

УДК 582.866:631.535

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРИДАТОЧНЫХ КОРНЕЙ У ЗЕЛЕНЫХ ЧЕРЕНКОВ ОБЛЕПИХИ КРУШИНОВИДНОЙ

В. В. ФАУСТОВ, В. И. АВДЕЕВ, В. В. ОМЕЛЬЧУК
(Кафедра плодоводства)

При размножении плодовых растений методом зеленого черенкования в изолированных частях побега идут восстановительные физиологобиохимические процессы, приводящие к регенерации придаточной корневой системы. За последние годы наряду с разработкой индустриальной технологии вегетативного корнесобственного выращивания здорового посадочного материала многих плодовых и декоративных культур проводятся исследования биологических закономерностей, лежащих в основе адвентивного ризогенеза [1, 6, 16]. Более детальное изучение физиологических особенностей дифференциации придаточных корней у зеленых черенков конкретных садовых пород представляет не только теоретический интерес, но и позволяет найти пути повышения производственной эффективности черенкования и в целом прогрессивной технологии корнесобственного размножения посадочного материала.

В настоящей работе приводятся результаты исследований физиологии придаточного корнеобразования у зеленых черенков облепихи крушиновидной, рассматривается влияние синтетических регуляторов роста и типа черенка на обменные процессы, протекающие при репродуктивной регенерации. В специальной литературе многие вопросы направленной дифференциации адвентивных структур стеблевых частей побега освещены слабо, особенно мало сведений по укоренению зеленых черенков облепихи, а имеющиеся носят фрагментарный характер [2, 21].

Методика исследований

Опыты проводили в 1972—1984 гг. на Плодовой опытной станции Тимирязевской академии. Зеленые черенки заготавливали с корнесобственных маточных насаждений облепихи, заложенных на станции укорененными черенками. Ростовые побеги черенковали в фазы начала роста (середина июня), интенсивного роста (конец июня) и его затухания (середина и конец июля). Черенки с 8—10-ю листьями обрабатывали водным раствором индолилмасляной кислоты (ИМК) концентрацией 50 мг/л в течение 18 ч, после чего их укореняли в пленочных крупногабаритных укрытиях в условиях искусственного тумана в соответствии с методикой, принятой в ТСХА [13]. В контрольных вариантах зеленые черенки обрабатывали водой. В каждом варианте опыта в зависимости от года было от 105 до 1000 черенков. Автоматически регулируемый электрообогрев субстрата обеспечивал поддержание температуры в зоне 0—20 см, в пределах 24—27°.

Интенсивность фотосинтеза определяли путем оценки накопления углерода в листьях в динамике [4, 5], дающей достаточно сравнимые результаты. Формы

хлорофилла устанавливали спектрометрически в ацетоновой вытяжке [3]. При определении содержания углеводов в каждом варианте опыта фиксировали в течение 15—20 мин в аппарате Коха по 60—70 черенков, которые затем высушивали при температуре 40—50°. Содержание крахмала определяли при помощи кислотного гидролиза, растворимые сахара — по Бертрану [8] в 3-кратной повторности. Содержание сухих веществ устанавливали высушиванием 30—40 черенков при 105° до постоянной массы.

При определении дыхательного газообмена конкурентные ингибиторы фторид натрия 0,05 моля, малоновая кислота 0,01 моля или вода (в контрольных вариантах) вводили в растительные ткани вакууминфильтрацией. Общее и остаточное дыхание оценивали через 1 ч после введения водных растворов ферментных ядов или воды по Н. Н. Иванову [7] по выделению углекислоты растительными пробами. Продолжительность экспозиции 3 ч, после чего навески высушивали и рассчитывали интенсивность дыхания (в мг выделенной CO₂ на 10 г сухого вещества). Повторность 4-кратная. При работе с дыхательными

ядами были учтены критические замечания О. А. Семихатовой [10, 11], касающиеся методики проведения анализов и интерпретации полученных результатов. При анализе содержания разных форм азотных и фосфорных соединений сжигание растительного материала проводили смесью хлорной и серной кислот по К. Е. Гинзбург и Г. М. Щегловой [9]. Белки осаждали 5 % трихлоруксусной кислотой, аммиак от-

гоняли на аппаратах микро-Кельдаля, фосфор — калориметрически [9]. Содержание небелковых и минеральных форм азота и фосфора вычисляли по разности между общими и белковыми. Повторность 4-кратная.

Биометрическую обработку результатов исследований проводили общепринятыми методами [17] с использованием математико-статистических таблиц [22].

Укореняемость в зависимости от типа черенков и обогрева субстрата

Для зеленых черенков облепихи характерна высокая регенерационная способность при укоренении в условиях искусственного тумана и обработке ауксиновыми регуляторами роста (ИМК). Маточные растения облепихи формируют разветвленные ростовые побеги, интенсивно растущие в длину продолжительное время, обычно с I декады июня до конца июля. С их ростом в длину коррелятивно связано радиальное утолщение стеблей, обусловленное меристематической активностью вторичных образовательных тканей — феллогена, в основном — камбия. Ранее [14] было показано, что митотическая активность камбимальных инициалей обуславливает заложение и дифференциацию гистогенов придаточного корня в стебле черенка и этим непосредственно определяет укореняемость и последующее развитие зеленых черенков, включая корневую и надземную системы. Отсюда становится понятным, что продолжительный период линейного и затем верхушечного роста ростовых побегов и связанная с ним активная камбимальная деятельность в совокупности определяют высокую способность черенков к формированию придаточных корней, как это и наблюдалось в наших опытах.

Проведенные исследования свидетельствуют, что при всех сроках черенкования в условиях пленочных укрытий укореняемость зеленых черенков практически не зависит от обогрева субстрата. Однако при поддержании постоянной температуры субстрата в пределах 24—27° черенки формируют на 30—50 % больше придаточных корней, чем в условиях без обогрева (табл. 1). Следует также подчеркнуть, что при позднем, 3-м сроке черенкования укореняемость черенков и число корней 1-го порядка ветвления были ниже, чем при черенковании в ранние сроки. Более детальное изучение влияния обогрева субстрата на развитие придаточных корней позволило выявить, что при всех сроках учета обогрев субстрата стимулирует формирование большего числа корней 1-го порядка независимо от зоны побега и типа черенка (табл. 2). Следует также отметить, что зеленые черенки с верхней части побега и с боковым ветвлением лучше укореняются и в последующем лучше развиваются, чем черенки из нижней зоны побега и без разветвлений. Эта особенность укоренения черенков отличает облепиху от других плодовых пород, например, от яблони, вишни, сливы, смородины (табл. 2).

