

УДК 633.31:581.133:58.036.5:631.811.98

## ВЛИЯНИЕ ХЛОРХОЛИНХЛОРИДА НА СОДЕРЖАНИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ, БЕЛКОВОГО И НЕБЕЛКОВОГО АЗОТА В ЗОНЕ КОРНЕВОЙ ШЕЙКИ ЛЮЦЕРНЫ И ЕЕ МОРОЗОСТОЙКОСТЬ

В. В. ГОМЕР, Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ

(Кафедра физиологии растений)

Ретарданты оказывают влияние на ключевые процессы жизнедеятельности растений: фотосинтез и дыхание, азотный и углеводный обмен. Действуя на многие стороны обмена веществ растительной клетки, ретарданты повышают устойчивость организма к неблагоприятным факторам среды, в том числе и к низким температурам [7, 8, 19].

Изучение морфологических и физиолого-биохимических изменений, вызываемых действием хлорхолинхлорида на люцерне, показало, что изменение роста ее надземных и подземных органов сопровождается существенными сдвигами в процессах фотосинтеза и дыхания и повышением морозостойкости растений [22, 23]. Такое действие препарата, безусловно, связано с его влиянием на многие звенья метаболизма растительной клетки.

Фундаментальные исследования, посвященные разработке физиологических основ морозостойкости растений, свидетельствуют, что адаптация к низким температурам сопровождается глубокими изменениями интенсивности и направленности обмена веществ, способствующими созданию условий для накопления ряда соединений, важнейшие из которых — углеводы и азотсодержащие соединения [15]. Наша работа посвящена изучению влияния хлорхолинхлорида на содержание растворимых углеводов, общего, белкового и небелкового азота в зоне корневой шейки люцерны до закаливания, в периоды закаливания, промораживания и возобновления вегетации растений.

### Методика

Опыты (3 серии) проводились в лаборатории физиологии растений Тимирязевской академии в 1982—1983 гг. Объектом исследования служила люцерна (*Medicago sativa* L.) Северная гибридная 69 (морозостойкий сорт) и Славянская местная (слабоморозостойкий сорт). Растения выращивали в климатической камере КТЛК-1250 в стеклянных литровых сосудах в песчаной культуре на питательной смеси Кнопа. В каждом сосуде оставляли по 6 растений. В фазу 3—4 настоящих листьев люцерну опрыскивали 60 % водным раствором хлорхолинхлорида в концентрации 4 г д. в. на 1 л. Расход рабочей жидкости 2,5 мл на сосуд. В контроле проводили опрыскивание водой. Световой период 16 ч в сутки, освещенность 70 Вт/м<sup>2</sup>, температура 20°, влажность песка 70 % полной влагоемкости. В фазу 6—7 настоящих листьев растения закаливали при 2° (фотопериод 16 ч в сутки), промораживали и отращивали по методике, описанной ранее [24].

Отбор растительных образцов для ана-

лизом проводился через 10 сут после обработки хлорхолинхлоридом (20°), в 1-ю (2°) и 2-ю (-3°) фазы закаливания, в период промораживания (-9) и в момент возобновления вегетации (5°). Корни отмывали от песка в проточной и дистиллированной воде и просушивали фильтровальной бумагой. Надземные органы срезали над поверхностью сосуда (1,5 см выше корневой шейки), корни — на 1,5 см ниже корневой шейки.

Зона корневой шейки выбрана для анализов не случайно, так как вегетативное возобновление люцерны весной в большей степени зависит от жизнедеятельности и устойчивости коронки и заложенных в ней и в стеблевой розетке почек [23].

Для определения суммарного количества всех растворимых сахаров использовали полумикрометод, предложенный Дюбойсом с сотрудниками [17]. Общий и небелковый азот определяли по методике [11], белковый азот — по разности между общим и небелковым.

Уровень значимости коэффициентов корреляции между содержанием углеводов, азотистых соединений в зоне корневой шейки и морозостойкостью люцерны обозначен в

таблицах звездочками (одной — существенно при уровне значимости 0,05, двумя — 0,01, тремя — при уровне значимости 0,001).

