

В. О. КАЗАРЯН, И. А. ГЕВОРКЯН

## ОБ УГЛЕВОДНОМ И НУКЛЕИНОВОМ ОБМЕНЕ ЛИСТЬЕВ И ПОЧЕК СИРЕНИ В СВЯЗИ С ЗАКЛАДКОЙ ЦВЕТОЧНЫХ ЗАЧАТКОВ

Природа обменных реакций, происходящих в процессе генеративного развития и осуществляющихся коррелятивно в листьях и клетках конуса нарастания, остается до сих пор не выясненной. Некоторые из основных внутренних импульсов закладки генеративных органов, как известно, поступают из листьев, воспринимавших оптимальные для цветения фотопериоды [1—3].

У древесных и кустарниковых растений, кроме соответствующих фотопериодов, требуются также иные факторы. Этим, видимо, следует объяснить наступление их цветения в сравнительно позднем периоде онтогенеза, наличие периодичности плодоношения или же синхронное формирование на одном и том же побеге генеративных и вегетативных почек. Эти факты дают основание полагать, что, во-первых, разнорусные листья данного побега или кольчаток не принимают равноценного участия в процессах дифференциации почек и, во-вторых, для перехода к формированию цветочных почек существенным также является ярусное расположение самих почек. Действительно, наблюдения показывают, что у многих, даже обильно плодоносящих кустарников, цветочными на побегах являются лишь почки верхушечных ярусов: нижележащие, хотя и находятся в пазухах развитых листьев, но остаются недифференцированными (вегетативными). Для формирования цветочных зачатков, видимо, определенную роль играет не только доминирующее положение данной почки на побеге, но и взаимоотношение с другими почками или листьями. Эти взаимоотношения осуществляются обменом веществ, в котором весьма важную роль играют нуклеиновые кислоты [4—6] и углеводы [7—8]. Задача настоящего сообщения заключалась именно в выяснении некоторых аспектов указанного обмена.

### Методика

В качестве объекта исследования взяты цветочноспелые кусты сирени обыкновенной (*Siringa Vulgaris* L.). Опыты для выявления взаимоотношения между листьями и почками, а также последними, расположенными на различных ярусах, ставились следующим образом. Бралась две группы опытных растений. У одной удалялись лишь верхушечные листья, у другой—две супротивные верхушечные почки. Наблюдения велись за ходом дифференциации почек I, II и III ярусов, считая сверху. В другом опыте исследовалось влияние кольцевания и числа листьев на закладку цветочных почек верхнего яруса. При этом были взяты две группы побегов, у одной—проведено кольцевание у основания самого нижнего листа, другая—оставлена без изменений в качестве



контроля. При этом в каждой группе взято по 9 растений,носящих 2, 4, 6, 8, 10, 12 и 14 пар листьев.

Кроме обычных наблюдений за ходом дифференциации почек также определялись: количества растворимых углеводов по методу Бааг [9], модифицированному Завадской, Горбачевой и Мамушкиной [10], кетосахаров—резорциновым методом в модификации Kulka [11]. Определения велись по градуированному кривым, построенным для каждого из них отдельно.

Интенсивность окраски измерялась спектрофотометром СФ-5 при длине волны 415 м. При определении содержания нуклеиновых кислот обработка материала и разделение на фракции велось по методу Шмидта и Тангаузера [12], определение отдельных фракций—по Цаневу и Маркову [13].

### Результаты и обсуждение

Обычные наблюдения показывают, что у побегов некоторых сортов сирени цветущими оказываются почки верхушечных ярусов, нижележащие не дифференцируются. Однако это еще не свидетельствует о том, что они не способны к дифференциации. Видимо, тут играют определенную отрицательную роль верхушечные доминирующие почки, которые отнимают у нижележащих почек поступающие из листьев вещества, необходимые для дифференциации почек. В сущности аналогичные явления имеют место при яровизации боковых почек у кочанной капусты [14], или же сахарной свеклы [15]. Боковые почки у этих двулетников не яровизируются при наличии главной. Когда удаляется последняя, боковые яровизируются зимою и переходят к цветению весною. Для выяснения подобной зависимости у побегов сирени мы наравне с контрольными побегами брали и опытные, у которых удаляли 2 верхушечные супротивные почки и вели наблюдения над дифференциацией почек нижних ярусов (табл. 1).

