

УДК 581 : 576.5 : 634.224

МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ СОРТОВ ЯБЛОНИ РАЗЛИЧНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ ЛЕТНЕГО ПЕРИОДА^{*}

**Ненько Н.И., д-р с.-х. наук, Киселева Г.К., канд. биол. наук, Караваева А.В.,
Ульяновская Е.В., д-р с.-х. наук, Якуба Ю.Ф., канд. техн. наук, Сергеев Ю.И.**

*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский зональный научно-исследовательский институт садоводства и виноградарства»
(Краснодар)*

Реферат. Рассмотрены вопросы механизмов адаптации сортов яблони различного эколого-географического происхождения и разной пloidности к условиям юга России. Выявлено, что сорта яблони отечественной селекции обладают большим резервом потенциальных возможностей адаптироваться к засухе в сравнении с интродуцированными сортами зарубежной селекции.

Показано, что адаптация растений достигается с помощью физиолого-биохимических и анатомо-морфологических механизмов, а также проявлением ксероморфных признаков листовой пластиинки.

Ключевые слова: яблоня, механизмы адаптации, засухоустойчивость, физиолого-биохимические и анатомо-морфологические показатели

Summary. The questions of adaptation ways of apple-tree varieties of different ecological and geographical origin and different ploidy to the conditions of the South of Russia are considered. It is revealed, that the apple varieties of domestic breeding have the large reserve of the potential possibilities to adapt to the drought in comparison with the introduced varieties of the foreign breeding.

It is shown that adaptation of plants is reached by means of physiological-biochemical and anatomical-morphological mechanisms, as well as manifestation the xeromorphic traits of leaf plate.

Key words: apple-tree, ways of adaptation, drought resistance, physiological-biochemical and anatomical-morphological indexes

Введение. Яблоня – основная промышленная культура садоводства России, отличающаяся адаптивностью, рентабельностью, отзывчивостью на интенсивные технологии ведения садов, круглогодичным использованием и популярностью плодов у населения. Анализ сложившегося сортимента яблони в Северо-Кавказском регионе показывает, что несмотря на существенное обновление, достаточно обширный и обновленный сортовой состав яблони не отвечает полностью требованиям современного промышленного интенсивного садоводства, не обладает в полной мере необходимым сочетанием высокой адаптивности к абио- и биотическим стрессорам среды с показателями на максимально возможном уровне продуктивности и качества плодов [1, 2, 3]. В связи с этим необходимо изучение и введение в сортимент новых перспективных сортов, в том числе местной селекции, наиболее приспособленных к постоянно изменяющимся условиям внешней среды и обладающих высокой устойчивостью к основным био- и абиотическим стрессорам [4-7].

Повышение устойчивости к неблагоприятным условиям среды обитания плодовых растений возможно лишь на основе глубокого изучения их физиологических особенностей, познания механизмов, обеспечивающих их способность к адаптации.

Цель настоящей работы – выявить особенности физиолого-биохимических и анатомо-морфологических механизмов адаптации сортов яблони различного эколого-географического происхождения к абиотическим факторам летнего периода.

* Работа поддержана грантом № 13-04-96581 р_юг_а Российского фонда фундаментальных исследований и администрацией Краснодарского края

Объекты и методы исследований. Исследования проводили в 2013-2014 гг. на базе ЗАО ОПХ «Центральное» (г. Краснодар). Объектами исследований служили сорта яблони различного происхождения: Айдаред (США), Лигол (Польша), Персиковое, Прикубанское (Россия, СКЗНИИСиВ) 2009 года посадки на подвое СК 4 при схеме посадки 0,9 x 4,5; сорта Рассвет (2п=2x), Фортuna (2п=2x), Союз (2п=3x), Родничок (2п=3x) (Россия, СКЗНИИСиВ) 2000 года посадки и сорта Эрли Мак (2п=2x) (США), Дейтон (2п=2x) (США) 1998 года посадки на подвое M 9 при схеме посадки 2 x 5.

