Э.М. Лобанов
В.Г. Мирошников
Н.В. Михайлова

МОНОГРАФИЯ

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И АДАПТАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ОБЛЕПИХИ КРУШИНОВИДНОЙ

Барнаул, 2025

Электронная библиотека АКУРЕ elib.altlib.ru

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

Э.М. Лобанов
В.Г. Мирошников
Н.В. Михайлова

Монография

Морфофизиологические особенности и адаптивный потенциал облепихи крушиновидной

Электронная библиотека АКУНБ elib.altlib.ru

Барнаул, 2025

Э.М. Лобанов, В.Г. Мирошников, Н.В. Михайлова

Монография

Морфофизиолологические особенности и адаптационный потенциал облепихи крушиновидной.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

Барнаул, 2025 г.

УДК 632.1: 631 527

Рецензент: кандидат с.-х. наук И.А. Пучкин

Представленное издание является результатом работы, выполненной на основании исследований в НИИСС им. М.А. Лисавенко в 1976- 2019 гг физиологом кандидатом биологических наук Лобановым Э.М., фитопатологом кандидатом с-х. наук Мирошниковым В.Г., агротехником доктором с-х. наук Михайловой Н.В.

Общая редакция и подготовка работы к публикации осуществлена кандидатом с-х. наук Барановой О.А.

Лобанов Э.М., Мирошников В.Г., Михайлова Н.В.

Барнаул, 2025

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

Содержание

1. Введение……..5
2. Пути распространения, ареал облепихи крушиновидной и особенности климата в пределах ареала……....6
2.1. Современная климатическая зональность планеты. Северное полушарие…….....8
1.1.1. Зональность по долготе…….....8
1.1.2. Природно-климатическая (ландшафтно-климатическая) зональность…… 8
1.1.3. Фотопериодическая зональность……..8
3.Основные этапы образования Альпийско-Гималайского горного массива (29)……11
3.1. Современная климатическая зональность в пределах Альпийско-гималайского массива……..11
4. Характерные особенности природно-климатических условий в ареале облепихи в Сибири…….. 15
5. Характерные особенности климата, соотношение термо- и фотопериодизма в пределах ареала облепихи крушиновидной…21
6. Влияние фотопериода и температуры на прохождение начальных этапов формирования морозоустойчивости облепихи, черной смородины, яблони, вишни……...29
7. Адаптация древесных растений, как ориентация в пространстве и регуляция жизнедеятельности во времени……36
7.1. Полярность……37
7.2. Апикальное доминирование……38
7.3. Ростовые корреляции……38
7.4. Характеристика пространственной ориентации древесного Растения……..44
7.5. Временная регуляция жизнедеятельности растения……44
8. Морфологическое строение дерева……44
8.1. Строение пространственной структуры растения облепихи...46
8.2. Характер морфогенеза у сортов яблони с периодичным плодоношением……48
9. Морозоустойчивость тканей и органов облепихи и яблони……63
9.1. Морфологическое строение дерева яблони, динамика морозоустойчивости тканей и органов……64

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

9.2. Морфогенез облепихи. Динамика сезонной ростовой активности и морозоустойчивость разных органов дерева……74
10. Сравнительная оценка зимостойкости форм и сортов облепихи из разных природно-климатических зон…… 77
11. Стратегия селекции сортов облепихи для разных географических районов……..86
11.1. Характеристика фотопериодического и термопериодического режимов в ареале облепихи крушиновидной…….88
11.2. Физиологические методы оценки зимостойкости……90
11.2.1. Метод искусственного промораживания……90
11.2.2. Метод низкочастотного электрического импеданса…….92
11.2.3. Метод электродной регистрации биопотенциалов……...94
11.2.4. Метод дифференциального термографического анализа……100
12. Одомашнивание дикорастущей облепихи и проблемы создания насаждений устойчивых к биотическим и абиотическим факторам среды……102
12.1. Результаты изучения адаптационного потенциала облепихи, причины снижения зимостойкости и устойчивости к патогенной микрофлоре……...115
12.2. Болезни облепихи……117
12.2.1.Этиология усыхания растений облепихи……119
12.2.2. Микрофлора усыхающих растений облепихи……..121
12.2.3. Выводы……...134
13. Заключение……125
14. Технология возделывания облепихи……...126
15. Литература……..134

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

1. Введение.

Облепиха ценное плодовое и лекарственное растение. История одомашнивания и введение в культуру дикорастущей облепихи непродолжительная. На Алтае началом одомашнивания дикорастущей облепихи можно считать 1933 год когда М.А. Лисавенко собрал в пойме Катуни и высеял на участке в плодово-ягодном опорном пункте в г. Горно-Алтайске. Из этой коллекции Ж.И. Гатиным были отобраны лучшие пять форм, которые получили сортовые названия Новость Алтая, Золотой початок, Дар Катуни, Масличная, Витаминная. Облепихи признана как новая садовая культура и заняла свое место в ряду традиционных культур.

В настоящее время только в НИИСС создано более 40 сортов облепихи.

Сорта НИИСС и других научных учреждений широко распространены в нашей стране и за рубежом. Однако многолетние и исследования в разных климатических районах показали, что адаптационный потенциал существующих сортов облепихи недостаточен (1-17). Предполагалось, что облепиха, дикорастущие формы которой способны обитать в суровых условиях климата Сибири, может стать «страховой» культурой в северной зоне садоводства, где выращивание других садовых культур нецелесообразно по экономическим соображениям (4, 5). Однако анализ результатов выращивания сортов разного происхождения в разных географических регионах показывает, что в настоящее время нет сортов, способных произрастать в высоких широтах европейской и азиатской частях страны. Не распространена облепиха далеко на восток в Сибири и даже в средних широтах.

Процесс одомашнивания дикорастущей облепихи связан с проблемой экологической приспособляемости растений к условиям среды, которые резко отличаются от условий естественного произрастания растений. Однако, экологическая пластичность вида к условиям среды обитания, изучена недостаточно. Вместе с тем, эти знания совершенно необходимы для создания насаждений устойчивых к биотическим и абиотическим факторам, высокопродуктивных в разных природно-климатических районах страны.

Решение этих проблем требует комплексного подхода физиологов, фитопатологов, агротехников и селекционеров.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.asu.ru

2 Пути распространения, ареал облепихи крушиновидной и особенности климата в пределах ареала.

Наш подход к изучению адаптационного потенциала облепихи крушиновидной основывался на сравнении эколого-физиологических особенностей облепихи, смородины, яблони. Дикорастущие формы растений этих видов различаются типом ареалов, характером распространения в пространстве и, соответственно, особенностями механизмов адаптации к средовым условиям. Результаты таких исследований имеют не только познавательное, но и большое практическое значение, необходимы при разработке стратегии селекции сортов для разных природно- климатических зон.