### Результаты исследований

**Динамика содержания углеводов.** До закаливания люцерны содержание растворимых углеводов в тканях корневой шейки колебалось в пределах 3,74—4,58 % (рис. 1). По мере прохождения фаз закаливания оно возрастало, достигая максимума (8,00—10,86 %) в период промораживания растений, а затем к моменту возобновления вегетации снижалось до 1,15—3,85 %. Темпы накопления и расходования углеводов зависели от сортовых особенностей культуры, температурных (закаливание и промораживание) и химических (обработка хлорхолинхлоридом) воздействий.

В исследованиях [9, 30] обнаружена высокая корреляция между уровнем морозо- и зимостойкости и содержанием в корнях и надземных органах растворимых углеводов во время закаливания люцерны. Результаты наших опытов свидетельствуют о том, что по мере прохождения фаз закаливания содержание растворимых углеводов в зоне корневой шейки изучаемых генотипов люцерны увеличивалось в 1,5—2,5 раза (рис. 1). В 1-ю фазу закаливания морозостойкий сорт по содержанию растворимых углеводов существенно превосходил слабоморозостойкий. К концу 2-й фазы закаливания не наблюдалось соответствия между содержанием растворимых углеводов и морозостойкостью генотипа. Слабоморозостойкий сорт Славянская местная накапливал в этот период даже несколько больше углеводов. Однако различия между сортами по содержанию углеводов были статистически незначимыми.

Количество растворимых углеводов не всегда является показателем высокой морозостойкости растений [20]. При медленном повышении морозов корреляция между морозостойкостью и содержанием углеводов наблюдалась только при температуре, близкой к летальной.

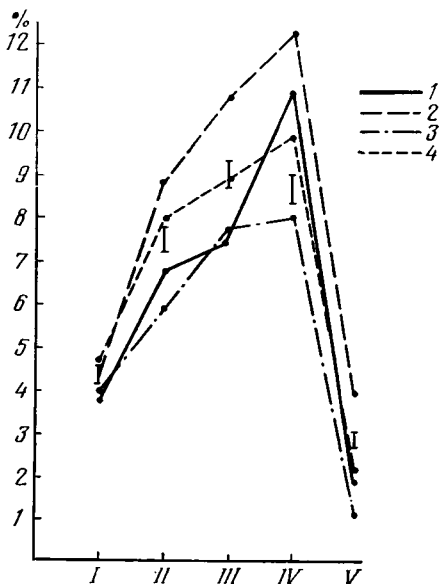


Рис. 1. Динамика содержания растворимых углеводов (% от сухой массы) в зоне корневой шейки двух генотипов люцерны при применении хлорхолинхлорида.

1, 2 — Северная гибридная; 3, 4 — Славянская местная; 1, 3 — без обработки (контроль); 2, 4 — обработка ССС; I — до закаливания (20°); II — 1-я фаза закаливания (2°); III — 2-я фаза закаливания (-3°); IV — промораживание (-9°); V — возобновление вегетации (5°).

исследованиях в период промораживания (-9°), когда люцерна находилась в предельно критических температурных условиях, максимально мобилизовались ее защитные функции и наблюдалось четкое соответствие между генотипической морозостойкостью и содержанием растворимых углеводов. Морозостойкий сорт люцерны в этот период по содержанию растворимых углеводов в тканях корневой шейки существенно превосходил слабоморозостойкий сорт. В целом по опыту в период закаливания — промораживание между содержанием растворимых углеводов и уровнем морозостойкости выявлена тесная положительная корреляция (табл. 1). Она была существенной для морозостойкого сорта ( $r=0,82 \div 0,98$ ).

