

ФОРМИРОВАНИЕ АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ ЯБЛОНИ НА ВОЗДЕЙСТВИЕ СТРЕССОРОВ ЛЕТНЕГО ПЕРИОДА

Киселева Г.К., канд. биол. наук, Ульяновская Е.В., д-р с.-х. наук,
Караваева А.В., Схаляхо Т.В., Хохлова А.А., канд. биол. наук

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

Реферат. Выявлены адаптивные изменения листа яблони под воздействием повреждающих факторов летнего периода 2022 года. По показателям содержания связанной формы воды, отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам, коэффициента проницаемости клеток листа сорта Интерпрайс, Орфей, Марго проявили себя более адаптивными в условиях летнего периода 2022 г. в сравнении с другими изучаемыми сортами, и рекомендуются для использования в селекции и возделывания в Краснодарском крае.

Ключевые слова: яблоня, сорт, адаптивные изменения листа, физиолого-биохимические показатели, коэффициент проницаемости

Summary. Adaptive changes in the apple tree leaf under the influence of damaging factors of the summer period of 2022 were revealed. In terms of the content of the bound form of water, the ratio of the sum of chlorophylls to carotenoids, the permeability coefficient of leaf cells, the varieties Interprice, Orfev, Margo proved to be more adaptive in the conditions of the summer period of 2022 in comparison with other studied varieties, and are recommended for use in breeding and cultivation in the Krasnodar region.

Key words: apple tree, variety, adaptive leaf changes, physiological and biochemical parameters, permeability coefficient

Введение. Засухоустойчивость и жаростойкость – важные составляющие адаптивного потенциала сортов яблони в южном регионе России. Установлено, что за последние тридцать лет в Краснодарском крае в весенне-летний период (апрель-август) проявление температур выше +30 °С возросло на 63 %. На фоне относительно стабильной годовой суммы осадков (700-800 мм) уменьшилось выпадение осадков в важные для жизнедеятельности растений фазы: закладка и дифференциация цветковых почек, завязывание и рост плодов (июль-август). Данные климатические изменения сказываются на адаптивности плодовых растений и, в конечном счете, на урожайности [1, 2].

Недостаток влаги и повышенные температуры вызывают изменения большинства физиологических процессов у растений, что отражается на физиолого-биохимических показателях, которые широко используются во всем мире для выявления высокоадаптивных сортов плодовых, орехоплодных, декоративных и других возделываемых культур [3-9].

Степень оводненности растительных тканей и относительное содержание воды служат важными показателями физиологического состояния листа. Для устойчивых к засухе сортов и подвоев яблони характерен более высокий водный потенциал за счет удержания воды осмотически активными веществами, а также использования других механизмов [5, 6].

Будучи тесно связанным с процессами пластического и энергетического обменов, процесс фотосинтеза наиболее чувствителен к высоким температурам. Имеются данные, что у устойчивых к засухе сортов яблони содержание хлорофилла в листьях оставалось стабильным в период водного стресса в сравнении с неустойчивыми сортами. У различных

сортов яблони способность приспосабливаться к засухе развита в разной степени, и она обычно выражается в форме физиологической и морфологической адаптации, позволяющей растениям свести водный стресс к минимуму [5-8].

К настоящему времени выявлено, что на водный стресс растения яблони отвечают индукцией экспрессии различных групп генов, определяющих новообразование целого ряда функциональных макромолекул, защищающих клеточные белки при стрессе и регулирующих водный статус организма. Так, повышенная экспрессия гена MdATG18a в растениях яблони усиливала их устойчивость к засухе [10].

Цель настоящей работы – изучить адаптивные изменения листа сортов яблони различного эколого-географического происхождения под воздействием повреждающих факторов летнего периода, выделить сорта, устойчивые к жаре и засухе.

Объекты и методы исследований. Исследования проводились в 2020-2022 годах базе Центра коллективного пользования «Исследовательско-селекционная коллекция генетических ресурсов садовых культур» ФГБНУ СКФНЦСВВ в АО ОПХ «Центральное», г. Краснодар.

