

СОДЕРЖАНИЕ ФЛАВОНОЛОВ В *OXUSOCCUS MACROCARPUS* (AIT.) PERS. В ОПЫТНОЙ КУЛЬТУРЕ ПРИ РАЗЛИЧНОМ РЕЖИМЕ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ (БЕЛОРУССКАЯ ССР)

Е. А. Сидорович, Ж. А. Рупасова, В. А. Игнатенко

В связи с введением в культуру в Белоруссии клюквы крупноплодной *Oxococcus macrocarpus* (Ait.) Pers. значительный интерес представляло изучение ее фенольного комплекса, что позволило бы получить более полное представление о жизнедеятельности растений в новых почвенно-климатических условиях. Важнейшей составной частью этого комплекса является группа наиболее окисленных соединений — флавонолов, принимающих участие в осуществлении дыхания, фотосинтеза, энергетического обмена и репродукции растений, а также в регуляции ростовых процессов (Запрометов, 1974; Кефели, 1974; Минаева, 1978).

Задачей нашей работы было изучение динамики содержания этих соединений и накопления органического вещества, характеризующего биопродукционный процесс на протяжении малого жизненного цикла развития клюквы — от посадки черенков до плодоношения. Как показал анализ литературных источников, такого изучения на данном объекте не проводилось.

Материал для исследования был собран в период с 1982 по 1985 г. во время полевого опыта, заложенного на одном из чеков промышленной плантации клюквы в Ганцевичском р-не Брестской обл. в двух контрастных режимах минерального питания. В опыте были использованы растения двух сортов: Раннего черного (раннеспелый) и Ховес (позднеспелый). Схема и методика проведения опыта описаны ранее (Сидорович и др., 1987). Напомним, что торфяной субстрат в первом, оптимизированном по комплексному методу Г. Я. Ринькиса (Ринькис, Ноллендорф, 1982), варианте опыта содержал в 2—4 раза больше усвояемых форм азота, фосфора и калия, а также больше микроэлементов, особенно марганца, цинка и меди, чем субстрат во втором (контрольном) варианте с внесением удобрений по американской схеме (Кудинов, Шарковский, 1979).

Ежемесячно, начиная с года посадки черенков (апрель 1982 г.), в обоих вариантах опыта с мая по октябрь путем бесповторного случайного отбора брали выборки по 10 целых растений каждого сорта, характеризующие на момент наблюдений генеральную совокупность объектов (Лакин, 1980). Растения разделяли на органы — корни, стелющиеся вегетативные побеги и их листья, прямостоячие генеративные побеги и их листья, цветки и плоды (у четырехлетних растений), которые высушивали при температуре 60—65 °С и взвешивали. Содержание флавонолов определяли во всех органах по методу Л. Сарапуу и Х. Мийдла (1971), модифицированному Д. К. Шапиро с соавторами (1974). Для изучения компонентного состава флавонолов вегетативной фитомассы брали отдельные навески сырья (20 г), которые несколько раз обрабатывали 70 %-ным этанолом. Объединенные экстракты изучали по известным методам (Harborne, 1967; Mabry et al., 1970; Маштаков и др., 1971).

Ранее было установлено, что характерной группой флавоноидных соединений надземной фитомассы к. крупноплодной являются О-гликозиды флавонолов (главные компоненты); кроме того, были обнаружены и их агликоны. Вегетативные части растений обоих изучавшихся сортов характеризовались одинаковым компонентным составом флавонолов, в числе которых выделены и идентифицированы кверцетин, мирицетин, а также их гликозиды — 3-арабинозид кверцетина, 3-рамнозид кверцетина, 3-галактозид кверцетина, 3-арабинозид мирицетина (Кузнецова, Рупасова, 1984).

Наблюдения за сезонной динамикой содержания флавонолов в растениях к. крупноплодной в течение четырех вегетационных сезонов показали, что они отличаются высоким по сравнению с другими видами (Карабанов, 1981) содержанием флавонолов при существенных различиях их концентрации в отдельных органах. На протяжении всех четырех сезонов вегетации наибольшее содержание этих соединений наблюдалось у растений обоих сортов в листьях (рис. 1 и 2). Это согласуется с данными о том, что хлоропласты листьев являются основными центрами синтеза полифенолов (Запрометов, 1970). Содержание флавонолов в этих органах значительно варьировало у обоих сортов — от 40 до 130 мг/г сухого сырья. Достаточно высоким (70—80 мг/г) было содержание флавонолов в цветках, что подтверждает мнение о существенной роли этих веществ в репродуктивных процессах растений (Минаева, 1978). Содержание флавонолов в побегах было примерно в 3—4 раза ниже, чем в листьях, а минимальное их количество определено в корнях и плодах (6—15 мг/г). Содержание этих соединений в вегетативных органах растений изменялось на протяжении каждого вегетационного периода, причем наиболее резкие колебания наблюдались в листьях — активно метаболизирующих органах, выполняющих в основном функции приспособления к условиям произрастания (Минаева, 1978).