При укоренении зеленых черенков облепихи внешним морфологическим признаком нормального протекания процессов корнеобразования является акропетальное пожелтение и затем опадение листьев. При этом на первых этапах ризогенеза наблюдается снижение содержания зеленых пигментов в листьях нижней части черенка, а позже эти изменения прослеживаются и в листьях на апикальной части. В процессе корнеобразования наиболее интенсивно идет разрушение хлорофилла *a*, особенно к моменту массового укоренения черенков на обогреваемом субстрате, а на 15-й день укоренения отмечается почти полное разрушение обоих фракций пигmenta и опадение листьев в базальной зоне черенка (табл. 3). На маточных растениях содержание обоих фракций хлорофилла в этот период стабильное (в пределах ошибки опыта), но в нижних, отмирающих листьях побега отмечается их деградация. Таким образом, при укоренении зеленых черенков облепихи наблюдается гидролиз хлорофиллов содержащих пигментов, продукты которого, вероятно,

Таблица 1

Укореняемость зеленых черенков облепихи в зависимости от сроков черенкования и обогрева субстрата (среднее за 1975—1977 гг.)

Сорт или форма	Тип черенка	Укореняемость, %		Число корней 1-го порядка, шт. на черенок	Длина прироста, см
		средняя	доверительные границы при Р ₉₅		
1-й срок черенкования					
Новость Алтая	B	99,7 100	97,8—100 98,2—100	6,0 8,2	5,7 7,9
	H	100 100	98,2—100 98,2—100	4,1 7,1	9,8 8,4
Витаминная	B	98,6 100	94,3—99,2 98,2—100	6,9 12,1	5,8 8,4
	H	93,4 99,4	89,0—96,1 97,0—100	5,1 9,8	11,6 12,2
Мужская форма	B	96,7 99,8	92,2—98,9 97,8—100	8,4 9,4	4,7 6,4
	H	90,1 98,9	82,6—92,3 94,3—99,2	5,2 6,9	11,0 6,8
2-й срок черенкования					
Новость Алтая	B	98,4 100	94,2—99,7 98,2—100	3,1 7,9	4,7 6,8
	C	94,6 98,9	86,6—97,5 94,5—99,4	5,3 7,2	5,4 7,3
Витаминная	H	96,9 90,7	93,2—98,1 80,3—92,5	2,9 5,9	5,3 5,0
	B	97,7 98,9	94,3—99,4 94,5—99,4	12,1 9,4	9,7 5,6
Мужская форма	C	95,2 99,7	91,1—98,2 97,8—100	4,7 8,8	6,8 4,9
	H	83,7 80,3	80,4—89,6 71,9—84,5	2,0 6,1	2,4 3,5
Новость Алтая	B	98,9 99,7	96,9—99,2 97,8—100	6,9 6,9	7,8 5,1
	C	95,4 98,9	88,7—97,3 94,3—99,2	5,8 5,4	10,4 4,9
Витаминная	H	94,5 97,2	88,1—96,3 93,2—98,1	3,2 5,1	9,6 5,0
3-й срок черенкования					
Новость Алтая	B	91,2 93,2	86,4—98,7 83,3—96,3	3,7 6,9	0,8 4,5
	C	96,1 86,2	91,7—98,2 81,5—90,4	5,4 7,2	2,2 5,8
Витаминная	H	89,9 79,9	83,2—95,1 71,9—84,5	3,2 4,8	0,9 4,7
	B	98,6 90,1	94,2—100 83,0—92,5	10,8 10,8	2,0 6,8
Мужская форма	C	93,9 82,7	89,5—96,6 75,9—87,7	6,7 7,2	0,9 5,2
	H	56,8 48,6	48,7—63,2 41,8—64,6	2,9 4,7	0,4 4,8

Сорт или форма	Тип черенка	Укореняемость, %		Число корней 1-го порядка, шт. на черенок	Длина прироста, см
		средняя	доверительные границы при P_{95}		
Мужская форма	B	84,4 85,7	75,9—87,7 79,1—92,6	5,3 5,9	0,8 3,8
	C	72,1 80,2	62,6—75,8 71,9—84,5	9,9 4,8	1,2 2,9
	H	64,7 61,4	54,3—72,4 51,9—73,1	2,2 4,0	0,8 2,4

П р и м е ч а н и я. 1. Здесь и в табл. 2 и 3 В — верхняя, С — средняя, Н — нижняя части годичного побега и соответственно типы черенков. 2. В числителе — черенки без обогрева, в знаменателе — на обогреваемом субстрате.

реутилизируются и используются в синтетических процессах при дифференциации черенками придаточных корней, как это было ранее показано на вишне, сливе и крыжовнике [15, 18].

Углеводный обмен

В процессе укоренения зеленых черенков облепихи в них снижается содержание сухого вещества. Это связано, вероятно, с тем, что при укоренении черенков, особенно в первые дни, они расходуют более значительное количество пластических веществ на дыхание, чем материнские побеги. При определении сухих веществ отдельно в стеблях и листьях черенков на всех этапах корнеобразования выявлено, что основное снижение содержания сухих веществ идет в листьях, причем в начале укоренения в стеблях происходит их накопление, более интенсивно в вариантах с обработкой черенков ИМК (табл. 4). Особенно заметное уменьше-

Таблица 2

Развитие корневой системы у укорененных черенков облепихи сорта Новость Алтая
(в числителе — черенки с боковыми побегами, в знаменателе — без них)
в зависимости от обогрева субстрата (К — без обогрева и О — с обогревом)
при черенковании в период интенсивного роста побегов (среднее за 1976—1977 гг.)

Зона побега	Число корней 1-го порядка, шт. на черенок		Средняя длина корня 1-го порядка, см		Общая длина корней 1-го порядка, см на черенок	
	К	О	К	О	К	О
14-й день укоренения черенков						
B	19,1 17,8	29,7 18,9	8,6 7,3	6,9 9,0	164 131	182 178
H	24,2 9,3	29,3 24,6	5,8 6,2	6,7 7,1	146 58	194 175
Осенняя ревизия черенков						
B	7,6 4,4	10,4 7,1	10,2 9,8	9,8 10,9	77 43	103 78
H	6,2 3,8	9,4 6,6	14,7 13,5	13,2 17,4	86 59	91 108
Весенняя ревизия черенков (после перезимовки на месте укоренения)						
B	7,0 4,2	9,1 7,0	12,4 9,9	10,1 11,2	79 41	90 85
H	5,9 3,7	8,2 6,0	16,7 12,9	13,0 16,4	64 48	107 98

Таблица 3

Содержание хлорофилла в листьях побегов маточных растений
и зеленых черенков облепихи сорта Новость Алтая в процессе укоренения

