

АДАПТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛИСТА ЯБЛОНИ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ПОВРЕЖДАЮЩИХ ФАКТОРОВ ЛЕТНЕГО ПЕРИОДА

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

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

Реферат. Выявлены сортовые различия физиолого-биохимических изменений листа, характеризующие адаптационную устойчивость яблони к повреждающим стрессорам летнего периода. Адаптация листовых тканей к жаре и засухе достигается за счет увеличения связанной воды, доли каротиноидов в пигментном составе листа, органических кислот и пролина. Сорта яблони Интерпрайс, Прикубанское проявили себя наиболее адаптивными в сравнении с другими изучаемыми сортами.

Ключевые слова: яблоня, сорт, адаптационная устойчивость, листовые ткани, физиолого-биохимические изменения

Summary. Varietal differences in physiological and biochemical changes in the leaf characterizing the adaptive resistance of the apple tree to damaging stressors of the summer period were revealed. Adaptation of leaf tissues to heat and drought is achieved by increasing the bound water, the proportion of carotenoids in the pigment composition of the leaf, organic acids and proline. Apple varieties Interprince and Prikubanskoye proved to be the most adaptive in comparison with other studied varieties.

Key words: apple tree, variety, adaptive resistance, leaf tissues, physiological and biochemical changes

Введение. Устойчивость к повреждающим факторам летнего периода (жаре и засухе) – важная составляющая адаптивного потенциала сортов яблони. В последние десятилетия эти стрессоры все чаще не позволяют реализовать потенциал продуктивности яблони, что влечет за собой снижение эффективности ее выращивания и финансовые потери производителей. В связи с этим физиолого-биохимическая оценка для выявления наиболее адаптивных генотипов с комплексом хозяйственно ценных признаков в селекционных целях является актуальной [1, 2].

Недостаток влаги и повышенные температуры вызывают значительные и постепенно усиливающиеся изменения большинства физиологических процессов у растений, в том числе и яблони, что отражается на физиолого-биохимических показателях [3-5].

Изучению засухоустойчивости яблони посвящено достаточно много исследований. Известен широкий спектр механизмов сохранения водного гомеостаза при засухе, таких как закрытие устьиц, торможение роста листьев, их раннее старение и опадание, накопление совместимых осмолитов, активация роста тонких корней для повышения способности корневой системы поглощать воду [6, 7].

Лист – наиболее пластичный вегетативный орган, реагирующий на изменение экологических факторов. Листья обладают широкими адаптивными возможностями, а особенности водного режима, пигментного состава, ксероморфной структуры листа служат надежными критериями засухоустойчивости растений.

Показано, что содержание фотосинтетических пигментов и толщина листовой пластинки являются важными признаками, определяющими высокий адаптивный потенциал к интенсивности освещения. Изменение количества каротиноидов при постоянном содержании хлорофиллов может быть связано с адаптацией пигментного аппарата к изменению интенсивности освещения и осадков [8].

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

Объекты и методы исследований. Материал для исследований отбирался в ЗАО ОПХ «Центральное» (г. Краснодар). Физиолого-биохимические исследования проводились на базе Центра коллективного пользования, лаборатории физиологии и биохимии растений ФГБНУ СКФНЦСВВ. Объекты исследования – 6 сортов яблони:

- Интерпрайс (США), Орфей (Россия, СКФНЦСВВ), Флорина (Франция), 2013 г. посадки на подвое СК 2 при схеме посадки $4 \times 1,2$;

- Айдаред (США), Лигол (Польша), Прикубанское (Россия, СКФНЦСВВ) 2010 г. посадки на подвое СК 4 при схеме посадки $4,5 \times 0,9$. Сорт Айдаред – 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°C до постоянной массы [9].

Содержание фотосинтетических пигментов определяли в 85 % ацетоновой вытяжке спектрофотометрическим методом с использованием спектрофотометра Unico 2800 («United Products & Instruments», США) при $\lambda = 663, 644, 432$ нм (красный светофильтр) [10].

Содержание пролина и органических кислот определяли методом капиллярного электрофореза на приборе Капель 104Р согласно методике, основанной на получении электрофореграммы с помощью прямого детектирования поглощающих компонентов пробы [11].