Представители родов Ribes и Malus имеют сплошные ареалы, широко распространены на Евразийском и Североамериканском континентах, растут на географических территориях с разным температурным и фотопериодическом режимами. Такие особенности этой группы растений позволяют вести подбор из дикорастущих зарослей формы растений, пригодных в качестве исходного материала при создании сортов, адаптированных к климату разных географических районов.

Облепиха имеет прерывистый (дизъюнктивный) ареал. Горы Юго-Восточной Азии с субтропическим климатом являются первоначальным очагом обитания облепихи. Представители рода Hippophae, виды облепиха тибетская и облепиха иволистная обитают в Гималаях и Китае в местах их зарождения. Растения вида облепиха крушиновидная мигрировали во многие географические районы Евразии. Географические координаты крайних точек обитания крушиновидной облепихи на западе - 2^{O} в.д. на широте 53° с.ш. в зоне умеренно-морского климата Англии, на востоке - 115° в.д. (широта 38° с.ш.) в субтропической зоне с континентально-муссонным климатом в провинции Хэбей (Китай). Самая северная точа обитания дикорастущей облепихи 68,5^{O}с.ш. (долгота 10° в.д.) в субарктическом поясе на северо-западе Норвегии, в зоне с умеренно-морским климатом. На юге облепиха распространяется до широты 27° с.ш. в зоне субтропиков с континентально-муссонным климатом на территории Китая и Индии.

Пространственный ареал облепихи велик, но площадь, занимаемая растениями в пределах ареала незначительная.

Распространение облепихи приурочено к горным водным артериям. В процессе эволюции растения распространялись неширокой, временами прерывистой полосой, по берегам горных и равнинных рек, по побережьям озер и морей.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.alib.ru

Облепиха выработала специфическое морфологическое строение, позволяющее ей обитать в особых средовых условиях, занимать свою экологическую «нишу» там, где другие виды не способны существовать. Два фактора способствовали быстрому распространению облепихи на территории: подвижная геологическая среда обитания и особенности строения и функциональной приспособленности растений к существованию в такой среде.

Вид относится к пионерскому типу растений. Первым осваивает новые территории и образует фитоценозы с участием некоторых других пойменных видов, но по мере развития фитоценоза, изменения среды обитания и вследствие слабой конкурентной способности, рано вытесняется из образованного им фитоценоза.

Во всем ареале распространения облепихи эдафические условия в местах ее произрастания сходные. Облепиха растет на местах с благоприятным водно-воздушным режимом почвы, наличием постоянного притока проточной воды. Такими местами являются берега горных речек с песчано-галечными отложениями, песчано-глинистые наносы в пойме равнинных рек, песчаные дюны и галечные берега морей. В межгорных долинах распространены каменисто-щебенчатые почвы. Это рыхлые продукты разрушения древних гор, заполнявшие межгорные котловины на протяжении мезозойского и кайнозойского этапов поднятия молодых гор. Результаты таких процессов обнаруживаются в геоморфологии гор Южной Сибири. Необходимыми условиями обитания облепихи являются обилие света и отсутствие конкурентов из среды древесных растений.

В геологической истории Земли конец мезозоя и наступившая эра кайнозоя явились поворотным моментом, определившим направление эволюции биосферы. Глобальные события в развитии Земли, проходившие на рубеже смены геологических эпох, сопровождались существенной перестройкой природно-климатических условий на планете.

Облепиха - горное растение. Распространение и формирование механизмов адаптации растений к меняющимся экологическим условиям проходили в тесной взаимосвязи с геологической эволюцией планеты, процессами горообразования и климатическими изменениями.

Электронная библиотека АГУНГ. elib.aunp.ru

2.1. Современная климатическая зональность планеты. Северное полушарие.

Климатическая зональность является следствием неравномерного распределения солнечного тепла на шарообразной поверхности планеты и вращения ее вокруг своей оси.

Распределение географических климатических поясов по широте от экватора к полюсам: экваториальный, субэкваториальный, тропический, субтропический, умеренный, субполярный, полярный пояс.

2.1.1.Зональность по долготе связана с возрастанием континентальности климата при движении от океана вглубь континента. Внутри каждого широтного пояса, в зависимости от положения относительно океанов, выделяют зоны влажного (приокеанического) и засушливого (континентального) климатов. Отдельно выделяют область высокогорного климата.

2.1.2. Природно-климатическая (ландшафтно-климатическая) зональность. Границы ландшафтно-климатических поясов устанавливаются на основании анализа комплекса физических и биологических факторов: метеорологических (климат), почвообразующих, морфологии поверхности, особенностей растительного покрова, состава животного мира. Природно-климатическая зональность – это климат, среда обитания и населяющий среду обитания животный и растительный мир, или еще короче – климат и соответствующая биосфера.

2.1.3. Фотопериодическая зональность. Неравномерная освещенность сферической поверхности планеты, обращение ее вокруг собственной оси и вокруг солнца является причиной суточной и сезонной цикличности длины дня. Способность растений реагировать на изменения длины дня является необходимым условием для обеспечения заблаговременной перестройки физиологических механизмов к предстоящим климатическим изменениям. Известно, что жизнедеятельность целостного организма поддерживается ритмами процессов в разных подсистемах. Показано, что ритмы происходят независимо в разных частях системы (клетках, тканях, органах организма). Синхронизация же ритмов различных подсистем, входящих в систему организма, происходит под действием экзогенного фактора (18-22). Для поддержания ритмичности отдельных систем и осуществления периодической программы всего организма необходимо постоянное присутствие внешних ритмических факторов – задатчиков времени или принудителей эндогенных ритмов (23, 24).

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

В постоянных условиях может произойти уменьшение амплитуды эндогенного колебательного ритма, рассогласование между отдельными ритмами и полная утрата ритмичности. Показано, что из экзогенных факторов наибольшее влияние на ритмичность процессов у растений оказывает свет и относительно слабо влияет температура (46).

И.И. Шмальгаузен (26) писал, что историческое приспособление организма к определенным внешним условиям означает, что эти условия становятся необходимыми для нормального существования.

Для нормального развития растений необходимы периодические сезонные изменения физических факторов среды. Некоторые растения умеренной зоны в условиях тропиков теряют характерную для них периодичность роста, но сохраняют рост отдельных органов, несинхронизированный с ритмом всего организма (27). Наблюдается определенная закономерность фотопериодизма при продвижении от экватора к полюсам – увеличивается максимальная продолжительность длины дня и, что особенно важно, возрастают интервалы между максимальной и минимальной продолжительностью дня (таб.1).

Таблица 1

Продолжительность дня на разных географических широтах.

