

А.І. БАБИЦЬКИЙ¹, О.І. КИТАЄВ², Н.М. ТРОФИМЕНКО¹, О.К. ДОРОШЕНКО¹

¹ Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України
Україна, 01014 м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

² Інститут садівництва НААН України
Україна, 03027 Київська обл., с. Новосілки, вул. Садова, 6

ОСОБЛИВОСТІ ЛЬОДОУТВОРЕННЯ У ТКАНИНАХ ПАГОНІВ МАЛОПОШИРЕНИХ ДЕРЕВНИХ ІНТРОДУЦЕНТІВ РОДИНИ ROSACEAE JUSS.

Методом диференційного термічного аналізу досліджено процес льодоутворення в тканинах пагонів 13 видів і форм малопоширених у Правобережному Лісостепу України деревних інтродуцентів. На основі аналізу співвідношень ксилемних максимумів до флоємних та низькотемпературних екзотерм до флоємних максимумів, а також залежно від температурного діапазону льодоутворення серед дослідженої групи виділено потенційно найбільш морозостійкі інтродуценти.

Підвищення або зниження морозостійкості тісно пов'язане зі змінами стану води у тканинах деревних рослин [1]. Для оцінки їхньої морозостійкості дедалі частіше використовують диференційний термічний аналіз (ДТА) процесів льодоутворення в органах і тканинах [7]. Цей метод передбачає аналіз термограм льодоутворення з урахуванням співвідношення окремих смуг та інтервалу їхньої появи [4, 6].

Оскільки процес льодоутворення в різних тканинах зразків відбувається нерівномірно, то на екзотермах є кілька максимумів, амплітуда та положення яких значною мірою визначаються функціональним станом рослини. Головну увагу приділяють аналізу низькотемпературних екзотерм (НТЕ) ксилеми. Цьому питанню присвячено більшість дослідницьких робіт у цьому напрямі. Методика ДТА, розроблена Квамме [2], передбачає видалення кори та серцевини, внаслідок чого значно модифікується високотемпературний максимум екзотермічного переходу і зникає високотемпературний екзотермічний перехід (ВТЕ), пов'язаний з льодоутворенням у паренхімних тканинах кори.

О.І. Китаєву [5] вдалося розширити уявлення про характер льодоутворення у тканинах рослин з використанням аналізу екзотермічних процесів у ксилемі (деревині) та корі в широкому температурному інтервалі. Саме цю модифіковану методику О.І. Китаєва ми використовували, досліджуючи процеси льодоутворення у пагонах малопоширених деревних рослин родини Rosaceae Juss.

Характер льодоутворення вивчали за допомогою спеціально створеного для ДТА приладу, близького за конструкцією до приладу Квамме [2]. Як датчики температури використовували 3 хромель-копелеві термомпари діаметром 0,3 мм зі спеціальною ізоляцією. Одну термомпару вводили в серцевину пагона на глибину 10–12 мм, іншу — в зразок для порівняння (еталон).

Як індиферентний еталон використовували парафін з розмірами, близькими до розмірів зразка. Парафін обрано тому, що його теплоємність і теплопровідність близькі до таких досліджуваних зразків. Термомпари включали полюсами назустріч одна одній. Сигнал подавали на вхід «У» високочутливого двохкоординатного потенціометра Н-307 з високим вхідним опором. Третю термомпару використовували для вимірю-

вання температури в камері охолоджувача. Сигнал від цієї термопарі подавався на вхід «Х» потенціометра. В зв'язку з досить великою термоелектрорушійною силою хромель-копелевої термопарі (до 0,038 мВ/°С) та високою чутливістю потенціометра відпадала необхідність у проміжному підсиленні сигналу.

Для аналізу льодоутворення використовували частини пагонів завдовжки близько 3 см, діаметром 3,0–4,5 мм, масою 460–500 мг з корою. Під час аналізу зразки охолоджували у двокаскадному напівпровідниковому мікрохолодильнику типу ТЛМ-2. Температуру в камері знижували з постійною швидкістю 1 °С/хв у діапазоні +10...–40 °С. Таке підключення термопар давало змогу вимірювати різницю температур між зразком та еталонном у процесі льодоутворення після короткотермінового охолодження. Перетворення води на лід — це процес, який супроводжується виділенням теплоти, яку вимірюють як різницю сигналів від термопар, спричинену підвищенням температури досліджуваного зразка відносно еталона, що не містить води. Зміни температури зразка під час кристалізації в ньому води відображаються як окремі піки тепловиділення на термограмах.