Пробы листьев отбирали в утренние часы летних месяцев вегетационного периода (с июня по август), определение общей оводненности листьев, содержания свободной и связанный форм воды, пролина, катионов кальция, сахарозы проводили согласно методикам [8-10], содержание АБК – по модифицированной нами методике. Микрообъекты изучали и фотографировали с помощью микроскопа «Olympus» BX 41 [11].

Обсуждение результатов. Летние периоды зоны возделывания исследуемых сортов яблони 2013-2014 гг. были жаркими. Уже в мае температура воздуха в 2013 году достигала 32°C; в 2014 году в мае – 35°C, в июле и августе – 35-37°C. Количество выпавших осадков в августе по сравнению с июнем и июлем снижалось, и в августе 2014 г. отмечалась засуха (осадки – 0 мм при температуре воздуха 36°C). На протяжении летнего периода 2013 и 2014 гг. отмечалось снижение оводненности листового аппарата растений у большинства изучаемых сортов яблони (рис. 1).

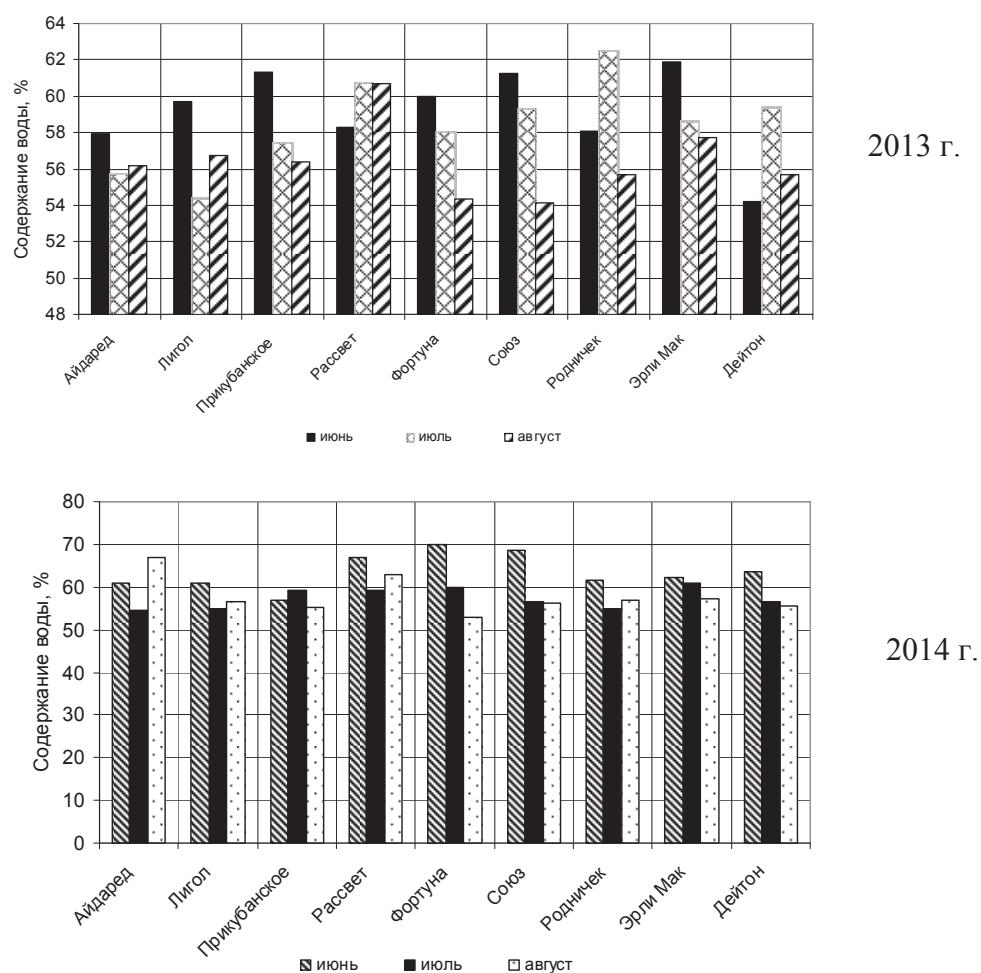


Рис. 1. Оводненность листового аппарата яблони в летний период 2013-2014 гг.

