



**Т. Н. Дорошенко
Н. В. Захарчук
Д. В. Максимцов**

**Устойчивость плодовых
и декоративных растений
к температурным стрессорам:
диагностика и пути повышения**



УДК 634.1+635.9]:631.524.85

ББК 42.3

Д 69

Р е ц е н з е н т ы:

С.Б. Криворотов – доктор биологических наук, профессор кафедры биологии и экологии растений Кубанского государственного университета

А.В.Проворченко - доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры плодоводства Кубанского государственного аграрного университета

Дорошенко Т.Н.

Устойчивость плодовых и декоративных растений к температурным стрессорам: диагностика и пути повышения: Монография / Т.Н.Дорошенко, Н.В.Захарчук, Д.В. Максимцов – Краснодар: Кубанский ГАУ, 2014. - 1 с.

Описаны возможные механизмы проявления у различных садовых растений устойчивости к низким отрицательным и высоким температурам. Представлена система диагностики устойчивости сортов плодовых и декоративных культур к весенним заморозкам и перегреву, а также инновационные приемы ее повышения.

Монография рассчитана на широкий круг читателей: студентов ВУЗов сельскохозяйственного профиля, аспирантов, научных сотрудников, а также специалистов-садоводов.

ISBN 978-5-94672-816-4

© Т.Н.Дорошенко, Н.В.Захарчук,
Д.В. Максимцов, 2014

ВВЕДЕНИЕ.....	6
1. ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕПЛА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ФАКТОРА.....	9
2. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ САДОВЫХ РАСТЕНИЙ....	17
2.1 Особенности процесса закаливания и формирования морозоустойчивости у плодовых растений	17
2.2 Повреждение плодовых растений низкими отрицательными температурами.....	33
2.3 Заморозки и садовые растения.....	42
2.4 Садовые растения и высокие температуры.....	49
3. ДИАГНОСТИКА УСТОЙЧИВОСТИ САДОВЫХ РАСТЕНИЙ К НИЗКИМ ОТРИЦАТЕЛЬНЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ.....	66
3.1 Оценка морозоустойчивости плодовых растений...	66
3.2 Особенности адаптации садовых растений к весенним заморозкам	70
3.2.1 Диагностика устойчивости растений яблони и черешни к весенним заморозкам.....	71
3.2.2 Особенности адаптации растений чайно-гибридной розы к кратковременному понижению температуры в весенний период.....	87

4. УСТОЙЧИВОСТЬ САДОВЫХ РАСТЕНИЙ К ВЫСОКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ И ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ У НИХ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО СТРЕССА.....	92
4.1 Защитно-приспособительные реакции плодовых и декоративных растений на действие высоких температур. Возможности диагностики жароустойчивости	92
4.2 Особенности проявления окислительного стресса у растений яблони и чайно-гибридной розы в неблагоприятных условиях летнего периода.....	118
5. ПРИЕМЫ ПОВЫШЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ САДОВЫХ РАСТЕНИЙ К ТЕМПЕРАТУРНЫМ СТРЕССОРАМ ВЕСЕННЕ-ЛЕТНЕГО ПЕРИОДА.....	125
5.1 Влияние бора на адаптивные возможности растений яблони при действии весенних заморозков.....	125
5.2 Прием повышения заморозкоустойчивости растений черешни при действии весенних заморозков	128
5.3 Агроприемы повышения устойчивости садовых растений к высокотемпературному стрессу.....	145
5.3.1 Роль бора в повышении жароустойчивости растений яблони.....	145

5.3.2 Влияние кальция на жароустойчивость садовых растений.....	148
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	157
ЛИТЕРАТУРА.....	159

ВВЕДЕНИЕ

Садоводство – важнейшая составная часть агропромышленного комплекса России. Основное ее назначение – производство и обеспечение населения витаминизированными продуктами питания для поддержания и сохранения здоровья. Однако обеспеченность плодами для употребления в свежем виде удовлетворена в отдельных регионах лишь на 43,4% (Егоров Е.А., 2006). Именно поэтому большое и постоянное внимание уделяется дальнейшему развитию отрасли.

В связи с уникальными почвенно-климатическими условиями одного из основных регионов юга России - Краснодарского края здесь удается выращивать многие плодовые культуры: семечковые, косточковые, орехоплодные, ягодные и т.д. Ведущей семечковой породой региона является яблоня, на долю которой в структуре семечковых культур отводится 92% площади (Егоров Е.А., 2012) . Среди косточковых культур наиболее широкое распространение получили слива домашняя (40%

площадей косточковых культур) и черешня (25% площадей) (Егоров Е.А., 2012).

Кроме того, в последние годы много внимания уделяется вопросам озеленения территорий различных населенных пунктов. Сегодня на рынке появляется множество сортов и форм декоративных растений, максимально сочетающих в себе зимостойкость, устойчивость к болезням и высокую декоративность (Тыщенко Е.Л., 2005). По красоте, нежному и приятному аромату, продолжительности цветения, разнообразной окраске первое место среди большинства декоративно-цветущих растений занимают розы (Воронцов В.В., 2007).

Перед садоводами России стоят задачи не только увеличения объемов производства плодов, озеленения и благоустройства территорий, но и формирования устойчиво функционирующих многолетних насаждений, высокодекоративных и высокоэффективных в экономическом отношении растительных сообществ.

Однако решение поставленных задач сдерживается довольно частыми проявлениями во многих агроклиматических районах России различных

температурных стрессоров, в частности весенних заморозков и высоких температур воздуха в летний период. В связи с этим изучение механизма ответа садовых растений на повреждающее воздействие, а также разработка приемов, повышающих устойчивость плодовых и декоративных растений к действию стрессоров, являются весьма актуальными.

Решению этих вопросов и посвящена настоящая монография. В ней обобщены результаты исследований, полученные на кафедре плодоводства Кубанского государственного аграрного университета, а также данные отечественной и зарубежной литературы. Авторы выражают глубокую признательность доктору биологических наук С.Б. Криворотову и доктору сельскохозяйственных наук А.В.Проворченко за ценные замечания и пожелания, которые были сделаны при чтении и рецензировании рукописи.

1. ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕПЛА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ФАКТОРА

Многочисленными экспериментами установлено, что все живые организмы, населяющие Землю, существуют не сами по себе, а непосредственно зависят от окружающей среды и часто испытывают на себе ее воздействие. Теоретическую основу таких исследований составляет закон единства организма и окружающей среды В. И. Вернадского (Дорошенко Т.Н., 2002).

Окружающая среда – это материальные тела, явления и энергии, оказывающие влияние на живые организмы (Горышина Т.К., 1979). Элементы окружающей среды, влияющие (позитивно или негативно) на протяжении хотя бы одной из фаз их индивидуального развития, являются экологическими факторами среды (Бродский В.А., 2000). Они подразделяются на абиотические (климатические – свет, тепло, воздух, влага; эдафические – почвы; топографические – условия рельефа), биотические (связанные с влиянием живых существ), и антропогенные (связанные с деятельностью человека).

В случае если какой-либо из факторов, составляющих условия существования, имеет пессимальное значение, то он ограничивает действие остальных факторов и определяет конечный результат действия окружающей среды на растение. Изменить этот результат можно только воздействием на ограничивающий или лимитирующий фактор.

На рост и продуктивность садовых растений заметное влияние оказывают многие факторы окружающей среды.

Между тем тепловой режим является одним из определяющих в обосновании размещения плодовых и декоративных культур по различным зонам и эффективности эксплуатации многолетних насаждений.

Тепловое состояние окружающей среды и самих организмов характеризуют через их температуру.

Для характеристики тепловых условий жизни растений важно знать не только общее количество тепла, но и его распределение во времени, от которого зависят возможности вегетационного периода. Годовую динамику тепла хорошо отражает ход среднемесячных (или среднесуточных) температур, неодинаковый на

разных широтах и при разных типах климата, а также динамика максимальных и минимальных температур.

Для юга России характерны значительные годовые амплитуды колебания температуры. Особенно часто резкие перепады отрицательных и положительных температур наблюдаются в феврале (так называемые «февральские окна»). В это время повреждаются и гибнут цветковые почки косточковых культур, находящиеся в фазе набухания или распускания.

Однако анализ таких погодных явлений за период 1972 - 2011 гг. показал, что начиная с 2000 г. наблюдается тенденция сокращения частоты проявления «февральских окон» с колебаниями температур более 30°C (Драгавцева И.А., 2011).

Границы вегетационного сезона определяются продолжительностью безморозного периода, частотой и степенью вероятности весенних и осенних заморозков.

По обеспеченности растений теплом различают четыре основных термических пояса: тропический, субтропические, умеренные и холодные.

Для оценки количества тепла, получаемого растением за весь период вегетации или его отдельный отрезок служит показатель «сумма температур» (или)

«сумма эффективных температур» - $(\sum t^{\circ})$ за определенное время. Для его подсчета суммируются ежедневные превышения среднесуточной температуры воздуха (t°) над определенной условной величиной ($t^{\circ}n$). Эта величина соответствует нижнему температурному порогу вегетации или определенной фенологической фазы (Горышина, Т.К. 1979).

Считают (Горышина Т.К., 1979), что пороговая температура начала весенних явлений для большинства растений умеренных широт составляет 5°C .

Для яблони оптимальная сумма среднесуточных положительных температур за период вегетации (от набухания почек до листопада) составляет 2700 - 2900 $^{\circ}\text{C}$.

Сумма среднесуточных температур выше $+5^{\circ}\text{C}$, требующаяся яблоне в период от набухания почек и начала цветения до созревания плодов, составляет: 1500 $^{\circ}\text{C}$ для летних, 1800 $^{\circ}\text{C}$ для осенних и 2000 $^{\circ}\text{C}$ для зимних сортов (Агроуказания по плодовым и ягодным культурам для Краснодарского края, 1974).

В общих чертах скорость сезонного развития пропорциональна накопленной сумме температур (например, медленное развитие растений в холодную и

затяжную весну или «взрывное» начало весны при сильной волне тепла). От общей закономерности есть ряд отступлений. В частности, слишком высокие суммы температур уже не ускоряют, а тормозят развитие.

Вполне очевидно, что более теплолюбивые породы и сорта требуют более продолжительного вегетационного периода.

Его продолжительность и температурный режим оказывают влияние не только на продуктивность плодовых культур и качество урожая. От этих факторов в значительной мере зависит устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды. Так, при недостатке тепла плодовые растения не успевают закончить свое развитие, древесина их не вызревает, в результате чего они не могут полностью пройти этапы осеннего и раннезимнего закаливания к отрицательной температуре.

У большинства плодовых пород умеренного климата нормальный рост и интенсивное проявление всех фенологических фаз (цветение, рост, завязывание плодов, их созревание и др.) вегетации отмечаются при 15-30°C. Однако наибольшая чувствительность к теплу у растений бывает во время цветения и первые дни

развития плодов. Если в этот период среднесуточная температура опускается ниже 14-15°C, заметно уменьшается количество семян в плодах и снижается урожайность.

И.А. Коломиец (1976) установил, что в период закладки генеративных почек для яблони необходима среднесуточная температура в пределах 18-20°C. При таких условиях не только увеличивается число цветков в почке, но и происходит закладка генеративных почек в пазухах листьев на побегах, чего не бывает при более низкой температуре.

Следовательно, у плодовых пород отмечается по крайней мере два критических периода в их отношении к теплу. Оба они связаны с развитием генеративных органов. Причем в первом случае критический период определяется оплодотворением и развитием зародыша, а во втором - связан с закладкой цветковых почек (Агафонов Н.В., 1979; Куренной Н.М., Колтунов В.Ф., Черепяхин В.И., 1985).

Оптимальные среднесуточные температуры фазы созревания плодов +22°C...+30°C. Фактически температура в течение летних фаз развития растений,

как правило, превышает эти показатели (Дорошенко, Т.Н., 2002).

Для начала роста корней плодовых растений требуется, чтобы почва прогрелась до 4-5°C. Причем наиболее интенсивно они растут и функционируют при температуре 7,0-20,5°C. При повышении же температуры до 25-30°C рост корней прекращается, а их жизненные функции тормозятся (Черепяхин В.И., Бабук В.И., Карпенчук Г.К., 1991).

Приземный слой воздуха подвержен наиболее резким суточным колебаниям температур, которые в большей степени выражены над оголенной почвой.

Тепловой режим местообитания растений характеризуется на основе измерений температуры непосредственно в растительном покрове. В травянистых сообществах измерения делают внутри и на поверхности травостоя, а в многолетних насаждениях, где существует определенный вертикальный градиент температуры, - в ряде точек на разных высотах (Горышина Т.К., 1979). При этом важное значение имеет не только общее количество тепла, необходимого для нормального роста и развития

растений, но и устойчивость последних к низкой отрицательной и высокой положительной температуре.

2. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ САДОВЫХ РАСТЕНИЙ

2.1 Особенности процесса закаливания и формирования морозоустойчивости у плодовых растений

Эффективное развитие отрасли в основных промышленных районах страны часто осложняется рядом природных стресс-факторов, среди которых наиболее серьезными являются периодически повторяющиеся суровые зимы, приносящие большой вред садам и плодовым питомникам. Отмечено (Соловьева М.А., 1988), что катастрофические зимы, когда гибель растений достигает огромных размеров, случаются раз в десять лет. Вместе с тем повреждение плодовых насаждений морозами в той или иной степени наблюдается почти ежегодно. Поэтому проблема зимостойкости плодовых культур в нашей стране весьма актуальна.

Зимостойкость - это устойчивость растений к повреждающим факторам зимнего периода.

Работами крупных отечественных и зарубежных физиологов (Максимов Н.А., 1913; Brierly, 1947 и др.) выделено шесть повреждающих факторов: повреждения

морозом, выпревание, зимнее иссушение, вымокание, выпирание и повреждения от ледяной корки (рисунок 1). Все эти явления бывают каждую зиму. Однако



Рисунок 1 – Ледяная корка на деревьях, март 2014 г.

повреждения садов от них случаются только в зимы, которые принято называть критическими. Так, в Подмосковье примерно один раз в 25 лет бывает мороз - 40°C, и эту величину здесь относят к критической (Кичина В.В., 1999).

В южном регионе садоводства сильное повреждение садовых растений низкими температурами воздуха наблюдается 1 - 2 раза в десять лет (Драгавцева И.А., Коровин А.И., 1984).

В обзорах литературы по зимостойкости плодовых и ягодных культур (Тюрина М.М., 1975; Савельев Н.И., 1998 и др.) отмечено, что в европейской части России во всех зонах товарного садоводства более 98% всех зимних повреждений плодовых растений приходится на повреждения от морозов. Представленный фактический материал убедительно показывает, что зимостойкость плодовых растений в этой части Российской Федерации почти полностью определяется их морозоустойчивостью - биологическим свойством переносить низкие отрицательные температуры.

Что же касается других повреждающих факторов зимнего периода, то на указанных территориях они не

достигают опасного уровня. Поэтому растения вполне справляются с ними.

Например, в отдельных публикациях (Кичина В.В., 1999; Тарова З.Н. и др. 2013) есть упоминание о выпревании кольца коры в нижней части штамба клоновых подвоев яблони, у сливы уссурийской, некоторых диких видов миндаля, смородины черной, отдельных видов абрикоса и вишни. Происходит это в разных зонах России, но относится только к редким видообразцам.

В целом же выпревание серьезной проблемы для практического плодоводства в европейской части России до сих пор не представляло.

При небольших морозах из-за сильных ветров и неспособности корневой системы поддерживать влажность надземных органов отмечается иссушение тканей.

Точно так же при неправильном местоположении плодового питомника может быть выпирание в школке семянцев и первом поле питомника (Кичина В.В., 1999).

Устойчивость плодовых растений к отрицательной температуре в значительной мере зависит от температурного и светового режимов, от

количества осадков и их распределения в течение вегетационного периода. Этими факторами определяется не только общее развитие плодовых растений, но и своевременное прекращение их роста, что необходимо для «вызревания» древесины и прохождения процесса закаливания, обуславливающих их подготовку к перезимовке.

Процесс закаливания состоит из двух фаз (Туманов И.И., 1940; 1960). Первая фаза закаливания протекает в первой половине осени. Решающее влияние на ее прохождение оказывают постепенное понижение температуры до низкой положительной и хорошее освещение, благоприятствующее фотосинтезу.

При снижении температуры у плодовых деревьев происходит интенсивный гидролиз крахмала, в результате чего последний превращается в жиры и осмотически активные соединения, прежде всего в различные сахара, являющиеся защитными веществами (они ослабляют процессы денатурации белковых веществ при замораживании и стабилизируют структуру протоплазмы). При закаливании происходят сложные изменения физиологического состояния растений: увеличивается водоудерживающая способность

коллоидов, уменьшается содержание наиболее легкообмениваемой и подвижной, свободной формы воды.

Видимо, именно поэтому содержащие большое количество воды зимующие травянистые растения содержат в клетках больше сахаров, чем менее оводненные морозоустойчивые кустарники и древесные растения. Для последних более эффективным является не сохранение воды в клетках в незамерзшем состоянии, как у трав, а своевременный отток её из протопласта в межклетники.

При закаливании происходит также упорядочение мембранной системы клетки, осуществляется структурная перестройка протопласта, способствующая повышению устойчивости к низким температурам. Согласно данным О.А. Красавцева (1972), у плодовых растений интенсивно происходит эта перестройка, характеризующая вторую фазу закаливания, при температуре минус 10-20°C.

Медленное охлаждение (закаливание) повышает морозоустойчивость растений, способствует образованию внеклеточного льда, увеличивает проницаемость протоплазмы.

При формировании холодо- и морозоустойчивости растений сахара выполняют криопротекторную функцию. Образование гликопротеидных комплексов предотвращает денатурацию белков, снижает их функциональную активность, повышая устойчивость. Кроме того, сахара служат основными субстратами для синтеза липидов и стресс-белков в процессе адаптации, а также репарации после действия мороза (Чиркова Т.В., 2002).

Липидные компоненты мембран наиболее чувствительны к действию отрицательных и низких положительных температур, в частности повышается общее содержание мембранных липидов, а также отношение концентраций полярных липидов и белков. Так, в листьях озимой пшеницы и ржи отношение липиды/белки мембран увеличилось после закаливания растений в 1,2 - 1,3 раза (Кошкин Е.И., 2010).

В процессе адаптации к низкотемпературному воздействию повышается содержание ненасыщенных жирных кислот мембранных липидов (Попов В.Н. и др., 2012). Синтезируются преимущественно длинноцепочечные ненасыщенные кислоты, главным образом линоленовая, концентрация которой, например,

в листовой паренхиме озимых злаков достигает 72% от суммы всех жирных кислот (Кошкин Е.И., 2010). У озимых злаков повышение содержания ненасыщенных жирных кислот было выявлено уже через 15 мин после действия закаливающей температуры 2°C.

Исследования изменения жирнокислотного состава липидов листьев и корней теплолюбивых растений табака при низкотемпературном закаливании (6 сут. при +8° С) показали (Попов В.Н. и др., 2012), что в результате закаливания листья, в отличие от корней, были способны значительно повышать свою холодоустойчивость. При этом в липидах листьев происходило повышение относительного содержания полиненасыщенных жирных кислот, сопровождавшееся снижением доли насыщенных и мононенасыщенных жирных кислот.

При закалочной температуре в клетках морозоустойчивых растений происходят существенные преобразования в ферментных системах, обеспечивающих тончайшую самонастройку метаболизма и повышающих их устойчивость к действию мороза.

Для морозоустойчивых растений важную роль играют антифризные белки, самым важным свойством которых является воспрепятствование разрастанию кристаллов льда до размеров, вызывающих летальный для клеток исход (Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю., 2005).

Оттепели уменьшают положительное влияние закалки. При благоприятном сочетании метеорологических факторов и постепенном снижении температуры осенью и зимой растения могут вновь закалиться, а при резком снижении температуры, как правило, погибают. Способность плодовых растений приобретать высокую устойчивость к низким температурам зависит от их физиологического состояния и генетической специфичности.

По данным М.А. Соловьевой (1976), наиболее устойчивые сорта яблони в фазе глубокого покоя повреждаются при температуре -42°C ; районированные на Украине сорта груши, сливы и вишни - при температуре минус $30-32^{\circ}\text{C}$, абрикоса - минус $26-28^{\circ}\text{C}$, персика - минус $24-26^{\circ}\text{C}$. Эти данные позволяют определить границы культуры при сопоставлении абсолютных и критических температур гибели соответствующих деревьев.

Наиболее полно потенциальная морозоустойчивость и в целом зимостойкость проявляются в конкретных условиях среды, в которых протекало формирование породы или сорта.

В течение зимы отмечают (Brierli, 1947; Кичина В.В. 1999; Тюрина М.М., 2000 и др.) четыре разных воздействия на плодовые растения низкими отрицательными температурами. В любом регионе каждое из таких воздействий имеет свои конкретные параметры, которые с некоторыми отклонениями повторяются в одной и той же местности столетиями.

Первое воздействие критическим морозом растения получают в конце осени - начале зимы. Это ранние морозы (в отдельные годы в Подмоскowie до -25°C , а в Краснодаре до $-19,7^{\circ}\text{C}$).

Второе воздействие низкими отрицательными температурами - это самые суровые для данного региона морозы в середине зимы (в Подмоскowie - 40°C , в Краснодарском крае -37°C). К этому виду воздействия относят только те морозы, которые бывают до длинных оттепелей. Они могут быть в декабре, январе или феврале. В эти сроки плодовые растения находятся в

покое (глубоком или вынужденном) и до оттепелей имеют максимальную закалку.

Третье воздействие - это кратковременный ночной мороз в период оттепели (под Москвой до -25°C , а под Краснодаром до -15°C). И хотя этот мороз сам по себе не очень сильный, но действует он на фоне суточного перепада температур очень жестко (дневная оттепель в Москве до 2°C , а под Краснодаром - от 5°C до 10°C и выше).