Важным показателем, характеризующим устойчивость сорта, является количество углеводов, сохранившихся в растениях при выходе их из зимовки [2, 5]. После промораживания люцерны к моменту возобновления вегетации отмечено уменьшение количества растворимых углеводов в тканях корневых

Коэффициент корреляции между суммой содержания растворимых углеводов в зоне корневой шейки и морозостойкостью люцерны

Обработанные + необработанные растения (n=6)		Северная гибридная + Славянская местная (n=6)		Для всего опыта (n=12)
Северная гибридная	Славянская местная	обработанные	необработанные	
1-я фаза закаливания (2°)				
0,98***	0,78	0,79	0,94***	0,73**
2-я фаза закаливания (-3°)				
0,94**	0,70	0,93**	-0,45	0,66*
Промораживание (-9°)				
0,82*	0,80	0,87*	0,98***	0,93***
Возобновление вегетации (5°)				
0,92**	0,86*	0,96**	0,92**	0,91***

шек у обоих генотипов до 1,15—1,98 %. При этом установлен неодинаковый характер снижения содержания углеводов по отношению к уровню их содержания в 1-ю фазу закаливания растений. Содержание углеводов у морозостойкого сорта снизилось в 3,4 раза, а у слабо-морозостойкого сорта — в 5 раз. Существенные различия в сумме оставшихся углеводов и характере ее снижения у изучаемых генотипов люцерны определяются уровнем устойчивости к повреждающему фактору и степенью повреждения растений.

Установлено, что после снятия повреждающего фактора (промораживания) у морозостойкого сорта меньше подавленность фотосинтеза и меньше активность дыхательных процессов [25]. Это и обуславливало лучший, чем у слабоморозостойкого сорта, баланс в синтезе органического вещества. Известно также, что общепринятый признак повреждения от мороза — это большая пассивная утечка ионов и сахаров из поврежденных клеток [14]. Следовательно, потеря углеводов при подготовке корневых шеек люцерны, особенно слабоморозостойкого сорта, к анализу неизбежна.

К моменту возобновления вегетации выявлена тесная положительная коррелятивная зависимость между суммой растворимых углеводов, оставшихся в тканях корневых шеек изучаемых генотипов люцерны, и количеством выживших после промораживания растений ( $r=0,85 \div \div 0,92$ ). Таким образом, величина «содержание растворимых углеводов в зоне корневой шейки люцерны к моменту возобновления вегетации» может быть рекомендована в качестве биологического показателя для диагноза физиологического состояния растений после снятия повреждающего фактора.

Как уже отмечалось [25], через 10 сут после обработки люцерны хлорхолинхлорид ограничивал рост надземных органов, стимулировал рост корней, усиливал фотосинтетическую активность и незначительно изменял активность дыхания. Установлено также, что мощно развитая корневая система у обработанных ретардантом растений обуславливает более интенсивный отток углеводов из листьев в запасающие органы [1, 12]. В связи с этим естественно было ожидать, что хлорхолинхлорид будет способствовать большему накоплению углеводов в тканях корневых шеек обработанных растений люцерны. Результаты исследований подтвердили это предположение (рис. 1). Обработанные хлорхолинхлоридом растения по содержанию растворимых углеводов в тканях корневой шейки существенно превосходили необработанные. Эти различия усиливались в период закаливание — промораживание и оставались статистически доказуемыми к моменту возобновления вегетации лю-

черны. Максимальное накопление растворимых углеводов в период закаливания — промораживание и лучшая их сохранность в тканях корневых шеек к моменту возобновления вегетации характерны для обработанных растений и, несомненно, связаны с их повышенной устойчивостью и жизнеспособностью. Морозостойкость в вариантах с ретардантом была выше. Так, в контроле и при обработке у сорта Северная гибридная она равнялась соответственно 56 и 78 %, а у сорта Славянская местная — 23 и 39 % (НСР<sub>05</sub> 10,3 %).