Большой оводненностью в условиях августовской засухи 2014 г. характеризовались сорта Рассвет, Союз, Родничок, Айдаред и Эрли Мак. Показателем устойчивости растений к низкой влагообеспеченности в условиях летнего периода служит изменение соотношения связанной и свободной форм воды в листьях (рис. 2).

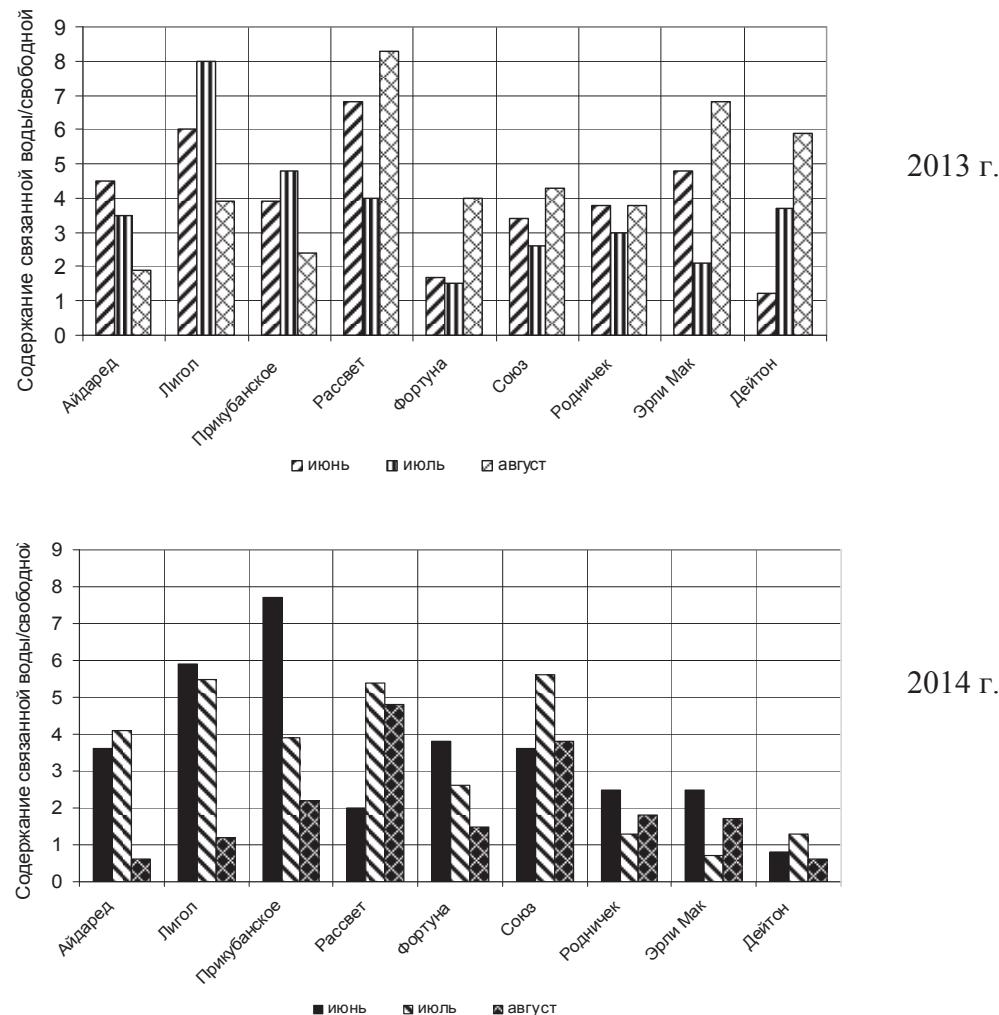


Рис. 2. Динамика отношения содержания связанной воды к свободной в летний период 2013-2014 гг.

В условиях лучшей влагообеспеченности 2013 года этот показатель наиболее стабилен у триплоидов Союз ($K=2,6-4,3$) и Родничек ($K=3,0-3,8$). При наступлении засухи в августе 2014 г. этот показатель у большинства сортов яблони снижается в сравнении с июлем, причем меньше у триплоидов, а также диплоидных сортов Рассвет, Фортуна, Дейтон и увеличивается у сорта Эрли Мак.