Четвертый тип воздействия - возвратные морозы, которые приходят через некоторое время после оттепелей и постепенного понижения температур. Бывают они в январе, и в феврале и даже в марте. Морозы такого типа могут быть довольно сильными (в Подмосковье до -35°C , а в Краснодарском крае - до -25°C).

Четвертый тип морозов обычно проявляется в завершении зимы. Однако в отдельные годы это воздействие может быть календарно и до наступления морозов по третьему типу или даже при отсутствии морозов во время оттепели (Еремин Г.В., 1988; Кичина В.В., 1999).

Учитывая совокупность сложных процессов, происходящих в плодовом растении в период зимовки, а также результаты экспериментов, ученые (Кичина В.В., 1999; Тюрина М.М., 2000 и др.) сформулировали представление о зимостойкости, как о многокомпонентном свойстве.

По их мнению, существует четыре основных компонента зимостойкости. Каждый из них - ответная реакция растения, устойчивость к определенному типу воздействия морозом. Как доказано, первый компонент зимостойкости - устойчивость сорта (сорто-подвойной комбинации) к ранним морозам в конце осени - начале зимы. Второй же компонент - величина максимальной его морозоустойчивости, развиваемой в закаленном состоянии к середине зимы.

Третий компонент зимостойкости свидетельствует о способности сорта сохранять устойчивость к морозам во время оттепелей, а четвертый - о его высокой устойчивости к возвратным морозам, наступающим через несколько дней после оттепелей.

Устойчивость сорта (сорто-подвойной комбинации) по первому и второму компонентам

зимостойкости традиционно определяют в первую очередь по подмерзанию древесины, а об устойчивости его по третьему компоненту судят по повреждениям коры и почек. Показано также (Кичина В.В., 1993; Тюрина М.М., 2000), что при действии возвратных морозов после оттепелей (четвертый компонент зимостойкости) подмерзают древесина, кора и почки.

Н.А. Максимов (1913) экспериментально показал, что при воздействии мороза в начале начинает замерзать вода, пропитывающая клеточные стенки, затем лед образуется в межклеточниках. Причинами же гибели растений является нарушение структуры протоплазмы, обусловленное совместным действием обезвоживания и механического давления льда, которое приводит к необратимому свертыванию коллоидных веществ протоплазмы и потере ею проницаемости.

У слабоморозоустойчивых растений лед образуется обычно внутри клеток, что приводит к их гибели (Красавцев О.А., 1972).

Последствием зимних стрессов являются многочисленные метаболические нарушения, проявляющиеся на последующих этапах годового цикла роста и развития растений и приводящие к

значительному снижению функциональной активности и хозяйственной продуктивности (Косулина Л.Г., 2013).

Основные компоненты зимостойкости сорта определяются погодными и климатическими условиями ареала. Причем в районах с устойчиво-морозной зимой (Нечерноземье, Центрально-Черноземные зоны и т.д.) на первое место выходит фактор развития высокой максимальной морозоустойчивости (второй компонент зимостойкости). Не менее важна здесь и устойчивость сорта к возвратным морозам после оттепелей - четвертый компонент (Кичина В.В., 1999).

В южных же регионах России с более мягкими зимами главенствующими являются первый, третий и четвертый компоненты зимостойкости плодовых растений (Дорошенко Т.Н., 2002).

Существенный урон плодоводству нанесен и январскими морозами 2006 года. В этом месяце в большинстве регионов Российской Федерации отмечено значительное понижение температуры воздуха. Длительные, в течение 10-12 дней, морозы зафиксированы на всех территориях основного размещения плодовых культур юга России: в Краснодарском крае – до $-25... -37^{\circ}\text{C}$, Дагестане $-18...-$

20⁰С, Ставропольском крае – 26... - 30⁰С, Ростовской области -26 ... - 32⁰С. Понижение температур сопровождалось сильным ветром со скоростью 15 м/с и более (Егоров Е.А., 2006; Причко Т.Г., 2008). В субъектах Южного Федерального округа в большей степени от действия стрессора пострадали косточковые культуры (рисунок 2). Практически полностью был



Рисунок 2 – Повреждение деревьев черешни морозами в январе 2006 г.:

потерян урожай персика, абрикоса, черешни, алычи (Егоров Е.А., 2006; Причко Т.Г., 2008). Последствия

подмерзания садов сказывались на протяжении нескольких вегетационных сезонов.

Заметим, что наиболее чувствительны к действию возвратных морозов косточковые культуры, характеризующиеся коротким периодом покоя. Однако в южной зоне плодоводства повреждается низкими отрицательными температурами и такая зимостойкая порода, как яблоня. Повреждения могут быть вызваны ранними морозами. Вместе с тем отмечается некоторое негативное влияние на растения в фазе вынужденного покоя и возвратных морозов. Так, в Краснодарском крае после суровой зимы 1993/94 г. сильно подмерзла надземная часть деревьев яблони, что привело к их гибели на больших площадях.

Результаты обследований со всей очевидностью показали, что наименее устойчивы к ранним морозам затягивающие рост сорта яблони Ренет Симиренко и Флорина. В группу морозоустойчивых (по первому компоненту зимостойкости) можно отнести сорта Кальвиль снежный, Прима и Либерти. Сорт Голден Делишес, по нашим данным, является относительно устойчивым к действию неблагоприятного фактора в конце осени.

Вместе с тем сорт яблони Ренет Симиренко превосходит Кальвиль снежный по устойчивости к возвратным морозам (по четвертому компоненту зимостойкости).

Следовательно, даже в южных регионах перед закладкой садов целесообразно подбирать лучшие для любой породы привойно-подвойные комбинации, устойчивые к соответствующим стрессорам зимнего периода.

2.2 Повреждения плодовых растений низкими отрицательными температурами

В основном наблюдается два вида повреждений плодовых деревьев в низкой отрицательной температурой: подмерзание обрастающих ветвей: периферии кроны (рисунок 3), а также штамба и основания скелетных ветвей (рисунок 4, 5). Наиболее губительное из них — подмерзание штамба и скелетных ветвей.

Подмерзание обрастающих ветвей встречается наиболее часто. Можно считать, что в той или иной мере они повреждаются морозами практически ежегодно. Чаще всего эти повреждения затрагивают ткани



Рисунок 3 – Подмерзание обрастающих ветвей груши, февраль 2006 г.



Рисунок 4 – Подмерзание штамба деревьев алычи, февраль 2006 г.

древесины, реже ткани коры и гораздо реже клетки камбия. Подмерзшие клетки и ткани обычно приобретают бурую или коричневую окраску и хорошо заметны на поперечных и продольных срезах.

Морозы вызывают повреждения и гибель почек. Основными причинами их повреждения являются (Кушниренко М.Д., 1984):

- вступление в зиму в «невызревшем» состоянии;
- почки «вызревают», но зимние температуры снижаются до более низкого уровня, чем способны перенести ткани;
- температура начала зимы и весны неустойчива и отличается чередованием тепла и холода.

У косточковых чаще на обрастающих ветвях кроны подмерзают цветковые почки.

Повреждения штамба и основания скелетных ветвей бывают в основном двух видов. В одном случае эти части дерева подмерзают в начале и середине зимы, а в другом повреждения отмечают ранней весной.

Подмерзание в начале и середине зимы связано главным образом с плохим вызревaniem тканей.

Исследования М.А. Соловьевой (1967) показывают, что активная деятельность клеток камбия у основания скелетных ветвей, особенно в развилках, заканчивается позже по сравнению с другими частями дерева (см. рисунок 5). В результате эти части дерева не успевают в полной мере пройти процесс закаливания и не приобретают высокой морозоустойчивости. То же самое можно отнести и к тканям нижней части штамба и зоны корневой шейки. Отмеченные повреждения чаще всего затрагивают молодые плодовые деревья.



Рисунок 5- Состояние тканей в развилках ветвей яблони в середине зимы, январь 2006 г.

Нередко повреждения оснований скелетных ветвей и штамба проявляются в виде морозобоин, представляющих собой глубокие трещины (разрывы коры и древесины), достигающие иногда до центра дерева (рисунок 6). Такие повреждения чаще всего бывают при



Рисунок 6 – Морозобоины на дереве яблони, 2006 г.

сильных морозах, особенно при резких колебаниях температуры днем и ночью. Очевидно, растрескивание древесины и коры является следствием интенсивного

образования большого количества кристаллического льда в тканях дерева. Причина этих повреждений, по-видимому, также кроется в факторах, препятствующих прохождению плодовыми деревьями процесса закаливания. Чаще всего их связывают с затяжным характером ростовых процессов (Соловьева М.А., 1988).

Ожоги штамба и основания скелетных ветвей наиболее часто встречаются в континентальных районах. Ожоги проявляются в виде омертвевших участков с южной и юго-западной сторон дерева, иногда захватывающих более половины ствола по окружности (рисунок 7).



Рисунок 7 – Солнечный ожог дерева яблони (Соловьева М.А., 1988)

Солнечные ожоги вызывают резкими колебаниями температуры днем и ночью, часто наблюдаемыми в конце зимы и начале весны. В ясную солнечную погоду температура коры крупных ветвей и штамба с южной стороны может подниматься до 15-20°C. После захода солнца температура резко падает и может понижаться ночью до -20°C. В результате перепад температуры в течение суток достигает 40°C и более (Агафонов Н.В., 1979).

Причину солнечных ожогов чаще всего видят в том, что под влиянием нагрева происходит локализованный выход тканей коры и камбия из состояния покоя. В результате этого они утрачивают морозостойкое состояние и повреждаются при значительном понижении температуры ночью (Соловьева М.А., 1967). Проведенные исследования дают основание полагать, что эти повреждения могут вызываться и иссушением тканей, происходящим в результате испарения и перераспределения воды из-за градиента температуры на разных участках крупных ветвей.

По сравнению с надземной частью дерева корни обладают значительно меньшей морозоустойчивостью.

Так, при благоприятных условиях закаливания ветви плодовых пород, произрастающих в средней полосе, могут переносить морозы до минус 35-40°C, а корни, как правило, выдерживают не более минус 15-16°C. Однако при соответствующих условиях закаливания корни приобретают такую же устойчивость к отрицательной температуре, как и надземная система дерева (Туманов И.И., Хвалин Н.В., 1967).

Корневая система повреждается морозами значительно реже, чем надземная часть дерева. Наиболее существенные подмерзания наблюдаются в суровые и малоснежные зимы, особенно в первую половину зимы, когда корни еще не прошли в полной мере вторую фазу закаливания. При этом более заметные повреждения отмечаются после сухой второй половины лета и осени. Однако причины этого еще не установлены.

Повреждения корней морозами бывают разные. В одних случаях подмерзают ткани древесины, а клетки коры и камбия остаются живыми. Как правило, после таких повреждений корни восстанавливаются. Однако в зависимости от степени подмерзания дерево может в той или иной мере страдать. Проявляется это в более

позднем распускании почек, ослаблении ростовых процессов, осыпанию цветков и завязей.

Наиболее опасны повреждения, затрагивающие клетки коры и камбия. В этом случае омертвевшие участки коры отстают от древесины, корни оголятся и отмирают. После значительного подмерзания корневая система, как правило, не восстанавливается, и дерево в первый же год после суровой зимы погибает (Агафонов Н.В., 1979).

Для установления степени и характера подмерзания деревьев необходимо (Соловьева М.А., 1988) проводить учет их повреждения после морозов с критическими значениями температур для каждой плодовой культуры, затем после распускания почек и в конце первой половины вегетационного периода.

Очевидно, для сведения к минимуму подмерзания деревьев перед закладкой насаждений необходимо осуществлять правильный подбор наиболее устойчивых пород и сортов (сорто-подвойных комбинаций), в том числе и на основе применения различных способов диагностики.

2.3 Заморозки и садовые растения

Одной из причин, нарушающих стабильность плодоношения растений, является повреждение их заморозками (понижение температуры воздуха ниже 0°C , когда среднесуточная находится выше 0°C). При этом уровень потерь урожая у яблони и косточковых пород может достигать 100%. У смородины потери урожая от заморозков колеблются от 15 до 85% с вероятностью в 40-50% лет. У земляники же они минимальные и в среднем составляют 8% (Кашин, 1999).

Весенние заморозки (до $-3 - 5^{\circ}\text{C}$) могут привести к временному или окончательному прекращению роста побегов у роз. Если температура еще ниже, молодые побеги роз просто вымерзают (Васильева О.Ю., 2004; Воронцов В.В., 2007).

Уместно отметить, что заморозки бывают радиационные, адвективные и смешанные. Радиационные - возникают в результате местного ночного выхолаживания, обусловленного излучением тепла, накопленного почвой и растениями, в пространство. Они наблюдаются в безветренные ночи

при отсутствии облачности, часто повторяются, хотя и бывают кратковременны.

Адвективные заморозки возникают в результате вторжения холодных масс воздуха из северных областей. Захватывают обширные территории и держатся сравнительно долго. Они более вредоносны, чем радиационные. Наиболее опасными для плодовых растений являются смешанные адвективно-радиационные заморозки (Куренной Н.М., Колтунов В.Ф., Черепяхин В.И., 1985).

В различных районах промышленного садоводства заморозки обычно отмечаются в апреле-мае, иногда в начале июня, а также в сентябре и октябре. Особенно опасными являются поздневесенние заморозки, при которых повреждаются цветки и завязи плодовых и ягодных растений (рисунок 8). Кроме того, они снижают декоративные свойства цветочных растений.

Критические температуры для плодовых пород при весенних заморозках колеблются в значительных пределах и зависят в основном от генотипической специфичности породы, сорта и фазы развития растений.



Рисунок 8 – Повреждение цветков плодовых растений заморозками, апрель 2004 г.

По наблюдениям Д.Ф.Проценко (1993), распускающиеся цветковые почки яблони гибнут при четырехчасовом воздействии температуры минус 8°C , бутоны – при минус 4-6, цветки – при минус 3-4 $^{\circ}\text{C}$. Раскрывающиеся цветки персика и абрикоса переносят более низкие температуры, чем цветки яблони.

По данным У.Х.Чендлера (1960), степень устойчивости цветков зависит от погодных условий во время их распускания. Если цветки плодовых растений раскрываются в холодную погоду, то для них критическая температура обычно ниже, чем для

распустившихся при высокой температуре. Так, при медленном раскрытии в холодную погоду цветки яблони гибнут при температуре минус 3,9 °С, а цветки персика и некоторых сортов сливы – при температуре минус 5-6°С. Однако цветки персика и абрикоса чаще подвержены опасности повреждения во время весенних заморозков в связи с более ранним цветением. Представлены (Метлицкий З.А., 1956) обобщенные данные о критических температурах гибели распускающихся почек, цветков и завязавшихся плодов у различных плодовых пород (таблица 1).

Таблица 1 – Критические температуры гибели бутонов, цветков и завязавшихся плодов, °С (по З.А.Метлицкому)

Порода	Бутоны	Цветки	Завязавшиеся плоды
Яблоня	-2,75 - 3,85	-1,65 – 2,20	-1,10 – 2,20
Груша	-1,65 – 3,85	-1,65 – 2,20	-1,10 – 2,20
Слива	-1,10 – 5,50	-0,50 – 2,20	-0,50 – 2,20
Черешня	-1,65 – 5,50	-1,10 – 2,20	-1,10 – 2,20
Абрикос	-1,10 – 5,50	-0,50 – 2,75	-0,0 – 2,20
Персик	-1,65 – 6,60	-1,10 – 3,85	-1,10 – 2,75

Эти данные свидетельствуют о том, что наиболее чувствительны к заморозкам завязи в начале своего

развития. Цветки большинства плодовых пород повреждаются во время заморозка при температуре $-2,2^{\circ}\text{C}$, а завязавшиеся плоды – при температуре $-1,1^{\circ}\text{C}$ (Соловьева М.А., 1988).

Наиболее чувствительны к заморозкам пестики и семяпочки. В связи с этим по внешнему виду иногда бывает трудно определить поврежденные цветки, поскольку лепестки и тычинки не подмерзают и сохраняют нормальный вид даже после значительных заморозков. Однако при внимательном наблюдении можно заметить поврежденные органы: пестик имеет побуревший вид, а на разрезе завязи видны потемневшие семяпочки, в результате чего в таких цветках не происходит оплодотворение, и они отмирают. У пород и сортов плодовых культур, склонных к партенокарпии, после заморозков возможно развитие бессемянных плодов (Агафонов Н.В., 1979).

При сильном повреждении молодых завязей плоды яблони бывают мелкие и имеют не свойственную данному сорту форму. Наружные ткани плода повреждаются. Повреждение имеет вид отдельных локализованных пятен или широкой полосы, опоясывающей весь плод. По мере дальнейшего

развития плода происходит опробкование поврежденных низкими температурами клеток эпидермиса и паренхимных клеток мякоти. Плод увеличивается выше и ниже кольцевой полосы опробковевшей ткани, как бы вдавленной внутрь плода.

У сильно поврежденных плодов поверхностные клетки покрываются пробковой тканью с продольными трещинами, плоды становятся совершенно непригодными для употребления.

У косточковых пород завязавшиеся плоды отличаются слабой устойчивостью к низким температурам: они начинают повреждаться при температуре около $-1,1^{\circ}\text{C}$. Во время заморозка у них погибают прежде всего семена. Плоды с погибшими семенами вскоре после заморозка опадают.

Спелые плоды осенне-зимних сортов яблони, груши и поздних сортов сливы, повреждаются и раннеосенними октябрьскими заморозками.

У поврежденных плодов в результате нарушений структуры и функции клеток изменяется водоудерживающая способность, усиливаются окислительные процессы. Изменяется окраска плода: вначале бурют отдельные участки поверхностных

тканей, а затем внутренние ткани. При слабом повреждении появляются коричневые пятна или отдельные буроватые жилки вдоль кожицы и у семенных камер; при сильном – мякоть становится мягкой, водянистой, коричнево-бурой, на поверхности плодов интенсивно развиваются плесневые грибы. В результате они становятся непригодными к употреблению (Соловьева М.А., 1988).

К сожалению, физиологические аспекты устойчивости растений (особенно садовых) к заморозкам изучены не в полной мере.

По-видимому, независимо от сроков действия низких отрицательных температур (в том числе весенних), у плодовых растений проявляются сходные защитно-приспособительные реакции. Тем не менее функциональное состояние растительного организма в каждый конкретный период времени должно накладывать свой «отпечаток» на степень и характер этих превращений. Последнее, безусловно, необходимо учитывать при определении диагностических критериев заморозкоустойчивости сортов плодовых и декоративных культур.

2.4 Садовые растения и высокие температуры

Высокие температуры представляют собой один из самых значимых абиотических факторов, определяющих урожайность сельскохозяйственных культур на планете. На более чем 23% территории суши температура воздуха в течение нескольких часов превышает +40°C. Установлено (Том С.И., 1984; Кошкин Е.И., 2010), что потери урожая от перегрева могут составлять 10 - 15%.

Избыток тепла оказывает отрицательное влияние на рост, развитие плодовых растений и их продуктивность. Температура выше 30-35°C угнетающе действует на процессы жизнедеятельности многих плодовых культур, сложившихся в условиях умеренно теплого климата. Более высокая температура (выше 50°C) приводит к повреждению коры дерева и ожогу плодов, особенно у крупноплодных сортов яблони.

Анализ наступления высоких положительных температур в летний сезон за период 1972 - 2011 гг. показал, что за последние 15 лет количество максимумов (выше +30°C) в Краснодарском крае возросло на 63,6% (Драгавцева И.А., 2011). Это значит,

что садовые культуры в летний период испытывают температурный шок, что отрицательно сказывается на формировании урожая плодов и снижает декоративные качества цветочных растений (Коровин А.И., 1984; Агафонов Н.В. и др., 2003; Воронцов В.В., 2007; Клименко З.К., 2007).

Реакция садовых растений на высокую температуру определяется их жароустойчивостью. Высокотемпературное воздействие сказывается, прежде всего, на текучести мембран. В результате происходит увеличение их проницаемости и выделение из клетки водорастворимых веществ. Вследствие этого наблюдается дезорганизация многих функций клеток, в частности их деления. Так, если при температуре $+20^{\circ}\text{C}$ все клетки проходят процесс митотического деления, при $+38^{\circ}\text{C}$ - каждая седьмая, то при $+42^{\circ}\text{C}$ - лишь каждая пятисотая клетка (Кошкин Е.И., 2010).

Повышенная текучесть мембранных липидов, обусловленная изменением состава и структуры мембраны при перегреве, приводит к потере активности мембранно-связанных ферментов и нарушению деятельности электротранспортной цепи (ЭТЦ). Из основных энергопродуцирующих процессов –

фотосинтеза и дыхания - наиболее чувствительна ЭТЦ фотосинтеза, особенно фотосистема II (Том С.И., 1984).

Перегрев оказывает заметный эффект на водный режим растения, быстро и значительно повышая интенсивность транспирации. В результате у растения возникает водный дефицит.

Жара повреждает в клетке прежде всего белки, особенно ферменты, нарушая процесс их биосинтеза и индуцируя деградацию. При этом накапливаются растворимые азотистые соединения и другие ядовитые промежуточные продукты обмена. Все это может привести не только к отмиранию тканей и отдельных органов, но и к гибели всего растения (Генкель П.А., 1982; Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю., 2005).

В результате специальных экспериментов установлено (Дорошенко Т.Н., 2002), что в конце лета сорт яблони Флорина характеризуется большей физиологической стойкостью к перегреву по сравнению с сортом Голден Делишес (при температуре 55°C повреждение листьев у сорта Флорина – 10%, а у сорта Голден Делишес – 55%).

Надо полагать, что способность сортов плодовых культур по-разному переносить высокие температуры

воздуха в различные сроки летнего периода зависит не только от физиологического состояния растений, но и от специфики проявления температурного стрессора в соответствующие годы.