Объекты исследований: сорта яблони различного эколого-географического происхождения – Интерпрайс (Америка), Флорина (Франция), Орфей, Марго, Багрянец Кубани (СКЗНИИСИВ, Россия). Все сорта 2013 г. посадки на подвое СК2 при схеме посадки 4×1,2. Сорт Орфей – контроль. Для исследований отбирали полностью вызревшие листья с трех деревьев каждого сорта в 5-кратной повторности. Показатели водного режима определяли весовым методом после высушивания навесок в термостате при 105 °С до постоянной массы [11].

Содержание фотосинтетических пигментов определяли в 85 % ацетоновой вытяжке спектрофотометрическим методом с использованием спектрофотометра Unicо 2800 («United Products & Instruments», США) при $\lambda = 663, 644, 432$ нм (красный светофильтр) [12]. Анатомио-морфологическое строение листа изучали на временных препаратах поперечных срезов на микроскопе Olympus BX41 («Olympus corporation», Япония) согласно методике [13].

Измерения проводили в 3-кратной аналитической повторности. Статистический анализ проводили по Б.А. Доспехову [14]. Расчеты выполняли с использованием программного пакета Microsoft Excel 2010. Оценивали наименьшую существенную разность между анализируемыми показателями на 95 % уровне достоверности ($НСР_{0,5}$), рассчитывали среднее арифметическое и стандартное отклонение.

Обсуждение результатов. В июне и июле 2022 года среднемесячные температуры воздуха составляли 23,7 °С, а в августе – 26,3 °С. Максимальные температуры воздуха в эти периоды достигали 33,7 °С, и 34,8 °С и 35,3 °С соответственно. Июнь характеризовался повышенным количеством осадков – 161 мм в сравнении с июлем и августом, когда осадков выпало 62,6 и 91,2 мм (рис. 1).

Известно, что вода является основным субстратом, в котором развиваются реакции, управляющие метаболизмом клетки, от состояния и структуры молекул воды зависит уровень активности биохимических процессов [15].

Показатели водного режима являются определяющими в изучении адаптационной устойчивости к летним стрессам. Оводненность листовых тканей в июне составляла 62,14-68,42 %. В июле она снижалась у всех изучаемых сортов на 1,93-9,11 %, в августе у Орфея и Марго оводненность продолжала снижаться, а у остальных сортов повысилась на 5,43-11,6 % в сравнении с июлем.

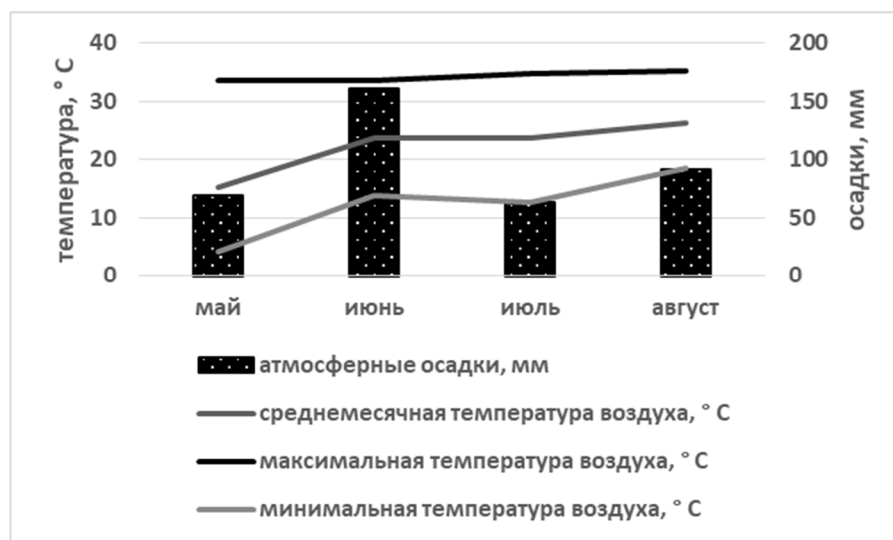


Рис. 1. Метеорологические условия АО ОПХ «Центральное» в летний период 2022 г.