Снижение содержания связанной формы воды в листьях яблони позволяет предположить активацию обменных процессов в связи с адаптацией, так как чем меньше изменяется соотношение связанной воды к свободной, тем большим адаптационным потенциалом может обладать сорт. Увеличение содержания свободной формы воды в августе у большинства изучаемых сортов (кроме сортов Родничек и Эрли Мак) позволяет также предположить более активную транспирацию, что может быть связано с состоянием устьичной апертуры ($K_{коррел.}=0,49$).

В июле размер замыкающих клеток устьиц листьев изучаемых сортов яблони обратно коррелирует с содержанием свободной АБК в листьях ($K_{\text{коррел.}} = -0,7$), а в августе связь между этими показателями ослабевает ($K_{\text{коррел.}} = -0,3$). При этом изменение размера замыкающих клеток устьиц у изучаемых сортов в августе по сравнению с июлем прямо коррелирует с изменением содержания АБК ($K_{\text{коррел.}} = 0,44$) в листьях.

Определение корреляционной зависимости между этими показателями указывает на иные механизмы регуляции содержания свободной формы воды в листьях сортов яблони Родничок, Прикубанское и Дейтон. Накопление АБК в условиях низкой влагообеспеченности способствует уменьшению устьичной апертуры (рис. 3).

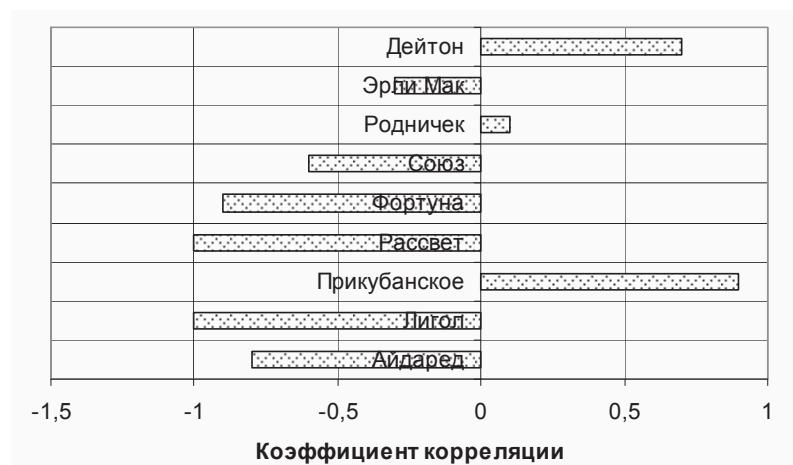


Рис. 3. Зависимость содержания свободной воды в листьях яблони от размера замыкающих клеток устьиц в условиях летнего периода 2014 г.

Зависимость динамики изменения соотношения содержания связанной воды к свободной от динамики изменения содержания пролина и сахарозы в цитозоле, а также от размера замыкающих клеток устьиц позволяет предположить, что механизм устойчивости листьев яблони к обезвоживанию в условиях 2014 г. обусловлен прямой корреляционной зависимостью с содержанием:

- у сорта Айдаред – пролина ($K_{\text{коррел.}} = 0,54$) и сахарозы ($K_{\text{коррел.}} = 0,86$), размером замыкающих клеток устьиц ($K_{\text{коррел.}} = 0,7$);
- у сорта Лигол – сахарозы ($K_{\text{коррел.}} = 0,43$), размером замыкающих клеток устьиц ($K_{\text{коррел.}} = 1,0$);
- у сорта Прикубанское – размером замыкающих клеток устьиц ($K_{\text{коррел.}} = 0,7$);
- у сорта Союз – сахарозы ($K_{\text{коррел.}} = 0,98$), размером замыкающих клеток устьиц ($K_{\text{коррел.}} = 0,65$);
- у сорта Родничок – пролина ($K_{\text{коррел.}} = 0,79$);
- у сорта Эрли Мак – сахарозы ($K_{\text{коррел.}} = 0,8$);
- у сорта Дейтон – сахарозы ($K_{\text{коррел.}} = 0,99$);
- у сорта Рассвет – пролина ($K_{\text{коррел.}} = 0,42$), размером замыкающих клеток устьиц ($K_{\text{коррел.}} = 0,96$);
- у сорта Фортуна – размером замыкающих клеток устьиц ($K_{\text{коррел.}} = 0,95$).