Анализ температурных изменений (рисунки 9-18), происходящих в последние годы в течение июня-августа на южных территориях России (например, в прикубанской зоне), свидетельствует о возможном действии в обозначенном временном диапазоне следующих неблагоприятных факторов:

- высоких (выходящих за пределы допустимых для нормальной жизнедеятельности садовых растений значений) температур воздуха в первой половине лета (2009 год);

- высоких температур воздуха, превышающих биологически допустимый уровень во второй половине летнего периода (2003; 2005; 2006; 2008 и 2011 годы);

- высоких температур воздуха в течение всего летнего сезона с периодическим снижением до оптимальных значений (2007; 2010 и 2012 годы).

В данном случае мы вправе говорить о жароустойчивости садовых растений как о многокомпонентном свойстве (Дорошенко Т.Н., 2013).

Очевидно, каждый компонент жароустойчивости растений следует рассматривать как способность выдерживать высокие температуры воздуха соответствующего типа: раннелетние (первый компонент), позднелетние (второй компонент) или «комбинированные» (третий компонент).

Уместно заметить, что дифференцированный подход к температурным стрессорам и характеру их влияния на садовые культуры в летний сезон применим и в отношении зимнего периода (Кичина В.В., 1999).

Одним из главных отрицательных факторов действия жары на растения признан (Гудковский В.А., 2001; 2005; Кошкин Е.И., 2010) окислительный стресс. Жара вызывает дисбаланс между количеством поглощенной пигментами солнечной радиации и транспортом электронов через цитохромы. Избыточная энергия может перейти на кислород, что приводит к образованию его активных форм (АФК). Основными зонами окислительного повреждения в клетках являются митохондрии и хлоропласты, где происходит нарушение транспорта электронов.

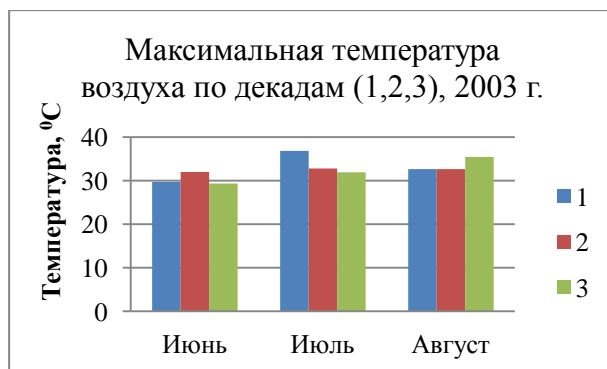
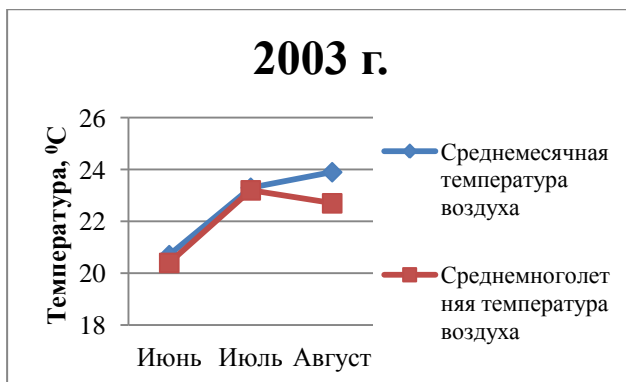


Рисунок 9- Динамика температуры воздуха в летний период 2003 г. (г. Краснодар, метеостанция «Круглик»)

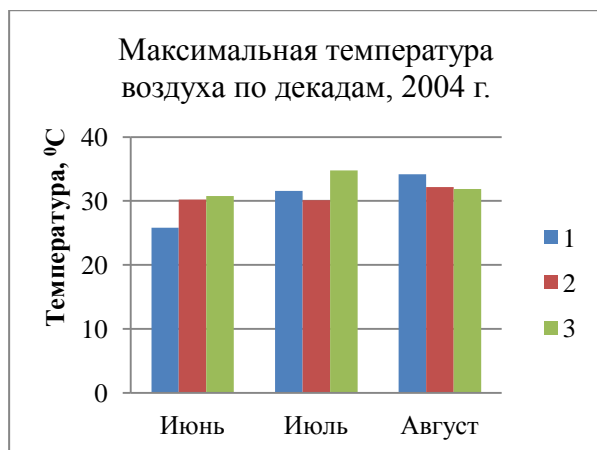


Рисунок 10- Динамика температуры воздуха в летний период 2004 г. (г. Краснодар, метеостанция «Круглик»)

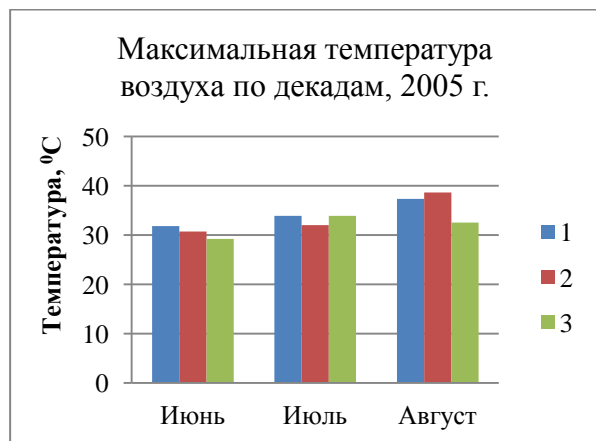
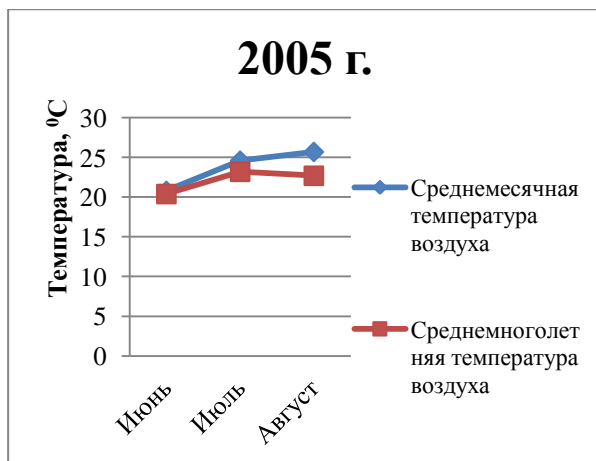


Рисунок 11- Динамика температуры воздуха в летний период 2005 г. (г. Краснодар, метеостанция «Круглик»)

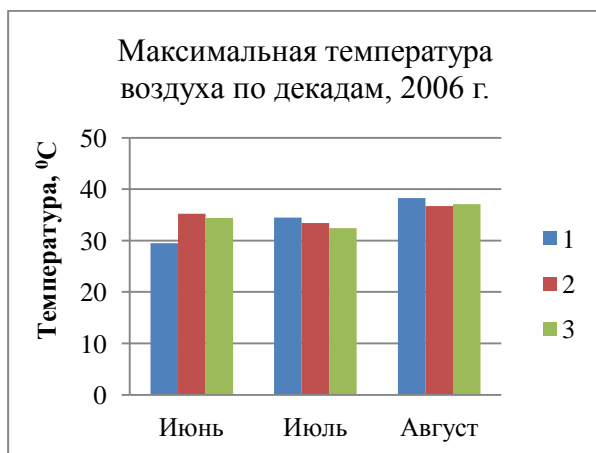
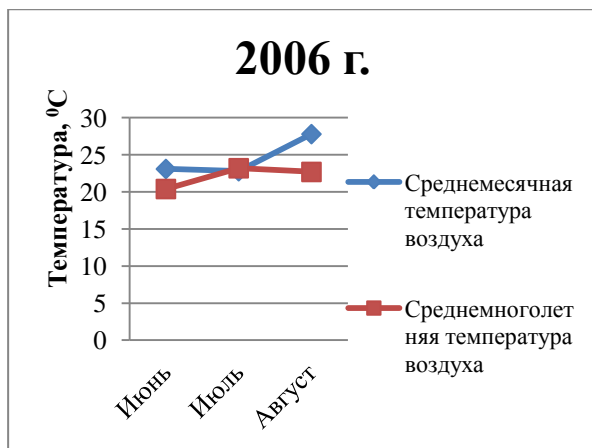


Рисунок 12- Динамика температуры воздуха в летний период 2006 г. (г. Краснодар, метеостанция «Круглик»)

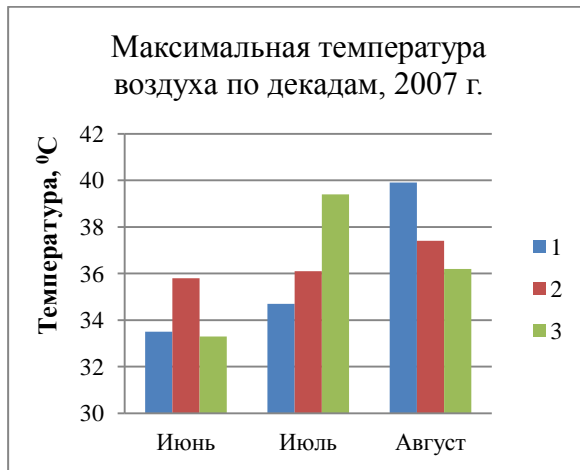


Рисунок 13- Динамика температуры воздуха в летний период 2007 г. (г. Краснодар, метеостанция «Круглик»)

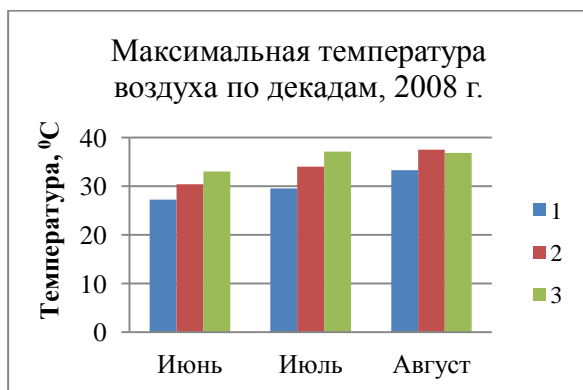
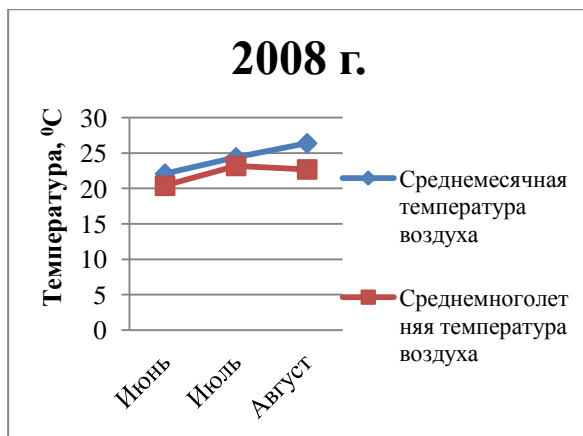


Рис. 14- Динамика температуры воздуха в летний период 2008 г. (г. Краснодар, метеостанция «Круглик»)

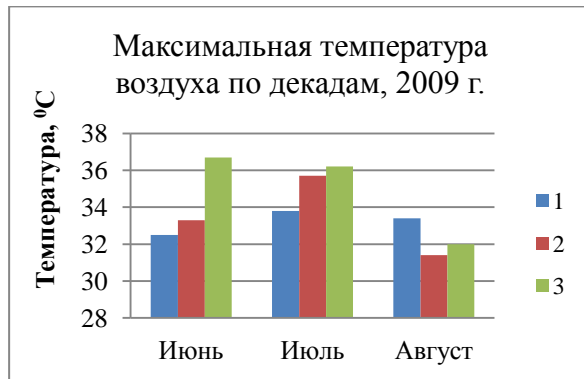


Рис. 15- Динамика температуры воздуха в летний период 2009 г. (г. Краснодар, метеостанция «Круглик»)

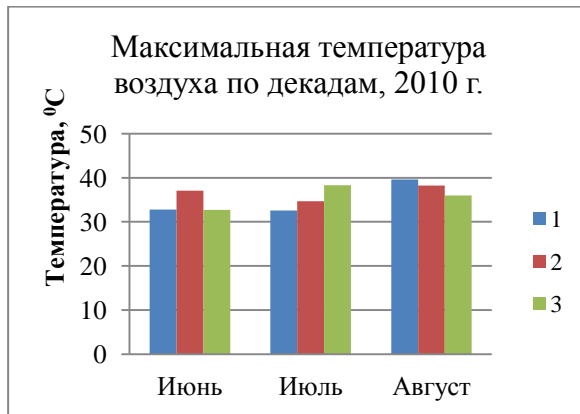


Рис. 16- Динамика температуры воздуха в летний период 2010 г. (г. Краснодар, метеостанция «Круглик»)

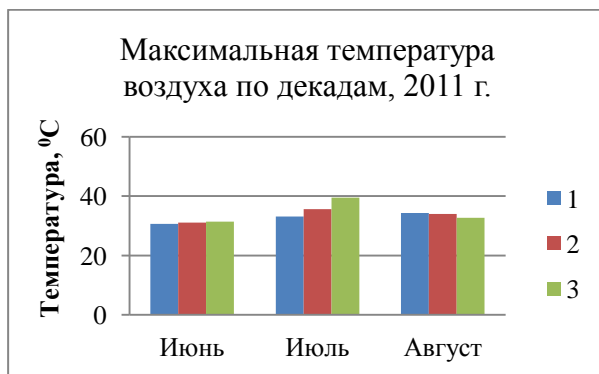


Рис. 17- Динамика температуры воздуха в летний период 2011 г. (г. Краснодар, метеостанция «Круглик»)

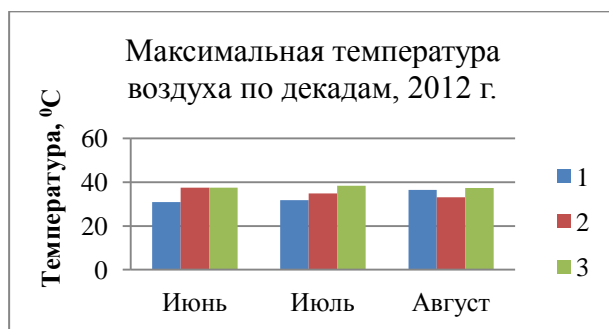
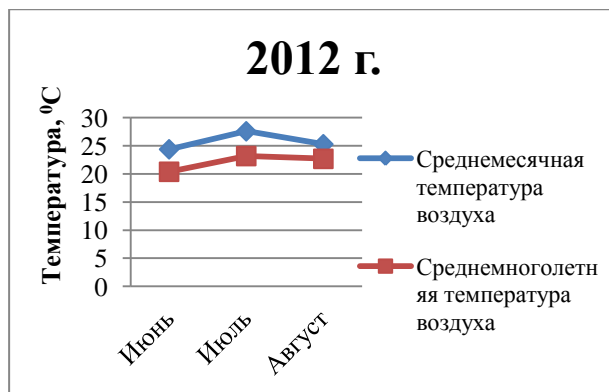


Рис. 18- Динамика температуры воздуха в летний период 2012 г. (г. Краснодар, метеостанция «Круглик»)

В хлоропластах высокотемпературный стресс вызывает фотоингибирование фотосинтеза и инактивацию каталазы, что приводит к накоплению АФК и обесцвечиванию хлорофилла. В результате снижается интенсивность фотосинтеза, что

представляет собой основную причину потери урожая при действии жары.

Продолжительное воздействие избытка тепла на плодовые растения может способствовать неравномерному росту плодов и одновременному их созреванию, ухудшает их покровную окраску, снижает вкусовые качества и уменьшает лежкость (рисунок 19).



Рисунок 19 – Состояние листьев и плодов растений яблони сорта Прима при действии высоких температур в летний период, август 2012 г.

Под влиянием высокой температуры зачастую увеличивается доуборочное опадение плодов и

поражаемость сортов плодовых культур некоторыми вредителями и болезнями (Агафонов Н.В., 1979).

Показано (Генкель П.А., 1971), что даже в условиях полива может проявляться «чистый» перегрев растений. В этой связи и при капельном орошении, не оптимизирующем микроклимат насаждений, желательно подбирать и возделывать устойчивые к жаре сорта.

3. ДИАГНОСТИКА УСТОЙЧИВОСТИ САДОВЫХ РАСТЕНИЙ К НИЗКИМ ОТРИЦАТЕЛЬНЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ

3.1 Оценка морозоустойчивости плодовых растений

Имеющиеся в литературе (Соловьева М.А., 1988; Удовенко Г.В., 1988; Удовенко Г.В., 1989; Дорошенко Т.Н., 1994; 2000; 2002 и др.) данные свидетельствуют о возможности диагностирования морозоустойчивости плодовых культур по различным физиолого-биохимическим показателям.

Так, при изучении особенностей обменных процессов в органах и тканях различных по зимостойкости сортов (сорто-подвойных комбинаций) яблони, сливы, персика, абрикоса в период перехода от вегетации к покою, а также в фазу вынужденного покоя установлено следующее. В конце вегетации у морозоустойчивого сорта яблони Кальвиль снежный соотношение нуклеиновых кислот РНК/ДНК в верхушечных почках годовичного прироста (показатель функциональной, в том числе ростовой активности) в 2,4 раза ниже такового у неморозоустойчивого сорта

Ренет Симиренко (Дорошенко Т.Н., Захарчук Н.В., Рязанова Л.Г., 2010).

По аналогии, у морозоустойчивых сортов персика Стойкий и Память Симиренко отмеченный параметр (соотношение нуклеиновых кислот РНК/ДНК) во второй половине октября почти в 3,0 раза ниже, чем у неморозоустойчивого Золотой юбилей.

Кроме того, у сортов Стойкий и Память Симиренко (в отличие от сорта Золотой юбилей) в течение периода перехода от вегетации к покою в тканях годовых приростов отмечена высокая активность ингибиторов и низкая - стимуляторов. В результате отношение «стимуляторы/ингибиторы» (интегральный показатель активности ростовых процессов) у морозоустойчивых сортов персика в этот период в 2 - 3 раза ниже, чем у неустойчивого.

При изучении сортов яблони получены аналогичные результаты. Так, в коре однолетних приростов морозоустойчивого сорта Кальвиль снежный в конце октября отношение «стимуляторы/ингибиторы» составляет 0,09. Это показатель глубокого замедления ростовых процессов. У

менее устойчивого сорта Ренет Симиренко данный параметр вдвое выше (0,18).

Во второй половине зимы отмечено относительное постоянство в содержании растворимых углеводов (особенно фруктозы) у морозоустойчивых сорто-подвойных сочетаний яблони однолетнего возраста при действии низких отрицательных температур после оттепели и отсутствие такового у неморозоустойчивых (Дорошенко Т.Н., 2000).

Так, у морозоустойчивого сорта Кальвиль снежный на морозоустойчивом подвое ССЯ после промораживания однолетних приростов при температуре, близкой к критичной (-25 ± 2 °С), содержание фруктозы в почках увеличивается всего на 15%, у относительно морозоустойчивого сорта Зимнее МОСВИР, привитого на ССЯ - на 30%, а у неморозоустойчивого сорта Делишес на таком же подвое - в 1,4 раза.

Аналогичные результаты получены при определении содержания углеводов у абрикоса: морозоустойчивых сортов селекции СКЗНИИСиВ Верный, Россиянин и слабоустойчивого - Краснощекий.

В зимний период у плодовых растений определяющую роль играет углеводный обмен и особенности накопления фруктозы как показателя стрессового состояния растений (Дорошенко Т.Н., 1994)

Кроме того, у относительно морозоустойчивого сорта яблони Зимнее МОСВИР (подвой морозоустойчивые сеянцы) при действии низких температур в период перехода растений от зимнего состояния покоя к весенней жизнедеятельности в почках и тканях веток установлена стабильная активность обменных процессов.

У прививочных комбинаций яблони, менее устойчивых к возвратным морозам (сорта Зимнее МОСВИР на неустойчивом подвое М9, неустойчивого сорта Делишес на подвоях ССЯ и М9), этот показатель при действии низких температур увеличивается или уменьшается.

По результатам прогнозирования, интродуцированные сорта яблони Джонаголд, Редфри, Прима, Либерти, Флорина на подвое М9, а также сорта груши селекции СКЗНИИСиВ Ранняя Сергеева на семенном подвое (прикубанская зона садоводства) устойчивы к ранним морозам. В то же время сорт

Джонаголд на подвое ММ106 (прикубанская и черноморская зоны) и сорта яблони селекции СКЗНИИСиВ Аленушкино, Кубань спур, Ренет кубанский на подвое М9 (прикубанская зона) устойчивы к возвратным морозам.

3.2 Особенности адаптации садовых растений к весенним заморозкам

Способность растительного организма к адаптации зависит от множества протекающих в нем процессов. Исходя из этого, диагностику устойчивости растений испытываемой породы или сорта к действию неблагоприятного фактора нужно проводить на основе определения в соответствующих условиях среды комплекса физиолого-биохимических параметров, характеризующих разные звенья метаболизма (Удовенко Г.В., 1989).

3.2.1 Диагностика устойчивости растений яблони и черешни к весенним заморозкам

Для более полной реализации биологического потенциала важнейших плодовых растений южного региона (яблони, черешни) на территориях с частым проявлением весенних заморозков и грамотного подбора соответствующего сортимента необходимо располагать совокупностью физиолого-биохимических показателей устойчивости растительного организма к действию стрессора.

Для оценки заморозкоустойчивости растений яблони и черешни в фазу «расхождение лепестков - начало цветения» срезанные утром ветки с соцветиями промораживали в течение 4 часов в климатической камере «Binder» KB 53 при температуре $-2,5 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ и учитывали характер изменения физиолого-биохимических показателей генеративных органов под действием стрессора.

Полученные данные свидетельствуют о том, что к началу периода вегетации растения яблони сортов Флорина (заморозкоустойчивый – контроль) и Голден Делишес (неустойчивый к заморозкам)

характеризовались довольно высокой функциональной активностью: соотношение РНК:ДНК в верхушечных почках годичных приростов колебалось от 7,7 до 8,3. Растения черешни сортов Кавказская улучшенная (устойчивый – контроль) и Францис (неустойчивый) в рассматриваемый период также отличались высокой функциональной активностью (соотношение нуклеиновых кислот в апексах составляло 6,8 и 8,4 соответственно).

