

АДАПТАЦИОННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ СОРТОВ ЯБЛОНИ К СТРЕССОВЫМ ФАКТОРАМ ЛЕТНЕГО ПЕРИОДА*

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. Приведены результаты изучения сортов яблони различного эколого-географического происхождения по физиолого-биохимическим показателям в условиях летнего вегетационного периода. Выявлены наиболее значимые параметры, обуславливающие устойчивость яблони к стрессовым воздействиям. Выделены сорта, обладающие устойчивостью к жаре и засухе, перспективные для возделывания в Северо-Кавказском регионе России.

Ключевые слова: яблоня, стресс, адаптация, физиолого-биохимические механизмы

Summary. The results of studying the physiological and biochemical features of apple varieties different ecological-geographical origin to the stress effect of the summer period are presented. The adaptive mechanisms of apple resistance to the stresses influences have been identified. The varieties that are resistant to heat and drought promising for cultivation in the Southern region of Russia are selected.

Key words: apple-tree, stress, adaptation, physiological and biochemical mechanisms

Введение. В связи с глобальным потеплением климата вопросы устойчивости растений яблони к абиотическим факторам летнего периода приобретают особую значимость для Северо-Кавказского региона России, где засуха и температуры летнего вегетационного периода достигают экстремальных значений [1-3]. Стрессовые факторы летнего периода – засуха и высокие температуры негативно влияют на рост и развитие растений, происходит осыпание листьев и плодов, снижается закладка генеративных органов, приводящая к снижению урожайности на 15-30 % [4, 5].

Для подбора адаптивных сортов в условиях изменяющегося климата необходим мониторинг физиолого-биохимических параметров, определение тенденций их изменения, выявление новых критериев адаптивности. Данный подход обеспечит возможность повышения результативности и эффективности осуществления ускоренного отбора сортов яблони, перспективных для возделывания в южном регионе России.

Сравнительное физиолого-биохимическое исследования сортов яблони различного эколого-географического происхождения в периоды наибольшей напряженности стрессовых факторов позволит выявить адаптационные механизмы устойчивости сортов к стрессовым воздействиям. Выявление механизмов биохимической адаптации растений будет способствовать повышению их устойчивости к лимитирующим факторам среды – высокой температуре и засухе.

Цель настоящей работы – выявить адаптационные механизмы устойчивости яблони к абиотическим факторам летнего периода (жаре и засухе), выделить сорта, перспективные для возделывания в южном регионе России.

* Поддержано грантом №16-44-230077 р_юг_а Российского фонда фундаментальных исследований и администрации Краснодарского края.

Объекты и методы исследований. Объектами исследований служат 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 2x5; сорта Эрли Мак (2п=2х) (США), Дейтон (2п=2х) (США), Пирос (Германия) 1998 г. посадки на подвое М 9 при схеме размещения деревьев 2x5.

Отбор листового аппарата для физиолого-биохимических исследований проводился на базе ЗАО ОПХ «Центральное» (г. Краснодар). Использовались современные физиолого-биохимические методы исследования водного обмена, содержания пигментов, органических кислот, малонового диальдегида, пролина, сахарозы, белка, активности пероксидазы с применением аналитического оборудования на базе ЦКП «Приборно-аналитический» и лаборатории физиологии и биохимии растений ФГБНУ СКФНЦСВВ [6-8].

Полученные экспериментальные данные обрабатывали с помощью общепринятых методов вариационной статистики [9].

Обсуждение результатов. В летний период 2015-2017 гг. температура воздуха достигала 37-39,5°C. Количество выпавших осадков в августе по сравнению с июнем и июлем снижалось, в августе 2015 г. отмечалась засуха (осадки составляли 0,4-3,1 мм) (рис. 1).