Дни укоренения	Часть черенка или побега	a+b		В т. ч., мг/дм ²		a:b
		мг/дм ²	%	a	b	
Маточные растения						
0	В	1,80	100	1,30	0,50	2,6
	Н	1,64	100	1,24	0,40	3,1
5	В	1,31	74	1,06	0,25	4,2
	Н	1,36	83	1,14	0,22	5,1
8	В	2,03	113	1,45	0,58	2,9
	Н	1,74	106	1,31	0,43	3,0
12	В	1,76	98	1,30	0,46	2,7
	Н	1,70	104	1,38	0,32	4,3
15	В	2,26	125	1,82	0,44	3,9
	Н	0,84	51	0,64	0,20	3,2
Черенки на необогреваемом субстрате						
0	А	1,56	100	1,26	0,30	4,2
	Б	1,26	100	1,00	0,26	3,8
5	А	1,43	92	1,16	0,27	4,3
	Б	1,52	120	1,22	0,30	4,0
8	А	1,68	108	1,16	0,52	2,2
	Б	1,56	123	1,10	0,46	2,4
12	А	1,28	82	0,98	0,30	3,3
	Б	0,98	78	0,76	0,22	3,4
15	А	2,18	133	1,76	0,42	4,2
	Б	0,08	6	0,06	0,02	3,0
Черенки на обогреваемом субстрате						
0	А	1,58	100	1,28	0,30	4,3
	Б	1,25	100	0,95	0,30	4,7
5	А	1,05	67	0,75	0,30	2,5
	Б	1,42	123	0,90	0,52	1,7
8	А	1,55	98	1,13	0,42	2,7
	Б	0,89	77	0,46	0,43	1,1
12	А	1,36	86	1,10	0,26	4,2
	Б	0,69	60	0,54	0,15	3,6
15	А	1,32	84	1,00	0,32	3,1
	Б	0,18	15	0,14	0,04	3,5

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 5, 6, 9 и 10 А — апикальная и Б — базальная части черенка.

ние сухой массы черенков было на 14—15-й день в результате опадения листьев в нижней части стебля. Необходимо, однако, отметить, что абсолютное содержание сухого вещества в черенках связано с двумя процессами — накоплением фотосинтетических продуктов листовым аппаратом и потерей пластических веществ на дыхательный газообмен.

В процессе укоренения зеленых черенков листья усваивают углекислоту воздуха, особенно листья апикальной части черенка (табл. 5). При этом наблюдается увеличение общего дыхания, особенно в базальной зоне стебля. Общая интенсивность дыхательного газообмена к моменту закладки (на 6—8-й день укоренения) и затем роста (на 13—15-й день) придаточных корней значительно повышалась независимо от обработки регуляторами роста (табл. 6). Усиление дыхания при укоренении черенков древесных и травянистых растений отмечено и в исследованиях [16, 21].

Следует отметить, что общее дыхание не характеризует в полной мере внутренние особенности дыхательного метаболизма. Действительно, у высших растений первой фазой диссимиляции дыхательного субстрата является гликолиз и альтернативный ему пентозофосфатный шунт, причем окончательная диссоциация дыхательного материала происходит

Таблица 4

Содержание сухого вещества (г) в зеленых черенках облепихи при их укоренении

Дни уко- ренения	Черенки с верхней части побега			Черенки с нижней части побега		
	масса 15 че- ренков	в т. ч.		масса 15 че- ренков	в т. ч.	
		стеблей	листьев		стеблей	листьев
Новость Алтая						
0	11,59	1,97	9,62	11,30	4,76	6,54
	11,59	1,97	9,62	11,30	4,76	6,54
5	6,95	1,55	5,30	6,56	3,28	3,28
	7,50	1,90	5,60	7,87	3,82	4,05
10	9,19	2,49	6,70	7,65	4,48	3,17
	8,92	3,16	5,76	10,18	6,53	3,65
14	8,41	2,13	6,28	7,85	5,34	2,51
	9,86	3,02	6,84	10,18	6,53	3,65
Витаминная						
0	15,44	3,03	12,41	14,67	6,54	8,13
	15,45	3,04	12,41	14,67	6,54	8,13
5	13,12	2,79	10,33	13,00	6,00	7,00
	11,80	1,77	9,03	12,82	6,40	6,42
10	14,43	4,38	10,05	13,55	9,69	3,86
	12,81	2,99	9,82	11,80	7,15	4,65
14	14,97	4,12	10,85	13,12	7,77	5,35
	14,25	3,72	10,53	5,73	5,23	2,50

Примечание. Здесь и в табл. 6, 8—10 в числителе — контроль (без обработки), в знаменателе — обработка ИМК 50 мг/л, 18 ч.

в результате окислительного метаболизма в цикле ди- и трикарбоновых кислот Кребса. Результаты применения специфических ингибиторов гликолиза (фтористый натрий) и цикла Кребса (малоновая кислота) показали, что наряду с повышением общего дыхания идет одновременно активизация ферментных систем аэробного и анаэробного гликолиза и цикла Кребса. Причем в верхних частях стебля черенков облепихи особенно значительно увеличивается доля пентозофосфатного шунта деградации глюкозы, в то же время в базальной зоне несколько активизируется гликолитический путь диссимиляции углеводов. Малоновая кислота, являющаяся конкурентным ингибитором сукцинатдегидрогеназы (энолазы) в цикле Кребса, при укоренении черенков подавляет дыхание в верхних частях стебля несколько меньше, чем в нижней зоне, независимо от их обработки ИМК. Вероятно, при формировании у зеленых черенков придаточной корневой системы усиливается активность терминальных оксидаз, в частности флавиновых и металлсодержащих.

Обращает на себя внимание качественная перестройка дыхательного метаболизма с относительным

Таблица 5

Содержание углерода (мг/дм²) в листьях облепихи сорта Новость Алтая в процессе укоренения зеленых черенков в зависимости от обогрева субстрата (К — без обогрева и О — с обогревом)

Дни уко- ренения	Зона черенка	Время определения, ч					
		8—10		12—14		15—17	
		К	О	К	О	К	О
0	A	660	660	670	670	790	790
	B	670	670	460	460	695	695
5	A	340	550	280	320	350	500
	B	255	350	220	350	275	410
8	A	335	390	290	300	380	360
	B	310	350	250	310	335	390
10	A	440	325	240	275	350	335
	B	325	275	240	220	385	335
13	A	300	345	280	335	300	350
	B	255	195	255	255	265	205
16	A	245	265	270	300	320	320
	B	230	220	230	220	235	220
37	A	380	350	350	365	310	395
	P*	200	255	300	350	225	265

* Листья прироста укорененного черенка.