Однако, несмотря на сходство рассматриваемых показателей, в указанные сроки сорта плодовых культур по-разному реагировали на кратковременное понижение температуры до $-2,5 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ (таблица 2). Так, при снижении температуры до небольших отрицательных значений в цветках яблони сорта Флорина происходил интенсивный гидролиз крахмала (его содержание уменьшилось более чем на 40%), превращающегося в растворимые сахара и, кроме того, в липиды – сырой жир (содержание их возросло в 1,3 раза). Последние, по всей видимости, выполняют функцию своеобразных «антифризов», защищающих генеративные органы растений от переохлаждения (Горышина Т.К., 1979).

Таблица 2 – Изменение физиолого-биохимических показателей цветков яблони при кратковременном действии отрицательных температур (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., в среднем за 2011 - 2012 гг.)

Показатель	Сорт, условия эксперимента			
	Флорина (к)		Голден Делишес	
	до промора- живания	после проморажи- вания	до промора- живания	после проморажи- вания
Содержание, % :				
крахмал	6,7	2,6	6,1	5,0
глюкоза	10,1	12,6	11,6	13,1
липиды	1,2	1,6	1,1	1,1
Жизнеспособ- ность пыльцы, %	90	65	65	25
sx, % ≤ 3,5				

В то же время в цветках яблони сорта Голден Делишес под влиянием пониженной температуры отмечены лишь некоторые изменения в содержании глюкозы (увеличивается на 12,5%) и постоянство концентрации липидов. Такой, менее действенный, путь

адаптации не обеспечивает необходимого уровня устойчивости к стресс-фактору. На это указывают данные о значительном (в 2 раза) снижении жизнеспособности пыльцы названного сорта, вызванном действием низких температур.

Исходя из полученных результатов, можно говорить о позитивных перестройках мембранных структур в клетках устойчивого к стрессору сорта яблони Флорина и отсутствии таковых у неустойчивого сорта Голден Делишес.

О важной роли мембранных липидов в формировании устойчивости растений различных культур (например, картофеля, табака и т.д.) свидетельствуют результаты исследований и других авторов (Синькевич М.С., 2011; Сергеев Н.В., Шаталова М.А., 2013).

Важная роль в процессе адаптации растений к низкотемпературному воздействию отводится повышению содержания полиненасыщенных жирных кислот, которое способствует оптимизации функционирования клеточных мембран (Кошкин Е.И., 2010). Как показал эксперимент, жирные кислоты в цветках устойчивого к заморозкам сорта яблони

Флорина - преимущественно ненасыщенные (таблица 3). Они представлены главным образом цис-9,12 линолевой – одноосновной карбоновой кислотой с двумя изолированными двойными связями и цис-9, 12, 15- линоленовой - одноосновной карбоновой кислотой с тремя изолированными двойными связями (рисунок 20). Их содержание в генеративных органах составило 62,8% (от содержания суммы жирных кислот).

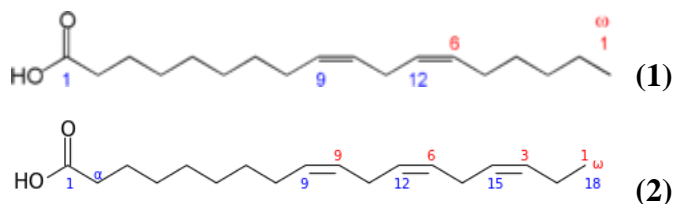


Рисунок 20 – Схемы ненасыщенных карбоновых кислот (<http://ru.wikipedia.org/wiki>)

1 - Линолевая кислота — одноосновная карбоновая кислота с двумя изолированными двойными связями $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_3-(\text{CH}_2\text{CH}=\text{CH})_2(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$

2- Линоленовая кислота - одноосновная карбоновая кислота с тремя изолированными двойными связями, $\text{CH}_3(\text{CH}_2\text{CH}=\text{CH})_3(\text{CH}_2)_7\text{COOH}$

Таблица 3- Изменение соотношения жирных кислот в цветках сортов яблони при кратковременном действии отрицательных температур, %, апрель 2012 г. (Дорошенко Т.Н. и др., 2012)

Кислота		Сорт, условия эксперимента			
		Флорина (К)		Голден Делишес	
		до промораживания	после промораживания	до промораживания	после промораживания
насыщенные	С 12.0	12,04	25,11	33,57	22,12
	С 16.0	14,08	13,28	20,88	23,70
	С 18.0	11,04	1,78	5,60	5,61
	Итого:	37,16	40,17	60,05	51,43
ненасыщенные	Цис – С 18.2	37,65	37,68	18,64	27,02
	Цис – С 18.3	25,19	22,16	21,31	21,55
	Итого:	62,84	59,84	39,95	48,57
Индекс ненасыщенности		1,69	1,48	0,66	0,94

Примечание: С12.0 – лауриновая, С16.0 – пальмитиновая, С18.0 – стеариновая, С18.2 – цис-9,12-линолевая, С18.3 – цис-9,12,15-линоленовая.

Напротив, у неустойчивого сорта Голден Делишес преобладают насыщенные кислоты - пальмитиновая, лауриновая и стеариновая. Сумма кислот составляет 60,05% (рисунок 21).

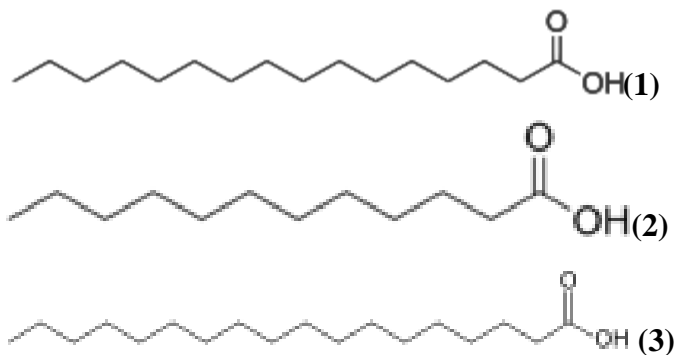


Рисунок 21 – Схемы насыщенных карбоновых кислот (<http://ru.wikipedia.org/wiki>)

1- Пальмитиновая кислота $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{14}\text{COOH}$ – одноосновная насыщенная карбоновая кислота (жирная кислота)

2- Лауриновая кислота $\text{C}_{11}\text{H}_{23}\text{COOH}$ — одноосновная предельная карбоновая кислота

3 - Стеариновая кислота одноосновная карбоновая кислота алифатического ряда, отвечающая формуле $\text{C}_{18}\text{H}_{36}\text{O}_2$, или $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{16}\text{COOH}$

Для уточнения способности растений яблони к низкотемпературной адаптации были произведены расчёты индекса ненасыщенности (ИН) жирных кислот – отношения ненасыщенные/насыщенные кислоты (Сергеев Р.В., Шаталова М.А., 2013).

При оценке ИН жирных кислот в цветках яблони нами установлено преобладание ненасыщенности у заморозкоустойчивого сорта Флорина (ИН – 1,69). Напротив, у неустойчивого к заморозкам сорта Голден Делишес отмечено преобладание насыщенности – ИН составляет лишь 0,66.

Вместе с тем при кратковременном охлаждении состав жирных кислот в цветках яблони заметно изменяется. Примечательно, что под влиянием низких температур у неустойчивого сорта Голден Делишес доля ненасыщенных кислот увеличивается (ИН – 0,94), а у устойчивого сорта Флорина – снижается (ИН – 1,48), причём преимущественно за счёт линоленовой кислоты с тремя двойными связями. Последнее может быть связано с её вовлечением в биосинтез мембранных липидов. Между тем, по мнению некоторых авторов (Кошкин Е.И., 2010), благодаря повышению содержания ненасыщенных жирных кислот при охлаждении

увеличивается проницаемость мембран для воды. Вероятно, мы вправе говорить о роли данного феномена в проявлении устойчивости растений яблони к весенним заморозкам и возможности использования соотношения ненасыщенные/насыщенные жирные кислоты в диагностических целях.

Сходные закономерности в характере изменения содержания липидов под влиянием температурного стрессора зафиксированы и при изучении различных по заморозкоустойчивости сортов черешни.

Нами установлено, что содержание липидов в цветках устойчивого сорта Кавказская улучшенная при кратковременном действии отрицательных температур повышается в сравнении с аналогичным показателем до охлаждения на 12% (рисунок 22).

В то же время у неустойчивого сорта черешни Францис рассматриваемый показатель при охлаждении снижается на 12%. Судя по литературным данным (Кошкин Е.И., 2010), это может быть связано с активированием ферментов фосфолипаз и стимуляцией деградации мембранных липидов.

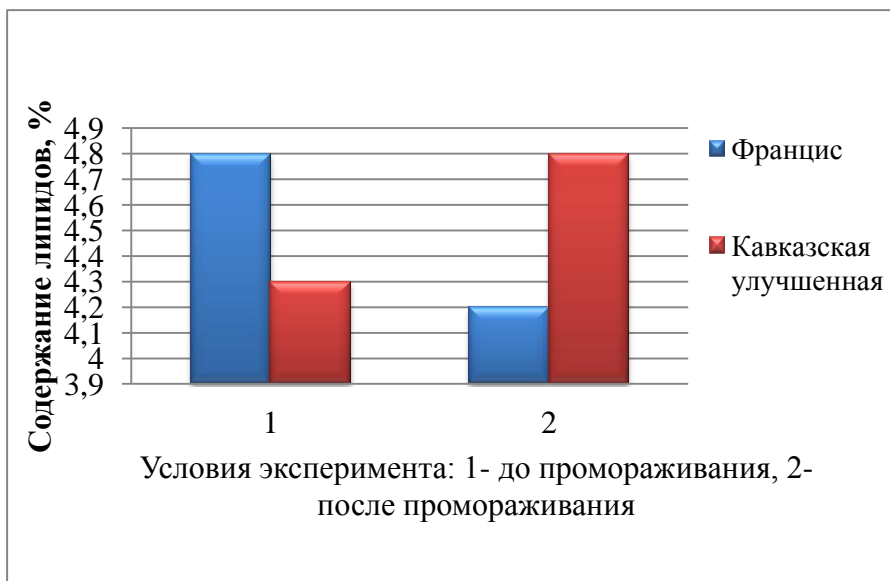


Рисунок 22 - Изменение содержания липидов в цветках черешни при кратковременном действии отрицательных температур, апрель 2012 г. (Дорошенко Т.Н. и др., 2012)

О защитной роли липидов при кратковременном действии на плодовые растения отрицательных температур свидетельствуют и другие данные.

Как показал эксперимент, по мере увеличения степени дифференциации генеративных почек черешни и, следовательно, снижения их заморозкоустойчивости,

содержание липидов в них возрастает, достигая максимума при реализации в цветки (рисунок 23).

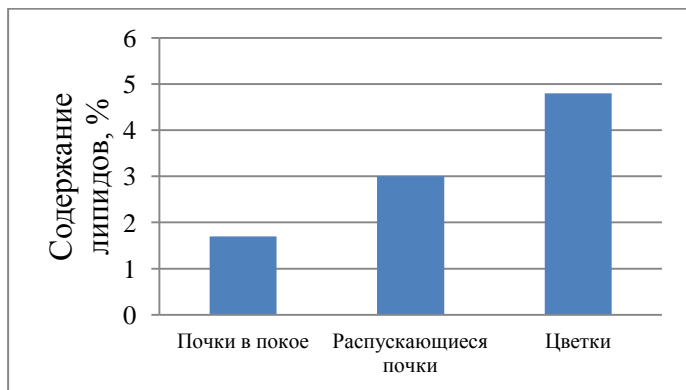


Рисунок 23 – Изменение содержания липидов в генеративных органах черешни сорта Францис в процессе развития, % (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., март - апрель 2013 г.)

В условиях кратковременного понижения температуры различия между контрастными по заморозкоустойчивости сортами плодовых культур (например яблони) по уровню увеличения концентрации белков в цветках не столь рельефны (Захарчук Н.В. и др., 2011).

Таким образом, при подборе устойчивых к заморозкам сортов плодовых культур необходимо располагать сведениями о характере и степени

изменения под влиянием стрессора содержания в генеративных органах липидов (сырого жира) и соотношения жирных кислот с учётом ИН.

Не менее значимыми показателями заморозкоустойчивости плодовых растений являются содержание в цветках фенольных соединений и концентрация индолилуксусной кислоты (ИУК).

Так, заморозкоустойчивый сорт яблони при действии стрессора отличается повышенной способностью к образованию кофейной кислоты (рисунок 24). Ее содержание в цветках сорта Флорина

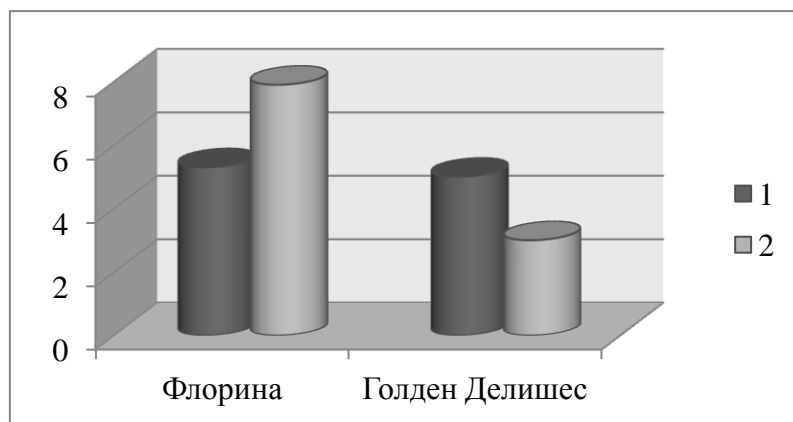


Рисунок 24- Изменение концентрации (мг/кг) кофейной кислоты в цветках яблони при кратковременном действии отрицательных температур
Условия эксперимента: 1-до промораживания; 2- после промораживания

при понижении температуры до $-2,5 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ на 20% выше, чем в контрольном варианте (цветки до промораживания). В таких же условиях указанный показатель у неустойчивого сорта Голден Делишес на 35% ниже контрольных значений. Между тем именно это соединение участвует в биосинтезе хлорогеновой кислоты (Щербаков В.Г. и др. 2005), влияющей на механизмы образования в органах цветка ауксинов и процессы оплодотворения (Кретович В.Л., 1980; Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю., 2005).

Представленные результаты подтверждаются литературными данными (Кошкин Е.И., 2010) о возможном увеличении в тканях растений в первые часы холодной акклимации содержания свободных форм фитогормонов, в том числе ауксинов.

Приведенные данные свидетельствуют о важной физиологической роли крахмала, липидов и фенольных соединений в процессе адаптации растений яблони к весеннему понижению температуры воздуха.

Как видно из приведённых данных (таблица 4), у устойчивого сорта черешни Кавказская улучшенная содержание хлорогеновой кислоты в цветках более чем

Таблица 4 – Изменение содержания фенольных соединений и ИУК в цветках черешни под влиянием температурного стрессора, мг/кг, апрель 2012 г. (Дорошенко Т.Н., Чумаков С.С., Максимцов Д.В., 2011)

Сорт	Фенольные соединения				ИУК	
	кофейная кислота		хлорогеновая кислота			
	1	2	1	2	1	2
Кавказская улучшенная (К)	1,3	4,2	349,0	330,2	0,5	1,9
Францис	3,1	2,5	163,0	161,1	7,0	9,3
$\bar{s}\bar{x}$, % $\leq 3-4$						

Условия эксперимента: 1 - до промораживания; 2 - после промораживания

в два раза превышает этот показатель у неустойчивого сорта Францис.

Вместе с тем концентрация ИУК - показатель генеративной активности (Дорошенко Т.Н., Чумаков С.С., Максимцов Д.В., 2011) у сорта Францис на порядок больше, чем у сорта Кавказская улучшенная.

Эти результаты напрямую связаны с хозяйственным урожаем изучаемых сортов черешни (таблица 5).

В среднестатистические по погодным условиям весеннего периода годы получены данные о более высокой урожайности неустойчивого к заморозкам сорта черешни Францис в сравнении с устойчивым Кавказская улучшенная.

Таблица 5 – Урожайность черешни в среднестатистические по погодным условиям весеннего периода годы, т/га (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., схема посадки 8×4 м)

Сорт	Годы			В среднем за 2010-2012 гг.
	2010	2011	2012	
Кавказская улучшенная	7,1	7,3	6,3	6,9
Францис	16,0	17,0	8,1	13,7
НСР ₀₅	3,2	3,1	0,8	-

Средняя урожайность неустойчивого к заморозкам сорта Францис в рассматриваемый период практически в два раза превысила аналогичный показатель у заморозкоустойчивого сорта Кавказская улучшенная. Полученные результаты вполне укладываются в рамки известной теории о том, что сорта с большей потенциальной продуктивностью более чувствительны к экологическим стрессорам (Жученко А.А., Урсул А.Д., 1983; Жученко А.А., 1994).

Примечательно, что у устойчивого сорта черешни Кавказская улучшенная при кратковременном воздействии низкими температурами в генеративных органах зафиксировано значительное (в 3,2 раза) увеличение содержания кофейной кислоты, сопровождаемое одновременным резким увеличением концентрации ИУК (в 3,8 раза). В то же время у неустойчивого сорта черешни Францис содержание кофейной кислоты под влиянием низких температур несколько снижается (на 20%), а содержание ИУК увеличивается в меньшей мере (в 1,3 раза).

Таким образом, адаптация определенных сортов яблони и черешни к кратковременному охлаждению в весенний период происходит за счет активизации в

генеративных органах превращения крахмала в растворимые сахара, липиды и одновременного изменения их состава, способствующего оптимизации мембранной проницаемости в отношении молекул воды. Важными диагностическими критериями устойчивости плодовых растений к заморозкам являются содержание в цветках ИУК и фенольных соединений: кофейной и хлорогеновой кислот. Учитывая характер изменения перечисленных параметров генеративных органов под влиянием температурного стрессора, можно осуществлять направленный подбор лучших генотипов для выращивания на соответствующих территориях.

3.2.2 Особенности адаптации растений чайно-гибридной розы к кратковременному понижению температуры в весенний период

Исходя из представленных данных, у устойчивых сортов плодовых культур при действии температурного стрессора зафиксирован широкий спектр защитно-приспособительных реакций, обеспечивающих, главным образом, сохранность в неблагоприятных условиях среды генеративной сферы растений.

Между тем способность сортов чайно-гибридной розы переносить кратковременное понижение температуры в весенний период связана с вегетативным ростом растений. В этом нас убеждают результаты собственных экспериментов.

Так, 12 апреля 2009 г. в г. Краснодаре наблюдались заморозки (температура воздуха понижалась до $-3,4^{\circ}\text{C}$). В результате произошло существенное подмерзание начавших вегетацию растений чайно-гибридной розы (рисунок 25). Повреждение образовавшихся побегов у сорта Венделла достигало 4,0 баллов, а у сорта Софи Лорен (контроль) – 3,5.

Тем не менее после заморозков у сорта Венделла на 12-14 дн. раньше, чем у сорта Софи Лорен, сформировались новые побеги и возобновился их активный рост. При этом кусты данного сорта на протяжении всего периода вегетации выгодно отличались от растений контрольного варианта по декоративным качествам (таблица 6).



Рисунок 25 – Повреждение побегов чайно-гибридной розы при кратковременном понижении температуры в апреле 2009 г.

Так, в середине вегетационного периода высота кустов розы сорта Венделла на 57 %, а количество побегов и бутонов - на 43,2% больше, чем у сорта Софи Лорен.

Таблица 6 - Показатели декоративного качества кустов у сортов чайно-гибридной розы, июль 2009 г. (Максимцов Д.В., 2009)

Сорт	Высота, см	Количество побегов, шт.	Количество бутонов, шт.
Софи Лорен (К)	65,0	4,2	4,5
Венделла	112,5	9,7	14
НСР05	21,1	0,6	0,3

Таким образом, повышенная регенерационная способность сортов чайно-гибридной розы является одним из критериев их возможности переносить кратковременное понижение температуры в начале периода вегетации. Этот факт следует учитывать при закладке плантаций роз.

Очевидно, растения, существующие в различных жизненных формах, выработали разные механизмы адаптации к кратковременному понижению

температуры воздуха в весенний период. Так, кустарники чайно-гибридной розы способны переносить весенние заморозки благодаря повышению регенерационной активности, вызываемому действием температурного стрессора. Вместе с тем плодовым деревьям свойственны более «мощные» защитные механизмы – достаточно широкий спектр физиолого-биохимических перестроек в генеративных органах под влиянием низких температур в начале вегетации, обуславливающих достаточно эффективное их функционирование в неблагоприятных условиях среды.

4. УСТОЙЧИВОСТЬ САДОВЫХ РАСТЕНИЙ К ВЫСОКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ И ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ У НИХ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО СТРЕССА

4.1 Защитно-приспособительные реакции плодовых и декоративных растений на действие высоких температур. Возможности диагностики жароустойчивости

Многолетние растения часто подвержены действию различных неблагоприятных факторов среды. Важнейшим из них является экстремальная (высокая) температура воздуха, оказывающая негативное влияние на вегетативный рост и генеративное развитие растений в течение летнего периода в южных регионах России. Очевидно, для рационального размещения пород и сортов плодовых и декоративных культур на соответствующих территориях необходимо располагать сведениями об особенностях адаптации растений к температурному стрессору и совокупностью надежных критериев их жароустойчивости. Последнее и явилось одной из задач наших исследований.

Исследования проводили в различных природных условиях южного региона Российской Федерации в 2011 и 2012 годах. Изучали показатели жароустойчивости растений яблони восточной (рисунок 26), терна (рисунок 27), шиповника (рисунок 28) в лесных насаждениях (Краснодарский край, Северский район, почвы - серые лесные), различных сортов яблони на подвое М 9 (Голден Делишес, Флорина) и сливы на сеянцах алычи (Стенлей, Прикубанская) в садах учхоза



Рисунок 26 - Растение яблони восточной



Рисунок 27 – Растение терна



Рисунок 28 - Растение шиповника

«Кубань» КубГАУ (г. Краснодар), заложенных в 1997-1998 г.г. по схемам 4x2 и 8x4 м соответственно (почвы - черноземы выщелоченные), а также сортов чайно-гибридной розы Софи Лорен (контроль) и Венделла, привитых на шиповнике (почвы - черноземы выщелоченные).