Одним из физиолого-биохимических показателей, коррелирующих с засухоустойчивостью, служит соотношение связанной и свободной форм воды. Выявлено, что наиболее высокие коэффициенты соотношения связанной и свободной форм воды (до 5,1) отмечены в июле, обусловленные резким снижением выпавших осадков и повышением температуры воздуха в сравнении с июнем. У сортов Интерпрайс и Орфей отмечены самые высокие коэффициенты соотношения связанной и свободной форм воды (4,4 и 5,1 соответственно), свидетельствующие о более высокой устойчивости к жаре и засухе (табл. 1).

Таблица 1 – Показатели водного режима листьев яблони летом 2022 г.

Сорт	Оводненность, %			Соотношение связанной и свободной воды		
	июнь	июль	август	июнь	июль	август
Интерпрайс	68,42±2,78	61,91±1,00	67,34±0,30	2,3±0,99	4,4±0,09	2,6±0,34
Флорина	66,0±1,35	56,89±1,05	68,05±0,39	3,1±0,62	4,1±0,30	2,1±0,61
Орфей	62,89±0,54	57,57±0,71	56,77±0,89	4,1±0,80	5,1±0,98	3,6±0,08
Марго	64,01±0,80	62,08±0,63	60,53±0,16	3,5±0,35	2,4±0,24	2,2±0,75
Багрянец Кубани	62,14±0,19	56,92±0,17	63,85±1,21	3,1±1,76	4,1±0,16	2,4±0,11
НСР ₀₅	2,29	1,59	0,87	1,52	1,51	2,01

Высокие температуры летнего вегетационного периода и недостаток осадков приводят к перегреву листовых тканей, угнетению процессов фотосинтеза, снижению содержания хлорофилла у неустойчивых растений. В проведенных нами исследованиях содержание суммы хлорофиллов в течение лета у всех изучаемых сортов составляло 2,24–4,53 мг/г сухого веса и не зависело от температуры и осадков. К тому же наибольшие показатели содержания хлорофилла наблюдали в августе – 4,53–4,28 мг/г сухого веса. Возможно, это связано с благоприятными условиями для сохранения физиологической активности листа, обусловленной достаточным количеством выпавших осадков в августе – 91,2 мм и отсутствием бездождного периода (табл. 2).

Таблица 2 – Содержание пигментов фотосинтеза в листьях яблони в летний период 2022 г. (мг/г сухого веса)

Сорт	Сумма хлорофиллов (a+b)			Каротиноиды		
	июнь	июль	август	июнь	июль	август
Интерпрайс	4,28±0,086	3,73±0,126	3,25±0,090	1,38±0,038	1,20±0,011	1,28±0,082
Флорина	2,98±0,006	2,78±0,046	4,53±0,052	1,07±0,047	0,99±0,004	1,38±0,032
Орфей	2,67±0,067	2,98±0,138	3,67±0,082	1,08±0,030	1,09±0,031	1,08±0,009
Марго	2,26±0,125	3,60±0,059	3,52±0,039	1,22±0,047	1,28±0,012	1,16±0,003
Багрянец Кубани	3,48±0,033	2,24±0,083	4,28±0,294	1,24±0,017	0,87±0,004	1,35±0,033
НСР ₀₅	2,32	1,46	2,13	2,46	1,96	3,23

Пигментный состав листа приспосабливается к световому режиму местообитания. Избыточный солнечный свет может повредить листья растений. Основная стратегия, которую растения используют для защиты от такого рода фотоповреждений – рассеивать дополнительный свет в виде тепла.

