

УДК 634.11:631.811.98

ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА СОДЕРЖАНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В ПОБЕГАХ ЯБЛОНИ

Н. В. АГАФОНОВ, З. Н. АМИНТАЕВ, Э. Н. КИРИЛЛОВА

(Отраслевая лаборатория регуляторов роста)

Приводятся данные о содержании флоридзина и флавонолов в разных частях побега яблони *Голден делишес*. Показано, что применение регуляторов роста (хлорхолинхлорида, кампозана, КАНУ) усиливает биосинтез флоридзина и флавонолов. Учитывая положительное влияние регуляторов роста на продуктивность деревьев, можно предположить, что изменения в фенольном обмене в данном случае положительно сказываются на жизнедеятельности яблони.

Среди регуляторов роста, используемых в плодоводстве, особое место занимают ретарданты, в частности хлорхолинхлорид, технология применения которого разработана наиболее полно.

Использование хлорхолинхлорида способствует заметному повышению продуктивности молодых насаждений яблони. Вместе с тем он нередко вызывает перегрузку деревьев урожаем, что приводит к усилению периодичности плодоношения. В связи с этим представляет определенный интерес совместное применение этого регулятора роста с прореживающими агентами, вызывающими частичное опадение завязей и развивающихся плодов.

Среди прореживающих агентов наиболее перспективно в данном случае использование препаратов альфа-нафтилуксусной кислоты и 2-хлорэтилфосфоновой кислоты, прошедших достаточно широкую научную и производственную проверку. Следует отметить, что наряду с прореживающим действием они обладают и общими рострегулирующими эффектами: тормозят рост побегов и усиливают образование плодородных органов — кольчаток.

Ранее проведенные исследования [1, 2] позволили установить, что при совместном использовании хлорхолинхлорида с данными препаратами заметно снижается вероятность его нежелательного действия. При этом существенно повышается эффективность хлорхолинхлорида, что дает возможность значительно снижать его расход на единицу площади сада.

Дальнейшее совершенствование способов применения хлорхолинхлорида и прореживающих агентов (как и других регуляторов роста) на яблоне сдерживается слабой изученностью механизма их действия. В связи с этим несомненный интерес представляют данные о метаболизме фенольных соединений при обработке яблони регуляторами роста.

Фенольные соединения, как известно, принимают участие в важнейших физиолого-биохимических процессах [3]. Исследована их роль в процессах лигнификации, регуляции синтеза фитогормонов. Установлено, что фенольные вещества ингибируют рост, снижая ростстимулирующую активность индолил-3-уксусной кислоты, гибберелловой кислоты и цитокининов через разобщение дыхания и окислительного фосфорилирования при взаимодействии хинонных форм фенолов с белками. По содержанию фенольных соединений в растении, их распределению по органам можно судить об интенсивности протекающих в них ростовых процессов, степени онтогенетического развития, старения тканей [4—7].

Из фенолов в тканях яблони широко распространены полициклические флавоноидные соединения в виде гликозидов, в частности флоридзина. Физиологическая роль этого специфического для яблони вещества до конца не выяснена.

Цель настоящего исследования — изучить характер изменения содержания флоридзина и флавонолов в побегах и листьях яблони в зависимости от обработки деревьев яблони хлорхолинхлоридом и в сочетании его с КАНУ (калиевая соль альфа-нафтилуксусной кислоты) и кампозаном (действующее вещество — 2-хлорэтилфосфоновая кислота).

Методика

Опыты проводили в саду межхозяйственного предприятия по производству плодов «Памяти Ильича» Слободзейского района Молдавской ССР. В качестве объекта изучения служил сорт яблони Голден делишес, привитый на М4. Деревья высажены в 1976 г. по схеме 4×1 м. Система формирования кроны — свободно растущая пальметта. Почва опытного участка — обыкновенный среднemosный чернозем на тяжелом суглинке. Поглотительная способность его высокая, $pH_{\text{СОЛ}}$ — 7,5, содержание гумуса около 4 %, обменного калия по Масловой — 30—40 мг и подвижного фосфора по Кирсанову около 5 мг на 100 г

воздушно-сухой почвы. Ежегодно вносятся минеральные удобрения (N, P и K по 90 кг/га). Междуядья периодически закладываются через ряд. Остальные элементы агротехники общепринятые в плодоводстве. В 1980, 1981 и 1982 гг. опытные деревья обрабатывали регуляторами роста. Концентрация хлорхолинхлорида — 0,6 % (под в.), кампозана — 0,05 % и КАНУ — 0,005 % (по препарату). Первую обработку проводили через 10 дней после окончания цветения, вторую — спустя 2 нед после первой. Подробнее схема опытов указана в таблицах.

