

УДК 633.311:631.811.98:581.19.036.5

## **ВЛИЯНИЕ ОБРАБОТКИ РАСТЕНИЙ ЛЮЦЕРНЫ ХЛОРХОЛИНХЛОРИДОМ НА БАЛАНС НЕКОТОРЫХ ФИТОГОРМОНОВ, ФЛАВОНОИДОВ И ВОДОРАСТВОРИМЫХ САХАРОВ В ПРОЦЕССЕ ЗАКАЛИВАНИЯ И ПРОМОРАЖИВАНИЯ**

**Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, И. С. БОНДАРЬ, Л. В. РУНКОВА**

(Кафедра физиологии растений)

Обработка хлорхолинхлоридом (ССС) в фазу 5—6 настоящих листьев за 2 нед до закаливания существенно изменяла как содержание и количество АБК, ГК и флавоноидов, так и распределение их по частям растений обоих изучавшихся сортов люцерны: морозоустойчивого сорта Вега и неустойчивого к низким температурам сорта Славянская местная. Под действием СССР у сорта Славянская местная некоторые показатели приближались к показателям контрольных растений устойчивого сорта Вега, что обеспечивало повышение их морозостойкости.

Опыты, проведенные с различными по морозоустойчивости сортами люцерны, показали, что в зависимости от сорта и изучаемого органа растения (корневая шейка и надземная часть) в процессе закаливания и промораживания изменение содержания некоторых фитогормонов (АБК, ГК), флавоноидов и водорастворимых сахаров происходит различными путями, что, возможно, и обеспечивает неодинаковую морозоустойчивость сортов люцерны [11].

Известно, что обработка люцерны СССР, воздействуя на такие жиз-

ненно важные физиологические процессы, как фотосинтез, дыхание, углеводный и азотный обмен, вызывает изменение ее роста и морозостойкости [12—15]. В связи с этим понятен интерес к изучению влияния СССР на содержание некоторых фитогормонов, флавоноидов и водорастворимых сахаров.

При торможении роста под действием экзогенных факторов содержание АБК в тканях, как правило, возрастает [8]. В литературе имеются данные об увеличении содержания АБК под влиянием этиленпродуцентов [4].

Антагонистическое влияние ССС и ГК на рост растений было показано еще в 60-е годы [20]. Ретардантный эффект ССС связывают с его способностью тормозить синтез ГК, недостаток которой и является причиной замедленного роста [19]. Однако ингибирование роста растений не всегда сопровождается падением уровня ГК [17]. Возможно, что ретардант сначала ограничивает использование имеющегося в тканях эндогенного фитогормона, а затем нарушает его синтез [6].

У растений из зон с мягким климатом, характеризующимся быстрыми гидролизом крахмала и накоплением сахаров в период вынужденного покоя, при обработке ССС повышается устойчивость к низким температурам и поздневесенним заморозкам [7, 10].

Степень влияния отдельных факторов среды на образование и перераспределение флавоноидов выяснена еще недостаточно, хотя многие авторы сходятся на том, что решающим фактором в этом случае является свет. Биосинтез флавоноидов идет на свету с большей скоростью, чем в темноте, где он может прекратиться совсем [5]. У некоторых растений наблюдалось увеличение накопления флавоноидов при повышении температуры [1, 9], а у других — при ее понижении [18]. Есть данные об изменении содержания флавоноидов под влиянием ССС [2, 3]. Этот ретардант увеличивает количество фенольных соединений у растений в основном за счет флавоноидов [16].

Таким образом, положительное влияние ССС на устойчивость различных растений к низким температурам подтверждается многими авторами. Оказывая действие на обмен веществ, ССС повышает

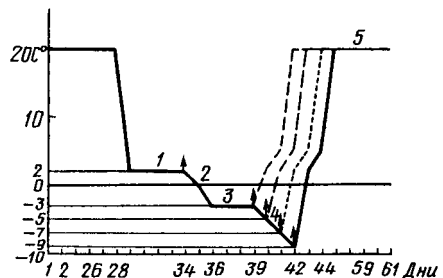
адаптационные возможности организма, хотя механизм такого влияния недостаточно ясен. Последнее определяет необходимость расширения спектра исследований воздействия ССС на многие стороны жизнедеятельности растений в целях ускорения решения проблем, связанных с разработкой приемов, направленных на регуляцию важных процессов растительного организма.