Избыточная энергия передается от хлорофилла, другим фотосинтетическим пигментам – каротиноидам, которые затем могут выделять энергию в виде тепла. Содержание каротиноидов в течение лета у изучаемых сортов яблони составляло 0,87-1,38 мг/г сухого веса.

Более информативным показателем устойчивости, чем количественное содержание пигментов является их соотношение (хлорофиллы/каротиноиды). Чем меньше отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам, тем устойчивее сорт. Наименьшие показатели отмечены у сортов Интерпрайс (2,60), Орфей (2,43), Марго (1,82). За счет увеличения доли каротиноидов у этих сортов проявился механизм защиты от избыточной инсоляции (рис. 2).

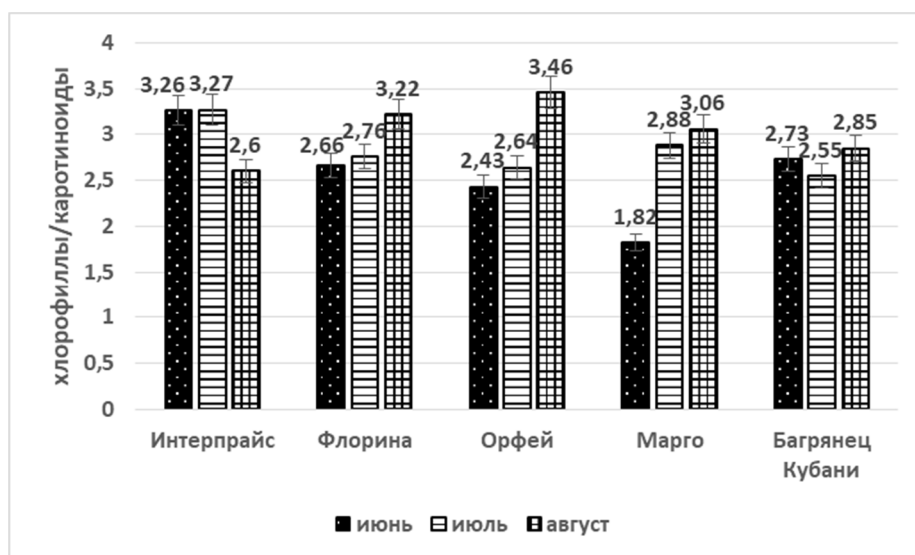


Рис. 2. Соотношение пигментов фотосинтеза в листьях яблони в летний период 2022 г. НСР_{0,5}: июнь – 0,92; июль – 0,53; август – 0,92.

Площадь листовой пластинки – важный показатель физиологического состояния листа. Являясь сортовым признаком, площадь листа уменьшалась к концу лета, кроме сорта Орфей, что свидетельствует о его повышенной устойчивости к летним стрессам (рис. 3).