Результаты

Применение регуляторов роста оказало довольно заметное влияние на структуру кроны деревьев. На обработанных деревьях увеличилось количество плодоносных органов (кольчаток), их доля в общей си-

Т а б л и ц а 1

Структура ветви яблони Голден делишес, 1982 г. Данные по 6 деревьям

Вариант, сроки обработок	Длина побега, см	Ростовых побегов, шт.	Кольчаток, шт.	Побегов и кольчаток на 1 м, шт.	Кольчатки: побеги
Контроль	24,6	22	31	26	1,5
Хлорхолинхлорид, 1-й + 2-й	19,1	19	48	40	2,5
Кампозан, 1-й, хлорхолинхлорид, 2-й	21,9	16	58	41	3,6
Хлорхолинхлорид + КАНУ, 1-й+2-й	16,7	30	82	57	2,7
НСР ₀₅	2,3	—	—	—	—

стеме побегов (табл. 1). При этом наиболее значительный положительный эффект получен в варианте хлорхолинхлорид+КАНУ. В данном варианте опыта наблюдалось довольно заметное увеличение числа не только кольчаток, но и ростовых побегов, тогда как в других вариантах число побегов было меньше.

Как видим, применение регуляторов роста усиливало генеративные функции у молодых деревьев яблони за счет стимулирования образования кольчаток, что способствовало повышению продуктивности деревьев (табл. 2), которое было наиболее значительным при совместном

Т а б л и ц а 2

Урожайность яблони *Голден делишес* (т/га)

Вариант, сроки обработки	1980 г.	1981 г.	1982 г.	1983 г.	В сумме
Контроль	13,6	13,0	14,2	15,8	56,6
Хлорхолинхлорид, 1-й+2-й	22,0	9,3	19,6	19,6	70,5
Кампозан, 1-й, хлорхолинхлорид, 2-й	18,5	12,0	16,3	18,7	65,5
Хлорхолинхлорид + КАНУ, 1-й+2-й	20,1	16,6	18,4	20,2	75,3
НСР ₀₅	4,2	3,3	—	1,6	—

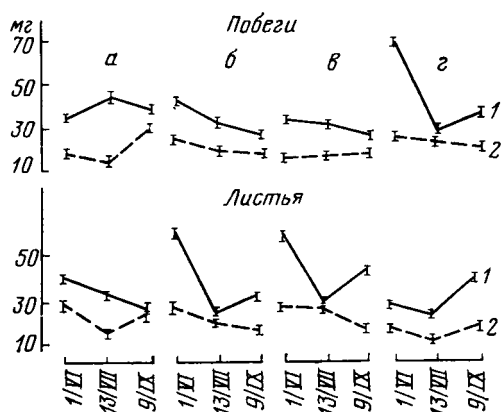
использовании хлорхолинхлорида с КАНУ. По-видимому, это связано с тем, что в данном случае соотношение ростовых побегов и кольчаток в кроне дерева оказалось благоприятным.

Столь заметная реакция яблони на обработку регуляторами роста, несомненно, должна быть следствием изменений метаболизма, в частности и обмена фенольных соединений.

Проведенные исследования показали, что в органах яблони синтезируются полициклические флавоноидные соединения флоридзин и кверцетингликозиды, особенно гиперин. Растущие и активно лигнифицирующиеся части побегов различаются по содержанию в них флоридзина. Наиболее высокий уровень его отмечен в верхней части побега на всем протяжении вегетации (рисунок) независимо от варианта обработки регуляторами роста; это согласуется с данными [6, 7] о том, что в молодых растущих частях яблони происходит синтез флоридзина.

В период интенсивного роста побегов у контрольных деревьев в верхней части побега количество флоридзина было почти в 2 раза выше, чем в нижней. Максимум его накопления приходился на июль и составлял более 40 мг на 1 г сухого вещества. В нижней части побега в этот период наблюдался минимум накопления флоридзина.

Высокое содержание флоридзина предшествует одревеснению побегов. Одновременно с ростом верхушки побега у его основания начинается лигнификация, в процессе которой, как известно, для биосинтеза лигнина используется флоридзин. Поэтому при одревеснении по-



Содержание флоридзина (мг на 1 г сухого вещества) в побегах и листьях яблони сорта *Голден делишес*.

а — контроль; б — ССС; в — ССС + кампозан; г — ССС + КАНУ; 1 — верхняя; 2 — нижняя часть побега.

бегов уровень флоридзина в них снижается. Различия в содержании данного соединения в исследуемых частях побега сохранялись и после прекращения роста побегов, но выражены они были слабее.

Применение регуляторов роста приводило к смещению на более ранние сроки максимума накопления и последующего снижения содержания флоридзина в побегах. Это, по-видимому, является одной из причин более раннего прекращения роста побегов и лучшего их вызревания и подтверждает известное предположение, что флоридзин принимает участие в процессах лигнификации. Причем изменения уровня содержания флоридзина в большей мере касались верхней части побега, особенно при совместном использовании хлорхолинхлорида и КАНУ, и коррелировали с ростом побегов (табл. 1).

