

*А. И. УСКОВ,
научный сотрудник опытной
станции садоводства.*

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И ВОДНОГО РЕЖИМА РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ЯБЛОНИ

Различные сорта сельскохозяйственных культур имеют неодинаковый ритм прохождения основных процессов развития, то есть процессов обмена веществ, составляющих внутреннюю сущность развития и особенностей морфогенеза, представляющих собой их внешнее проявление.

Изучение специфичности сортов чрезвычайно важно как для биологической науки, так и для сельскохозяйственной практики и, в частности, для дифференцированной сортовой агротехники.

Для биологической характеристики сортов могут быть использованы морфофизиологические методы анализа развития, успешно применяемые в настоящее время многими авторами, но пока, в основном, для характеристики отдельных видов, пород растений.

Преимущество этого направления в биологической науке в неразрывном единстве изучения как внешних морфогенетических, так и внутренних физиологических процессов. По существу, они представляют собой форму и содержание процесса индивидуального развития организма. Одновременно изучается связь этих процессов с условиями внешней среды, к которым данный вид или сорт приспособился в ходе своего исторического развития. Естественно, что в различных экологических условиях характер этого приспособления был неодинаковым. Это и обусловило различия в ритме прохождения основных процессов развития различных по происхождению растительных форм.

Следовательно, при морфофизиологических исследованиях отдельных сортов, а также при разработке приемов сортовой агротехники, необходимо учитывать их экологическую принадлежность.

Наряду с изменением ритма развития у сортов различной экологической принадлежности, у них наблюдаются и физиологические различия, отражающие все тот же процесс приспособления к разным условиям произрастания.

Нами проведены наблюдения за сроками прохождения основных фенологических фаз и этапов органобразовательного процесса, а также за особенностями такого физиологического показателя, как водный режим, по группе сортов яблони различной экологической природы. Место наблюдений — Ставропольская опытная станция садоводства в г. Георгиевске. Под наблюдением находились сорта южной экологической группы: малозимостойкие — Ренет Симиренко, Ренет Шампанский, Бельфлер желтый, Пармен зимний золотой; среднезимостойкие сорта центральной зоны плодородия — Папировка, Уэлси, Бельфлер-китайка; зимостойкие сорта — Антоновка обыкновенная и Боровинка, выращиваемые в более северных районах.

Степень зимостойкости дается по материалам научно-исследовательского института садоводства им. И. В. Мичурина (3).

Возраст деревьев — 14 лет.

Ниже приводятся метеорологические показатели и данные фенологических наблюдений по материалам станции за последние три года (таблицы 1 и 2). В 1961 г. нами также проводились наблюдения за прохождением этапов органогенеза. Этапы и фазы органогенеза даны по Куперман Ф. М. (6) и Ускову А. И. (13, 14). Результаты наблюдений приводятся в таблице 3.

Органогенез представляет собой одну из сторон морфофизиологии — нового направления в мичуринской биологии, возникшего и развивающегося на базе теории стадийного развития.

Задачей морфофизиологии, представляющей собой учение о формообразовательных процессах и условиях их прохождения, является изучение: во-первых, морфологии развивающихся органов с расчленением процесса развития на качественно различные этапы; во-вторых, условий, необходимых для развития каждого органа, для прохождения каждого этапа; в-третьих, физиологии каждого этапа.

Морфогенетические наблюдения основаны на том, что растение не одновременно формирует свои части. В течение года они возникают и формируются одна за другой, последовательно. Соответственно с этим цикл развития растений делится на этапы органобразования, каждый из которых соответствует возникновению какого-либо органа или наиболее существенной его части или же коренному качественному изменению его тканей. Развитие каждого органа рассматривается, начиная с его возникновения на точке роста. Обычные фенологические наблюдения отражают лишь часть органобразовательного процесса после того, как орган уже достиг в процессе роста значительных размеров. Морфогенетические наблюдения можно условно квалифицировать как углубленную фенологию или микрофенологию.

В результате пятилетних исследований, проведенных на Степновском опытном поле и Ставропольской опытной станции садоводства Ставропольского НИИСХ при постоянном контакте с Московским государственным университетом, Центральной гене-

Таблица I
Метеорологические показатели по данным Георгиевской метеорологической станции

Год	Показатель	Месяцы												ср. годовая
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Ср. многолетняя	средняя температура воздуха	-3,9	-3,2	1,9	8,8	15,9	20,1	23,3	22,4	16,7	10,5	3,3	-1,3	9,4
	осадки	14	15	22	34	59	68	52	37	34	25	28	19	407
1959	средняя температура воздуха	0,0	-4,8	0,4	10,8	15,8	19,6	23,9	23,1	14,0	6,0	1,0	-5,2	8,7
	осадки	25,0	20,8	25,0	40,8	44,8	32,6	19,3	16,3	65,4	23,9	37,3	28,0	379,2
1960	средняя температура воздуха	-1,5	-3,1	-2,1	8,2	14,5	20,0	22,5	21,0	15,2	12,0	5,3	1,9	9,6
	осадки	30,5	56,5	19,4	25,7	48,7	79,6	55,8	36,5	13,6	26,4	38,6	19,6	450,9
1961	средняя температура воздуха	-2,2	1,2	4,0	10,6	17,2	21,2	22,1	22,9	15,3	9,2	4,6	2,8	10,7
	осадки	19,2	4,9	12,5	47,1	87,8	79,8	58,8	19,6	49,8	76,6	59,9	26,9	541,9

Данные фенологических наблюдений по различным сортам яблони

год	Сорт	Степень развития	Цветение			Рост побегов		Съем плодов		Листопад		
			начало	продолжит. в днях	степень цветения	видимый конец роста	число побегов	начало съема	степень плодоношения	начало	конец	
												степень
1959	Ренет Симиренко	—	3.V	11	1,0	25.VI	4,0	—	—	2.XI	16.XI	
	Папировка	—	3.V	12	3,0	25.VI	3,9	28.VII	3,0	—	2.XI	
	Боровинка	—	27.IV	15	4,0	25.VI	4,1	1.VIII	4,0	—	2.XI	
1960	Ренет Симиренко	—	11.V	13	2,0	30.VI	5,0	—	1,0	20.X	13.XI	
	Папировка	—	9.V	13	3,0	25.VI	4,0	23.VII	3,5	30.IX	25.X	
	Боровинка	—	4.V	18	2,0	25.VI	4,0	3.VIII	3,0	20.X	29.X	
1961	Ренет Самиренко	5,0	28.IV	11	4,0	19.VI	3,0	29.IX	2,5	28.X	7.XI	
	Ренет Шампанский	4,5	28.IV	2	1,0	14.VI	2,5	30.IX	1,0	12.XI	16.XI	
	Бельфлер желтый золотой	4,6	24.IV	13	3,0	14.VI	5,0	30.IX	1,0	2.XI	10.XI	
	Пармен Черненко	4,0	27.IV	13	0,8	12.VI	2,5	31.VIII	1,0	2.XI	10.XI	
	Папировка	5,0	23.IV	21	2,5	—	2,5	12.VIII	2,5	8.XI	16.XI	
	Уэлси	4,0	28.IV	9	1,0	10.VI	2,0	15.VII	1,0	25.X	1.XI	
	Бельфлер-китайка	5,0	27.IV	10	1,5	13.VI	3,0	29.IX	1,0	30.X	7.XI	
	Антоновка обыкновенная	3,0	15.IV	12	3,5	13.VI	2,0	10.VIII	2,0	4.XI	10.XI	
	Боровинка	4,5	24.IV	17	3,0	—	4,0	11.VIII	3,0	26.X	3.XI	
				22.IV	15	3,5	11.VI	2,5	27.VII	4,0	22.X	28.X

Примечание: баллы степени прироста соответствуют: 5 — более 50 см, 4 — 40 — 50 см, 3 — 25 — 40 см, 2 — 15 — 25 см, 1 — менее 15 см (Методика сортоизучения, 1956 г.)

Таблица 3

Сроки прохождения этапов органобразования различными сортами яблони

Этапы ор-ганогенеза	Характеристика этапов органогенеза	1958 г.			1961 г.			
		Папировка	Ренет Писгуда	Ренет Си-мирско	Пали-ровка	Боро-винка	Пармен зимний золотой	Ренет Сми-ренко
VII	Начало роста цветка	9.IV	25.III	7.IV	3.IV	28.III	27.III	27.III
VIII	Формирование гаметофита	23.IV	16.IV	25.IV	9.IV	8.IV	10.IV	10.IV
	Усиленный рост всех частей цветка. Гаметогенез	5.V	4.V	7.V	29.IV	22.IV	27.IV	28.IV
IX	Цветение и оплодотворение	9.V	7.V	11.V	3.V	29.IV	2.V	2.V
X	Рост питающих тканей семени	20.V	21.V	25.VI	1.VI	2.VI	7.VI	10.VI
XI	Рост зародыша семени	9.VII	19.VII	10.IX	—	—	—	—
XII	Созревание семени							
III	Формирование бугорков осей соцветия							
фаза I	Появление первичных бугорков	8.VII	29.VII	22.VII	18.VI	15.VI	28.VI	8.VII
« 2	Обособление бугорков соцветия	26.VII	4.VIII	14.VIII	—	—	—	—
IV	Формирование цветка	29.VII	6.VIII	19.VIII	3.VII	29.VI	17.VII	2.VIII
фаза I	Появление чашелистиков	31.VII	21.VIII	1.IX	3.VII	2.VII	22.VII	8.VIII
« 2	Появление бугорков лепестков и тычинок	1.IX	24.IX	14.X	7.VIII	23.VIII	29.VIII	20.IX
« 3	Появление пестиков							

тической лабораторией и Институтом физиологии растений, нами выявлены особенности органогенеза у яблони.

Приводим детальную схему, охватывающую полный цикл органогенеза, от начала формирования ростовых почек до созревания семян, а также схему сопряженности этапов органогенеза с фенофазами (таблицы 4 и 5).

Знание органогенеза дает более четкое представление о формообразовательных процессах, что необходимо для целенаправленного подхода к приемам агротехники и селекции.

Так, морфогенетические наблюдения за возникновением листьев у яблони позволили установить, что видимое прекращение роста побегов наступает значительно позже окончания образования новых листьев на конусе нарастания. Например, конец новообразования зачаточных листьев на точке роста и начало формирования чешуй верхушечной почки ростового побега отмечено нами в 1961 г. у Боровинки и Папировка в 20 числах мая, причём у Боровинки значительно раньше, чем у Папировка. У Ренета Симиренко на 26 мая еще продолжалось новообразование зачаточных листьев. Таким образом, полная остановка роста, отмечаемая в обычных фенологических наблюдениях, лишь частично отражает ход развития побегов и листьев (см. таблицу 2).

Как видно из таблиц 1, 2 и 3, для прохождения одних и тех же этапов и фаз развития сортам, различным по экологической природе, требуется неодинаковая сумма температур. Пороги и оптимумы температур для них также будут различными.

В качестве иллюстрации можно привести результаты учёта по двум экологически различным сортам яблони, проведенного нами в 1958 г. на Степновском опытном поле Ставропольского научно-исследовательского института сельского хозяйства (таблица 6).

Для прохождения всех весенних этапов органобразования до момента появления первичных бугорков будущих цветков, южному сорту Ренет Симиренко требуется большая сумма температур выше 5° и 15° , чем более северному сорту Папировка.

В то же время, на период формирования в цветочных почках чашелистиков, лепестков и тычиночных зачатков потребовалась почти одинаковая сумма температур для обоих сортов. Для перехода к фазе «появление пестиков» южному сорту Ренет Симиренко потребовалась даже несколько меньшая сумма температур выше 15° . Но, чтобы набрать сумму температур (которая в наших наблюдениях составила примерно 420°), сорту Ренет Симиренко потребовалось 84 дня вместо 55 у сорта Папировка, что было обусловлено затягиванием первого периода, более требовательно к температуре. Большая потребность южного сорта Ренет Симиренко в температурах выше 5° при одинаковой или даже меньшей потребности в температурах выше 15° , по сравнению с Папировкой наводит на мысль, что в начале формирования зачатков

Схема этапов органогенеза яблони

Этап	Ф а з а	Этап	Ф а з а
I	<p>Формирование ростовой почки яблони</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Формирование омоложденной меристемы 2. Отделение чешуй 3. Формирование зачатков розеточных листьев 	VI	<p>Микро- и макроспорогенез</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Мейозис 2. Тетрады 3. Одноядерные споры
II	<p>Формирование тканей побега</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Формирование зачатков стеблевых листьев 2. Формирование стебля первичного строения (прокамбий) 3. Формирование стебля вторичного строения (камбий) 	VII	<p>Формирование гаметофита (гаметогенных клеток)</p>
III	<p>Формирование осей соцветия</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Первичный бугорок оси соцветия первого порядка 2. Бугорки осей соцветия второго порядка 	VIII	<p>Гаметогенез и усиленный рост цветка</p>
IV	<p>Формирование частей цветка</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Формирование цветоножа и чашелистика 2. Лепестково-тычиночные зачатки 3. Формирование плодolistиков 	IX	<p>Цветение и оплодотворение</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Дозревание пыльцы и зародышевых мешков 2. Свободное состояние пыльцы 3. Прорастание пыльцы (с образованием спермиев) 4. Оплодотворение, зиготогенез
V	<p>Формирование археспория</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Формирование первичного археспория 2. Формирование вторичного археспория 3. Обособленные, материнские клетки спор 	X	<p>Рост материнских тканей семени и плода</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Усиленный рост интегументов 2. Прематущественный рост нуцеллуса
		XI	<p>Формирование эндосперма и зародыша</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Прематущественный рост эндосперма 2. Дифференциация зародыша 3. Завершение роста зародыша
		XII	<p>Вызревание семени</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Вызревание зародыша 2. Переход зародыша в период покоя

Таблица 5

Схема сопряженности фенофаз и этапов органогенеза в годичном цикле развития яблони (на примере сорта Палировка)

Месяцы	Периоды годичного цикла	Первый год			Второй год			Третий год					
		фенофазы	органогенез		фенофазы	органогенез		фенофазы	гаметофит				
			фазы	этапы		фазы	этапы		мужской		женский		
									органогенез				
фаза	этап	фаза	этап	фаза	этап	фаза	этап						
II-1	вынужденный покой	ростовые почки в покое (верхуш.)	3	1	ростовые почки в покое (боковые)	3	1	цветочные почки в покое	1	V	3	IV	
10			2			2			2				
III	период роста побегов	распускание почек	I	II	распускание боковых почек	1	II	распускание почек	3	VII		VI	
10			1			1-2			1				
20			2			2			2				
IV	период роста побегов	рост побегов	I	II	рост плодушек	1-2	II	рост бутонов		VIII		VII	
10			2			2-3			2				
20			3						2-3				
V	скрытый рост	Формирование ростовых почек	1	I	формирование ростовых почек на плодушках	1	I	опадение цветков и бесплодной завязи		IX	1	X	
10			2			2			2				2
20			3			3			3				
VI	относительный покой	Формирование ростовых почек		I	скрытая фаза формирования цветочных почек		II	июньское опадение завязи		X	1	XI	
10													2
20													3
VII	скрытый рост	Формирование ростовых почек		I	Формирование цветочных почек	1	III	предлугорное опадение завязи		XI		XII	
10									2				1
20									3				2
VIII	глубокий покой	листопад		I	Формирование цветочных почек	1	IV			XII			
10									2				
20									3				
IX	глубокий покой	листопад		I	Формирование цветочных почек	1	IV			XII			
10									2				
20									3				
X	глубокий покой	листопад		I	Формирование цветочных почек	1	IV			XII			
10									2				
20									3				
XI	глубокий покой	листопад		I	Формирование цветочных почек	1	IV			XII			
10									2				
20									3				
XII	глубокий покой	листопад		I	Формирование цветочных почек	1	IV			XII			
10									2				
20									3				

Напряженность метеорологических факторов по этапам органобразования яблони
(Степновское опытное поле, 1958 год)

Этапы органогенеза	Содержание этапа	Срок прохождения	Число дней	Сумма средних температур воздуха в градусах		Сумма сред- ней относ- ной влаж- ности воздуха (проц)	Осадки	Число ясных дней
				выше 5°С	выше 15°С			
Сорт Папировка								
VII—XI	Гамето- и эмбриогенез							
II—III (ф. 1)	Формирование ростовых побегов	9.IV—7.VII	90	1.100	393	6.425	101,6	33
III (ф. 2)	Формирование цветков							
IV (ф. 2)	(до появления пестиков)	8.VII—31.VIII	55	972	429	4.020	111,0	30
IV (ф. 3)	Формирование пестиков	1.IX—31.X	61	423	76	4.811	47	27
Сорт Ренет Симиренко								
VII—XI	Гамето- и эмбриогенез							
II—III (ф. 1)	Формирование ростовых побегов	7.IV—21.VII	107	1.337	477	7.668	207	41
III (ф. 2)	Формирование цветков							
IV (ф. 2)	(до появления пестиков)	22.VII—13.X	84	1.116	414	6.283	46	44
IV (ф. 3)	Формирование пестиков	14.X—31.X	17	50	7	1.452	6	7

цветка растению требуются сравнительно пониженные температуры.

Если у сорта Папировка после появления зачатков пестиков имеется возможность использования теплого времени года для дальнейшего развития цветка, то Ренет Симиренко, как видно из той же таблицы, этой возможности почти не имеет. В результате боковые цветки этого сорта, слабее развитые, часто зимуют с едва заметными бугорками на месте формирования пестиков в зачаточном цветке, а иногда не имеют даже этих бугорков. У Ренета Симиренко в центральных цветках соцветий высота пестиков в зимний период в два-три раза меньше, чем у сорта Папировка, и в пять раз меньше, чем у сорта Боровинка.

Не менее значительна разница между зачаточными цветками в тот же период и по весу. Пестики в центральных цветках сорта Боровинка успевают за летне-осенний период настолько вырасти и развиться, что к началу зимы в них можно наблюдать процессы формирования семенных камер и плацентарной ткани, нормально протекающие у яблоны уже в весенний период, а также формирование тычиночных нитей. Такие же цветки сорта Папировка и боковые цветки в соцветии Боровинки имеют лишь щели в основании пестиков, семенное гнездо еще не развилось и пыльники сидячие, без сформировавшихся тычиночных нитей.

В конце зимы такие излишне развитые цветки иногда поражаются морозом. В зиму 1960/61 гг. мы наблюдали в центральных цветках Боровинки побурение пестиков в целом, а зимой 1961/62 гг. — только семенных гнезд и зачатков тычиночных нитей. Степень поражения различна и зависит от развития цветков.

Полная гибель цветка или пестиков наблюдается редко. Чаще поражена лишь часть пестичной ткани. Цветок весной растет, но отстает в развитии от боковых цветков соцветия, которые не были поражены. Иногда он не раскрывается, а если цветет, то, как правило, быстро отпадает.

Поражение тычиночных нитей ведет к недоразвитию пыльников, к которым не могут нормально поступать питательные вещества. В таблице 7 приводятся результаты взвешиваний пыльников, взятых из пораженных морозом (центральных) и из здоровых цветков того же сорта в фазе «розовый бутон» (12/IV) и «бутон перед раскрытием» (21/IV).

Таким образом, это своего рода «переразвитие» цветков, наблюдаемое, в данном случае, у сорта более северной экологической группы, ведет к отрицательным последствиям. Несомненно, что именно это явление часто обуславливает снижение зимостойкости различных пород, в том числе абрикоса.

Другая крайность — очень слабое развитие цветков, наблюдаемое у сортов южной экологической группы, в данном случае у Ренета Симиренко, также неблагоприятно отражается на дальнейшем развитии их. Недоразвитые с осени цветки не успевают весной нормально развиться, что ведет к существенному снижению

Таблица 7

Вес (мг) бутонов и пыльников сорта Боровинка

	12 IV	21 IV
Центральный бутон здоровый	164	406
Пыльник	1,48	1,26
Центральный бутон, поврежденный морозом	116	147
Пыльник	0,42	0,40
Боковой бутон того же соцветия (не поврежден)	121	360
Пыльник	1,36	1,18

жизнеспособности и размеров их пыльцы, к более слабому образованию завязи и сильному ее осыпанию (таблица 8).

Весной особенно заметно, что температурные пороги для одних и тех же процессов развития у различных по природе сортов неодинаковы. При выдержке черенков яблони, срезанных в январе, в термостате с постоянной температурой 10°C в течение одного месяца в цветочных почках Ренета Симиренко не образовалось даже семенных камер, у Папировки они сформировались, а в пыльниках развивался вторичный археспорий, в пестиках Боровинки появились зачатки семязпочек, в пыльниках — одноклеточная пыльца.

Влажность воздуха и почвы оказывает определенное влияние на ход органогенеза. По нашим наблюдениям, повышенная влажность воздуха в закрытой камере несколько ускоряет набухание и распускание почек. Снижение влажности почвы может привести к остановке роста и даже к его депрессии, когда наблюдается временное уменьшение размеров как цветочной почки в целом, так и отдельных ее частей. Это можно видеть на графике 1. Высокая влажность почвы в осенний период способствует усиленному росту ростовых и цветочных почек и их частей, который продолжается даже после опадания листьев.

Влажность почвы оказывает существенное влияние на скорость прохождения этапов и фаз органогенеза. После появления в плодовых почках первичных цветочных бугорков, повышенная влажность почвы способствует ускорению развития цветка.

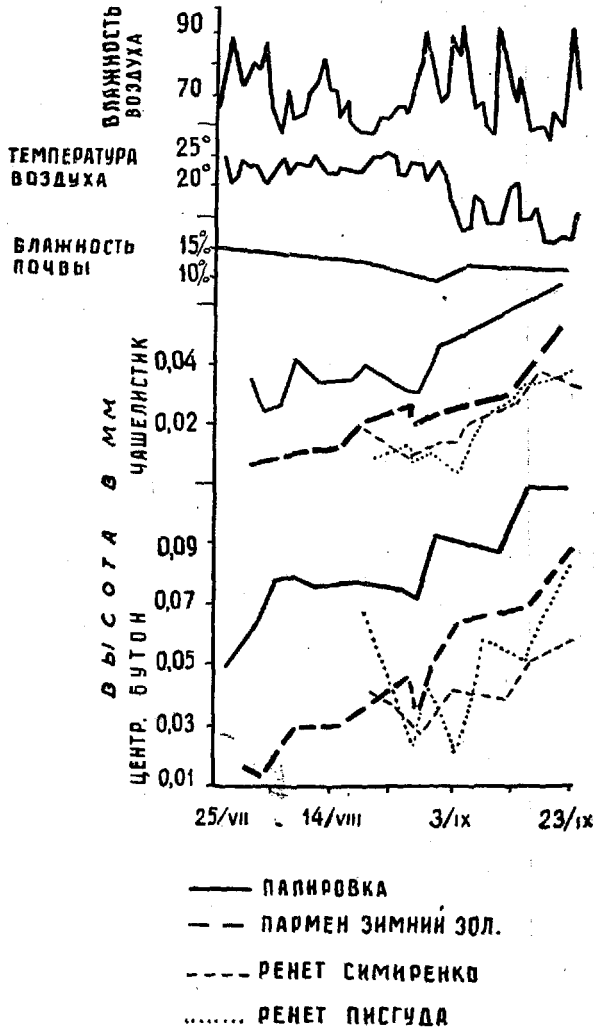
Так, в 1958 г. сорту Папировка для формирования цветка до появления пестиков потребовалось 55 дней при сумме осадков 111,0 мм, а в 1961 г. — 50 дней при сумме осадков 143,8 мм. Средние температуры воздуха за оба года в этот период были аналогичными, влажность воздуха в 1961 г. несколько выше в июне и ниже — в июле—августе.

Обилие осадков (выше среднегодовой, см. таблицу 1) в мае, июне и июле 1961 г. способствовало более быстрому формированию цветка и у сорта Ренет Симиренко (74 дня вместо 84 в 1958 г.), причем, сокращение произошло исключительно за счет

Степень развития цветков, жизнеспособность пыльцы и осыпаемость завязи у различных сортов яблони

С о р т	Высота пестика (мм)		Вес зачаточного цветка 9 1-62 (мг)	Диаметр пыльцевого зерна в микронах 19 V	Процент жизнеспособной пыльцы 19 V	Процент сохранившейся завязи на 24 V
	5 1-61	9 1-62				
Ренет Смирненко	0,11	0,13	0,34	41	42,7	14,1
Папировка	0,30	0,40	0,63	47	68,2	34,6
Боровинка	0,55	0,60	1,01	47	76,3	30,1

III этапа и I фазы IV этапа (формирование чашелистиков) — в наиболее обеспеченный почвенной влагой период. Эта ступень формирования цветка у Ренета Симиренко прошла в 1961 г. за 31 день вместо 41 в 1958 г., тогда как следующая — формирование лепестков и тычинок, проходившая при низкой влагообеспеченности, продолжалась, как и в 1958 г., 43 дня.



Граф. 1. Депрессии роста цветочных почек различных сортов яблоны.

На сокращение срока формирования цветков яблони под влиянием повышенной суммы осадков и более высокой температуры воздуха указывают в своей работе Г. К. Карпов, Н. И. Туровцев и О. И. Савельева (4).

По наблюдениям И. А. Коломийца, для переключения ростовых почек кольчаток взрослых деревьев на плодоношение и прохождение процессов развития цветочных почек необходима высокая обеспеченность их меристем влагой.

Все морфогенетические изменения возникают и протекают на базе определенных физиологических изменений, которые в свою очередь могут быть правильно истолкованы только в тесной связи с органообразовательными процессами. Для более полного объяснения особенностей динамики физиологических процессов, очевидно, целесообразно детально изучить физиологию каждого отдельного органа и его частей, начиная от их возникновения и до полного вызревания, а также исследовать корреляцию физиологии органов. Несомненно, что у сортов различных экологических групп динамика физиологических процессов будет неодинаковой в соответствии со спецификой их ритма развития.

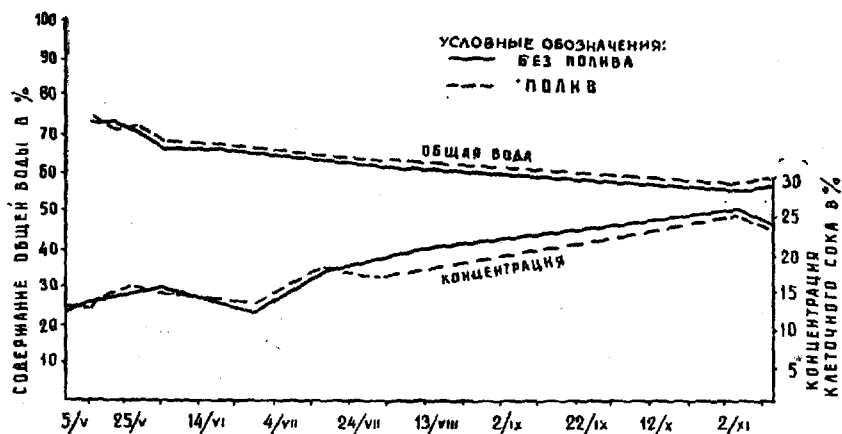
Ниже, в таблице 9, приводятся некоторые показатели водного режима различных органов яблони в разные сроки.

В первый, весенний, период годового цикла, как видно из таблицы, листья и другие органы яблони отличаются наибольшей оводненностью и наименьшей водоудерживающей способностью своих тканей. Летом оводненность тканей снижается, а их водоудерживающая способность повышается. В течение вегетации содержание воды в листьях плавно снижается от 74% в начале вегетации до 57% в конце. Диаметрально противоположно изменяется концентрация клеточного сока в листьях. От 12% в начале вегетации она постепенно увеличивается до 23% в конце ее (граф. 2).

Как видно из графика 2, полив оказывает незначительное влияние на содержание общей воды в листьях. Значительно более чувствительна к этому концентрация клеточного сока. Так, в первой декаде июля концентрация клеточного сока составляла 17% на обоих вариантах. В конце июля был проведен полив, а 3 августа концентрация клеточного сока на политом участке составила 17%, а на неполитом 20% при влажности почвы 71% от полевой влагоемкости. Следовательно, повышение концентрации клеточного сока листьев яблони в июле до 20% свидетельствует о том, что растение начинает нуждаться во влаге.

Самая низкая оводненность и наиболее высокая водоудерживающая способность тканей яблони отмечается в период биологического покоя зимой.

Но если в пределах одного органа изменения показателей водного режима происходят сравнительно плавно, то в пределах всего организма такой постепенности нет. Одновременно со снижением оводненности одних, стареющих органов, наблюдается в



Граф. 2. Изменение водного режима листьев яблони Пармен зимний золотой на вариантах с поливом и без полива. Полив 28—30 июля 1962 г.

соответствии с закономерностями органообразования, очень высокая оводненность других, только формирующихся. Так, если к августу содержание воды в листьях снижается до 60—62%, а конусы нарастания вегетативных почек на кольчатках содержат 53—55% воды, то молодые формирующиеся цветки в цветочных почках с зачаточными чашелистиками, лепестками и пыльниками содержат воды 70% и более.

В этом проявляется одна из существенных особенностей «скрытого роста». Те или иные органообразовательные процессы проходят в растении в течение всей вегетации. Кроме весеннего «сгустка» различных органообразовательных процессов, в июне наблюдается усиленное формирование семян, в июле — плодов, потребляющих много воды, а в августе — образование зачаточных цветков, в сентябре, октябре — рост почек и корней. На различия между водным режимом вегетативных и цветочных почек и соответствующих кольчаток яблони указывает И. А. Коломиец (5).

Отсюда совершенно ясно, что ритмичность водного режима яблони, как и любого другого растения, неотделима от ритмичности органообразования и должна изучаться в разрезе отдельных органов неотрывно от конкретных этапов органогенеза. На необходимость увязки водного режима растений с их морфогенезом обращает внимание Н. С. Петин (8).

Н. А. Максимов (7) пишет по этому поводу: «Те формообразовательные процессы, которые оказываются застигнутыми засухой, почти всегда испытывают значительные видоизменения и искажения, и притом необратимые и поэтому особенно опасные».

Содержание воды и водоудерживающая способность различных органов яблони Пармен зимней золотой в течение вегетации 1961/62 г.

Орган	12.IV—распускание почек		26.IV—цветение		3.VIII—скрытый рост		4.XI—листопад		5.I—покой	
	прот. общей воды	вес после 6 часов подсушки в проц. к исходному	прот. общей воды	вес после 6 часов подсушки в проц. к исходному	пр. н. общей воды	вес после 6 часов подсушки в проц. к исходному	прот. общей воды	вес после 6 часов подсушки в проц. к исходному	прот. общей воды	вес после 6 часов подсушки в проц. к исходному
Листья ростового побега	75,3	58,0	72,3	60,2	63,1	75,2	62,2	75,2	55,8	61,8
Листья кольчатки без плодов	75,3	51,1	71,3	65,8	62,0	72,7	58,4	75,3	55,8	61,8
Побег ростовой 1-летней	52,1	67,7	59,7	85,3	56,2	—	—	—	47,8	77,0
Кора ростового побега	55,8	56,7	62,1	70,1	—	—	—	—	52,6	61,9
Древесина ростового побега	47,4	60,6	57,2	53,4	—	—	—	—	36,0	72,0
Кольчатка без плодов	51,6	73,9	52,7	79,5	50,8	71,9	—	—	47,5	72,0
Почка кольчатка без плодов	70,8	42,1	—	—	53,4	69,0	—	—	51,2	84,0
Паренхима конуса нарастания	77,5	28,2	—	—	56,9	46,5	58,8	48,6	48,2	55,5
Цветок центральный	77,8	81,4	82,6	63,5	—	—	66,2	40,3	63,2	44,2
Мякоть плода	76,0	33,6	77,7	37,6	84,5	—	—	—	—	—

При изучении водного режима отдельных частей органов чрезвычайно важно брать их для исследования в возможно более чистом виде, без окружающих тканей. Так, в вегетативной и цветочной почке зачаточные листочки или цветки составляют всего несколько процентов, остальные 80—90% и более приходятся на кроющие образования и часть побега. Водный режим кроющих образований и зачатков цветка, по нашим наблюдениям, довольно существенно различается на всех фазах развития почки.

Существенно отличается друг от друга водный режим различных, хотя и одновременно растущих органов и отдельных частей каждого органа. В таблице 10 приводятся выдержки из наших наблюдений за особенностями динамики водного режима отдельных частей цветка яблони по ряду сортов весной. Взвешивания производились на торзионных весах с ценой деления 0,05 мг.

В данной статье мы не ставим перед собой задачи обсуждения особенностей водного режима цветка и его частей, хотя они очень интересны. Данные таблицы 10 показывают существенные различия в водном режиме отдельных частей цветка и неодинаковый характер его по мере роста и развития цветка.

Определенные различия в водном режиме разных сортов яблони можно наблюдать в течение всей вегетации, причем в строгом соответствии с экологическими особенностями и связанными с ними различными требованиями к среде и приспособительными реакциями.

Так, в начале января водоудерживающая способность (в процентах от исходного веса после шести часов подвяливания) цветочных почек южного сорта Пармен зимний золотой составляла 84,0%, а более северного сорта Папировка—89,7%. Водоудерживающая способность кроющих чешуй почки—соответственно 65,0 и 77,3%, зачаточных цветков—44,2 и 51,1%. У более зимостойкого северного сорта Папировка зимой водоудерживающая способность выше, чем у южного сорта Пармен, поэтому у него отмечен несколько больший процент общей воды (у Пармена — 50,9%, 46,2% и 63,2%, у Папировки — соответственно 52,7%, 49,4% и 58,5%). Исключение составляет содержание общей воды в цветках.

Выносливость растений, по Л. И. Сергееву (10), неразрывно связана с повышением вязкости протоплазмы, с большей гидрофильностью ее коллоидов и увеличенной водоудерживающей способностью растения во время неблагоприятных условий. Сорт Папировка более устойчив к зимнему похолоданию, его почки в этот период обладают соответственно более высокой водоудерживающей способностью. Аналогичные данные получены В. А. Суздальцевой по зимним черенкам яблони. Черенки более зимостойких сортов в ее опыте имели больший процент связанной воды, чем черенки менее зимостойких сортов.

В соответствии с тем же положением Л. И. Сергеева о вы-

Изменение содержания воды и водоудерживающей способности частей цветка по мере их роста в весенний период у различных сортов яблони

Части цветка	Ренет				Самиренко				Пармен зм. зол.				Папировка				Боровинка							
	9-IV		16-IV		27-IV		27-IV		12-IV		26-IV		9-IV		27-VI		6-IV		16-IV		21-IV		26-IV	
	зеленый бутон	зеленый бутон	начало цветения	начало цветения	зеленый бутон	зеленый бутон	начало цветения	начало цветения	бутон	бутон	начало цветения	начало цветения	бутон	бутон	начало цветения	конец цветения	зеленый бутон	розов. бутон	розов. бутон	начало цветения	начало цветения	конец цветения	конец цветения	
Чашелистики	71,4	—	78,5	77,4	73,9	77,6	76,2	77,1	77,6	74,7	77,6	77,1	77,6	74,7	77,6	80,4	—	83,6	80,4	80,4	86,3	76,3	88,1	
Лепестки	74,3	—	85,7	86,4	77,3	86,0	—	86,1	86,6	77,2	86,6	86,1	86,6	77,2	86,6	86,3	—	83,6	86,3	86,3	88,1	88,1	88,1	
Пыльники центр. цветка	78,0	—	77,8	46,9	83,4	75,8	—	76,2	46,3	78,1	76,2	76,2	46,3	78,1	46,3	77,5	—	81,3	77,5	77,5	77,5	24,6	24,6	
Пыльники бок. цветка	—	—	82,2	—	—	81,4	—	82,3	—	—	81,4	—	82,3	—	—	82,6	—	—	82,6	82,6	82,6	—	—	
Пестики центр. цветка	72,4	—	74,0	75,0	74,8	77,3	—	76,0	73,1	70,8	76,0	—	73,1	70,8	73,1	77,1	—	75,5	77,1	77,1	77,1	74,4	74,4	
Пестики бок. цветка	—	—	77,7	—	—	79,2	—	79,8	—	—	79,2	—	79,8	—	—	76,2	—	—	76,2	76,2	76,2	—	—	
Стенки завязи центр. цветка	—	—	80,4	80,4	78,2	77,7	—	77,9	77,2	70,9	77,7	—	77,9	77,2	77,2	79,5	—	—	79,5	79,5	79,5	77,2	77,2	
Стенки завязи бок. цветка	—	—	—	—	—	76,6	—	76,6	—	—	76,6	—	76,6	—	—	78,5	—	—	78,5	78,5	78,5	—	—	
Цветonoжка	74,7	—	80,8	81,7	79,6	80,5	—	80,0	—	79,2	80,5	—	80,0	—	—	79,2	—	—	79,2	79,2	79,2	78,3	78,3	
Листья кольчатки	74,0	—	75,5	73,4	75,9	74,0	—	73,6	72,5	76,3	74,0	—	73,6	72,5	70,9	76,3	—	70,7	76,3	76,3	70,7	68,4	68,4	
Чашелистики	—	—	34,7	36,0	35,3	40,0	27,1	33,0	45,0	29,4	40,0	33,0	45,0	29,4	45,0	35,7	—	—	35,7	35,7	35,7	32,7	32,7	
Лепестки	36,8	—	29,4	25,6	49,7	42,5	30,2	40,7	40,4	31,2	42,5	40,7	40,4	31,2	40,4	38,6	—	—	38,6	38,6	38,6	35,7	35,7	
Пыльники центр. цветка	63,5	—	79,2	44,1	59,2	28,0	—	27,0	—	78,7	28,0	—	27,0	—	—	26,5	—	—	26,5	26,5	26,5	—	—	
Пыльники бок. цветка	—	—	89,2	—	—	55,1	—	62,1	—	—	55,1	—	62,1	—	—	61,2	—	—	61,2	61,2	61,2	45,8	45,8	
Пестики центр. цветка	51,7	—	35,4	42,0	58,0	64,9	—	59,5	37,8	45,1	64,9	—	59,5	37,8	—	48,3	—	—	48,3	48,3	48,3	—	—	
Пестики бок. цветка	—	—	43,8	—	—	64,9	—	50,4	—	—	64,9	—	50,4	—	—	36,9	—	—	36,9	36,9	36,9	26,7	26,7	
Стенки завязи	—	—	28,5	34,1	28,9	37,6	—	41,8	38,4	27,3	37,6	—	41,8	38,4	—	27,9	—	—	27,9	27,9	27,9	—	—	
Стенки завязи бок. цветка	—	—	—	—	—	30,1	23,9	29,2	—	—	30,1	23,9	29,2	—	—	33,2	—	—	33,2	33,2	33,2	49,2	49,2	
Цветonoжка	33,8	—	39,2	37,0	36,7	67,4	28,9	46,3	62,3	45,2	67,4	28,9	46,3	45,2	62,3	58,1	—	—	58,1	58,1	58,1	—	—	
Листья кольчатки	50,6	—	64,8	61,8	49,4	66,6	44,7	51,7	—	—	66,6	44,7	51,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