### Методика

Для изучения нами были выбраны 2 различных по морозостойчивости сорта люцерны изменчивой (*Medicago varia*) — устойчивый сорт Вега селекции НИИ кормов и менее морозостойкий сорт Славянская местная краснодарской селекции. Подробно методика эксперимента приведена в [11]. Используются режимы закаливания, промораживания и репарации показаны на рис. 1. Обработку растений ССС проводили в фазу 3—4 настоящих листьев за 2 нед до закаливания 60 % водным раствором ССС в концентрации 4 г д. в. на 1 л из расчета по 2,5—3 мл на сосуд (опрыскиватель типа «Росинка»).

Рис. 1. Режимы закаливания и репарации растений люцерны в эксперименте.

1 — I фаза закаливания при непрерывном освещении; 2 — переходная фаза закаливания; 3 — II фаза закаливания (без освещения); 4 — фазы промораживания; 5 — отращивание.



## Результаты

В предыдущих работах было показано положительное влияние обработки ССС люцерны на ее фотосинтез, дыхание и углеводный обмен [12—15], т. е. на те процессы, метаболиты которых являются предшественниками фитогормонов, флавоноидов и водорастворимых сахаров. Отмечено, что характер изменения этих процессов определяется биологическими особенностями сортов люцерны, чувствительностью их к ретардантам. Под действием ССС в условиях пониженных температур у растений поддерживается более близкий к оптимальному уровню газообмен, увеличивается количество свободных аминокислот.

Обработка растений сорта Вега ССС перед закаливанием (рис. 2) существенно снизила содержание АБК в надземной части и корневой шейке — соответственно с 3 до 2,26 и с 5,7 до 2,8 мкг на 1 г сухого вещества, т. е. влияние ССС в корневой шейке проявлялось более интенсивно. Противоположная реакция наблюдалась у менее устойчивого сорта Славянская местная, где под действием ССС содержание АБК возросло в 3 раза в корневой шейке и не изменилось в надземной части. Указанные различия в реакции растений можно объяснить неодинаковой устойчивостью их к действию ретарданта и, кроме того, разным влиянием ССС на активность АБК: гидролиз или переход ее в конъюгированную форму у устойчивого сорта и, наоборот, синтез, высвобождение из неактивного состояния, изменение относительного перераспределения по частям растений у менее устойчивого.

Реакция сортов на условия I фазы закаливания, оцениваемая по содержанию АБК как в надземной части, так и корневой шейке, была

одинаковой. Эффект низких положительных температур и действия ССС проявился в существенном увеличении содержания фитогормона. Наибольшим оно было в надземной части растений у сорта Вега и примерно одинаковым в корневой шейке растений обоих сортов. Возможно, после I фазы закаливания к действию уже названных факторов добавилось стимулирующее влияние непрерывного освещения, так как синтез АБК характеризуется как процесс светозависимый. Таким образом, обработка ССС изменила направление процессов, после I фазы закаливания в надземной части у сорта Славянская и в корневой шейке — у Веги. Можно предположить, что после I фазы закаливания постепенно стабилизировалось состояние растений, под действием ССС и закаливающей температуры включились адаптационные механизмы, направленные на увеличение содержания АБК как необходимого условия вынужденного покоя.

После II фазы закаливания наблюдалось постепенное возрастание содержания АБК в надземной части у обработанных растений обоих сортов, причем сохранялась более высокая интенсивность этого процесса у растений устойчивого сорта Вега. В корневой же шейке произошло существенное падение содержания АБК: у сорта Вега — до исходного уровня (2,5 мкг на 1 г сухого вещества), у Славянской местной — до уровня в 2 раза ниже исходного (с 10,65 до 4,8 мкг на 1 г). Подобное явление можно попытаться объяснить некоторым перераспределением АБК по частям растений — из корневой шейки в надземную часть, т. е. из более генетически защищенной от стресса в менее защищенную, а также блокировкой биохимических процессов, определяющих синтез и нормальное

функционирование гормона в условиях отрицательных температур, действие которых сняло положительное влияние ССС на содержание АБК в корневой шейке. У менее устойчивого сорта Славянская понижение температуры в «темновой» период закалки снизило в корневой шейке в большей степени стабильность систем, поддерживающих стрессоустойчивость растений. После этой фазы содержание АБК у Славянской было выше, чем у Вега. Более стабильное состояние АБК у этого сорта обеспечивало, возможно, и большую степень его адаптации. В целом действие закалывания на протяжении I и II фаз не изменило содержания АБК в корневой шейке у обработанных ССС растений сорта Вега по сравнению с контролем и понизило его у растений другого сорта. У Славянской местной после закалывания содержание АБК в корневой шейке уменьшалось как по сравнению с исходным уровнем, так и с контролем. В надземной части после закалывания сортовые различия между обработанными и контрольными растениями увеличивались. Если в контроле они были несущественными, то у обработанных ССС растений — достоверными (1,48 мкг на 1 г сухого вещества).