Рассмотрим характер этих изменений у растений в условиях оптимизированного варианта опыта (рис. 1). Прежде всего обращает на себя внимание общность характера изменений содержания флавонолов у растений обоих сортов на протяжении всех периодов наблюдений. Так, в первый сезон выращивания активизация ростовых процессов вегетативных органов в августе (Сидорович и др., 1987) сопровождалась увеличением содержания в них этих соединений. Наибольшая активность биосинтеза флавонолов, более выраженная у растений сорта Ховес, отмечена в сентябре и в этот же период наблюдалось торможение продукционного процесса (Сидорович и др., 1987). При возобновлении накопления органического вещества в октябре, напротив, произошло снижение содержания суммы флавонолов преимущественно в листьях. Такое чередование этапов активизации биосинтеза флавонолов и органической массы объясняется способностью фенольных ингибиторов, к которым относятся и флавонолы, снижать продуктивность фотосинтеза, что приводит к уменьшению темпов роста растений (Кефели, 1974; Минаева, 1978).

Уже в начале второго сезона вегетации к. крупноплодной общая интенсивность ростовых процессов оказалась в несколько раз выше, чем в первый год выращивания. Скорость линейного роста и облиствения побегов, а следовательно, и накопления фитомассы, постепенно нарастала к середине вегетационного периода (Сидорович и др., 1987). При сравнительно невысоких темпах продуцирования органического вещества в июне происходило интенсивное накопление суммы флавонолов в молодых формирующихся листьях стелющихся побегов: содержание их почти удвоилось по сравнению с маем. Однако в первой половине июля, при достижении наибольшего прироста фитомассы, темп биосинтеза флавонолов резко снизился.

Заметим, что большинство литературных данных свидетельствует о максимальном накоплении флавонолов в молодых активно функционирующих тканях и органах растений (Roziar, 1966; Нуритдинова, 1970; Paris, Duret, 1972; Минаева, 1978). Однако проведенные исследования показали (рис. 1), что содержание флавонолов в листьях формирующихся стелющихся побегов в начальный период их развития (май 1983 г.) примерно вдвое уступало таковому в листьях перезимовавших побегов, и лишь к середине сезона вегетации в июле отмечалось уравнивание их содержания. В августе в связи с завершением к этому времени линейного роста побегов и их облиствения наблюдалось существенное ослабление биопродукционного процесса (Сидорович и др., 1987). Вместе с тем в этот период как в молодых, так и в перезимовавших листьях биосинтез флавонолов заметно активизировался и содержа-