Таблица 1

Состояние почек I, II и III ярусов у побегов сирени при удалении верхушечных

| Дата   | Контроль |    | Удаление двух супротивных верхушечных |     |
|--------|----------|----|---------------------------------------|-----|
|        | I        | II | II                                    | III |
| 5/VII  | +        | —  | —                                     | —   |
| 10/VII | +        | —  | —                                     | —   |
| 15/VII | +        | —  | +                                     | —   |
| 20/VII | +        | —  | +                                     | —   |
| 25/VII | +        | —  | +                                     | —   |

—нет дифференциации; +—начало дифференциации,  
++ массовая дифференциация

Вяснилось, что в таких случаях у контрольных побегов дифференцируются лишь верхушечные почки, а у опытных, лишенных двух верхушечных—почки II яруса (считая сверху), но на 10 дней позже. Этот факт дает основание полагать, что дифференциация почек не связана с их стадийным или другим состояниями, а определяется их месторасположением на побеге. При удалении верхушечных почек нижележащие занимают доминирующее положение, обогащаются разнообразны-



ми физиологически активными веществами и ассимилятами, обуславливающими их дифференциацию. Среди этих соединений особое место принадлежит нуклеиновым кислотам [16—19]. Исходя из этих данных, мы определяли содержание фосфора РНК и ДНК в конусах нарастания и окружающих верхушечные почки чешуях сирени в ходе подготовки их к дифференциации, а также через 7 и 16 дней (табл. 2).

Таблица 2

Содержание фосфора РНК и ДНК в различных частях  
верхушечной почки (мг% на 1 г сухого вещества)

| Дата определения | Фосфор РНК       |                         | Фосфор ДНК       |                    |
|------------------|------------------|-------------------------|------------------|--------------------|
|                  | конус нарастания | оку-<br>жающие<br>чешуи | конус нарастания | окужающие<br>чешуи |
| 10/VI            | 59,72            | 39,74                   | 26,66            | 14,77              |
| 20/VI            | 59,54            | 30,16                   | 22,17            | 12,42              |
| 2/VII            | 47,04            | 27,07                   | 22,13            | 12,00              |
| 9/VII            | 40,21            | 22,91                   | 21,79            | 11,68              |
| 18/VII           | 30,33            | 19,43                   | 21,00            | 10,79              |

Как показывают приведенные в табл. 1 цифры, наиболее существенно изменяется содержание фосфора РНК как в клетках конуса нарастания, так и в окружающих почки чешуях. Количественное изменение фосфора ДНК в указанных частях менее заметно. Дифференциация почек, как показали специальные микроскопические исследования, началась 2/VII. Это обстоятельство уже показывает, что максимальное содержание нуклеиновых кислот в почках обнаруживается перед их дифференциацией. В дальнейшем, с переходом почек к закладке цветочных зачатков, наблюдается весьма энергичная убыль содержания нуклеиновых кислот, что, видимо, объясняется нарастанием числа цветочных зачатков в почке и, следовательно, распределением имеющихся нуклеиновых кислот между ними. В данном случае мы видим, что, пока идет внутренняя дифференциация почек (рис. 1) без их активного роста (от 10 до 20/IV) содержание нуклеиновых кислот (главным образом РНК) в них не увеличивается (59,72 и 59,54 мг%). С началом дифференциации и энергичного увеличения числа цветочных зачатков в почке наблюдается уменьшение количества нуклеиновых кислот (рис. 2). Таким образом, как мы видим, одним из важнейших условий подготовки почек к их дифференциации является количественное нарастание содержания нуклеиновых кислот, в первую очередь, РНК.