В настоящее время, когда выяснилось, что при закалке у растений идут активные метаболические процессы (а не замирание жизнедеятельности), эффективное накопление углеводов в тканях корневых шеек обработанной хлорхолинхлоридом люцерны в условиях низких положительных температур связано с меньшей подавленностью роста, а также с повышенной термостабильностью фотосинтетического и дыхательного аппарата. Несмотря на отсутствие строгой корреляции между морозостойкостью генотипа и содержанием растворимых углеводов в зоне корневой шейки в период закаливания люцерны наблюдается соответствие между этими показателями, особенно в период действия низких критических температур и к моменту возобновления вегетации. Повышенное содержание углеводов в период закаливания растений способствует формированию более высокой морозостойкости. Содержание углеводов в корневой шейке в период промораживания может характеризовать степень устойчивости к низким температурам. В качестве теста на выживаемость растений после снятия повреждающего фактора целесообразно использовать величину «максимальное содержание растворимых углеводов к моменту возобновления вегетации люцерны».

Динамика содержания азотистых соединений. По содержанию азотистых соединений в зоне корневой шейки люцерны в фазу 5—6 настоящих листьев при оптимальных условиях выращивания существенных различий между изучаемыми вариантами опыта не обнаружено (рис. 2). В контроле содержание общего азота колебалось в пределах 1,94—1,95 %. При этом большая часть азота (85,6—86,2 %) приходилась на долю белкового.

Как уже отмечалось, обработка хлорхолинхлоридом ограничивает рост надземных органов и стимулирует рост корней люцерны. В опытах [27, 28, 29] на проростках пшеницы указывается, что существует прямая связь между интенсивностью роста корней и накоплением в них белков. Установлено также, что градиент накопления общего азота под влиянием хлорхолинхлорида смещается к корневой шейке. Аналогичного действия хлорхолинхлорида на люцерне не выявлено. Через 10 сут после обработки ретардантом изменения в содержании форм азота

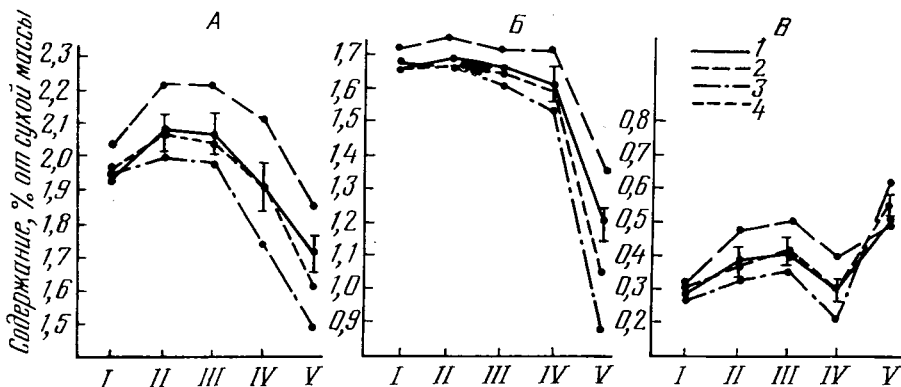


Рис. 2. Динамика содержания азотистых соединений (% от сухой массы) в зоне корневой шейки двух генотипов люцерны при применении хлорхолинхлорида.

А — общий, Б — белковый, В — небелковый азот. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

были статистически недоказуемыми (рис. 2). Отношение белкового азота к небелковому, ковенно характеризующее интенсивность синтеза белка, было выше в контроле (5,9—6,2), причем увеличение интенсивности синтеза белка наблюдалось на слабоморозостойком сорте Славянская местная.