При дальнейшем понижении температуры от  $-3^{\circ}$  до  $-5$ ,  $-7$ ,  $-9^{\circ}\text{C}$  у обработанных растений обоих сортов содержание АБК в надземной части изменялось примерно однотипно, а в корневой шейке — различно. Так, у более устойчивого сорта Вега при температуре промораживания  $-5^{\circ}\text{C}$  наблюдалось максимальное в эксперименте накопление АБК (11,5 мкг/г), которое во времени совпадало с максимумом АБК у контрольных растений этого сорта. У менее устойчивого сорта Славянская местная

произошло падение содержания АБК с 4,8 до 1,94 мкг/г, т. е. в данном случае накопление АБК, являющегося закалывающим фактором, закончилось быстрее, чем у устойчивого сорта Вега. Следовательно, повторилась ситуация, описанная в предыдущей статье. Поэтому предположение о возможности диагностирования морозостойкости сортов люцерны по содержанию АБК в корневой шейке при температуре  $-5^{\circ}$  подтвердилось. Причем диагностировать можно как обработанные, так и необработанные растения люцерны. Важно отметить, что дальнейшее снижение температуры промораживания до  $-7$  и  $-9^{\circ}\text{C}$  вызвало аналогичные реакции в корневой шейке у растений обоих сортов, как у контрольных, так и обработанных. Возможно, более существенное влияние обработки люцерны ССС на содержание АБК в корневой шейке при температуре закалки до  $-5^{\circ}\text{C}$  по сравнению с его действием при  $-7$  и  $-9^{\circ}\text{C}$  связано с тем, что в последнем случае происходят блокировка синтеза гормона, его гидролиз и инактивация. Содержание АБК в надземной части начало снижаться после закалывания при  $-3^{\circ}\text{C}$ , а при  $-5^{\circ}$  у сорта Вега оно сократилось с 5,6 до 2,5 мкг/г, что совпало с повышением содержания АБК в корневой шейке с 2,5 до 11,5 мкг/г. Это можно объяснить не только относительным перераспределением гормона в корневую шейку, но и, по-видимому, его синтезом. Снижение содержания АБК в надземной части другого сорта произошло несколько позднее — при  $-7^{\circ}\text{C}$ , когда у сорта Вега наблюдалось его существенное увеличение.

Обработка ССС практически не меняла содержание ГК до закалывания у растений обоих сортов (рис. 2). Различия между опыт-

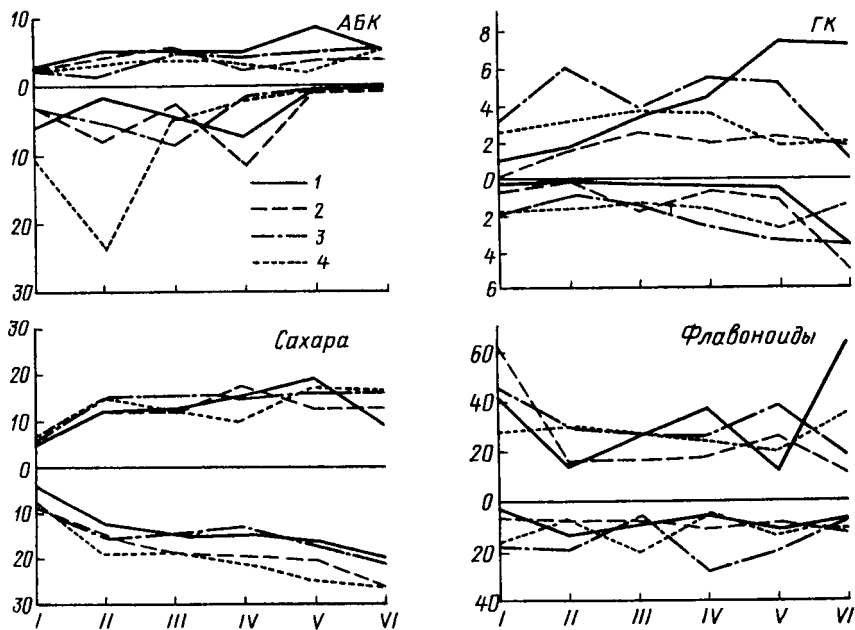


Рис. 2. Содержание АБК и ГК (мкг на 1 г сухого вещества), флавоноидов и водорастворимых сахаров (мг на 1 г сухого вещества) в надземной части (над линией 0) и корневой шейке растений люцерны.