У почек II или III ярусов подобной тенденции не наблюдается. Эти почки не дифференцируются даже при наличии доминирующих верхушечных (табл. 3).

Эти данные с большой наглядностью показывают, что по сравнению с дифференцированными почками, вегетативные отличаются весьма низким содержанием нуклеиновых кислот. Обнаруживается даже различие в отношении количества указанных кислот в вегетативных почках II и III ярусов. В данном случае этот показатель является наглядным для выявления различия в онтогенетической продвинутости тех или иных почек: развитые почки содержат больше нуклеиновых кислот. Подобные данные были получены ранее [20].

Выявляется довольно наглядная разница и по динамике количественного изменения нуклеиновых кислот в почках II и III ярусов. До наступления периода дифференциации верхушечных почек (27/VI)



наблюдается некоторое количественное нарастание нуклеиновых кислот в нижележащих почках (II яруса). После этого имеет место некоторая убыль, которая для РНК составляет 27,2%, а для ДНК—10,0%. Для почек же III яруса подобная тенденция уже не характерна. В них обнаруживается более плавное и слабо выраженное нарастание содержания нуклеиновых кислот до конца наших наблюдений. При этом столь существенная разница в содержании нуклеиновых кислот главных (табл. 2) и нижележащих (табл. 3) почек свидетельствует о том, что нарастание количества нуклеиновых кислот в почках II и III ярусов