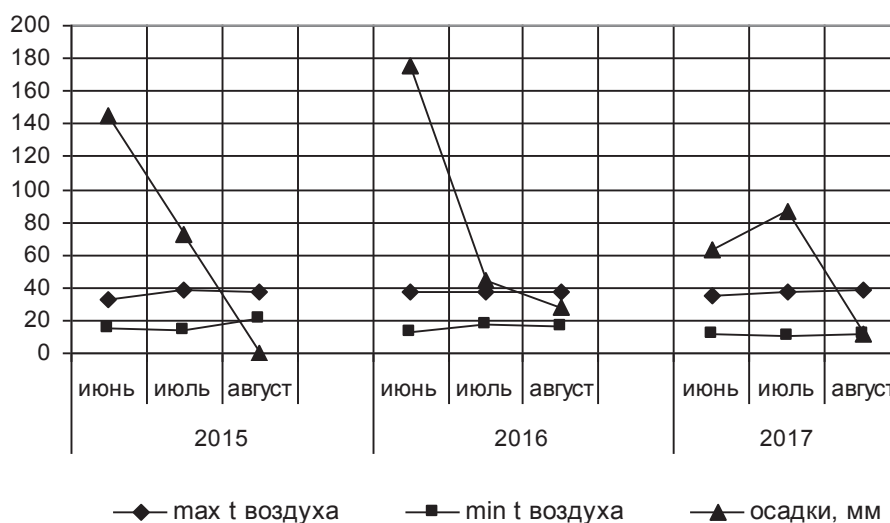


Рис. 1. Гидротермические условия летнего периода 2015-2017 гг., ОПХ «Центральное», г. Краснодар

Засуха отрицательно влияет на водный статус вегетативных органов растений, фотосинтетические параметры и транспорт воды, что сказывается на урожайности яблони [10, 11]. Важными показателями, которые необходимо учитывать при оценке степени засухоустойчивости сортов яблони, являются показатели водного режима.

В условиях августовской засухи триплоиды Союз, Родничок, а также диплоиды селекции СКЗНИИСИВ Рассвет и американской селекции Айдаред, Эрли Мак и Дейтон содержали больше связанной формы воды, чем остальные изучаемые сорта яблони (рис. 2).

Изменение соотношения связанной и свободной форм воды является одной из приспособительных реакций к засушливым условиям среды. Высокое значение указанного показателя свидетельствует о высокой засухоустойчивости сорта [12, 13].

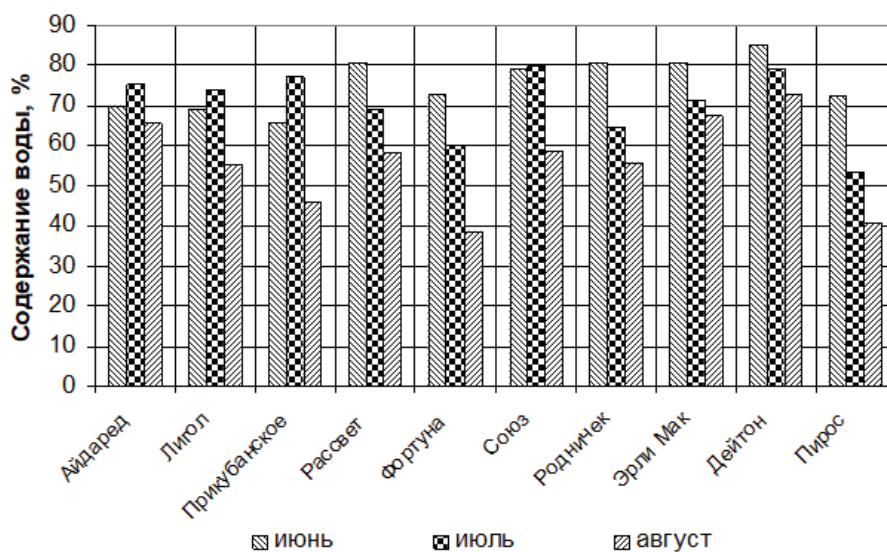


Рис. 2. Динамика содержания связанной формы воды в листьях яблони в летний период 2015-2017 гг.