У сортов яблони Рассвет, Родничок, Фортуна, Союз, Эрли Мак и Дейтон в июле отмечается увеличение содержания катионов Ca^{2+} в цитозоле клеток листьев, а у сортов Айдаред, Лигол и Прикубанское – в августе. При этом у триплоидов Союз, Родничок и диплоида Рассвет изменение содержания катионов Ca^{2+} коррелирует с изменением содержания АБК в листьях в условиях летнего периода 2014 года (табл.).

Следует отметить увеличение содержания пролина и сахарозы в листьях изучаемых сортов яблони в июле и значительное увеличение содержания пролина при следовых количествах сахарозы и уменьшении содержания крахмала в августе у сортов Рассвет, Фортуна, Союз, Родничок, Дейтон и Эрли Мак. Снижение содержания пролина у сортов Айдаред, Лигол, наблюдавшееся в августе 2014 г. в условиях теплового шока, характеризует их низкую жаростойкость в этих условиях (рис. 4).

**Содержание вторичных мессенджеров АБК и катионов Са
в листьях яблони в условиях лета 2014 г.**

Сорт	Содержание Ca^{2+} , мг/г			Содержание АБК, мг/кг			Ккоррел. АБК и Ca^{2+}
	июнь	июль	август	июнь	июль	август	
Айдаред	0,06	0,29	6,32	2,9	0,8	0,5	-0,63
Лигол	0,09	0,23	2,51	3,5	2,9	0,8	-0,99
Прикубанское	0,06	0,17	1,73	3,8	3,9	1,8	-0,99
Рассвет	0,07	2,24	0,16	3,1	4,3	1,9	0,87
Фортуна	0,07	1,04	0,35	3,8	3,3	2,4	-0,12
Союз	0,13	0,76	0,29	2,3	3,4	1,7	0,82
Родничок	0,22	4,07	0,31	3,6	5,4	3,5	1,00
Эрли Мак	0,01	3,01	0,27	3,5	2,1	2,3	-0,67
Дейтон	0,01	1,03	0,65	4,3	0,6	3,7	-0,87

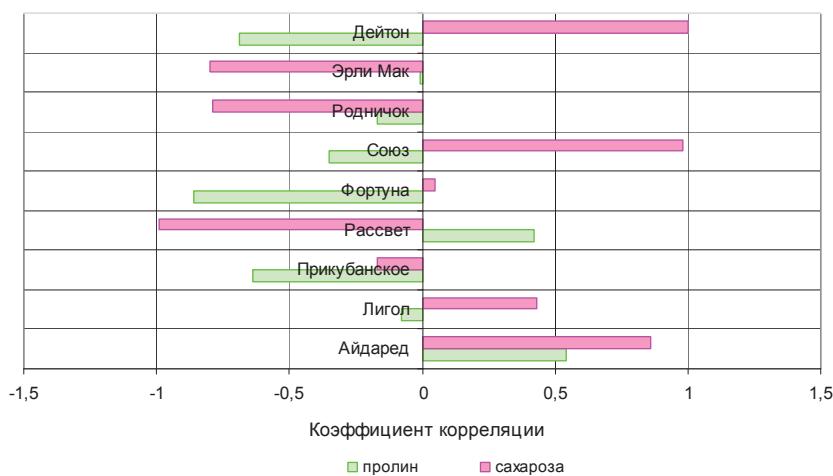


Рис. 4. Зависимость водоудерживающей способности листьев яблони от содержания пролина и сахарозы в летний период 2014 г.

Увеличение содержания крахмала в листьях изучаемых сортов яблони в июле в сравнении с июнем (кроме сорта Рассвет) согласуется со снижением активности амилазного комплекса. У сорта Рассвет содержание крахмала в листьях снижается, что может быть связано с преобладанием его гидролиза над синтезом.

Приведенные данные позволяют предположить активацию различных сигнальных систем в связи с развитием в августе 2014 г. водного стресса, что подтверждается изменением содержания АБК, катионов Ca^{2+} , осмопротекторов пролина, сахарозы, белка, крахмала в листьях, размером замыкающих клеток устьиц и числом устьиц на единицу площади листовой пластинки.

Содержание пигментов (хлорофилл а+б) в 2014 г. при достаточной влагообеспеченности (июнь, июль) выше у сортов Айдаред Рассвет, Союз, Родничок (4,12-6,79 мг/г), а в условиях засухи (август) – у сортов Айдаред, Прикубанское, Рассвет, Фортуна и Эрли Мак (4,22-8,69 мг/г).

Изучение анатомо-морфологической структуры листовой пластинки сортов яблони различного эколого-географического происхождения проводили в течение летнего вегетационного периода один раз в месяц (10.06.14, 15.07.14 и 20.08.14).

Выявлено, что у изучаемых диплоидных сортов яблони общая толщина листовой пластинки составляла 177,0-200,8 мк, у триплоидов 204,9-241,8 мк ($HCP_{0,95}=24,09$); толщина кутикулы и верхнего эпидермиса у изучаемых диплоидных сортов – 10,0-11,0 мк; у триплоидов – 11,1-11,6 мк ($HCP_{0,95}=0,48$). Количество устьиц на единицу листовой поверхности у диплоидов составляло 212-269; у триплоидов – 275-287 ($HCP_{0,95}=18,64$); длина устьиц у диплоидов – 53-56 мк; у триплоидов – 52-53 мк ($HCP_{0,95}=1,55$); ширина устьиц у диплоидов составляла 30-34 мк, у триплоидов – 29-31 мк ($HCP_{0,95}=1,75$).

Установлено, что у триплоидных сортов яблони Союз, Родничок местной селекции ксероморфные признаки, связанные с засухоустойчивостью, проявились в большей степени, в отличие от изучаемых сортов зарубежной селекции. Исследования показали, что наибольшее преобладание слоя палисадной паренхимы над губчатой отмечено у сортов Союз и Родничок (индекс палисадности = 1,22-1,47) (рис. 5).

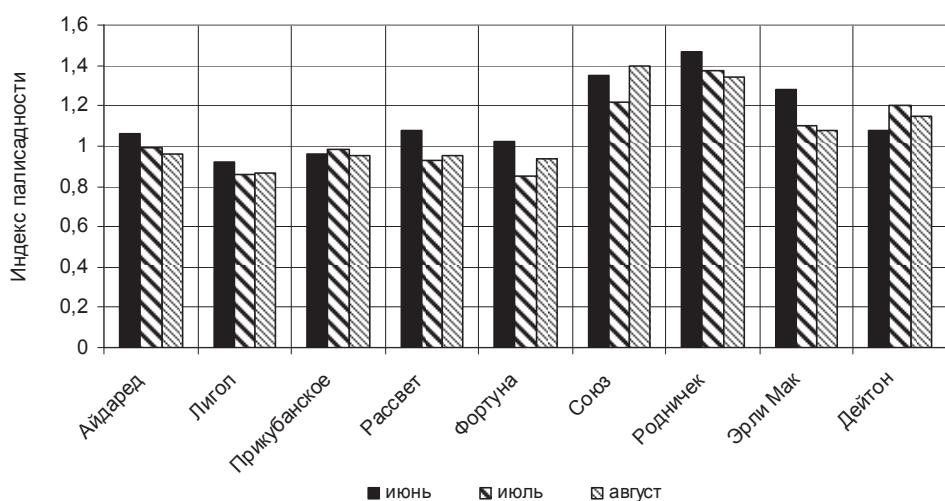


Рис. 5. Динамика индекса палисадности листьев яблони в летний период 2014 г

Полученные в исследовании результаты позволяют предположить лучшую адаптацию к засухе сортов яблони отечественной селекции и особенно триплоидных сортов яблони Союз и Родничок.

Выводы. Анатомо-морфологические и физиолого-биохимические исследования, проведенные в экологических условиях 2013-2014 гг. показали, что триплоидные сорта яблони Союз и Родничок, а также диплоидный сорт Прикубанское отечественной селекции обладают лучшей способностью адаптироваться к меняющимся условиям водоснабжения, чем остальные изучаемые сорта. Адаптация сортов яблони отечественной селекции к абиотическим факторам летнего периода достигается с помощью физиолого-биохимических и анатомо-морфологических механизмов устойчивости – увеличением содержания связанной формы воды, пролина, сахарозы, катионов Ca^{2+} , АБК, выполняющих

протекторную функцию, проявлением ксероморфных признаков листовой пластинки, увеличением индекса палисадности. Оценивая физиологическое состояние сортов яблони по физиолого-биохимическим и анатомо-морфологическим параметрам можно утверждать, что сорта яблони отечественной селекции, особенно триплоидные, обладают большим резервом потенциальных возможностей адаптироваться к засухе в сравнении с интродуцированными сортами зарубежной селекции.

Литература

1. Егоров, Е.А. Актуализация приоритетов в селекции плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда для субъектов Северного Кавказа / Е.А. Егоров // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 3-45.
2. Адаптивный потенциал садовых культур юга России в условиях стрессовых температур зимнего периода (методические рекомендации). – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2006. – 157 с.
3. Егоров, Е.А. Методические подходы к формированию системы оценки сорта и привойно-подвойной комбинации на соответствие критериям-признакам интенсивных технологий возделывания плодовых косточковых культур и винограда / Е.А. Егоров, Е.В. Ульяновская, Н.И. Ненько [и др.] // Научные труды ГНУ СКЗНИИСиВ. Методологическое обеспечение селекции садовых культур и винограда на современном этапе (материалы науч.-практ. форума «Роль экологизации и биологизации в повышении эффективности производства плодовых культур, винограда и продуктов их переработки»). – Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ, 2013. – Т.1. – С. 9-29.
4. Ненько, Н.И. Физиолого-биохимическая характеристика сопряженной устойчивости яблони к абиотическим стрессам юга России / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева // The European Scientific and Practical Congress ‘Scientific resources management of countries and regions’ Copenhagen, Denmark, 18 July 2014. Publishing Center of The International Scientific Association “Science & Genesic”, Copenhagen, 2014, P.123-130.
5. Ненько, Н.И. Изучение перспективных сортов яблони различной пloidности в связи с адаптацией к засухе / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева, А.В. Караваева, Е.В. Ульяновская // «Přední vědecké novinky – 2013». – Lékařství. Biologické vědy. Zvěrolékařství: Praha. Publishing House «Education and Science». – 2013. – Díl 7. – P. 40.
6. Nenko, N.I. Study of adaptive immunity of apple sorts of various ploidy to drought / N.I. Nenko, G.K. Kiseleva, E.V. Ulyanovskaya, A.V. Karavaeva // Science and Education. Materials of the V international research and practice conference. – Vol.1, February 27-28, 2014, Munich, Germany, 2014. – P. 40-43.
7. Ненько, Н.И. Физиолого-биохимическое исследование сортов яблони различной пloidности для создания сортовых конвейеров, устойчивых к засухе на юге России / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева, А.В. Караваева, Е. В. Ульяновская // Плодоводство и виноградарство Юга России [Электронный ресурс]. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2014. – № 27 (3). – С. 112-121. – Режим доступа: <http://www.journal.kubansad.ru/pdf/14/03/12.pdf>.
8. Ненько, Н.И. Физиологические методы в адаптивной селекции плодовых культур / Н.И. Ненько, Т.Н. Дорошенко, Т.А. Гасанова // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. – Краснодар, СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 189-198.
9. Ненько, Н.И. Физиолого-биохимические методы изучения исходного и селекционного материала / Н.И. Ненько, И.А. Ильина, В.С. Петров, М.А. Сундырева // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 530-540.
10. Гавриленко, В.Ф. Большой практикум по физиологии растений / В.Ф. Гавриленко, М.Е. Ладыгина, Л.М. Хандобина. – М.: Высшая школа, 1975. – 392 с.
11. Киселева, Г.К. Анатомо-морфологическая оценка адаптивного потенциала сортов плодовых культур и винограда / Г.К. Киселева // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012.– С. 199-205.