

ПЛОДОВОДСТВО

Известия ТСХА, выпуск 2, 2002 год

УДК 634.722:631.547.2

РОСТ ПОБЕГОВ И СОДЕРЖАНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОЛИФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ В ЛИСТЬЯХ КРАСНОЙ СМОРОДИНЫ

И. А. ПАШКИНА

(Кафедра плодоводства)

В статье проводится сопоставление динамики содержания полифункциональных веществ (фенольных соединений, сахаров и витамина С) в листьях и роста побегов как пример функционального взаимодействия донорных и акцепторных органов.

В условиях Удмуртии с умеренным континентальным климатом экологические факторы играют решающую роль в устойчивости культурных растений, их продуктивности и качестве урожая. В связи с этим большой интерес для садоводства республики представляет красная смородина. Эта культура характеризуется устойчивостью к неблагоприятным экологическим условиям и пластичностью, что позволяет выращивать ее здесь, применяя различные способы формирования. Разнообразные габитусы растения со-

здают определенный микроклимат внутри кроны и по-разному реагируют на различного рода воздействия окружающей среды у растений одного вида и даже сорта.

Ответная реакция растений на изменения внешней и внутренней среды проявляется прежде всего на биохимическом уровне и обуславливает адаптивную пластичность растительного организма. В этом аспекте представляет интерес для изучения динамика содержания полифункциональных веществ (витамина С, угле-

водов, фенольных соединений) в листьях в различные фазы роста побегов.

Методика

Экспериментальная работа выполнена в 1995-1999 гг. в коллекционном саду Ботанического сада Удмуртского государственного университета (г. Ижевск). В качестве материала использовали 5 сортов красной смородины отечественной (Ранняя сладкая, Алтайская рубиновая, Сахарная) и иностранной (Замок Хаутона, Ред Лейк) селекции, которые формировали двумя способами: куст (по 5 растений каждого сорта) и куст на штамбе (по 10 растений каждого сорта). Куст на штамбе формировали из корнесобственных растений.

Удмуртская республика располагается на крайнем востоке Восточно-Европейской равнины, в междуречье Камы и Вятки. Климат умеренно-континентальный. Продолжительность холодного периода (с температурами ниже 0°C) — 165-175 дней, теплого(выше 0°C) — 190-200 дней. Период активной вегетации растений в районе исследований составляет 124-133 дня при сумме эффективных температур 1900—2000° и сумме осадков в среднем 200-225 мм.

Погодные условия вегетационного периода 1995 г. характеризовались резкими перепадами температуры воздуха, при этом минимумы были в пределах средних многолетних данных, а максимумы значительно их превышали. Сумма температур за период вегетации составила 2419°, а сумма осадков — 287,8 мм. Вегетационный период 1996 г. по сумме температур (2073°) соответствовал средним многолетним данным, а по сумме осадков (232 мм) значительно превысил таковые. Вегетационный период 1997 г. в целом можно охарактеризовать как умеренно-теплый (сумма активных температур 1845°) с избыточным увлажнением — 331,6 мм. В 1998 г. наблюдались положительные температуры лишь в III декаде апреля, лето было жарким и засушливым: сумма активных температур — 2553°, сумма осадков — 185,5 мм. В течение вегетации 1999 г. сумма активных температур соответствовала многолетним данным (1986°), однако резкие перепады влажности повлияли на растения, хотя в целом сумма осадков превысила многолетнюю норму и составила 468,2 мм.

В течение 5 лет исследований на штамбовых растениях измеряли длину однолетних побегов через каждые

15 дней, а в конце каждого вегетационного периода рассчитывали суммарный прирост за вегетацию у растений обоих способов формирования. Одновременно в свежесобранных листьях всех сортов, сформированных в виде куста, определяли содержание аскорбиновой кислоты [8] и фенольных соединений [4] с момента распускания почек и до массового листопада, через каждые 15 дней, т.е. 7—8 раз за вегетацию.

В 1998-1999 г. проводили сравнительный анализ листьев смородины всех сортов, сформированных в виде куста и куста на штамбе, по содержанию аскорбиновой кислоты, фенольных соединений и углеводов [7]. Образцы собирали в течение вегетации через каждые 15 дней, т.е. 7—8 раз. Содержание моно- и дисахаров определяли в зафиксированных паром и высушенных листьях.

Математическую обработку данных проводили методом дисперсного анализа [3].