I — до закаливания; II — I фаза закаливания; III — II фаза закаливания; IV — промораживание при  $-5^{\circ}\text{C}$ ; V — при  $-7^{\circ}\text{C}$ ; VI — при  $-9^{\circ}\text{C}$ ; 1 — Вега — контроль; 2 — то же + обработка хлорхолинхлоридом; 3 — Славянская местная — контроль; 4 — то же + обработка хлорхолинхлоридом.

ными и контрольными растениями были незначительными при наличии таковых между сортами. Отмеченные изменения в содержании гормона, очевидно, связаны с его перераспределением между частями растений. Как и в случае с АБК, следует отметить относительную стабильность содержания ГК у обработанных ССС растений по сравнению с контрольными, что, очевидно, является одним из факторов, обеспечивающих состояние более глубокого покоя у люцерны в этот период онтогенеза.

Обработка ССС растений сорта Вега существенно повышала содержание флавоноидов (рис. 2) в пери-

од до закаливания как в надземной части, так и в корневой шейке; противоположным образом на ретардант реагировал сорт Славянская местная. На протяжении I и II фаз закаливания и при действии температуры промораживания  $-5^{\circ}\text{C}$  обработка ССС существенно не повлияла на характер изменения содержания флавоноидов в надземной части растений обоих сортов. При последующем понижении температуры промораживания ход изменения этого показателя у опытных растений изучавшихся сортов имел противоположную направленность. У сорта Вега характер изменения содержания флавоноидов в корне-

вой шейке и в надземной части в течение всего эксперимента был схожим, а обработка растений ССС стабилизировала содержание флавоноидов в корневой шейке. У сорта Славянская местная наблюдалось значительное и противоположное по направленности с ходом процесса в контроле изменение данного показателя в корневой шейке, причем его значение при большинстве сроков определения было близким к соответствующим значениям у контрольных растений более устойчивого сорта Вега.

Отмеченные различия в динамике и направленности изменения содержания флавоноидов в различных частях растений изучавшихся сортов, возможно, могут быть объяснены специфическим их качественным составом, особенностями локализации и связанной с этим реакцией на ретардант в отдельные фазы эксперимента. Следует подчеркнуть особое значение в названных процессах действия низких отрицательных температур, изменяющих метаболизм флавоноидов.

Увеличение содержания водорастворимых сахаров под действием обработки ССС в период до закаливания отмечено только в корневой шейке морозостойкого сорта Вега (с 3,8 до 8,4 %). В последующие фазы эксперимента водорастворимые сахара интенсивно накапливались в корневой шейке обработанных ССС растений обоих сортов, причем характер динамики этого процесса был у них таким же, как в контроле. Обработка ССС существенно не повлияла на изменение содержания сахаров в надземной части в большинстве фаз эксперимента. Как у обработанных, так и у контрольных растений обоих сортов в надземной части оно возросло с 4,8—5,0 до 17,5—19,0 %, в корневой шейке — с 3,8—

8,4 до 21—26 %. Увеличение содержания сахаров происходило за счет фотосинтеза (в «светлый» период эксперимента) и гидролиза более сложных их форм, а также оттока из надземной части в корневую шейку. Обработка ССС растений сорта Вега увеличила содержание сахаров в корневой шейке и надземной части соответственно с 8,4 до 26 и с 4,8 до 12,5 %, а у Славянской местной — с 7,4 до 26 и с 5,8 до 16 %. Прирост их содержания в корневой шейке у обоих сортов был существенно выше, чем в надземной части, что объясняется специфичной ролью корневой шейки в процессах возобновления побего- и корнеобразования и в связи с этим наличием в ней более развитых стабилизирующих систем, контролирующих накопление и перераспределение протекторных веществ.

Приведенные данные свидетельствуют о значительном сдвиге в метаболизме растений под действием ССС, об уменьшении различий между сортами и амплитуды колебаний содержания веществ, что, очевидно, способствует стабилизации функций растительного организма и уменьшению его чувствительности к стрессу.

Для проявления физиологического эффекта важно не только процентное содержание фитогормонов, но и общее их количество, и распределение по органам растений. Основные тенденции изменения количества изучаемых веществ в растениях люцерны под действием ССС были близкими к изменению содержания этих веществ (рис. 2, 3). Следует подчеркнуть практически одинаковое количество АБК у обработанных растений изучаемых сортов в температурном интервале от —5 до —9 °С (0,07—0,45 мкг) в надземной части и от —7 до