У високоморозостійких рослин виявляють одну екзотерму (ВТЕ) за температури заморожування від –5 до –10 °С. У рослин з недостатньою морозостійкістю за низьких температур (на низькотемпературних екзотермах) виявляють також гострі піки, пов'язані з пошкодженням та загибеллю тканин, спричиненими внутрішньоклітинним замерзанням [3]. Морозостійкішими вважаються рослини, в яких ініціація льодоутворення та ВТЕ спостерігаються за вищих температур, а НТЕ — за нижчих, що призводить до збільшення інтервалу між піками ВТЕ та НТЕ на термограмі. Отже, за величинами інтервалів між ВТЕ та НТЕ можна судити про морозостійкість рослин.

Об'єктами дослідження були 13 видів і форм малопоширених деревних інтроду-

центів родини Rosaceae Juss. Для аналізу відбирали зразки однорічних пагонів із середньої частини крони кущів. Дослідження проводили в період глибокого спокою рослин (друга декада січня).

Аналіз льодоутворення за допомогою термографічного методу дав змогу виявити особливості тепловиділення у тканинах пагонів досліджуваних об'єктів. На спектрах тепловиділення зразків є кілька досить виразних смуг в інтервалі температур від –7 до –30 °С. Перша екзотерма в діапазоні температур –8...–15 °С, тобто ВТЕ, характеризує процеси льодоутворення у тканинах ксилеми, друга — екзотерма (ТЕ), що реєструється при температурі від –15 до –25 °С, — у тканинах флоєми [8]. Порівняно низьку температуру ініціації льодоутворення у флоємі пояснюють незначними розмірами клітин, а також наявністю у міжклітинному просторі значної кількості розчинених речовин — природних кріопротекторів [4]. У діапазоні смуги тепловиділення флоєми (від –20 до –35 °С) реєструють ще кілька НТЕ, які пов'язані з замерзанням води у мікрокапілярах ксилеми.

Установлено, що найменша амплітуда тепловиділення, яка спостерігалась при замерзанні води у великих судинах ксилеми, характерна для *Photinia villosa* (Thunb.) DC. (0,1), її форми Ph. v. 'Laevis', *Kerria japonica* (L.) DC., її форми K. j. 'Pleniflora', *Stephanandra incisa* (Thunb.) Zbl. (рис. 1) та *S. tanakae* Franch. et Sav. (0,1–0,2), у ситовидних трубках флоєми — для *Kerria japonica* (0,3–0,6) та стефанандр (*S. incisa* — 0,3–0,6, *S. tanakae* — 0,2–0,4), у мікрокапілярах ксилеми — для *Exochorda korolkovii* Lav. (0,2–0,6) та *Rhodotyphus kerrioides* Sieb. et Zucc. (0,3–0,6) (таблиця); найбільша амплітуда тепловиділення у макрокапілярах ксилеми — для *R. kerrioides* (1,0–1,6), *Exochorda tianschanica* Gontsch. (0,7) та *Prinsepia sinensis* (Oliv.) Kom. (0,6–0,8), у флоємі — для *Exochorda tianschanica* (2,1–2,2), у мікрокапілярах ксилеми — у *Kerria japonica* (0,6–1,0) та *Exochorda giraldii* Hesse (0,8–1,0).