В исследуемый период у большинства изучаемых сортов соотношение содержания свободной и связанной воды коррелирует с содержанием как пролина, так и сахарозы. Пролин и сахароза обладают осмопротекторными свойствами, способствуют поддержанию оводненности при снижении общего содержания воды в клетке. Накапливающийся пролин поддерживает осмотический баланс между клеткой и окружающей средой. Его гидрофильные группы связываются с гидрофильными участками белков, повышая гидрофильность, что предотвращает их денатурацию и способствует поддержанию оводненности даже при снижении общего содержания воды в клетке [14, 15].

Засуха и повышенные температуры летнего периода ингибируют фотосинтез, относящийся к термолабильным процессам: Подавление фотосинтетических процессов наступает при относительно невысоких температурах, но также быстро происходит и репарация. Поэтому по изменениям активности фотосинтеза при действии высокой температуры можно заключить о функциональной стойкости ассимиляционного аппарата растения при отсутствии качественных изменений листа, заметных визуально [16-18]. При недостатке влаги суммарный фотосинтез снижается, что является следствием в основном недостатка CO_2 в листьях, нарушения синтеза и распада хлорофиллов и каротиноидов. Адаптация пигментного комплекса к повышенным температурам заключается в стабильном содержании в течение летнего вегетационного периода у устойчивых сортов суммы хлорофиллов ($a+b$) на единицу массы листовой пластинки.

При достаточной влагообеспеченности в июле 2017 года более высокой фотосинтетической активностью отличались диплоиды Рассвет и Фортуна и триплоиды Союз и Родничок (рис. 3).

В условиях засухи (август) практически у всех изучаемых сортов фотосинтетическая активность снизилась в связи со значительным снижением содержания хлорофилла в листьях, при этом более низким содержанием каротиноидов отличались сорта Айдаред, Прикубанское, Дейтон (рис. 4).

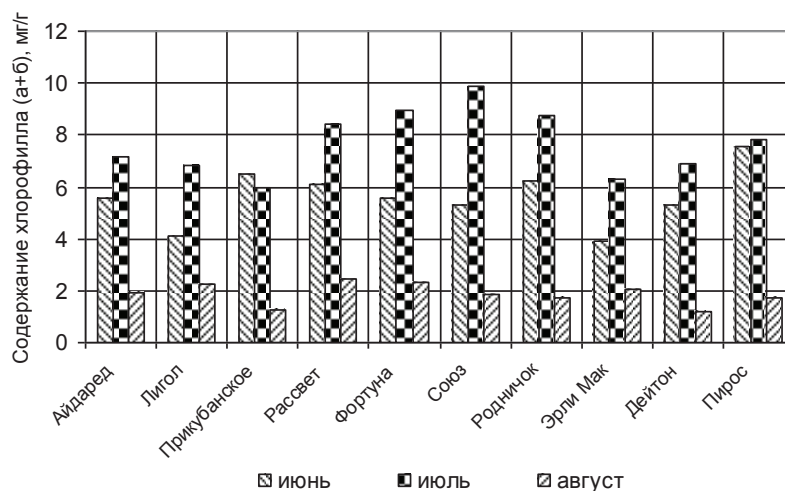


Рис. 3. Динамика содержания хлорофилла (а+б) в листьях сортов яблони в летний период 2015-2017 гг.

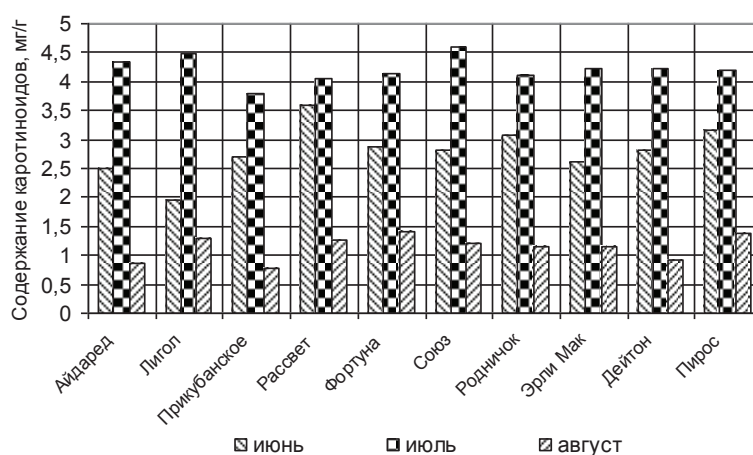


Рис. 4. Динамика содержания каротиноидов в листьях сортов яблони в летний период 2015-2017 гг.