Широта	Продолжительность дня		
	Максимальная	Минимальная	Разница
Экватор 0° с.ш.	12 час. 0 мин.	12 час. 0 мин	0
10° с.ш.	12час. 25 мин.	11 час. 35 мин.	50 мин.
20° с.ш.	13 час. 13 мин.	10 час. 44 мин.	1 час 26 мин.
30 ^{O} с.ш.	13 час. 56 мин.	10 час. 04 мин.	2 часа 52 мин.
40° с.ш.	14 час. 51 мин.	9 час. 09 мин.	5 час.42 мин.
50° с.ш.	16 час. 09 мин.	7 час. 51 мин.	8 час. 18 мин.
60°с.ш.	18 час. 30 мин.	5 час. 30 мин.	13 час.
66,5 ^{O} с.ш. (субарктический пояс)	24 часа 0 мин	0 час. 0 мин	24 часа .
90° с.ш. (Сев. полюс)			

Короткодневные растения более чувствительны к фотопериодизму, т.к. длина дня на их родине в низких широтах в течение года меняется мало, а сезонные климатические изменения могут быть значительными. Например, в местах обитания дикорастущей облепихи на Тибете (субтропический пояс 30° с.ш.) чрезвычайно суровые климатические условия – климат высокогорный арктического типа, короткий период вегетации, раннее и быстрое похолодание в конце лета. Сезонное изменение длины дня на этих широтах невелико, и все же растения улавливают разницу в сезонном ритме освещенности и успевают переключиться на режим подготовки к суровой зиме.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

В другом фотопериодическом режиме обитает облепиха в субарктическом климатическом поясе 68° с.ш. на северо-западе Норвегии. Здесь полгода день, полгода ночь. Непрерывный полярный день сменяется постепенным сокращением светлого периода суток и на смену приходит долгая полярная ночь. В эту географическую зону растения поднимались с юго-запада Европы по побережью Балтийского, Северного и Норвежского морей, воды которых омываются теплым течением Гольфстрима, а Норвегия, к тому же, отгорожена от соседних скандинавских стран Швеции и Финляндии протяженным Скандинавским хребтом. В таких условиях растения достигали приполярной зоны, но не проникали по долготе в континентальную географическую область.

В процессе эволюции и продвижении вида по широте и по долготе происходил отбор популяций по фотопериодизму и термопереодизму.

Синхронизация внутреннего ритма растения с экзогенным ритмом геофизических факторов среды является необходимым условием высокой адаптации.

Термопериод и фотопериод – основные геофизические факторы, относительно которых идет синхронизация ритмических процессов. Причем воздействие одного из факторов (например, фотопериода) проявляется при определенном воздействии другого фактора (температуры).

В Северном полушарии расположены две гигантские горные системы, вдоль которых проходило распространение облепихи. Одна из них самая громадная и молодая на Земле – Альпийско-Гималайская горная система, другая – пояс гор Южной Сибири.

Массив горных хребтов Гималайского пояса простирается вдоль южной окраины Евразии на 15 тыс. км. и включает горы: Гималаи, Каракорум, Памир, Гиндукуш, Иранское нагорье, Понтийские горы, Малый и Большой Кавказ, Карпаты, Апенины, Пиринеи, Альпы, Родопские горы, Кентебрийские горы, Бастические кордильеры. Активные тектонические процессы на планете в мезозое – кайнозое приводили к распаду существующих континентов, дрейфами континентов их столкновениям, образованием новых материков, усиленным горообразованием (28,29,30,31).

3.Основные этапы образования Альпийско-Гималайского массива (29).

В конце мелового периода (примерно, 100 млн. лет назад) в Южном полушарии от суперконтинента Антарктида откалывается Индостан и начинает

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

дрейфовать в Северное полушарие. В середине кайнозоя (продолжительность эры 66 млн. л. н. – наше время) Индостанская плита сталкивается с юго-восточной окраиной Евразийского континента, начинается образование крупнейшей на планете Гиндукушско-Гималайской горной системы. В начале эоцена (продолжительность эпохи 56 млн .л. н. – 34 млн. л. н.) происходит дрейф Африканской плиты в сторону Евразии и начинается закрытие палеоокеана Тетис. В неогене (продолжительность периода 23 – 2,6 млн. л.н.) происходит столкновение Африканской и Аравийской литосферных платформ с юго-западной частью Европы и начинается образование Альпийской и Кавказской частей Альпийско-Гималайского горного массива. На протяжении кайнозоя постепенно закрывался океан Тетис. В конце кайнозоя на месте океана Тетис возник Альпийско-Гималайский горный массив

3.1. Современная климатическая зональность в пределах Альпийско-Гималайского горного массива.

На этой географической территории по широте выделяются четыре климатических пояса – тропический, субтропический, умеренный, субарктический. По долготе фиксируется усиление континентальности по мере продвижения от океана вглубь континента - климат муссонного типа, умеренного, умеренно-континентального, континентального, резко континентального.

В пределах Альпийско-Гималайского горного массива облепиха крушиновидная распространена в низких и средних широтах от крайне восточной точки ареала 115°в.д. на широте 38°с.ш. в Китае до 2^{O}в.д. на широте 53°с.ш. в Англии. В пределах умеренного климатического пояса облепиха выше 53°с.ш. поднимается только в условиях мягкого морского климата по берегам Северного и Норвежского морей.

Географические координаты районов обитания облепихи в Западной Европе: Польша - 52°с.ш. 20°в.д.; Германия - 51°с.ш. 9°в.д.; Нидерланды - 52°с.ш. 5,3^{O}в.д.; Англия - 53°с.ш. 2^{O}в.д. На севере Дании, в Ютландии облепиха растет на широте 56°с.ш. и долготе 10°в.д. и далее продвигается в более высокие широты в Скандинавии. В Швеции облепиха достигает 65°с.ш. на долготе 15°в.д., В Финляндии - 64°с.ш. 26°в.д. Распространяясь вдоль побережья Норвежского моря, облепиха доходит до приполярной зоны на северо-западе Норвегии.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.asu.ru

Территория Норвегии вытянута вдоль берегов Северного и Норвежского морей по широте от 57°с.ш. на юге и достигает 70°с.ш. на северной оконечности, омываемой водами Баренцева моря. На климат Норвегии огромное влияние оказывают два фактора. Во-первых, теплое Северо-Атлантическое течение (Гольфстрим), проходящее вдоль берегов страны. Во-вторых, горы Скандинавского хребта, который вытянут с юга до севера отгораживают территорию от воздействия воздушных масс с востока. По этой причине климат Норвегии значительно отличается даже от соседних скандинавских стран. На юге Норвегии климат относится к умеренно-морскому мягкого типа, со средней температурой января +2^{O} С. Лето здесь прохладное, со средней температурой июля +12°…+15°С, с частыми дождями и сильными ветрами. На севере Норвегия попадает в зону субарктического пояса. В северных широтах средняя температура -2…-4°С. Зимой морозы достигают до -20°С. Средняя температура июля около +7°С.