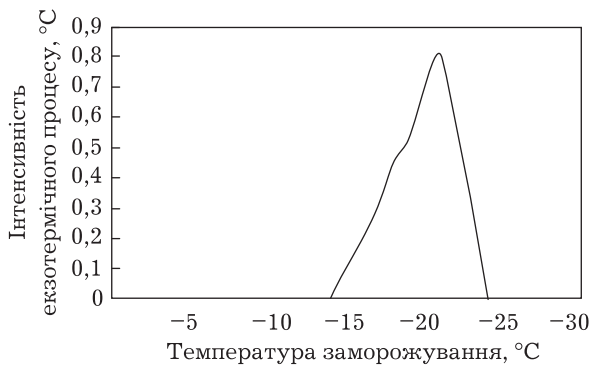


Рис. 1. Екзотерми льодоутворення однорічних пагонів *Stephanandra incisa*

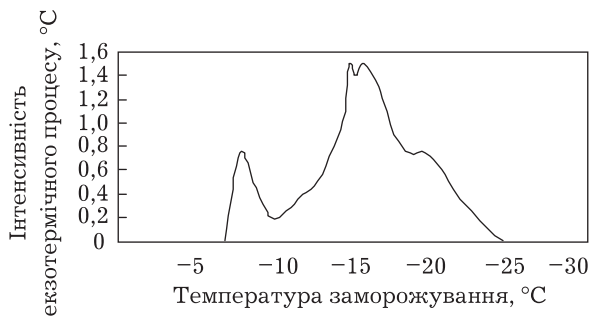


Рис. 2. Екзотерми льодоутворення однорічних пагонів *Eriochorda racemosa*

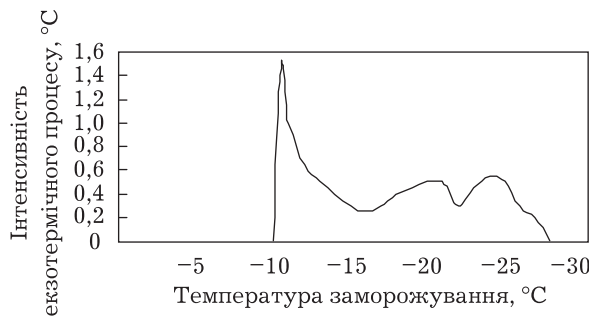


Рис. 3. Екзотерми льодоутворення однорічних пагонів *Rhodotyus kerrioides*

Ініціація льодоутворення найшвидше відбувалася у *Eriochorda* × *macrantha* (Lemoine) Schneid. (-7,7...-8,5 °C), *E. racemosa* Rehd. (-8,0...-8,5 °C) (рис. 2), *E. tianschanica* (-8,5...-9,4 °C) та *E. giraldii* (-8,6...-9,5 °C). Найпізніше льодоутворення характерне для *S. incisa* (-12,3...-15,0 °C), *S. tanakae*

(-13,3...-13,5 °C), *K. japonica* (-12,0...-13,5 °C) та *K. j. 'Pleniflora'* (-12,5 °C). Відповідно до показника ініціації, ВТЕ виникала за вищих температур у тих об'єктів, для яких характерна швидша ініціація льодоутворення. Так, у *E. × macrantha* вода в клітинах ксилеми замерзала вже за температури від -8,0 до -8,7 °C, *E. racemosa* — від -8,4 до -8,7 °C, *E. tianschanica* — від -8,7 до -9,5 °C та *E. giraldii* — від -9,0 до -10,0 °C. Низька температура для утворення льоду в деревині потрібна для *S. incisa* (-14,0...-16,5 °C), *K. japonica* (-14,3...-14,7 °C), *S. tanakae* (-13,9...-14,3 °C) та *K. j. 'Pleniflora'* (-13,0...-13,5 °C).

Низькотемпературна екзотерма для більшості об'єктів дослідження спостерігалася в діапазоні від -20,6 до -23,5 °C. Лише у *R. kerrioides* вода у флоемі замерзала за температури -25,5...-29,0 °C.

Аналіз температурного діапазону льодоутворення ВТЕ виявив, що найвужчим він був у *Eriochorda tianschanica* (1,0-1,7), *Stephanandra tanakae* (1,2-1,5), *Photinia villosa* (1,3-1,8) та *Kera japonica 'Pleniflora'* (1,5), а найширшим — у *Rhodotyus kerrioides* (4,2-5,5). Температурний діапазон льодоутворення в тканинах у цілому найширшим був у *R. kerrioides* (18,5-20,5) та представників роду *Eriochorda* Lindl. (15,7-19,2), отже, ці види можна вважати потенційно морозостійкішими.

А.П. Пасічний та ін. у 1980 р. запропонували застосовувати для оцінки морозостійкості співвідношення амплітуд максимумів екзотермічних процесів у ксилемі та флоемі [4]. Досліджуючи тепловиділення у тканинах пагонів яблуні під час льодоутворення, вчені встановили, що у морозостійких видів більшою була амплітуда ксилемного максимуму, а у неморозостійких — флоемного. На основі отриманих результатів дослідники запропонували шкалу оцінки морозостійкості за цим показником: для морозостійких видів величина співвідношення флоемного та ксилемного максимумів екзотерм становить менше ніж 1,0, для серед-

Параметри екзотермічних процесів при льодоутворенні у тканинах пагонів малопоширених деревних інтродуцентів родини Rosaceae, °C (січень 2011 р.)