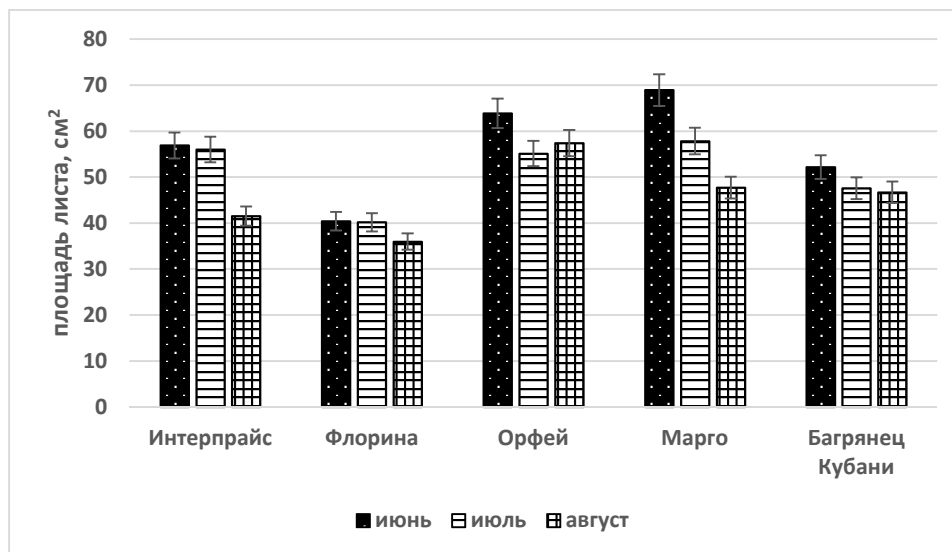


Рис. 3. Изменение площади листовой пластинки яблони в течение летнего вегетационного периода 2022 г.
НСР_{0,5}: июнь – 1,53; июль – 2,15; август – 1,44.

Для эффективной осморегуляции в период недостатка воды важно сохранение стабильности клеточных мембран. Выявлено, что самый низкий коэффициент проницаемости мембран (КП) в июне отмечен у сорта Орфей – 39,99 %, в июле у сортов Орфей и Марго – 22,25 % и 26,81 % соответственно, свидетельствующий об их повышенной устойчивости к водному дефициту в сравнении с другими изучаемыми сортами (рис. 4).

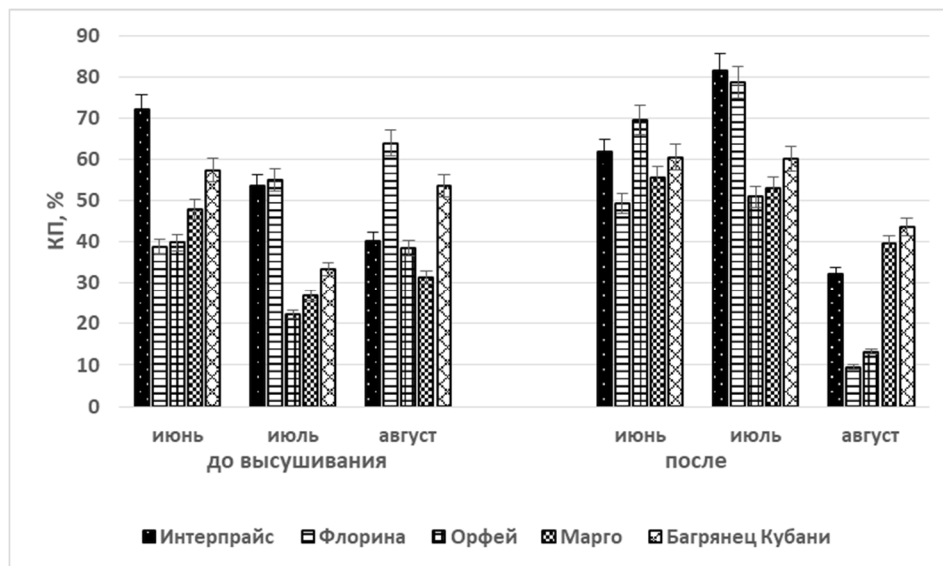


Рис. 4. Коэффициент проницаемости мембран (КП) листьев яблони в эксперименте по высушиванию.
НСР_{0,5}: июнь – 1,23; июль – 1,43; август – 0,53 (до высушивания);
НСР_{0,5}: июнь – 0,85; июль – 1,25; август – 2,03 (после высушивания)

В июле после воздействия искусственно вызванного водного стресса (высушивание при температуре +55 °С в течение 2 часов) коэффициент проницаемости клеточных мембран увеличился в большей степени у сортов Интерпрайс и Флорина, и составлял 81,61 % и 78,74 %, что свидетельствует об их большей неустойчивости к обезвоживанию в сравнении с другими изучаемыми сортами.

При недостатке воды у растений формируется ксероморфная структура листа как одно из анатомо-морфологических приспособлений к засухе. Данные физиолого-биохимических исследований дополняют анатомо-морфологические исследования листовой пластинки. По литературным данным ксероморфные признаки, обуславливающие устойчивость к засухе, обычно имеют высокую наследуемость и отбор по ним в условиях водного стресса может быть весьма успешным [4, 7, 13].