Результаты

Закономерности роста красной смородины определяли по такому фитометрическому параметру, как длина однолетних побегов. В целом рост растений изучаемых сортов происходил в соответствии с законом боль-

шого периода роста Ю. Сакса (рис.1).

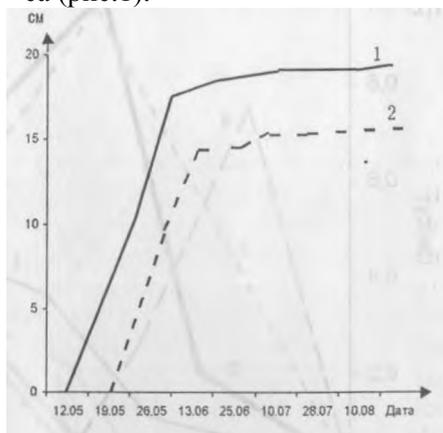


Рис. 1. Динамика роста однолетних побегов красной смородины в 1998 г.

1 — Алтайская рубиновая, кустовая форма; 2 — Замок Хаутона, кустовая форма.

Примечание. Здесь и на последующих рисунках во избежание их загромождения закономерности динамики содержания веществ в листьях показаны на примере 2 сортов, наиболее типичных для своих групп созревания: Алтайская рубиновая — раннего срока созревания и Замок Хаутона — среднего срока созревания.

Начальный период роста побегов сразу после распускания почек, т.е. с середины апреля — середины мая, называется лаг-фазой. В 1995 - 1997 гг. лаг-фаза проходила примерно в те же сроки, что и цветение, а в 1998 г. эта фаза, по-видимому, предшествовала цветению,

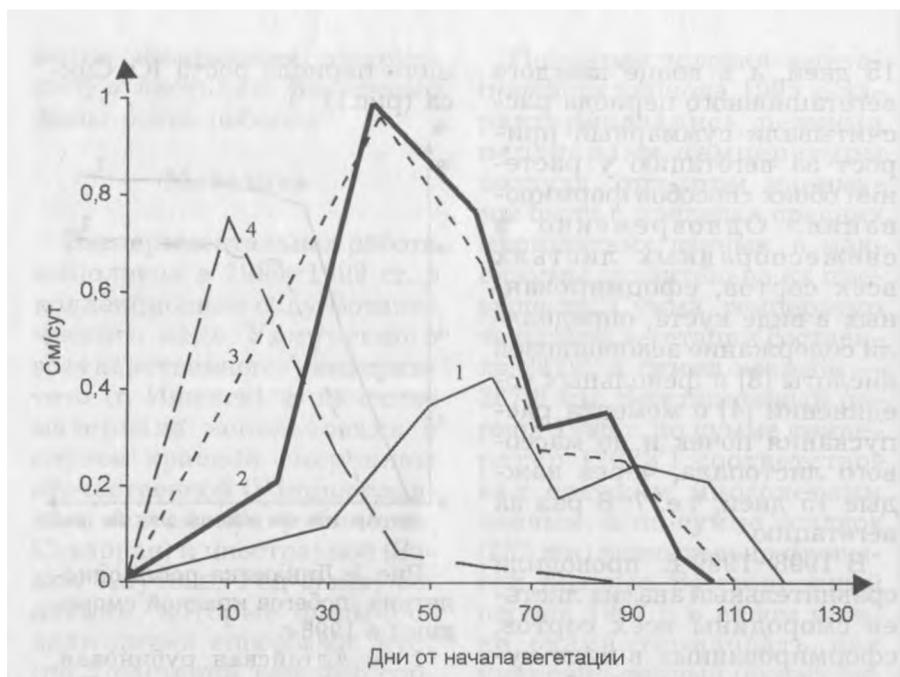


Рис 2. Абсолютная скорость роста побегов красной смородины, усредненная по сортам.

1— 1995.; 2— 1996 г.; 3— 1997 г.; 4— 1998 г.

поскольку зарегистрировать ее не удалось. Лаг-фаза характеризуется малой скоростью роста и продолжается в зависимости от погодных условий 17-30 дней. Сокращение этой фазы наблюдалось в 1996 и 1998 гг. в условиях поздней и очень теплой весны (рис.2).