Вид	t° спостереження за екзотермічним процесом				Температурний діапазон льодоутворення			Амплітуда екзотермічних процесів при льодоутворенні					
	ініціації	ВТЕ	ТЕ	НТЕ	ВТЕ	ТЕ	тканин у цілому	фронту	ВТЕ	ТЕ	НТЕ	НТЕ/ВТЕ	ВТЕ/ТЕ
Exochorda giralddii	-8,6	-9,0	-17,0	-21,5	2,3	7,0	17,5	0,3	0,3	0,5	1,0	3,33	0,6
	-9,5	-10,0	-17,7	-22,4	3,3	7,5	18,2	0,2	0,3	0,5	0,8	2,67	0,6
E. korolkovii	-10,0	-10,2	-16,2	-21,5	2,5	7,0	17,3	0,5	0,6	1,4	0,6	1,0	0,43
	-9,4	-9,5	-17,0	-21,5	2,5	2,5	13,5	0,5	0,5	1,1	0,2	0,4	0,45
E. racemosa	-8,5	-8,7	-17,0	-21,5	2,5	5,5	16,9	0,4	0,5	1,1	0,5	1,0	0,45
	-8,0	-8,4	-17,2	-21,7	3,0	7,0	18,6	0,7	0,8	1,6	0,8	1,0	0,5
E. tianschanica	-8,5	-8,7	-13,4	-21,4	1,0	5,5	16,5	0,6	0,7	2,2	0,5	0,71	0,32
	-9,4	-9,5	-15,0	-22,0	1,7	5,0	15,7	0,6	0,7	2,1	0,4	0,57	0,33
E. × macrantha	-8,5	-8,7	-18,0	-21,7	5,0	5,5	18,2	0,2	0,2	1,5	0,6	3,0	0,13
	-7,7	-8,0	-17,7	-21,5	3,5	7,0	19,2	0,2	0,2	1,2	0,8	4,0	0,17
Kerria japonica	-13,5	-14,7	-19,0	-23,5	2,5	6,5	13,2	0,2	0,2	0,3	0,6	3,0	0,67
	-12,0	-14,3	-19,5	-23,5	2,0	6,8	15,4	0,1	0,2	0,6	1,0	5,0	0,33
K. j. 'Pleniflora'	-12,5	-13,0	-18,8	-23,0	1,5	6,2	13,5	0,1	0,2	0,6	0,9	4,5	0,33
	-12,5	-13,5	-18,5	-22,5	1,5	5,2	13,0	0,1	0,1	0,5	0,7	7,0	0,2
Photinia villosa	-10,1	-10,5	-16,0	-21,0	1,8	6,0	15,0	0,1	0,1	0,4	0,5	5,0	0,25
	-11,6	-11,7	-19,0	-23,5	1,3	6,0	14,9	0,1	0,1	0,4	0,6	6,0	0,25
Ph. v. 'Laevis'	-10,1	-10,5	-16,9	-22,0	2,2	6,0	15,0	0,2	0,2	0,5	0,7	3,5	0,4
	-11,0	-12,7	-17,0	-20,6	2,4	6,0	13,7	0,1	0,2	0,4	0,7	3,5	0,5
Prinsepia sinensis	-11,9	-12,1	-17,4	-21,7	3,0	5,7	13,8	0,4	0,6	1,0	0,6	1,0	0,6
	-12,7	-12,8	-19,5	-22,1	2,0	5,0	12,5	0,8	0,8	1,3	0,6	0,75	0,62
Rhodotypus kerrioides	-10,5	-11,0	-20,5	-29,0	5,0	4,5	20,5	0,7	1,0	0,8	0,3	3,0	1,25
	-11,0	-11,3	-20,4	-26,2	4,2	6,0	19,0	1,5	1,5	1,1	0,6	0,4	1,36
Stephanandra incisa	-10,5	-10,8	-21,5	-25,5	5,5	5,5	18,5	1,5	1,6	0,5	0,6	0,6	3,2
	-15,0	-16,5	-20,8	-23,0	2,0	4,4	11,0	0,1	0,2	0,6	0,8	4,0	0,33
S. tanakae	-12,3	-14,0	-18,3	-22,6	2,5	6,3	14,4	0,1	0,2	0,3	0,7	0,35	0,67
	-13,3	-13,9	-17,7	-22,3	1,2	6,3	13,3	0,1	0,2	0,4	0,6	3,0	0,5
	-13,5	-14,3	-17,2	-22,5	1,5	6,5	13,0	0,1	0,1	0,2	0,4	4,0	0,5

ньюзимостійких — 1,2–1,5, для слабморозостійких — понад 1,5.