Увеличение накопления каротиноидов в неблагоприятных условиях необходимо для стимулирования адаптивных реакций растений и снижения общего стресса, поскольку каротиноиды защищают хлорофилл от избытка света и окисления кислородом, образующимся в процессе фотосинтеза [19, 20]. При воздействии экстремальных температур усиливается образование активных форм кислорода (АФК) в клетках растений, приводящее к нарушению физиолого-биохимических процессов. Для уменьшения негативных последствий от влияния АФК растения вырабатывают системы антиоксидантной защиты, включающие такие ферменты, как пероксидаза [21].

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

Биохимическая адаптация растений яблони к абиотическим факторам летнего периода может быть охарактеризована таким показателем, как содержание малонового диальдегида (МДА). Малоновый диальдегид – продукт деградации полиненасыщенных жирных кислот в мембранах клеток под воздействием активных форм кислорода и характеризует степень повреждающего действия стресс-фактора на растения [22, 23]. У всех изучаемых сортов яблони в августе 2015-2017 гг. содержание малонового диальдегида в листьях увеличивается, что свидетельствует об активации окислительных процессов в клеточных мембранах. Большее содержание МДА, свидетельствующее о неустойчивости растений к стресс-факторам летнего периода, отмечается 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).

При длительном обезвоживании снижается активность ферментов, катализирующих процессы синтеза, и повышается активность ферментов, катализирующих гидролитические процессы, в частности распад (протеолиз) белков на аминокислоты и далее до аммиака, полисахаридов (крахмала на сахара и др.), а также других биополимеров, нарушается аппарат белкового синтеза [24]. Показателем активности синтетических процессов в течение летнего вегетационного периода служит содержание белка в листовом аппарате.

В условиях засухи большее содержание белка отмечалось у сортов Лигол и Прикубанское, меньшее – у сортов Айдаред, Рассвет, Фортуна, Родничок, Дейтон, что связано с активацией гидролитических процессов у последних (рис. 5).

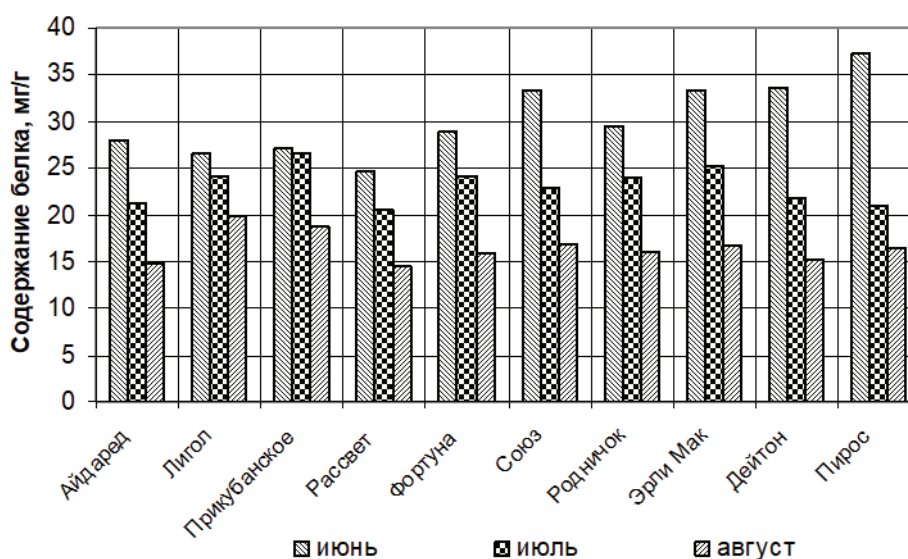


Рис. 5. Динамика содержания белка в листьях сортов яблони в летний период 2015-2017 гг.