ниях
они
981)
ации
оль-
лис-
ьев
70).
рих
(г)
ст-
ва,
ке,
ах
ий
ее
а-
с-

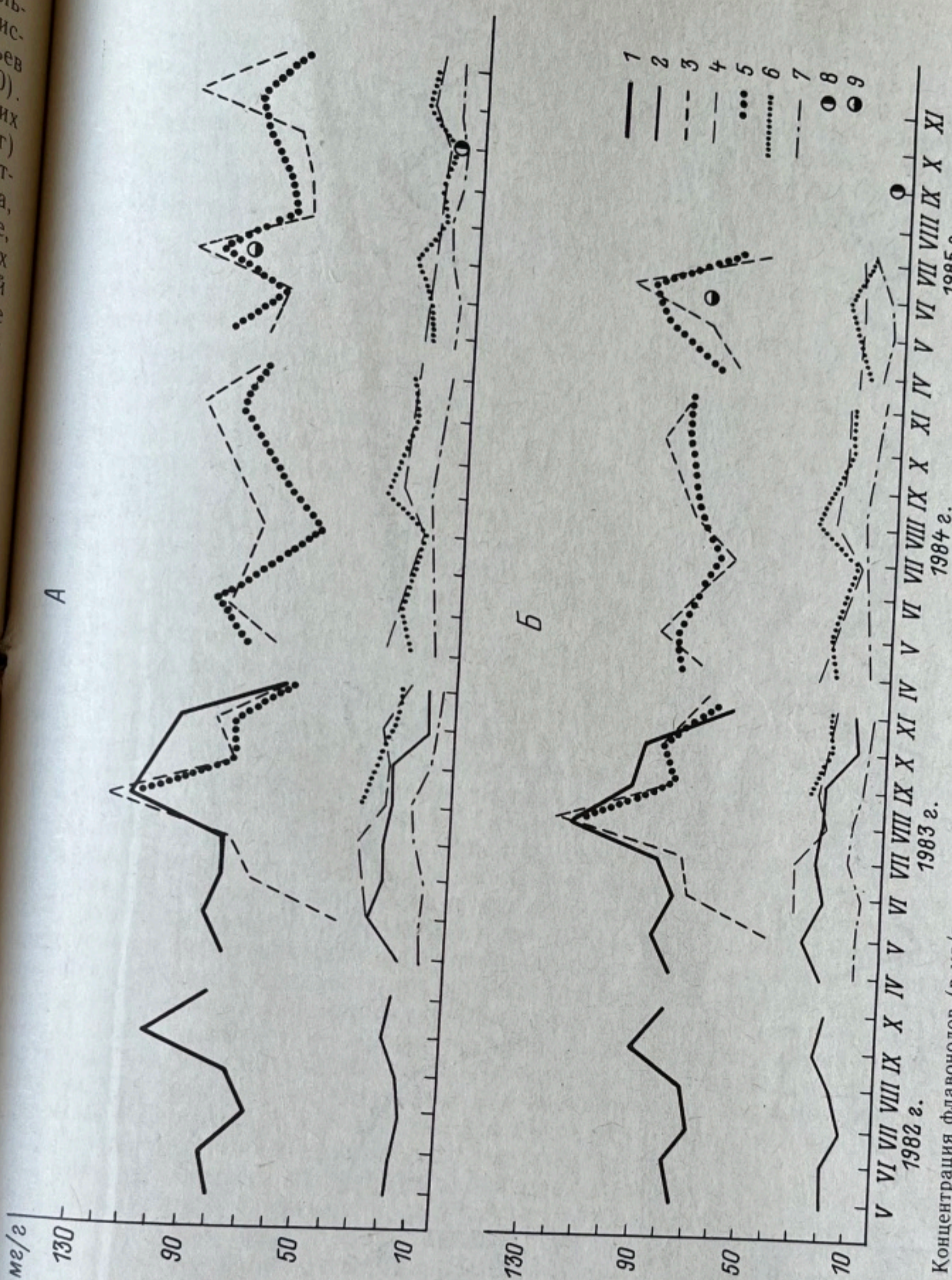


Рис. 1. Концентрация флавонолов (в мг/г сухого вещества) в органах клюквы крупноплодной *Oxyacanthus macrocarpus* (Ait.) Pers. сортов Ховес (А) и Ранний черный (Б) в оптимизированном варианте опыта в течение четырех вегетационных сезонов (1982—1985 гг.).
1 — листья, 2 — побеги, 3 — листья стелющихся побегов, 4 — побеги стелющиеся, 5 — листья стелющихся, 6 — побеги стелющихся, 7 — корни, 8 — плоды, 9 — цветки.