На пути распространения облепихи в пределах Альпийско-Гималайского массива наиболее суровый климат отмечается в горных местностях Центральной Азии. Горы Центральной Азии Гиндукуш, Каракорум, Памир образуют единый горный массив, который на северо-востоке граничит с Тянь-Шанем. Тянь-Шань, Памир, Каракорум, Гиндукуш в Центральной Азии и горные массивы Кунь Луня и Тибетское нагорье в Китае объединяются в единую горную систему со специфическими геофизическими свойствами. Здесь расположены высокие и высочайшие горы Азии, высокая аридность и крайняя континентальность климата, дезорганизованный водный сток, преобладание пустынных ландшафтов и соответствующий видовой состав флоры и фауны.

Флора Центральной Азии на флористической карте суши относится к трансформационному типу флор (25). В геологической истории планеты в этом географическом регионе климатические условия изменялись постепенно и эти изменения были однонаправленными. На огромном пространстве происходило постепенное иссушение и возрастание континентальности климата. Соответствующие приспособительные изменения происходили во флоре – менялась флористическая картина территории, отбирались формы растений с механизмами адаптации к новым климатическим условиям.

Характерные природно-климатические особенности территории Центральной Азии.

Горные системы Тянь-Шаня, Памира, Гиндукуша расположены в низких широтах, между 43° и 35°с.ш. Северные части территории находятся в зоне умеренного климатического пояса, южные – субтропического.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

Вся горная страна лежит в области резко-континентального климата. Здесь сложный горный рельеф, большие различия в климатических условиях между отдельными частями территории. Средняя температура января от -1…8°C в долинах до -27°C в высокогорье. Средняя температура июля +15…+27°C в долинах и до +5°C в горах. В горах большие суточные перепады температуры воздуха. Особо суровые климатические условия на Восточном Памире. В Мургабе средняя температура июля +13,5^{O}C, января – 17,6^{O}C. Абсолютный минимум -47°C, на озере Булункуль зафиксирована температура - 63°C. Количество осадков сильно различается в разных районах.

Таким образом, в горных местностях Центральной Азии существуют особые климатические условия, фотопериодический и термопериодический режим растений сформированных в этом регионе резко не соответствует биологическим ритмам растений, обитающих в других географических районах обитания облепихи.

По мере продвижения в западном направлении, на тех же широтах климат становится мягче, температурный режим теплее, влажность возрастает. На крайнем Западе облепиха поднимается в высокие широты и достигает субарктической зоны.

Укажем характерные особенности климата в некоторых географических районах в пределах Альпийско-Гималайского горного массива. В Центральной и Западной Европе облепиха широко распространена в умеренном и субтропическом поясах на территориях с атлантическим и средиземноморским климатом. Особенности географического положения Европы определяет климат региона. Важнейшие факторы, влияющие на климат следующие: 1) Отсутствие серьезных горных барьеров на пути распространения воздушных потоков с Атлантического океана; 2) Сильная изреженность береговой линии, в результате чего море и заливы глубоко врезаются в сушу, дополнительно увлажняя территорию и смягчая климат; 3) Теплое Северо-Атлантическое течение вдоль западных берегов Европы.

Большая часть Европы находится в пределах умеренного климатического пояса. В умеренных широтах Европы круглогодично господствует перенос теплых и влажных атлантических воздушных масс над теплым Средиземным морем. На крайнем Западе Европы климат морской с незначительными амплитудами суточных и сезонных температур. Круглогодично обильные осадки, зима мягкая, снежный покров на равнинах не формируется. Южная Европа находится в субтропическом поясе. Климат средиземноморский с мягкой, дождливой зимой и жарким летом. Средняя температура января +12°C, июля +29°C.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.alib.ru

В южных и восточных районах континентальный тип климата с длительной засухой и сильным дефицитом увлажнения. На западных окраинах Пиренейского, Апеннинского и Балканского полуостровов климат морского типа, здесь более влажные условия обитания растений.

На границе Европы и Азии, на юго-западе России расположен Кавказ. Климатическое многообразие Кавказа обусловлено географическим положением- нахождением на границе умеренного и субтропического поясов, сложностью горного рельефа, близостью Черного и Каспийского морей, соседством с сухими континентальными регионами Евразии.

Северная часть Кавказа расположена в пределах умеренного климатического пояса, Закавказье – субтропического. Хребты Большого Кавказа служат важным барьером на пути холодных континентальных потоков с севера в Закавказье и теплых с юга - в Предкавказье. Горы Малого Кавказа препятствуют проникновению на востоке влажных воздушных потоков. На равнинах Предкавказья и Закавказья средняя температура июля +24…+25°С.

В Предкавказье средняя температура января -4…-5°С, в Западном Закавказье +4…+5°С, в Восточном +1…+2^{O}С. На Кавказе облепиха растет повсеместно в умеренном поясе, в Дагестане, Кабардино-Балкарии, в северной Осетии, Ингушетии, в Ставропольском и Краснодарском краях. Распространена во влажных субтропиках Западного Закавказья, в Колхиде и Абхазии. Обитает в сухих субтропиках Грузии, Армении, Азербайджана, растет на склонах разной экспозиции, с чрезвычайно разнообразным рельефом

В связи с особенностями географического положения Кавказа и разнообразием природно-климатических условий можно предполагать большой адаптивный потенциал форм кавказского подвида облепихи крушиновидной. Популяции из разных мест обитания могут стать донорами компонентов устойчивости при выведении сортов, пригодных для местного климата.

Выделим характерные особенности климата и соотношение фото – и терморежимов в пределах Альпийско-Гималайского горного массива. Альпийско-Гималайский массив протянулся от Тихого до Атлантического океанов на широте умеренного и субтропического климатических поясов. В пределах низкоширотной зоны существуют значительные различия в температурных режимах между географическими регионами и отдельными местностями. Самые суровые климатические условия в горных местностях Центральной Азии. Распространение облепихи в высокие широты происходит только в условиях мягкого типа климата в прибрежных районах Западной Европы.

Электронная библиотека АГУНБ elib.altu.ru

Пояс гор Южной Сибири расположен в глубине Евразийского материка, протягивается на широте умеренного климатического пояса на 4500 км с Запада от равнин Западно – Сибирской низменности до горных хребтов на побережье Охотского моря. Крайняя западная точка пояса гор Сибири находится на 83°в.д., крайняя восточная на 153°в.д., на широте 53°с.ш.

Современные горы Южной Сибири относятся к молодым, сформированным в четвертичном периоде кайнозоя, на месте разрушенных древних горных сооружений. Процессы горообразования явились результатом столкновения двух гигантских литосферных платформ – Сибирской и Китайской.

Дикорастущая облепиха обитает в Западной и Восточной Сибири в лесостепной, предгорной и горной местностях Алтая, Саян, Забайкалья. Крайняя западная точка обитания облепихи 83°в.д. в Алтае, крайняя восточная точка 109°в.д. в Бурятии. Дальше на восток облепиха не распространялась. По широте облепиха не поднимается выше 53°с.ш. в условиях резко-континентального климата Сибири.

4.Характерные особенности природно-климатических условий в ареале облепихи в Сибири.