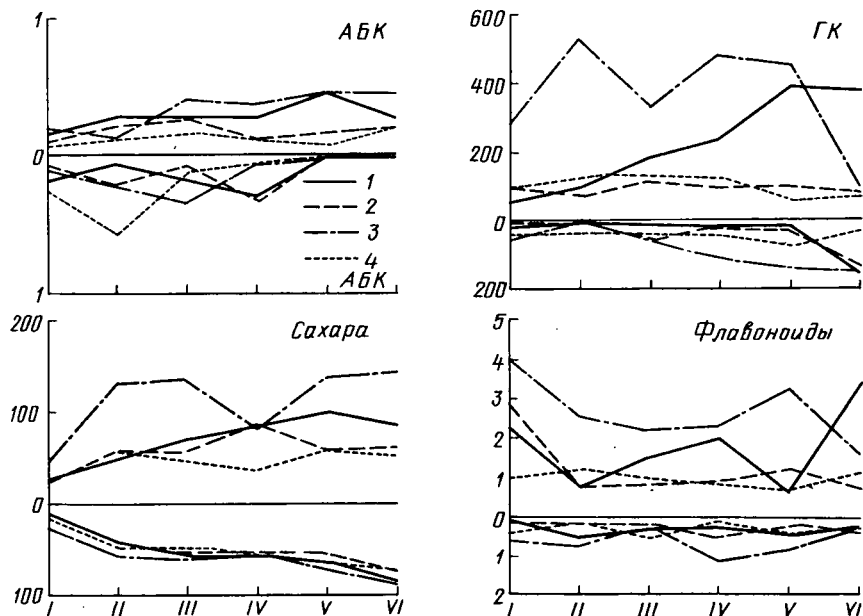
—9 °C (0,005—0,03 мкг) — в корневой шейке.

Обращает на себя внимание тот факт, что количество ГК у менее устойчивого сорта Славянская под действием ССС после I фазы закаливания существенно уменьшалось, причем с понижением температуры оно несколько стабилизировалось, а различия с контролем усилились. Уменьшение количества ГК свидетельствовало о более глубокой остановке процессов роста, повышении устойчивости к промораживанию. Понижение количества ГК в надземной части под действием ССС у обоих сортов было также более выражено. Аналогичная картина для сортов отмечалась и при изучении количества флавоноидов в надземной части. По-видимому, определяемые нами в надземной части фла-

воноиды по аналогичной с ГК ответной реакции на ССС можно отнести к группе стимуляторов роста, так как под действием ретарданта происходит замедление их синтеза в растениях. В период до закаливания количество водорастворимых сахаров в надземной части снизилось под действием ССС у сорта Славянской в 2 раза, а в последующие фазы эксперимента в 2,5 и более раз, а в корневой шейке — увеличилось, что, очевидно, повысило морозоустойчивость и обеспечило возобновление вегетации.

В результате изучения относительного распределения АБК по частям растений было установлено (рис. 4), что его доля в корневой шейке у контрольных и обработанных растений обоих сортов к концу эксперимента постепенно

Рис. 3. Количество АБК (мкг), ГК (нг), флавоноидов и водорастворимых сахаров (МГ) в надземной части (над линией 0) и корневой шейке растений люцерны. Условные обозначения те же, что на рис. 2.



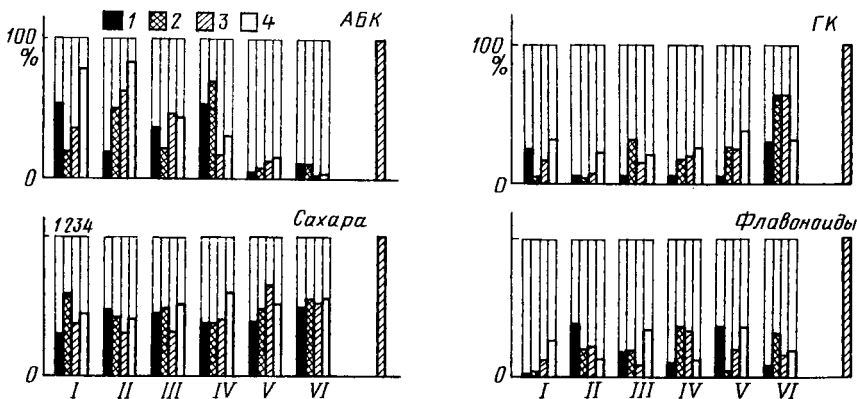


Рис. 4. Относительное перераспределение АБК, ГК, флавоноидов и водорастворимых сахаров между надземной частью и корневой шейкой (заштриховано) растений люцерны. Условные обозначения те же, что на рис. 2.