Измерения проводили в 3-кратной аналитической повторности. Статистический анализ проводили по Б.А. Доспехову [12]. Расчеты выполняли с использованием программного пакета Microsoft Excel 2010. Оценивали существенность разницы между анализируемым показателями на 95 % уровне достоверности ($\text{НСР}_{0,5}$), рассчитывали среднее арифметическое и стандартное отклонение.

Обсуждение результатов. Основные повреждающие стрессоры летнего периода – экстремально повышенные температуры воздуха и низкая влагообеспеченность. В самый экстремальный период (в июле и августе) среднемесячные температуры воздуха составляли $26,2$ и $25,6^\circ\text{C}$ соответственно, максимальные $38,1^\circ\text{C}$ и $37,7^\circ\text{C}$. На фоне высоких температур июль к тому же характеризовался небольшим количеством выпавших осадков – $28,4$ мм за месяц в сравнении с августом, в котором выпало 75 мм осадков (рис. 1).

Показатели водного режима являются определяющими в изучении адаптационной устойчивости сорта к летним стрессам. В литературе большое внимание уделяется вопросам состояния воды внутри клетки в связи с проблемой устойчивости к повышенным температурам и недостатку воды. Известно, что вода является основным субстратом, в котором развиваются реакции, управляющие метаболизмом клетки, от состояния и структуры молекул воды зависит уровень активности биохимических процессов [9].

Показано, что степень оводненности растительных тканей и относительное содержание воды служат важными показателями физиологического состояния листа [13]. При этом изменяется соотношение между различными формами воды в сторону уменьшения свободной и повышения доли связанной воды.

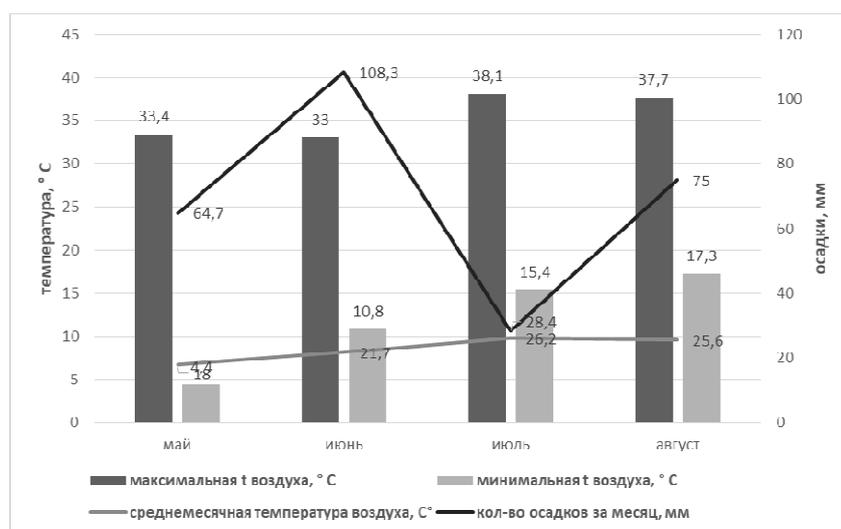


Рис. 1. Метеорологические условия ОПХ «Центральное» в весенне-летний период 2021 гг.

В наших исследованиях оводненность листовых тканей у всех изучаемых сортов уменьшалось к концу лета, причем в большей степени у сортов Лигол (в 8,1 раз) и Орфей (в 7,8 раз) (табл. 1).

Таблица 1 – Показатели водного режима листьев яблони в летний период 2021 г.

Сорт	Оводненность, %			Соотношение связанной и свободной воды		
	июнь	июль	август	июнь	июль	август
Интерпрайс	66,24±0,38	61,01±0,89	59,44±1,15	2,2±0,05	5,4±0,11	2,8±0,31
Флорина	62,41±0,51	55,80±0,13	56,00±0,43	3,4±0,24	4,3±0,02	2,0±0,24
Орфей	63,23±0,49	57,70±0,82	55,43±0,44	4,2±0,03	4,3±0,05	3,8±0,52
Айдаред	61,67±0,18	58,80±0,30	57,23±1,38	3,2±0,22	2,8±0,22	2,4±0,61
Лигол	64,93±0,60	59,00±0,36	56,80±0,38	3,4±0,05	5,3±0,11	2,7±0,21
Прикубанское	63,04±0,44	56,23±0,74	57,10±0,84	5,1±0,25	3,2±0,31	3,1±0,31
НСР _{0,5}	1,59	2,53	1,47	1,92	0,53	0,21

Наиболее высокие коэффициенты соотношения связанной и свободной форм воды отмечены в июле, характеризующемся наиболее экстремальными условиями по температуре и водообеспеченности. В течение летнего вегетационного периода максимальные показатели соотношения связанной и свободной форм воды (5,1-5,4) отмечены у сортов Интерпрайс, Лигол, Прикубанское, выделенных как наиболее устойчивые к жаре и засухе.

Будучи тесно связанным с процессами пластического и энергетического обменов, процесс фотосинтеза наиболее чувствителен к высоким температурам и засухе. Имеются данные, что у засухоустойчивых сортов яблони содержание хлорофилла в листьях оставалось стабильным в период водного стресса в сравнении с неустойчивыми сортами [4].

В наших исследованиях содержание суммы хлорофиллов у всех изучаемых сортов увеличивалось к концу лета, наиболее стабильным оно оставалось у сорта Орфей (3,00-3,51 мг/г сухого веса), свидетельствующее о повышенной адаптивности (рис. 2).

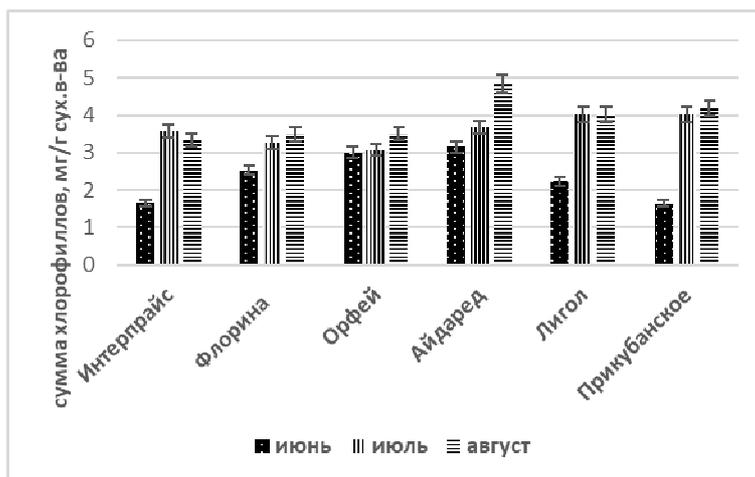


Рис. 2. Содержание суммы хлорофиллов (a+b) в листовых тканях яблони в течение летнего вегетационного периода 2021 г.
 НСР_{0,5}: июнь – 2,42; июль – 1,56; август – 2,23.

Пигментный состав листа приспосабливается к световому режиму местообитания. Для растений избыточный солнечный свет может повредить их листья. Основная стратегия, которую растения используют для защиты от такого рода фотоповреждений – рассеивать дополнительный свет в виде тепла. Избыточная энергия передается от хлорофилла, другим пигментам – каротиноидам, которые затем могут выделять энергию в виде тепла.

Повышенное (почти в 2 раза) содержание каротиноидов обнаружено у сорта Флорина в конце лета – таким образом проявился механизм защиты от избыточной инсоляции (рис. 3).

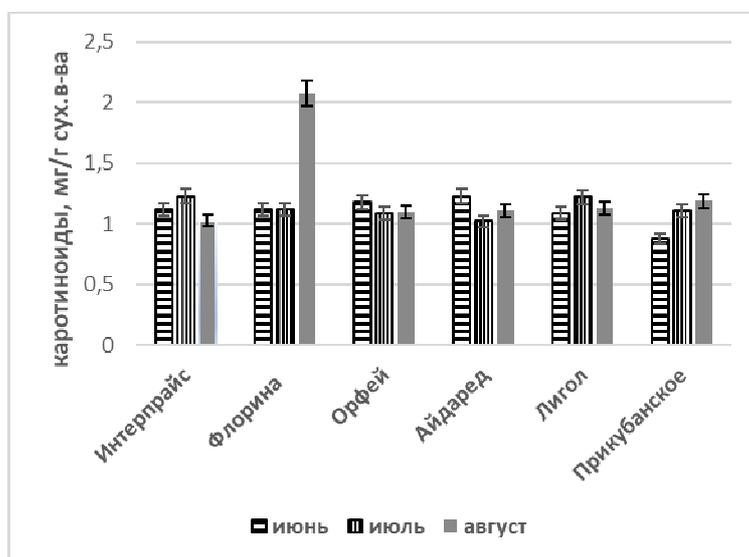


Рис. 3. Динамика содержания каротиноидов в листовых тканях яблони в течение летнего вегетационного периода 2021 г.
 НСР_{0,5}: июнь – 2,46; июль – 2,04; август – 3,42.

Наименьшие значения этого параметра у большинства сортов отмечены в июне, а сорта Интерпрайс, Флорина, Прикубанское с коэффициентами 1,29; 1,89; 1,76 в большей степени активировали механизм устойчивости за счет увеличения доли каротиноидов (табл. 2).

Таблица 2 – Соотношение суммы хлорофиллов и каротиноидов в листьях яблони в летний период 2021 г.

Сорт	Июнь	Июль	Август
Интерпрайс	1,29	3,19	3,12
Флорина	1,89	2,94	1,56
Орфей	2,42	2,98	3,32
Айдаред	2,50	2,90	3,73
Лигол	2,16	3,53	3,67
Прикубанское	1,76	3,59	4,04
НСР _{0,5}	1,20	2,51	1,02

С фотосинтетическими процессами тесно связано образование и метаболизм органических кислот. Их количество у всех изучаемых сортов увеличивалось в августе, когда они максимально внесли свой вклад в осмотическую корректировку защиты клеток от недостатка воды и жары.

Наибольший вклад, то есть наибольшее увеличение содержания органических кислот отмечено у сорта Лигол – 8,2 мг/г сырого веса (рис. 4).

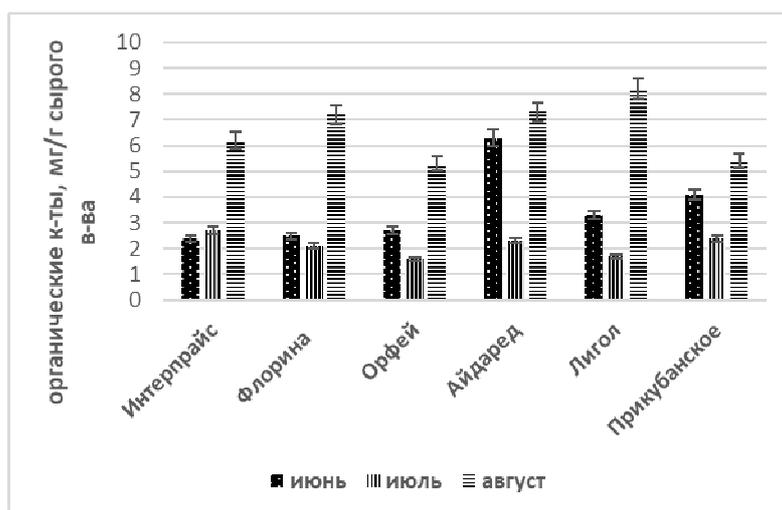


Рис. 4. Динамика содержания органических кислот в листовых тканях яблони в течение летнего вегетационного периода 2021 г.

НСР_{0,5}: июнь – 3,25; июль – 1,43; август – 2,27

В условиях водного дефицита тормозятся клеточное деление и особенно растяжение, что приводит к формированию мелких клеток. Вследствие этого задерживается рост листьев.

Площадь листа – важный показатель его физиологического состояния. Являясь сортовым признаком, площадь листа уменьшалась к концу лета у всех исследуемых растений, кроме сортов Лигол и Прикубанское (рис. 5).

На клеточном уровне большую роль в обеспечении высокого водного потенциала играет осмотическая регуляция. Осморегулирующими веществами являются различные моно- и олигосахариды, аминокислоты, в первую очередь пролин.

Свободный пролин при стрессе обладает полифункциональным эффектом, который проявляется не только в осморегуляторной, но также и в антиоксидантной, энергетической и других функциях, обеспечивающих поддержание клеточного гомеостаза [14].

В августе после июльской засухи (33 мм осадков) содержание пролина почти у всех сортов увеличилось в 2,1-22,4 раза. Но максимально пролин внес свой вклад в осмотическую корректировку у сортов Интерпрайс и Орфей (рис. 6).

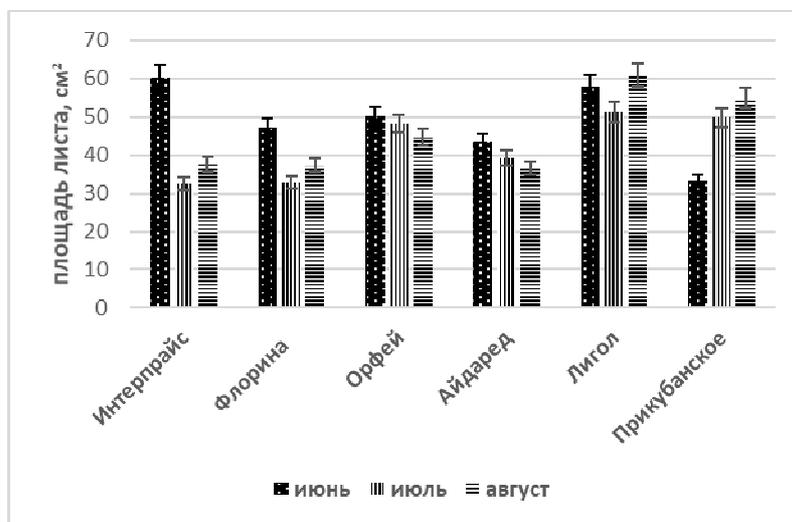


Рис. 5. Изменение площади листовой пластинки яблони в течение летнего вегетационного периода 2021 г.
НСР_{0,5}: июнь – 0,27; июль – 2,35; август – 1,44

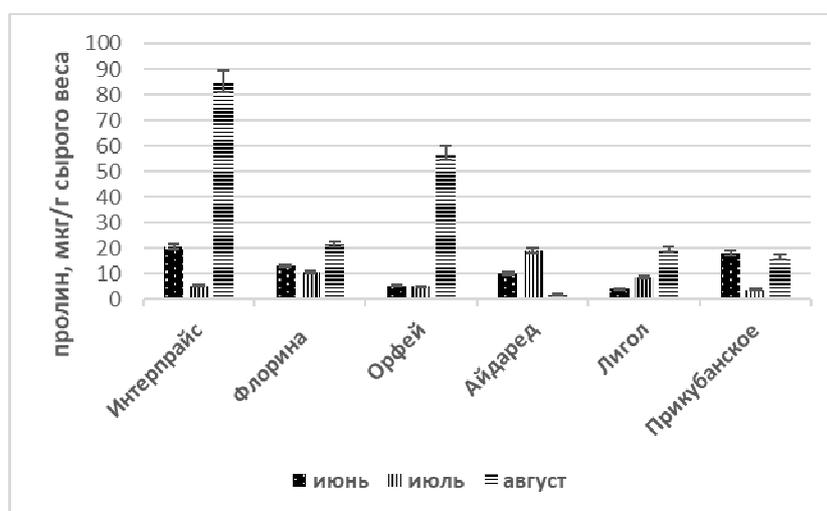


Рис. 6. Динамика содержания пролина в листовых тканях яблони в течение летнего вегетационного периода 2021 г.
НСР_{0,5}: июнь – 1,31; июль – 2,71; август – 1,83

Выводы. Выявлены сортовые различия физиолого-биохимических изменений листа, характеризующие адаптационную устойчивость яблони к повреждающим стрессорам летнего периода. Адаптация сортов яблони к недостаточной водообеспеченности и повышенным температурам достигается за счет увеличения фракции связанной воды в общем содержании воды, увеличения доли каротиноидов в пигментном составе листа.

Установлено, что самые высокие коэффициенты соотношения связанной и свободной форм воды (5,1-5,4) обуславливающие устойчивость к засухе, отмечены в июле, как наиболее экстремальном у сортов Интерпрайс, Лигол, Прикубанское.

Выявлено, что у сорта Орфей содержание суммы хлорофиллов было более стабильным в течение лета в сравнении с другими изучаемыми сортами, и свидетельствовало о повышенной адаптивности листовых тканей. Самые низкие показатели соотношения суммы хлорофиллов и каротиноидов (1,29; 1,89; 1,76) выявлены у сортов Интерпрайс Флорина, Прикубанское, активировавших механизм устойчивости за счет увеличения доли каротиноидов. Количество органических кислот и пролина у всех изучаемых сортов увеличивалось в августе, когда они максимально внесли свой вклад в осмотическую коррекцию защиты клеток от жары и недостатка воды.

Установлено, что по физиолого-биохимическим исследованиям сорта яблони Интерпрайс, Прикубанское проявили себя наиболее адаптивными в сравнении с другими изучаемыми сортами в условиях летнего периода 2021 г. и рекомендуются для возделывания в Краснодарском крае.

Литература

1. Ненько Н.И., Киселева Г.К., Ульяновская Е.В., Караваева А.В., Схаляхо Т.В. Водный обмен и пигментный состав листьев яблони в связи с засухой [Электронный ресурс] // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2021. № 69(3). С. 123-137. URL: <http://journalkubansad.ru/pdf/21/03/10.pdf>. DOI: 10.30679/2219-5335-2021-3-69-123-137 (дата обращения: 18.05.2022).
2. Ненько Н.И., Киселева Г.К., Ульяновская Е.В., Караваева А.В., Схаляхо Т.В. Физиолого-биохимические механизмы ответа различных сортов яблони на жару и засуху [Электронный ресурс] // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2021. № 70(4). С. 115-128. URL: <http://journalkubansad.ru/pdf/21/04/11.pdf>. DOI: 10.30679/2219-5335-2021-4-70-115-128 (дата обращения: 18.05.2022).
3. Reddy A.R., Chaitanya K.V., Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants / Journal of Plant Physiology. – 2004. – V. 161. – P. 1189-1202 doi: 10.1016/j.jplph.2004.01.013
4. 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>
5. Tworokoskia T., Faziob G., Glenna M. Apple rootstock resistance to drought // Scientia Horticulturae. – 2016. – V. 204. – P. 70-78. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.01.047>
6. 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](https://doi.org/10.4236/ajps.2019.105051) // American Journal of Plant Sciences. – 2019. – № 10(5). – P. 709-722 <http://doi.org/10.4236/ajps.2019.105051>
7. 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.
8. Gururani M.A., Venkatesh J., Tran L.S.P. Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition // Mol. Plant. – 2015. – №8. – P. 1304-1320.
9. Кушниренко М.Д., Курчатова Г. П., Бондарь Е.М., Гончарова Э.А. Водный обмен яблони. Кишинев: «Штиинца», 1970. 220 с.
10. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высшая школа, 1975. 392 с.
11. Современные инструментально-аналитические методы исследования плодовых культур и винограда (под общ. ред. Н.И. Ненько). Краснодар, 2015. 115 с.
12. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М., 1979. 463 с.
13. Li Z., Wang M., Yang Y., Zhao S., Zhang Y., Wang X. Effect of composted manure plus chemical fertilizer application on aridity response and productivity of apple trees on the loess plateau, China // Arid Land Research Manage. – 2017. – № 31 (4). – P. 388-403 DOI: [10.1080/15324982.2017.1344332](https://doi.org/10.1080/15324982.2017.1344332)
14. Колупаев Ю.Е., Вайнер А.А., Ястреб Т.О. Пролин: физиологические функции и регуляция содержания в растениях в стрессовых условиях // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія. 2014. Вып. 2. С. 6-22.