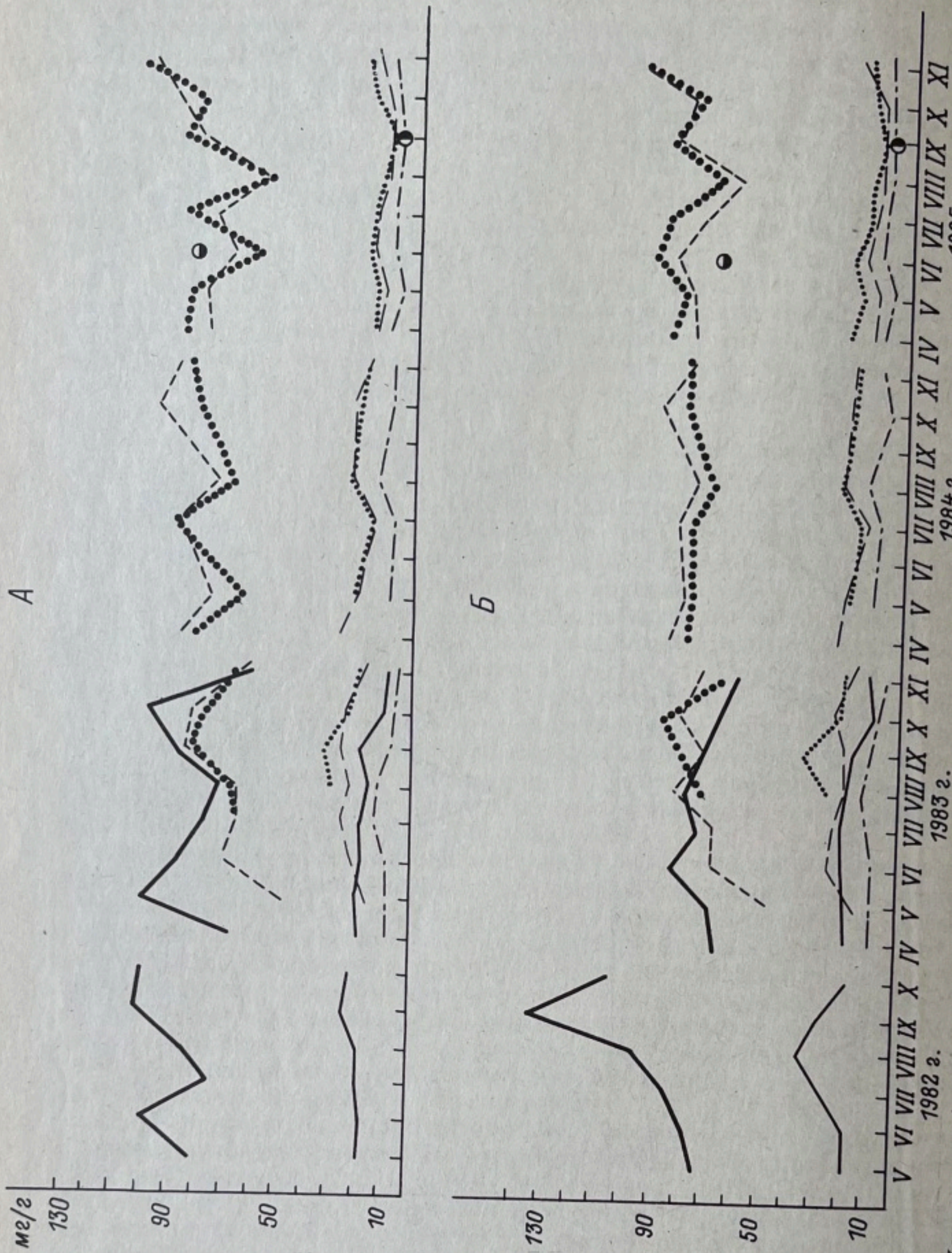


Рис. 2. Концентрация флавонолов (в мг/г сухого вещества) в органах клюквы крупноплодной *Oxytococcus macrocarpus* (Ait.) Pers. сортов Ховес (А) и Ранний черный (Б) в контрольном варианте опыта в течение четырех вегетационных сезонов (1982—1985 гг.). Обозначения те же, что и на рис. 1.

ние их достигло максимума. В значительной мере этому способствовало и благоприятное для образования полифенолов сочетание метеорологических условий вегетационного периода 1983 г., на протяжении которого сохранялась жаркая и сухая погода с температурами воздуха, превышавшими средние многолетние значения, и умеренным количеством осадков (Сидорович и др., 1987). По мнению В. Г. Минаевой (1978), в таких условиях биосинтез флавонолов протекает наиболее активно. В сентябре при отсутствии накопления органического вещества в растениях началось интенсивное снижение количества флавонолов в ассимилирующих органах, затормозившееся в октябре, когда был отмечен второй за сезон вегетации период активизации биопродукционного процесса (Сидорович и др., 1987). В ноябре снижение содержания флавонолов в листьях вновь резко усилилось, что, возможно, связано с использованием этих соединений в качестве субстратов окисления как энергетического материала при понижении температуры воздуха (Запрометов и др., 1971; Маргна и др., 1973; Минаева, 1978).