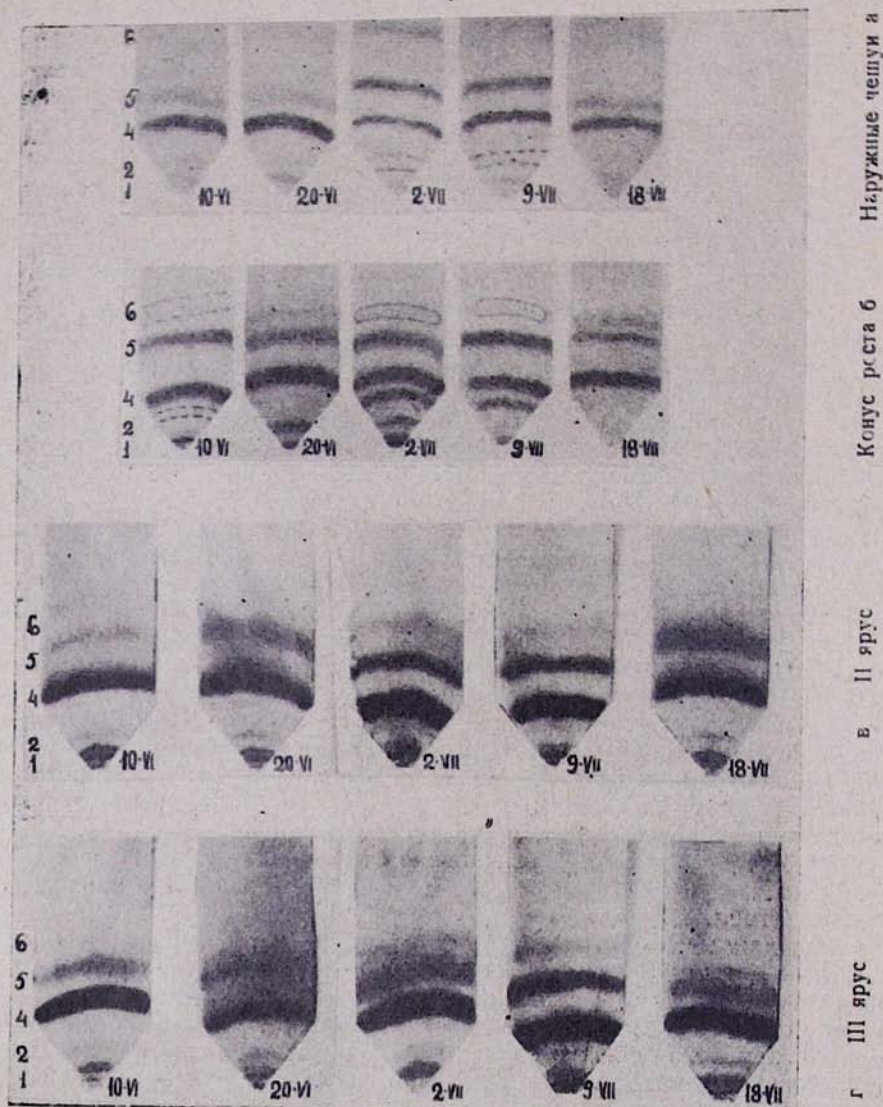


Рис. 1. Изменение состава сахаров в почках I, II, III ярусов в ходе их дифференциации.  
1—неидентифицированные олигосахара, 2—рафиноза, 3—мальтоза, 4—сахароза,  
5—глюкоза, 6—фруктоза.



Таблица 3  
Изменение содержания фосфора нуклеиновых кислот в вегетативных почках II и III ярусов побегов сирени при наличии генеративных верхушечных (мг% на 1 г сухого вещества)

| Дата взятия проб | Почки II яруса |            | Почки III яруса |            |
|------------------|----------------|------------|-----------------|------------|
|                  | фосфор РНК     | фосфор ДНК | фосфор РНК      | фосфор ДНК |
| 10/VI            | 11,3           | 6,5        | 9,9             | 5,5        |
| 20/VI            | 12,9           | 7,1        | 10,6            | 5,9        |
| 27/VI            | 14,0           | 7,7        | 11,0            | 6,0        |
| 3/VII            | 12,3           | 7,0        | 12,2            | 6,3        |
| 14/VII           | 10,2           | 5,2        | 12,0            | 6,6        |

связано не с дифференциацией, а с их ростом. Ведь дифференцированные почки содержат более чем в 3—5 раз больше нуклеиновых кислот.

Такое энергичное накопление нуклеиновых кислот в верхушечных почках, видимо, связано с деятельностью соответствующих листьев, так как удаление последних влечет за собой существенную задержку дифференциации этих почек (табл. 4).

Таблица 4  
Состояние верхушечных почек при наличии или удалении соответствующих листьев

| Дата   | При наличии листьев | При удалении листьев |
|--------|---------------------|----------------------|
| 27/VI  | —                   | —                    |
| 5/VII  | —                   | —                    |
| 10/VII | —                   | —                    |
| 15/VII | —                   | —                    |
| 20/VII | —                   | —                    |
| 25/VII | —                   | —                    |

— нет дифференциации; +— — начало дифференциации;  
++ — массовая дифференциация.

Как показывают данные табл. 4, удаление верхушечных листьев привело к существенному запаздыванию дифференциации (на 10 дней) пазушных почек. В данном случае, как нам кажется, указанная задержка объясняется тем, что роль вышележащих листьев, как доноров, сводится к снабжению пазушных почек соответствующими соединениями, в том числе и нуклеиновыми кислотами. Для подтверждения этого предположения нами исследовались также количественные изменения нуклеиновых кислот в листовых пластинках и черешках листьев верхнего яруса (табл. 5).