Здесь крайняя северо-восточная точка обитания облепихи. Суровый резко-континентальный климат на большей части территории. Зима длительная, морозная, оттепели в зимне-весенний период неглубокие и непродолжительные. Лето теплое, местами жаркое, короткие весна и осень, часто возврат холода в начале вегетации. Годовое количество осадков и их распределение в сезоне значительно различается между географическими территориями.

Географические регионы расположены на широте умеренного климатического пояса и заметно различаются температурным режимом.

Республики Бурятия и Тыва расположены в центре пояса гор Южной Сибири. Климат на всей территории резко-континентальный и более суровый, чем на Алтае. Главная особенность рельефа – значительная приподнятость территории. На севере хребты Южных гор примыкают к южной оконечности Средне-Сибирского плоскогорья. Средняя высота плоскогорья – 500 м над уровнем моря. На западе Средне-Сибирское плоскогорье обрывается к долине Енисея. Енисей несет свои воды к Северному Ледовитому океану и является естественной границей, отделяющей Средне-Сибирское плоскогорье от Западно-Сибирской низменности.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.alib.ru

Зимой район оказывается в зоне действия Восточно-Сибирского антициклона. На огромной территории устанавливается ясная, морозная, малоснежная погода. Холодный воздух стекает в западном направлении и распространяется на прилегающую территорию Западной Сибири. Летом из-за нагрева суши, над территорией Восточной Сибири формируется область низкого атмосферного давления и сюда устремляются влажные воздушные массы с запада и приносят осадки. Летом выпадает осадков в 2-3 раза больше, чем зимой.

По сравнению с восточными географическими районами Алтай обладает более мягким климатом. Это объясняется особым географическим положением Алтая. Алтай расположен в западной оконечности пояса южных гор Сибири, на стыке с Западно-Сибирской низменностью. Огромное пространство, третьей по площади равнины мира, пересекают воздушные потоки разных направлений. Континентально-умеренный воздух движется с юга на север из Центральной Азии. С севера на юг устремляется континентально-арктический воздух. Иногда через Центральную Азию на юго-восток Алтая проникает континентально-тропический жаркий воздух, который приносит раннюю весну и жаркое лето. На территории Алтая воздушные потоки сталкиваясь и взаимодействуя, создают неустойчивую резко изменяющуюся погоду. На территорию Алтая с запада часто проникают циклоны, приносящие осадки, возрастает облачность, которая защищает поверхность от выхолаживания, отмечаются обильные снегопады. Зима на Алтае заметно мягче, чем на востоке. Климат на Алтае резко различается на равнинной, предгорной и низкогорной частях. Для равниной части Алтая характерен резко-континентальный климат, с отчетливо выраженным контрастом между коротким и часто жарким летом и продолжительной и холодной зимой. Климат в горах и на равнине характеризуется рядом особенностей. В горах сложное расположение хребтов, сильно расчлененный рельеф, значительное колебание высот создают условия для формирования нескольких типов климатов и многообразие микроклиматических условий. Над горами формируются воздушные массы, отличающиеся от воздушных масс равнин.

Климат Горного Алтая, на значительной части территории, умеренно-континентальный. Предгорная зона Алтая отличается наиболее благоприятными климатическими условиями. В предгорной зоне постоянно сталкиваются воздушные потоки равнины с потоками сформированными в горах. В результате образуется циклонная область с низким атмосферным давлением, неустойчивой погодой и обильными осадками.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

В непосредственной близости от горных районов, благодаря инверсии температур и фёновым явлениям, образуется значительная по площади территория с наиболее благоприятным температурным режимом.

Лето в высоких горах прохладнее и короче, чем в долине. Однако, зимой в горах температура на 3-4 градуса выше, чем на равнине. Это явления наблюдаются в Горном Алтае, называется инверсией температуры и выражается в том, что верхние слои воздуха теплее, чем нижние. В замкнутые котловины стекает холодный тяжелый воздух, застаивается и сильно выхолаживается при безоблачной антициклонной погоде. С продвижением вглубь горной области происходит нарастание суровости климата. «Полюсом холода» не только на Алтае, но и во всей Западной Сибири, считается Чуйская котловина. Здесь в районе Кош-Агача средняя температура января -32,6^{O}С, а абсолютный минимум -62°С. На плоскогорье Укок, расположенном на южной границе с Монголией, зафиксированная температура -66°С. Пожалуй, это самая низкая температура в ареале обитания облепихи.

Совершенно необычные для Сибири особенности климата проявляются в горных долинах рек Катуни и Чулышмана, у берегов Телецкого озера. В этих долинах не бывает сильных морозов, нет устойчивого снежного покрова, постоянно дует ветер. Причина этого явления фён – горно-долинный сухой теплый ветер. Фёны возникают в следствие большой разности давления, которое поддерживается в течение всей зимы – максимального над южными районами Горного Алтая и циклонами низкого давления в предгорной зоне. В результате этого, по долинам, направление которых совпадает с направлением воздушных потоков (с юга на север), развивается «фён». Что характерно, в то же самое время, в соседних долинах, с другой направленностью по отношению к воздушному потоку, может стоять полное безветрие и температура на -10…-15°С ниже. Метеостанции в долине реки Катунь и в долине Телецкого озера фиксируют более 100 дней с фёнами в холодное время года. Районы с фёнами – это настоящие климатические «оазисы». В этих районах среднегодовая температура воздуха составляет 0…+5°С, что является самым высоким показателем для Сибири.

В следствие особенностей географического положения Алтая, природно-климатические условия в регионе чрезвычайно разнообразны. Климат здесь варьирует от крайне сурового до необычайно теплого для Сибири. В таких природно-климатических условиях сосредоточено большое разнообразие популяций растений, прошедших отбор к конкретному местообитанию. Следует отдельно отметить, что территория Алтая находится на широте 53°с.ш.,

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

но при этом отдельные географические районы значительно различаются по температурному режиму (табл.2).

Формы популяций, прошедших отбор в таких своеобразных условиях, могут быть ценным генетическим материалом, в качестве доноров необходимых компонентов зимостойкости при выведении сортов для разных климатических условий.

В связи с этим необходимым является исследование особенностей отбора и адаптации растений к разнообразным климатическим условиям. Такие исследования методически удобно проводить с популяциями черной смородины.

Климатическая характеристика географических районов Алтая.

Таблица 2

Районы	Температура воздуха, ^{o} С		Продолжительность безморозного периода, дни		Сумма осадков за год, мм
	среднегодовая	абсолютный минимум	средняя	наименьшая	
Лесостепь (Барнаул)	1,1	- 52	118	77	495
Телецкое озеро	2,3	- 40	131	109	355
Курайская степь (плато)	- 6,7	- 62	68	31	110

В 1979-1989 гг. сотрудники НИИСС Лобанов Э.М. и Курочка П.С. проводили исследование популяций черной смородины сибирского подвида. Целью исследований было: 1) изучить структуру популяций черной смородины из местообитаний с разным климатом и выявить генетические и физиологические механизмы адаптации к разным условиям обитания; 2) выработать принципы отбора на зимостойкость с помощью физиологическим методов дикорастущих форм растений в качестве генофонда для селекции.