Таблица 6

Интенсивность дыхания и остаточное дыхание в стеблях зеленых черенков облепихи сорта Новость Алтая в зависимости от обработки регуляторами роста

День укоренения	Часть стебля или черенка	Дыхание, мг СО ₂ на 10 г сухого вещества за 1 ч			Остаточное дыхание, %, не подавляемое	
		общее	в т. ч. подавляемое		фтористым натрием	малоновой к-той
			фтористым натрием	малоновой к-той		
0	A — B	44,1 ± 1,2 47,2 ± 4,0	19,3 ± 1,3 37,9 ± 2,3	28,4 ± 1,6 38,2 ± 1,0	43,7 83,2	64,5 83,3
3	A	50,9 ± 1,0	29,9 ± 0,8	39,4 ± 0,9	58,6	77,2
	B	50,5 ± 1,1 62,2 ± 0,5	26,5 ± 3,1 26,7 ± 3,6	42,4 ± 1,7 44,2 ± 0,3	52,4 42,8	83,9 71,8
6	A	51,5 ± 1,6 54,9 ± 1,2	38,0 ± 1,8 39,5 ± 1,0	39,8 ± 1,6 46,8 ± 2,5	73,7 71,8	77,3 85,1
	B	76,3 ± 3,0 81,6 ± 3,5	37,0 ± 1,4 32,4 ± 1,3	60,2 ± 1,5 50,6 ± 1,4	48,7 39,7	79,9 62,0
13	A	51,6 ± 2,3 66,9 ± 2,1	38,3 ± 2,0 50,1 ± 4,3	42,4 ± 1,0 58,1 ± 4,0	74,2 74,8	82,2 86,7
	B	86,0 ± 3,1 82,8 ± 3,6	55,0 ± 1,7 36,6 ± 1,8	73,0 ± 3,7 58,2 ± 2,5	63,9 44,1	84,9 70,1
25	A	54,6 ± 3,4 54,7 ± 1,7	32,2 ± 2,0 32,6 ± 1,0	41,3 ± 1,5 39,8 ± 1,0	58,9 50,0	75,6 72,3
	B	63,5 ± 1,2 63,3 ± 0,8	30,4 ± 1,0 29,2 ± 1,4	40,6 ± 1,1 39,3 ± 1,9	47,9 46,1	63,9 62,1

увеличением доли аэробного гликолиза. Не исключено, что это является, во-первых, защитной реакцией зеленых черенков на повреждение, во-вторых, — адаптивной реакцией на резкие изменения факторов внешней среды (посадка на укоренение в условиях искусственного тумана). Нами не отмечено достоверного влияния ИМК на перестройку дыхательных систем в процессе корнеобразования, что, вероятно, объясняется сравнительно легкой способностью зеленых черенков облепихи образовывать на стеблевых структурах придаточные корни даже без обработки ИМК (контрольные варианты). Однако следует признать, что формирование на стеблевых частях черенков не специфичных для них органов — адVENTивных корней — приводит к изменению направленности углеводного обмена и качественной перестройке дыхательного газообмена, включая аэробный и анаэробный гликолиз, а также цикла трикарбоновых кислот.

Высокая регенерационная способность зеленых черенков облепихи, являющаяся генетически закрепленным приспособительным признаком, видимо, обусловлена относительно быстрой регуляцией обменных процессов, в частности, интенсивным фотосинтетическим накоплением углеводов, а также активизацией и перестройкой шунтированных путей окислительного катаболизма дыхательного материала. Как известно, биологическая роль дыхания заключается в подготовке реакционноспособных низкомолекулярных соединений к необходимым для нормального функционирования анаболическим процессам.

Дифференциация у зеленых черенков придаточных корней связана с синтетической направленностью общего метаболизма в зоне корнеобразования, включая углеводный обмен и синтез белковых и нуклеиновых макромолекул [12, 19, 20]. В свою очередь, синтез клеточных компонентов требует постоянных и повышенных затрат энергетического материала, и поэтому знание особенностей углеводного обмена во взаимосвязи с дыхательным катаболизмом глюкозы необходимо, по нашему мнению,

Таблица 7

Содержание углеводов (% на сухое вещество) в апикальной (числитель) и базальной (знаменатель) зонах зеленых черенков облепихи сорта Новость Алтая в процессе укоренения

День укоренения	Часть черенка	Монозы	Дисахара	Сумма растворимых углеводов	Крахмал	Общее содержание углеводов
0	Ст	7,3	2,7	10,0	2,5	12,5
		9,1	0,8	9,9	3,4	13,3
	А	8,7	2,4	11,1	1,5	12,6
		9,0	2,6	11,6	3,4	15,0
5	Ст	8,1	3,5	11,6	3,8	15,4
		5,4	2,5	7,9	3,0	10,9
	А	5,7	1,5	7,2	0,7	7,9
		6,7	0,3	7,0	4,4	11,4
8	Ст	9,5	1,8	11,3	6,7	18,0
		8,9	1,4	10,3	2,1	12,4
	А	7,9	1,2	9,1	1,2	10,3
		6,5	2,8	9,3	0,3	9,6
12	Ст	8,4	1,2	9,6	3,8	13,4
		7,7	5,0	12,7	4,2	16,9
	А	7,2	1,4	8,6	0,4	9,0
		8,6	1,1	9,7	0,2	9,9
14	Ст	10,0	2,7	12,7	3,0	15,7
		9,2	1,5	10,7	3,2	13,9
	А	7,3	4,4	11,7	0,5	12,2
		7,4	3,1	10,5	0,2	10,7
26	Ст	5,6	2,1	7,7	0,6	8,3
		4,4	1,3	5,7	2,1	7,8
	А	9,1	6,5	15,6	1,8	17,4
		6,5	0,2	6,7	4,1	10,8

Приложение. Ст — стебель, А — листья черенка.

для регулирования репаративных процессов в тканях и структурах, непосредственно связанных с адвентивным ризогенезом.

В процессе укоренения черенков облепихи выявлена изменчивость содержания разных по молекулярному строению сахаров (табл. 7). Так, в нижней части зеленых черенков в первые 5 дней укоренения наблюдается накопление крахмала, особенно в листьях. Однако к моменту зачленки в центральном цилиндре зоны корнеобразования стебля примордиальных зачатков корней (на 8-й день укоренения) в листьях отмечено снижение количества крахмала и одновременное накопление легко гидролизуемых дисахаров и частично — моноз. При этом в стеблях содержание крахмала также снижается, а дисахара гидролизуются до моносахаров. В результате взаимопревращения углеводов и гидролиза высокомолекулярных сахаров в низкомолекулярные в стеблях черенков, особенно в зоне корнеобразования, на 12-й день укоренения накапливаются легкорастворимые энергоподвижные сахара, используемые в качестве строительного материала в процессах репродуктивной регенерации. Действительно, при массовом корнеобразовании углеводы в стебле интенсивно используются на построение корней, что приводит к гидролизу крахмала и дисахаров и накоплению моноз, причем в листьях путем фотосинтеза накапливаются моно- и дисахара. После укоренения с началом ростовых процессов в надземной части, особенно в стебле, снижается содержание углеводов (крахмала и моноз), используемых также на новообразование придаточных структур. В то же время в листьях продолжается накопление крахмала и моноз, количество которых достигает исходного уровня; одновременно происходит гидролиз дисахаров.