Как показывают приведенные данные, хотя общая тенденция количественных изменений нуклеиновых кислот как в черешках, так и в листовых пластинках аналогична, однако черешки отличаются повышенным содержанием указанных полимеров. Синтез нуклеиновых кислот, как известно, осуществляется в клетках листовых пластинок, а черешки являются лишь проводящими путями для листовых ассимилятов и корневых метаболитов. Отсюда следует, что столь большое накопление нуклеиновых кислот в черешках следует рассматривать лишь как показатель того, что нуклеиновые кислоты, синтезированные в лис-



Изменение содержания фосфора РНК и ДНК в листовых пластинках и черешках листьев верхнего яруса (в мг% на 1 г сухого вещества)

| Дата   | Фосфор РНК         |         | Фосфор ДНК         |         |
|--------|--------------------|---------|--------------------|---------|
|        | листовые пластинки | черешки | листовые пластинки | черешки |
| 10/V   | 17,63              | 19,33   | 13,12              | 14,11   |
| 20/VI  | 19,37              | 22,44   | 14,47              | 16,48   |
| 2/VII  | 22,55              | 24,11   | 15,91              | 16,95   |
| 9/VII  | 20,04              | 23,00   | 14,79              | 15,37   |
| 18/VII | 16,21              | 21,34   | 13,00              | 14,71   |

товых пластинках, энергично перемещаются к пазушным почкам. При этом максимальное количество РНК обнаруживается в черешках именно в период дифференциации почек (2/VII). В дальнейшем постепенно уменьшается ее содержание. Такие же изменения обнаруживаются и в листовых пластинках. Содержание же ДНК подвергается менее значительным изменениям, протекающим аналогично изменениям РНК. Таким образом, как мы видим, одно из проявлений активного участия листьев в дифференциации пазушных почек заключается в синтезе и передаче нуклеиновых кислот, главным образом, РНК к соответствующим почкам, каковое предположение высказано Н. М. Сисакином еще раньше [21].

Донорная роль листьев не ограничивается лишь этим. Листья в большом количестве синтезируют и передают к развивающимся почкам сахара, которые служат исходным материалом для роста и поддержания жизнедеятельности растущих метамеров. Если исходить из того, что почки верхнего яруса, будучи доминирующими на побеге, пользуются ассимилятами, поступающими из всех листьев, расположенных на данном побеге, то мы вправе в этом случае полагать, что они должны отличаться от нижележащих по содержанию сахаров. И действительно, анализы, проведенные в этом направлении, показали, что одна из отличительных черт разноярусных почек заключается в этом: почки, способные к дифференциации, резко отличаются по содержанию сахаров от вегетирующих (табл. 6).

Таблица 6

Содержание сахаров в почках I, II и III ярусов сирени  
(в мг на 1 г сухого вещества)

| Дата   | Главная почка | Наружные чешуи главной почки | Почки II яруса | Почки III яруса |
|--------|---------------|------------------------------|----------------|-----------------|
| 10/VI  | 12,79         | 10,78                        | 6,39           | 6,58            |
| 20/VI  | 13,26         | 8,29                         | 9,39           | 7,64            |
| 2/VII  | 16,19         | 4,77                         | 10,41          | 8,35            |
| 9/VII  | 16,65         | 4,27                         | 10,87          | 10,57           |
| 18/VII | 18,40         | 2,14                         | 12,16          | 10,88           |

Из данных табл. 5 следует, что, во-первых, содержание сахаров в почках постепенно убывает, начиная с верхнего яруса к нижним. При этом их дифференциация коррелирует с максимальным содержанием сахаров в них. Во-вторых, наружные чешуи верхушечных почек являются как бы вместилищем сахаров для дальнейшей их передачи к дифференцирующимся клеткам конуса нарастания. Действительно, как показывают цифры второй графы табл. 6, в ходе развития главной почки



содержание сахаров в наружных чешуях уменьшалось более чем в 5 раз. Аналогичное явление, по данным табл. 2, наблюдалось и в отношении изменения содержания РНК в наружных чешуях верхушечной почки.

Следует полагать, что столь существенная разница в содержании углеводов в почках различных ярусов обусловлена неодинаковым участием соответствующих листьев в снабжении их ассимилятами, в частности, сахарами. Результаты биохимических анализов по определению количества сахаров в листовых пластинках и черешках (табл. 7) листьев I, II и III ярусов подтвердили это предположение.