Отбор образцов для стационарных исследований проводили из контрастных по климату условий Алтая: в Курайской высокогорной долине, в районе горного Телецкого озера, в лесостепи в районе г. Барнаула. В опыте было 7 популяций. В Курайской степи выделили и изучили три популяции, обитавших на контрастных в экологическом отношении участках: на Северо-Чуйском хребте в верхней части реки Актру ледника Н.Актру (I популяция) в средней горно-таежной части по р. Актру (II популяция) в долине Курая, в месте слияния реки Тетё и реки Чуя (III популяция).

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

Две популяции из района Телецкого озера: IY популяция – из верховьев горной речки Чечек, Y популяция в месте впадения р. Чечек в Телецкое озеро. Из лесостепи отобраны популяции на географически удаленных участках в лугах на правом берегу реки Оби. (YI и YII популяции).

Каждая популяция включала по 100 форм растений. От каждой формы заготавливали по 30 побегов для промораживания в климатических камерах и по 5 саженцев (отдирков от куста) для посадки на стационаре.

Образцы заготавливали после окончания роста побегов и прохождения растениями начальных этапов закаливания: в районе Курая 15-18 сентября, в лесостепи у Барнаула – 5-10 октября, в районе Телецкого озера 12-15 октября. Каждая форма растений заэтикетирована. Саженцы растений в начале посадили в холодные рассадники, а осенью 1981 г. пересадили на полевой участок. В саду проводили изучение фенoритмов каждой формы растений, оценивали результаты зимних повреждений и повреждений весенними заморозками.

Изучение морозоустойчивости с помощью метода прямого промораживания проводили в 1983 г. после двух лет роста растений в рассаднике и повторили в 1985-1986 гг. в период вступления растений в полное плодоношение. Результаты исследования популяций из естественных условий и из сада обрабатывали с помощью генетико-статических методов по программе, разработанной для ЭВМ на кафедре прикладной математики Алтайского политехнического института.

В результате исследований установлено, что у черной смородины элементами адаптации, попадающими под естественный отбор, являются: морозоустойчивость вегетативных органов, продолжительность эндогенного ритма роста побегов, высота кустов. Отбор в популяциях идет не на общую зимостойкость, а отдельно на каждый компонент зимостойкости. Наблюдается значительная вариабильность по всем изученным признакам у форм отдельных популяций алтайского экотипа сибирского подвида черной смородины.

Промораживание побегов от растений из диких зарослей показало, что морозоустойчивость растений была наиболее высокой из у форм популяций из мест с суровым климатом. Наиболее морозостойкими были формы III популяции из долины Курая. Эти растения превосходили по всем компонентам комплекса зимостойкости (морозоустойчивость после закаливания в октябре и январе, после оттепели в марте) курайские I и II популяции с гор.

Как мы уже указывали климатические условия в высоких горах характеризуются коротким прохладным летом, но зимой в горах температура на 3-4°С выше, чем в долине.

Электронная библиотека АГУНБ. elib.altlib.ru

Растения, обитающие в условиях относительно теплого и продолжительного лета в долине, отличаются более высокими кустами и большей длиной однолетнего прироста. У растений в горах местные погодные условия в летне-осенний период не позволяют своевременно подготовиться к зиме и развить достаточную морозоустойчивость.

Самой низкой морозоустойчивостью отличались формы телецких популяций. Популяции из лесостепи у Барнаула занимали промежуточное положение по 1-му и 2му компоненту зимостойкости и были наиболее устойчивыми из всех популяций по 3-му компоненту зимостойкости (уровень зимостойкости после оттепели).

Таким образом, адаптация черной смородины к суровым климатическим условиям проходит двумя путями: - за счет концентрации в популяциях фенотипов с более морозоустойчивыми вегетативными и генеративными частями растений, за счет снижения высоты кустов. Опытами, проведенными с этими же популяциями в сходных условиях сада, предстояло выявить степень генетической детерминированности этих признаков. Наблюдения показали, что формы популяций из сурового климата Курайской степи в условиях сада в Барнауле имели пониженную зимостойкость. В новых условиях эти растения ежегодно подмерзали. Зимостойкость I – III популяции была даже ниже, чем у телецких популяций. Наиболее зимостойкими оказались растения YI и YII популяций из окрестностей Барнаула. Даже после суровой зимы 1984/1985 г., когда сильно подмерзли большинство сортов и форм черной смородины, отдельные формы этих популяций сохранили часть живых бутонов и весной цвели.

По результатам испытания методом искусственного промораживания побегов от растений, вступивших в фазу полного плодоношения установлено, что из условий сада наиболее высокую зимостойкость по всем компонентам комплекса зимостойкости показали растения YI – YII популяций из окрестностей Барнаула. Морозоустойчивость почек и тканей ветвей у растений I – III популяций из Курая были на уровне или ниже телецких популяций. Проведенные расчеты показали, что доля генотипического фактора в проявлении признака «морозоустойчивость» наиболее высокая у форм YI – YII популяций из Барнаула, а самая низкая в у I – III популяций из Курая.

Растения разных популяций различались сроками прохождения фенофаз. В новых условиях раньше всех заканчивали вегетацию и закладывали верхушечные почки растения популяций с гор, затем с долины Курая. Позже всех заканчивалась вегетация Y популяции с побережья Телецкого озера и YI,

Электронная библиотека АГУНБ, elib.aglib.ru

YII популяции из лесостепи. Растения I и II популяции из Курая заканчивали рост почти на месяц раньше, чем YI и YII популяции из Барнаула. Растения курайских популяций в условиях Барнаула, как правило, ежегодно дают вторую волну роста. Вторичный рост побегов у них обычно не заканчивается своевременно, а продолжается до осеннего похолодания.

На основании проведенных исследований можно сделать следующий вывод. В условиях одинакового фотопериодического режима в разных географических местностях, главным регулирующим фактором, определяющим сезонную динамику развития и уровень зимостойкости растений, является температурный режим местного климата.

Курайские популяции обитают в условиях где продолжительность вегетационного периода составляет от 31 до 68 дней (табл.2) Прошедшие отбор к таким условиям растения успевают своевременно завершать ростовые процессы, сформировать урожай, подготовиться к зиме, успешно перенести чрезвычайно низкие температуры, характерные для этой местности.

Согласование внутреннего эндогенного ритма растений с экзогенным ритмом основных геофизических факторов места обитания, являются необхо димым условием высокой зимостойкости. В природно-климатической зоне Алтая, в условиях одинакового фотопериодического режима, различия в температурном режиме между географическими регионами, являются основным фактором разной морозоустойчивости растений.

При выращивании на одинаковом температурном режиме в Барнауле самую низкую морозоустойчивость имели курайские популяции, эндогенный биологический ритм которых резко не соответствовал температурному режиму нового места обитания.