уменьшается с 78 до 2,7 %, а доля ГК, наоборот, увеличивается с 3,8 до 63 %. Важно подчеркнуть, что обработка ССС существенно повышает долю АБК в корневой шейке, особенно на начальных фазах эксперимента у растений сорта Славянская местная (с 35 до 83 %). Увеличение доли ГК в корневой шейке под действием ССС фиксировалось практически во все фазы эксперимента. Причем у сорта Вега она увеличивалась со II фазы закаливания до  $-9^{\circ}\text{C}$  от 15,9 до 63 %, что, очевидно, свидетельствует о продолжающемся при минимальных температурах транспорте ГК из надземной части в корневую шейку. У менее морозостойкого сорта Славянская местная этот процесс перераспределения начинается раньше, сразу после обработки ССС, но заканчивается при  $-7^{\circ}\text{C}$ . По-видимому, перераспределение АБК и ГК под действием ССС определяет такую направленность метаболизма растений, которая обеспечивает в последующем их выживание и возобновление вегетации.

В распределении флавоноидов между частями у опытных и контрольных растений морозостойкого и менее морозостойкого сортов не обнаружено какой-то определенной зависимости. Распределение водорастворимых сахаров по частям растения на протяжении эксперимента в контрольных и опытных вариантах было примерно одинаковым и колебалось в пределах от 40 до 60 %, т. е. это соотношение в растениях поддерживалось на относительно постоянном уровне.

Обработка ССС растений сорта Славянская местная приблизила их по морозостойкости к растениям более устойчивого сорта Вега. Так, если выживаемость обработанных ССС растений сорта Славянская после промораживания при  $-7^{\circ}\text{C}$  была, как и у сорта Вега, сто процентной, то в контроле 50 % растений погибло. При снижении температуры промораживания до  $-9^{\circ}$  у сорта Вега отросло 100 % опытных растений, а у Славянской — 80 % (таблица).

Проведенные исследования и рас-



**Морозостойкость сортов люцерны при обработке ССС и промораживании (при каждом режиме промораживания n=10)**

Вариант	Число выживших растений после промораживания							
	-3 °С		-5 °С		-7 °С		-9 °С	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
<i>Вега</i>								
Контроль	10	100	10	100	10	100	8	80
ССС	10	100	10	100	10	100	10	100
<i>Славянская местная</i>								
Контроль	10	100	10	100	5	50	2	20
ССС	10	100	10	100	10	100	8	80

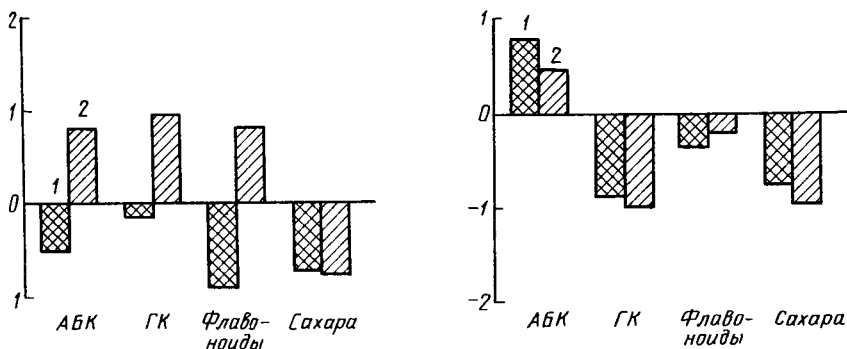
четыре показывают всю сложность адаптивных физиологических процессов в растениях люцерны, а также существенное влияние на их ход обработки ССС. Под действием ретарданта отмечено значительное изменение содержания фитогормонов, флавоноидов и водорастворимых сахаров за небольшие интервалы времени на отдельных этапах эксперимента. Тем не менее ССС сглаживал в ряде случаев сортовые различия, приближая значения показателей менее морозостойкого сорта Славянская местная к их значениям у более устойчивого

сорта Вега. Следует отметить достаточно высокую чувствительность обоих сортов к ССС. У обработанных ССС растений повысилась чувствительность к свету, что, очевидно, способствует включению адаптивных механизмов в более ранние фазы.

Под действием ССС происходило существенное изменение соотношения изучаемых веществ между частями растений за счет транспорта, который наблюдался даже в период глубокого промораживания (-5...-9 °С).

Эффективность обработки ССС,

Рис. 5. Коэффициенты корреляции между выживаемостью и изучаемыми соединениями для растений сорта Славянская местная.  
1 — контроль; 2 — обработка хлорхлинхлоридом.



выражающаяся в повышении морозостойкости, была более высокой для слабоустойчивого сорта Славянская местная.

Расчет корреляционной зависимости между содержанием изучаемых веществ и выживаемостью растений этого сорта показал (рис. 5), что под действием ССС меняется характер данных связей в надземной части (исключение составила связь с водорастворимыми сахарами). Несколько снизилась высокая положительная зависимость между выживаемостью и содержанием АБК в корневой шейке ( $r=0,78$  до  $r=0,55$ ). Сохранилась высокая отрицательная зависимость между выживаемостью и содержанием ГК ( $r=0,98$ ), а также водорастворимых сахаров ( $r=-0,94$ ) в корневой шейке.