Что же касается характера сезонной динамики содержания флавонолов в прямостоячих и стелющихся побегах и корнях растений обоих сортов в оптимизированном варианте опыта на второй год выращивания (1983 г.), то он в основных чертах совпадал с таковым, установленным для листьев, хотя и был менее отчетливо выражен. Тенденция же к снижению содержания флавонолов в молодых побегах была отмечена на месяц раньше, чем у листьев.

За зимний период 1983/1984 г. произошло заметное накопление флавонолов в основном в листьях прямостоячих побегов и в стелющихся побегах. По мнению Л. С. Алюкиной (1977), накопление флавоноидов в зимний период у вечнозеленых растений объясняется перестройкой биохимических процессов и подготовкой к неблагоприятным внешним факторам — недостатку влаги и действию пониженных температур.

Третий сезон развития растений (1984 г.) характеризовался началом вступления их в репродуктивную фазу, но с реализацией лишь незначительной части репродуктивных возможностей. Поскольку флавонолы играют существенную роль в половом процессе растений (Минаева, 1978), следовало ожидать определенных изменений в характере сезонной динамики их содержания по сравнению с предыдущим сезоном развития. В мае при минимальных темпах роста наблюдалась существенная активизация биосинтеза этих соединений в большинстве органов, сменившаяся в июне—июле, в период цветения и плодообразования, его резким ослаблением (рис. 1, 1984 г.). Аналогичная закономерность была обнаружена и при изучении динамики флавонолов у других видов (Пашкарь, 1970; Киселева и др., 1971; Минаева, 1978). Расходование накопленных до начала цветения количеств флавонолов связано с перераспределением исходных продуктов их синтеза для создания резерва, обеспечивающего жизнедеятельность репродуктивных и формирующихся генеративных органов. На это указывает не только высокий уровень их накопления в цветках, достигающий, по нашим данным, 70—80 мг/г сухого вещества, но и то обстоятельство, что наиболее активно снижение содержания флавонолов происходило в листьях генеративных прямостоячих побегов. В наибольшей степени это было выражено у растений позднеспелого сорта Ховес (рис. 1, А).

В августе, в период созревания плодов, наблюдалась не только активизация биопродукционного процесса, но и существенное усиление (по сравнению с предыдущим сроком) биосинтеза флавонолов во всех частях растений (рис. 1). По-видимому, в условиях оптимизированного минерального фона со сбалансированным соотношением питательных компонентов в субстрате создаются благоприятные предпосылки для ослабления конкуренции за общий предшествующий (аминокислота фенилаланин) двух систем — белкового и фенольного синтеза. При этом происходит одновременная активизация ростовых и других жизненно важных процессов, в том числе и синтеза белка, а также фермент-

ных систем, принимающих участие в построении молекул флавоноидов (Карбанов, 1981). Начавшееся в августе накопление флавонолов в листьях обоих побегов продолжалось, хотя и с меньшей интенсивностью, до конца октября, когда были достигнуты максимальные значения их содержания за всю вторую половину сезона вегетации. Заметим, что в сентябре—октябре темпы увеличения фитомассы снизились вдвое и накопление пластических веществ происходило только в корневой системе, стелющихся побегах и их листьях (Сидорович и др., 1987). В ноябре, когда продукционный процесс прекратился, наблюдалось существенное снижение содержания флавонолов в листьях. Расходование флавонолов в обоих побегах и особенно в корнях началось раньше, в сентябре.

На протяжении четвертого периода вегетации (1985 г.) сезонная динамика накопления содержания флавонолов характеризовалась для сорта Ховес также двувёршинной кривой, но первый максимум был отмечен в конце июня. Возможно, это связано с подавлением биосинтеза полифенолов в неблагоприятных для него метеорологических условиях первой половины вегетационного сезона, отличавшегося более низкими по сравнению со средней многолетней температурами воздуха и более высоким количеством атмосферных осадков. Приблизительно на месяц быстрее по сравнению с вегетационным сезоном 1984 г. произошло и снижение содержания флавонолов в листьях и прямостоячих побегах у обоих сортов, после чего у растений сорта Ховес наступил период депрессии в процессе их биосинтеза, длившийся у листьев генеративных (прямостоячих) побегов один месяц, а у листьев вегетативных побегов — два. Второй этап активизации биосинтеза флавонолов в большинстве органов растений сорта Ховес наблюдался в октябре, в результате чего были достигнуты максимальные для второй половины сезона вегетации значения их содержания. Однако, как и в прежние годы, в ноябре произошло резкое снижение содержания флавонолов (рис. 1, А, 1985 г.).

