и развития растений в опыте и в контроле

не было. К такому же выводу пришел и Некрасов (1960) в своих обширных исследованиях с воздействием на семена древесных растений постоянными пониженными температурами.

Данные табл. 6 о перезимовке растений в первый год жизни показывают, что в опытном варианте почти у половины сортов процент погибших растений был больше, чем в контрольном. Это явление, по всей вероятности, обусловлено увеличением биологического варьирования от воздействия на семена переменными температурами. Чтобы проверить, увеличивалась ли действительно степень варьирования растений в опытном варианте, мы вычислили коэффициент варьирования на примере данных измерения роста. Выяснилось, что почти всегда коэффициент варьирования растений опытного варианта заметно больше, чем контрольного (табл. 7). На основании этого можно полагать, что и различия в

Таблица 7

Коэффициент варьирования показателей роста в первый год жизни сеянцев

Вид	Сорт	Показатель	Опыт, %	Контроль, %
Абрикос	'Байрак' (посев 1958 г.)	Высота 30. IX	22	22
		Прирост в высоту июль	30	25
		сентябрь	85	76
		Количество побегов второго порядка июль	59	39
		август	60	46
		сентябрь	60	52
	'Байрак' (посев 1960 г.) 'Миндальный'	Длина побегов второго порядка 31. VII	79	43
		30. IX	64	55
		Высота 27. IX	24	15
		Высота 29. IX 1961	37	27
Вишня войлочная	'Поздноцветущий отбор'	Высота 27. IX 1960	18	30
	'Отбор'	Длина побегов второго порядка 27. IX 1960	119	63
		Высота 27. IX 1960 Длина побегов второго порядка 27. IX 1960	31 132	25 85
Слива	'Ренклод зеленый'	Высота 28. IX 1961	24	21
Яблоня	'Джонатан'	Высота 1. X 1959	36	30
	'Снежный кальвиль'	Высота 1. X 1959	28	31

зимостойкости отдельных особей в опытном варианте являются большими. По этой причине в опытном варианте могут появиться растения, имеющие большую или меньшую зимостойкость, чем в контрольном варианте. Большой процент гибели сеянцев опытного варианта в первую зиму обусловлен, очевидно, естественным отбором, в результате чего погибли менее зимостойкие растения. Увеличение биологического варьиро-

вания представляет собой полезное явление с точки зрения акклиматизатора-селекционера.

