

УДК 58.087+581.1

І. О. Зайцева

Дніпропетровський національний університет ім. Олесь Гончара

АКТИВНІСТЬ ОКИСЛЮВАЛЬНИХ ПРОЦЕСІВ ІНТРОДУКОВАНИХ РОСЛИН ЗА ДІЇ НИЗЬКИХ ЗАГАРТОВУВАЛЬНИХ ТЕМПЕРАТУР

Розглядаються особливості активності окислювальних ферментів рослин у фенофазі фізіологічного спокою за дії низьких позитивних температур. Для представників родів *Swida*, *Deutzia*, *Buddleja*, *Hibiscus* визначено найефективніші прийоми (NPK, регулятор росту циркон) щодо підвищення холодостійкості рослин. Установлено зв'язок активності каталази та пероксидази з низькотемпературною адаптацією деревних інтродуцентів, які відрізняються ступенем зимостійкості у степовій зоні. Показано можливість використання співвідношення величин ферментативної активності $A_{\text{хол.}}/A_{\text{норм.}}$ як тестового параметра для прогнозування зимостійкості рослин.

И. А. Зайцева

Днепропетровский национальный университет им. Олесь Гончара

АКТИВНОСТЬ ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ ДЕЙСТВИИ НИЗКИХ ЗАКАЛИВАЮЩИХ ТЕМПЕРАТУР

Рассматриваются особенности активности окислительных ферментов растений в фенофазе физиологического покоя при действии низких положительных температур. Для представителей родов *Swida*, *Deutzia*, *Buddleja*, *Hibiscus* определены наиболее эффективные приемы (NPK, регулятор роста циркон) для повышения холодостойкости растений. Установлена связь активности каталазы и пероксидазы с низкотемпературной адаптацией различных по зимостойкости древесных интродуцентов в степной зоне. Показана возможность использования отношения величин ферментативной активности $A_{\text{хол.}}/A_{\text{норм.}}$ как тест-параметра для прогнозирования зимостойкости растений.

I. O. Zaitseva

Oles' Honchar Dnipropetrovsk National University

ACTIVITY OF OXIDIZING PROCESSES IN INTRODUCED PLANTS UNDER LOW HARDENING TEMPERATURE

The peculiarities of oxidative enzymes' activity at the dormancy phenological stage under conditions of low positive temperature were studied. Most effective methods (NPK, zircon growth regulator) for enhancing the cold tolerance of the *Swida*, *Deutzia*, *Buddleja* and *Hibiscus* species have been determined. It has been established that activity of catalase and peroxidase depends on the cold adaptation of introduced arboreal plants of different winter-resistance. The possibility to use the ratio of enzymatic activities $A_{\text{cold.}}/A_{\text{norm.}}$ as a test-parameter in forecasting the winter-resistance of plants is displayed.

Вступ

Один із заходів оптимізації міського середовища – впровадження у практику озеленення нових малопоширених видів, які відрізняються високими декоративними

якостями. Найвагоміший фактор, що обмежує використання багатьох цінних екзотів у степовій зоні України, – низькі зимові температури. Серед механізмів зимостійкості деревних порід важливу роль відіграє біоритміка сезонного розвитку у період від припинення росту до закінчення вегетації. У цей час відбуваються відповідні метаболічні перебудови, лігніфікація клітинних оболонок, накопичення запасних речовин, синтез кріопротекторів тощо [14]. Необхідна умова набуття рослинами помірних широт властивості морозовитривалості – проходження осіннього загартовування, яке у природних умовах здійснюється при вкороченому фотоперіоді та поступовому зниженні температури [20].

Протягом першої фази загартовування за низьких позитивних температур у клітинах накопичуються сполуки, що виконують кріопротекторну функцію (неструктурні вуглеводи, розчинні білки), у мембранах зростає вміст ненасичених жирних кислот, зменшується кількість лабільних фракцій води, підвищується осмотичний потенціал вакуолярного соку, внаслідок чого знижується точка замерзання протоплазми [12; 21; 22; 24; 26]. Вплив загартовувальних температур у певній фазі сезонного розвитку – важлива передумова успішної перезимівлі рослин. У теплолюбних рослин, інтродукованих із субтропічних районів Європи, Малої Азії, Китаю, Японії, сезонні ритми росту й розвитку можуть значно відрізнятися від рослин помірних широт: у деяких із них відсутній фізіологічний спокій, ріст припиняється примусово при настанні морозів, унаслідок чого рослини зазнають дії низькотемпературного стресу [14].