В это время наблюдалось максимальное содержание витамина С в листьях (рис. 3). Резкое увеличение количества аскорбиновой кислоты в листьях с момента распускания почек отдельные авторы [13] объясняют преимущест-

венно притоком ее из многолетних запасующих органов растений и частично биосинтезом в листьях. Некоторые авторы [13, 16] максимальное содержание витамина С в листьях отмечали в период цветения. Однако наши исследования показали, что это характерно только для молодых, 3- и 4-летних растений (1995, 1996 гг.): содержание аскорбиновой кислоты в это время у них составляло 451,1 и 251,2 мг%. У более взрослых растений (5- и 6-летних, 1997, 1998 гг.) происходило смещение пе-

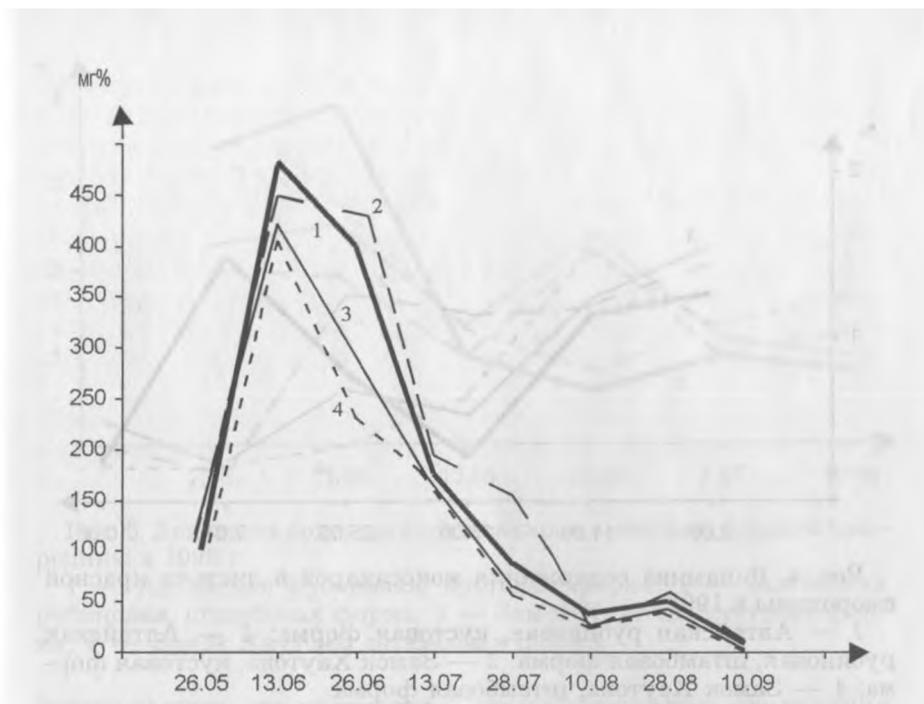


Рис. 3. Динамика содержания аскорбиновой кислоты в листьях красной смородины в 1998 г.

1 — Алтайская рубиновая, кустовая форма; 2 — Алтайская рубиновая, штамбовая форма; 3 — Замок Хаутона, кустовая форма; 4 — Замок Хаутона, штамбовая форма.

риода накопления витамина С и максимальное содержание (94,1 и 474,8 мг% соответственно по годам) было зарегистрировано уже в период роста завязей.

Последующий активный рост побегов совпадал во все года исследований с периодом роста завязей и длился в среднем 50-60 дней (см. рис 2). В этот период содержание аскорбиновой кислоты в листьях уменьшалось, вероятно, вследствие ее оттока в растущие завязи и

главный аттрагирующий центр, а также активного участия в процессах роста побегов. Таким образом, к началу созревания ягод (III декада июля) содержание витамина С в листьях по годам (1995-1999) составляло: 99,1 мг%, 53,6; 18,8; 379,3 и 129,2 мг%. Наблюдалось также уменьшение количества моносахаров в листьях красной смородины: в 1998 г. — с 1,63 до 1,05 % у кустовых форм и с 1,41 до 1,36 % у штамбовых (рис. 4) (полисахара в ли-