На основе результатов исследований можно сделать следующий вывод: изменения в содержании полифенольных соединений семян косточковых древесных видов (подсемейство *Prunoideae* Focke), вызванные предпосевным воздействием на семена переменными температурами, являются закономерными, коррелируя с изменениями интенсивности роста семян. Учитывая увеличение биологического варьирования растений и обстановка, что изменения биохимических процессов имеют характер приспособления к неблагоприятным условиям роста, можно полагать, что для получения изменений в желаемом направлении в принципе возможно разработать метод воздействия на семена древесных растений переменными температурами. Однако практическое достижение этой цели пока что связано с довольно большими трудностями, так как настоящее состояние исследований не может дать обобщающее объяснение и определенную методику воздействия для разных видов. Главными вопросами, нуждающимися в разрешении, являются: роль воздействующей температуры, длительность ее воздействия, число и длительность периодов воздействия переменными температурами.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардинская М. С., Прусакова Л. Д., Шуберт Т. А., 1962. О регуляторах роста полифенольной природы. Докл. АН СССР, т. 142, 1, 222—225.
- Белкин Н. И., 1961. Зимостойкость растений. Кишинев.
- Беляев Н. В., 1962. Влияние охлаждения семян томатов на биохимические процессы в растениях. Вопросы физиологии и биохимии культурных растений, вып. 1, 12—27. Кишинев.
- Беляев Н. В., Будурян Н. Н., Кандина Г. В., 1962. Повышение урожайности томатов методом дозированной предпосевной обработки семян холодом. Тезисы докл. I респ. научн. конф. физиол. и биохим. растений Молдавии, стр. 68—69. Кишинев.
- Бокучава М. А., Попов В. Р., 1946. Количественное определение нерастворимого в воде танина. В сб.: Биохимия чайного произв., 5, 32—40. М.—Л.
- Борзаковская И. В., 1962. Влияние предпосевной обработки семян переменными температурами и повышение зимостойкости семян древесных растений. Тезисы докл. конф. «Пути и методы повышения стойкости акклиматизируемых растений». Киев.
- Будурян Н. Н., 1962. Влияние предпосевного охлаждения семян на физиологические и биохимические процессы дыни вида *Melo zard*. Вопросы физиологии и биохимии культурных растений, вып. 1, стр. 52—70. Кишинев.
- Вальтер О. А., Пиневич Л. М., Варасова Н. Н., 1957. Практикум по физиологии растений с основами биохимии. М.—Л.
- Владимирова З. Л., 1952. Влияние термической обработки семян на плодоношение огурцов. Реф. докл. ТСХА, вып. 16.
- Генкель П. А., Сарычева А. П., Ситникова О. А., 1955. Влияние обработки семян переменной температурой на развитие и созревание кукурузы. Физиол. растений, т. 2, вып. 5, 447—453.
- Генкель П. А., Кушниренко С. В., 1959. Фотосинтез томатов, предпосевно закаленных к холоду переменными температурами. Физиол. растений, т. 6, вып. 4.
- Давидек И., 1960. Стабилизирующее действие флавоноидов на L-аскорбиновую кислоту. Биохимия, т. 25, вып. 6, 1105—1112.
- Еськин Б. И., 1960. Антоциан и морозостойкость растений. Докл. АН СССР, т. 130, 5, 1158—1160.
- Зауралов О. А., 1957. Влияние низких температур на физиологические процессы в растениях томатов. Физиол. растений, т. 4, вып. 6, 502—508.
- Кандина Г. В., 1958. О реакции огурцов на предпосевную обработку прорастающих семян холодом. Изв. Молдавского филиала АН СССР, 5 (50).
- Кандина Г. В., 1962. Влияние предпосевного охлаждения прорастающих семян огурцов на физиолого-биохимические процессы. Вопросы физиологии и биохимии культурных растений, вып. 1, 71—79. Кишинев.