Закаливание люцерны при 2° в течение 5 сут оказало положительное влияние на накопление азотистых соединений в зоне корневой шейки (рис. 2). Увеличение содержания в ней общего азота на 0,04—0,18 % происходило за счет как белкового азота (0,01—0,3 %), так и небелкового (0,05—0,15 %). В 1-ю фазу закаливания морозостойкий сорт и обработанные хлорхолинхлоридом растения эффективнее, чем слабоморозостойкий сорт и необработанные растения, накапливали общий, белковый и небелковый азот в зоне корневой шейки люцерны (по содержанию общего и небелкового азота разница была существенной). Большинство исследователей, констатировавших повышение содержания азотистых соединений при закаливании, рассматривали это явление как защитную реакцию организма к холоду и отмечали прямую зависимость между накоплением этих соединений и морозостойкостью растений [3, 6, 26]. В целом по нашим опытам в 1-ю фазу закаливания люцерны (табл. 2) между содержанием азотистых соединений в тканях корневой шейки и морозостойкостью люцерны выявлена прямая коррелятивная зависимость ( $r=0,59 \div 0,83$ ). Наиболее значительная она была по содержанию общего и небелкового азота. По общему азоту коэффициент корреляции колебался в пределах 0,54—0,83, по небелковому 0,66—0,94. Корреляционная связь была существенной для морозостойкого сорта и обработанных хлорхолинхлоридом растений.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между содержанием общего (О), белкового (Б) и небелкового (Н) азота в зоне корневой шейки и морозостойкостью люцерны

Обработанные + необработанные растения (n=6)										Северная гибридная + Славянская местная (n=6)						Северная гибридная + Славянская местная (n=12)								
Северная гибридная					Славянская местная					обработанные			необработанные			О			Б			Н		
О	Б	Н	О	Б	Н	О	Б	Н	О	Б	Н	О	Б	Н	О	Б	Н	О	Б	Н				
0,83*	0,40	0,83*	0,54	-0,12	0,72	0,89*	0,58	0,94**	0,65	0,25	0,66	0,83***	0,59*	0,83***	0,59*	0,83***	0,83***	0,83***	0,59*	0,83***	0,83***			
0,79	0,65	0,93**	0,51	-0,11	0,48	0,80	0,66	0,88*	0,48	0,32	0,50	0,75**	0,57*	0,79**	0,75**	0,57*	0,79**	0,57*	0,79**	0,79**	0,79**			
0,56	0,33	0,71	0,72	0,42	0,81	0,77	0,72	0,77	0,67	0,37	0,82*	0,71**	0,68*	0,77**	0,71**	0,68*	0,77**	0,68*	0,77**	0,77**	0,77**			
0,89*	0,86*	-0,02	0,45	0,73	-0,94**	0,82*	0,88*	-0,77	0,95**	0,97**	-0,79	0,91***	0,94***	-0,80***	0,91***	0,94***	-0,80***	0,91***	0,94***	-0,80***	-0,80***			

1-я фаза закаливания (2)

2-я фаза закаливания (-3)

Промораживание (-9°)

Возобновление вегетации (5°)

В процессе закаливания (2-я фаза,  $-3^{\circ}$ ) содержание общего и белкового азота в тканях корневой шейки снизилось, а небелкового — возросло. Результаты прямого промораживания свидетельствуют о том, что повышенное содержание небелкового азота в этот период связано с приспособлением растений к действию низких температур. Для морозостойкого сорта и обработанных растений корреляционная связь была статистически доказуемой ( $r=0,88 \div 0,93$ ).

Известно, что нелетальное охлаждение вызывает гидролиз белков и повышает содержание небелковых форм азота. При летальном промораживании снижается содержание свободных аминокислот в корнях за счет активации дезаминаз [15]. Установлено также, что после промораживания дрожжей из них вымывается значительное количество белка, углеводов, неорганических солей и кофакторов [3]. В некоторых опытах [22] выживание каллусов определяли по вымыванию аминокислот. Следовательно, в период промораживания люцерны, когда организм попадает в предельно критическую ситуацию, естественно ожидать снижения содержания азотистых соединений за счет гидролиза белков, дезаминирования аминокислот и потерь этих веществ при подготовке корневых шеек к анализу (в процессе отмывки корней от песка). Результаты анализов подтвердили это предположение. Степень снижения содержания азотистых соединений зависела от морозостойкости и поврежденности растений. Отмечено существенное снижение содержания азота, особенно небелкового (до 22—43 %) относительно уровня, наблюдаемого во 2-ю фазу закаливания, причем минимальное снижение содержания небелкового азота характерно для морозостойкого сорта (28 %) и обработанных хлорхолинхлоридом растений (22 %), что может являться косвенным свидетельством меньшей поврежденности люцерны в этих вариантах. В период промораживания люцерны выявлено наибольшее соответствие между содержанием азота и уровнем морозостойкости. По содержанию общего, белкового и небелкового азота морозостойкий сорт и растения, обработанные хлорхолинхлоридом, существенно превосходили слабоморозостойкий сорт и необработанные растения. В целом по опыту, несмотря на снижение содержания азотистых соединений, выявлена прямая связь между их содержанием и уровнем морозостойкости люцерны ( $r=0,68 \div 0,78$ ). Для отдельных изучаемых факторов уровень значимости выявленной корреляционной связи был несущественным.