Отбор образцов для анализов осуществляли в летний период на фоне естественного повышения температуры воздуха до «критических» для роста и развития растений значений. Кроме того, высокие температуры моделировали в климатической камере «Binder» KB 53. При этом у опытных растений в утренние часы (температура воздуха 21-23°C) отделяли побеги, помещали их в климатическую камеру и выдерживали в течение трех часов при температуре 50±2°C.

В процессе эволюции различные растения по-разному приспосабливались к соответствующим тепловым условиям. Причем особенности адаптации и устойчивость растений к экстремальным температурам воздуха зависели от их жизненной (биологической) формы. Так, деревья на протяжении значительной части летнего периода отличаются большей жароустойчивостью, чем кустарники (рисунок 29).

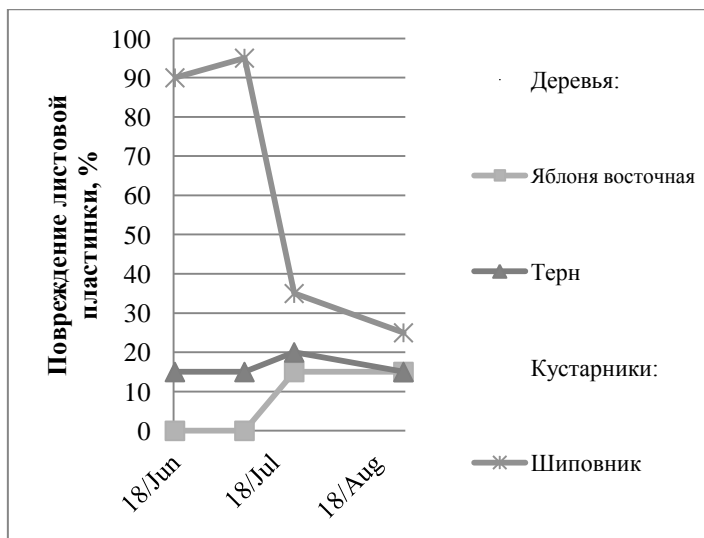


Рисунок 29- Влияние высокой ($50 \pm 1^\circ\text{C}$) температуры на повреждение листовых пластинок у деревьев и кустарников (предгорная зона Краснодарского края, в среднем за 2011-2012 г.г.)

При температуре 50°C повреждение листьев у растений яблони восточной (*Malus orientalis* Uglitzk) и терна (*Prunus spinosa* L.), произрастающих в лесах предгорной зоны (Краснодарский край), не превышает 20%. В тех же условиях у шиповника (*Rosa canina* L.) данный показатель в июне - июле достигает 95%. И это вполне объяснимо, если учесть, что кустарники шиповника, как правило, размещаются в подлеске,

отличающемся благоприятным для жизнедеятельности тепловым режимом.

Известно (Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю., 2005), что большинство растений начинают страдать при температуре 35-40°C. Получены данные, свидетельствующие о различной реакции растений изучаемых пород на повышение температуры окружающей среды до «критических» значений (рисунки 30-32).

В июне – июле при температуре $50 \pm 1^\circ\text{C}$ повреждение листьев у сортов яблони составляет лишь 0-5 %, у сливы – 3-22 %, а у чайно – гибридной розы достигает 20 - 40 %. При повышении же температуры до $55 \pm 1^\circ\text{C}$ степень повреждения листовой пластинки увеличивается до 15, 50 и 55 % соответственно. Таким образом, исследуемые породы (культуры) можно расположить по жароустойчивости в следующей последовательности (по убывающей): яблоня, слива, чайно-гибридная роза. По-видимому, каждая из них отличается специфическими защитно-приспособительными перестройками в неблагоприятных условиях среды.

Вместе с тем в пределах каждой из перечисленных культур зафиксированы заметные различия и между сортами по степени проявления жароустойчивости. Примечательно и то, что характер этих различий в течение летнего периода может изменяться. Так, например, сорт сливы Стенлей, более устойчивый к перегреву (в сравнении с сортом Прикубанская) в июне, становится менее устойчивым к повышенным температурам во второй половине июля.

По-видимому, растения изучаемых культур и сортов по-разному реагируют на действие высоких температур определенного типа.

В течение первой половины лета 2012 года, на фоне естественного повышения температуры воздуха в дневные часы до 38-40°C (рисунок 33), в листьях растений яблони и сливы зафиксированы определенные изменения содержания белков и свободных аминокислот (таблица 7). Так, в результате перегрева за период «середина июня - начало июля» концентрация белков в листьях яблони сортов Голден Делишес и Флорина снизилась на 27 и 30 % соответственно. По-иному отреагировали на повышенные температуры воздуха растения сливы. В аналогичных условиях у сорта

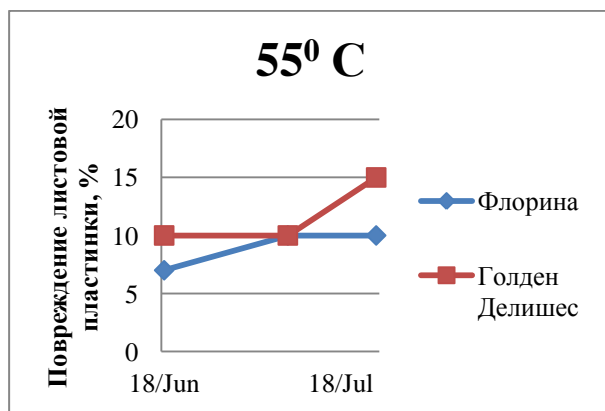
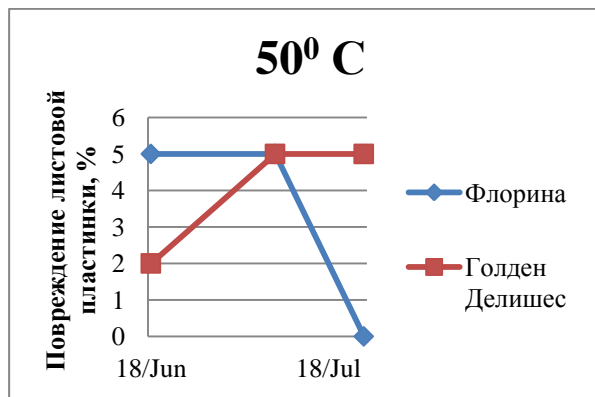


Рис. 30 - Оценка жароустойчивости сортов яблони в течение летнего периода (прикубанская зона, 2012 г.)

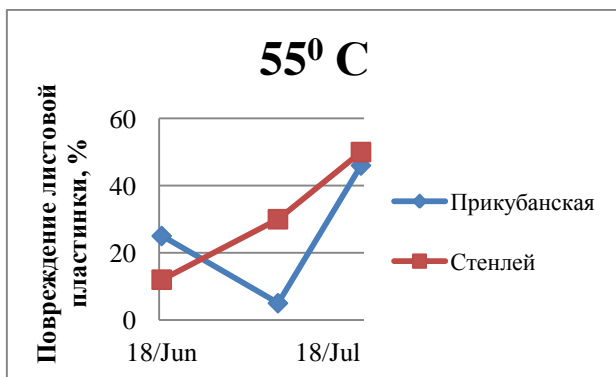
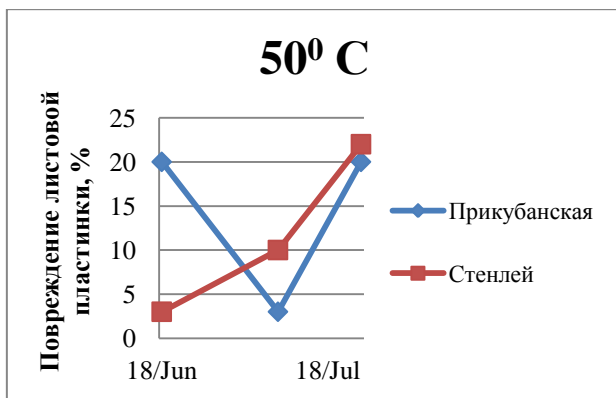


Рис. 31 - Оценка жароустойчивости сортов сливы в течение летнего периода (прикубанская зона, 2012 г.)

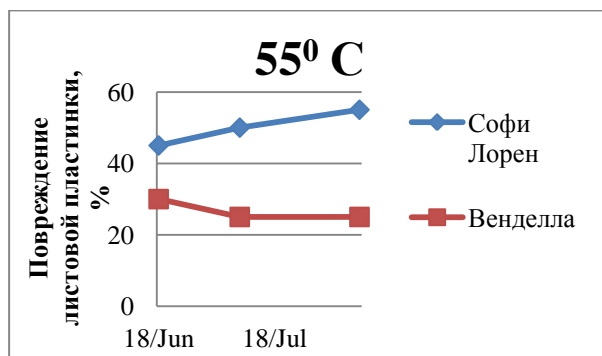
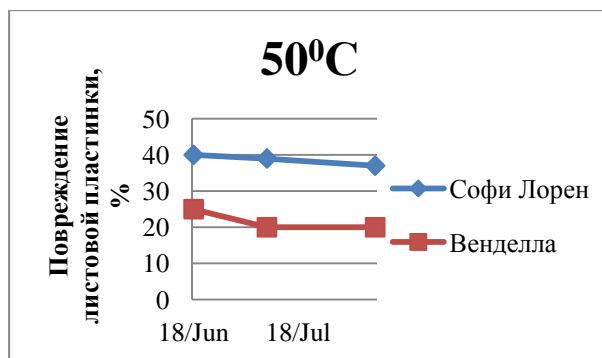


Рис. 32 - Оценка жароустойчивости сортов чайно-гибридной розы в течение летнего периода (прикубанская зона, 2012 г.)

Прикубанская этот показатель уменьшился только на 18%. Вместе с тем концентрация белков в листьях сорта Стенлей даже при избытке тепла возросла за

указанный промежуток времени на 12%. Не исключено, что этот феномен может быть связан с синтезом у растений сливы устойчивых сортов специфических белков, толерантных к перегреву - белков теплового шока.

Таблица 7 - Изменение содержания белков и свободных аминокислот в листьях плодовых растений в течение жаркого периода 2012 г.

Сорт	Белки, мг/г		Свободные аминокислоты, мг/дм ³			
	14.06	15.07	сумма		пролин	
			14.06	15.07	14.06	15.07
Яблоня						
Голден Делишес	15,1	11,0	239,3	296,2	46,0	43,7
Флорина	12,7	8,9	160,2	124,2	28,8	24,1
Слива						
Стенлей	11,7	13,1	1200,0	470,1	491,1	115,0
Прикубанская	13,1	10,8	1195,0	377,0	598,0	47,7

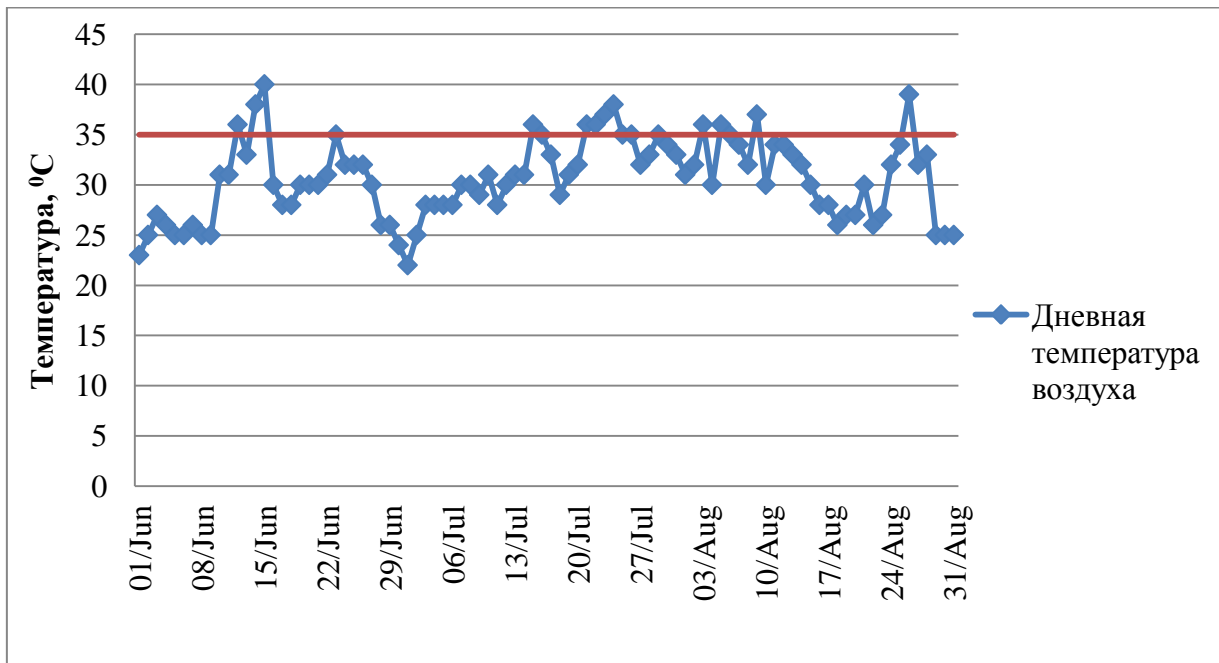


Рис. 33- Динамика дневных температур воздуха в течение летнего периода 2012 г.

Полученные данные вполне согласуются с результатами определения содержания в листовых пластинках плодовых растений свободной аминокислоты пролина. Как известно (Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю., 2005), эту аминокислоту принято считать протекторным соединением, способным образовывать гидрофильные коллоиды и защищающим белки при действии стресс-фактора от денатурации.

Отмечено, что в июне на фоне высоких температур воздуха концентрация пролина в листьях растений сливы на порядок выше, чем у яблони. Между тем, при естественном снижении температуры до среднесезонных значений (ниже 30°C) содержание этой аминокислоты у растений сливы существенно уменьшается. По-видимому, при ослаблении действия стрессора функциональная значимость пролина, как протектора, снижается.

У сортов яблони изменение содержания рассматриваемой аминокислоты в листьях в течение первой половины лета выражено в меньшей степени. Такие результаты могут быть связаны с различной устойчивостью растений сливы и яблони к раннему перегреву (первый компонент жароустойчивости).

Обращает на себя внимание и характер изменения содержания суммы свободных аминокислот в листьях плодовых растений, вызванного действием высоких температур первого типа. Так, в течение июня – начала июля этот показатель у сорта яблони Голден Делишес закономерно увеличивается (на 24%), а у сорта сливы Стенлей – уменьшается (в 2,6 раза). Однако при избытке тепла в первой половине лета у сорта яблони Флорина и, особенно у сливы Прикубанская, несмотря на значительное снижение концентрации белков в листовых пластинках, содержание суммы свободных аминокислот также уменьшается (на 22% и в 3,2 раза соответственно). Это может быть связано с различной активностью реакции дезаминирования аминокислот, определяющей степень повреждения растительных тканей при перегреве.

С учетом полученных данных, в начале лета жароустойчивость сорта яблони Голден Делишес выше, чем сорта Флорина, а сорт сливы Стенлей более устойчив к раннелетнему перегреву, чем Прикубанская.

Следует, однако, признать, что высокие температуры первого типа в «чистом» виде проявляются в южном регионе крайне редко. Чаще отрицательное

влияние избытка тепла на плодовые растения обнаруживается во второй половине лета. При этом уровень устойчивости сорта к действию температурного стрессора может изменяться. Так, при действии высоких ($50 \pm 2^\circ\text{C}$) температур второго типа (смоделированы в климатической камере) «лидерами» по жароустойчивости зафиксированы растения яблони сорта Флорина и сливы Прикубанская.

Намного ниже устойчивость к перегреву сортов яблони Голден Делишес и сливы Стенлей. Об этом свидетельствуют установленные при действии высоких температур относительная стабильность содержания белков в листьях сортов первой группы и отсутствие таковой у сортов второй группы (рисунок 34).

Распад белков в листовых пластинках растений, как правило, сопровождается адекватным увеличением концентрации суммы свободных. В то же время у растений яблони неустойчивого сорта Голден Делишес данный показатель при действии стресс-фактора возрастает только на 20%. Установленный факт может быть связан с активизацией в условиях теплового шока реакции дезаминирования (Щербаков В.Г. и др., 2005).

Об этом же свидетельствуют и другие экспериментальные данные (рисунок 35, 36).

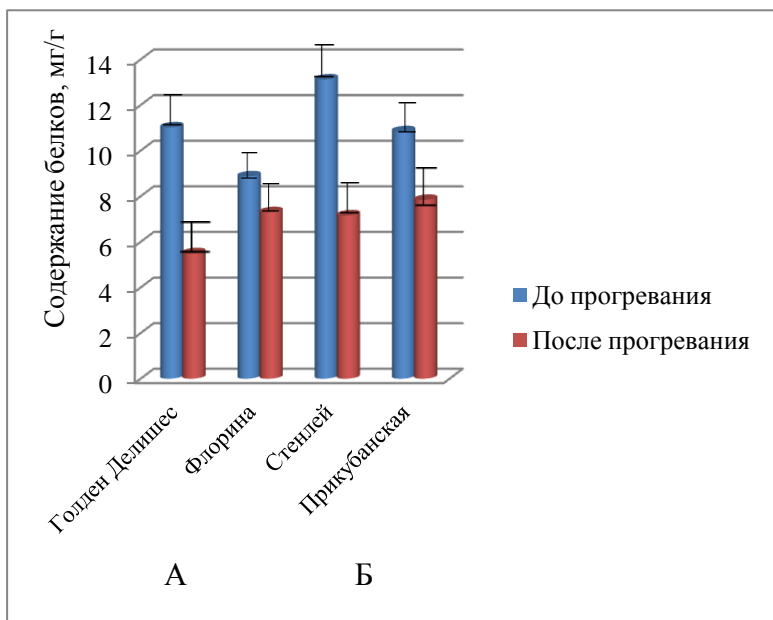


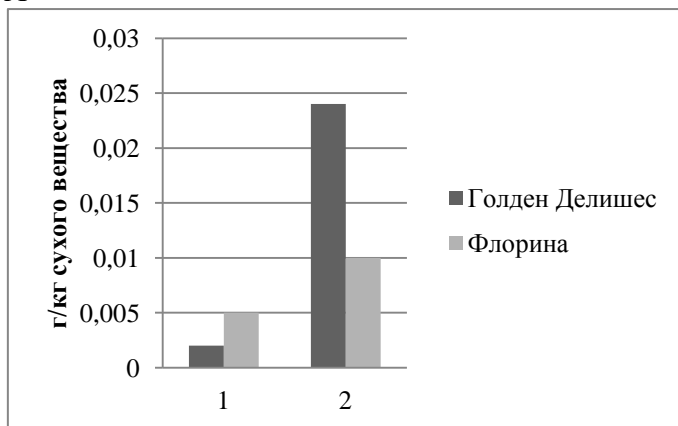
Рисунок 34 - Изменение содержания белков в листьях растений яблони (А) и сливы (Б) под влиянием высоких температур ($50\pm 2^\circ\text{C}$), 26.07.2012 г.

В частности, в конце июля при действии стрессора в листьях яблони неустойчивого сорта Голден Делишес зафиксировано резкое (в 2,2-2,4 раза) снижение содержания важнейших аминокислот - аспарагиновой и

глутаминовой при одновременном увеличении концентрации их биохимических предшественников: фумаровой и α -кетоглутаровой кислот. В этих же условиях у жароустойчивого сорта Флорина содержание в листовых пластинках органических (фумаровой, α -кетоглутаровой) и соответствующих аминокислот (аспарагиновой, глутаминовой) повысилось в 2,0-5,4 раза. Вместе с тем перечисленные органические кислоты являются возможными акцепторами аммиака, образующегося в процессе распада белков и угнетающего метаболизм растений при резком повышении температуры (Щербаков В.Г. и др., 2005; Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю., 2005). По-видимому, такой механизм детоксикации аммиака свойственен некоторым жароустойчивым сортам яблони (Захарчук Н.В., 2011).

Логично предположить, что сроки проявления устойчивости определенного сорта конкретной плодовой культуры к температурному стрессору связаны со специфической «дозой» тепла, необходимой для мобилизации защитно-приспособительных реакций растительного организма.

А



Б

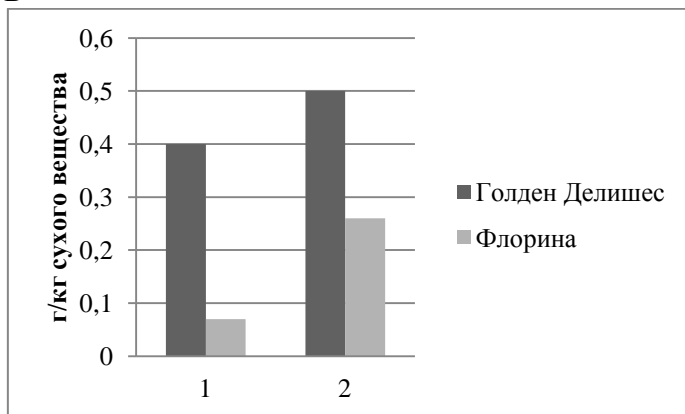
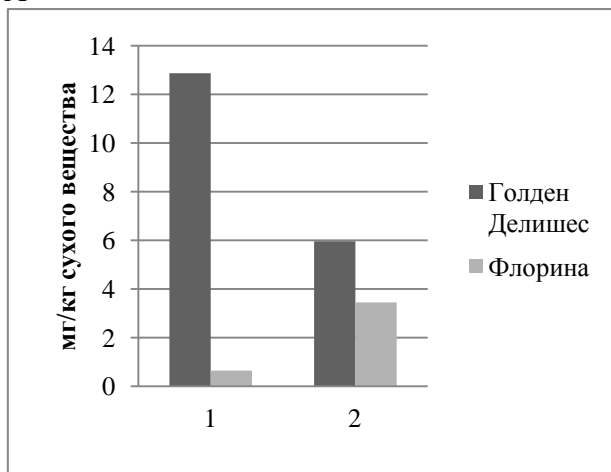


Рисунок 35- Изменение биохимических показателей ($S\bar{x}\% \leq 2,0 - 3,5$) листьев яблони под влиянием высокой ($50 \pm 2^\circ \text{C}$) температуры (июль 2010 г.)