Известно, что засухоустойчивость растений коррелирует с повышенным содержанием органических кислот, связывающих аммиак. Органические кислоты являются субстратом для окислительных процессов, активирующихся в послестрессовый период. Активное дыхание и усиленное образование органических кислот в цикле Кребса при повышенных температурах дает возможность связывать аммиак, образующийся при катаболизме азотистых веществ в аминокислоты и амиды.

У сортов Лигол, Союз, Родничок, Дейтон и Эрли Мак в августе увеличивается содержание суммы органических кислот (кроме сорта Союз) в сравнении с другими изучаемыми сортами, что характеризует активацию интенсивности дыхания в связи с воздействием стрессовых факторов (рис. 6).

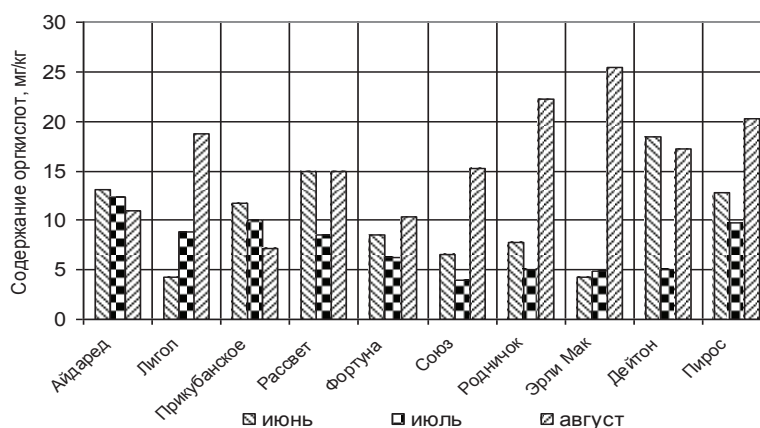


Рис.6. Динамика содержания суммы органических кислот в листьях сортов яблони в летний период 2017 г.

Выводы. Физиолого-биохимическими методами выявлены адаптационные механизмы устойчивости яблони к стрессовым факторам летнего периода (жаре и засухе). Отмечены наиболее значимые физиолого-биохимические показатели метаболических процессов, участвующих в формировании механизмов адаптационной устойчивости сортов яблони к стрессорам летнего периода (содержание органических кислот, малонового диальдегида, белка, активность пероксидазы). Показана различная реакция пигментного комплекса на высокие стрессовые температуры летнего вегетационного периода (Рассвет, Фортуна, Союз, Родничок). Биохимическая адаптация растений яблони к абиотическим факторам летнего периода достигается увеличением содержания связанной формы воды, пролина, сахарозы.

Выделены сорта (Айдаред, Прикубанское, Рассвет, Фортуна, Союз, Родничок), обладающие повышенной устойчивостью к жаре и засухе. Установлено, что по физиолого-биохимическим параметрам сорта яблони Айдаред (селекция США) и Прикубанское (селекция СКЗНИИСиВ), обладающие повышенной устойчивостью к стрессовым факторам летнего вегетационного периода (жаре, засухе), перспективны для возделывания в южном регионе России.

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 // Научные труды СКЗНИИСиВ, Т. 12. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2017. – С. 35-44.
2. Ненько, Н.И. Адаптационная устойчивость яблони к гидротермическим условиям зимнего и летнего периодов / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева, В.В. Шестакова, А.В. Караваева, Е.В. Ульяновская // Плодоводство и виноградарство юга России [Электронный ресурс]. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2017. – № 45(3). – С. 33-48. – Режим доступа: <http://journalkubansad.ru/pdf/15/05/17>
3. Киселева, Г.К. Физиолого-биохимические закономерности адаптации *Malus domestica* Borkh. разной плоидности к засухе / Г.К. Киселева, Ненько Н.И., Е.В. Ульяновская // Вестник АПК Ставрополя. – 2016. – №3 (23). – С. 182-187.
4. Ульяновская, Е.В. Комплексный подход к отбору ценных генотипов яблони, устойчивых к стрессовым факторам среды / Е.В. Ульяновская, И.И. Супрун, С.В. Токмаков, Я.В. Ушакова // Плодоводство и виноградарство юга России [Электронный ресурс]. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2014. – № 25(01). – С. 11-26. – Режим доступа: <http://journalkubansad.ru/pdf/15/01/14>
5. Tworzoskia, T. Apple rootstock resistance to drought / T. Tworzoskia, G. Faziob, M. Glenna // Scientia Horticulturae. – 2016. - № 204. – P. 70–78.