Р.М. Палагеча та ін., вивчаючи морозостійкість магнолій, також виявили залежність між величиною співвідношення флоємного та ксилемного максимумів екзотерм та морозостійкістю [3]. За даними цих дослідників, переважання на користь флоємного максимуму було характерне для недостатньо морозостійких магнолій, а ксилемного — для морозостійких видів.

На основі аналізу співвідношення ВТЕ/ТЕ встановлено, що за цим показником серед досліджуваної групи рослин лише у *Rhodotypus kerrioides* амплітуда екзодерми при льодоутворенні у ксилемі була більшою за таку у флоемі (співвідношення ВТЕ/ТЕ > 1 (1,25–3,2)). У всіх інших об'єктів дослідження переважав флоємний максимум, однак це не свідчить про схильність цих рослин до ураження низькими температурами, тому що інтенсивна втрата води

тканинами флоєми, як у *R. kerrioides*, може призвести до їх висушування і навіть загибелі.

Адаптація до низьких температур, а саме процес загартування, або аклімація, супроводжується втратою води клітинами флоєми та ксилеми, при цьому для великих судин ксилеми вища вірогідність утворення льоду, передусім у міжклітинниках, що спричиняє додатковий вихід води з клітини за осмотичним градієнтом, підсушування клітини і знижує ризик утворення льоду в ній. Тому важливим механізмом адаптації до низьких температур є рання ініціація льодоутворення і досить висока швидкість відтоку води на центр льодоутворення в міжклітинниках. Льодоутворення в міжклітинниках та великих судинах супроводжується тепловиділенням, яке фіксується у вигляді ВТЕ. Поява НТЕ зумовлена льодоутворенням у мікрокапілярах ксилеми. Малі розміри мікрокапілярів зумовлюють високий тиск пари над водою, за рахунок чого значно знижується температура льодоутворення. Крім того, у малих судинах наявні кріопротектори (цукри, низькомолекулярні білки тощо), які також знижують показники НТЕ. Саме в мікрокапілярах зосереджена вода, що забезпечує підтримку водного балансу рослин, особливо під час посухи. Однак висока водоутримуюча здатність зумовлює ризик пошкодження тканини за умов переохолодження до критично низьких температур. У літературі НТЕ інтерпретують як екзотерму загибелі рослини. Однак деякі автори вважають, що в окремих випадках загибель рослини відбувається за іншої температури [6]. Висока амплітуда НТЕ свідчить про значне накопичення переохолодженої води і високий ризик пошкодження мікрокапілярів під час льодоутворення. Тому, на нашу думку, співвідношення НТЕ/ВТЕ є досить об'єктивним показником ступеня ризику низькотемпературного пошкодження під час замерзання переохолодженої води, при цьому для рослин з вищим адаптивним

потенціалом цей показник буде на користь ВТЕ.

Аналіз тепловиділення при льодоутворенні в мікро- та макрокапілярах ксилеми за показником НТЕ/ВТЕ у малопоширених деревних рослин родини Rosaceae засвідчив, що вищим адаптивним потенціалом до низьких температур серед цієї групи рослин характеризувалися *Echochorda tianschanica*, *E. korolkovii*, *E. racemosa*, *Prinsepia sinensis* та *Rhodotypus kerrioides* (0,3–1,0), у решти об'єктів дослідження переважав температурний максимум льодоутворення у мікрокапілярах ксилеми, їх віднесено до рослин, потенційно схильних до пошкодження морозами.

У *R. kerrioides* відзначено значну втрату води у флоємі, що виявилось малою амплітудою тепловиділення і значним переохолодженням за температури до $-19...-21\text{ }^{\circ}\text{C}$ (рис. 3). Високе співвідношення ВТЕ/ТЕ у цієї рослини зумовлено інтенсивною втратою води тканинами кори і зменшенням амплітуди ТЕ. При цьому підсушування відбувалося і в клітинах ксилеми, що збільшувало опір ксилемних тканин до міграції фронту льодоутворення і збільшувало температурний діапазон екзотермічних процесів у пагонах. Таким чином, показники вказували на нібито високий адаптивний потенціал цього виду. Це все визначає ризик висушування пагонів за умов тривалих холодів, які супроводжуються вітрами, під час перезимівлі. Відмічене раніше значне відмирання пагонів *R. kerrioides* над сніговим покривом, імовірно, було спричинене саме пошкодженням за типом «зимового висушування».