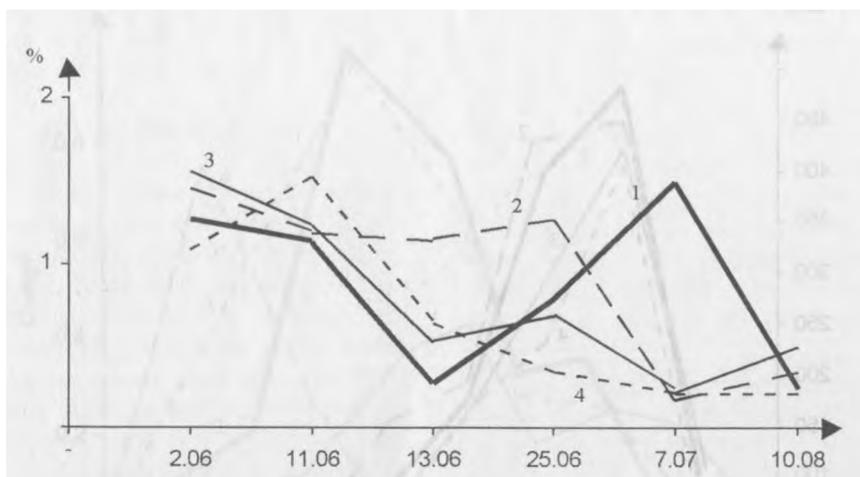


Рис. 4. Динамика содержания моносахаров в листьях красной смородины в 1998 г.

1 — Алтайская рубиновая, кустовая форма; 2 — Алтайская рубиновая, штамбовая форма; 3 — Замок Хаутона, кустовая форма; 4 — Замок Хаутона, штамбовая форма.

стях красной смородины не обнаружены). В это время листья являются активными донорами ассимилятов, поэтому уменьшение содержания моносахаров обусловлено превращением их в транспортную форму, количество которой в листьях кустовых растений увеличивалось с 3,01 до 3,26 %, а у штамбовых хотя и уменьшалось с 3,04 до 2,66 %, однако оставалось на достаточно высоком уровне (рис. 5). Аналогичная закономерность отмечается в [9, 12], в частности указывается, что в условиях начинающегося обезвоживания у однолетних растений происходит накопление в

листьях растворимых углеводов.

В это время растения красной смородины наиболее чувствительны к засухе, которая в 1998 г. привела к сокращению лог-фазы почти в 2 раза (см. рис. 2). По мнению [10], под воздействием засухи нарушается скоординированность всех физиологических функций, что и проявляется в первую очередь в замедлении роста побегов. Зарегистрированный в 1998 г. высокий уровень содержания аскорбиновой кислоты в листьях красной смородины во время роста завязей и побегов был вызван, вероятно, стрессовыми усло-

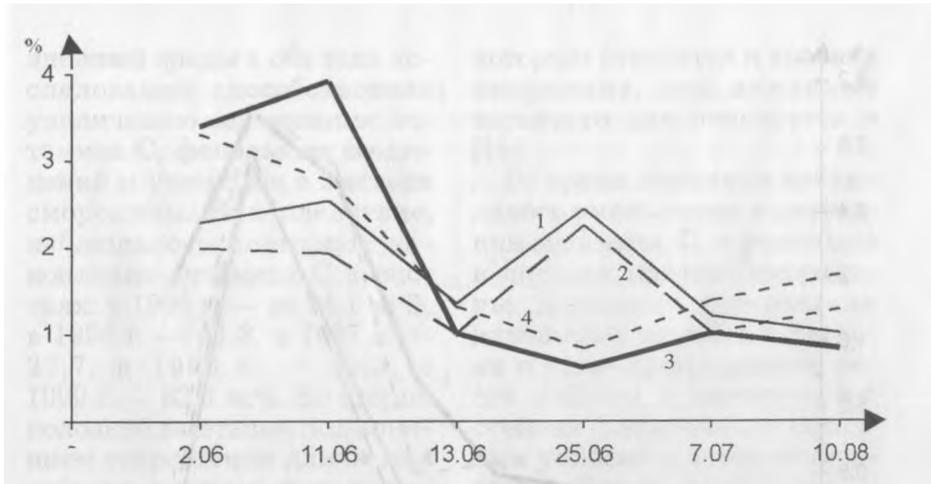


Рис. 5. Динамика содержания дисахаров в листьях красной смородины в 1998 г.

1 — Алтайская рубиновая, кустовая форма; 2 — Алтайская рубиновая, штамбовая форма; 3 — Замок Хаутона, кустовая форма, 4 — Замок Хаутона, штамбовая форма.

виями засухи, что подтверждается и в [5].