Наиболее морозостойкими по всем компонентам зимостойкости были популяции из степи у Барнаула. Доля генотипа в проявлении признака «морозостойкость» была самой высокой у барнаульских популяций. Высокая доля генотипической составляющей в признаке указывает на ценность этих форм в качестве доноров компонентов зимостойкости при создании сортов в соответствующие климатические условия.

5. Характерные особенности климата, соотношение термо и фотопериодизма в пределах ареала облепихи крушиновидной.

В пределах Альпийско-Гималайского горного массива, облепиха распространена в низких и средних широтах.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

В умеренном и субтропическом климатических поясах температурный режим сильно различается в разных географических регионах и отдельных местностях. Значительные суточные и сезонные амплитуды температуры воздуха особенно характерны для горных местностей Центральной Азии. В высокие широты облепиха распространилась только в условиях мягкого морского климата по побережью Балтийского, Северного и Норвежского морей.

В поясе гор Южной Сибири облепиха распространена в пределах умеренного климатического пояса в географических регионах заметно различающихся температурным режимом. Особенно значительные температурные различия отдельных территорий характерны для Алтая.

В чем причина разрозненного ареала распространения облепихи? Мы предприняли попытку проанализировать характер распространения облепихи в исторической перспективе – геологическая история планеты, история климата, история биосферы. Реконструировать общую картину и восстановить геохронологию прошедших событий позволяют научные данные, изложенные в работах (22, 30, 31).

На геологической стадии развития Земли климат резко изменился от чрезвычайно жаркого в архее (4,0 – 2,6 млрд. лет назад) до умеренно теплого в протерозое (2,6 млрд. л. н.). Наступила третья климатическая эпоха, за время которой на планете создались наиболее благоприятные условия для развития жизни.

На протяжении третьей климатической эпохи на планете происходило плавное и постепенное похолодание, которое в четвертичном периоде кайнозоя сменилось наступлением очередного и долговременного ледникового периода. Начало ледникового периода относят к среднему эоцену (продолжительность эоцена 56-34 млн. л. н).

Чередование периодов оледенения и потепления приводило к существенным биосферным перестройкам. Изучение биосферы в двух разных состояниях – в периоды, предшествующие этапу оледенения и после отступления ледников – привлекало внимание исследователей разных специальностей.

Для того, чтобы составить представление о биосфере в период предшествующий оледенению, следовало выбрать геологическое время наиболее подходящее для таких исследований. На основании геологических, палеонтологических, палео-океанических данных для таких исследований был выбран меловой период мезозоя (22-31).

Проведенный анализ палеоклимата мелового периода показал, что следов ледового отложения и участков вечной мерзлоты нигде не существовало.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

В течение длительного периода мезозойской эры биосфера находилась в теплом состоянии. «Теплая биосфера» по терминологии (31).

Этап «Теплая биосфера» охватывает всю эру мезозоя, период палеогеновый кайнозойской эры. В эоцене (56-34 млн. л. н.) наблюдается заметное похолодание, в высоких широтах появляются высокогорные оледенения, которые захватывают вершины горных хребтов. В конце плиоцена (5,3 – 2,6 млн. л .н.) стало особенно заметно похолодание на полюсах. Покровное оледенение появляется в Арктике. Еще ранее покровное оледенение фиксируется в Антарктиде. Глобальные геологические изменения на планете, и в первую очередь климатические, влияют на характер широтной зональности. В современную эпоху выделяют 13 климатических поясов: экваториальный, в северном и южном полушарии – субэкваториальные, тропические, субтропические, умеренные, субполярные, на северном полюсе - арктические, на южном – антарктические пояса.

Главной климатической особенностью мелового периода, по сравнению с позднекайнозойским и современным периодами, было смещение климатических поясов в более высокие широты.

Климатическая зональность связана с неравномерным распределением солнечного потока на земной поверхности в следствие шарообразности планеты и вращения ее вокруг своей оси и вокруг солнца. Каждый климатический пояс характеризуется определенными климатическими особенностями (температурой, годовым количеством осадков, распределением осадков в течение года и др.). В соответствии с климатическими и экологическими особенностями существует определенная направленность природных процессов, которые формируют биосферу.

В соответствии с палеоботаническими и литологическими индикаторами в меловом периоде выделяют в Северном полушарии четыре широтных природно-климатических пояса: умеренный, субтропический, тропический, экваториальный.

В четвертичном периоде кайнозоя на планете наступил этап продолжительного ледникового периода (этап «Холодная биосфера»).

В конце четвертичного периода климатическая зональность приобретает черты сходные с современной географической климатологической зональностью. На полушариях фиксируется по шести климатических пояса: экваториальный, тропический, субтропический, умеренный, субполярный, полярный пояс (табл. 3).

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

Наблюдается четкое разделение на три группы: высокие широты, средние широты, низкие широты (табл.3).

Таблица 3

Климатические пояса в Северном полушарии. Эпохи «Холодная биосфера», «Теплая биосфера».

Климатический пояс	Широта ^{O} с.ш.			
	Холодная биосфера	«Теплая биосфера»		
		мезозой		ранний кайнозой
		поздний юрский	поздний мело-вой	эоцен
экваториальный	0 - 20	0 - 20	0 - 10	0 - 15
тропический	20 - 30	20 - 50	10 - 40	15 - 50
субтропический	30 - 40	40 - 60	40 - 60	50 - 60
умеренный	40 – 60	60 - 70	60 - 70	60 – 70
субарктический	60 - 70	-	-	-
арктический	70 - 90	-	-	-

Постепенное похолодание в мезозое – кайнозое сопровождалось перекраиванием географической конфигурации материков, изменением экологических условий, коренной перестройкой биосферы.

В таблице 4 приведены некоторые сведения изменения природно-климатической обстановки на этапах «Теплая биосфера» - «Холодная биосфера». При сравнении этих данных видим, что при похолодании происходит смещение субтропического и умеренного поясов в более низкие широты ближе к экватору. Произошло формирование двух новых природно-климатических поясов – субарктического и арктического, появляются новые формы растений, способные переживать чрезвычайно суровые климатические условия.

Таблица 4

Изменение природно-климатической обстановки на планете в мезозое - кайнозое

Широта	Фотопериод день/ночь, лето, часы	Природно-климатические пояса	
		# «Холодная биосфера»	# «Теплая биосфера»
высокая	24 / 0	арктический субарктический	умеренный
средняя	15 / 9	умеренный	субтропический
низкая	14 / 10 13 /11 12 / 12	субтропический тропический экваториальный	Тропический экваториальный

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

«Холодная биосфера» - четвертичный период, наше время (2,6 млн.л. н. – сейчас).

«Теплая биосфера» - мезозой меловой период (2,01 – 66 млн. л н.), ранний кайнозой (66 – 2,6 млн. л. н.). Таблицы 3 и 4 систематизированы на основе данных в работе (30, 36).

