

УДК 634.2+581.1:58.036.5

В. И. Авдеев**Проблемы устойчивости плодовых растений к гипотермии**

Приводится критический анализ исследований по устойчивости плодовых и других древесных растений к низким температурам (гипотермии) в зимнее время и во время вегетации. Выделены наиболее проблемные вопросы, предлагаются пути их решения.

Ключевые слова: гипотермия, виды растений, механизмы устойчивости.

По проблемам морозостойкости, в целом зимостойкости и устойчивости растений к заморозкам опубликовано огромное число научных работ. Но эта проблема не перестает быть актуальной, ибо существует цикличность в смене климатических условий, а человек интродуцирует и вводит в культуру ценные виды, формы и сорта растений, произрастающие в более южных условиях. Нет сомнений, что проблема устойчивости растений к гипотермии тесно связана с жаростойкостью (гипертермией) и засухоустойчивостью растений, поскольку в зимнее время подмерзают в первую очередь растения, ослабленные летом. Но механизмы этих двух фитоадаптаций особые, требуют отдельного анализа.

Давно известно, что растения развивают максимальную устойчивость к гипотермии, особенно к низким зимним температурам (морозам), находясь лишь в состоянии органического (глубокого, эндогенного) покоя. Одним же из решающих факторов вхождения древесных растений в такой покой является короткий фотопериод, которому подвергаются растения в конце вегетации, ближе к осени. Так, было установлено, что, например, абрикос может входить в эндогенный покой и при непрерывном освещении, однако для этого требуется длительная вегетация (6—7 месяцев). Наивысшая морозостойкость (ниже -40°C) возникает при сочетании обычного периода вегетации (3—4 месяца) с нормальным прохождением первой фазы закаливания абрикоса при низких положительных температурах за 30 суток [1]. Отсюда понятно, что южные абрикосы при более длительном фотопериоде и естественном освещении на севере для вхождения в покой вынуждены затягивать вегетацию при благоприятных температурных условиях. Если же их нет, вегетация прерывается, нет накопления достаточного количества питательных и защитных веществ, что приводит к чрезвычайно плохому вызреванию тканей, тем самым к резкому снижению морозостойкости и к последующей гибели растений. Недавно А. М. Голубевым предложены гипотезы об особых биохимических механизмах морозо- и заморозкоустойчивости абрикоса — новой северной культуры [2, 3 и др.]. На верных и сомнительных сторонах этих гипотез далее остановимся подробнее.

Эти данные подтверждают известные наблюдения о решающей роли в подготовке к зимовке не только фотопериода, а в большей мере суберинизации и лигнификации (вызревания) тканей. Из других важных факторов называется дефицит влаги, ночные похолодания, высокотемпературный стресс, которые, в свою очередь, индуцируют биосинтез абсцизовой кислоты (АБК). Хорошо известно, что АБК — это природный ингибитор роста, он адаптирует растения к стрессу [4]. Дефицит же влаги снижает в растениях долю свободной воды, тем самым уменьшает риск гибели клеток зимой от избыточного образования льда в межклетниках. Но надо учитывать, что недостаток влаги летом резко нарушает жизненные процессы и не способствует подготовке растений к зиме [1]. Очевид-

© Авдеев В. И., 2014

но, что в этих гипотезах речь может идти лишь о недопустимости избыточного орошения растений абрикоса осенью.

В работах А. М. Голубева уточняется список веществ, участвующих в процессах формирования зимостойкого абрикоса. Известно, что у древесных растений в течение лета накапливаются крахмал и гемицеллюлозы, которые на первой фазе закаливания выпадают до сахаров, что приводит к накоплению затем масел и самых различных защитных веществ [1]. Среди этих веществ хорошо известны эндогенные регуляторы роста растений, а также белковый ингибитор протеиназ (БИП), который, по мнению А. М. Голубева, является самым важным для поддержания эндогенного покоя. Этот автор считает, что у морозостойких абрикосов накопление крахмала имеет максимум в начале лета, а максимум масел отмечается, следовательно, лишь в осенне-зимний период. У морозостойких сортов и форм абрикоса, по его данным, было отмечено максимальное накопление масел. Но, например, в условиях горного Бадахшана (Западный Памир, юго-восток Средней Азии) как у очень морозостойкого местного сорта абрикоса Савзнулак, так и у слабоморозостойкого сорта-интродуцента Шалах были отмечены максимумы крахмала в марте (начало вегетации) и в сентябре (ее завершение), а летом его содержание в побегах резко падает, почти исчезая во время цветения. По этим данным, такой же тренд имеет и сумма растворимых сахаров (глюкоза, фруктоза, сахароза), но их максимум приходится на апрель (перед цветением), снижаясь в 1,8 раза (у сорта Савзнулак) до 2,4 раза (у сорта Шалах) во время цветения [5]. По данным З. Я. Ивановой [6], на юге Западной Сибири максимум крахмала имеет место также в конце весны (конец апреля — май) как у незимостойких видов (тамарикс, мирикария), так и высокозимостойких (ива Ледебура). При этом зимой у всех видов растений крахмал почти исчезает. Второй максимум крахмала отмечается также в конце лета (конец июля — август) у незимостойких и в начале осени (август — сентябрь) у наиболее зимостойких видов. Как видно, эти данные не подтверждают представления А. М. Голубева. Поэтому нужны уточняющие по видам растений исследования.

По данным М. В. Каньшиной [7], с зимостойкостью у годичных побегов сортов черешни наблюдается высокая положительная связь таких показателей, как водоудерживающая способность и импеданс тканей, динамика крахмала и олигосахаридов (сахарозы, раффинозы и др.). Такая же связь динамики сахаров и зимостойкости выявлена на сортах вишни [8]. Е. А. Яблонский [9] в условиях Крыма исследовал различные биохимические и физиологические процессы, протекающие у разных видов и сортов сливовых растений (абрикос, персик, миндаль, слива и алыча, черешня и вишня) при воздействии низких температур. Так, у более зимостойких южных сортов слабо изменяются такие показатели, как отношение белкового азота к небелковому, содержание воды, сахаров и свободных аминокислот в генеративных почках, содержание воды, крахмала, общего азота в побегах. Даже различные сорта в пределах одного вида растений ведут себя неодинаково, поэтому данные могут не совпадать [9].

В новых представлениях А. М. Голубева излишне считается, что ткани растений на зиму впадают в состояние типа анабиоза, изолируясь от внешней среды. Но это совсем не так. Даже мощные внешние покровы не предохраняют растения от попадания патогенов, ибо в тканях всегда возникают различного происхождения «бреши». Напротив, в течение зимы у абрикоса проходят хотя и медленные, однако все же заметные процессы обмена веществ, в частности дыхание, растет оводненность цветковых почек [9]. По данным К. А. Сергеевой [10], у древесных растений на протяжении эндогенного покоя снижается интенсивность дыхания и чрезвычайно сильно возрастает водоудерживающая способность. По этим же данным, в течение зимы, но особенно ближе к весне, волнообраз-

но нарастают интенсивность дыхания, оводненность, однако падает водоудерживающая способность ветвей разного возраста.

Интересным является представление А. М. Голубева о выдающейся роли гигроскопических белков-дегидринов в замерзшем растении. Эти белки резко повышают водоудерживающую способность клеток, не давая развиваться избыточным и губительным для клеток и тканей центрам кристаллизации льда. Но мнение о механизме перехода в клетках воды в связанное состояние неточно. В замерзшем растении доля связанной воды растет за счет выхода в межклетники свободной воды [1]. Интересны также представления о белковой репрессии ядерной ДНК в меристемах почек в течение эндогенного покоя [10]. Этих данных почти нет, необходимо провести такого типа исследования.

Следует также проверить тезис о резком спаде дыхания у клеток за счет кислорода, расходующегося на свободнорадикальное окисление БИП в конце эндогенного покоя [2, 3]. Необходимо назвать температуры, при которых идет синтез и распад БИП, синтез дегидринов, а также синтез пролина и оксипролина, которые на фоне распада БИП в конце зимы — начале весны сдерживают процессы вегетации. Такие термины, как «низкие температуры», не проясняют существа дела, поскольку низкие положительные температуры бывают осенью и весной. О росте в конце эндогенного покоя содержания пролина и оксипролина в почках зимостойких древесных видов сообщала и К. А. Сергеева [10]. Отметим, что на сортах черешни установлено сдерживающее влияние на пробуждение в конце зимы и весной цветковых почек аминокислоты аргинин, а не пролина [7]. Не вполне ясна сезонная связь жасмоновой кислоты (ЖК) и этилена, способствующих синтезу БИП при вхождении растений в покой, и участие этих веществ, а также ряда белков в фитоиммунитете. Ведь известно [4], что синтез ЖК и этилена является одним из важнейших и обычных ответов инфицируемой клетки на внедрившийся в нее патоген (это так называемая реакция сверхвысокой чувствительности, или СВЧ-реакция). Поэтому синтез ЖК, этилена является частью врожденного иммунитета клетки. ЖК контролирует в инфицированной клетке, а летучий метилжасмонат через воздушную среду сообщает неинфицированным растениям приобретенный иммунитет. Для абрикоса и других растений было бы важным выявить биохимическую и физиологическую связь этих типов иммунитета со сроками и протеканием эндогенного покоя.

Выдвинуто также предположение о наличии у ряда сортов, форм абрикоса низкочувствительных к теплу гидролитических ферментов (ГФ). Эти ГФ до конца покоя растений ингибируются с помощью БИП, пролина и оксипролина. При распаде ингибиторов «теплолюбивые» ГФ вызывают позднее цветение у абрикоса, что позволяет избежать заморозков [2, 3]. Однако надо заметить, что низкая чувствительность к теплу («теплолюбивость») ГФ, сохранившаяся к фазе цветения, как и, отчасти, быстрая экспрессия стрессовых генов, — это вовсе не признак морозостойкости, а холодостойкости, устойчивости к заморозкам. То, что это важное направление в селекции, наглядно видно из ситуации с урожаем косточковых плодовых растений в Оренбуржье в 2014 г. В апреле сложилась редкая и очень неблагоприятная погода. Длительное время, особенно ночью, наблюдались заморозки на фоне начала вегетации растений. В итоге во многих районах цветковые почки погибли (г. Орск, пгт Энергетик и др.) или же цветки появились только на нижних ветвях, ближе к теплым испарениям почвы, или, что реже, слабо цвели деревья целиком (рис. 1).

Причина в том, что на этих растениях в силу формирования пестика цветка непосредственно перед цветением (в апреле) цветки оказались неоплодотворенными и завязи затем опали. Лучший урожай (1—2 балла по 5-балльной шкале) отмечен лишь на юго-востоке Оренбуржья, где растут самые засухоустойчивые абрикосы [11], и на отдельных

деревьях абрикоса в других районах Оренбуржья. Вот такие формы и сорта абрикоса представляют интерес для селекции и изучения различных веществ-ингибиторов цветения. В 2014 г. наблюдается очень слабый урожай у сливы и резко сниженный урожай у многих сортов, форм вишни.



Рис. 1. Ослабленное цветение местного абрикоса после зимовки

Изучение процессов адаптации растений порождает и другие вопросы. Например, почему летом у абрикоса при длительном световом дне, высокой влажности и температуре возникает торможение роста и вообще существуют «волны роста»? Ведь это явление происходит не только с плодоносящими деревьями, могущими летом переходить к закладке цветковых почек, а поэтому тратить на них питательные вещества, но и с молодыми сеянцами. Возможно, что этот процесс тесно связан с температурными стрессами, вызывающими синтез ингибиторов роста. Так, например, известно, что у древесных растений имеется весенне-летний максимум фенольных соединений, обуславливающий подавление роста побегов, их одревеснение, заложение на них почек [12]. Этот феномен, его изучение представляет научный и практический интерес.

Среди разных плодовых растений издавна известны коллатеральные (групповые, множественные) почки. Когда этих почек много, то часть из них уходит в зиму с недоразвитыми частями цветка. В селекции абрикоса на юге этой недоразвитости почек придают важное значение, ибо такие почки обладают повышенной зимостойкостью. Так, Р. Г. Ноздрачева [13] выявила, что в условиях Воронежской области недоразвитые почки абрикоса, возникшие на побегах второй волны роста, перезимовывают лучше, чем почки первой (основной) волны роста. Однако севернее, в Московской области, замечено, что такие почки зимой часто вымерзают, поскольку их недоразвитость связана с низкой обеспеченностью питательными веществами [14]. А. М. Голубев [15] считает, что формы и сорта абрикоса, образующие недоразвитые почки, перспективны для селекции, так как часть коллатеральных почек выдерживает критические морозы. Если такие абрикосы дают хорошие урожаи, то это действительно так. Вспомним, что у обычных абрикосов значительная часть цветков дефектна, другие вовсе не опыляются, а урожай формируют менее 10% имеющихся на растении цветков.

Список использованной литературы

1. Туманов И. И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М. : Наука, 1979. 352 с.

2. Голубев А. М. Зимостойкость плодовых почек и пути ее повышения // Достижения и перспективы развития селекции, возделывания и использования плодовых культур : материалы междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию Никитского ботанического сада. Ялта, 2011. С. 82—85.
3. Голубев А. М. Гибридизация в повышении зимостойкости абрикоса // Приемы повышения адаптивности косточковых культур, вопросы осеверения и расширения границ садоводства. Челябинск : НПО ООО «Сад и огород», 2011. С. 138—140.
4. Лутова Л. А., Проворов Н. А., Тиходеев О. Н. и др. Генетика развития растений. СПб. : Наука, 2000. 540 с.
5. Мамадризохонов А. М., Зеваршоев Д., Одилбеков К. Углеводный обмен побегов абрикоса в связи с их зимостойкостью в условиях Западного Памира // Известия АН Таджикской ССР. Отделение биол. наук. 1982. № 4. С. 65—70.
6. Иванова З. Я. Биологические основы и приемы вегетативного размножения древесных растений стеблевыми черенками. Киев : Наукова думка, 1982. 388 с.
7. Каньшина М. В. Зимостойкость и экологическая адаптация сортов черешни в условиях юга Нечерноземного региона // Косточковые культуры в садоводстве и декоративном озеленении : сб. материалов IV Всерос. съезда садоводов. Челябинск : НПО ООО «Сад и огород», 2012. С. 48—52.
8. Федотова И. Э., Острикова О. В., Колесникова А. Ф. Исследование динамики сахаров в побегах и почках вишни в период покоя в связи с зимостойкостью // Приемы повышения адаптивности косточковых культур, вопросы осеверения и расширения границ садоводства : сб. материалов междунар. симпозиума. Челябинск : НПО ООО «Сады России», 2011. С. 59—61.
9. Яблонский Е. А. Физиологические основы зимостойкости косточковых плодовых культур в Крыму : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1976. 40 с.
10. Сергеева К. А. Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений. М. : Наука, 1971. 176 с.
11. Саудабаева А. Ж. Формовое разнообразие на юго-востоке, молекулярно-биологические особенности *Armeniaca Scop.* Оренбуржья : дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2013. 127 с.
12. Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М. : Наука, 1974. 254 с.
13. Ноздрачева Р. Г. Агробиологическое обоснование возделывания промышленной культуры абрикоса в Воронежской области : автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Краснодар, 2008. 49 с.
14. Скворцов А. К., Крамаренко Л. А. Абрикос в Москве и Подмосковье. М. : Т-во науч. изданий КМК, 2007. 188 с.
15. Голубев А. М. Селекция абрикоса в Саратове // Сады России. 2010. № 1. С. 42—48.

Поступила в редакцию 15.08.2014 г.

Авдеев Владимир Иванович, доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
E-mail: avdeev_vl_iv@mail.ru

UDC 634.2+581.1:58.036.5

V. I. Avdeev

Problems of fruit plants immunity to hypothermia

The article draws a critical analysis of research on the immunity of fruit and other woody plants to low temperatures (hypothermia) in winter and during the growing season. The most pressing issues are indicated and the ways of solving them are offered.

Key words: hypothermia, plants, mechanisms of immunity.

Avdeev Vladimir Ivanovich, Doctor of Agricultural Sciences, Professor
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: avdeev_vl_iv@mail.ru