- Карапетян К. А., 1963. Некоторые изменения в ходе обмена веществ персика и миндаля в связи с их морозостойкостью. Автореферат дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Ереван.
- Каск К., 1964. Влияние обработки семян переменными температурами на рост сеянцев древесных растений. Изв. АН ЭССР. Серия биол., 2, 95—105.
- Кефели В. И., Турецкая Р. Х., 1964. О механизме действия природных ингибиторов роста растений. Успехи современной биологии, т. 57, вып. 1, 99—114.
- Кокин А. Я., Вилкова-Малышева, 1955. Некоторые данные к биохимической характеристике морозостойкости различных сортов яблонь. В сб.: Биохимия плодов и овощей, 3, 90—106. М.—Л.
- Корейша З. И., Муминов Т. Г., 1960. Изменение роста и развития персика от воздействия пониженных температур на прорастающие семена. Физиол. растений, т. 7, вып. 1, 89—91.
- Корейша З. И., Муминов Т. Г., 1962. Влияние пониженных температур на рост и развитие персика. Тр. Н.-и. ин-та садоводства, виноградарства и виноделия УзССР, 26, 49—56.
- Корнеев П. К., 1962. Влияние на предпосевную стимуляцию върху някой физиологични процеси и добива на царевичата. Изв. Ин-та биол. Бълг., 12, 245—252.
- Курсанов А. Л., 1941. Определение различных форм дубильных веществ в растениях. Биохимия, т. 6, 3, 312—325.
- Кушпиренко С. В., 1958. Физиологические особенности томатов и кукурузы, закаленных к холоду переменными температурами. Физиол. растений, т. 5, вып. 3, 235—244.
- Макаро И. Л., Кондратьева А. В., 1960. Влияние закалки семян помидоров переменными температурами на их урожай и выносливость к холоду. В сб.: Физиология устойчивости растений. М.
- Максимов Н. А., 1952. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, 2. М.
- Некрасов В. И., 1960. Предпосевная обработка семян лесных древесных пород пониженными температурами. М. (Изд. АН СССР.)
- Панкратова Е. М., 1963. Влияние обработки семян переменной температурой и микроэлементами на холодостойкость и урожай кукурузы. Агроботаника, 4, 553—557.
- Пацека Д. И., 1960. Изменение некоторых биологических и хозяйственных признаков кукурузы под влиянием охлаждения на ранних этапах развития. Тр. Харьковск. с.-х. ин-та, 29(66), 129—144.
- Пашкаръ С. И., 1958. К динамике хлорогеновой и кофейной кислот при созревании и прорастании клубня картофеля. Докл. АН СССР, т. 118, 4, 833—836.
- Черк А. Я., 1961. Биохимические изменения в однолетних побегах яблони в годичном цикле их развития. Тр. I биохим. конф. Прибалтийских республик и Белоруссии, стр. 222—228. Тарту.
- Проценко Д. Ф., Полищук Л. К., 1948. О физиологических и биохимических особенностях морозостойкости плодовых культур. Киев.
- Таргон П. Г., 1961. Микроскопическое исследование запасных веществ в тканях однолетних побегов растений различных репродукций. Уч. зап. Тираспольского гос. пед. ин-та, вып. 2, 12, ботан., 35—42.
- Тимофеев Д. Т., 1963. Применение переменных температур в селекции голозерного ячменя. Вестн. с.-х. науки, 3, 100—102.
- Туманов И. И., 1940. Физиологические основы зимостойкости растений. Сельхозгиз.
- Урбах В. Ю., 1963. Математическая статистика для биологов и медиков. М.
- Bartoš Jaroslav, 1961. Použití střídavých teplot při předsetové úpravě osiva řepy cukrové. Rostlinná výroba, 12, 1635—1638.
- Börner Horst, 1958. Nachweis phenolischer Verbindungen in Leinsamen und ihre Abgabe während der Quellung. Flora, 145, 3—4, 479—496.
- Delaveau P., Paris R., 1961. Importance physiologique des composés polyphénoliques et, en particulier, des flavonoides. Bull. Soc. franç. physiol. végét., 7, 1, 24—33.
- Gordon S. A., Paley L. G., 1961. Formation of auxin from tryptophan through action of polyphenols. Plant Physiol., 36, 6, 838—845.
- Iljin W. S., 1928. Bestimmung des Zuckers mittels Fehlingscher Lösung und Zentrifugierens. Biochem. Z., 193, 322—325.
- Kramer Paul J., Kozłowski Theodore T., 1960. Physiology of Trees. N. Y., Toronto, London.
- Margna U., 1962a. Polüfenoolsete ühendite ainevahetusest 'Liivi kollase munaplloomi' lehtedes, I. ENSV TA Toimet. Biol. Seeria, 3, 209—218.
- Margna U., 1962b. Polüfenoolsete ühendite ainevahetusest 'Liivi kollase munaplloomi' lehtedes, II. ENSV TA Toimet. Biol. Seeria, 4, 292—301.
- Miyamoto T., Tolbert N. E., Everson E. H., 1961. Germination inhibitors related to dormancy in wheat seeds. Plant Physiol., 36, 6, 739—746.

- Mumford F. E., Smith D. H., Castle J. E., 1961. An inhibitor of indoleacetic acid oxidase from pea tips. *Plant Physiol.*, **36**, 6, 838—845.
- Plištenko J., 1962. 1960.—1961. aasta erakordselt soe eeltalv ja talv. *Eesti Loodus*, **1**, 14—16.
- Porter W. L., Schwartz J. H., Bell T. A., Etchells J. L., 1961. Probable identity of the pectinase inhibitor in grape leaves. *J. Food Sci.*, **26**, 6, 600—605.
- Raik A., 1962. 1960/1961. aasta talve ekstreemsusest. *Eesti Loodus*, **1**, 17—19.
- Raik A., Pärnamägi E., Soon V., Soosaar M., 1963. 1962. aasta ebasoodsa suve ilmastikust. *Eesti Loodus*, **4**, 205—209.
- Sakai Akira, 1962. Mechanism of the protective action of sugars against frost injury, in plant cells. *Nature (Engl.)*, **193**, 4810, 89—90.
- Schwimmer S., 1958. Influence of polyphenols and potato components on potato phosphorylase. *J. Biol. Chem.*, **232**, 2, 715—721.
- Snedecor G. W., 1957. *Statistical Methods*. Ames, Iowa.
- Tomaszewski M., 1959. Chlorogenic acid-phenolase as a system inactivating auxin isolated from leaves of some *Prunus* L. species. *Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. sci. biol.*, **7**, 4, 127—130.
- Wagenbreth A. N., 1963. Qualitative und quantitative Bestimmung phenolischer Blatthaltstoffe und Unterlagen-Sorten-Kombinationen der Gattung *Pyrus* während der Vegetationsperiode. *Arch. Gartenbau*, **11**, 5, 339—361.
- Weber E., 1961. *Grundriss der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner*. Jena.

Институт экспериментальной биологии
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
17. IV 1964

PUULIHKIDE SEEMNETE KÄSITLEMINE VAHELDUVATE TEMPERATUURIDEGA JA SELLE JÄRELMOJU SEEMIKUTE BIOKEEMILISTELE PROTSESSIDELE

K. Kask

Resüme

Aastail 1960—1963 uuriti biokeemiliste protsesside muutumist vahelduvate temperatuuridega käsitletud seemnetest kasvatatud kolme puuliigi (*Armeniaca vulgaris* Lam., *Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall. ja *Prunus domestica* L.) seemikutes. Seemneid mõjutati stratifitseerimise algusest kuni idujuure ilmumiseni kümne päeva kaupa vaheldumisi positiivse (4—8° C) ja negatiivse (—1 kuni —3° C) temperatuuriga. Kontrolltaimed kasvatati ainult positiivses temperatuuris stratifitseeritud seemnetest. Keemiliseks analüüsiks kasutati kahe- kuni viieaastaste seemikute lehti ja üheaastasi oksid.

Katsetes selgus, et seemnete külvieline mõjutamine vahelduvate temperatuuridega kutsub seemikutes esile biokeemiliste protsesside muutusi. Seejuures olid katsetaimede erinevused kontrolltaimedest soodsate kasvu- ja talvitumistingimuste puhul väga väikesed; olulised erinevused ilmnesisid äärmiselt ebasoodsates tingimustes, nagu 1962. a. erakordselt jahedal ja vihmasel suvel ning 1962/63. a. väga karmil talvel.

Katsevariandi taimede lehtedes olid nii polüfenoolsete ühendite üldsumma kui ka seotud fraktsiooni sisaldus madalamad kui kontrollvariandis. Kõrvutades eri variantide polüfenoolide sisalduse andmeid taimede juurdekasvuga selgub, et väiksem polüfenoolide sisaldus katsevariandi seemikute lehtedes korreleerub taimede intensiivsema juurdekasvuga sel aastal. Järelikult on see seos kooskõlas hüpoteesiga (Margna, 19626), mille järgi suhteliselt suurem polüfenoolide, eriti aga nende seotud fraktsiooni sisaldus lehtedes kutsub esile hingamis- ja kasvuprotsesside ning biosünteesiliste protsesside kiirema väibumise. Selle tagajärjel ongi taimede juurdekasv väiksem. Katsetes avastatud seos peegeldab ka katsevariandi taimede kasvu suuremat intensiivsust kahe kuni nelja aasta vanuses, mida näitasime juba oma varasemas töös (Kask, 1964).

Selle põhjal, et kõige suuremad erinevused katse- ja kontrollvariandi taimede polüfenoolide sisalduses ilmnesisid taimekasvule väga ebasoodsal 1962. a. suvel, võib oletada, et seemnete käsitlemise järeloomuna vahelduvate temperatuuridega tekkinud biokeemiliste protsesside muutustel seemikutes on kohastuslik iseloom: need muutused võimaidavad,

võrreldes kontrollvariandi taimedega, paremat kasvu ebasoodsate ilmastikutingimuste korral ka taimede vanemas eas.

1962/63. a. karmil talvel olid polüfenoolide üldsumma ja seotud fraktsiooni sisaldus katsevariandi taimede okstes oluliselt väiksemad kui kontrollvariandis. Suhkrusisalduse muutumise rütm eri variantide okstes oli talve jooksul enamasti mõnevõrra erinev. Kuid taimede talvitumises 1962/63. aastal variantide vahel erinevusi ei olnud.