Таким образом, наибольшая скорость роста красной смородины наблюдалась в первой половине вегетации, однако наступление пика скорости роста побегов не зависело от сроков начала вегетации и условий увлажнения. Обнаружена возрастная тенденция смещения по годам периодов максимальной скорости роста к началу вегетации, что, по мнению ряда исследователей [2], отражает стратегию многолетних растений сформировать ассимилирующую поверхность в более ранние сроки вегетационного периода. В соответствии с фазами вегета-

ции наблюдалась следующая картина: в 1995 г. (3-й год жизни растения) пик скорости роста (0,4 см/сут) был зарегистрирован перед началом созревания ягод красной смородины (19.06), в 1996 и 1997 гг. (4-й и 5-й годы) — соответственно 0,93 и 0,98 см/сут — в фазу активного роста завязей (17.06.1996, 10.06.1997), а в 1998 г. (6-й год) — 0,75 см/сут — в фазу цветения (26.05.1998).

Можно предположить, что смещение пиков скорости роста является не только стратегией более раннего наращивания ассимилирующей поверхности, но и стремлением стареющего растения устранить конку-

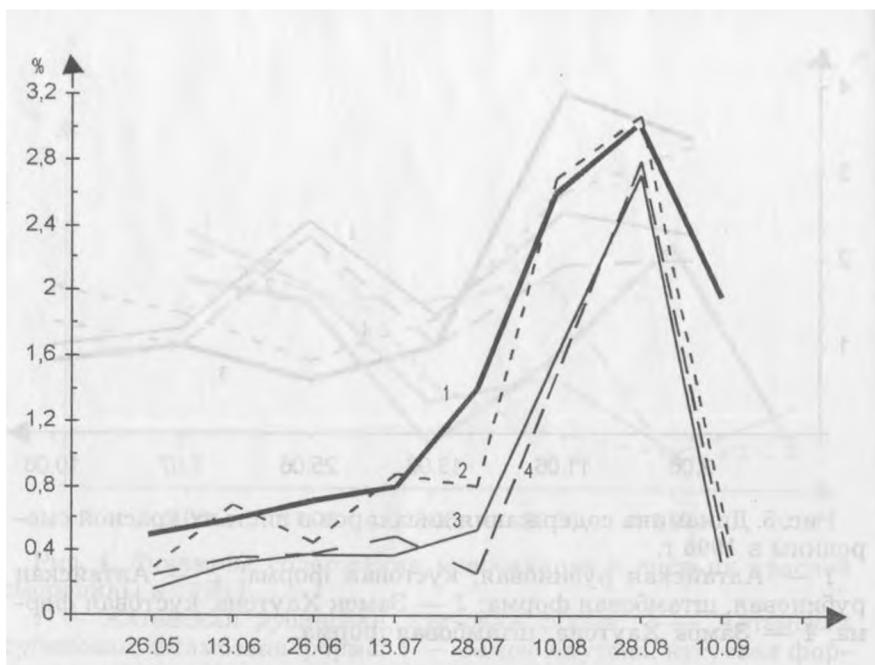


Рис. 6 . Динамика содержания фенольных соединений в листьях красной смородины в 1998г.

1 — Алтайская рубиновая, кустовая форма; 2 — Алтайская рубиновая, штамбовая форма; 3 — Замок Хаутона, кустовая форма; 4 — Замок Хаутона, штамбовая форма.

рению между растущими завязями и побегами в пользу первых. Разводя эти процессы во времени, растение тем самым повышает энергию полового размножения и, как следствие, избыточности этой адаптации, раньше заканчивает рост и лучше готовится к зимнему покою [11].

Окончание активного роста побегов у красной смородины, по-видимому, регулируется длиной дня, так как независимо от погодных условий вегетационного перио-

да оно приходится на одно и то же время — III декаду июля — и совпадает с окончанием репродуктивной фазы. Однако благодаря оптимальной влагообеспеченности растений в 1996 и 1997 гг. незначительный их рост наблюдался и в августе. В это время растение готовится к зимнему покою и акцепторная функция переходит к многолетним запасующим органам — побегам и корням. По-видимому, активизация этих акцепторов в сочетании с оптимальными условиями

внешней среды в оба года исследований способствовала увеличению содержания витамина С, фенольных соединений и углеводов в листьях смородины. Как следствие, наблюдалось повторное накопление витамина С в листьях: в 1995 г. — до 94,1 мг%, в 1996 г. — 41,3, в 1997 г. — 27,7, в 1998 г. — 32,3, в 1999 г. — 82,6 мг%. Во второй половине вегетации под влиянием сокращения длины дня система синтеза фенольных соединений перестраивается преимущественно на накопление ингибиторов роста [6]. В результате происходило увеличение содержания фенольных соединений в листьях красной смородины и их содержание составляло: в 1995 г. — 2,02 %, в 1996 г. — 1,53, в 1997 г. — 6,11, в 1998 г. — 1,95, в 1999 г. — 3,4% (рис. 6), хотя следует иметь в виду, что роль ингибиторов роста могут выполнять не только фенольные соединения, но и продукты их распада [14].