В апикальной части зеленых черенков вплоть до 5-го дня укоренения расход углеводов преобладает над их фотосинтетическим накоплением, причем наблюдается снижение содержания всех фракций углеводов, особенно моноз, в листьях и соответственно их увеличение в стеблях. В этом случае отток пластических веществ в данной зоне выражен сильнее, чем в базальной. К 8-му дню, при повышении интенсивности фотосинтеза, в стеблях и листьях идет накопление крахмала, а дисахара гидролизуются до моноз. Однако на 12-й день укоренения в листьях несколько уменьшается количество крахмала и моноз при одновременном увеличении содержания дисахаров. При укоренении черенков и возобновлении ростовых процессов в надземной части, как и в базальной зоне, уменьшается содержание углеводов в стебле и одновременно увеличивается их накопление в листьях.

Снижение содержания углеводов в верхней части черенка не приводило к накоплению их в нижней зоне, т. е. у черенков наблюдалась локализация углеводов в зоне придаточного корнеобразования. Это обусловлено различиями в функциях верхней и нижней частей. В первом случае происходит восстановление ростовых процессов, в последнем — регенерация утраченной корневой системы.

Многие исследователи высокую потенциальную способность к ризогенезу связывают с повышенным содержанием углеводов. Зеленые черенки облепихи легко укореняются, но содержание углеводов в них сравнительно невысокое. Следует отметить также, что в процессе укоренения зеленых черенков облепихи содержание углеводов в них, особенно простых, крайне неустойчивое, причем образующиеся при фотосинтезе углеводы не накапливаются в месте их биосинтеза, а активно включаются в метаболизм, что, по нашему мнению, приводит к снижению содержания сухого вещества, особенно в листьях. Исходя из сказанного выше можно полагать, что в регенерации придаточной корневой системы у черенков облепихи принимают участие и другие метаболически активные соединения (белки, нуклеопротеиды и др.).

Азотный и фосфорный обмен

Анаболическая направленность обменных процессов в зоне корнеобразования зеленых черенков облепихи предопределяет метаболическую активность клеточных компонентов, в частности, азотных и фосфорных соединений. Изучение содержания азота и фосфора в динамике показало, что при укоренении черенков облепихи содержание этих макроэлементов изменяется, но не так заметно, как у черенков других плодовых культур [12, 15, 18—20]. Изменения эти заключаются в следующем. До начала корнеобразования количество азота и фосфора в черенках остается почти постоянным, так как уменьшение их в листьях сопровождается накоплением в стеблях, особенно в базальной части. В начале укоренения черенков вплоть до фазы массового формирования придаточных корней содержание азотных и фосфорных соединений также довольно стабильное. Так, к 14-му дню укоренения количество общего азота и фосфора возрастает и затем постепенно достигает исходного уровня (табл. 8). В начале экзогенного роста придаточных корней содержание общего азота и фосфора, включая и белковые фракции, возрастает во всех частях черенка, особенно в вариантах с применением ИМК (табл. 9).

Изучение метabolизма азотных и фосфорных соединений проводили на фоне обработки зеленых черенков ИМК и их кольцевания с целью выяснения путей базипетального транспорта азота и фосфора в процессе корнеобразования. Уже в первые дни после высадки черенков на укоренение наблюдалось снижение содержания общего и белкового азота в листьях, при этом в стеблях увеличивалось содержание общего азота и одновременно уменьшалось содержание белкового. К началу закладки корневых зачатков и эндогенного роста придаточных корней (8—10-й день укоренения) на фоне снижения содержания общего и белкового

Таблица 8

**Динамика содержания общего азота и фосфора (%) на сухое вещество)
в зеленых черенках облепихи в процессе их укоренения**

День укоренения	Азот				Фосфор			
	верхняя часть черенка		нижняя часть черенка		верхняя часть черенка		нижняя часть черенка	
	стебель	листья	стебель	листья	стебель	листья	стебель	листья
Новость Алтая								
Черенки с верхней части побега								
0	3,13 3,05	3,50 4,01	2,50 2,52	3,24 3,72	0,81 0,80	0,87 0,98	0,77 0,75	0,40 0,82
5	2,32 2,72	3,29 3,47	2,50 2,49	3,20 3,42	0,81 0,78	0,87 0,85	0,26 0,53	0,30 0,81
10	2,41 3,25	2,74 3,50	2,33 2,75	3,08 2,75	0,54 0,47	0,27 0,80	0,60 0,86	0,60 0,80
14	2,41 2,10	2,74 2,80	2,33 3,00	3,08 2,48	0,54 0,70	0,27 0,80	0,60 0,86	0,60 0,30
Черенки с нижней части побега								
0	1,40 1,35	2,75 2,75	1,25 1,25	2,66 2,15	0,25 0,35	0,50 0,57	0,25 0,33	0,52 0,50
5	1,77 1,32	2,10 2,72	1,50 1,50	2,35 1,78	0,50 0,35	0,25 0,54	0,47 0,80	0,69 0,33
10	1,10 1,52	1,63 2,15	1,38 1,75	1,25 1,98	0,61 0,75	0,27 0,50	0,53 0,50	0,27 0,65
14	2,05 2,19	2,18 2,81	1,60 2,21	1,53 2,10	0,40 0,25	0,27 0,28	0,53 0,61	0,27 0,47
Витаминная								
Черенки с верхней части побега								
0	3,08 3,06	3,47 3,42	2,52 2,60	3,25 3,24	0,76 0,78	0,76 0,78	0,78 0,80	0,72 0,70
5	3,03 2,96	3,40 3,27	2,75 2,54	3,25 3,09	0,76 0,98	1,05 0,70	0,75 0,72	0,62 0,80
10	3,29 2,50	3,75 2,66	3,00 3,75	2,74 2,32	0,80 0,95	1,03 0,93	0,68 0,77	0,63 0,80
14	3,54 3,10	4,02 3,99	3,25 3,75	2,27 2,20	0,96 0,98	1,01 0,96	0,63 0,75	0,72 0,63
Черенки с нижней части побега								
0	1,70 1,70	2,75 2,74	1,60 1,90	2,19 2,12	0,80 0,41	1,04 0,54	0,50 0,22	0,50 0,57
5	1,10 2,07	2,60 2,52	1,50 2,00	1,92 2,00	0,55 0,35	1,00 0,47	0,40 0,35	0,50 0,55
10	1,00 1,10	2,25 2,37	1,75 1,18	1,75 1,72	0,45 0,93	1,00 0,54	0,45 0,90	0,50 0,90
14	1,97 1,10	2,40 1,25	2,07 1,75	2,21 2,24	0,73 1,04	0,61 0,80	0,40 1,05	0,70 0,78

азота в листьях и стеблях черенков возрастало содержание белкового азота. К моменту массового укоренения (экзогенный рост придаточных корней) наблюдается увеличение содержания всех форм азота во всех частях черенка.