У стресовому стані у рослинному організмі відбуваються неспецифічні реакції, перша ланка яких – вільнорадикальні процеси [8]. На думку дослідників [25, 23], активні форми кисню виступають як індуктори захисних реакцій, серед яких важливу роль відіграє синтез стресових білків з антиокислювальними властивостями, у тому числі ферментів антиоксидантної системи. Існує залежність між активністю цих ферментів і стійкістю рослин до стресів різної природи. У стійких видів дерев і чагарників (*Ligustrum vulgare* L., *Quercus robur* L., *Lonicera tatarica* L., *Elaeagnus angustifolia* L., *Philadelphus coronarius* L.) за умов комплексного аерогенного забруднення активність каталази підвищувалась на 22,7–450,0 %; у помірно стійких видів (*Aesculus hippocastanum* L., *Acer negundo* L., *Populus simonii* Carr.) порівняно з контролем активність вища на 10,0–23,7 % або нижча на 12,3–52,7 %; у нестійких видів (*Sorbus aucuparia* L., *Fraxinus lanceolata* Borkh.) відбувалося зниження активності ферменту [18]. За умов дії важких металів у листках стійкішої *Ligustrum vulgare* L. підвищувалась активність глутатіонредуктази та пероксидази порівняно з нестійким видом *Syringa vulgaris* L. [2]. Активність окислювальних ферментів зростає під впливом низьких температур: співвідношення між активністю пероксидази при охолодженні та за оптимальних температур у зимостійких видів становить 1,23–1,31 [6].

У зв'язку з цим доцільне вивчення реакції ферментів антиоксидантної системи як тестових стрес-параметрів у відповідь на дію низьких загартовувальних температур на різні за зимостійкістю інтродуценти [7; 11]. На зимостійкості рослин помітно позначаються гідротермічні умови вегетаційного періоду. Із метою підвищення життєздатності рослин під час вегетації використовують агротехнічні заходи (підживлення, обробку біологічно активними речовинами). Комплекс азотних, фосфорних і калійних добрив поліпшує ріст рослин у початковий період розвитку, збільшує стійкість культур до короткочасного впливу низьких і високих температур, нестачі вологи, бактеріальних захворювань [3]. Екзогенні фітогормони стимулюють ростові процеси та розвиток рослин, проте їх дія може бути зворотною за несприятливих гідротермічних умов вегетаційного періоду [16]. Вивчення впливу агротехнічних

заходів на стресові реакції деревних рослин у стані осіннього фізіологічного спокою дозволить виявити адаптивний потенціал інтродуцентів і оцінити перспективність упродовження їх у культуру.

Мета роботи – виявити особливості окислювальних процесів різних за зимостійкістю інтродуцентів під час підготовки рослин до зимового періоду та визначити найефективніші агротехнічні прийоми вирощування щодо адаптації рослин.

Матеріал і методи досліджень

Об'єкти досліджень – види гарноквітухих кущових рослин колекції ботанічного саду ДНУ, які дотепер ще не знайшли широкого застосування в озелененні та вважаються цінними декоративними екзотами. *Swida alba* L. (родина Cornaceae Engl.) природно зростає у лісовій зоні Європейської частини, Сибіру та Далекого Сходу; *Deutzia pulchra* Videl. (родина Hydrangeaceae Dumort.) інтродукована з Південно-Східної Азії; *Buddleja alternifolia* Maxim. (родина Loganiaceae Mart.) природно поширена у Західному та Північному Китаї; *Hibiscus syriacus* L. (родина Malvaceae Juss.) має обширний ареал у субтропічній зоні Китаю, Індії, Малої Азії [1].

За погодними умовами період вегетації 2010 року можна охарактеризувати як спекотний і вологий порівняно із середньобіагаторічною нормою, а наступний зимовий період – як холодніший. За характером зволоження весняно-літній період року досліджень досить сприятливий для рослин: сума опадів становила 125,0–156,2 % від норми, і тільки у серпні спостерігалася глибока посуха (32,4 % опадів від норми). Температурний режим відзначався вищими середньомісячними температурами порівняно із середньобіагаторічними, досягаючи найбільшої розбіжності у червні (+3,0 °C), липні (+3,5 °C) та листопаді (+7,2 °C). У жовтні середньомісячна температура була нижчою на 1,8 °C за норму, що сприяло проходженню рослинами першої фази загартовування. Середньомісячні температури взимку були нижчими за норму: у січні на 1,4 °C, у лютому – на 3,8 °C.

Моделльні екземпляри вирощували в дендрарії ботанічного саду на природному зрошенні у трьох варіантах досліду (1 – контроль, 2 – *NPК*, 3 – регулятор росту циркон). Діюча речовина препарату – суміш гідроксикоричних кислот, які одержують із рослинної сировини ехінацеї пурпурної [19]. Біологічна активність циркону значною мірою зумовлена антиоксидантними властивостями, характерними для фенольних сполук. У рослинах циркон виконує функції регулятора росту, імуномодулятора й антистресового адаптогена [13; 15]. Внесення комплексного мінерального добрива у пристовбурні лунки та обробку крони рослин регулятором росту проводили двічі за вегетацію: у фазі активного росту у травні та по закінченні росту і переході до визрівання пагонів у червні.