6. 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.
7. 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.
8. Ненько, Н.И. Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда / Ненько, Н.И., Ильина, И.А., Воробьева, Т.Н. [и др.]; под общ. ред. Ненько Н.И. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2015. – 115 с.
9. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б.А. Доспехов. – М., 1979. – 463 с.
10. Alizadeh, A. Effect of drought stress on apple dwarf rootstocks / A. Alizadeh, V. Alizade, L. Nassery, A. Eivazi // Tech. J. Eng. App. Sci.- 2011.- №23. – P. 86–94.
11. Henfrey, J. L. Physiological stress responses in apple under replant conditions / J. L. Henfrey, G. Vaab, M. Schmitz // Scientia Horticulturae.- 2015.- №194. – P. 111–117.
12. Panfilova, O.V. Physiological features of red currant varieties and selected seedling adaptation to drought and high temperature / O.V. Panfilova, O.D. Golyaeva // Agricultural Biology. - 2017. - № 52 (5). – P. 1056–1064 (doi: 10.15389/agrobiology.2017.5.1056eng)
13. Маляровская, В.И. Изучение физиологических показателей вейгелы (*Weigela × wagneri* L. H. Bailey), характеризующих её устойчивость к стресс-факторам влажных субтропиков России / В.И. Маляровская, О.Г. Белоус // Садоводство и виноградарство. – 2016. – № 5. – С. 46-51.
14. Франко, О.Л. Осмопротекторы: ответ растений на осмотический стресс / О.Л. Франко, Ф.Р. Мело // Физиология растений. – 2000. – № 47. – С. 152-159.
15. Hossain, M. Proline protects plants against abiotic oxidative stress: biochemical and molecular mechanisms / Mohammad Anwar Hossain, Md. Anamul Hoque, David J. Burritt, Masayuki Fujita // Oxidative Damage to Plants. – 2014. – № 5. – P. 477-522.
16. Кошкин, Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур: учебник / Е.И. Кошкин. – М.: Дрофа, 2010. – 638 с.
17. Ненько, Н.И. Фотосинтетическая активность листового аппарата яблони в условиях засухи / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева, Е.В. Ульяновская // Вестник АПК Ставрополя. – 2015. – № 2(18). – С. 208-211.
18. Тютерева, Е.В. Хлорофилл b как источник сигналов, регулирующих развитие и продуктивность растений (обзор) / Е.В. Тютерева, В.А. Дмитриева, О.В. Войцеховская // Сельскохозяйственная биология. – 2017. – № 52(5). – С. 843-855.
19. Croce, R. Carotenoid-to-chlorophyll energy transfer in recombinant major light-harvesting complex (LHCII) of higher plants. Femtosecond transient absorption measurements / R. Croce, M.G. Muller, R. Bassi, A.R. Holzwarth // Biophys. J. -2001. - № 80.- P. 901-915.
20. Рындин, А.В. Использование физиолого-биохимических методов для выявления механизмов адаптации субтропических, южных плодовых и декоративных культур в условиях субтропиков России / А.В. Рындин, О.Г. Белоус, В.И. Маляровская, [и др.] // Сельскохозяйственная биология. – 2014. – № 3. – С. 40-48.
21. 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.
22. Барабой, В.А. Механизмы стресса и перекисное окисление липидов / В.А. Барабой // Успехи современной биологии – 1991. – Т. 111. – Вып. 6. – С. 923-932.
23. Шакирова, Ф.М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф.М. Шакирова. – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.
24. Ma, Y.H. The responses of the enzymes related with ascorbate-glutathione cycle during drought stress in apple leaves / Y.H. Ma, F.V. Ma, Y.H. Wang, J.K. Zhang // Acta Physiol. Plant. – 2011. – № 31 (1). – P. 173-180.