Таблица 7

Содержание сахаров в листовых черешках и пластинках листьев I, II и III ярусов  
(в мг на 1 г сухого вещества)

| Дата   | Листья I яруса |         | Листья II яруса |         | Листья III яруса |         |
|--------|----------------|---------|-----------------|---------|------------------|---------|
|        | пластинка      | черешок | пластинка       | черешок | пластинка        | черешок |
| 10/VI  | 17,88          | 11,03   | 16,11           | 6,82    | 9,94             | 4,30    |
| 20/VI  | 16,93          | 9,95    | 15,98           | 11,63   | 9,97             | 3,95    |
| 2/VII  | 15,27          | 9,03    | 17,77           | 11,68   | 9,55             | 4,03    |
| 9/VII  | 14,50          | 4,28    | 18,43           | 11,86   | 7,90             | 4,57    |
| 18/VII | 14,43          | 4,12    | 18,76           | 12,91   | 7,35             | 4,56    |

Из этих данных наглядно видно, что по содержанию сахаров существенно отличаются листья I, II и III ярусов. Наибольшее количество сахаров обнаруживается в листьях II яруса, наименьшее—в листьях III яруса. Казалось бы, в этом отношении должны были существенно отличаться верхушечные листья, которые, как мы видим из данных табл. 3 и 5, наглядно выделяются по содержанию нуклеиновых кислот. Это обстоятельство дает некоторые основания полагать, что разноярусные листья отличаются не только по общей физиологической активности, но и по общему уровню синтеза качественно различных соединений. Верхушечные листья, видимо, более активны в отношении синтеза нуклеиновых кислот, тогда как листья II яруса—характеризуются более энергичным синтезом углеводов.

Далее, как мы видим, обнаруживается некоторое отличие в содержании сахаров в листовых пластинках и черешках. Если считать, что сахара, находящиеся в черешках, в основном являются переходящими из листьев к остальным частям ассимилятов, то мы вправе допустить, что листья II яруса более активны в качестве донора. Действительно, количество сахаров в черешках листьев I яруса составляет соответственно 55,5; 58,2; 59,1; 29,5 и 28,5% от того количества, которое обнаруживается в пластинках; в черешках листьев II яруса оно составляет 42,3; 78,9; 65,2; 64,3 и 69,3, а в черешках листьев III яруса—43,2; 38,6; 42,2; 57,8 и 62,0%. Из этих цифр видно, что наибольшее количество сахаров, перемещающихся по клеткам флоэмы черешков, обнаруживается у листьев II яруса. Поскольку наружные почки указанных листьев отличаются слабым ростом и не дифференцируются, то, следует полагать, что основная часть этих сахаров поступает в клетки верхушечных почек.

Столь же интересные данные получены относительно изменения качественного состава сахаров в различных почках и листьях. В клетках конуса нарастания максимальное число сахаров обнаруживается в начале дифференциации (рис. 1а). В дальнейшем уменьшается число сахаров. Подобная тенденция обнаруживается и у окружающих конус



нарастания чешуй (рис. 16). Почки же II и III яруса, которые до конца вегетационного сезона остаются вегетирующими, отличаются тем, что содержат меньшее число сахаров (рис. 1 в и г). Таким образом, это обстоятельство дает основание полагать, что для дифференцирующихся почек требуется более разнообразный состав сахаров.