Значительные изменения содержания азотистых соединений происходили после промораживания к моменту возобновления вегетации. В тканях корневой шейки люцерны резко возросло содержание небелкового азота при одновременном снижении общего и белкового азота, что несомненно, свидетельствует о нарушении обменных процессов у растений после снятия повреждающего фактора. Увеличение содержания небелковой фракции происходило в основном за счет уменьшения содержания белкового азота, которое является следствием того, что интенсификация гидролитических процессов после повреждающего действия отрицательных температур перекрывает эффект повышения количества белкового азота в процессе синтеза [4]. Снижение содержания белкового азота до 59—71 % и увеличение содержания небелкового до 26—41 % от общего азота, а также уменьшение отношения белкового азота к небелковому до 1,4—2,8 к моменту возобновления вегетации люцерны подтвердили это предположение. В вариантах с хлорхолинхлоридом наблюдалась меньшая подавленность синтеза белка, отношение белкового азота к небелковому было в 1,2—1,4 раза выше, чем в контроле.

Известно, что растения начинают расходовать белки, когда у них остается всего 2—4 % сахаров [10]. Следовательно, низкое содержание растворимых углеводов (1,15—1,98 %) в тканях корневой шейки люцерны в контроле обуславливало больший расход белков, чем у обработанных хлорхолинхлоридом растений, где в тканях корневых шеек к моменту возобновления вегетации сохранилось больше углеводов — 2,15—

3,85 % (рис. 1). Между содержанием общего и белкового азота к моменту возобновления вегетации люцерны и количеством выживших растений после снятия повреждающего фактора выявлена прямая связь (по опыту  $r=0,91 \div 0,94$ , по изучаемым факторам  $r=0,45 \div 0,97$ ).

Небелковый азот в растениях после действия отрицательных температур накапливается в виде аммиака, что действует отравляюще на меристематические ткани. Кроме того, значительное накопление небелковых фракций в этот период создает крайне неблагоприятные условия для жизнедеятельности ослабленных, но еще неповрежденных органов [18, 19]. В тканях корневых шеек растений слабоморозостойкого сорта и в вариантах без обработки ретардантом наблюдалось повышенное содержание небелкового азота. Выявлена обратная зависимость между его содержанием к моменту возобновления вегетации и количеством выживших растений после снятия повреждающего фактора (по опыту  $r=-0,80$ ).

Наиболее тесная зависимость между содержанием общего, белкового, небелкового азота в корневой шейке люцерны и уровнем морозостойкости наблюдалась в период промораживания и к моменту возобновления вегетации. Повышенное содержание азотистых соединений в период закаливания является адаптивным признаком. По характеру снижения и уровню содержания азотистых соединений, особенно небелкового азота, в период промораживания можно оценивать морозостойкость и степень поврежденности растений. В период закаливания — промораживания обнаружена прямая связь между содержанием азотистых соединений и уровнем морозостойкости люцерны. Уровень ее значимости был существенным для морозостойкого сорта и обработанных хлорхлинхлоридом растений. К моменту возобновления вегетации о состоянии растений, степени повреждения, сопротивляемости повреждающему фактору в известной мере можно судить по уровню минимального содержания небелкового азота и степени подавленности синтеза белка.