В процессе корнеобразования происходит изменение содержания разных форм фосфора, хотя оно менее заметное, чем изменение содержания азотных соединений. Так, до начала укоренения содержание общего и белкового фосфора плавно уменьшается в листьях, одновременно

Таблица 9

Динамика содержания разных фракций азота и фосфора (%) на сухое вещество
в зеленых черенках облепихи сорта Новость Алтая в процессе укоренения

Зона че- ренка	Общий азот	В т. ч.		Общий фос- фор	В т. ч.			
		белковый	небелковый		белковый	небелковый		
До укоренения								
Стебель								
A	1,76	1,75	0,01	0,25	0,25	0		
	1,76	1,75	0,01	0,25	0,25	0		
B	1,76	1,75	0,01	0,24	0,24	0		
	1,76	1,74	0,02	0,25	0,25	0		
Листья								
A	3,25	3,05	0,20	0,52	0,26	0,26		
	3,25	3,10	0,15	0,52	0,25	0,27		
B	3,24	3,03	0,23	0,58	0,25	0,28		
	3,24	3,09	0,15	0,52	0,25	0,27		
4-й день укоренения								
Стебель								
A	2,27	1,42	0,85	0,40	0,18	0,22		
	2,75	1,30	1,45	0,52	0,25	0,27		
B	2,03	1,26	0,77	0,48	0,24	0,24		
	2,03	1,30	0,73	0,48	0,25	0,23		
Листья								
A	2,85	2,25	0,60	0,40	0,23	0,17		
	2,85	2,50	0,35	0,37	0,25	0,12		
B	2,80	2,25	0,55	0,46	0,24	0,22		
	2,80	2,00	0,80	0,40	0,18	0,22		
8-й день укоренения								
Стебель								
A	1,90	1,27	0,63	0,40	0,25	0,15		
	1,80	1,50	0,30	0,40	0,22	0,18		
B	2,00	1,22	0,78	0,32	0,19	0,13		
	2,00	1,28	0,72	0,25	0,22	0,03		
Листья								
A	2,28	1,95	0,33	0,48	0,23	0,25		
	2,28	2,28	0	0,49	0,25	0,24		
B	2,00	1,91	0,09	0,30	0,21	0,09		
	2,00	2,00	0	0,32	0,25	0,07		
13-й день укоренения								
Стебель								
A	1,81	1,25	0,56	0,40	0,20	0,20		
	2,05	1,26	0,79	0,37	0,25	0,12		
B	2,00	1,13	0,87	0,30	0,14	0,16		
	2,00	1,30	0,70	0,30	0,26	0,04		
Листья								
A	2,47	1,20	1,27	0,46	0,23	0,23		
	2,47	2,20	0,27	0,42	0,19	0,23		
B	2,00	1,76	0,24	0,20	0,20	0		
	2,00	1,75	0,25	0,30	0,18	0,12		

Зона че- ренка	Общий азот	В т. ч.		Общий фос- фор	В т. ч.			
		белковый	небелковый		белковый	небелковый		
16-й день укоренения								
Стебель								
A	<u>2,05</u> 1,77	<u>1,61</u> 1,26	<u>0,44</u> 0,51	<u>0,30</u> 0,47	<u>0,12</u> 0,19	<u>0,18</u> 0,28		
B	<u>2,00</u> 2,00	<u>1,26</u> 1,50	<u>0,74</u> 0,50	<u>0,30</u> 0,30	<u>0,13</u> 0,17	<u>0,17</u> 0,13		
Листья								
A	<u>2,10</u> 2,10	<u>1,80</u> 1,84	<u>0,30</u> 0,26	<u>0,20</u> 0,34	<u>0,20</u> 0,25	<u>0</u> 0,09		
B	<u>2,30</u> 2,30	<u>2,10</u> 1,70	<u>0,20</u> 0,60	<u>0,32</u> 0,47	<u>0,18</u> 0,25	<u>0,14</u> 0,22		

Таблица 10

Динамика содержания разных фракций азота и фосфора (%) на сухое вещество)
в зеленых черенках облепихи сорта Новость Алтая в процессе укоренения
(черенкование в период интенсивного роста побегов)

Зона че- ренка	Общий азот	В т. ч.		Общий фос- фор	В т. ч.			
		белковый	небелковый		белковый	небелковый		
Черенки без кольцевания (контроль)								
До укоренения								
Стебли								
A	<u>1,76</u> 1,76	<u>1,75</u> 1,75	<u>0,01</u> 0,01	<u>0,25</u> 0,25	<u>0,25</u> 0,25	<u>0</u> 0		
B	<u>1,76</u> 1,76	<u>1,75</u> 1,74	<u>0,01</u> 0,02	<u>0,24</u> 0,24	<u>0,24</u> 0,24	<u>0</u> 0		
Листья								
A	<u>3,25</u> 3,25	<u>3,05</u> 3,10	<u>0,20</u> 0,15	<u>0,52</u> 0,52	<u>0,26</u> 0,25	<u>0,26</u> 0,27		
B	<u>3,24</u> 3,24	<u>3,03</u> 3,09	<u>0,21</u> 0,15	<u>0,58</u> 0,52	<u>0,25</u> 0,25	<u>0,33</u> 0,27		
5-й день укоренения								
Стебли								
A	<u>2,27</u> 2,75	<u>1,42</u> 1,30	<u>0,85</u> 1,45	<u>0,40</u> 0,52	<u>0,18</u> 0,25	<u>0,22</u> 0,27		
B	<u>2,23</u> 2,03	<u>1,26</u> 1,30	<u>0,97</u> 0,73	<u>0,60</u> 0,48	<u>0,24</u> 0,25	<u>0,36</u> 0,23		
Листья								
A	<u>3,07</u> 2,85	<u>2,25</u> 2,50	<u>0,82</u> 0,35	<u>0,41</u> 0,37	<u>0,23</u> 0,25	<u>0,18</u> 0,12		
B	<u>2,80</u> 2,80	<u>2,25</u> 2,00	<u>0,55</u> 0,80	<u>0,47</u> 0,40	<u>0,24</u> 0,18	<u>0,23</u> 0,22		
10-й день укоренения								
Стебли								
A	<u>1,90</u> 1,80	<u>1,27</u> 1,50	<u>0,63</u> 0,30	<u>0,40</u> 0,40	<u>0,25</u> 0,22	<u>0,15</u> 0,18		
B	<u>1,63</u> 2,00	<u>1,22</u> 1,28	<u>0,41</u> 0,72	<u>0,25</u> 0,32	<u>0,19</u> 0,22	<u>0,06</u> 0,10		