Üldjoontes sarnased biokeemiliste protsesside muutused nagu katsevariandis toimusid ka sügiskülvivariandis, kui seemned sattusid talvel samasugustesse temperatuuride vaheldumise tingimustesse nagu katsevariandis.

Katsevariandi taimede kasvu variatsioonikoefitsient seemikute esimesel eluaastal oli peaaegu alati tunduvalt suurem kui kontrollvariandis. Seetõttu võib oletada, et seemnete külvieelse mõjutamise tulemusena suureneb taimede bioloogiline varieeruvus. Seda kinnitab ka esimesel talvitumisel loodusliku valiku tulemusena hävinud taimede hulk, mis oli ligi pooltel juhtudel suurem kui kontrollvariandis. Bioloogilise varieeruvuse suurenemine on aluseks väljapaistvamate omadustega taimede kujunemisele. Seda nähtust tuleb silmas pidada aklimatisaatoril ja seleksioonääril.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Eksperimentaalbioloogia Instituut

Saabus toimetuses
17. IV 1964

BIOCHEMICAL RESPONSES OF TREE SEEDLINGS TO THE TREATMENT OF THE SEEDS UNDER ALTERNATE TEMPERATURES

K. Kask

Summary

From 1960 to 1963 the changes in some biochemical processes in seedlings of the species *Armeniaca vulgaris* Lam., *Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall. and *Prunus domestica* L. were studied, in the case of a treatment of the seeds under alternate temperatures. The seeds were treated in 10-day periods alternatively at 4 to 8° C and -1 to -3° C, from the beginning of the stratification to the appearance of the embryonic radicle. The control seeds were stratified only at 4 to 8° C. For chemical analyses the leaves and one-year-old shoots of two- to five-year-old seedlings were used.

It was established that the presowing treatment of tree seeds under alternate temperatures causes changes in the biochemical processes of the seedlings, the differences between the experimental and control seedlings being very meagre when growth and wintering conditions were advantageous, but sufficient differences appeared in extremely unfavourable conditions, e.g. in the extremely cool and rainy summer of 1962 and in the severe winter of 1962/63.

The general content of polyphenols as well as the content of their bound fraction in leaves of the experimental seedlings proved to be lower than those in the leaves of the control ones. Comparing the polyphenol content in leaves with the size of current season's canes, a certain correlation may be stated between these two properties. The control seedlings with a higher polyphenol content had smaller current season's accretion than the experimental ones. Consequently, the connection we found is in accordance with the hypothesis (Magna, 19626) indicating that the higher polyphenol content, particularly the content of its bound fraction in leaves, contributes to a more rapid drop in respiration, growth and biosynthetic reactions. The ascertained connection also reflects a more intensive growth of the experimental seedlings of the age of 2 to 4 years compared with the control ones as it was reported in our earlier paper (Kask, 1964).

As the greatest differences in the polyphenol content between the experimental and control seedlings appeared in the very unfavourable summer of 1962, we may state an adaptative character of the changes of the biochemical processes as an afteraction of the treatment of the seeds under alternate temperatures. Therefore it may be supposed that, in those unfavourable climatic conditions, in the older ages of the seedlings, too, a more intensive growth of the experimental seedlings takes place.

In the severe winter of 1962/63 the general content of polyphenols as well as the content of their bound fraction in shoots of the experimental seedlings were sufficiently lower than those of the control ones. Further, the rhythm of the changes in the sugar content in shoots of the experimental and control plants during the winter was somewhat

different. But overwintering of the seedlings in the experimental and control versions differed but slightly in the winter of 1962/63.

In the case of the autumn sowing version, when the seeds in winter fell into the conditions of alternate temperatures similar to those in the experimental version, changes in the biochemical properties of leaves and shoots were similar to the experimental plants.

The coefficient of variation of growth of the first-year experimental seedlings was almost always remarkably greater than that of the control ones. Therefore it may be assumed that the presowing treatment of the seeds brings about a more increased biologic variation. It is also reflected in the fact that in comparison with the control plants in about a half of the cases some more seedlings of the experimental version were destroyed by natural selection during the first overwintering. It may be presumed that due to the greater biologic variation in the experimental version more outstanding seedlings will arise. That phenomenon is useful for an acclimatizer or plant breeder.

Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.,
Institute of Experimental Biology

Received
April 17th, 1964