Показатели – содержание веществ: А - фумаровая кислота; Б – α -кетоглутаровая кислота;

1- до прогрева; 2 – после прогрева

А



Б

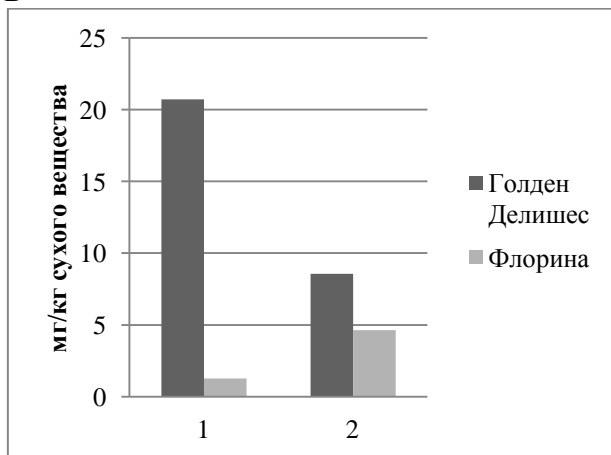


Рисунок 36- Изменение биохимических показателей ($S\bar{x}\% \leq 2,0 - 3,5$) листьев яблони под влиянием высокой ($50 \pm 2^\circ \text{C}$) температуры (июль 2010 г.)

Показатели – содержание веществ: А – аспарагиновая кислота; Б – глютаминовая кислота

1- до прогрева; 2 – после прогрева

Исходя из представленных материалов, эта «доза» для сортов яблони Голден Делишес и сливы Стенлей намного меньше, чем для сортов Флорина и Прикубанская соответственно.

Вместе с тем избыток тепла может заметно снизить эффективность действия защитных механизмов растительного организма. Это отчетливо проявляется, например, у растений яблони сорта Голден Делишес при действии повышенных температур воздуха третьего типа.

С учетом изложенного, в процессе эволюции растения разных плодовых пород сформировали различные механизмы адаптации к перегреву. К таким защитным механизмам у сортов сливы могут быть отнесены активизация накопления в органах растений протектора белков - аминокислоты пролина. Вместе с тем у растений яблони при довольно значительном распаде белков, вызванном температурным стрессором, может усиливаться создание и функционирование защитных систем детоксикации образующегося аммиака.

Интегральным показателем устойчивости плодовых растений к воздействию высоких температур

определенного типа является величина хозяйственного урожая, сформированного в годы с проявлением соответствующего стрессора. Например, в 2011 году с высокими температурами воздуха во второй половине летнего периода урожай плодов у яблони сорта Флорина (жароустойчивость по второму компоненту) на 14% выше, чем у сорта Голден Делишес (рисунок 37). Вместе с тем при «комбинированном» типе воздействия

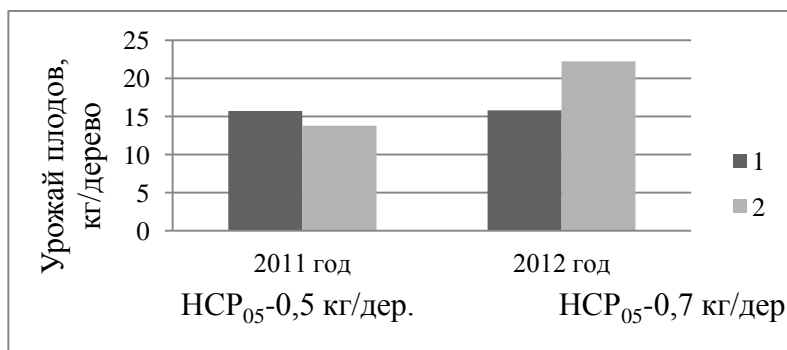


Рис. 37-Урожай плодов яблони в годы с проявлением высоких температур воздуха разного типа (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г. по схеме 4x2 м). Сорта: 1-Флорина; 2-Голден Делишес.

высоких температур (с преобладанием раннелетних) в 2012 году этот показатель заметно больше у сорта Голден Делишес (устойчивость по первому компоненту).

В отличие от яблони и сливы характер различий по жароустойчивости сортов чайно-гибридной розы Софи Лорен и Венделла в течение летнего периода не изменяется. Как показал эксперимент, на протяжении всего сезона, более устойчивы к перегреву растения сорта Венделла. Более того, именно у этого сорта на фоне частого проявления температурного стрессора в 2012 году и в этой связи значительного повреждения листовых пластинок зафиксирована повышенная (в сравнении с контролем) способность к формированию новых побегов (рисунок 38), приводящая к улучшению



Рисунок 38 – Образование новых побегов у растений чайно-гибридной розы сорта Венделла на фоне проявления температурного стрессора, июль 2012 г.

декоративных качеств куста (рисунок 39). Так, за летний период (данные 2012 г.) количество побегов на кусте у сорта Венделла увеличилось в 2,5 раза, а у сорта Софи Лорен - только на 67%.

К аналогичному заключению мы приходим и при определении жароустойчивости сортов розы по степени изменения содержания белков в листовых пластинках под влиянием стресс-фактора (рисунок 40). Так, под влиянием повышенных температур в листьях розы происходит заметное снижение содержания белков, причем наиболее значительное – у среднеустойчивого сорта Софи Лорен (в 1,7 раза).

По-видимому, мы можем говорить о специфическом защитном механизме, свойственном растениям чайно-гибридной розы. К такому механизму следует отнести ускорение процессов обновления поврежденных при действии стресс-фактора органов.



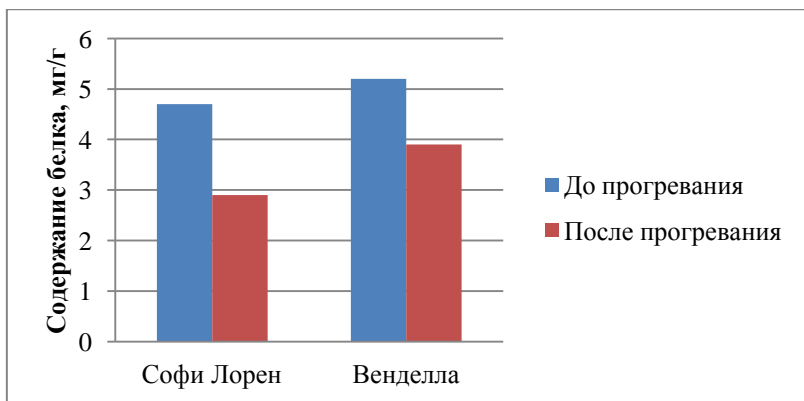
(1)



(2)

Рисунок 39 - Состояние растений чайно-гибридной розы при действии высоких температур, июль 2012 г.

1 – сорт Софи Лорен (К); 2- сорт Венделла



$$s_x, \% \leq 3-5$$

Рисунок 40 - Изменение содержания белков в листьях чайно-гибридной розы под влиянием высоких температур* ($50 \pm 2^\circ\text{C}$), июль 2012 г. (Дорошенко Т.Н. и др., 2012)

* Высокие температуры моделировали в климатической камере «Binder» KB 53. в течение 3 ч. при температуре $50 \pm 2^\circ\text{C}$.

Исходя из полученных результатов, можно сделать вывод, что растения чайно-гибридной розы менее устойчивы к перегреву, чем яблони и сливы. Изучаемые породы (культуры) по жароустойчивости можно расположить в следующем порядке (по возрастающей): чайно-гибридная роза, слива, яблоня.

Таким образом, жароустойчивость плодовых и декоративных растений определяется не только их морфо-биологическими особенностями, но и спецификой проявления температурного стрессора в соответствующие годы. Выявлены три типа воздействия на растения высоких температур в летний период и соответственно три компонента жароустойчивости. Адаптация растений к перегреву связана с созданием и функционированием специфических для каждой породы защитных систем: защиты белков от разрушения (у сливы); детоксикации образующегося при распаде белков аммиака (у яблони) или ускорения обновления поврежденных органов (у розы) и т.д. Для обоснованного подбора и рационального размещения пород и сортов плодовых и декоративных культур на территориях с частым проявлением высоких температур воздуха в течение лета целесообразно использовать различные биологические показатели растений. Универсальным физиолого-биохимическим критерием жароустойчивости сортов плодовых и декоративных культур является степень изменения концентрации белков в листьях растений под влиянием стресс-фактора.

4.2 Особенности проявления окислительного стресса у растений яблони и чайно-гибридной розы в неблагоприятных условиях летнего периода

В последнее время в южных районах Российской Федерации увеличение температуры воздуха в летний период совпадает с повышением уровня солнечной радиации (рисунок 41-42).

Существует мнение о том, что солнечная активность подчиняется циклу в одиннадцать лет (<http://www.solarhome.ru/pv/radiation.htm>). Более того, очередной её максимум приходится на 2012 г. Уже в декабре 2011 года среднемесячное значение числа Вольфа приближалось к 100 (<http://www.moveinfo.ru/data/sun/select>). По данным актинометрических наблюдений метеостанции «Краснодар-Круглик», максимум солнечной радиации приходится на июнь-июль. Однако в указанный период

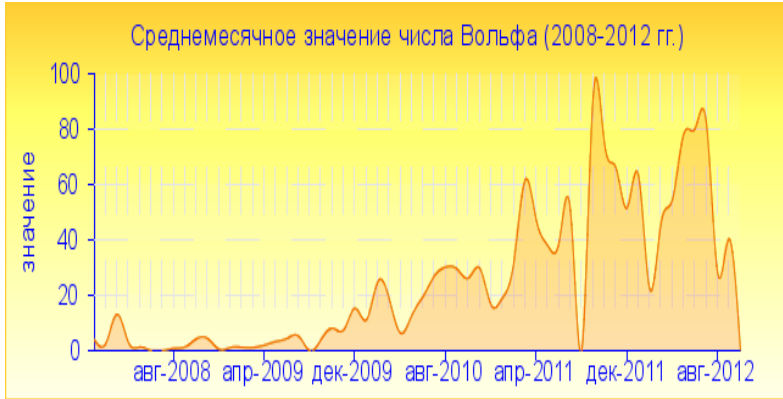


Рисунок 41 - Солнечная активность в 2008-2012 гг.
(<http://www.moveinfo.ru/data/sun/select>)

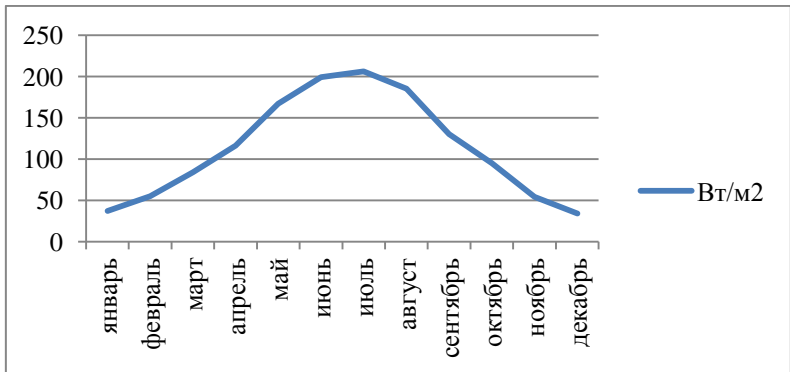


Рисунок 42- Изменение интенсивности суммарной солнечной радиации в годичном цикле на южных территориях России (среднеголетние данные)
(<http://www.solarhome.ru/pv/radiation.htm>)

2012 г. этот показатель на 9-13% превышал средние многолетние значения (рисунок 43). Между тем высокие температуры воздуха и солнечная радиация могут вызвать чрезмерное накопление в клетках АФК, обуславливающее проявление у растений внутреннего окислительного стресса (Цуканова Е.М., 1987; Blanke M., 1988; Constatino L.,1992; Kalt W., Kushand M.M., 2000; Apel K., Hirt H., 2004).

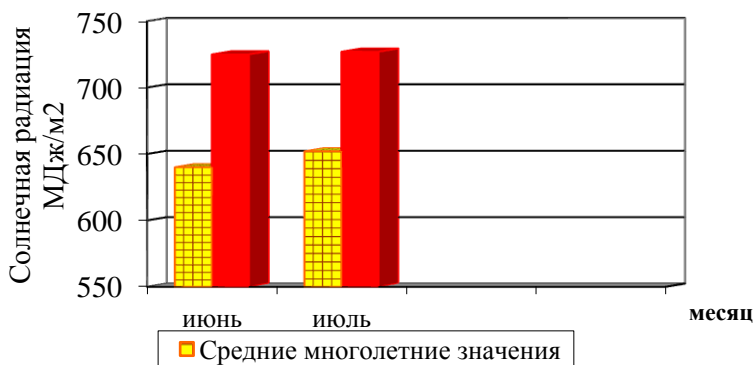


Рисунок 43 - Суммарная солнечная радиация, падающая на горизонтальную поверхность, МДж/м² (г. Краснодар, метеостанция «Круглик»)

Как известно (Guo C. et al., 2008; Смоликова Г.Н., Ламан Н.А., Борискевич О.В., 2011) ключевую роль в регуляции уровня АФК играет содержание в тканях растений низкомолекулярных антиоксидантов, таких,

например, как аскорбиновая кислота, каротиноиды и др. По нашим данным, у сорта Флорина содержание в листьях аскорбиновой кислоты в 4,6 раза больше, чем у сорта Голден Делишес (таблица 8).

Таблица 8 – Физиолого-биохимические показатели листьев яблони в летний период, июль 2012 г. (Дорошенко Т.Н., Чумаков С.С., Максимцов Д.В., 2012)

Сорт	Содержание		Кар / Хл
	аскорбиновая кислота, мг/кг	каротиноиды, мг/г	
Флорина (к)	57,09 ± 1,2	4,8 ± 0,8	1,2
Голден Делишес	12,5 ± 0,9	4,6 ± 0,7	0,8

Не менее важным диагностическим критерием устойчивости организма к стрессовым воздействиям является и соотношение каротиноидов и хлорофиллов: Кар/ Хл (Смоликова Г.Н., Ламан Н.А., Борискевич О.В., 2011). Этот показатель у контрольного сорта заметно выше, чем у сорта Голден Делишес.

По-видимому, у сорта Флорина окислительный стресс проявляется в меньшей степени, чем у сорта Годен Делишес. В данном случае мы вправе говорить о более быстрой мобилизации приспособительных реакций у растений яблони сорта Флорина, связанной со значительными отклонениями условий среды в летний период.

Сходные закономерности зафиксированы при изучении различных сортов чайно-гибридной розы (рисунок 44).

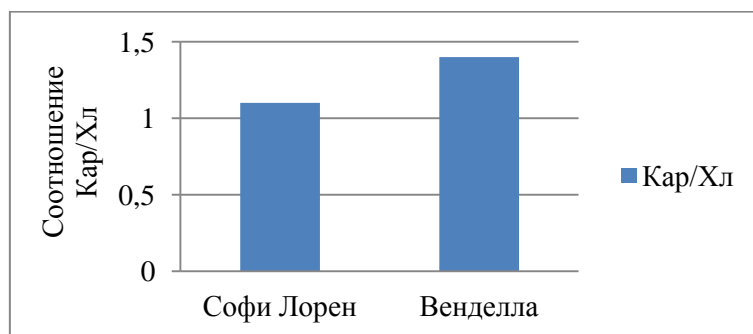


Рисунок 44 – Соотношение Кар/Хл в листьях сортов чайно-гибридной розы, июль 2012 г.

Так, у растений сорта чайно-гибридной розы Венделла соотношение каротиноидов и хлорофиллов в листьях на 27% выше, чем у сорта Софи Лорен.

Эти данные свидетельствуют о лучшей способности сорта Венделла (рисунок 45) переносить окислительный стресс (в сравнении с сортом Софи Лорен).



Рисунок 45 – Состояние побегов у растений чайно-гибридной розы сорта Венделла при действии высоких температур, июль 2012 г.

В пользу этого утверждения свидетельствуют данные о значительном повреждении в 2012 году у сорта Софи Лорен листьев (более 75% площади) в результате окислительного стресса, вызванного высокими температурами воздуха (рисунок 46).

Таким образом, способность сортов яблони и чайно-гибридной розы противостоять проявлению окислительного стресса в неблагоприятных условиях летнего периода сопряжена с их жароустойчивостью.



Рисунок 46 – Проявление окислительного стресса у растений чайно-гибридной розы сорта Софи Лорен, июль 2012 г.

5. ПРИЕМЫ ПОВЫШЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ САДОВЫХ РАСТЕНИЙ К ТЕМПЕРАТУРНЫМ СТРЕССОРАМ ВЕСЕННЕ-ЛЕТНЕГО ПЕРИОДА

Понимание механизмов адаптации садовых растений к температурным стрессорам периода вегетации позволяет разработать методы повышения устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов окружающей среды.

5.1 Влияние бора на адаптивные возможности растений яблони при действии весенних заморозков

Ранее установлено (Захарчук Н.В., Дорошенко Т.Н., Максимцов Д.В., 2011), что заморозкоустойчивость сортов плодовых культур связана с комплексом защитно-приспособительных перестроек в растительном организме, вызванных действием температурного стрессора. Они касаются, в частности, изменений в углеводном, липидном обменах и превращений фенольных соединений, зафиксированных в цветках растений.

Как показали многочисленные эксперименты (Дорошенко Т.Н., Захарчук Н.В., Рязанова Л.Г., 2010; Захарчук Н.В., Дорошенко Т.Н., Максимцов Д.В., 2011; Чумаков С.С., Максимцов Д.В., 2012; Чумаков С.С., 2013), использование в преддверии весенних заморозков борной кислоты оказывает положительное влияние на важную составляющую комплекса приспособительных изменений у растений яблони в неблагоприятных условиях среды. В данном случае, в ущерб синтезу белков, в цветках активизируется цепь превращений фенольных соединений и образование хлорогеновой кислоты (таблица 9).

Так, под действием стрессора содержание хлорогеновой кислоты в органах цветков яблони сорта Голден Делишес снижается на 30%. Однако при использовании борной кислоты даже на фоне отрицательных температур этот показатель не уменьшается (в сравнении с контролем). Между тем хлорогеновая кислота ответственна за функциональную активность пыльцевых зерен, рыльца пестика и эффективность взаимодействия элементов системы «пыльца-пестик» (Кретович В.Л., 1980; Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю., 2005).

Таблица 9 – Влияние борной кислоты на физиолого-биохимические показатели цветков яблони сорта Голден Делишес при изменении температурного режима окружающей среды (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., в среднем за 2012-2013 гг.)

Показатель	Единица изме- рения	Контроль		Борная кислота	
		Проморажи- вание*		Проморажива- ние*	
		до	после	до	после
Содержание:					
белки	%	2,8	3,0	2,8	2,9
хлорогеновая кислота	мг/кг	749,4	528,6	815,2	749,7
Жизнеспособ- ность пыльцы	%	40	10	55	30
$s\bar{x}$, % $\leq 3-4$					

* Промораживание в климатической камере «Binder» KB 53 в течение 4 ч. при температуре $-2,5 \pm 0,2^{\circ} \text{C}$

По нашим данным, обработки деревьев яблони сорта Голден Делишес борной кислотой обеспечивают заметное (на 40%) увеличение жизнеспособности

пыльцы. Еще более рельефные показатели получены на фоне понижения температуры до $-2,5 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$. В таких температурных условиях жизнеспособность пыльцы в варианте с использованием бора повышается по сравнению с контрольными значениями в 3 раза.

Исходя из приведенных материалов, мы вправе говорить о положительном влиянии бора на адаптивные возможности растений яблони при кратковременном снижении весенних температур.

5.2 Прием повышения заморозкоустойчивости растений черешни при действии весенних заморозков

Практически у всех косточковых культур устойчивость генеративных органов к низким температурам положительно коррелирует с более поздним началом их дифференциации и более медленными темпами выхода из состояния покоя и дальнейшего развития (Колесников В.А., 1979).

Одним из приёмов предупреждения повреждающего действия весенних заморозков является задержка сроков цветения.

Замедление темпов развития цветковых почек и повышения их заморозкоустойчивости можно достичь, например, с помощью регуляторов роста (Агафонов Н.В., 1980).

Регуляторы роста оказывают и непосредственное влияние на повышение заморозкоустойчивости цветков во время цветения. Установлено (Колесников В.А., 1979), например, что деценилантарная кислота способствует повышению устойчивости цветков к отрицательной температуре. Авторы полагают, что положительное действие деценилантарной кислоты (или некоторых её моноамидов) происходит в результате проникновения её в липидные слои клеточных мембран, что способствует лучшей проницаемости их по отношению к воде.

Как отмечено выше, устойчивость плодовых растений к весенним заморозкам связана с содержанием в генеративных органах липидов и определенным соотношением жирных кислот. Вместе с тем в синтезе жиров принимают участие углеводы и глицерин (рисунок 47).