Обработка ССС существенным образом повлияла на корреляционную зависимость между самими изучаемыми веществами. Она расширила спектр корреляций у растений сорта Вега и снизила их количество у Славянской местной. Для корневой шейки сорта Вега коэффициент корреляции между АБК и флавоноидами, АБК и сахарами, флавоноидами и сахарами составлял  $-0,93$ , а в надземной части — от  $-0,63$  до  $-0,71$ . Для менее устойчивого сорта Славянская местная характерны высокие корреляции между другими изучаемыми веществами: ГК и флавоноидами ( $r=-0,7$ ), ГК и сахарами ( $r=-0,93$ ). Для растений обоих сортов характерно наличие высокой отрицательной зависимости между содержанием АБК в корневой шейке и надземной части после обработки ССС: у Веги  $r=-0,91$ , у Славянской  $r=-0,96$ .

Отмеченная теснота корреляционных связей свидетельствует о взаимообусловленности метаболизмов указанных соединений и их сов-

местном участии в регуляторных процессах, формирующих устойчивость растений к низким температурам.

## Выводы

1. Обработка ССС люцерны двух сортов — более и менее морозостойчивых — в фазу 5—6 настоящих листьев за 2 нед до закаливания существенно изменяла как содержание и количество АБК, ГК и флавоноидов, так и распределение их по растениям, способствовала расширению границ адаптационного потенциала и более глубокому покою растений. Перераспределение изучаемых веществ между надземной частью и корневой шейкой осуществлялось через транспорт, который имел место и в период глубокого промораживания ( $-5... -9^{\circ}\text{C}$ ).

2. Действие ретарданта приводило к существенному увеличению амплитуды содержания АБК на протяжении изучавшегося периода онтогенеза люцерны, особенно у менее морозостойкого сорта Славянская местная. Если у сорта Вега содержание АБК на протяжении эксперимента изменялось в корневой шейке опытных растений в пределах  $0,5—11,5$ , а контрольных —  $0,49—7,6$  мкг на 1 г сухого вещества, то у сорта Славянская местная — соответственно в пределах  $0,19—23,4$  и  $0,18—8,7$  мкг/г.

3. Отмечено усиление действия ССС низкими положительными температурами и непрерывным освещением, выразившееся в увеличении содержания АБК в корневой шейке у растений сорта Вега с  $2,8$  до  $7,9$ , у Славянской местной — с  $10,65$  до  $23,4$  мкг/г.

4. Ретардант оказывал некоторое стабилизирующее влияние на динамику содержания ГК, что свидетельствует о повышении устойчивости метаболизма этого гормона в

условиях резкого изменения температуры и светового режима. В большинстве случаев наблюдаемые различия по этому показателю были несущественными.

5. Процессы закаливания в корневой шейке контрольных и обработанных ССС растений менее устойчивого сорта Славянская местная проходили быстрее, чем у более устойчивого сорта Вега, что, очевидно, является одной из причин меньшей устойчивости первого.

6. Обработка ССС способствовала увеличению содержания водорастворимых сахаров в период закаливания и промораживания в корневой шейке с 8,4 до 26 % у сорта Вега и с 7,4 до 26 % у Славянской местной.

7. В период до закаливания количество водорастворимых сахаров под действием ССС в надземной части растений сорта Славянская местная снизилось в 2 раза (с 44 до 21 мг), в последующие фазы — в 2,5 и более раз, а в корневой шейке увеличилось, что, очевидно, способствует повышению морозостойкости и обеспечивает возобновление вегетации. Распределение водорастворимых сахаров в надземной части и корневой шейке сортов на протяжении эксперимента у контрольных и опытных растений было примерно одинаковым и колебалось в пределах от 40 до 60 %, т. е. поддерживалось в растениях на относительно постоянном генетически обусловленном уровне.

8. Подтверждена возможность использования для диагностики морозостойкости сортов люцерны такого показателя, как содержание АБК в корневой шейке при температуре промораживания —5 °С. Причем достоверность различий по этому показателю, а следовательно, и точность метода были большими у обработанных растений обоих сортов.

9. Наши исследования подтвердили положительное влияние ССС на морозостойкость изучавшихся сортов люцерны, причем обработка ССС менее морозостойкого сорта Славянская местная приближает содержание и общее количество фитогормонов к их уровню у контрольных растений более морозостойкого сорта Вега. Последующий ход адаптивных процессов обеспечил повышение выживаемости растений сорта Славянская местная после промораживания при —7 и —9 °С соответственно на 50 и 60 % по сравнению с контролем, что является результатом оптимизации некоторых биохимических процессов, определяемых соотношением стимуляторы/ингибиторы.