Увеличивалось также количество дисахаров в листьях растений, сформированных обоими способами, тогда как содержание моносахаров либо уменьшалось, либо оставалось, примерно, на одном уровне (см. рис. 4, 5). Накопление растворимых форм углеводов в листьях длиннодневных растений, к

которым относится и красная смородина, под влиянием короткого дня отмечается в [15].

Во время листопада наблюдалось уменьшение содержания витамина С и углеводов в листьях красной смородины. Динамика содержания изучаемых веществ в листьях и продолжительность роста побегов в значительной степени зависели от погодных условий в течение вегетации. Главным негативным фактором в условиях Удмуртии, подавляющим накопление фенольных соединений, но стимулирующим увеличение содержания аскорбиновой кислоты в листьях красной смородины, является засуха. При оптимальных уровнях влажности и температуры содержание аскорбиновой кислоты в листьях было наименьшим: это в I половине вегетации 1996 и 1997 гг., во II — 1997, 1998 и 1999 гг. Наибольшее содержание фенольных соединений в листьях наблюдалось в периоды оптимального увлажнения и температуры: в 1995 г. — III декаде июля (2,02%) и II декаде сентября (2,08%); в 1997 г. — I декаде августа (6,11%); в 1998 г. — III декаде августа (2,67%); в 1999 г. — I декаде сентября (3,45%). Однако независимо от погодных условий во второй половине вегетации во все годы иссле-

Таблица 1

**Длина годового прироста (см) красной смородины
в зависимости от способа формирования**

Сорт	1995 г.		1996 г.		1997 г.		1998 г.		1999 г.	
	куст.	штамб.								
Ранняя сладкая	17,7	33,8	26,6	46,0	32,4	48,3	22,6	17,3	8,7	18,6
Алтайская рубиновая	24,5	26,2	31,5	40,4	27,0	46,4	21,3	18,3	10,0	14,5
Ред Лейк	27,2	27,1	21,7	39,0	26,9	42,2	15,2	14,6	12,4	10,5
Сахарная	29,0	15,0	29,5	39,3	28,5	43,9	15,5	19,0	6,4	13,6
Замок Хаутона	25,0	14,3	18,8	30,2	20,2	37,8	20,8	15,1	10,7	10,3
Средние	24,7	23,3	25,6	39,0	27,0	43,7	19,1	16,9	9,6	13,6
F _{расч.}	5,4	4,3	6,1	5,1	4,3	7,6	5,2	4,6	6,9	7,1
F _{табл.}	3,9	3,9	3,9	3,9	3,9	3,9	3,9	3,9	3,9	3,9
НСР ₀₅	3,11	4,0	5,5	6,6	9,6	7,0	7,6	6,7	4,7	4,8

дований сохранялась тенденция к увеличению количества фенольных соединений в листьях красной смородины.

Наибольшая продолжительность роста побегов была зарегистрирована в 1997 г. — 87 дней при сумме осадков 248,9 мм, а наименьшая — 59 дней в 1998 г. при сумме осадков 104,2 мм.

Однако, по результатам наших исследований, продолжительность вегетативного роста не оказывает существенного влияния на длину годового прироста (табл. 1).

Наиболее четко просматривается возрастная зависимость: с 3-го по 5-й год жиз-

ни растений красной смородины увеличивались скорость роста побегов, а соответственно, и годовой прирост, тогда как в последующие два года (у 6- и 7-летних растений) скорость роста уменьшилась и длина прироста сократилась почти в 2 раза (табл. 1).