По содержанию различных форм сахаров выявляется также большая разница между листьями соответствующих ярусов. Наибольшее разнообразие в составе сахаров обнаруживается в пластинках листьев I и II ярусов (рис. 2). Листья III яруса в этом отношении значительно

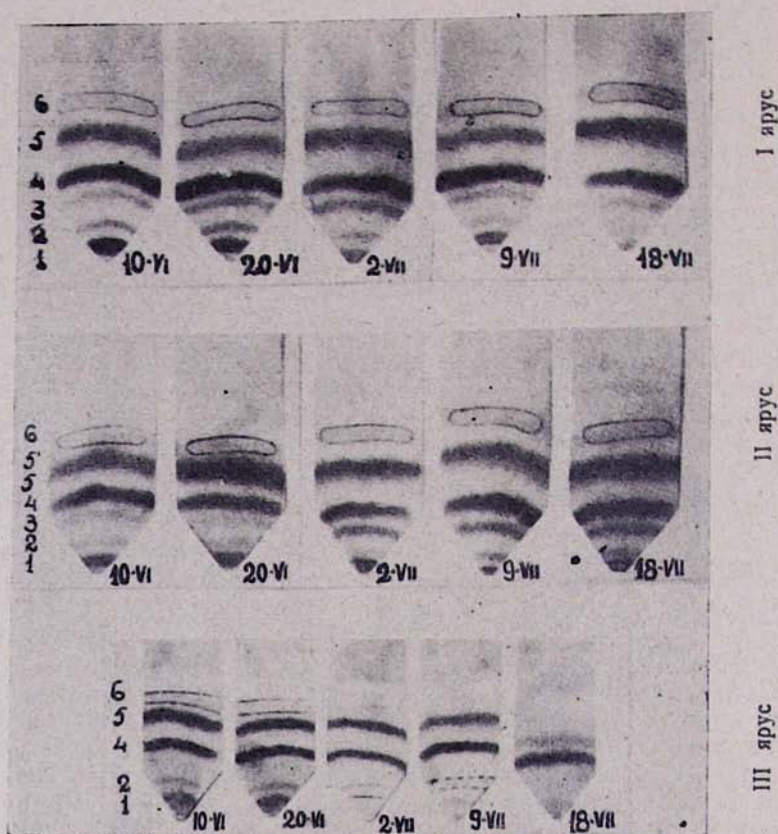


Рис. 2. Изменение состава сахаров в листьях I, II, III ярусов в ходе дифференциации цветочной почки.

1—неидентифицированные олигосахара, 2—рафиноза, 3—мальтоза, 4—сахароза, 5—глюкоза, 5<sup>1</sup>—галактоза, 6—фруктоза.

отстают (рис. 2). В период последнего взятия пробы (18/VII) в пластинках листьев III яруса обнаруживаются лишь сахароза и глюкоза. В данном случае физиологические различия между разновырусными листьями, принимающими неодинаковое участие в дифференциации соответствующих почек, выражаются и в составе синтезируемых ими разнообразных сахаров. Видимо, это обстоятельство также является одним из внутренних факторов, способствующих или исключающих дифференциацию почек.



Рассматривая результаты этих опытов и анализов в целом, мы приходим к убеждению, что дифференциация почек тех или иных ярусов на побегах сирени зависит, прежде всего, от содержания нуклеиновых кислот, главным образом РНК. Всегда, как показывают приведенные данные, почки, проявляющие способность к дифференциации, содержат больше РНК, чем вегетирующие. Обнаруживается также различие в содержании РНК в вегетирующих почках различных ярусов: морфологически более развитые почки отличаются большим содержанием РНК. В дифференциации доминирующих на побеге почек весьма существенна роль верхушечных листьев. Удаление их приводит к задержке дифференциации верхушечных почек, так как основными донорами в снабжении последних РНК являются именно эти листья, которые характеризуются более активным синтезом нуклеиновых кислот, нежели сахаров. В снабжении же указанных почек сахарами более активную роль играют листья нижних ярусов. Для дифференциации почек определенное значение имеет и качественный состав сахаров, поступающих из листьев.