Содержание общей воды в процентах к исходному весу

Вес в процентах к исходному после 6 часов подсушки при 22°

носливости, в условиях Ставропольского края в летний период южные сорта имеют большую водоудерживающую способность листьев, чем сорта центральной и северной зон плодоводства. Это является результатом большей приспособленности их к жарким условиям юга (таблица 11).

Водоудерживающая способность листьев определялась в трехкратной повторности (с трех деревьев по 10 листьев в каждой повторности). В целях максимального приближения к естественным условиям, одновременно проводилось подсушивание на открытом воздухе в течение пяти часов проб всех сортов. Данное наблюдение проведено под руководством и при непосредственном участии старшего научного сотрудника института физиологии растений АН СССР Е. З. Окниной. Помимо показателя процента сохранения веса после подсушки (которым пользовались Г. Н. Еремеев и некоторые другие авторы), водоудерживающая способность в таблице выражается в процентах потери воды от ее первоначального содержания (как в работах Л. И. Сергеева).

Последний принцип расчета более отчетливо характеризует водоудерживающую способность.

Весной, в период цветения, по нашим наблюдениям, в водоудерживающей способности листьев между сортами наблюдается такая же зависимость, как и в летний период.

Осенняя (в октябре) проверка водоудерживающей способности показала, за небольшим исключением, ту же тенденцию. Осенью, как и весной, высокой водоудерживающей способностью выделился сорт Уэлси. Это, очевидно, связано с какими-то нарушениями в физиологической ритмичности этого американского сорта, а возможно, и со спецификой его происхождения. Наибольшую водоудерживающую способность в октябре также показали южные сорта: Пармен, Ренет шампанский, Бельфлер желтый, самую низкую — Антоновка. Следовательно, более высокая водоудерживающая способность присуща на юге листьям сортов южной экологической группы с начала их формирования до опадения.

Аналогичные результаты были получены К. А. Сергеевой (11) при работе с персиком в условиях южного берега Крыма. В течение двух лет ее наблюдений (1951 и 1954) листья позднеспелого, то есть более южного по экологической принадлежности, сорта Рогани-Год имели намного большую водоудерживающую способность, чем листья раннеспелого сорта Триана. По данным Л. И. Сергеева и др. (10), в условиях Башкирии водоудерживающая способность листьев яблони, выращенная в процентах сохранившейся воды после 30-часовой подсушки, в 1956 г. составила у зимостойкого сорта Башкирский красавец: в мае—6, в июне — 21%, а у более теплолюбивого сорта Славянка — соответственно 11 и 27%. В 1957 г. у сорта Башкирский красавец в июне—11, в октябре—30%, а у более теплолюбивого сорта Грушевка московская — соответственно 13 и 36%.

Водоудерживающая способность листьев ростовых побегов различных сортов яблони

Экологическая характеристика	Сорт	Вес в прод. после 5 часов подсушки $M \pm m$	Процент потери воды от исходного веса	Процент общей воды $M \pm m$	Процент потери воды от первоначального ее содержания
Малозимостойкие	Ренет шампанский	$77,1 \pm 0,46$	22,9	$67,0 \pm 0,15$	34,2
	Бельфлер желтый	$76,0 \pm 3,03$	24,0	$61,2 \pm 1,00$	39,2
	Ренет Симиренко	$74,1 \pm 1,39$	25,9	$64,3 \pm 0,30$	40,4
Среднезимостойкие	Пармен зимний золотой	$75,2 \pm 1,24$	24,8	$60,1 \pm 1,85$	40,6
	Уэлси	$72,7 \pm 2,85$	27,3	$65,2 \pm 0,40$	41,9
	Пелин Черненко	$72,1 \pm 1,43$	27,9	$62,6 \pm 0,25$	44,5
	Папировка	$67,7 \pm 1,59$	32,3	$65,1 \pm 1,15$	49,6
	Бельфлер-китайка	$60,6 \pm 1,87$	39,4	$63,7 \pm 1,65$	61,8
Зимостойкие	Антоновка обыкновенная	$68,3 \pm 0,77$	31,7	$58,0 \pm 3,40$	54,6
	Боровитка	$55,3 \pm 1,00$	44,7	$63,1 \pm 1,70$	70,8

Следовательно, экологическая специфичность сортов яблони, выраженная большей водоудерживающей способностью листьев у сортов южной экологической группы или вообще более теплолюбивых сортов, проявляется не только в условиях юга, но и в более северных районах плодоводства, в частности Башкирии. П. А. Генкель (1) подчеркивает, что высокая засухоустойчивость обуславливается более высоким содержанием осмотически и коллоидно связанной воды, более высокой вязкостью протоплазмы, что обеспечивает более высокую синтетическую способность листьев.

По Н. А. Максиму, высокая водоудерживающая способность листьев является одним из показателей засухоустойчивости растений. По отношению к плодовым (и в частности яблоне) это положение подтвердил в своих работах Г. Н. Еремеев (2) и другие исследователи.

Приведенные в табл. 9 показатели водоудерживающей способности получены на листьях, взятых с определенных участков ростовых побегов. Параллельно проводились определения водоудерживающей способности в листьях, взятых с кольчаток (таблица 12).