Отже, проведені дослідження характеру льодоутворення в тканинах малопоширених деревних рослинах родини Rosaceae свідчать про досить високий адаптивний потенціал у *Echochorda tianschanica*, *E. korolkovii*, *E. racemosa* та *Prinsepia sinensis*. Найбільш схильними до ураження низькими температурами слід вважати стефанандри та керії, які виявили нижчий адаптив-

ний потенціал, а також *Rhodotypos kerrioides*, що може пошкоджуватись за типом «зимового висушування».

1. Васюта О.С., Китаєв О.І. Дослідження особливостей льодоутворення у тканинах коренів підщеп кісточкових культур залежно від їх морозостійкості // Садівництво. — 2001. — Вип. 53. — С. 312–319.

2. Квамме Х.А. Селекція и отбор плодовых растений умеренного климата на морозостойкость // Холодостойкость растений. — М.: Колос, 1983. — С. 244–261.

3. Палагеча Р.М., Китаєв О.І., Таран Н.Ю. Морозостійкість магнолій та льодоутворення у тканинах пагонів // Укр. ботан. журн. — 2007. — 64, № 5. — С. 892–900.

4. Пасичный А.П., Пономарева И.Д., Цепков Г.В. Анализ процесса льдообразования в тканях разных по морозоустойчивости древесных растений // Физиология и биохимия культурных растений. — 1980. — № 5. — С. 548–553.

5. Проблеми моніторингу у садівництві / О.В. Брайон, М.О. Бублик, С.О. Васюта та ін. / За ред. А.М. Силаєвої. — К.: Аграрна наука, 2003. — 347 с.

6. Kaku S., Iwaya M. Low temperature exotherms in xylems of evergreen and deciduous broad-leaved trees in Japan with reference to freezing resistance and distribution range // Plant colt hardiness and freezing stress: Mechanisms and crop implications. — 1978. — Vol. 1. — P. 227–239.

7. Kytaev O., Solovyova M., Sheychuk M. The investigation of ice-forming process in different fruit plants organs // Referaty i donisienia wygoszone na XI ogólnokrajowym seminarium Grupy Roboczej «Mrozoodpornosc». — Poznan, 1999. — P. 153–157.

8. Rajashekar C., Westwood M., Burke M. Deep supercooling and cold hardiness in genus *Pyrus* // J. Amer. Soc. Hort. Sci. — 1982. — 107. — P. 968–972.

Рекомендував до друку С.І. Кузнецов

А.І. Бабицький¹, О.І. Китаєв²,
Н.М. Трофименко¹, О.К. Дорошенко¹

¹ Национальный ботанический сад
им. Н.Н. Гришко НАН Украины,
Украина, г. Киев

² Институт садоводства НААН Украины,
Украина, Киевская обл., с. Новоселки

ОСОБЕННОСТИ ЛЕДООБРАЗОВАНИЯ В ТКАНЯХ ПОБЕГОВ МАЛОРАСПРОСТРАНЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ СЕМЕЙСТВА ROSACEAE JUSS.

Методом дифференциального термического анализа исследован процесс образования льда в тканях побегов 13 видов и форм малораспространенных в Правобережной Лесостепи Украины древесных интродуцентов. На основании анализа отношений ксилемных максимумов к флоэмным и низкотемпературных экзотерм к флоэмным максимумам, а также в зависимости от температурного диапазона льдообразования среди исследованной группы выделены потенциально наиболее морозоустойчивые интродуценты.

А.І. Babytskiy¹, О.І. Kytaev²,
Н.М. Trofimenko¹, О.К. Doroshenko¹

¹ M.M. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

² Institute of Gardening, National Academy
of Agrarian Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv region, Novosilky

INVESTIGATION OF ICE-FORMING IN TISSUES OF SPROUTES ROSACEAE JUSS. FAMILY INTRODUCED PLANTS

The process of ice-forming in the root tissues of 13 species and forms not being in current use introduced woody species in the Right-Bank Forest-Steppe of Ukraine was investigated by the differential thermal analysis. According to the analyses of the ratios of xylem to phloem and low temperature exotherm to the phloem maximum and also depending on the width of the temperature scale the most frost-resistible introduced plants were chosen.