Известно, что физиологические функции органа в значительной мере зависят не от абсолютного количества фенольных соединений, а от их распределения между верхушкой и основанием. Соотношение между содержанием вещества в верхней и нижней частях органа можно выразить коэффициентом полярности. Что касается распределения флоридзина, самый высокий коэффициент полярности отмечался в побегах контрольных деревьев в июле — 3,17.

Под влиянием регуляторов роста он снижался до 1,21—1,94 в зависимости от варианта. Вполне возможно, что снижение коэффициента полярности связано с ускорением включения флоридзина в процесс лигнификации тканей побега.

Характер распределения флоридзина в листьях во многом имеет сходство с таковым в побегах. Так, более значительное количество этого соединения наблюдалось в молодых листьях, размещенных в верхней части побега (рисунок). При этом наиболее существенные различия (более чем в 2,5 раза) в содержании флоридзина в листьях, размещенных в верхней и нижней частях побега, отмечались в первую половину вегетации в вариантах опыта с применением только хлорхолинхлорида и смеси его с кампозаном. Полученные данные позволяют высказать предположение, что регуляторы роста, обладающие ретардантными свойствами, стимулируют биосинтез флоридзина в молодых листьях верхней активно растущей части побега.

В ходе вегетации к середине лета уровень флоридзина в листьях исследуемых частей побега снижался как у контрольных, так и у опытных деревьев. При этом необходимо заметить, что у необработанных деревьев в верхней части побега содержание его в листьях продолжало снижаться до конца вегетации, тогда как в нижней — повышалось. У обработанных же деревьев в верхней части побега с наступлением осени наблюдалось резкое возрастание содержания флоридзина в листьях. В нижней части побега колебания этого показателя были менее заметными.

Можно допустить, что более высокое содержание флоридзина осенью в листьях верхней части побега обработанных деревьев было связано с ускорением лигнификации тканей, в результате чего отток флоридзина из листьев в побеги задерживался. Высказанное предположение в известной мере находит подтверждение при анализе соотношения между содержанием флоридзина в листьях верхней и нижней части побега. Так, у контрольных деревьев данное соотношение (коэффициент полярности) в середине лета, т. е. в период интенсивного одревеснения, был значительно выше, чем у обработанных регуляторами роста. Вероятно, это обуславливалось более ускоренным оттоком флоридзина из листьев в побеги у обработанных деревьев, что способствовало лигнификации тканей.

Изучение другой группы фенольных соединений — флавонолов — показало, что их содержание в побегах и листьях более стабильно, чем содержание флоридзина. У контрольных деревьев максимальное количество флавонолов наблюдалось в середине лета, затем с наступлением осени оно заметно снижалось (табл. 3). Заслуживает внимания и тот

Содержание флавонолов в органах яблони Голден делишес (мг на 1 г сухого вещества)

Органы	Контроль	Хлорхолинхлорид	Хлорхолинхлорид + кампозан	Хлорхолинхлорид + КАНУ
1 июня				
Побеги	$6,81 \pm 0,01$	$4,65 \pm 0,07$	$3,22 \pm 0,02$	$1,53 \pm 0,01$
	$3,93 \pm 0,02$	$4,06 \pm 0,01$	$3,91 \pm 0,04$	$2,07 \pm 0,06$
Листья	$3,20 \pm 0,01$	$2,60 \pm 0,01$	$3,10 \pm 0,01$	$2,76 \pm 0,08$
	$2,91 \pm 0,02$	$2,41 \pm 0,02$	$2,46 \pm 0,04$	$1,93 \pm 0,02$
13 июля				
Побеги	$10,00 \pm 0,01$	$5,06 \pm 0,02$	$4,64 \pm 0,02$	$6,66 \pm 0,01$
	$5,21 \pm 0,01$	$6,21 \pm 0,03$	$3,03 \pm 0,03$	$2,31 \pm 0,03$
Листья	$8,66 \pm 0,02$	$7,36 \pm 0,04$	$4,37 \pm 0,02$	$7,28 \pm 0,02$
	$7,23 \pm 0,01$	$5,92 \pm 0,03$	$3,90 \pm 0,07$	$7,19 \pm 0,03$
9 сентября				
Побеги	$5,35 \pm 0,01$	$8,24 \pm 0,02$	$8,45 \pm 0,02$	$8,16 \pm 0,01$
	$2,62 \pm 0,01$	$7,94 \pm 0,02$	$6,14 \pm 0,02$	$6,70 \pm 0,04$
Листья	$3,20 \pm 0,03$	$11,32 \pm 0,05$	$7,21 \pm 0,04$	$10,30 \pm 0,03$
	$6,03 \pm 0,02$	$11,24 \pm 0,02$	$10,50 \pm 0,05$	$9,39 \pm 0,02$

Примечание. В числителе — верхняя, в знаменателе — нижняя зона побега.