Активність оксидоредуктаз вегетуючих рослин вивчали у жовтні за умов поточного температурного режиму (середньодобова температура +8,4 °C) та при експериментальному охолодженні до 0 °C. Активність каталази визначали об'ємнометричним методом, пероксидази – фотометричним методом із використанням як субстрату гваяколу [17]. Повторність дослідів – п'ятиразова. Наприкінці зимового періоду проводили польову оцінку зимостійкості рослин різних варіантів досліду за бальною шкалою [4].

Результати та їх обговорення

Досліджувані кущові екзоти мають різний ступінь зимостійкості в умовах даного району інтродукції. Про це свідчать багаторічні спостереження за рослинами в ботанічному саду ДНУ [5]. За період інтродукційних випробувань під впливом екстре-

мальних факторів середовища значного зниження кількісного складу зазнала колекція гібіска та дейції. Найвитривалішою за цим показником виявилася свидина: кількісний склад представників цього виду майже не змінився в колекційному фонді ботанічного саду. Зважаючи на недостатню морозостійкість більшості цінних декоративних екзотів, велике наукове та практичне значення можуть становити методи прогнозування зимостійкості, які допоможуть визначити стійкість рослин наприкінці вегетації, до настання зимового періоду. Із цією метою застосували метод, описаний В. П. Кучеренко [9], заснований на прямій залежності між рівнем зимостійкості та підвищенням активності окислювальних ферментів при охолодженні в лабораторних умовах. Автори проводили досліді після проходження рослинами умов осіннього загартовування. Коли після загартовування рослини додатково витримують за низької позитивної температури (0...+2 °С), зимостійкі види відповідають на такий стрес підвищенням активності пероксидази, у менш зимостійких активність залишається без змін або знижується. На думку автора, зимостійкі рослини мають лабільнішу ферментативну систему, яка здатна швидко перебудовуватися у стресових умовах. Тому для зимостійких рослин виконується співвідношення $A_{хол.}/A_{норм.} > 1$, де А – активність ферменту при охолодженні та в природних умовах.

Виходячи з цього, у жовтні визначали активність пероксидази та каталази ($A_{норм.}$) у тканинах листя за температури, яка складала +8 °С та при експериментальному охолодженні листя до 0 °С ($A_{хол.}$). Оскільки саме позитивні низькі температури сприяють переходу рослин до стану спокою, можна припустити, що рослини вже пройшли першу фазу загартовування або перебували у такому стані на час проведення досліджень. Результати для всіх варіантів досліді наведено на рисунках 1 і 2. Співвідношення $A_{хол.}/A_{норм.}$ наведено у таблиці 1.

Результати зіставлення активності ферментів за різних температур (див. табл. 1) показали, що найчутливіше реагує на охолодження пероксидаза: її активність значно зростає у будлеї та досить помітно – у свидини. Отримані дані свідчать про високий потенціал стійкості до низькотемпературного стресу у цих рослин і низьку стійкість у гібіска та дейції.

Таблиця 1

Співвідношення $A_{хол.}/A_{норм.}$ активності ферментів у тканинах вегетуючих рослин

Вид	Варіант досліді	Активність каталази	Активність пероксидази
<i>Buddleja alternifolia</i> Maxim.	контроль	1,43	44,21
	NPK	0,76	41,26
	циркон	1,24	18,45
<i>Swida alba</i> L.	контроль	1,17	17,85
	NPK	0,85	6,05
	циркон	1,06	5,81
<i>Hibiscus syriacus</i> L.	контроль	0,92	0,84
	NPK	0,94	0,96
	циркон	0,72	0,91
<i>Deutzia pulchra</i> Videael.	контроль	0,85	0,83
	NPK	0,95	0,67
	циркон	1,32	0,63

У листках рослин, що пройшли загартовування (рис. 1), активність каталази найвища у *Hibiscus syriacus* (15,53 мл $O_2/г \cdot хв$), а також у *Swida alba* (11,33 мл $O_2/г \cdot хв$). Напевно, для теплолюбного гібіска низькі позитивні температури у жовтні – стресові, зумовлюють високий рівень активності каталази, що можна вважати певною пристосу-

вальною реакцією. Реакція на загартовування теплолюбних рослин виявилася різною: у гібска спостерігається висока активність каталази, у будлеї та дейції – низька (8,23 та 9,27 мл O_2 /г·хв, відповідно). Проте в умовах експериментального охолодження активність каталази зростає в листках будлеї, так само, як і в морозостійкого виду *Swida alba*, що свідчить про здатність цих рослин адаптуватися до несприятливих температурних умов.

Застосування агротехнічних прийомів помітно відбивається на активності каталази. В обох варіантах досліду за дії загартовувальних температур усі види крім свидини показали значне зростання активності каталази порівняно з контрольним варіантом. У будлеї у варіанті *NPK* активність ферменту склала 187,0 % від контролю, у варіанті із цирконом – 265,7 %, у гібска – 152,0 та 157 %, у дейції – 196,3 та 174,0 %, відповідно. При цьому у більш зимостійкого виду *Swida alba* активність каталази не змінювалася під впливом обробки та залишалась приблизно на одному рівні в усіх трьох варіантах (11,33–11,63 мл O_2 /г·хв). Застосування *NPK* та циркону сприяє активізації адаптивних реакцій у теплолюбних рослин на етапі підготовки їх до зимового періоду, що можна розглядати як підвищення їх адаптаційної здатності. Найбільший стимулювальний ефект має циркон на найменш зимостійкі види – будлею та гібск.