В период закаливания люцерны хлорхлинхлорид способствовал накоплению азотистых соединений в зоне корневой шейки. Увеличение содержания общего азота происходило за счет как белкового, так и небелкового азота. В период промораживания и к моменту возобновления вегетации для обработанных растений характерна меньшая, чем в контроле, дестабилизация обменных процессов.

Таким образом, в течение всего эксперимента при любых температурных режимах в зоне корневой шейки люцерны морозостойкого сорта и обработанных хлорхлинхлоридом растений содержание азотистых соединений было выше, а дестабилизация обменных процессов в период действия и последствия повреждающего фактора была меньше, чем у растений слабоморозостойкого сорта и необработанных растений.

### Выводы

1. Обработка люцерны хлорхлинхлоридом способствует накоплению растворимых углеводов в зоне корневой шейки люцерны, повышению устойчивости и сопротивляемости низким критическим температурам, в результате чего обработанные растения к моменту возобновления вегетации имеют достаточный для активной жизнедеятельности энергетический запас углеводов.

Физиологическое состояние растений в период промораживания и к моменту возобновления вегетации после снятия повреждающего фактора можно оценивать по динамике накопления и расходования растворимых углеводов в зоне корневой шейки люцерны.

2. Изменения азотного обмена в зоне корневой шейки люцерны, вызванные действием хлорхлинхлорида, были аналогичны изменениям под действием закаливающих температур и способствовали формированию повышенной устойчивости и сопротивляемости повреждающему действию отрицательных температур. Накопление общего, белкового и небелкового азота в этой зоне в период закаливания является адаптивным признаком.

При наличии сортов-тестов по содержанию небелкового азота и степени подавленности синтеза белка к моменту возобновления вегетации люцерны можно судить о состоянии растений, степени повреждения и сопротивляемости повреждающему действию отрицательных температур.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Арутюнян Г. А., Асмаева А. П., Авунджян Э. С. Влияние предпосевного замачивания семян в растворах хлорхлорида на динамику накопления сахаров в проростках пшеницы. — Сб. науч. тр. НИИ земледелия АрмССР, Эчмиадзин, 1979, с. 32—40. — 2. Бондаренко В. И., Пиштунов В. И., Хмара В. В. Зимовка озимых хлебов. Днепропетровск, 1972. — 3. Бухольцев А. Н. Биохимические особенности проростков кукурузы, закаленных к холоду постоянно пониженной и переменными температурами. — В кн.: физиолог. механизмы адаптации и устойчивости у растений. Новосибирск.: Наука, Сиб. отд. АН СССР, 1972, с. 84—96. — 4. Винтер А. К. Заморозки и их последствие. Новосибирск.: Наука, 1981. — 5. Гойса Н. И., Ковтун И. И., Гаценко Р. В. О возможности использования содержания растворимых углеводов в растениях озимой пшеницы для оценки результатов перезимовки. — Тр. Укр. Научно-иссл. гидромет. ин-та, 1975, вып. 139, с. 59—66. — 6. Грунина Л. К. Особенности химического состава дикорастущих бобовых трав в Большеземельской тундре. — В кн.: Физиология и биохимия многолетних трав на Севере. Л.: Наука, 1982, с. 103—118. — 7. Деева В. П. Ретарданты — регуляторы роста. Минск: Наука и техника, 1980. — 8. Задонцев А. И., Пикуш Г. Р., Гринченко А. Л. Хлорхлорид в растениеводстве. М.: Колос, 1973. — 9. Иванов А. И. Люцерна. М.: Колос, 1980. — 10. Куперман Ф. М. Моисейчик В. А. Выпревание озимых. Л.: Гидрометеиздат, 1977. — 11. Методические указания по отбору проб растений, определению в них азота, фосфора и калия. М.: ЦИНАО, 1980. — 12. Назаров Р. С. Влияние ретарданта тур на углеводный обмен хлопчатника при различной водообеспеченности. — Докл. АН УзССР, 1975, № 9, с. 53—54. — 13. Оглезнева В. В. Влияние окультуренности почв и минеральных удобрений на устойчивость люцерны и протекающие в ней биохимические процессы. — Автореф. канд. дис. М., 1963. — 14. Палта Дж. П., Ли П. Х. Свойства клеточных мембран в связи с повреждениями при заморозании. — В сб.: Холодостойкость растений / Пер. с англ. М.: Колос, 1983, с. 79—96. — 15. Петровская-Баранова Т. П., Жукова Е. А. Белки и аминокислоты корней пшеницы в условиях низких температур. — Бюл. Гл. бот. сада, 1977, вып. 103, с. 68—74. — 16. Петровская-Баранова Т. П.