Заметим, что на протяжении большей части вегетационного периода прослеживалась слабовыраженная тенденция к снижению содержания флавонолов в стелющихся побегах, сменившаяся в октябре у растений сорта Ховес активизацией их накопления. Следует обратить внимание еще на одну особенность динамики содержания флавонолов в побегах. На протяжении третьего и четвертого сезонов вегетации растений независимо от их сортовой принадлежности прослеживалась общая для стелющихся и прямостоячих побегов тенденция к постепенному снижению в них содержания этих соединений. На уменьшение содержания полифенолов в растениях по достижении ими биологической зрелости указывают и другие исследователи (Reznik, 1956; Hillis, Swain, 1959; Urban, 1959; Чекалинская, Володько, 1965; Минаева, 1978).

Концентрация флавонолов (7—8 мг/г сухого вещества) в плодах клюквы в стадии их биологической зрелости в 7—10 раз уступала их концентрации в листьях, но незначительно отличалась от таковой в побегах и корнях.

Таким образом, начиная с третьего сезона вегетации в характере накопления флавонолов в растениях обоих сортов в оптимизированном варианте опыта наметилась определенная общность — соизмеримость амплитуд сезонных колебаний содержания флавонолов в ассимилирующих органах и наличие двух периодов активизации биосинтеза этих соединений на протяжении сезона вегетации. Это обусловлено стабилизацией метаболизма фенольных соединений в процессе возрастной перестройки растительного организма, подтверждением чему служат существенные различия в сезонной динамике содержания флавонолов до и после вступления растений в репродуктивный период. Вместе с тем, как было показано выше, некоторые различия в сезонной динамике содержания флавонолов имели место и у половозрелых растений, что объясняется как неадекватным характером метеорологических условий вегетационных сезонов, так и тем, что на четвертом году жизни растений в большей степени, чем на третьем, реализовывались их репродуктивные возможности.

Во втором (контрольном) варианте опыта внесение меньшего ассортимента минеральных удобрений и в меньших дозах существенно повлияло как на уровень, так и на характер сезонной динамики содержания флавонолов, усилив при этом сортовые различия опытных растений (рис. 2). Главным образом изменение условий минерального питания отразилось на накоплении флавонолов в листьях — наиболее активно метаболизирующих органах.

На протяжении большей части первого сезона вегетации у растений сорта Ховес сохранялись основные закономерности в содержании флавонолов, присущие растениям этого сорта в первом оптимизированном варианте опыта (рис. 1, А и рис. 2, А). Вместе с тем в отличие от растений в первом варианте опыта у них не наблюдалось снижения содержания флавонолов в листьях в октябре. Это обусловлено, скорее всего, отсутствием у растений контрольного варианта осеннего периода активизации биопродукционного процесса, отрицательно влияющего на синтез фенольных соединений. Взаимоисключающаяся зависимость этих двух сторон метаболизма достаточно отчетливо проявилась и на протяжении второго сезона их развития.

Ранее было установлено, что на втором году вегетации у растений позднего сорта Ховес в контрольном варианте опыта первая существенная активизация продукционного процесса наблюдалась в июле, т. е. на месяц позднее, чем у растений в оптимизированном варианте опыта, причем высокие темпы накопления фитомассы поддерживались у них в течение августа (Сидорович и др., 1987). Синтез же флавонолов в наиболее молодых частях растений, формирующих прирост текущего года, осуществлялся в основном в мае — июне, после чего следовал двухмесячный период устойчивой депрессии в их накоплении. Практически полное угасание продукционного процесса в их сопровождалось резкой активизацией биосинтеза флавонолов в большинстве органов растений, а чрезвычайно интенсивное возобновление этого процесса флавонолов в октябре, напротив, существенно подавляло их синтез. В ноябре концентрация флавонолов во всех органах растений значительно уменьшилась.