10. Отмеченная теснота корреляционных связей между выживаемостью растений и содержанием изучаемых соединений свидетельствует о взаимообусловленности метаболизмов этих соединений и их совместном участии в регуляторных процессах, формирующих устойчивость растений к низким температурам.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бленда В. Ф. Фенольные соединения плодов яблоны и их биологическая активность.— Автореф. канд. дис. Киев, 1972.— 2. Вольнец А. П., Маштаков С. М., Ламан М. А. Влияние химической дефолиации на содержание фенольных соединений в листьях люпина.— Физиол. и биохим. культурных растений, 1970, т. 2, с. 204—209.— 3. Вольнец А. П. Образование конъюгатов — основная форма инактивации эндогенных регуляторов.— В тр. Всесоюз. конфер. «Метаболизм и механизм действия фитогормонов».— Иркутск, 1979, с. 104—107.— 4. Деева А. П., Шелег З. И., Санько Н. В. Избирательное действие химических регуляторов роста на растения.— Минск: Наука и техника, 1988.— 5. Запретнов М. Н. Метаболизм

- фенольных соединений в растениях.— Биохимия, 1977, т. 42, вып. 1, с. 3—20.— 6. *Иванова И. А., Чайлахян М. Х.* Докл. Болг. АН, 1969, т. 22, № 7, с. 795—801.— 7. *Кезели Т. А., Гвамичава Н. Э., Тарасашвили К. М. и др.* В сб.: Регуляторы роста и развития растений.— М., 1981, с. 248—249.— 8. *Кефели В. И., Коф Э. М., Власов В. П., Кислин Е. Н.* Природный ингибитор роста — абсцизовая кислота.— М.: Наука, 1989, с. 89—95.— 9. *Минаева В. Г.* Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование.— Новосибирск: Наука, 1978, с. 26—39.— 10. *Погосян К. С.* Физиологические особенности морозостойкости виноградного растения.— В сб.: Регуляторы роста и развития растений.— М., 1981, с. 270—271.— 11. *Третьяков Н. Н., Бондарь И. С., Бумажный Б. Е., Гомер В. В.* Изменение содержания некоторых фитогормонов, флавоноидов и водорастворимых сахаров под действием закаливающих температур в растениях люцерны.— Изв. ТСХА, 1992, вып. 5, с. 125—139.— 12. *Третьяков Н. Н., Гомер В. В.* Изменение морозостойкости, фотосинтеза и дыхания у люцерны под влиянием ССС.— Изв. ТСХА, 1984, вып. 1, с. 178—180.— 13. *Третьяков Н. Н., Гомер В. В.* Влияние ССС на содержание растворимых углеводов, белкового и небелкового азота в зоне корневой шейки люцерны и ее морозостойкость.— Изв. ТСХА, 1984, вып. 6, с. 94—101.— 14. *Третьяков Н. Н., Гомер В. В.* Влияние ССС на содержание свободных аминокислот в зоне корневой шейки люцерны и морозостойкость растений.— Изв. ТСХА, 1985, вып. 1, с. 105—111.— 15. *Третьяков Н. Н., Гомер В. В.* Влияние ССС на содержание пролина в зоне корневой шейки люцерны и морозостойкость растений.— Изв. ТСХА, 1985, вып. 4, с. 110—114.— 16. *Щербаков В. А.* В сб.: Обмен веществ и питание растений.— Минск: Наука и техника, 1972, с. 63—70.— 17. *Frydman V. M., Wareing P. F.*— J. Exp. Bot., 1974, vol. 25, p. 420—429.— 18. *Melin D.*— Phytochem., 1975, vol. 14, N 10, p. 2119—2120.— 19. *Schreiber K.* Wissenschaft u. Fortschritt., 1974, Bd 9, S. 407—410.— 20. *Tolbert N. E.*— Biol. Chem., 1960, vol. 235, N 2, p. 475—490.

Статья поступила 25 мая 1992 г.

## SUMMARY

Treatment with chlorocholinechloride (CCC) in the phase of 5—6 true leaves 2 weeks before chilling essentially changed both the amount of abscisic acid (AA), gibberellic acid (GA) and flavonoids, and their distribution in plant parts of both alfalfa varieties studied: frost resistant variety Vega and nonresistant to low temperatures variety Slavyanskaja local. Under the action of CCC, some qualities of Slavyanskaja local variety approached those of control plants of resistant Vega variety, which provided their higher frost resistance.