Зона че- ренка	Общий азот	В т. ч.		Общий фос- фор	В т. ч.	
		белковый	небелковый		белковый	небелковый
Листья						
А	2,25	1,95	0,30	0,48	0,23	0,25
	2,28	2,28	0	0,49	0,25	0,24
Б	2,25	1,91	0,34	0,46	0,21	0,25
	2,00	2,00	0	0,40	0,25	0,15
14-й день укоренения						
Стебли						
А	1,81	1,25	0,56	0,40	0,20	0,20
	2,05	1,26	0,79	0,37	0,25	0,12
Б	1,75	1,13	0,62	0,40	0,14	0,26
	2,00	1,30	0,70	0,30	0,26	0,04
Листья						
А	2,06	1,20	0,86	0,46	0,23	0,23
	2,47	2,20	0,27	0,42	0,19	0,23
Б	1,80	1,76	0,04	0,20	0,20	0
	2,00	1,75	0,25	0,30	0,18	0,12
18-й день укоренения						
Стебли						
А	2,05	1,61	0,44	0,30	0,12	0,18
	1,77	1,26	0,51	0,47	0,19	0,28
Б	2,00	1,26	0,74	0,25	0,13	0,12
	2,00	1,50	0,50	0,30	0,17	0,13
Листья						
А	2,90	1,80	1,10	0,20	0,20	0,20
	2,10	1,84	0,26	0,34	0,25	0,09
Б	2,25	2,10	0,15	0,32	0,23	0,09
	2,30	1,70	0,60	0,47	0,25	0,22
Черенки с кольцеванием в средней части стебля						
До укоренения						
Стебли						
А	1,75	1,75	0	0,22	0,22	0
	1,78	1,75	0,03	0,25	0,25	0
Б	1,74	1,74	0	0,24	0,24	0
	1,78	1,75	0,03	0,25	0,25	0
Листья						
А	3,25	3,10	0,15	0,56	0,25	0,31
	3,22	3,06	0,16	0,63	0,25	0,38
Б	3,25	3,07	0,18	0,56	0,25	0,31
	3,25	3,04	0,21	0,52	0,27	0,25
5-й день укоренения						
Стебли						
А	2,50	1,30	1,20	0,60	0,38	0,22
	2,00	1,50	0,50	0,40	0,22	0,18
Б	2,50	1,40	1,10	0,50	0,10	0,40
	2,25	1,25	1,00	0,40	0,25	0,15
Листья						
А	3,00	2,42	0,58	0,50	0,20	0,30
	3,00	2,20	0,80	0,40	0,27	0,13
Б	2,92	2,53	0,39	0,40	0,27	0,13
	2,50	2,00	0,50	0,40	0,25	0,15

Зона че- ренка	Общий азот	В т. ч.		Общий фос- фор	В т. ч.			
		белковый	небелковый		белковый	небелковый		
10-й день укоренения								
Стебли								
A	<u>1,98</u> 2,00	<u>1,75</u> 1,70	<u>0,23</u> 0,30	<u>0,40</u> 0,40	<u>0,25</u> 0,18	<u>0,15</u> 0,22		
B	<u>1,78</u> 1,75	<u>1,78</u> 1,40	<u>0</u> 0,35	<u>0,40</u> 0,37	<u>0,20</u> 0,10	<u>0,20</u> 0,27		
Листья								
A	<u>2,35</u> 2,15	<u>1,92</u> 1,93	<u>0,43</u> 0,22	<u>0,25</u> 0,40	<u>0,25</u> 0,25	<u>0</u> 0,15		
B	<u>2,63</u> 2,15	<u>2,25</u> 2,08	<u>0,38</u> 0,07	<u>0,50</u> 0,25	<u>0,20</u> 0,22	<u>0,30</u> 0,33		
14-й день укоренения								
Стебли								
A	<u>2,28</u> 2,20	<u>1,40</u> 1,77	<u>0,88</u> 0,43	<u>0,37</u> 0,35	<u>0,26</u> 0,25	<u>0,11</u> 0,10		
B	<u>2,23</u> 2,46	<u>1,12</u> 1,52	<u>1,11</u> 0,94	<u>0,40</u> 0,20	<u>0,23</u> 0,10	<u>0,17</u> 0,10		
Листья								
A	<u>2,60</u> 2,50	<u>1,67</u> 2,00	<u>0,93</u> 0,50	<u>0,42</u> 0,45	<u>0,18</u> 0,32	<u>0,24</u> 0,13		
B	<u>2,27</u> 2,25	<u>1,75</u> 1,90	<u>0,52</u> 0,35	<u>0,46</u> 0,40	<u>0,28</u> 0,13	<u>0,18</u> 0,27		
18-й день укоренения								
Стебли								
A	<u>2,28</u> 2,28	<u>1,25</u> 1,47	<u>1,03</u> 0,81	<u>0,30</u> 0,42	<u>0,23</u> 0,25	<u>0,07</u> 0,17		
B	<u>2,00</u> 2,00	<u>1,25</u> 1,25	<u>0,75</u> 0,75	<u>0,25</u> 0,27	<u>0,25</u> 0,10	<u>0</u> 0,17		
Листья								
A	<u>2,23</u> 2,78	<u>1,62</u> 1,58	<u>0,71</u> 1,20	<u>0,40</u> 0,42	<u>0,30</u> 0,29	<u>0,10</u> 0,13		
B	<u>2,24</u> 2,10	<u>2,13</u> 1,76	<u>0,11</u> 0,36	<u>0,38</u> 0,42	<u>0,28</u> 0,22	<u>0,10</u> 0,20		

оно увеличивается в стеблях. Использование кольцевания средней части стебля черенков (удаление полоски коры) позволило установить, что у зеленых черенков облепихи отсутствует базипетальный отток фосфора и азота в зону корнеобразования. Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что до начала дифференциации придаточных корней у черенков направленность метаболизма катаболическая, в последующем, особенно после завершения процессов регенерации придаточной корневой системы, обмен веществ приобретает анаболический характер.

Убыль содержания фосфорных соединений при укоренении черенков облепихи наблюдается преимущественно в листьях, а в стеблях их содержание увеличивается в 1,5—2 раза (табл. 10).