На рисунку 1 наведені також результати визначення активності каталази в листках, витриманих одну добу за температури 0 °С. Відзначаються різнонаправлені зміни активності каталази у різних варіантах досліду. Значно підвищується активність каталази після охолодження у будлеї ($A_{\text{хол.}}/A_{\text{норм.}} = 1,43$) – адаптивна реакція цього теплолюбного виду. У зимостійкого *Swida alba* відношення активності ферменту також вище одиниці (1,17), а у гібска та дейції – нижче (0,92 та 0,85, відповідно), що говорить про недостатню лабільну систему ферментативної активності каталази, яка зазнає впливу низьких температур.

Застосування агротехнічних заходів у деяких випадках ефективно відносно прогнозованої зимостійкості рослин. У варіанті із цирконом у будлеї, свидини та дейції величина $A_{\text{хол.}}/A_{\text{норм.}}$ вища одиниці: 1,24, 1,06 та 1,32, відповідно (див. табл. 1). Внесення добрив не впливало на адаптацію рослин до охолодження в усіх досліджуваних рослин. Ферментативна активність каталази у гібска при експериментальному охолодженні виявилась менш чутливою на добрива та регулятор росту порівняно з іншими видами. Враховуючи достовірне підвищення активності каталази під впливом *NPK* та циркону у звичайних температурах загартовування можна вважати перспективним використання цих агротехнічних заходів для гібска. Такий самий стимулювальний ефект мали *NPK* та циркон на інші малостійкі породи (будлею, дейцію) за звичайних температур загартовування. Крім цього циркон також підвищував величину $A_{\text{хол.}}/A_{\text{норм.}}$, що говорить про підвищення їх зимостійкості під впливом регулятора росту.

Треба відзначити протилежні реакції активності каталази у різних за стійкістю видів у період осіннього загартовування: відсутність змін активності у свидини, висока зимостійкість якої забезпечується комплексом фізіолого-біохімічних механізмів, і значне збільшення активності у теплолюбних і малозимостійких видів (будлея, дейція, гібск), а у деяких випадках і підвищення $A_{\text{хол.}}/A_{\text{норм.}}$ у варіантах досліду. Тобто під впливом *NPK* та циркону підвищується стійкість рослин до окислювального низькотемпературного стресу.

Активність пероксидази (рис. 2) має велику амплітуду мінливості під впливом зовнішніх умов (від 4,48 до 618,55 мкмоль/г·хв). Це ще раз підтверджує відомий за літературними даними [2; 8; 11; 14; 23; 25] факт про велику варіабельність і лабільність ферменту, у зв'язку з чим пропонується використовувати активність пероксидази як

тест-параметр при індикації стійкості рослин до несприятливих умов середовища [7]. Під дією низьких позитивних температур у період осіннього загартовування рослин максимальну активність пероксидази має листя гібіска (352,3 мкмоль/г·хв).

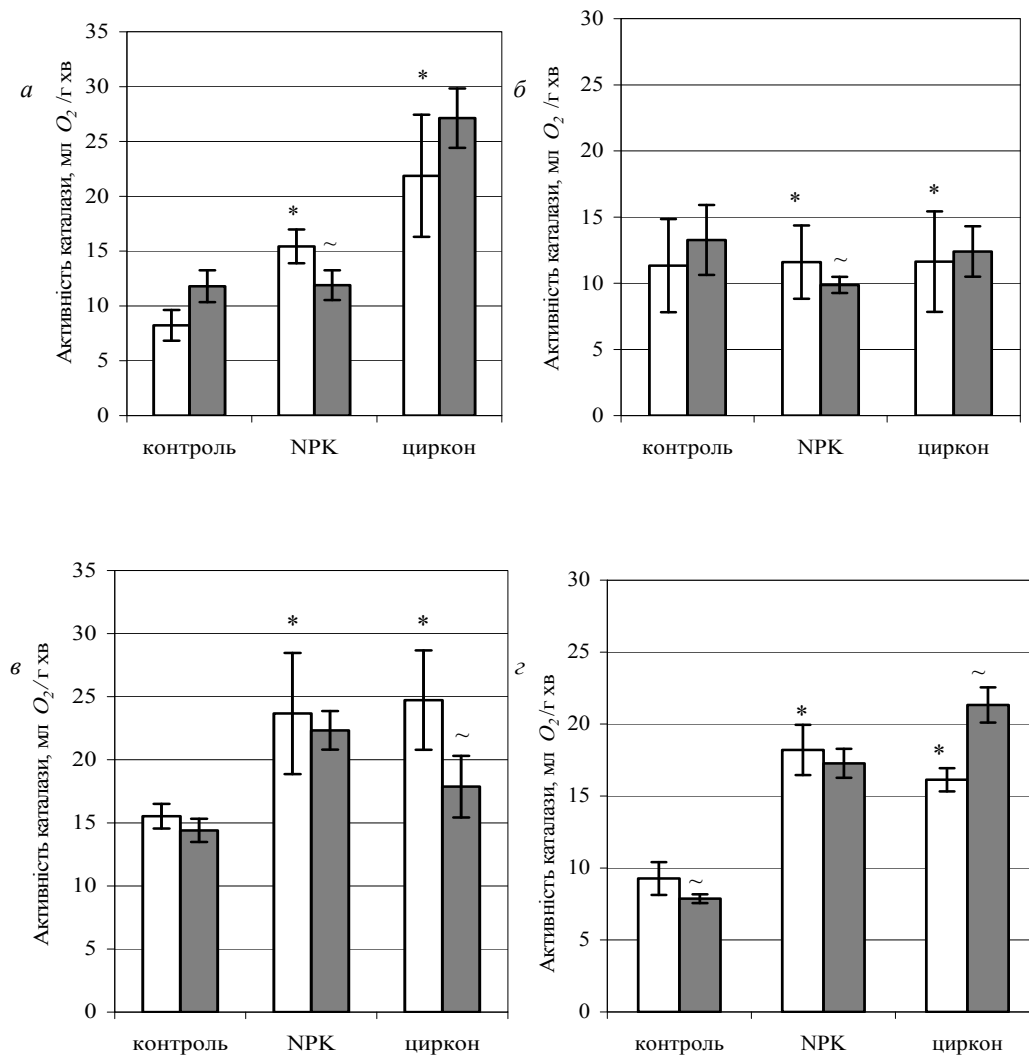


Рис. 1. Активність каталази у тканинах листя за різних температурних умов:

а – *Buddleja alternifolia*; *б* – *Swida alba*; *в* – *Hibiscus syriacus*; *г* – *Deutzia pulchra*;

білі стовпчики – загартовувальні температури (+8 °С), сірі – охолодження до 0 °С;

* – $p < 0,05$, достовірність відмінності між контролем і варіантами дослідження за температури +8 °С;

~ – $p < 0,05$, достовірність відмінності за температур +8 °С та 0 °С в кожному варіанті дослідження

В інших видів активність ферменту значно нижча: у будлеї – 139,9, у свидини – 54,7, у дейції – 53,6 мкмоль/г·хв. Такий високий рівень активності пероксидази у гібіска безумовно свідчить про те, що у період природного загартовування ферментативна система рослини чутливо реагує на температурні зміни. Це можна розглядати як виражену адаптивну реакцію, яка у гібіска настає раніше, ніж у інших видів. Вірогідно, цим можна пояснити відсутність реакції у гібіска в подальшому, при експерименталь-

ному охолодженні до 0 °С, оскільки рослини проходять першу фазу загартовування низькими позитивними температурами у жовтні. Найвищий рівень пероксидазної активності у гібіска спостерігається в умовах природного загартовування, а також у варіантах із *NPK* та цирконом, де відзначається навіть незначний ріст активності (107,2 та 111,9 % відносно контролю). Як і в контролі, експериментальне охолодження не викликає подальшого підвищення активності пероксидази. У зв'язку з цим величина $A_{\text{хол}}/A_{\text{норм}}$ нижча одиниці (див. табл. 1). Враховуючи високий початковий рівень активності, який на порядок перевищує інші види, гібіск сирійський можна віднести до видів, які в несприятливих температурних умовах швидко та активно формують адаптивні реакції.

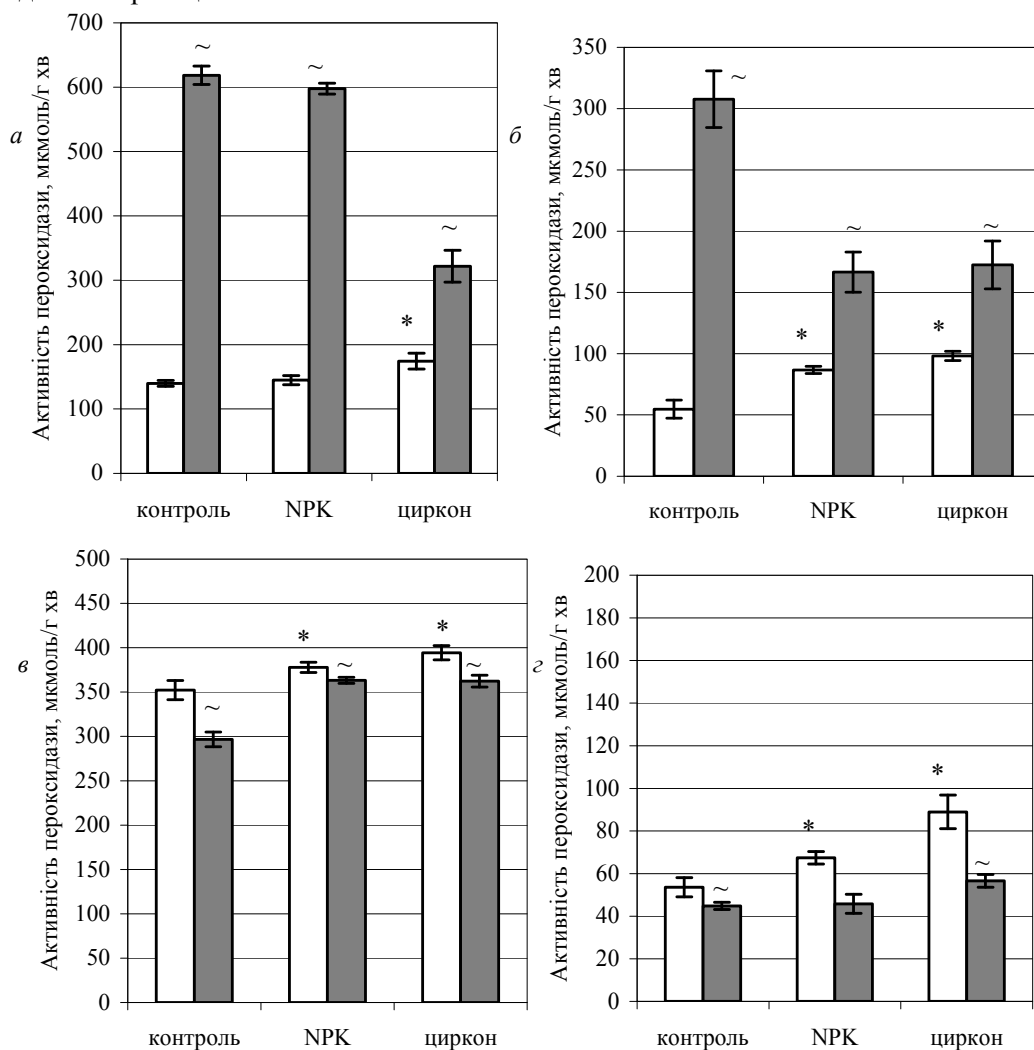


Рис. 2. Активність пероксидази у тканинах листя за різних температурних умов:

а – *Buddleja alternifolia*; *б* – *Swida alba*; *в* – *Hibiscus syriacus*; *г* – *Deutzia pulchra*;

білі стовпчики – загартовувальні температури +8 °С; сірі – охолодження до 0 °С;

* – $p < 0,05$, достовірність відмінності між контролем і варіантами досліду за температури +8 °С;

~ – $p < 0,05$, достовірність відмінності за температур +8 °С та 0 °С в кожному варіанті досліду

Інші три види, які мають невисокий рівень активності пероксидази в умовах осіннього загартовування в контрольному варіанті, позитивно реагують на застосування добрив і регуляторів росту. Активність пероксидази у варіанті з *НПК* склала у будлеї 103,5 % від контролю, у свидини – 159,2 %, у дейції – 125,7 %. Циркон впливає дещо більше на цей показник, у результаті чого активність пероксидази у будлеї складала 124,5 % від контролю, у свидини – 172,2 %, у дейції – 165,8 %.

Таким чином, *НПК* і циркон мають позитивний вплив на метаболізм досліджуваних рослин, підвищуючи активність пероксидази (особливо у варіанті з цирконом) у період осіннього загартовування. Така ж закономірність спостерігається і відносно каталази, активність якої найбільше підвищується у варіанті із цирконом.

Вивчення впливу експериментального охолодження до 0 °С на активність пероксидази показало результати дещо відмінні від активності каталази. У двох видів спостерігається значне підвищення активності каталази, у двох інших – активність пероксидази знижується в усіх варіантах досліду. Найбільше активується пероксидаза під впливом температури 0 °С у будлеї: величина $A_{\text{хол.}}/A_{\text{норм.}}$ складає в контролі 44,2, у варіанті *НПК* – 41,26, у варіанті із цирконом – 18,45. Високі значення $A_{\text{хол.}}/A_{\text{норм.}}$ відзначені й у свидини (17,85, 6,05 та 5,81 відповідно).

Прогнозування зимостійкості за активністю пероксидази методом експериментального охолодження дозволяє припустити високу зимостійкість у двох видів: *Swida alba*, для якого зимові умови даного району є звичайними, та *Buddleja alternifolia*, котрий у цілому не достатньо зимостійкий, але, завдяки високій лабільності системи окислювальних ферментів, здатний формувати адаптивні реакції в несприятливих температурних умовах. Ці два види мають величину $A_{\text{хол.}}/A_{\text{норм.}} > 1$ і за активністю каталази у варіанті із цирконом, що підтверджує результати, отримані для активності пероксидази у період осіннього загартовування рослин.

Прогностичні оцінки морозостійкості, отримані на основі співвідношення активності каталази та пероксидази під час осіннього загартовування та за 0 °С, зіставляли з польовими оцінками зимостійкості наприкінці зимового періоду та під час весняного відновлення вегетації (див. табл. 2). Оцінювали за п'ятибальною шкалою ступінь обмерзання пагонів, про який судили за відсутністю ростових процесів бруньок і за станом тканин пагонів у лабораторних умовах (лютий) і у природних умовах (квітень).

Таблиця 2

Польова оцінка зимостійкості інтродуцентів

Вид	Варіант досліду	Ступінь пошкодження пагонів		Бал зимостійкості	Клас зимостійкості
		лютий	квітень		
<i>Buddleja alternifolia</i> Maxim.	контроль	++	+	3	II
	<i>НПК</i>	+	+	4	
	циркон	+	+	4	
<i>Swida alba</i> L.	контроль	–	–	5	I
	<i>НПК</i>	–	–	5	
	циркон	–	–	5	
<i>Hibiscus syriacus</i> L.	контроль	+++	+++	1	III
	<i>НПК</i>	++	++	3	
	циркон	+++	++	2,5	
<i>Deutzia pulchra</i> Videl.	контроль	++	+++	2	III
	<i>НПК</i>	++	+++	2	
	циркон	+	++	3	

Бал зимостійкості, отриманий у ході досліджень, співвідносили зі шкалою зимостійкості, розробленою П. І. Лапіним і С. В. Сідневою [10]. З огляду на особливості проведення обліку пошкоджень, 5-бальна шкала дозволяє враховувати навіть незначні розбіжності між видами та встановити не абсолютну стійкість, а відносну (як результат порівняння стійкості досліджуваних видів). Отримані бальні оцінки зимостійкості після зимового періоду в цілому узгоджуються із прогностичними оцінками за активністю окислювальних ферментів під час осіннього загартовування рослин: найвища зимостійкість притаманна *Swida alba*, у *Buddleja alternifolia* здатність до відновлення вегетації зростає від лютого до квітня, у *Deutzia pulchra* ця здатність знижується, тобто пошкоджені взимку пагони до квітня втрачають свою життєздатність, у *Hibiscus syriacus* ступінь обмерзання пагонів найвищий.

Майже в усіх варіантах досліджується позитивний вплив на зимостійкість рослин. Для будлеї ефективно використання *НРК* та циркону: ці агротехнічні заходи дещо підвищують морозостійкість пагонів узимку. Для дейції доцільніше використання циркону – препарату, який посилює антиоксидантну функцію за допомогою активації відповідних ферментних систем. Фенольні сполуки, що входять до складу циркону, проявляють властивості стресових метаболітів і беруть участь в адаптації рослин до несприятливих умов середовища. Для гібіска, у якого відсутній глибокий спокій і ріст пагонів триває до настання морозів, найефективніше застосування комплексу мінеральних добрив, які прискорюють диференціацію тканин пагонів і визрівання деревини, що підвищує їх стійкість до низькотемпературного стресу.

Висновки

Застосування мінеральних добрив і регуляторів росту у технологічному процесі догляду за кущовими екзотами виявляє позитивну післядію наприкінці вегетації та у наступний зимовий період: підвищується стійкість рослин до окислювального низькотемпературного стресу під час осіннього загартовування рослин, знижується ступінь пошкодження пагонів після зимівлі. Найбільший стимулювальний ефект мають *НРК* та циркон на найменш зимостійкі види (будлею, гібіск, дейцію).

Установлено достовірні зміни співвідношення $A_{хол}/A_{норм}$ активності каталази для будлеї та дейції, активності пероксидази – для всіх досліджуваних видів. Величини співвідношення > 1 характерні для зимостійких видів та інтродуцентів, у яких у фазі фізіологічного спокою за дії загартовувальних температур активно формуються адаптивні реакції на низькотемпературний стрес, що підтверджується польовими оцінками зимостійкості рослин.

Бібліографічні посилання

1. **Дендрофлора України.** Дикорослі й культивовані дерева і кущі. Покритонасінні / М. А. Кохно, М. Н. Трофименко, Л. І. Пархоменко та ін. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – 716 с.
2. **Долгова Л. Г.** Активність пероксидази в листках деревних екзотів, інтродукованих у степовій зоні // Сучасні проблеми біології, екології та хімії. Матер. міжнар. конф. – Ч. 2. – Запоріжжя, 2007. – С. 544–545.
3. **Екологічні, агрохімічні, фізіологічні й агрономічні аспекти мінерального живлення рослин** / Е. Г. Дегодюк, С. Е. Дегодюк, С. З. Гуральчук та ін. // Фізіологія рослин: проблеми та перспективи розвитку. – К. : Логос, 2009. – Т. 1. – С. 210–231.
4. **Зайцев Г. Н.** К методике построения шкал для оценки зимостойкости древесных растений / Г. Н. Зайцев, С. Ф. Демидова // Бюлл. Главн. бот. сада. – М. : Наука, 1969. – Вып. 72. – С. 38–45.

5. **Зайцева І. О.** Аналіз процесу інтродукції деревно-чагарникових рослин у ботанічному саду ДНУ // Природно-заповідний фонд України – минуле, сьогодення, майбутнє. Матер. міжнар. науково-практ. конф. – Тернопіль: Підручники і посібники, 2010. – С. 333–338.
6. **Капустян А. В.** Прогнозування адаптивної здатності *Hordeum vulgare* L. // Матер. X з'їзду Укр. ботан. т-ва. – Полтава, 1997. – С. 133.
7. **Капустян А. В.** Фермент пероксидаза – універсальний маркер зимостійкості рослин // Інтродукція рослин. – 2000. – № 1. – С. 152–154.
8. **Колупасв Ю. Є.** Стресові реакції рослин (молекулярно-клітинний рівень). – Харків : Вид-во ХДАУ, 2001. – 173 с.
9. **Кучеренко В. П.** Прогнозування зимостійкості рослин за показниками активності пероксидази при низькотемпературному стресі // Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі. Фізіолого-біохімічні та екологічні аспекти. Матер. міжнар. конф. – Львів, 1998. – С. 217.
10. **Лапин П. И.** Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений / П. И. Лапин, С. В. Сиднева // Опыт интродукции древесных растений. – М. : Наука, 1973. – С. 7–67.
11. **Лукаткин А. С.** Холодовое повреждение теплолюбивых растений и окислительный стресс. – Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 2002. – 208 с.
12. **Майор П. С.** Дослідження накопичення проліну та цукрів у генотипів озимої пшениці, що відрізняються за рівнем морозостійкості / П. С. Майор, В. П. Захарова, Л. Г. Великожон // Досягнення та проблеми генетики, селекції та біотехнології. – Т. 1. – К. : Логос, 2007. – С. 121–128.
13. **Малеванная Н. Н.** Циркон – новый фитопрепарат для сельского хозяйства, полученный на основе нетрадиционного растительного сырья / Н. Н. Малеванная, Н. В. Быховская // Актуальные проблемы инноваций с нетрадиционными растительными ресурсами и создания функциональных продуктов. Матер. научн.-практ. конф. – М., 2001. – Т. 5. – С. 1–5.
14. **Петровская-Баранова Т. П.** Физиология адаптации и интродукция растений. – М. : Наука, 1983. – 183 с.
15. **Полифункциональное действие** циркона на декоративные растения / Л. В. Рункова, В. С. Александрова, М. Н. Мельникова и др. // Применение препарата циркон в производстве сельскохозяйственной продукции. Тез. докл. научно-практ. конф. – М., 2004. – С. 37–38.
16. **Пономаренко С. П.** Регуляторы роста растений. – К. : Интертехнодрук, 2003. – 319 с.
17. **Починок Х. Н.** Методы биохимического анализа растений. – К. : Наукова думка, 1976. – 386 с.
18. **Приседский Ю. В.** Вплив забруднення повітря сполуками фтору, сірки та азоту на активність каталази у деяких деревних і чагарникових рослин // Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі. Матер. II міжнар. конф. – Львів, 2004. – С. 273.
19. **Регулятори** росту природного походження як засоби підвищення продуктивності сільськогосподарських культур / В. К. Яворська, І. В. Драговоз, А. В. Богданович, В. П. Антонюк // Фізіологія та біохімія культурних рослин. – 2008. – Т. 40, № 4. – С. 292–298.
20. **Туманов И. И.** Физиология закаливания и морозостойкости растений. – М. : Наука, 1979. – 352 с.
21. **Ashraf M.** Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance / M. Ashraf, M. R. Foolad // Environmental and Experimental Botany. – 2007. – Vol. 59, N 2. – P. 206–216.
22. **Atici O.** Antifreeze proteins in higher plants / O. Atici, B. Nalbantoglu // Phytochemistry. – 2003. – Vol. 64. – P. 1187–1196.
23. **Baek K. H.** Alteration of antioxidant enzyme gene expression during cold acclimation of near-isogenic wheat lines / K. H. Baek, D. Z. Skinner // Plant Science. – 2003. – Vol. 165, N 6. – P. 1221–1227.
24. **Beck E. H.** Plant resistance to cold stress: Mechanisms and environmental signals triggering frost hardening and dehardening / E. H. Beck, R. Heim, J. Hansen // J. Biosci. – 2004. – Vol. 29. – P. 449–459.
25. **Blokhina O.** Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review / O. Blokhina, E. Virolanen, K. Fagerstedt // Annals of Botany. – 2003. – Vol. 91, N 2. – P. 179–194.
26. **Plasma** membran lipid alterations induced by cold acclimation and abscisic acid treatment of winter wheat seedlings / M. Bohn, S. Luthje, P. Sperling et al. // J. Plant Physiol. – 2007. – Vol. 164, N 2. – P. 146–156.

Надійшла до редакції 24.10.2011