Особенности роста сортов красной смородины необходимо учитывать при выборе способа ее формирования. Для большинства изучаемых сортов с длинными однолетними побегами (Ранняя сладкая, Алтайская рубиновая, Ред Лейк и Сахарная) при формировании на штамбе необходима опора в виде

шпалеры, чтобы избежать развала куста и прогибания штамба от сильных ветров и дождя летом и под тяжестью снега зимой. У сорта Замок Хаутона с небольшим годовым приростом образуются компактные и устойчивые кусты, поэтому при формировании на штамбе опора для них не требуется.

Длина годового прироста в первый год исследований (1995 г.) у растений, сформированных на штамбе, в среднем по сортам была несколько ниже (23,3 см), чем у кустовых форм (24,7 см), что, вероятно, стало следствием пересадки в этот год растений, формируемых на штамбе (табл. 1). Особенно неблагоприятно пересадка повлияла на сорта Сахарная и Замок Хаутона, у которых длина побегов на штамбовых растениях была существенно меньше по сравнению с кустовыми: 12,2 и 14,7 см соответственно по способам формирования.

В последующие два года (1996 и 1997), характеризующиеся благоприятными погодными условиями, длина побегов у штамбовых форм значительно превысила таковую для кустовых растений, однако у смородины всех способов формирования наибольшая длина однолетних побегов по годам была зарегистрирована в 1997 г. (см.

табл. 1). В 1998 г. в связи с засушливыми погодными условиями длина однолетних приростов сократилась по сравнению с показателем предыдущего года исследований, причем у штамбовых (на 16,8 см) сильнее, чем у кустовых (на 7,9 см), по-видимому, вследствие меньшей засухоустойчивости штамбовых растений. Таким образом, в 1998 г. штамбовые растения почти всех сортов, кроме сорта Сахарная, отличались меньшей длиной однолетних побегов по сравнению с кустовыми (табл. 1).

1999 г. по погодным условиям мало отличался от 1998 г. и наблюдалось дальнейшее уменьшение длины однолетних побегов у красной смородины. Однако у штамбовых растений эта разница была меньше (3,3 см), чем у кустовых (9,5 см). Таким образом, в последний год исследований прирост побегов у красной смородины был наименьшим за весь период исследований, причем у растений, сформированных в виде куста, длина однолетних побегов была значительно меньше (9,6 см) по сравнению со штамбовыми (13,6 см).

В 1998-1999 гг. было обнаружено, что в листьях кустовых форм в период роста завязей и побегов содержание аскорбиновой кислоты и

фенольных соединений было несколько выше, чем у штамбовых растений (рис. 3, 6).

В течение 5 лет исследований наибольшая длина однолетних приростов была характерна для сортов Ранняя сладкая и Алтайская рубиновая, наименьшая — для сорта Замок Хаутона. Последний сорт характеризовался и наименьшим содержанием фенольных соединений и витамина С в листьях, что, по мнению некоторых авторов, присуще растениям со слабой зимостойкостью. Это подтвердилось и нашими наблюдениями: за период исследований гибель кустов этого сорта происходила только зимой и была наибольшей (50%) среди всех изучаемых сортов (Ранняя сладкая — 30%,

Алтайская рубиновая — 20%, Ред Лейк — 20%, Сахарная — 40%). Средние показатели имели растения сортов Ред Лейк и Сахарная (см. табл. 1).

Увеличение суммарного годовичного прироста у смородины, сформированной в виде куста и куста на штамбе, происходило с 1995 по 1997 г., т. е. в возрасте растений 3—5 лет (см. табл. 2). В дальнейшем (1998, 1999 гг.) он существенно сократился, что, по видимому, обусловлено старением ветвей (6-го и 7-го годы жизни) и засушливыми погодными условиями. Во все годы исследований прирост у штамбовых растений был в 3—4 раза меньше, чем у кустовых, поэтому первые имели и меньший объем кроны. Эти

Таблица 2

Суммарный годичный прирост побегов (см на 1 куст) смородины красной в зависимости от способа формирования

Сорт	1995 г.		1996 г.		1997 г.		1998 г.		1999 г.	
	куст.	штамб.								
Ранняя сладкая	1115	457	2075	814	3596	994	2712	624	1131	693
Алтайская рубиновая	1543	394	2457	775	2997	891	2556	639	1356	468
Ред Лейк	1714	429	1693	623	2986	846	1824	456	1612	383
Сахарная	1827	386	2301	719	3163	862	1860	678	932	439
Замок Хаутона	1575	279	1466	566	2242	660	2496	465	1391	368
Средние	1555	389	1998	699	2997	851	2290	572	1284	470

особенности необходимо учитывать при закладке плантаций красной смородины. Мы рекомендуем следующие схемы посадки: для кустовой смородины — 3х2 м, для штамбовой — 3х0,75 м.