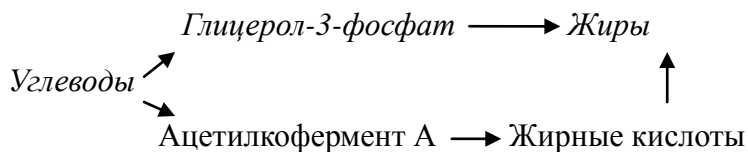


Рисунок 47 - Схема превращения углеводов в жиры (Третьяков Н.Н., 2005; Щербаков В.Г. и др., 2005)

Значительная роль липидов в повышении заморозкоустойчивости плодовых растений принята за основу при разработке приема, оптимизирующего данное свойство. Рассмотрено влияние различных препаратов на заморозкоустойчивость черешни в 2012-2013 гг. Перед началом вегетации черешни были испытаны следующие варианты обработки растений неустойчивого сорта Францис:

1. Вода (контроль).
2. Борная кислота в концентрации 0,03% (производственный контроль).
3. Водный раствор глюкозы (концентрация 3%) с добавлением глицерина (концентрация 5%) – биохимических предшественников жиров. Указанные концентрации сходных компонентов предложены в

известных работах (Лукин Е.С., Трунов А.А., Новотворцев А.А., 2010)

Как показал эксперимент, растения неодинаково отреагировали на действие различных препаратов. Так, уже через 20 дн. после обработки растений черешни содержание воды в генеративных почках под влиянием борной кислоты возросло по сравнению с контролем в 2 раза (таблица 10).

Полученные данные свидетельствуют о значительной активизации метаболических процессов, вызванной действием борной кислоты. В пользу этого утверждения свидетельствует и некоторое увеличение под влиянием данного приема содержания белков в генеративных почках черешни.

В то же время использование глицерина и раствора глюкозы привело к резкому (в 2 раза по сравнению с контрольным показателем) снижению содержания воды в генеративных органах черешни. При этом в почках отмечено существенное увеличение содержания липидов, что может быть связано с упорядочением структуры клеточных мембран.

Таблица 10 – Содержание воды, белков и липидов в генеративных почках черешни сорта Францис через 20 дней после обработки различными препаратами (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., 20 марта 2013 г.)

Вариант	Содержание		
	воды, %	белков, мг/г	липидов, %
Вода (контроль)	40,0	14,93	1,72
Борная кислота	80,0	17,78	1,80
Раствор глюкозы и глицерина	20,0	15,54	3,02
$\bar{sx}, \% \leq 3-5$			

Изменение физиолого-биохимических параметров растений черешни, вызванное обработкой изучаемыми препаратами, сопряжено с различными морфологическими проявлениями развития генеративных почек черешни (рисунок 48-49).



(1)



(2)

Рисунок 48 – Морфологические проявления развития генеративных почек черешни сорта Францис через 20 дней после обработки борной кислотой (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., 20 марта 2013)

1-контроль (фаза «начало распускания почки»); 2- борная кислота (фаза «распускание почки»);



(1)



(2)

Рисунок 49 – Морфологические проявления развития генеративных почек черешни сорта Францис через 20 дней после обработки препаратами (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., 20 марта 2013)

1-контроль (фаза «начало распускания почки»); 2 раствор глюкозы с добавлением глицерина (фаза «начало вегетации»).

В частности, уже через 20 дн. после обработки развитие генеративных почек под влиянием борной кислоты ускоряется (в среднем на 10 дн. в сравнении с контролем), а при использовании глюкозы и глицерина, напротив, сдерживается (на 5 дн.). Тем не менее по мере развития растений черешни разница между контролем и последним вариантом постепенно нивелируется. Так, начало цветения сорта Францис в варианте с обработкой глюкозой и глицерином наступает только на 3 дня позже, чем в контроле (рисунок 50), а созревание и сбор урожая плодов в обоих случаях и вовсе проходят в одни сроки.

В наших экспериментах, проводимых на фоне естественных заморозков с 17 по 26 марта 2013 г., когда температура воздуха снижалась до минус 1,8°С (рисунок 51), отмечено следующее. Замедление выхода растений черешни из состояния покоя при использовании глицерина и раствора глюкозы было сопряжено с повышением эффективности протекания в генеративных органах соответствующих этапов органогенеза. В пользу этого утверждения свидетельствуют, например, факты повышения жизне-



(1)



(2)

Рисунок 50 – Особенности цветения черешни сорта Францис при использовании обработки глюкозой и глицерином перед началом вегетации (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., 8 апреля 2013 г.)

1-контроль (фаза «массовое цветение»); 2- раствор глюкозы с добавлением глицерина (фаза «начало цветения»).

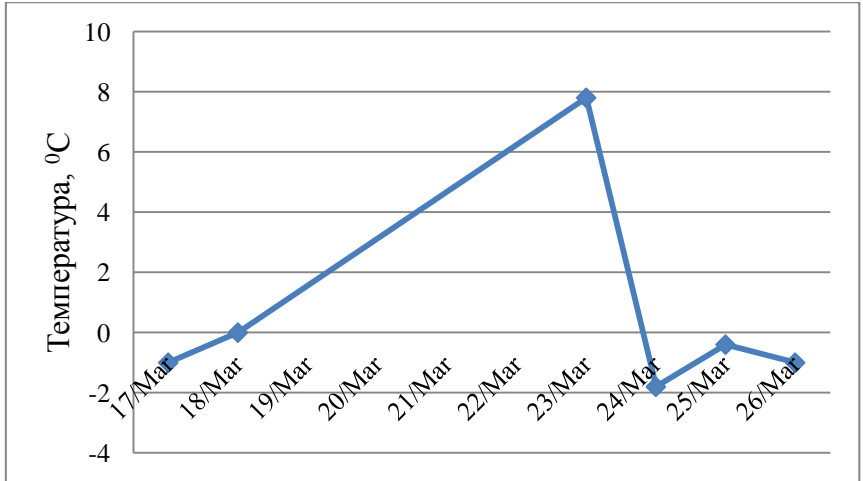


Рисунок 51 - Минимальная температура воздуха в г. Краснодаре, март 2013 г. [данные метеостанции «Круглик»]

способности пыльцы растений в опытном варианте в сравнении с контролем (50 и 15% соответственно), а также увеличения активности процесса оплодотворения и завязывания плодов (рисунок 52).

По результатам наших исследований, использование глюкозы и глицерина обеспечивает формирование оптимального количества завязей на дереве (23% от исходного количества цветков), что

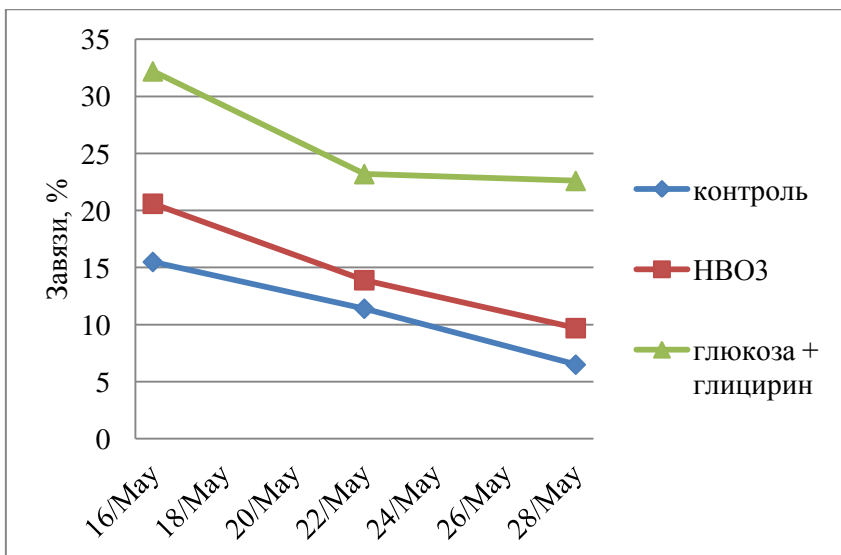


Рисунок 52 – Изменение количества завязей (% от исходного) на деревьях черешни сорта Францис в течение вегетации в зависимости от обработок различными препаратами (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., май 2013 г.)

достаточно для получения высокого урожая плодов черешни (рисунок 53). Применение борной кислоты также способствует нормальному сохранению полезных завязей, обуславливающему довольно высокий урожай плодов. Однако этот результат заметно хуже предыдущего.

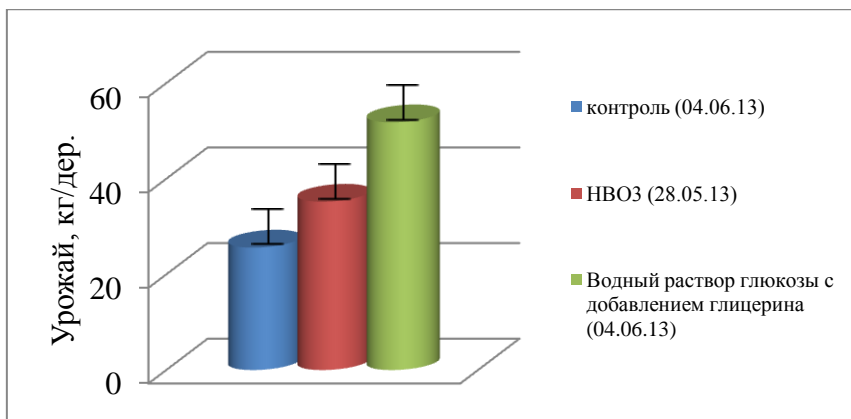


Рисунок 53 - Урожай плодов черешни сорта Францис в связи с применением различных препаратов (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., май - июнь 2013 г.)

Так, при использовании глицерина и раствора глюкозы урожай плодов черешни сорта Францис составил 51,8 кг/дерево, что практически в 2 раза выше контрольных значений. Следует отметить, что урожай плодов сорта Францис в варианте с применением борной кислоты также превысил контроль на 37%. Однако при различных видах обработки деревьев сбор урожая плодов сорта Францис проходил в разные сроки. Применение борной кислоты способствовало более раннему (на 8 дн. в сравнении с контролем) созреванию плодов (рисунок 54). В то же время в варианте с



(1)



(2)

Рисунок 54 – Созревание плодов черешни сорта Францис при обработке деревьев борной кислотой (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., 28.05.2013 г.)
1- контроль; 2- борная кислота

использованием глюкозы и глицерина созревание плодов зафиксировано в один срок с контролем.

Полученные данные свидетельствуют о целесообразности применения глюкозы и глицерина перед началом вегетации для повышения заморозкоустойчивости растений черешни.

Запаздывание с обработкой приводит к диаметрально противоположным результатам. Так, при использовании глюкозы и глицерина в начале вегетационного периода черешни сорта Францис (12 марта 2013 г.) через 5 дн. после обработки зафиксировано резкое снижение в генеративных почках растений содержания белков (на 26%) и липидов (на 68%) в сравнении с контрольным вариантом (таблица 11).

Это свидетельствует об усилении «разблокировки» мембранной системы клеток и ускорении выхода растений из состояния вынужденного покоя. На это же указывает и повышение содержания воды в почках растений данного варианта опыта (в 1,5 раза) в сравнении с контролем. Такой эффект, безусловно, вызовет снижение устойчивости растений при действии температурного стрессора.

Таблица 11 – Содержание воды, белков и липидов в генеративных почках черешни сорта Францис через 5 дней после обработки глюкозой и глицерином в начале периода вегетации (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., 17 марта 2013г.)

Вариант	Содержание		
	воды, %	белков, мг/г	липидов, %
Вода (контроль)	40,0	21,37	2,73
Глюкоза + глицерин	60,0	15,77	1,16
$s\bar{x}, \% \leq 3-5$			

При возможном повторном понижении температуры в фазу цветения черешни (понижение смоделировано в климатической камере «Binder» KB 53) положительный эффект от применения глюкозы и глицерина сохраняется (рисунок 55).

По нашим данным, жизнеспособность пыльцы после промораживания в варианте с использованием глюкозы и глицерина на 23,1% выше, чем в контроле.

Итак, использование борной кислоты (независимо от сроков её применения) способствует активизации генеративной деятельности плодовых растений (в том числе и при кратковременном понижении температуры в весенний период), приводящей к улучшению завязывания плодов и повышению хозяйственной продуктивности (на примере

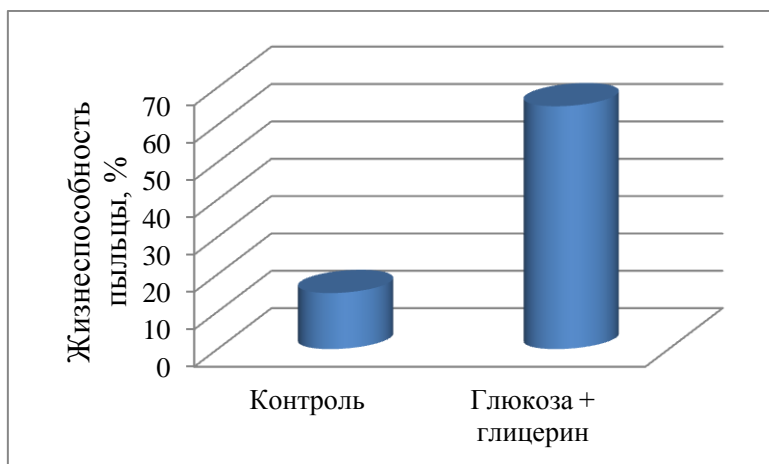


Рисунок 55 - Жизнеспособность пыльцы черешни сорта Францис после промораживания* при использовании обработки деревьев глюкозой и глицерином перед началом периода вегетации (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., апрель 2013г.)

* Промораживание в климатической камере «Binder» KB 53 в течение 4 ч. при температуре $-2,5 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$

черешни) до 37%. Примечательно, что обработка деревьев черешни борной кислотой перед началом периода вегетации обеспечивает ускорение созревания плодов на 8 дн.

Другая возможность избежать повреждения растений черешни весенними заморозками – активизация синтеза липидов в генеративных органах, достигаемая обработкой деревьев перед началом периода вегетации их биохимическими предшественниками – водным раствором глюкозы (3%) с добавлением глицерина (5%). При этом на 5 дн. замедляется выход деревьев из состояния вынужденного покоя, соответственно на 3 дн. смещается фаза цветения и повышается эффективность прохождения отдельных этапов органогенеза. Последнее сопряжено с увеличением жизнеспособности пыльцы, повышением количества образовавшихся на деревьях завязей, а, в конечном счёте - урожая плодов.

5.3 Агроприемы повышения устойчивости садовых растений к высокотемпературному стрессу

5.3.1 Роль бора в повышении жароустойчивости растений яблони

В результате исследований (Якушкина Н.И., Бахтенко Е.И., 2005; Дорошенко Т.Н., Чумаков С.С., Максимцов Д.В., 2012 и др.) установлено, что использование бора в летние месяцы ослабляет негативное влияние на растения высоких температур воздуха. Так, в условиях вегетационного опыта на фоне аномальной жары августа 2010 г. (максимальная температура воздуха в августе 2010 г. достигала +55°C, а в корнеобитаемом слое почвы температура повышалась до +35°C) применение некорневой подкормки растений яблони борной кислотой (концентрация 0,1%) обеспечило формирование мощной корневой системы. Суммарная длина корней в этом варианте опыта в 1,7, а их общая адсорбирующая поверхность - в 2,2 раза больше, чем в контроле – обработка водой (таблица 12).

Более того, под воздействием бора заметно повышается поглотительная способность корней растений яблони первого года жизни (увеличивается рабочая адсорбирующая поверхность). Вместе с тем

Таблица 12 - Влияние некорневой подкормки борной кислотой на физиологические показатели растений яблони сорта Флорина (подвой М9) на фоне аномально высоких температур (вегетационный опыт, август 2010 г.)

Вариант	Повреждение листьев, %		Показатели корней		
	Температура, °С		суммарная длина, см	адсорбирующая поверхность, м ²	
	55	60		общая	рабочая
Контроль	70±3	85±5	71±3	0,50±0,03	0,80±0,04
Некорневая подкормка	60±4	70±4	120±7	1,10±0,06	1,60±0,10

использование некорневой подкормки борной кислотой в летний период способствует уменьшению степени повреждения листьев сорта Флорина высокими температурами (55-60°C). Повышение потребности в боре в таких условиях может быть связано с усилением активности фермента полифенолоксидазы (Удовенко Г.В., 1989). Представленные данные свидетельствуют о перспективности использования борного удобрения для повышения устойчивости растений яблони к перегреву.

К аналогичному заключению мы приходим и при изучении влияния бора на особенности метаболизма в листьях и верхушечных почках плодовых образований у деревьев яблони сорта Флорина в фазу затухания роста побегов в неблагоприятных метеорологических условиях лета 2010 г. В эти сроки активность фермента нитратредуктазы в листьях растений увеличивается в сравнении с контрольными значениями в 1,6 раза, что может быть связано с возросшей потребностью растительного организма в белках на построение частей цветка (таблица 13).

Одновременно в почках усиливается накопление свободных аминокислот, сопряженное с увеличением содержания белков на 22% (Дорошенко Т.Н.,

Чумаков С.С., Максимцов Д.В., 2012). Такие изменения приводят к активизации закладки и дифференциации цветковых почек у растений сорта Флорина, а в итоге – к повышению в следующем сезоне урожая плодов.

5.3.2 Влияние кальция на жароустойчивость садовых растений

Ранее отмечена (Третьякова О.И. и др., 2011) роль кальция в повышении теплоустойчивости некоторых однолетних растений.

По нашим данным, применение в начале летнего периода некорневой подкормки деревьев яблони неустойчивого к перегреву сорта Голден Делишес хлоридом кальция (концентрация 0,3%) обеспечивает увеличение на 10 % содержания в листьях хлорофилла «а», ответственного за формирование реакционного центра фотосинтетического аппарата (таблица 14).

Таблица 13 - Влияние некорневой подкормки борной кислотой на физиолого-биохимические показатели растений яблони сорта Флорина на фоне аномально высоких температур (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., август 2010 г.)

Вариант	Нитратредуктазная активность листьев, \bar{NO}_2 мкг/г*ч	Содержание в почках		Цветковые почки, % от общего количества
		свободных аминокислот, мг/кг	белков, %	
Контроль	1,3	229,4	0,9	50
Некорневая подкормка	2,1	282,9	1,1	60
$\bar{sx}, \% \leq 3-4$				

Таблица 14 – Изменение содержания пигментов в листьях яблони сорта Голден Делишес под влиянием хлорида кальция (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., 28 июня 2013 г.)

Вариант	Содержание пигментов, мг/г			Кар/Хл
	хлорофилл «а»	хлорофилл «в»	каротиноиды	
Контроль (обработка водой)	6,0±0,2	2,5±0,1	1,7±0,1	0,2
Хлорид кальция	6,6±0,3	1,9±0,1	2,1±0,2	0,3

При этом концентрация хлорофилла «в» в листовых пластинках уменьшается. Полученные результаты свидетельствуют о возможном изменении структуры фотосинтетического аппарата растений яблони под влиянием обработки хлоридом кальция.

Более того, использование хлорида кальция снизило проявление у растений окислительного стресса (отмечено некоторое повышение соотношения Кар/Хл).

При обработке деревьев яблони хлоридом кальция зафиксирована оптимизация различных

показателей белкового обмена на фоне высоких температур воздуха (таблица 15).

При повышении температуры в листьях растений яблони, обработанных хлоридом кальция, содержание протекторного соединения – свободной аминокислоты пролина - возрастает в 2,2 раза (Дорошенко Т.Н., Максимцов Д.В., 2013). В то же время в контрольном варианте (обработка растений водой) этот показатель увеличивается только в 1,4 раза. Одновременно под влиянием препарата кальция в неблагоприятных условиях среды заметно ослабляется (в сравнении с контролем) распад белков.

Приведенные результаты свидетельствуют об активизации у растений яблони защитно-приспособительных реакций в неблагоприятных температурных условиях при использовании соли кальция. Это заключение вполне согласуется с литературными данными (Третьякова О.И. и др., 2011) о возможном влиянии ионов Ca^{2+} на пороговую температуру денатурации белков.

Физиолого - биохимические изменения, происходящие в растительном организме под влиянием хлорида кальция на фоне высоких температур воздуха во второй половине летнего периода, определяют особенности формирования хозяйственного урожая в

специфические по погодным условиям годы (рисунок 56).

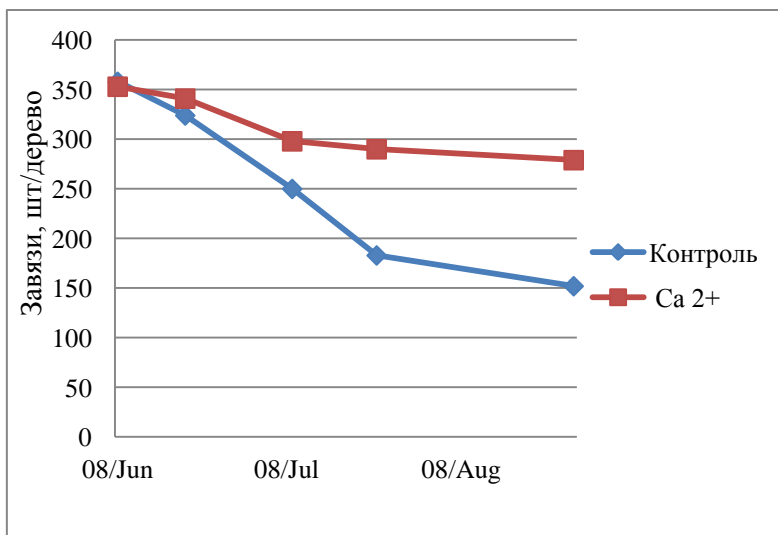


Рисунок 56 - Влияние некорневой подкормки деревьев яблони сорта Голден Делишес (подвой М 9) хлоридом кальция на изменение количества завязей в течение летнего периода (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., в среднем за 2011-2012 гг.)

Как показал эксперимент, применение некорневой подкормки деревьев яблони сорта Голден Делишес хлоридом кальция ослабляет позднее (после июньского опадения) сбрасывание завязей, снижая непроизводительный расход питательных веществ, и обеспечивает повышение урожая плодов на 26% в

Таблица 15 – Изменение физиолого-биохимических показателей листьев яблони сорта Голден Делишес (подвой М 9) под влиянием высоких температур* ($50\pm 2^\circ\text{C}$) в связи с использованием некорневой подкормки хлоридом кальция (сад учхоза «Кубань» КубГАУ закладки 1997 г., август 2012г.)

