

Р.М. ПАЛАГЕЧА¹, О.І. КИТАЄВ², Н.Ю. ТАРАН³

¹ Ботанічний сад ім. акад. О.В. Фоміна
Київського національного університету ім. Тараса Шевченка
вул. Комінтерну, 1, м. Київ, 01032, Україна
palagecha@bigmir.net

² Інститут садівництва УААН
вул. Садова, 6, с. Новосілки, м. Київ, 03027, Україна

³ Київський національний університет ім. Тараса Шевченка
вул. Глушкова, 2, м. Київ, 03022, Україна

МОРОЗОСТІЙКІСТЬ МАГНОЛІЙ ТА ЛЬОДОУТВОРЕННЯ У ТКАНИНАХ ПАГОНІВ

Ключові слова: диференційний термічний аналіз (ДТА), високотемпературна екзотерма (ВТЕ), низькотемпературна екзотерма (НТЕ), інтродукція, магнолія, морозостійкість, кора (флоєма), деревина (ксилема)

Інтродукуючи рослини, важливо прогнозувати успішність цього процесу, особливо для таких екзотів, як магнолії, що є найдавнішими квітковими рослинами [10]. В наш час залишилися лише невеликі природні ареали магнолій у Східній та Південно-Східній Азії, на південному сході Північної Америки та в Центральній Америці. Це переважно субтропічні рослини, але деякі листопадні види можуть витримувати низькі температури [3, 4, 14].

Найчутливішими до температурних коливань, передусім у зимово-весняний період, є тканини однорічних пагонів магнолій, які потерпають від утворення морозовибойн і зимового висихання. Розвиток морозостійкості та її втрата безпосередньо пов'язані зі змінами стану води у тканинах рослин, особливо в разі інтродукції магнолій у помірних кліматичних умовах Лісостепу і Полісся України, де головним лімітуючим фактором їх акліматизації є низькі температури. Входження рослин у стан спокою забезпечується незворотністю аклімації, яка супроводжується зневодненням тканин, передусім їх надземної частини, внаслідок підвищення проникності для води мембранних структур їхніх клітин [11].

Морозостійкі деревні рослини уникають пошкодження морозами двома шляхами — стійкістю клітин до сильного зневоднення і підвищенням їх водоутримуючої здатності. Одним із механізмів збереження води в клітинах є переохолодження. Глибока переохолодженість клітин, коли утворюється позаклітинний лід, запобігає надмірному зневодненню [2].

Оскільки процеси заморожування — відтанення супроводжуються виділенням або поглинанням тепла, високоінформативними є термографічні методи досліджень. Нині для контролю перебігу процесу замерзання різних об'єктів широко використовують досить чутливий метод — диференційний термічний аналіз (ДТА) [1]. У різних модифікаціях ДТА морозостійкість оцінюють за аналізом термограм льодоутворення, враховуючи співвідношення окремих смуг, інтервал їхньої появи [12]. Головну увагу приділяють аналізу низькотемпературних екзотерм

(НТЕ) ксилеми. Методика 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 [8] вдалося розширити інформацію про характер льодоутворення у тканинах рослин з використанням аналізу екзотермічних процесів у ксилемі (деревині) та корі в широкому температурному інтервалі. Саме модифікованої методики О.І. Китаєва дотримувались і ми, досліджуючи процеси льодоутворення у пагонах різних за морозостійкістю видів магнолій.

Методика досліджень

Рослини культивували у природних умовах на території Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна Київського національного університету ім. Тараса Шевченка. Досліджували однорічні пагони чотирьох видів — *M. liliflora* Desr., *M. kobus* Sarg. var. *borealis*, *M. denudata* Desr., *M. salicifolia* (Sieb. et Zucc.) Maxim. та одного гібриду (*M. x giana* «Alexandrina»). Однорічні пагони (як найбільш вразливі органи деяких магнолій у суворі зими) брали із заздалегідь визначеного (східного) боку крони. Особливості екзотермічного переходу переохолодженої води у лід в тканинах пагонів різних за морозостійкістю та характером підготовки до зими видів магнолій визначали у період вимушеного спокою рослин — у лютому.

Характер льодоутворення вивчали за допомогою приладу, спеціально створеного для диференційного термічного аналізу [8]. Як датчики температури використовували хромель-алюмелеві термопари. Одну термопару вводили в центральну частину пагона на глибину 10 мм, іншу — у зразок порівняння. За індиферентний еталон слугував парафін з розмірами, близькими до розмірів зразка. Термопари вмикали полюсами назустріч одна одній. Сигнал подавався на вхід «У» високочутливого потенціометра Н-307 з двома координатами. Ще однією термопарою вимірювали температуру в камері охолоджувача — сигнал від неї подавали на вхід «Х» того самого потенціометра. Для аналізу льодоутворення брали частини пагонів завдовжки близько 3 см та діаметром 3,0–4,5 мм, масою 460–500 мг з корою. Під час аналізу зразки охолоджували у двокаскадному напівпровідниковому мікроохолодильнику типу ТЛМ-2. Температуру в камері знижували з постійною швидкістю $-1\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{хв}$ у діапазоні температур $+10\text{...}-40\text{ }^{\circ}\text{C}$. Підключення термопар давало змогу вимірювати температурну різницю між зразком та еталонем у процесі льодоутворення. Під час перетворення води на лід виділяється прихована теплота, що вимірюється як різниця сигналів від термопар, спричинена підвищенням температури досліджуваного зразка щодо еталона, який не містить води. Зміни температури зразка під час кристалізації в ньому води відображаються як окремі піки тепловиділення на термограмах. У високomorозостійких рослин виявляють одну екзотерму (ВТЕ) за температури заморожування $-5\text{...}-10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Льодоутворення у різних тканинах зразка відбувається нерівномірно, тому на екзотермах є кілька максимумів, амплітуда і положення яких значною мірою зумовлюються водно-фізичними властивостями тканин. У рослин із обмеженою морозостійкіс-

ттю за низьких температур (на низькотемпературних екзотермах) виявляють також гострі піки, пов'язані з пошкодженням та загибеллю тканин, спричиненими внутрішньоклітинним замерзанням.

Результати досліджень та їх обговорення

Льодоутворення в цілісних зразках відображено достатньо дифузним спектром тепловиділення в широкому інтервалі температур $-10...-35,5$ °C. При цьому на спектрах тепловиділення практично завжди є дві смуги: перша за температур $-10...-17$ °C, друга — у діапазоні $-17...-30$ °C. Перша екзотерма характеризує процеси льодоутворення в тканинах ксилеми (деревини), друга — у тканинах кори [8]. На їхньому тлі виділяються ще кілька низькотемпературних екзотерм у діапазоні $-23,5...-35,5$ °C, які виникли внаслідок льодоутворення у мікрокапілярах клітин ксилеми.

У процесі експерименту встановлено, що найменша амплітуда тепловиділення як у деревині, так і в корі пагона була у слабозимостійкого виду *M. liliflora* — відповідно, $0,8$ і $1,0$ °C (рис. 1). Ініціація льодоутворення відбувалася за $-14,0$ °C. Максимум льодоутворення у ксилемі спостерігали у разі зниження температури до -16 °C, у корі — до -19 °C.

Початок НТЕ зафіксували за $-23,0$ °. Процес тепловиділення тривав до $-31,0$ °C. Відзначено два піки НТЕ для *M. liliflora*: перший з амплітудою $0,5$ °, а другий — відповідно, $0,3$ °C. Діапазон ВТЕ мав інтервал $2,5$ °, а температурний діапазон у цілому — 19 °. Невеликі амплітуди тепловиділення для цього виду пов'язані із надзвичайно низькою кількістю води у тканинах пагонів, що може призвести до їх зимового висихання та загибелі. На нашу думку, кількість води у пагонах *M. liliflora* пов'язана з особливостями покривного шару: у неї формується лише один шар корку і сочевички з великою площею розривів поверхневих шарів [7].

Подібний процес тепловиділення зафіксували і для середньостійких *M. denudata* та *M. x soulangiana*. У першого виду льодоутворення у тканинах починалося у разі зниження температури до -15 °C (рис. 2).

Максимуми у ксилемі та корі цілком відповідали температурам заморожування *M. liliflora* — відповідно, -16 та -19 °C. Однак амплітуда тепловиділення втричі перевищувала ці показники для попереднього виду і сягала у ксилемі $2,5$ °, у корі — 3 °C. Пагони цих видів містять достатню кількість води, натомість виникає інший ризик — утворення льоду у клітинах.

Також відзначено два піки НТЕ: перший з інтервалом $1,3$ ° за температури заморожування -26 °, другий — $0,6$ ° за температури $-31,0$ °C. Діапазон ВТЕ мав інтервал у $2,5$ °, температурний діапазон у цілому — $19,5$ °.

Для *M. x soulangiana* ініціацію льодоутворення у тканинах спостерігали у разі зниження температури до $-14,0$ °C (рис. 3).

Максимальна амплітуда екзотерми у ксилемі сягала 2 ° при заморожуванні до -17 °, а в корі максимум амплітуди тепловиділення становив 3 ° за температури $-23,5$ °C. Початок НТЕ зафіксували за температури -30 °, кінець — $-35,5$ °, а пік — єдиний для цього гібрида магнолії, на відміну від попередніх видів, — за темпера-

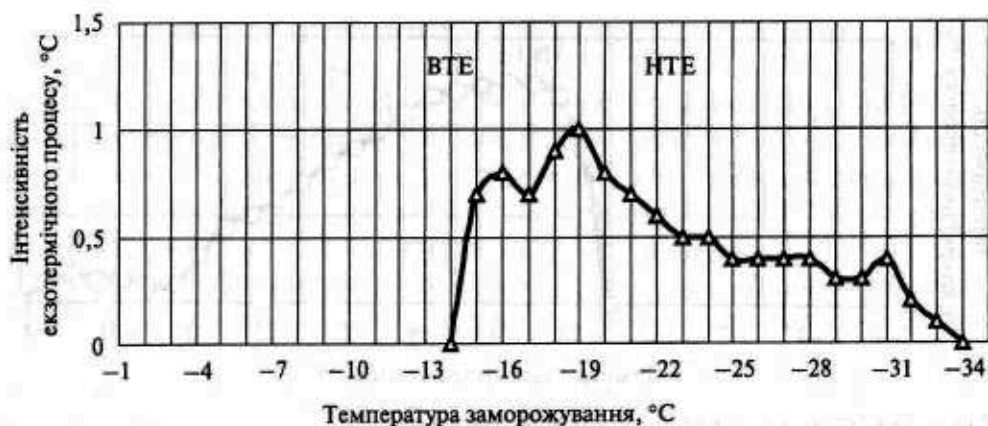


Рис. 1. Екзотерми льодоутворення однорічних пагонів *Magnolia liliflora*. Умовні позначення (тут і на рисунках 2–5): ВТЕ — високотемпературна екзотерма, НТЕ — низькотемпературна екзотерма
 Fig. 1. Exotherms of ice formation of *Magnolia liliflora* annual shoots. Symbols indicate (here and on the fig. 2–5): HTE — high temperature exotherm, LTE — low temperature exotherm



Рис. 2. Екзотерми льодоутворення однорічних пагонів *M. denudata*
 Fig. 2. Exotherms of ice formation of *M. denudata* annual shoots

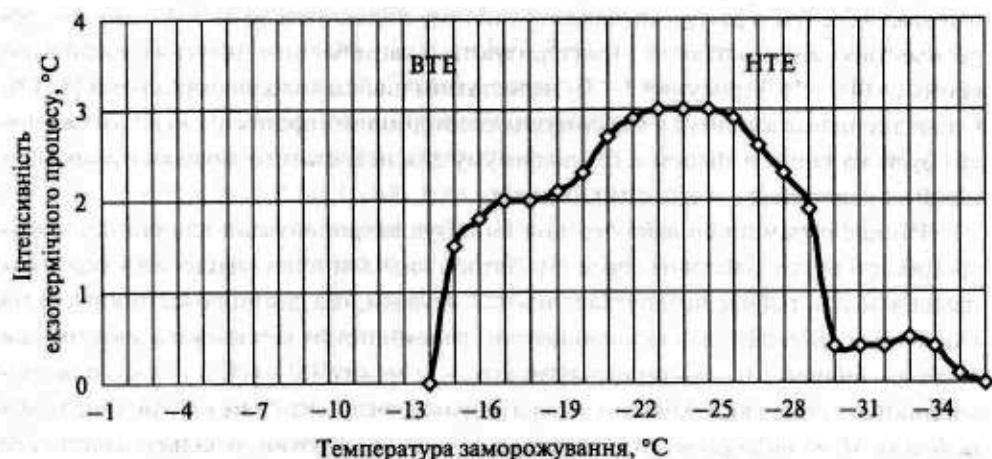


Рис. 3. Екзотерми льодоутворення однорічних пагонів *M. x soulangiana*
 Fig. 3. Exotherms of ice formation of *M. x soulangiana* annual shoots



Рис. 4. Екзотерми льодоутворення однорічних пагонів *M. kobus*

Fig. 4. Exotherms of ice formation of *M. kobus* annual shoots



Рис. 5. Екзотерми льодоутворення однорічних пагонів *M. salicifolia*

Fig. 5. Exotherms of ice formation of *M. salicifolia* annual shoots

тури $-32,5^{\circ}$ із амплітудою екзотерми $0,5^{\circ}\text{C}$. Діапазон ВТЕ був тривалішим і мав інтервал $3,5^{\circ}$. Температурний діапазон у цілому збільшився до $21,5^{\circ}\text{C}$. Слабо- і середньостійкі види магнолій характеризуються заглибленим фронтом льодоутворення (-14° , -15°) (рисунки 1–3), недостатнім рівнем холодової аклімації [8, 13]. Співвідношення амплітуд у максимумах екзотермічних процесів у ксилемі та флоемі були на користь флоємного максимуму для недостатньо морозостійких магнолій та ксилемного — для стійких видів.

Раніше параметр співвідношення амплітуд запропонували для оцінки морозостійкості сортів плодових дерев [5]. Автори вивчали тепловиділення у тканинах пагонів яблуні під час льодоутворення та з'ясували, що для морозостійких сортів (Антонівка, Макентош) співвідношення флоємного до ксилемного максимумів екзотерм менше 1,0, для середньостійких — у межах 1,2–1,5, а для слабоморозостійких — понад як 1,5. За цими параметрами досліджені нами *M. liliflora*, *M. denudata* та *M. × soulangiana* можна вважати середньостійкими, оскільки властиві їм співвідношення амплітуд льодоутворення кори до ксилемі варіювали у межах 1,25–1,5. Натомість, для морозостійких *M. kobus* та *M. salicifolia* ці показники ста-

новили, відповідно, 0,8 та 0,96, що добре узгоджується із твердженням авторів [1, 5, 8, 11–13] про морозостійкість.

Процес льодоутворення у тканинах пагонів морозостійких видів (*M. kobus*, *M. salicifolia*) суттєво відрізнявся. Для *M. kobus* його ініціація у тканинах пагонів розпочалася за -12°C . Максимальні амплітуди екзотермічного процесу зафіксували у деревині (ксилемі): 5°C за температури спостереження -15°C . У корі цей показник становив $4,8^{\circ}\text{C}$ у разі заморожування до температури $-18,5^{\circ}\text{C}$ (рис. 4).

Отже, амплітуди екзотермічного процесу *M. kobus* на $2-3^{\circ}$ вищі, ніж менш стійких видів. Це можна пояснити меншою втратою води пагонами даного виду взимку, що, з одного боку, запобігає зимовому висиханню, а з іншого — спричинює небезпеку замерзання води у клітинах та міжклітинниках у разі раптового зниження температури. Раніше ми провели серію дослідів з вивчення процесу втрати води пагонами різних видів магнолій у зимово-весняний період [6]. Було показано, що водовіддача пагонами *M. kobus* відбувалася повільніше, ніж *M. liliflora*. Ми пояснюємо це формуванням надійніших розвинених покривно-захисних тканин пагонів *M. kobus*.

Температурний діапазон ВТЕ мав інтервал 4° , а НТЕ ($-29...-35^{\circ}\text{C}$) — 6° . Пік НТЕ зафіксували за температури заморожування зразка до -33°C . За цих умов амплітуда екзотермічного процесу становила $0,6^{\circ}\text{C}$. Температурний діапазон екзотермічного процесу в цілому був максимальним серед усіх досліджених видів і мав інтервал у $22,5^{\circ}$. Це свідчить про високу водоутримувальну здатність тканин.

За найвищої температури (-10°) розпочався процес льодоутворення у пагонах *M. salicifolia* (рис. 5).

Графік екзотермічного процесу даного виду дуже подібний до попереднього морозо- і зимостійкого виду *M. kobus*. Максимум у деревині знову ж таки був вищим, ніж у корі, амплітуда тепловіддачі якої становила $3,5^{\circ}$ при заморожуванні до -13°C . У корі амплітуда екзотермічного процесу відповідала 3° за температури $-17,5^{\circ}\text{C}$. Початок низькотемпературної екзотерми зафіксували при заморожуванні пагона до $-23,5^{\circ}$, вона тривала до температури -31°C . Максимум НТЕ мав амплітуду 1°C . Температурний діапазон ВТЕ був тривалішим, ніж в інших досліджених видів, і мав інтервал 6° . Загалом процес тепловиділення для даного виду відбувався у межах такого для інших видів і мав інтервал 21° .

Отже, більша кількість води у деревині, ніж у корі (у період вимушеного спокою рослин) морозостійких видів, зумовлена, на нашу думку, кращою пристосованістю клітин флоєми віддавати воду і запобігати цим утворенню льоду у корі поблизу камбію (найважливішого шару клітин у пагонах). Ми вважаємо також, що вище співвідношення ВТЕ до НТЕ деревини (ксилеми) стійких сортів вказує на властивість клітинних стінок віддавати воду із мікрокапілярів (НТЕ) до великих судин (ВТЕ). Цим знижується ризик утворення льоду у мікрокапілярах, що може спричинити загибель клітин ксилеми. Великі співвідношення цих величин характерні і для стійкіших видів магнолій: *M. kobus* — 7, *M. salicifolia* — 8,3. Для найменш морозостійкого виду *M. liliflora* цей показник був мінімальним — 2. Співвідношення ВТЕ до НТЕ для середньостійких видів *M. denudata* та *M. × sou-*

langiana становили 2,5 та 4, що добре узгоджується з твердженням про морозостійкість плодкових культур.

Температурний діапазон ВТЕ був у 1,5—2 рази ширшим у ксилемі морозостійких видів (рисунки 4, 5) порівняно із слабоморозостійкими. Це вказує на позитивну особливість будови деревини, зокрема, формування у клітин ксилеми властивості повільно віддавати воду до фронту льодоутворення, що зумовлено жорсткістю їхніх клітинних стінок [9], втратою тургору та високою водоутримувальною здатністю [15].

Висновки

Таким чином, наші дані стосовно процесів льодоутворення у тканинах пагонів магнолій, тобто їхньої морозостійкості, добре узгоджуються з такими для плодкових культур.

Різні за зимостійкістю види магнолій відрізняються формуванням покривів пагонів (кутикули, епідерми, перидерми), кількістю та рівнем виповнення сочевичок, які в сукупності взимку регулюють водообмін, відповідно, й морозостійкість рослин.

Морозостійкі види *M. kobus*, *M. salicifolia* характеризувалися меншою втратою води пагонами у зимовий період у результаті формування багат шарової перидерми і найменшої кількості виповнених сочевичок. У рослин слабозимостійкого виду *M. liliflora* формується лише один шар феллеми і значна кількість нещільно заповнених сочевичок, відповідно, їх пагони здатні до надмірної втрати води.

Більші амплітуди тепловиділення у деревині, ніж у корі морозостійких видів, зумовлені кращою пристосованістю клітин паренхіми кори віддавати воду для запобігання утворенню льоду у функціонально найважливіших тканинах пагона (хлоренхіма, луб'яна паренхіма, камбій).

ДТА льодоутворення достатньо чутливо та наочно встановлює особливості реакції рослин на несприятливий вплив мінливих температур у зимовий період залежно від формування покривних шарів пагона та може бути застосований для визначення морозостійкості деревних рослин.

1. *Квамме Х.А.* Селекция и отбор плодовых растений умеренного климата на морозостойкость // Холодостойкость растений. — М.: Колос., 1983. — С. 244—261.
2. *Красавцев О.А.* Переохлаждение как способ адаптации растений к отрицательным температурам // Усп. совр. биол. — 1985. — 100, вып. 3(6). — С. 450—464.
3. *Коршук Т.П.* Листопадні магнолії. — К.: Дім, сад, город, 2004. — 108 с.
4. *Петухова И.П.* Магнолии в условиях юга российского Дальнего Востока. — Владивосток: Дальнаука, 2003. — 103 с.
5. *Пасичный А.П., Пономарёва И.Д., Цепков Г.В.* Анализ процесса льдообразования в тканях разных по морозоустойчивости древесных растений // Физиол. и биохим. культ. раст. — 1980. — № 5. — С. 548—553.
6. *Палагеча Р.М.* Залежність водного режиму пагонів магнолій від сформованості покривної тканини // Бюл. Никит. ботан. сада. — 2004. — Вып. 89. — С. 98—100.
7. *Палагеча Р.М., Брайон О.В.* Видові особливості анатомічної будови покривних тканин пагонів інтродукованих видів *Magnolia* L. (Magnoliaceae) // Укр. ботан. журн. — 2002. — 59, № 4. — С. 441—448.

8. *Проблеми моніторингу у садівництві* / Брайон О.В., Бублик М.О., Васюта С.О. та ін. / За ред. А.М. Силаєвої. — К.: Аграрна наука, 2003. — 347 с.
9. *Зееди Й.Й., Теркулова Л.П., Тюрина М.М., Красавцев О.А.* Переохлажденная вода в древесине яблони в связи с изменением морозоустойчивости // Физиол. раст. — 1990. — 37, вып. 4. — С. 774—780.
10. *Тахтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. — М.; Л.: Наука, 1966. — 611 с.
11. *Kasperska A.* The role of cell walls in plant responses to low temperature // Referaty i donisienia wygloszone na XII ogólnokrajowym seminarium Grupy Roboczej «Mrozoodporność». — Poznań, 2001. — P. 23—24, 24A-24U.
12. *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 // Academic. — Plant cold hardiness and freezing stress: Mechanisms and crop implications. — New York, 1978. — Vol. 1. — P. 227—239.
13. *Кутайев О., Соловьева М., Шевчук М.* The investigation ice-forming processes in different fruit plants organs // Referaty i donisienia wygloszone na XI ogólnokrajowym seminarium Grupy Roboczej «Mrozoodporność». — Poznań, 1999. — P. 153—157.
14. *Sponberg S.A.* The Magnoliaceae hardy in cooler temperate regions // Magnolias and their allies. — Surrey, U. K, 1998. — P. 81—145.
15. *Rajashakar C., Westwood M.N., Burke M.J.* Deep supercooling and cold hardiness in genus *Pyrus* // Journ. Amer. Soc. Hort. Sci. — 1982. — Vol. 107. — P. 968—972.

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 17.01.2007

Р.Н. Палагеча¹, О.И. Кутаев², Н.Ю. Таран³

¹ Ботанический сад им. акад. А.В. Фомина
Киевского национального университета им. Тараса Шевченко

² Институт садоводства УААН

³ Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко

МОРОЗОСТОЙКОСТЬ МАГНОЛИЙ И ЛЕДООБРАЗОВАНИЕ В ТКАНЯХ ПОБЕГОВ

Методом дифференционного термического анализа (ДТА) проанализирован процесс образования льда в коре и древесине побегов нескольких контрастных по морозостойкости видов рода *Magnolia*. Установлено, что амплитуды экзотермического процесса для морозостойких видов (*M. kobus*, *M. salicifolia*) значительно отличаются в разных тканях и являются большими на 2—3 °С, чем для менее устойчивых видов (*M. liliflora*, *M. denudata*, *M. x soulangiana*). ДТА ледообразования очень четко и показательно определяет особенности реакции растений на неблагоприятное влияние изменчивых температур в зимний период и может быть использован как показатель морозостойкости растений.

Ключевые слова: дифференционный термический анализ (ДТА), высокотемпературная экзотерма (ВТЭ), низкотемпературная экзотерма (НТЭ), интродукция, магнолия, морозостойкость, кора (флоэма), древесина (ксилема).

R.M. Palagecha¹, O.I. Kytayev², N.Yu. Taran³

¹ O.V. Fomin Botanical Garden
of Taras Shevchenko Kyiv National University

² Institution of Gardening of NASU

³ Taras Shevchenko Kyiv National University

FROST RESISTANCE OF MAGNOLIAS AND ICE FORMATION IN TISSUES OF SHOOTS

The process of ice formation in bark and wood of shoots contrasting in frost resistance of some species of the genus *Magnolia* by method of differential thermal analysis (DTA) has been analysed. It has been established, that the amplitudes of exothermic process for the frost resistant species (*M. kobus*, *M. salicifolia*) differ greatly by nature of ice formation in different tissues and are 2–3 °C higher than less resistant species (*M. liliflora*, *M. denudata*, *M. x soulangiana*). DTA of ice formation determines very clear and demonstrative a plant reaction on unfavorable influence of changeable temperatures in winter period and may be used as an index of plant frost resistance.

Key words: differential thermal analysis (DTA), high temperature exotherm (HTE), low temperature exotherm (LTE), introduction, magnolia, frost resistance, bark (phloem), wood (xilem).