Установлено, что в условиях летнего вегетационного периода 2022 года по полученным анатомо-морфологическим данным ксероморфные признаки листовой пластинки проявились в большей степени у сорта Орфей в сравнении с другими изучаемыми сортами. Индекс палисадности листовой пластинки в течение лета у этого сорта составлял 1,20-1,38, у других изучаемых сортов 1,05-1,13 (рис. 5).

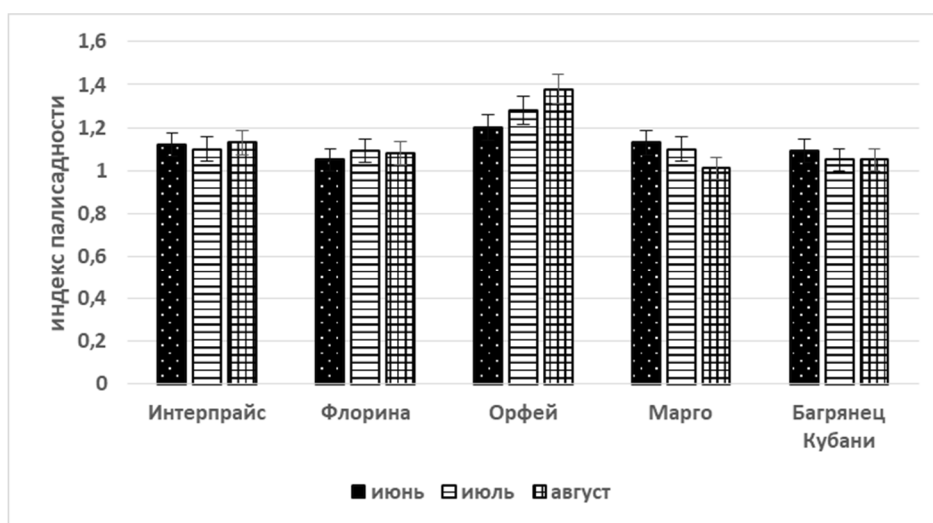


Рис. 5. Индекс палисадности листовой пластинки яблони в течение летнего вегетационного периода 2022 г.
НСР_{0,95}: июнь – 0,02; июль – 0,05; август – 0,01.

Выводы. Выявлены адаптивные изменения листа яблони под воздействием повреждающих факторов летнего периода 2022 года, выделены сорта, устойчивые к жаре и засухе. Отмечено, что наиболее информативными физиолого-биохимическими параметрами адаптационной устойчивости к абиотическим стрессорам летнего периода являются содержание связанной формы воды, отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам, коэффициент проницаемости клеток листа.

Самые высокие коэффициенты соотношения связанной и свободной форм воды (4,4 и 5,1 соответственно) отмечены у сортов Интерпрайс и Орфей, свидетельствующие о большей устойчивости к жаре и засухе. Наименьшие показатели соотношения (хлорофиллы/каротиноиды), обуславливающие устойчивость сорта отмечены у сортов Интерпрайс (2,60), Орфей (2,43), Марго (1,82).

Показано, что самые низкие коэффициенты проницаемости мембран в июне у сорта Орфей – 39,99 %, в июле – у сортов Орфей и Марго – 22,25 % и 26,81 % соответственно, свидетельствующие об их повышенной устойчивости к водному дефициту в сравнении с другими изучаемыми сортами. По полученным анатомо-морфологическим данным листовой пластинки установлено, что ксероморфные признаки листовой пластинки проявились в большей степени у сорта Орфей, у которого индекс палисадности листовой пластинки в течение лета составлял 1,20-1,38, у других изучаемых сортов – 1,05-1,13.

Установлено, что по физиолого-биохимическим исследованиям сорта яблони сорта яблони Интерпрайс, Орфей, Марго проявили себя более адаптивными в условиях летнего периода 2022 г. и рекомендуются для использования в селекции и возделывания в Краснодарском крае.