Таблица 12

Водоудерживающая способность листьев кольчаток различных сортов яблони

С о р т	Степень плодно-шения в баллах	Вес в % от исходного после 6 часов подсушки $M \pm m$	Проц. общей воды $M \pm m$	Проц. потери воды от первоначального ее содержания
Уэлси	1,0	80,7 \pm 2,25	63,0 \pm 0,30	30,3
Бельфлер-китайка	2,0	74,4 \pm 0,05	63,4 \pm 1,65	40,4
Бельфлер желтый	1,0	73,4 \pm 1,01	58,6 \pm 0,55	45,3
Ренет шампанский	1,0	71,4 \pm 2,35	60,8 \pm 0,85	47,1
Папировка	1,0	69,1 \pm 0,52	65,2 \pm 0,20	47,4
Антоновка обыкновен.	2,5	67,9 \pm 1,29	61,9 \pm 1,20	51,9
Пармен зимний золотой	0,5	62,6 \pm 1,15	62,1 \pm 0,35	53,7
Ренет Симиренко	2,5	57,3 \pm 1,86	60,1 \pm 0,25	71,0
Боровинка	4,0	55,6 \pm 1,73	60,0 \pm 0,35	74,0

Как видно из таблицы, водный режим листьев кольчаток существенно отличается от водного режима листьев ростовых побегов. Во-первых, он почти не отражает специфики экологической принадлежности, ввиду чего листья кольчаток непригодны для изучения водного режима с этой стороны и, в частности, водоудерживающей способности сортов яблони. Листья кольчаток южного сорта Ренет Симиренко имеют, после Боровинки, самую низкую водоудерживающую способность. А сорт Бельфлер-китайка, обладающий очень низкой водоудерживающей способностью листьев ростовых побегов, наоборот, отличается, весьма

высокой водоудерживающей способностью листьев кольчаток. Правда, часть сортов (Ренет шампанский, Бельфлер желтый, Папировка, Боровинка) по этому показателю занимает в таблице 10 примерно то же место, что и в таблице 9, очевидно, в силу присущей сортам общей тенденции, но, в основном, экологической специфичности здесь не наблюдается.

Во-вторых, водоудерживающая способность листьев кольчаток, как правило, ниже, чем листьев ростовых побегов. Это можно видеть из сравнения данных таблиц 9 и 10. Несомненно также, что наличие или отсутствие плодов также влияет на водоудерживающую способность листьев кольчаток. Так, в таблице 10 самую низкую водоудерживающую способность листьев кольчаток имеют сорта с более высокой степенью плодоношения, независимо от экологической принадлежности. Степень цветения (см. таблицу 9) и плодоношения, очевидно, оказывает весьма значительное влияние на водоудерживающую способность листьев ростовых побегов, хотя, в определенной мере, оно имеет место.

Пестрота данных о водоудерживающей способности листьев кольчаток вполне понятна, поскольку именно на них как весной, так и летом проходят различные изменения морфофизиологического порядка, связанные с формированием цветков в цветочных почках, развитием семян и плодов. Различия в сроках прохождения этапов и фаз органобразования, близость или отдаленность плодов и их число, степень облиственности, возраст плодовой древесины могут широко сдвигать водный режим кольчаток в ту или иную сторону. Этим они, очевидно, отличаются от листьев ростовых побегов, имеющих более ограниченные функции и более однородные условия роста.

Весной, в период цветения, мы наблюдали более высокую водоудерживающую способность листьев побегов южного сорта Ренет Симиренко — 47,9% потери воды от процента общей воды по сравнению с 52,5% для листьев кольчаток (с цветами—52,1, без цветов—52,8). У сорта Пармен—аналогичное соотношение, а у более северного сорта Боровинка — наоборот, листья побегов в этой фазе имели меньшую водоудерживающую способность, чем на кольчатках (соответственно — 66,4 и 62,8% потери воды на кольчатках с цветами и 62,7% — на кольчатках без цветов, что, по-видимому, связано с различием в темпах роста побегов (у Боровинки побеги растут быстрее). Летом же листья кольчаток у всех трех сортов имеют меньшую водоудерживающую способность, чем листья побегов. Но и летом, в период скрытого роста, по тем или иным причинам возможны значительные колебания водного режима в листьях кольчаток. У сорта Уэлси водоудерживающая способность листьев кольчаток не ниже, а, наоборот, выше, чем листьев побегов.

Такая же картина наблюдается и у сорта Бельфлер-китайка, несмотря на сравнительно высокий урожай плодов (более 1,5 ц

на дерево), тогда как Пармен без урожая имел более низкую водоудерживающую способность листьев кольчаток. Деревья Бельфлер-китайки отличаются очень мощным ростом и редкой плодовой древесиной, легко теряют цветки и молодую завязь, что является спецификой этого сорта. Возможно, специфическое распределение темпов роста и физиологической активности между органами обуславливает в данном случае, как и в других, особенности водного режима различных листьев.

Заключение

Подводя краткие итоги всему вышеизложенному, можно сказать следующее. Различные по экологическому происхождению сорта яблони, в силу особенностей истории их развития, нуждаются для прохождения одних и тех же процессов в различных условиях. Поэтому в одних и тех же условиях ритм прохождения основных морфологических и физиологических изменений в годичном цикле у них различен. Сортам южной экологической группы для начала весенних процессов и развития частей цветка, включая генеративные ткани, нужна более высокая температура, чем сортам более северного происхождения. Но для процессов оплодотворения и тем и другим необходима сравнительно высокая температура. Южным сортам для прохождения основных фаз формирования зачаточного цветка в цветочной почке требуется в летний период большая сумма температур, чем более северным.

В начальный период формирования цветка не требуется высоких температур (даже южному сорту), и развитие происходит быстрее при повышенной влажности почвы. При недостатке влаги наблюдается депрессия в росте зачатков цветка, вплоть до временного уменьшения их размеров.

Различные темпы развития сортов и требования сортов к внешним условиям обуславливают существенные расхождения в степени развитости их цветков к концу вегетации. Причем, «переразвитие» северных форм на юге ведет к подмерзанию их цветков при небольших морозах. А следствием недоразвития цветков южных сортов является снижение качества их генеративных клеток и более интенсивное опадание завязи.

В соответствии с изменением годичного ритма развития и, в частности, с особенностями прохождения органообразовательных процессов меняются и особенности водного режима листьев и других органов яблони.

Отдельные органы существенно различаются между собой по особенностям водного режима. Эти различия можно наблюдать в любой отрезок вегетационного периода, всегда совпадающий с определенным этапом органогенеза. Причем наиболее оводненными всегда оказываются вновь возникающие и формирующиеся органы. Изменение водного режима каждого органа в течение вегетации идет своим особым путем, хотя имеются и некоторые об-