При формировании зелеными черенками облепихи придаточных корней в фазе каллюсообразования и «отбеливания» зоны корнеобразования стебля происходят интенсивное перераспределение азотных и фосфорных продуктов метаболизма, в основном в результате оттока небелковых форм азота и фосфора из листьев в стебель, и их преимуществен-

ное накопление в нижней части стебля черенка. В последующем, до начала укоренения, наблюдается снижение относительного содержания белкового и небелкового азота, что обусловлено его использованием на дыхательный газообмен и новообразование корней. В отличие от содержания азота содержание фосфора более стабильно, о чем свидетельствует слабая способность фосфора к перераспределению в пределах черенка при адвентивном ризогенезе.

Важно отметить, что нами не выявлен базипетальный отток пластических веществ в зону корнеобразования зеленого черенка облепихи, который наблюдается у других плодовых культур [15, 16, 18—20]. Характерной особенностью процесса дифференциации придаточной корневой системы у черенков облепихи является интенсивный гидролиз и затем отток низкомолекулярных пластических веществ из листьев в стебли, особенно при ранних сроках черенкования (в фазу интенсивного роста побегов в длину). Однако в процессе укоренения не наблюдается перемещения этих веществ из верхней зоны черенка в нижнюю, т. е. каждая зона стебля при укоренении снабжается пластическими веществами из соответствующих данной зоны листьев. Вероятно, такая особенность укоренения зеленых черенков облепихи обусловлена морфологией годичных побегов — очень короткими междуузлиями и сближенным расположением узлов с листьями и пазушными почками, значительной поверхностью листьев в расчете на один черенок или единицу длины стебля черенка.

Выводы

1. Для сортов облепихи крушиновидной при вегетативном корнесобственном размножении на основе технологии зеленого черенкования характерна высокая регенерационная способность к дифференциации придаточных корней стеблевого происхождения. Однако способность к репродуктивной регенерации зависит от сорта, сроков черенкования, типа черенка и обработки ауксиновыми регуляторами роста (ИМК).

2. В процессе придаточного корнеобразования в зеленых черенках облепихи наблюдается изменение направленности внутритканевого обмена веществ. В частности, при укоренении наблюдается перераспределение в пределах черенка пластических веществ (углеводов, азотных и фосфорных органических и минеральных соединений и др.). Одновременно с фотосинтетической ассимиляцией углекислоты воздуха листьями при адвентивном ризогенезе активизируется дыхание, особенно в нижней зоне стебля в период заложения и затем роста придаточных корней. Интенсификация дыхательного катаболизма на первых этапах укоренения зеленых черенков связана с активизацией цикла Кребса, а также с относительной перестройкой шунтированных систем пентозофосфатного и гликолитического циклов дыхательного газообмена.

Изменение характера и направленности физиологико-биохимических процессов метаболизма при укоренении зеленых черенков облепихи определяется, по-видимому, спецификой протекания процессов репродуктивной регенерации, обусловливающих образование на стеблевых структурах придаточной корневой системы.

ЛИТЕРАТУРА

1. А в д е е в В. И. Размножение облепихи крушиновой зелеными черенками в условиях Московской области. — Автореф. канд. дис. М.: ТСХА, 1976. — 2. А в д е е в В. И. Физиологические особенности придаточного корнеобразования у зеленых черенков облепихи. — Докл. ТСХА, 1977, вып. 221, с. 48—52. — 3. Б а с л а в с к а я С. С., Т р у б е ц - к о в а О. М. Практикум по физиологии растений. М.: Высшая школа, 1964. — 4. Б о р о д у л и н а Ф. З., К о л о б а е в а Л. Г. Учет фотосинтеза по накоплению углерода в листьях. — Докл. АН СССР, 1953, т. 90, № 5, с. 913—916. — 5. Б о р о д у л и н а Ф. З., К о л о б а е в а Л. Г., З в е р е в а Т. Н. К вопросу об определении фотосинтеза в полевых условиях. — Тр. ИФР АН СССР, 1955, т. 10, с. 250—256. — 6. Е р м а - к о в Б. С., Ф а у с т о в В. В. Технология выращивания облепихи. М.: Россельхозиздат, 1983. — 7. И в а н о в Н. Н. Методы физиологии и биохимии растений. М.: ОГИЗ, 1946. — 8. П е т е р б у р г с к и й А. В. Практикум по агрономической химии. М.: Ко-

лос, 1968. — 9. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1968. — 10. Семихатова О. А. Смена дыхательных систем. М.: Наука, 1969. — 11. Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений при повышенной температуре. Л.: Наука, 1974. — 12. Стациено А. П. Влияние разнокачественности побегов на укореняемость зеленых черенков вишни и крыжовника. — Автореф. канд. дис. М., 1977. — 13. Тарасенко М. Т., Ермаков Б. С., Прохорова З. А., Фаустов В. В. Новая технология размножения растений зелеными черенками. М.: ТСХА, 1968. — 14. Тарасенко М. Т., Фаустов В. В., Авдеев В. И. Выращивание саженцев облепихи крушиновидной методом зеленого черенкования в Нечерноземной зоне. — Изв. ТСХА, 1979, вып. 3, с. 104—115. — 15. Тарасенко М. Т., Фаустов В. В., Усевич Т. Е. и др. Особенности азотного обмена при укоренении зеленых черенков садовых растений. — Изв. ТСХА, 1972, вып. 3, с. 122—132. — 16. Турецкая Р. Х. Фи-

зиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 17. Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 18. Фаустов В. В. Некоторые вопросы физиологии укоренения зеленых черенков. — Автореф. канд. дис., М., 1967. — 19. Фаустов В. В. Азотистый обмен зеленых черенков вишни при укоренении. С.-х. биология, 1969, т. 4, № 3, с. 399—402. — 20. Фаустов В. В. О роли белковых синтезов при укоренении зеленых черенков вишни. — Докл. ВАСХНИЛ, 1969, № 8, с. 21—23. — 21. Фаустов В. В., Лянгузов Д. Ю. Особенности дыхательного газообмена при укоренении зеленых черенков облепихи и актинидии в зависимости от обработки регуляторами роста. В сб.: Прогрессивные технологии в плодоводстве и виноградарстве. М.: ТСХА, 1982, с. 71—77. — 22. Янко Я. Математико-статистические таблицы. М.: Госстатиздат ЦСУ СССР, 1961.

Статья поступила 20 февраля 1985 г.

SUMMARY

The article contains the results of studying physiological characteristics of forming adventitious root system by green cuttings of common sea buckthorn. The experiments were carried out in the Timiryazev Academy in 1972—1984. Under vegetative self-root reproduction on the basis of green cuttings technique this crop is shown to be characterized by high regeneration capacity. However, this capacity varies with variety, cutting dates, type of cuttings and treating with auxine growth regulators. In the process of adventitious root formation the character and direction of metabolism in sea buckthorn change; the processes of reproductive regeneration and formation of adventitious root system on stem structure of green cuttings take place.