Вариант	Содержание			
	до прогрева		после прогрева	
	белки, мг/г	пролин, мг/дм ³	белки, мг/г	пролин, мг/дм ³
Контроль	11,6	44,5	5,3	64,5
Хлорид кальция	9,2	38,7	5,5	85,1
$s\bar{x}, \% \leq 4-5$				

* Высокие температуры моделировали в климатической камере «Binder» KB 53. в течение 3 ч. при температуре $50\pm 2^\circ\text{C}$.

сравнении с контролем (в среднем за 2011-2012 гг.: 28,0. 22,2 кг/дерево соответственно).

Следует заметить, что использование некорневых подкормок растений чайно-гибридной розы неустойчивого сорта Софи Лорен хлоридом кальция способствует улучшению показателей декоративного качества кустов (таблица 16).

Так, при использовании некорневой обработки кустов хлоридом кальция отмечено увеличение высоты растений на 14,0 %, а количества бутонов – на 26,6 % (в сравнении с контролем). Особо следует отметить, что количество побегов у растений сорта Софи Лорен под влиянием обработки увеличивается на 10 % (рисунок 39). Этот факт свидетельствует об активизации формирования побегов у растений розы при использовании данного приема.

Таблица 16 - Изменение показателей декоративного качества кустов чайно-гибридной розы сорта Софи Лорен под влиянием хлорида кальция* (г. Краснодар, плантация закладки 2007 г., июль 2009- 2012 гг.)

Вариант	Высота куста по годам, см					Количество побегов, шт. (в среднем за 2009-2012 гг.)	Количество бутонов, шт (в среднем за 2009-2012 гг.)
	2009	2010	2011	2012	В среднем за 2009-2012 гг.		
Контроль	86,9	95,7	99,3	84,1	91,5	14,5	7,5
Обработка CaCl ₂	94,0	112,0	116,6	96,0	104,6	16,5	9,5
НСР05	9,1	6,9	8,9	9,3	-	-	-

*- обработка проведена 10-15 июня 2009-2012 гг.

Таким образом, направленное некорневое питание садовых растений соответствующими микро- и макроэлементами (бором, кальцием) в преддверии наступления весенних заморозков и жаркой погоды способствует активизации комплекса защитно-приспособительных перестроек в растительном организме. В результате достигается оптимизация процессов жизнедеятельности растений, а в конечном счете – более полное проявление их потенциальной продуктивности даже в неблагоприятных условиях среды. Предложенные пути некорневого питания минеральными удобрениями при действии низких отрицательных или высоких положительных температур и солнечной радиации являются важной составляющей точных технологий выращивания садовых культур, предусматривающих объективную оценку функционального состояния растений в определенные сроки периода вегетации современными биологическими методами и соответствующую корректировку их вегетативного роста и генеративной деятельности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обоснованный подбор устойчивых к температурным стрессорам сортов плодовых и декоративных культур для выращивания на соответствующих территориях, а также различных корректирующих факторов, обеспечивающих оптимизацию процессов жизнедеятельности растений в неблагоприятных условиях среды,- важные задачи, стоящие перед физиологами. Их успешное решение будет способствовать стабильному производству плодовой продукции и повышению декоративных качеств зеленых насаждений в городах и населенных пунктах Российской Федерации.

Описаны возможные механизмы адаптации растений различных пород и сортов к низким отрицательным и высоким температурам. Для точной диагностики заморозко- и жароустойчивости садовых растений предложена совокупность физиолого-биохимических параметров, объективно отражающих функциональное состояние растительного организма при действии разных температурных стрессоров. Их использование весьма перспективно для выбора лучшего сорта. А такая проблема будет

существовать постоянно. Это связано с появлением на отечественном рынке новых сортов плодовых и декоративных культур, привлекающих внимание производителей и потребителей своими хозяйственно-ценными признаками и свойствами. Им предстоит дать объективную оценку.

Более глубокое изучение природы заморозко- и жароустойчивости многолетних садовых растений позволяет разработать ряд инновационных приемов (например, предложенное нами направленное применение некорневых подкормок микро- и макроэлементами), обеспечивающих активизацию обменных процессов, а в конечном счете – стабильное ведение отрасли в различные по погодным условиям годы.

ЛИТЕРАТУРА*

1. Агафонов, Н.В. Главнейшие факторы внешней среды для плодовых и ягодных растений /Н.В. Агафонов// Плодоводство. – М.: Колос, 1979- С.141-170.

2. Агафонов, Н.В. Современные способы посадки и формирования плодовых деревьев в интенсивных насаждениях / Н.В. Агафонов. - М.: Колос, 1980.- 58 с.

3. Агроуказания по плодовым и ягодным культурам для Краснодарского края. – Краснодар, 1974. – 218 с.

4. Бабук, В.И. Влияние факторов внешней среды на жизнедеятельность плодовых растений / В.И. Бабук // Плодоводство. - М.: Агропромиздат, 1991. – С.67-76.

5. Биохимия / В. Г. Щербаков, В. Г. Лобанов, Т. Н. Прудникова, А. Д. Минакова; Под ред. В. Г. Щербакова. 3-е изд., испр. и доп. – СПб: ГИОРД, 2005. – 472 с.

6. Бродский, В.А. Краткий курс общей экологии: Учебное пособие / В.А.Бродский.- СПб.: ДЕАН, 2000. – 156 с.

* - Список литературы приведен в сокращенном виде

7. Васильева, О.Ю. Розы / О.Ю. Васильева.- Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2004. - 136 с.

8.Викторов, Д. П. Малый практикум по физиологии растений / Д. П. Викторов. – М. : Высшая школа, 1969. – 114 с.

9.Воробьев, Н. В. Определение содержания сахарозы, фруктозы и глюкозы в растительных тканях с помощью антронового реактива / Н. В. Воробьев // Бюл. НТИ ВНИИРиса. – Вып. 33. – С. 11-13.

10. Воронцов, В.В. Все о розах / В.В. Воронцов, В.И. Коробов. - М.: ЗАО «Фитон+», 2007. – 224 с.

11. Генкель, П.А. Основные пути изучения физиологии засухоустойчивости растений / П.А. Генкель.– М.: Наука, 1971. – С.5-27.

12. Генкель, П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений / П.А.Генкель. - М.:, 1982. – 407 с.

13. Горышина, Т.К. Экология растений: Учебное пособие / Т.К.Горышина. – М.: Высш.школа, 1979. – 296с.

14. Гудковский, В.А. Окислительный стресс плодовых и ягодных культур / В.А. Гудковский, Н.Я. Каширская, Е.М. Цуканова.- Тамбов: Изд-во

Тамб.гос.техн.ун-та, 2001. – 87 с.

15.Гудковский, В.А. Стресс плодовых растений / В.А.Гудковский, Н.Я. Каширская, Е.М. Цуканова.- Мичуринск – Научград РФ. – Воронеж: Издательский дом «Кварта», 2005. – 127 с.

16.Декоративное садоводство / Н.В. Агафонов, Е.В. Мамонов, И.В. Иванова и др.; Под ред. Н.В. Агафопова.- М.: КолосС, 2003. – 320 с.

17.Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям / Под ред. Г.В.Удовенко. - 1988. – 227 с.

18. Дорошенко, Т.Н. Ранняя диагностика устойчивости плодовых растений к абиотическим стресс-факторам / Т.Н.Дорошенко // Проблемы и перспективы адаптивного садоводства России. – М., 1994. – С. 93-96.

19. Дорошенко, Т.Н. Физиологические аспекты южного пловодства / Т.Н.Дорошенко.- Краснодар: Кубанский ГАУ, 2000. – 152 с.

20. Дорошенко, Т.Н. Пловодство с основами экологии: Учебник/ Т.Н.Дорошенко. - Краснодар: КубГАУ, 2002.-274с.

21.Дорошенко, Т.Н. Устойчивость плодовых и

декоративных растений к высоким температурам: физиологический аспект / Т.Н. Дорошенко // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ) [Электронный ресурс]. – Краснодар: КубГАУ, 2013. – №02(86). С. 500 – 514. – Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2013/02/pdf/35.pdf>

22.Дорошенко, Т.Н. Адаптивный потенциал плодовых растений юга России / Т.Н. Дорошенко, Н.В. Захарчук, Л.Г. Рязанова.- Краснодар: Просвещение – Юг, 2010.- 123 с.

23. Дорошенко, Т.Н. Диагностика и пути повышения жароустойчивости плодовых растений / Т.Н. Дорошенко, Д.В. Максимцов // Труды Кубанского государственного аграрного университета.- 2013.- № 2 (41).- С. 72-76

24.Дорошенко, Т.Н. Диагностика и пути повышения жароустойчивости плодовых растений / Т.Н. Дорошенко, Д.В. Максимцов // Труды Кубанского государственного аграрного университета.- 2013.- № 2 (41).- С. 72-76

25. Дорошенко, Т.Н. Возможности диагностики устойчивости плодовых растений к весенним заморозкам: физиолого-биохимический аспект / Т.Н. Дорошенко, Д.В. Максимцов, В.Н. Бехтерев, А.М. Кожевникова // Тр. Кубанского ГАУ.-2012.- №5 (38).- С. 65-67.

26. Дорошенко, Т.Н. Адаптивный потенциал сортов чайно-гибридных роз на юге России / Т.Н. Дорошенко, Д.В. Максимцов, С.С. Чукуриди, Т.А. Копнина // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ) [Электронный ресурс]. - Краснодар: КубГАУ, 2012.- № 02 (76). С. 1151-1162.- Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2012/02/pdf/90.pdf>.

27. Дорошенко, Т.Н. Возможности повышения устойчивости растений косточковых культур к весенним заморозкам / Т.Н. Дорошенко, С.С. Чумаков, Д.В. Максимцов // Приемы повышения адаптивности косточковых культур, вопросы осеверения и расширения границ садоводства: сб. материалов междунар. симп. / Науч.-произв. об-ние «Сад и огород». – Челябинск: Дом печати, 2011.- С. 128-130

28. Дорошенко, Т.Н. Особенности некорневого питания плодовых растений при действии температурных стресс-факторов весенне-летнего периода / Т.Н. Дорошенко, С.С. Чумаков, Д.В. Максимцов // Плодоводство и ягодоводство России.- 2012.- Т. XXX.- С. 61-70

29.Дорошенко, Т.Н. Особенности реализации потенциала продуктивности плодовых растений в годы с погодными аномалиями / Т.Н. Дорошенко, С.С. Чумаков, Д.В. Максимцов // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ) [Электронный ресурс].- Краснодар: КубГАУ, 2012.- № 08 (82).- С. 913-931.- Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2012/08/pdf/63/pdf>.

30.Драгавцева, И.А. Анализ тенденций наступления природных стресс-факторов среды и преодоление их негативного воздействия на плодовые культуры юга России / И.А. Драгавцева, А.А. Кузьмина, С.Н. Артюх, В.С. Акопян.- Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2011. – 48 с.

31.Драгавцева, И.А. Ресурсный потенциал земель Краснодарского края дл возделывания плодовых

культур / И.А.Драгавцева, И.Ю.Савин, С.В.Овечкин.- Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ Россельхозакадемии, 2005. – 136 с.

32. Егоров, Е.А. Актуализация приоритетов в селекции плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда для субъектов Северного Кавказа / Е.А. Егоров // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. - Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012.- 569 с.

33. Егоров, Е.А. Прецизионность в технологиях промышленного пловодства / Е.А. Егоров // Методологические аспекты создания прецизионных технологий возделывания плодовых культур и винограда.- Том. 1. Тематический сборник материалов Юбилейной конференции к 75-летию СКЗНИИСиС.- Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2006. -381 с.

34.Егоров, Е.А. Состояние отраслей и актуальные задачи адаптации информационных ресурсов к реформируемой среде сельскохозяйственно-го строительства / Е.А. Егоров// Ресурсосбережение и экология в адаптивной системе садоводства и виноградарства: материалы науч. конф. учен, и

специалистов Сев. Кавказа 26-29 янв. 1999 г. по итогам науч.-исслед. работ за 1998 г.- СКЗНИИСиВ.- Краснодар: СКЗНИИСиВ, 1999.- С. 3-6.

35.Еремин, Г.В. Оценка устойчивости плодовых культур к зимним оттепелям и возвратным морозам / Г.В. Еремин, Т.А.Гасанова // Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям. – Л., 1988. – С. 170-173.

36. Жученко, А.А. Стратегия адаптивной интенсификации сельского хозяйства (концепция) / А.А. Жученко.- Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1994. – 148 с.

37. Жученко, А.А. Стратегия адаптивной интенсификации сельскохозяйственного производства / А.А. Жученко, А.Д. Урсул .- Кишинёв: Штиинца, 1983. – 303 с.

38.Заремук, Р.Ш. Формирование сортимента для создания высокопродуктивных насаждений сливы на юге России / Р.Ш.Заремук.- Краснодар, 2006. – 256 с.

39. Захарчук Н.В. Жароустойчивость сортов яблони: возможные механизмы и диагностика / Н.В. Захарчук // Труды Кубанского государственного аграрного университета.- 2011.- Вып. 2 (29).- С. 90-95.

40.Захарчук, Н.В. Физиолого-биохимические

показатели устойчивости сортов яблони к весенним заморозкам и возможности их регуляции / Н.В. Захарчук, Т.Н. Дорошенко, Д.В. Максимцов // Труды Кубанского государственного аграрного университета.- 2011.- Вып. № 5.- С. 72-76

41.Кашин, В.И. Влияние некоторых факторов на устойчивость садовых растений / В. И. Кашин // Тр. / ВСТИСП. – 1998.- Т. V.- С. 3-19.

42.Кашин, В.И. История садоводства России/ В.И.Кашин. А.С. Косякин, В.А.Одинцов. – Рязань: Рус.Слово, 1999. – 446 с.

43. Кичина В.В. Селекция плодовых и ягодных культур на высокий уровень зимостойкости (концепция, приемы и методы) /В.В.Кичина. – М.: Агропромиздат, 1999. – 117 с.

44.Клименко, З.К. Секреты выращивания роз / З.К. Клименко.- М.: ЗАО «Фитон+», 2007. – 160 с.

45.Косулина, Л.Г. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды / Л.Г.Косулина, Э.К.Луценко, В.А.Аксёнова // Ростов-на-Дону, 1993. – 225 с.

46. Коровин, А.И. Растения и экстремальные температуры / А.И. Коровин // Л.: Гидрометеиздат.- 1984.-254 с.

47. Кошкин, Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур : Учебник / Е.И.Кошкин.- М.: Дрофа, 2010. – 638 с.

48.Кретович, В. Л. Биохимия растений / Кретович В. Л. - М.: Высш. школа, 1980. – 445 с.

49. Куренной, Н.М. Плодоводство/ Н.М. Куренной, В.Ф.Колтунов, В.И.Черепяхин // 1-е изд. – М.: Агропромиздат, 1986. – 399 с.

50. Кушниренко, М.Д. Методы диагностики засухи и жароустойчивости плодовых культур / М.Д.Кушниренко, Г.П.Курчатова // Физиол. основы адаптации многолетних культур к неблагоприятным факторам среды. – Кишинев, 1984. – С.241-245.

51.Максимов Н.А. Влияние влажности почвы на рост и физиологические процессы у растений: Сб. науч.трудов. - Памяти академика Д.Н.Прянишникова / Н.А.Максимов, Е.И.Комизерков. – М.: Сельхозгиз. – 1950. – С. 5-18.

52. Лукин, Е.С. Применение регуляторов роста, антиоксидантов и осенней некорневой подкормки

азотом для повышения устойчивости и продуктивности вишни / Е.С.Лукин, А.А. Трунов, А.А. Новоторцев. – Агро XXI.- 2010.- № 4.- С.41-42.

53. Максимцов, Д.В. Хозяйственно-биологическая характеристика сортов чайно-гибридных роз для ландшафтов предгорий / Д.В. Максимцов // Земля – наш дом: материалы IV регион. студенческой науч.-практ. конф. (9 апреля 2009 г., г. Анапа). – Краснодар: КубГАУ, 2009. – С.26-28

54.Плодоводство / Под ред. В.А. Колесникова.- М.: Колос, 1979. - 415 с.

55.Попов, В.Н. Изменения содержания и жирнокислотного состава липидов листьев и корней табака при низкотемпературном закаливании / В.Н.Попов, О.В.Антипина, В.П.Пчёлкин, В.Д. Цыдендамбаев // Физиология растений.- 2012.- том 59, № 2. – С. 203-208.

56.Проценко, Д.Ф. Влияние низких температур на распускающиеся почки и цветение некоторых плодовых растений / Д.Ф.Проценко //Сов. Ботаника. - 1993. - № 1. – С.61-68.

57.Сергеев, Р.В. Некоторые особенности жирнокислотного состава липидов сортов картофеля

(*Solanum tuberosum L.*) in vitro / Р.В.Сергеев, М.А.Шаталова // Труды Кубанского государственного аграрного университета.-2013.- №4 (43).- С. 74-78

58. Синькевич, М.С. Процессы, препятствующие повышению интенсивности перекисного окисления липидов у холодостойких растений при гипотермии / М.С. Синькевич, Н.В. Нарайкина, Т.И.Трунова // Физиология растений.- 2011.- Том 58, № 6. С. 875-882.

59. Смоликова, Г.Н. Роль хлорофиллов и каротиноидов в устойчивости семян к абиотическим стрессорам / Г.Н. Смоликова, Н.А. Ламан, О.В. Борискевич // Физиология растений. – 2011. – том 58, № 6. – С. 817-825.

60. Соловьева, М.А. Атлас повреждений плодовых и ягодных культур морозами / М.А.Соловьева // 2-е изд., перераб. и доп. – К.: Урожай, 1988. – 48 с.

61. Тарова З.Н. Влияние особенностей роста клоновых подвоев яблони на повреждение от выпревания / З.Н. Тарова, М.В. Романов, Е.А. Володькина // Вестник МичГАУ.- № 2.- 2013. – С. 22-24.

62. Третьякова, О.И. Теплоустойчивость риса в зависимости от уровня обеспеченности кальцием / О.И.Третьякова, Ю.П.Федулов, Г.И. Третьяков,

С.П.Доценко // Труды Кубанского государственного аграрного университета.- 2011.- 4 (31).- С. 107-114.

63.Тыщенко, Е.Л. Хозяйственно-биологический потенциал перспективных сортов роз для ландшафтного строительства на юге России / Е.Л.Тыщенко . –Автореф. дис...канд. с.-х. наук. – Краснодар, 2005. – 25 с.

64.Тюрина, М.М. Механизм адаптации к повреждающим факторам холодного времени года у плодовых и ягодных культур / М.М.Тюрина // Биологический потенциал садовых растений и пути его реализации: Материалы междунар. конф. – М., 2000. – С.15-24.

65. Удовенко, Г.В. Принципы и приемы диагностики устойчивости растений к экстремальным условиям среды / Г.В. Удовенко, Э.А. Гончарова // С.х.биол. – 1989. - № 1. – С. 18-24.

66.Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Под ред. Н.Н.Третьякова.- М.: КолосС, 2005. – 640 с.

67. Физиологические основы адаптации многолетних культур к неблагоприятным факторам среды / Под ред. С.И.Тома.- Кишинёв: Штиинца, 1984.- 354 с.

68.Цуканова, Е.М. Активность каталазы и содержание хлорогеновой кислоты в вегетативных органах вишне-черемуховых гибридов в связи с их устойчивостью к неблагоприятным факторам среды / Е.М. Цуканова // Тез. докл. областной науч. конф. «Научные достижения - производству», 25-27 сент. 1987 г.- М.; 1987.- С. 90-91.

69. Черепяхин В.И. Плодоводство / В.И.Черепяхин, В.И.Бабук, Г.К.Карпенчук. - М.: Агропромиздат, 1991. – 271 с.

70. Чиркова, Т.В. Физиологические основы устойчивости растений / Т.В.Чиркова.- Изд-во СПбГУ, 2002. – 240 с.

71. Чумаков, С.С. Возможности регуляции плодоношения сливы при действии заморозков / С.С. Чумаков, Д.В. Максимцов // Биол. потенциал плодовых, ягодных и овощных культур в зоне Урала и инновац. технологии в соврем. условиях агропр-ва: материалы Всерос. науч.-прак. конф. / Пермская ГСХА.- Пермь, 2012. – С. 157-160.

72. Чумаков, С.С. Продукционный процесс плодовых растений и пути его регуляции в условиях

Западного Предкавказья / С.С.Чумаков
//Автореф.дис...д-ра с.-х. наук. – Краснодар, 2013. – 41 с.

73. Якушкина, Н.И. Физиология растений: учебник для вузов/ Н.И.Якушкина, Е.Ю. Бахтенко.-М.: Гуманитар. Изд. Центр ВЛАДОС, 2005. – 467 с.

74. Apel, K. Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction / K. Apel, H. Hirt // Annu. rv. Plant Biol.- 2004.- V. 55.- P. 373-399.

75. Blanke, M. Wieviel Licht reflektiert eine Apfelfrucht / M. Blanke // Erwerbs-Obstbau.- 1988.- 40.3.- P. 80-83.

76. Constatino, L. Activity of polyphenolic crude extracts as scavengers of superoxide radicals and inhibitors of xanthine oxidase / A. Albasini, G. Rastelli, S. Benvenuti // Planta Med.- 1992.- № 58.- P. 342-344.

77. Kalt W. The role of oxidative stress and antioxidants in plant and human health: Introduction to the Colloquium / W. Kalt, M.M. Kushand // HortScience.- 2000.- P. 572.

78. Metabolomic and plant stress / C.Guy, F. Kaplan, J. Kopka et al. // Physiologia Plantarum.- 2008.- Vol. 132.- P. 220-235.

79.<http://ru.wikipedia.org/wiki>

80.<http://www.moveinfo.ru/data/sun/select>

81.<http://www.solarhome.ru/pv/radiation.htm>