Литература

1. Отечественные сорта садовых культур и винограда для южного садоводства: монография / Е.А. Егоров [и др.]. Краснодар: ООО Просвещение-Юг, 2019. 197 с.
2. Драгавцева И.А., Кузнецова А.П., Савин И.Ю., Прудникова Е.Ю. Пути обеспечения стабильности плодоношения сортов плодовых культур на основе оценки их адаптационного потенциала в изменяющихся условиях среды // Садоводство и виноградарство. 2019. № 3. С. 34-42.
3. Рындин А.В., Белоус О.Г., Маляровская В.И., Притула З.В., Абильфазова Ю.С., Кожевникова А.М. Использование физиолого-биохимических методов для выявления механизмов адаптации субтропических, южных плодовых и декоративных культур в условиях субтропиков России // Сельскохозяйственная биология. 2014. № 3. С. 40-48.
4. Панфилова О.В., Голяева О.Д. Физиологические особенности адаптации сортов и отборных форм смородины красной к засухе и повышенным температурам // Сельскохозяйственная биология. 2017. Т. 52. № 5. С. 1056-1064. DOI: 10.15389/agrobiology. 2017.5.1056rus
5. Bhusal N., Han S.-G., Yoon T.-M. Impact of drought stress on photosynthetic response, leaf water potential, and stem sap flow in two cultivars of bi-leader apple trees (*Malus × domestica* Borkh.) // Sci. Hortic. 2019. V. 246. P. 535-543 <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.11.021>
6. Bassett C.L., Glenn D.M., Forsline P.L., Wisniewski M.E., Ferrell Jr R.E. Characterizing water use efficiency and water deficit responses in apple (*Malus × domestica* Borkh. and *Malus sieversii* Ledeb.) M. Roem // HortScience. 2011. V. 46. No. 8. P. 1079-1084 <http://doi.org/10.21273/HORTSCI.46.8.1079>
7. Bai T., Li Z., Song C., Song S., Jiao J., Liu Y., Dong Z., Zheng X. Contrasting Drought Tolerance in Two Apple Cultivars Associated with Difference in Leaf Morphology and Anatomy // American Journal of Plant Sciences. 2019. No. 10(5). P. 709-722 <http://doi.org/10.4236/ajps.2019.105051>
8. Šircelj H., Tausz M., Grill D., Batič F. Detecting different levels of drought stress in apple trees (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters // Scientia Horticulturae. 2007. V. 113. P. 362-369.
9. Маляровская В.И., Белоус О.Г. Изучение физиологических показателей вейгелы (*Weigela × wagneri* L. H. Bailey), характеризующих её устойчивость к стресс-факторам влажных субтропиков России // Садоводство и виноградарство. 2016. № 5. С. 46-51. doi: 10.18454/vstisp.2016.5.3449
10. Li X.-L., Zhang J.-K., Li M.-J., Zhou B.-B., Q. Zhang, Wei Q.-P. Genome-wide analysis of antioxidant enzyme gene families involved in drought and low-temperature responses in Apple (*Malus domestica*) // The Journal of Horticultural Science and Biotechnology. 2018. V. 93. No. 4. P. 337-346. DOI: 10.1080/14620316.2017.1382314
11. Кушниренко М.Д., Курчатова Г. П., Бондарь Е.М., Гончарова Э.А. Водный обмен яблони. Кишинев: Штиинца, 1970. 220 с.
12. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высшая школа, 1975. 392 с.
13. Киселева Г.К., Ненько Н.И. Оценка степени засухоустойчивости яблони и винограда по ксероморфным признакам листовой пластинки // Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда. Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2015. С. 36-39.
14. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М., 1979. 463 с.
15. Chavarria G., dos Santos H. P. Plant water relations: absorption, transport and control mechanisms // Advances in Selected Plant Physiology Aspects. Montanaro G. (ed.). BoD–Books on Demand, 2012. С. 105-132.