Выводы

1. С 3-го по 5-й год жизни растений красной смородины (1995-1997 гг.) независимо от сорта происходило увеличение скорости роста побегов в лог-фазу, а соответственно, и годового прироста, тогда как в последующие 2 года (1998-1999) у 6- и 7-летних растений скорость роста уменьшалась и длина прироста сократилась почти в 2 раза.

2. В годы с благоприятной погодной (1996, 1997) штамбовые растения отличались большей длиной однолетних приростов от кустовых, тогда как в засушливых условиях эти различия либо сглаживались (1995 и 1999 гг.), либо имели противоположный характер (1998 г.).

3. В рамках одного вегетационного периода в листьях красной смородины наблюдалось 2 основных периода накопления аскорбиновой кислоты, моно- и дисахаров (полисахара в листьях красной смородины не обнаружены): 1-й — в фазу роста побегов и завязей, 2-й — в фазу останковки роста побегов. В кон-

це вегетации было зарегистрировано значительное увеличение содержания фенольных соединений в листьях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агроклиматические ресурсы Удмуртской АССР. Л.: Гидрометеоздат, 1974. — 2. *Головки Т. К., Гармаш Е. В.* Соотношение фотосинтеза и дыхания как показатель продуктивности и адаптивных реакций растений. — Физиол. растений, т. 44, № 6, 1997, с. 864-872. — 3. *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. — 4. *Занрометов М. Н.* Основы биохимии фенольных соединений. М.: Высш. шк., 1974. — 5. *Зотова О. Н.* Влияние некоторых условий выращивания картофеля на содержание витамина С. — Биохимия, № 2, 1953, с. 205 — 209. — 6. *Кефели В. И., Турецкая Р. Х. и др.* Фенольные соединения и их физиологические свойства. — Материалы 2-го Всесоюз. симпозиума по фенольным соединениям. Алма-Ата: Наука, 1973, с. 41-45. — 7. *Миллер М. С., Савицкая И. Н.* Практические занятия по физиологии растений. Л.: Изд-во пед. ин-та, 1974. — 8. *Плешков Б. П.*

Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1968. — **9**. *Пекнаев А. А.* Действие недостатка воды в почве на углеводный обмен озимой пшеницы в онтогенезе. — Сб. науч. тр.: Влияние разной влажности почвы на физиологию культурных растений. JL: Изд-во пед. ин-та, 1977, с. 45. — **10**. *Пустовойтова Т. Н., Жолкевич В. Н.* Основные направления в изучении влияния засухи на физиологические процессы у растений — Физиол. и биохимия культурных растений, т. 2, № 1, 1992, с. 14-26. — **11**. *Пучковский С. В.* Эволюция биосистем. Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та, 1994. — **12**. *Савицкая Н. Н.* Влияние неблагоприятных условий водоснабжения почвы на некоторые показатели обмена ячменя. — Влияние разной влажности почвы на физиологию культурных растений. JL: Изд-во пед. ин-

та, 1977. — **13**. *Спиридонова Н. С.* Аскорбиновая кислота в растениях. Свердловск: Средне-Уральское книжн. изд-во, 1968. **14**. *Стом Д. М., Калабина А. В.* Фенольные соединения и их физиологические свойства. — Материалы 2-го Всесоюз. симпозиума по фенольным соединениям. Алмата: Наука, 1973, с. 82-84. — **15**. *Цыбулько В. С., Жмурко В. В. и др.* Содержание углеводов, активность фитогормонов и интенсивность методов в апексах побегов растений в связи с их фотопериодической реакцией. — Физиол. и биохимия культурных растений. Киев: Наукова думка, т. 25, № 6, 1993, с. 565-569. — **16**. *Чиканова Е. А.* Биосинтез аскорбиновой кислоты в растениях в зависимости от фазы развития и некоторых факторов внешней среды. Автореф. канд. дис. Ташкент, 1961.

*Статья поступила
10 декабря 2001 г.*

SUMMARY

In the article dynamics of the content of polyfunctional substances (phenol compounds, sugars and vitamin C) in leaves is compared with regularities in growth of shoots as an example of functional interaction of donor and acceptor organs.