Показано, что всегда дифференциация почек сочетается с наличием гораздо большего разнообразия сахаров в почках.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 4, № 2, 1936.
2. Мошков Б. С. Соц. растениеводство, серия А, № 17, 1936.
3. Kott G. E. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci. 31, 1936.
4. Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфол. раст., М., 1959.
5. Шведская З. М., Кружилли А. С. Физиол. раст., 15, 5, 1968.
6. Семененко Г. И. К биохимии обмена нуклеиновых кислот у высших растений, Харьков, 1964.
7. Коломнец И. А. Преодоление периодичности плодоношения яблони, Киев, 1961.
8. Кобель Ф. Плодоводство на физиол. основе, Сельхозгиз, 1957.
9. Baar S. Biochem. 9, 58, N 1, 1954.
10. Завадская И. Г., Горбачева Г. И., Мамушина Н. С. Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений, Изд. АН СССР, 1962.
11. Kulka R. G. Biochem. G., 63, N 4, 1956.
12. Smidt G., Thanhauser S. G. Biol. Chem. 161 (83), 1945.
13. Цанев Р. Г., Марков Г. Г. Биохимия, 25, 1, 1960.
14. Казарян В. О. Физиол. особенности развития двулетних раст., Изд. АН Арм. ССР, 1954.
15. Михайлова Докл. ВАСХНИЛ, 2, 1938.
16. Петровская Т. П. Тр. ин-та физиол. раст., АН СССР, 9, 1955.
17. Конарев В. Г. и Слепченко Н. В. Уч. запис. Чкаловского гос. пед. ин-та, № 7, 1955.
18. Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфол. раст., М., 1959.
19. Туркова Н. С. и Жданова Л. А. Сбор. раб. 2-го делегат. съезда Бот. об-ва АН СССР, 1959.
20. Цельникер Ю. Л. В кн.: Проблемы экол. и физиол. лесных раст., 1963.
21. Сисакян Н. М. и Одинцова М. С. ДАН СССР, 97, № 1, 1954.



ՀԱՋԱՐՑԱՆ Վ. Հ., ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ Ի. Ա.

**ԱՄԵԱԶՐԵՐԻ ԵՎ ՆՈՒԿԼԵԻՆԱԹՅՈՒՆԵՐԻ ՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆԸ ԵՂՐԵՎԱՆՈՒ ՏԵՐԵՎՆԵՐՈՒՄ ՈՒ ԲՈՂԲՈՋՆԵՐՈՒՄ ԿԱՊՎԱԾ ԾԱՂԿԱՍԱՂԱՐԵՐԻ ՀԻՄՆԱԴՐՄԱՆ ՀԵՏ**

Եղրեանու տերէններում և բողբոջներում ածխաջրային և նուկլեինաթթվային փոխանակութեան վերաբերյալ կատարված ուսումնասիրութիւնները, կապված բողբոջներում ծաղկասաղմերի հիմնադրման հետ, ցույց են տվել, որ Էնձյուղների վրա այս կամ այն յարուսի բողբոջների դիֆերենցիացիան պայմանավորված է նուկլեինաթթուների (ՆԹ), հատկապես ՌՆԹ քանակով: Այն բողբոջները, որոնք ընդունակ են դիֆերենցիվելու և մորֆոլոգիապես ավելի զարգացած են, պարունակում են ավելի շատ ՌՆԹ: Պարզված է, որ գազաթային տերէնները գերիշխող դեր են կատարում բողբոջների դիֆերենցիացիայի գործում, նկատի ունենալով, որ նրանց հեռացումը ձգձգում է բողբոջների դիֆերենցացիան: Պարզվում է, որ բողբոջների ամենամեծ քանակով ՌՆԹ-ի մատակարարները հանդիսանում են գլխավորապես այս տերէնները: Դրա հակառակ ստորին յարուսի տերէնները նշված բողբոջներին մատակարարում են առավելապես շաքարներ: Միաժամանակ ցույց է տրվում, որ բողբոջների դիֆերենցիացիայի գործում կարևոր նշանակութիւն ունի նաև նրանց մեջ եղած շաքարների որակական կազմը: