

УДК 581:576.5:634.224

DOI 10.30679/2587-9847-2018-14-71-77

## КРИТЕРИАЛЬНАЯ ОЦЕНКА АДАПТАЦИИ СОРТОВ ЯБЛОНИ РАЗЛИЧНОГО ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ К АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ<sup>1</sup>

Ненько Н.И., д-р с.-х. наук, Киселева Г.К., канд. биол. наук,  
Ульяновская Е.В., д-р с.-х. наук, Мишко А.Е., Караваева А.В.

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский  
федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия»  
(Краснодар)

**Реферат.** Представлены результаты физиолого-биохимических исследований процесса адаптации сортов яблони различного эколого-географического происхождения к стрессовым воздействиям зимнего и летнего периодов. Выявлены адаптационные механизмы устойчивости растений яблони к низко- и высокотемпературному стрессам. Выделены сорта, обладающие комплексной устойчивостью, перспективные для возделывания в южном регионе России.

**Ключевые слова:** яблоня, пероксидаза, абсцизовая кислота, малоновый диальдегид, стресс, адаптация

**Summary.** The results of physiological and biochemical study of adaptive processes in the apples varieties of different ecological and geographical origin for the stressful effects of winter and summer periods are presented. Adaptive mechanisms for providing apple-tree resistance to low and high temperature stresses are revealed. The varieties with complex resistance, promising for cultivation in the Southern region of Russia, have been identified.

**Key words:** apple, peroxidase, abscisic acid, malonic dialdehyde, stress, adaptation

**Введение.** В условиях глобального и регионального изменения климата вопросы устойчивости яблони к абиотическим стрессовым воздействиям среды приобретают особую значимость [1-3]. Анализ климатических изменений за длительный период свидетельствует о формирующейся тенденции проявления резкой континентальности климата на предкавказской равнине юга России: наблюдаются значительные изменения в сроках и амплитуде климатических проявлений и их несовпадение с временными интервалами прохождения плодовыми растениями фенофаз роста и развития [4]. В связи с этим для подбора адаптивных сортов в изменяющихся условиях климата необходим мониторинг физиолого-биохимических показателей растений яблони, определение тенденций их изменения, выявление новых критериев адаптивности.

Данный подход обеспечит возможность повышения результативности и эффективности осуществления ускоренного отбора сортов, перспективных для возделывания в южном регионе России. Сравнительные физиолого-биохимические исследования сортов яблони различного эколого-географического происхождения в периоды наибольшей напряженности стрессовых факторов позволят выявить адаптационные механизмы устойчивости яблони к стрессовым воздействиям зимнего и летнего периодов.

Цель настоящей работы – выявить адаптационные механизмы устойчивости яблони к низко- и высокотемпературному стрессам, выделить сорта, перспективные для возделывания в южном регионе России, обладающие комплексной стрессоустойчивостью.

<sup>1</sup> Поддержано грантом №16-44-230077 р\_юг\_а Российского фонда фундаментальных исследований и администрации Краснодарского края.

**Объекты и методы исследований.** Объектами исследований служили сорта яблони различного эколого-географического происхождения: Айдаред (США), Лигол (Польша), Прикубанское (Россия, СКЗНИИСИВ) 2009 г. посадки на подвое СК 4, при схеме посадки 0,9x4,5; сорта Рассвет (2п=2х), Фортуна (2п=2х), Союз (2п=3х), Родничок (2п=3х) (Россия, СКЗНИИСИВ) 2000 г. посадки на подвое М 9, при схеме посадки 2х5; сорта Эрли Мак (2п=2х) (США), Дейтон (2п=2х) (США), Пирос (Германия) 1998 г. посадки на подвое М 9, при схеме посадки 2х5.

Отбор проб для физиолого-биохимических исследований проводился на базе ЗАО ОПХ «Центральное», ФГБНУ СКФНЦСВВ, г. Краснодар. Использовались современные высокоточные физиолого-биохимические методы исследования водного обмена, содержания пигментов, фенолкарбоновых, аскорбиновой, абсцизовой кислот, пероксидазы, малонового диальдегида, пролина, сахарозы, белков, антоцианов, халконов, катионов с применением высокоэффективного аналитического оборудования на базе ЦКП «Приборно-аналитический» и лаборатории физиологии и биохимии растений ФГБНУ СКФНЦСВВ [5-8]. Полученные экспериментальные данные обрабатывали с помощью общепринятых методов вариационной статистики [9].

**Обсуждение результатов.** Высокая температура воздуха и большое количество осадков в ноябре 2016 года способствовали более позднему вступлению изучаемых сортов яблони в состояние зимнего покоя. В отличие от предыдущего зимнего периода зима 2016-2017 гг. была более холодной: минимальная температура воздуха опускалась до минус 14-17 °С, максимальная достигала 1,6-19 °С, перепад температур – 15-35 °С.

В ответ на низкотемпературный стресс в тканях растений происходит синтез белков, обладающих пероксидазной активностью. Для характеристики экспрессивности генетических систем адаптации изучаемых сортов яблони к низким температурам в состоянии органического покоя на примере белков, обладающих пероксидазной активностью, определена активность фермента пероксидазы, а также в состоянии органического и вынужденного покоя дана метаболомная оценка зимостойкости сортов.

Белки с пероксидазной активностью представлены большим набором полипептидов (их принято именовать в соответствии с молекулярной массой, выраженной в килодальтонах – кДа) [10]. Установлено, что у изучаемых сортов яблони белковый комплекс с пероксидазной активностью представлен белками с молекулярной массой 250, 150, 100, 90, 75, 60, 50 кДа. Сорта Прикубанское, Союз, Родничок, Алые паруса и Либерти отличаются от других исследуемых сортов яблони наличием белка с молекулярной массой 90 кДа и большим содержанием белков с молекулярной массой 100 кДа, что может быть связано с их эколого-географическим происхождением. У сорта Алые паруса белки с молекулярной массой 75 кДа и у сорта Либерти с молекулярной массой 150 кДа отсутствуют, а у сортов Родничок, Рассвет и Алые паруса белки с молекулярной массой 60 кДа содержатся в большем количестве, в отличие от других исследуемых сортов.

При промораживании побегов яблони в модельном опыте у сорта Пирос появляются белки с пероксидазной активностью молекулярной массой 60 кДа; у сортов Прикубанское, Союз и Родничок увеличивается содержание белков с молекулярной массой 50 кДа. Можно предположить, что у этих сортов при воздействии низкотемпературного стресса белки холодового стресса представлены белками с молекулярной массой 50 и 60 кДа. Известно, что возрастание активности пероксидазы может свидетельствовать о проявлении защитных реакций тканей на низкотемпературный стресс [11-12].

Пероксидазная активность у исследуемых сортов колеблется от 8,02 до 46,15 сек<sup>-1</sup> (рис. 1). При этом меньшая активность пероксидазы отмечается у сортов Союз (8,02 сек<sup>-1</sup>), Фортуна и Рассвет (10,1 -13,62 сек<sup>-1</sup>) и большая – у сортов Айдаред (46,15 сек<sup>-1</sup>) и Лигол (39,28 сек<sup>-1</sup>), что характеризует специфику сорта и может быть связано с различиями в спектрах белков, обладающих пероксидазной активностью.

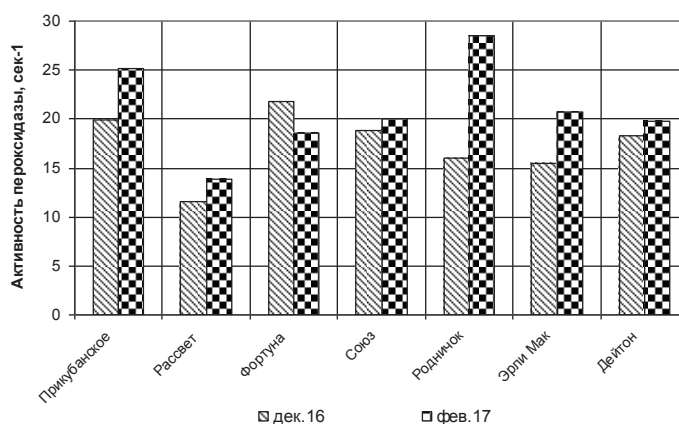


Рис. 1. Активность пероксидазы в побегах яблони, декабрь 2016 г.

Большая активность пероксидазы в побегах яблони сортов Айдаред, Лигол, Прикубанское, Эрли Мак и Дейтон характеризует их повышенную устойчивость к окислительному стрессу и согласуется с большим содержанием в тканях аскорбиновой кислоты и фенолкарбоновых кислот (рис. 2).

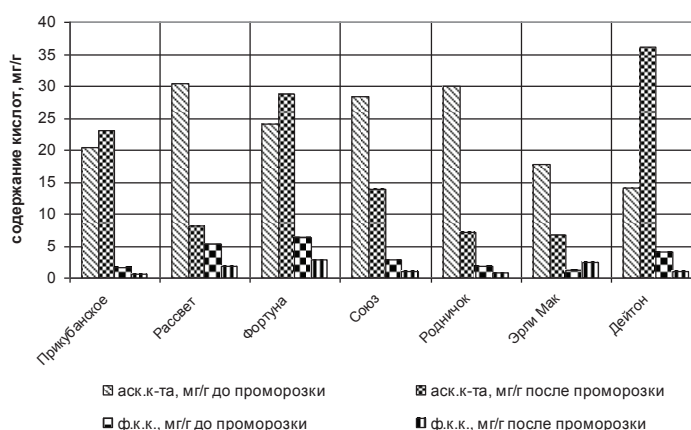


Рис. 2. Содержание аскорбиновой и фенолкарбоновых кислот в побегах яблони до и после промораживания, декабрь 2016 г.

Большим содержанием аскорбиновой кислоты характеризуются сорта Рассвет, Союз и Родничок. При промораживании побегов изучаемых сортов яблони содержание аскорбиновой (кроме сортов Прикубанское, Фортуна, Дейтон) и фенолкарбоновых кислот (кроме сорта Эрли Мак) в них снижается. Полученные данные свидетельствуют о большей устойчивости сорта Прикубанское к низкотемпературному стрессу при промораживании побегов.

Сорта яблони Прикубанское, Союз, Родничок, Дейтон отличаются повышенным содержанием антоцианов, обладающих антиокислительной активностью (рис. 3).

Большее содержание пролина отмечается у сортов Рассвет, Фортуна Союз, Родничок, Эрли Мак, что согласуется с повышенным содержанием у них связанной воды, по сравнению с другими сортами (рис. 4).

Выявление зависимостей между изменением содержания связанной формы воды, сахарозы, пролина, фенолкарбоновых кислот, суммы катионов при промораживании показало, что наибольший коэффициент корреляции в декабре 2014-2016 гг. наблюдается между содержанием связанной формы воды и содержанием пролина ( $K_{коррел.} = 0,97$ ), антоцианов (0,92), халконов ( $K_{коррел.} = 1,0$ ), что связано с ингибированием свободно-радикальных процессов при окислительном стрессе, и катионов ( $K_{коррел.} = -1,0$ ), что характеризует изменение проницаемости клеточных мембран.

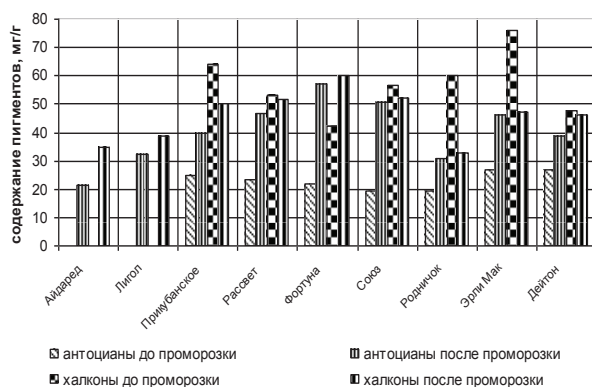


Рис. 3. Содержание антоцианов и халконов в побегах яблони до и после промораживания, декабрь 2016 г.

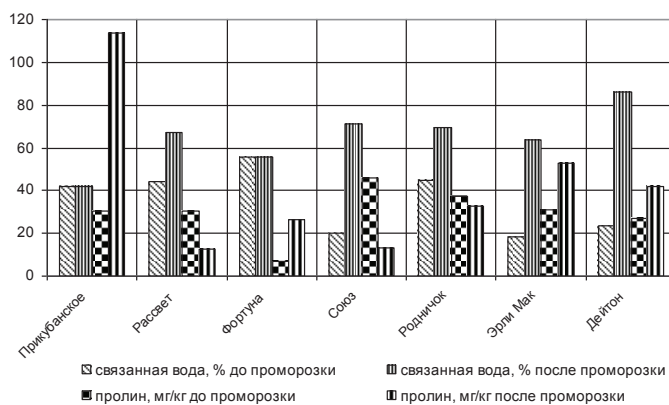


Рис. 4. Содержание связанной воды и пролина в побегах яблони до и после промораживания, декабрь 2016 г.

Установлено, что растения изучаемых сортов яблони справились с неблагоприятными факторами осенне-зимнего периода 2016-2017 гг., которые по силе воздействия были в пределах нормы их реакции. Триплоидные сорта Союз и Родничок, а также сорта Айдаред и Прикубанское в условиях февраля 2016 г. по физиолого-биохимическим показателям проявили себя как более устойчивые к низкотемпературному стрессу.

Летний период 2017 г. был более благоприятным, по сравнению с предыдущими годами, однако в августе отмечалась засуха на фоне высокой температуры воздуха 39 °С. В июне 2017 года белковый комплекс с пероксидазной активностью у изучаемых сортов яблони был представлен белками с молекулярной массой 250, 150, 130, 100, 80, 70, 60, 50 и 40 кДа.

Сорта селекции СКФНЦСВВ – диплоиды Рассвет, Фортуна и Прикубанское характеризовались большим содержанием белков с пероксидазной активностью, чем триплоиды Союз и Родничок (меньшей – сорт Лигол), сорта Айдаред и Пирос занимали промежуточное положение. Последние два содержали меньшее количество белков с молекулярной массой 250 и 150 кДа и большее – с молекулярной массой 70 и 60 кДа, что может объясняться их эколого-географическим происхождением. В августе 2017 года у сортов Рассвет, Союз и Пирос отмечено большее содержание белков с молекулярной массой 70 и 60 кДа.

При воздействии температурного стресса в модельном опыте у диплоидов увеличивалось количество высокомолекулярных белков, у сортов Пирос и Лигол – белков с молекулярной массой 70, 60, 50 и 40 кДа. При воздействии водного стресса также отмечалось снижение содержания высокомолекулярной фракции белков и увеличение количества белков с молекулярной массой 80, 70, 60 и 50 кДа.

Пероксидазная активность у исследуемых сортов яблони колеблется от 0,39 до 1,58 сек<sup>-1</sup>. При этом большая активность пероксидазы отмечается у триплоидов Родничок, Союз (0,76; 1,08 сек<sup>-1</sup>) и у сорта Пирос (1,58 сек<sup>-1</sup>) и меньшая – у сортов Лигол и Дейтон (0,35 сек<sup>-1</sup>); сорта Прикубанское, Фортуна, Рассвет (0,39-0,59 сек<sup>-1</sup>) занимают промежуточное положение, что объясняется спецификой сортов и может быть связано с различиями в спектрах белков, обладающих пероксидазной активностью (рис. 5).

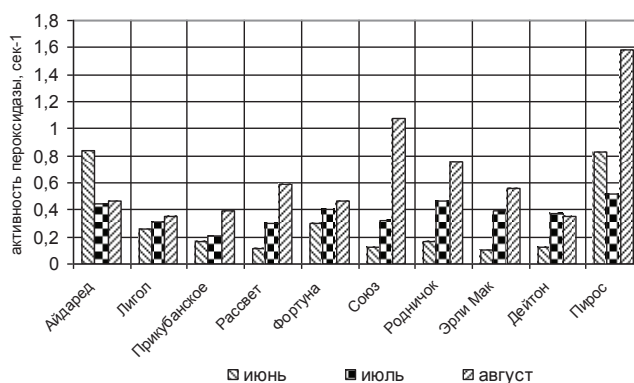


Рис. 5. Динамика активности пероксидазы в листьях яблони в летний период 2017 г.

Показателем окисленности липидов служит содержание малонового диальдегида (МДА) – продукта деградации полиненасыщенных жирных кислот [13, 14]. У всех изучаемых сортов яблони в августе 2017 г. количество малонового диальдегида в листьях растений увеличивается, что характеризует активацию окислительных процессов в клеточных мембранах. Больше содержание МДА определено у сортов Айдаред, Лигол и Дейтон (0,35-0,38 мкмоль/г), меньшее – у сортов Пирос, Фортуна и Рассвет (0,2-0,24 мкмоль/г) (рис. 6).

В условиях августовской засухи 2017 г. у большинства сортов соотношение содержания свободной и связанной воды коррелирует с содержанием как пролина, так и сахаразы; у сортов Союз, Фортуна, Дейтон и Эрли Мак – с содержанием пролина (рис. 7).

В условиях засухи большее содержание белка отмечено у сортов Лигол и Прикубанское, меньшее – у сортов Айдаред, Рассвет, Фортуна, Родничок, Дейтон, что связано с активным протеканием гидролитических процессов. Наиболее активно гидролиз белка проходил у сортов Айдаред и Дейтон. У этих двух сортов, а также у сорта Пирос определено большее содержание абсцизовой кислоты в листьях, проявляющей стресспротекторные свойства (рис. 8).

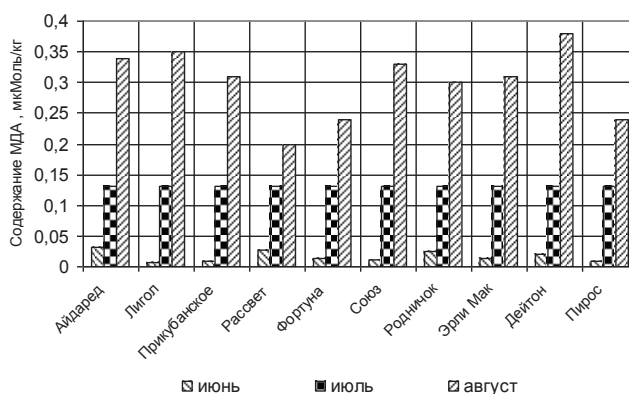


Рис. 6. Динамика содержания малонового диальдегида в листьях яблони в летний период 2017 г.



Рис. 7. Зависимость отношения свободной воды к связанной от содержания сахаразы и пролина в листьях сортов яблони в летний период 2017 г.

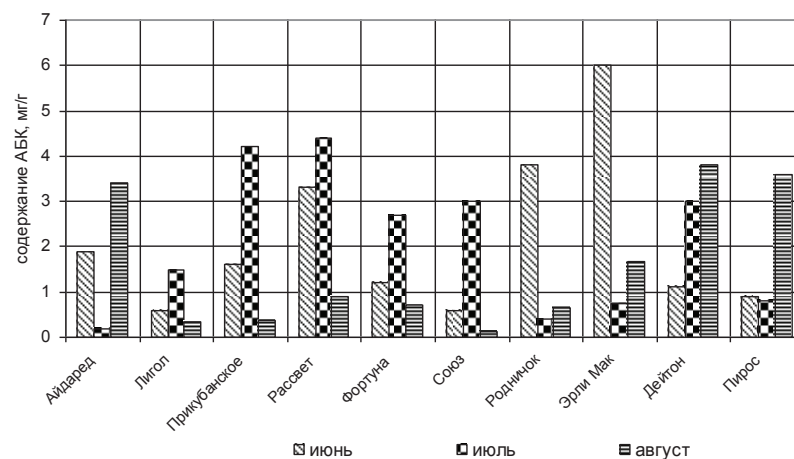


Рис. 8. Динамика содержания абсцизовой кислоты в листьях сортов яблони в августе 2017 г.

**Выводы.** Выявлены адаптационные механизмы устойчивости сортов яблони к низкотемпературному стрессам. Выделены специфические белки с пероксидазной активностью, обуславливающие устойчивость растений яблони различного эколого-географического происхождения к тепловому и холодному стрессам.

Определены наиболее значимые физиолого-биохимические показатели метаболических процессов, участвующих в формировании механизмов адаптационной устойчивости яблони к стрессорам зимнего и летнего периодов (содержание пролина, пероксидазы, малонового диальдегида, абсцизовой кислоты и др.).

Большая активность пероксидазы в побегах яблони сортов Айдаред, Лигол, Прикубанское, Эрли Мак и Дейтон характеризует их повышенную устойчивость к низкотемпературному стрессу.

Выделены сорта яблони, перспективные для возделывания в южном регионе России, обладающие комплексной стрессоустойчивостью к условиям южного региона России.

Установлено, что по физиолого-биохимическим показателям сорта Айдаред (селекция США) и Прикубанское (селекция СКЗНИИСиВ) обладают комплексной устойчивостью к низко- и высокотемпературному стрессам. Сорта Фортуна, Родничок, Союз селекции СКЗНИИСиВ менее устойчивы к тепловому и холодному стрессам.

### Литература

1. Ненько, Н.И. Устойчивость иммунных и не иммунных к парше сортов яблони к стрессовым воздействиям летнего периода / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева, Е.В. Ульяновская, В.В. Шестакова, А.В. Караваева // Ресурсосберегающие технологии в садоводстве и виноградарстве: научные труды СКЗНИИСиВ, Краснодар, 2017. – Т. 12. – С. 35-44.
2. Ненько, Н.И. Адаптационная устойчивость яблони к стресс-факторам зимнего периода / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева, В.В. Шестакова, Е.В. Ульяновская // Успехи современной науки, 2017 – Т.5. – № 2. – С. 30-32.
3. Киселева, Г.К. Физиолого-биохимические закономерности адаптации *Malus domestica* Borkh. разной плоидности к засухе // Г. К. Киселева, Ненько Н.И., Ульяновская // Вестник АПК Ставрополя. – 2016. – №3 (23). – С. 182-187.
4. Егоров, Е.А. Система оценки сортов на соответствие признакам и критериям интенсивных технологий возделывания плодовых культур и винограда / Е.А. Егоров, Ж.А. Шадрина, Г.А. Кочьян // Современные методология, инструментарий оценки и отбора селекционного материала садовых культур и винограда. – Краснодар, 2017. – С. 6-30.
5. 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.
6. 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.
7. Ненько, Н.И. Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда / Н.И. Ненько, И.А. Ильина, Т.Н. Воробьева [и др.]; под общей редакцией Н.И. Ненько. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2015. – 115 с.
8. Якуба, Ю.Ф. Методика определения массовой концентрации катионов аммония, калия, натрия, магния, кальция в побегах и листьях плодовых культур и винограда с применением капиллярного электрофореза / Ю.Ф. Якуба, И.А. Киселева, М.В. Захарова, Г.В. Лифарь // Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда; под общей редакцией Н.И. Ненько. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2015. – С. 62-67.
9. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). – М., 1979. – 463 с.
10. Колесниченко, А. В. Характеристика низкотемпературного стресса у растений / А.В. Колесниченко, П.Т. Побежимова, В.К. Войников // Физиология растений. – 2000. – № 47. – С. 624–630.
11. Agarwal, S. Role of ABA, salicylic acid, calcium and hydrogen peroxide on antioxidant enzymes induction in wheat seedlings / S. Agarwal, R.K. Sairam, G.C. Srivatava, A. Tyagi, R.C. Meena // Plant Science. – 2005. – № 169. – P. 559-570.
12. Барабой, В.А. Механизмы стресса и перекисное окисление липидов / В.А. Барабой // Успехи современной биологии. – 1991. – Т. 111. – Вып. 6. – С. 923-932.
13. Кулинский, В.И. Активные формы кислорода и окислительная модификация макромолекул: польза, вред и защита / В.И. Кулинский // Соросовский образовательный журнал. – 1999. – Вып. 1. – С. 2-7.
14. Khan, P.S. Abiotic stress tolerance in plants: insights from proteomics / P.S. Sha Valli Khan, G.V. Nagamallaiah, M. Dhanunjay Rao, K. Sergeant, J.F. Hausman // Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance. – 2014. – V. 2. – P. 23-68.