В характере сезонной динамики содержания флавонолов у растений в контрольном варианте опыта на протяжении третьего вегетационного периода, так же как и у растений в оптимизированном варианте опыта, прослеживалась отчетливая цикличность. Вместе с тем обнаружилось несовпадение во времени периодов активизации и ослабления биосинтеза флавонолов у растений в обоих вариантах опыта. Так, если в период цветения и плодообразования в июне — июле у растений в оптимизированном варианте опыта наблюдалось значительное снижение содержания флавонолов, то у растений в контрольном варианте происходил обратный процесс. Поскольку на третьем году жизни растений начиналась перестройка их фенольного метаболизма в связи с достижением ими биологической зрелости, то у растений в условиях менее обеспеченного минерального фона (второй вариант) при меньшей продуктивности цветения и плодоношения по сравнению с растениями в первом, оптимизированном, варианте опыта (Сидорович и др., 1987) характер сезонной динамики содержания флавонолов определялся еще не столько особенностями физиологической перестройки, сколько онтогенетическими ритмами в продукционном процессе. В самом деле при незначительных темпах накопления фитомассы в первой половине вегетации активно осуществлялся биосинтез флавонолов. Резкое усиление биопродукционного процесса в августе сопровождалось существенным снижением содержания флавонолов в листьях при некотором его увеличении в побегах и корнях. Снижению темпов накопления органического вещества в сентябре — октябре опять-таки сопутствовала активизация синтеза флавонолов.

Столь же динамичным был сезонный ход накопления флавонолов и на протяжении четвертого вегетационного периода. Из-за отсутствия наблюдений за динамикой фитомассы в 1985 г. не представлялось возможным проследить

«обратный» синхронизм онтогенетических ритмов в продукционном процессе и метаболизме флавонолов. Вместе с тем в характере накопления флавонолов межвариантные различия проявились значительно сильнее, чем возрастные изменения. Как и в предыдущем сезоне вегетации, наблюдалось существенное увеличение их содержания в листьях в конце июля, однако осеннее накопление флавонолов продолжалось до конца ноября, в результате чего их содержание в растениях за период вегетации поднялось до максимального уровня. Столь выраженная активизация биосинтеза флавонолов в это время, которая, кстати, имела место и у растений раннеспелого сорта (рис. 2, б), связана, по-видимому, с тем, что в условиях менее обеспеченного минерального фона, как правило, запасается меньше углеводов, за счет которых преимущественно и осуществляется процесс дыхания в зимний период года. Очевидно, для осуществления процесса дыхания в экстремальных условиях (низкие температуры воздуха) растениям данного варианта опыта, испытывающим по мере взросления все нарастающий дефицит питательных элементов, требуется привлечение в качестве энергетического материала значительно большего, чем в оптимизированном варианте, количества флавонолов (Запрометов, 1964). В результате внесения меньшего количества удобрений в контрольном варианте опыта наблюдалось и сужение диапазона сезонных колебаний концентраций флавонолов, наиболее выраженное у растений раннеспелого сорта (рис. 2). В характере сезонной динамики их накопления в растениях этого сорта, особенно на третьем и четвертом годах жизни, обнаруживалось значительно больше сходства с растениями позднеспелого сорта в аналогичных условиях минерального питания, нежели с растениями раннеспелого сорта в оптимизированном варианте. Концентрация флавонолов в плодах растений в контрольном варианте несколько уступала таковой растений в первом, оптимизированном, варианте опыта и составляла 6.2 мг/г сухого вещества.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований было установлено, что флавонолы являются характерной группой фенольных соединений вегетативных органов выращиваемых из черенков растений клюквы крупноплодной *Oxycoccus macrocarpus* (Ait.) Pers. с преимущественной аккумуляцией их в ассимилирующих и репродуктивных органах.

Выявлена четкая цикличность на протяжении сезона вегетации в чередовании периодов активизации биосинтеза флавонолов и продуцирования органической фитомассы.

Характер накопления флавонолов мало зависит от сортовой принадлежности растений, но в значительной мере определяется условиями минерального питания, особенно у растений, достигших биологической зрелости.

При высоком уровне минерального питания в метаболизме половозрелых растений происходит нивелирование конкурентных отношений между синтезом флавонолов и накоплением фитомассы.

ЛИТЕРАТУРА

- Алюкина Л. С. Флавоноидоносные и танидоносные растения Казахстана. Алма-Ата, 1977. 152 с.
Запрометов М. Н. Биохимия катехинов. М., 1964. 325 с.
Запрометов М. Н. Образование и функции фенольных соединений в высших растениях. — Журн. общ. биологии, 1970, т. 31, № 2, с. 201—220.
Запрометов М. Н., Сарапуу В. Я., Бухлаева В. Я. Применение $C^{14}O_2$ для изучения образования и превращения флоридзина и флавонолов в листьях яблони. — Физиология растений, 1971, т. 18, вып. 1, с. 23.
Запрометов М. Н. Основы биохимии фенольных соединений. М., 1974. 214 с.
Карабанов И. А. Флавоноиды в мире растений. Минск, 1981. 80 с.

- Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М., 1974. 253 с.
- Киселева А. В., Минаева В. Г., Горбалева Г. Н. Накопление флавонолов у володушки золотистой при ее интродукции. — Бюл. ГБС АН СССР, 1971, вып. 82, с. 86—91.
- Кудин М. А., Шарковский Е. К. Рекомендации по созданию плантации североамериканской клюквы крупноплодной. Минск, 1979. 24 с.
- Кузнецова З. П., Рупасова Ж. А. Флавоноидные соединения вегетативной массы клюквы крупноплодной. — В кн.: Актуальные задачи физиологии и биохимии растений в ботанических садах СССР. Пушино, 1984, с. 94—95.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1980. 293 с.
- Маргна У. В., Лаанест Л., Маргна Э. и др. Влияние температуры на накопление флавоноидов в проростках гречихи и некоторых других видов растений. — Изв. АН ЭССР. Биология, 1973, т. 22, № 2, с. 162—175.
- Маштак С. М., Деева В. П., Волынец А. П., Прохорчик Р. А. Физиологическое действие некоторых гербицидов на растения. Минск, 1971. 252 с.
- Минаева В. Г. Флавоноиды в онтогенезе растений. Новосибирск, 1978. 255 с.
- Нуритдинова Ф. Р. Изучение фенольных соединений в онтогенезе хлопчатника. — В кн.: Тезисы докладов 2-го Всесоюзного симпозиума по фенольным соединениям. Алма-Ата, 1970, с. 108.
- Пашкар С. И. Физиологические активные соединения в селекционно-генетических процессах. Кишинев, 1970. 172 с.
- Ринькис Г. Я., Ноллендорф В. Ф. Сбалансированное питание растений макро- и микроэлементами. Рига, 1982. 304 с.
- Сарапуу Л., Мийдла Х. Фенольные соединения яблони. — Учен. зап. Тартуск. гос. ун-та, 1971, вып. 256, с. 111—113.
- Сидорович Е. А., Рупасова Ж. А., Русаленко В. Г., Игнатенко В. А. Рост и развитие двух сортов *Oxycoccus macrocarpus* (Ait.) Pers. в опытной культуре в Белорусской ССР в зависимости от условий минерального питания. — Раст. ресурсы, 1987, т. 23, вып. 1, с. 13—25.
- Чекалинская И. И., Володько Т. В. Динамика накопления витаминов в зеленой массе горца Вейриха. — Вестн. АН БССР. Сер. биол. наук, 1965, № 1, с. 65—68.
- Шапиро Д. К., Дашкевич Л. Э., Довнар Т. В. Определение флавонолов в черноплодной рябине и других окрашенных плодах: Интродукция растений и зеленое строительство. Минск, 1974, с. 209—213.
- Harborne J. B. Comparative biochemistry of the flavonoids. London; New York, 1967. 383 p.
- Hillis W. E., Swain T. The phenolic constituents of *Prunus domestica*. II. The analysis of tissues of the Victoria plumtree. — J. Sci. Food. Agric., 1959, vol. 10, N 2, p. 135—144.
- Mabry T. J., Markham K. R., Thomas H. S. The systematic identification of flavonoids. Berlin; Heidelberg, 1970. 354 p.
- Paris R. R., Duret S. Contribution a l'etude de la repartition et du metabolisme des flavonoides chez le Laurier-rose (*Nerium oleander* L.) au cours de la vegetation. — Bull. Soc. Bot. Fr., 1972, vol. 119, N 9, p. 531—542.
- Reznik H. Untersuchungen über die physiologische Bedeutung der phytochromen Farbstoffe. — In: Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse (Zap. Berlin), 1956, Bd 2, S. 1—95.
- Rozier C. Influence de l'age du tubercule de semence de condition de culture sur certains composés phenoliques chez la pomme de terre. — C. R. Acad. Sci. Fr., 1966, vol. 263, N 23, p. 1841—1844.
- Urban R. Physiologische Untersuchungen über einige Flavonoide und Oxyzimtsäuren. — Planta, 1959, Bd 53, N 2, S. 565—582.

Центральный ботанический сад АН БССР
Минск

Поступило 7 IV 1987