факт, что в контроле эти соединения в побегах находятся преимущественно в верхней зоне (как и флоридзин).

Применение регуляторов роста приводило к существенному изменению содержания флавонолов в побегах и листьях. Так, в начале и середине лета в верхней части побегов обработанных растений их содержание меньше, чем в контроле. Однако с наступлением осени количество флавонолов в листьях и побегах обработанных деревьев было значительно больше как в верхней, так и в нижней части побега.

Регуляторы роста способствовали более равномерному накоплению флавонолов в разных зонах побега. В результате заметно снижался коэффициент полярности. Так, с наступлением осени соотношение между содержанием флавонолов в верхней и нижней зонах побега у контрольных деревьев, обработанных хлорхолинхлоридом и смесями его с кампозаном и КАНУ, было соответственно 2,04; 1,04; 1,37 и 1,22. Вполне возможно, что отмеченные особенности динамики содержания флавонолов в побегах в связи с обработкой регуляторами роста являются следствием воздействия последних на общий метаболизм яблони.

Заключение

В побегах и листьях яблони Голден делишес в значительном количестве синтезируются фенольные соединения, представленные в основном флоридзином и флавонолами. Растущие и активно лигнифицирующиеся части побега различаются по содержанию в них флоридзина. Наиболее высокий уровень его отмечен в верхней части побега на всем протяжении вегетации.

Применение регуляторов роста (хлорхолинхлорид и смесь последнего с кампозаном или КАНУ) приводило к смещению на более ранний срок максимума накопления флоридзина. По-видимому, это обусловлено торможением роста побегов, особенно при совместном применении КАНУ и хлорхолинхлорида. Вероятно, указанные регуляторы роста косвенно влияют на биосинтез лигнина через предшественник — флоридзин. В листьях побегов, особенно размещенных в верхней их части, максимальное содержание флоридзина наблюдается в начале лета и затем в течение вегетации снижается. Применение регуляторов

роста способствует накоплению флоридзина в листьях с наступлением осени.

Характер распределения флавонолов и флоридзина в побегах и листьях во многом схож, однако содержание последнего в них намного ниже. Применение регуляторов роста приводит к снижению их количества в начале лета и к существенному увеличению с наступлением осени. Наиболее заметные изменения содержания флоридзина и флавонолов наблюдаются при обработке растений смесью хлорхолинхлорида и КАНУ.

Применение регуляторов роста способствует существенному повышению продуктивности яблони. В связи с этим не лишено основания предположение, что изменения в обмене флоридзина и флавонолов (и, возможно, других фенольных соединений) под влиянием изучаемых регуляторов роста положительно сказываются на жизнедеятельности яблони.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агафонов Н. В., Аминтаев З. Н., Рабей Л. А. и др. Реакция яблони Голден делишес на обработку регуляторами роста. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 6, с. 115—120. — 2. Агафонов Н. В., Аминтаев З. Н., Гуменский В. В. и др. Комплексное применение регуляторов роста на яблоне. — Изв. ТСХА, 1986, вып. 5, с. 119—126. 3. Запрометов М. Н. Основы биохимии фенольных соединений. — М.: Высшая школа, 1974. — 4. Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. — М.: Наука, 1974. — 5. Кефели В. И., Турецкая Р. Х. Природные ингибиторы роста — основные физиологические аспекты действия. — В сб.: Рост растений и природные регуляторы. М.: Наука, 1977, с. 234—245. — 6. Мийдла Х. Взаимосвязь фенольного обмена и минерального питания у яблони. — В сб.: Применений физиол. активных веществ в садоводстве. М., 1972, 28—34. — 7. Сарпуу Л. П. Метаболизм флоридзина в яблоне. — В сб.: Применение физиол. активных веществ в садоводстве. М., 1972. 35—43.

Статья поступила 27 апреля 1987 г.

SUMMARY

Application of chlorcholinechloride alone and in combination with camposane and alpha-naphthyl acetic acid (ANAA) resulted in earlier maximal accumulation of floridsine in Golden delicious apple tree shoots. This is likely to be due to inhibition of shoot growth which was mostly noticeable under combined application of chlorcholinechloride and ANAA. Maximum floridsine content in leaves (especially in the upper shoot area) was observed in early summer, it getting lower during vegetation. Growth regulators increased its content in leaves in autumn.

The nature of accumulation of flavonols and floridsine in shoots and leaves was very much alike, however, the amount of the latter proved to be much lower. Application of growth regulators resulted in lower floridsine content in early summer and in its essential increase in autumn.