Физиология адаптации и интродукции растений. М.: Наука, 1983. — 17. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1976. — 18. Попов Р. С. Особенности в азотном обмене в растениях при заморозках. — В кн.: Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. М.: Колос, 1969, с. 196—203. — 19. Попов Р. С. Влияние заморозков на продуктивность и азотный обмен растений в условиях Якутии. — Автореф. канд. дис. Л., 1980. — 20. Проценко Д. Ф., Колоша О. И. Физиология морозостойкости сортов озимых культур. Киев: Киев. ун-т, 1969. — 21. Регуляторы роста растений / Под ред. Г. С. Муромцева. М.: Колос, 1979. — 22. Сугавара И., Сакаи А. Закаливание к холоду каллусов топинамбура. — В сб.: Холодостойкость растений / Пер. с англ. М.: Колос, 1983, с. 158—167. — 23. Тарковский М. И. Люцерна. М.: Колос, 1974. — 24. Третьяков Н. Н., Паничкин Л. А., Гомер В. В. Изменение морозостойкости люцерны под влиянием ретардантов. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 5, с. 27—32. — 25. Третьяков Н. Н., Гомер В. В. Изменение морозостойкости, фотосинтеза и дыхания у люцерны под влиянием хлорхлорида. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 1, с. 178—181. — 26. Трунова Т. И. Физиология закаливания озимых злаков к морозу низкими положительными температурами. — Автореф. докт. дис. М., 1979. — 27. Ширакян Э. Х. Влияние СССР на рост и содержание общего азота в проростках пшеницы. — Сб. науч. тр. НИИ земледелия МСХ АрмССР, 1969 (1970), с. 263—268. — 28. Ширакян Э. Х., Авунджян Э. С. Действие ретарданта СССР на динамику роста, содержания различных видов азота и нуклеиновых кислот в проростках пшеницы. — Тр. Арм. НИИ земледелия. Ереван, 1972 (1973), с. 139—145. — 29. Ширакян Э. Х., Авунджян Э. С. Распределение отдельных форм азота и нуклеиновых кислот в проростках пшеницы при воздействии СССР. — Докл. Всесоюз. акад. с.-х. наук, 1973, № 9, с. 5—7. — 30. Чапурин В. Ф. Динамика накопления сахаров в тканях люцерны в процессе закаливания. — Бюл. НТИ ВНИИ зерновых и крупяных культур, 1979, т. 25, с. 13—17. — 31. Hansen J. A., Nossal P. M. — Biochim et. biophys. acta, 1955, vol. 16, N 4, p. 502—512.

Статья поступила 27 июня 1984 г.

## SUMMARY

Chlorcholinechlorid encourages the accumulation of soluble carbohydrates in the root neck zone of alfalfa. Changes in nitrogen metabolism caused by its action result in higher frost-hardiness and viability of plants.

Correlative dependencies are found between soluble carbohydrates and nitrogenous compounds content, and frost-hardiness of two alfalfa genotypes opposite as to frost-hardiness. The article shows the possibility to evaluate physiological condition of plants according to these factors during the period of action and afteraction of the injuring factor.