Период похолодания не был одномоментным этапом. Постепенное и плавное похолодание в протерозое, на рубеже позднего мезозоя и раннего кайнозоя, сменилось наступлением продолжительного и сурового ледникового периода.

Ледниковый период характеризовался чередованием продолжительных по времени этапов потепления и возвратом холодов. В ледниковые этапы климатические пояса смещались в низкие широты. Южная граница ледника достигала до 40° с. ш. После этапа оледенения вновь наступал этап межледникового потепления и возвращение природно-климатической обстановки к прежнему состоянию. Интервалы между очередными этапами потепления-похолодания были от 40 до 100 тысяч лет. Последнее оледенение было 11,7 тыс. лет назад. Это период начала формирования человеческой цивилизации на планете.

Характерно, что изменение температурных условий проходило на фоне стабильной фотопериодической зональности на планете (см. табл. 4) Таким образом растения в каждой фотопериодической зоне испытывали последовательное, в соответствие с циклом похолодание – потепление, воздействие температурных режимов. В связи с этим можно предполагать, что переменчивый термо - и фоторежим способствовал выработке растениями соответствующих механизмов адаптации. Усилился популяционно – генетический отбор к большому разнообразию новых природно-климатических условий. У растений выработались физиологические механизмы адаптации к таким климатическим условиям, которые еще не были в геологической истории Земли.

Представим общую картину изменения фото – и термопериодических режимов и характер распространения растений на планете в мезозое - кайнозое. На этом этапе эволюции уже существовали покрытосеменные растения современного типа.

На протяжении всей геологической истории Земли фиксируется постоянная фотопериодическая зональность, которая характеризуется последовательным увеличением длины дня по мере продвижения по широте от экватора к полюсам (табл.1). На экваторе соотношение длины дня и ночи 12/12 часов постоянно в течение года. На полюсах максимальная длина дня 24 часа. Световой режим 24/0 час летом, 0/24 – зимой.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

Между двумя крайними географическими точками выстраивается вся шкала фотопериодической зональности на планете. Можно утверждать, что на этапе «Теплая биосфера» популяции были распределены в соответствии с фотопериодическим режимом географического местообитания. При этом, по мере продвижения в высокие широты, происходит так же отбор растений по признаку «холодостойкость». В Северном полушарии в то время существовали четыре природно-климатических пояса: умеренный, субтропический, тропический, экваториальный. Как видно из данных таблицы 4 в высокие широты попадали растения, характерные для умеренного климатического пояса нашего времени. В средних широтах обитали растения, способные к обитанию в наше время лишь в условиях субтропического пояса.

На этапе «Холодная биосфера», на фоне распространения растений в соответствии с фотопериодической зональностью, в связи с резким похолоданием и наступлением ледникового периода, начал действовать жесткий отбор по фактору «морозостойкость». Природно-климатическая зональность на планете стала подобна современной – шесть климатических поясов на каждом полушарии.

На общем фоне характера фото – и термопериодической зональности на планете в четвертичном периоде кайнозоя сравним особенности ареалов облепихи, смородины, яблони.

Виды растений применяют разную стратегию освоения пространства и имеют разные типы ареалов. Причины, влияющие на характер ареалов, разные: климатические, эдафические (почвенно-грунтовые), биологические (конкуренции других видов), механические (особенности горного рельефа, изменения русла рек), исторические (тектонические процессы в геологической истории Земли, в т.ч. горообразование, ледниковые и межледниковые периоды, трансгрессии морей) и др.

Как мы выше отметили, смородина и яблоня имеют обширные и сплошные ареалы.

Виды рода Ribes доходят до крайних границ обитания древесных растений на севере и распространены в крайне восточных с резко - континентальным климатом географических районах. Эдафические условия в местах обитания смородины весьма разнообразны.

Чрезвычайно обширный ареал распространения видов рода Malus Mill. В Северном полушарии дикорастущая яблоня по долготе распространяется в пределах Европы, Азии, Северной Америки.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.alib.ru

Относительно центрального меридиана (45° с. ш.) яблоня распространяется широкой полосой на север и на юг в зоны с разными фотопериодическими режимами.

В РФ северная граница ареала дикорастущей яблони проходит по линии Карельский перешеек – Вологда – Пермь. На юге граница ареала достигает субтропической зоны.

Представители рода Hippophae L. произрастают в географическом регионе первоначального места зарождения. Лишь один вид облепихи крушиновидная, распространился далеко на Запад, при этом распространение проходило преимущественно в низких широтах. Только в условиях мягкого морского климата Западной Европы подвид облепиха крушиновидная приморская продвинулся в субтропическую зону. Распространение проходило неширокой, местами прерывистой полосой вдоль побережий горных и равнинных рек. Эдафические условия во всех местах обитания облепихи сходные. Таким образом, эдафические условия мест обитания растений, являются основным фактором, определивших тип ареала облепихи.

Выше мы охарактеризовали особенности фото - термопериодических режимов в пределах Альпийско-Гималайского горного массива в наше время. Массовая миграция растений и освоение пространства происходило на этапе «Теплая биосфера». В пределах Альпийско-Гималайского массива облепиха на этапе «Теплая биосфера» продвинулась в высокие широты, осваивая территории с экологическими условиями благоприятными для обитания вида. На этом фоне предварительного распространения по фотопериодическим зонам, на этапе «Холодная биосфера» проходил отбор популяций по термопериодическому режиму.

В поясе Южных гор Сибири облепиха распространена на широте умеренного климатического пояса. Западнее Алтая облепиха не распространялась. Обширные пространства Западно-Сибирской и Восточно-Европейской равнины, со степной и лесостепной растительностью, явились непреодолимым препятствием для миграции растений. В Западную Европу облепиха проникала в пределах Альпийско-Гималайского горного массива.

Общее заключение. Разрозненный прерывистый ареал облепихи объясняется особенностями морфологического строения растений, позволяющий виду распространяться в подходящих экологических условиях горных систем Евразии.

Вид облепиха крушиновидная входит в род облепиха семейства лоховые. В семействе лоховые три рода: лох, шифердия, облепиха.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altgu.ru

Для оценки адаптационного потенциала облепихи провели сравнение ареалов родов семейства лоховые.

В роде лох более 50 видов. В настоящее время виды лоха распространены в Юго-Восточной, Средней и Западной Азии, на Кавказе, в Южной Европе, в Северной Америке.

Массовая миграция растений из центра происхождения в субтропиках Юго-Востока проходила в период теплого климата на планете. Виды лоха в процессе эволюции прошли огромный путь, широко распространились в пределах Евразии, достигли крайней северо-восточной точки континента, и в районах современного Берингова пролива проникли на территорию Северо-Американского материка.

Подобный путь прошла шифердия, которая распространилась в Северной Америке и ныне охватывает по широте зону от Аляски до северной границы Мексики.

Представители видов рода облепиха произрастают в географическом регионе первичного места зарождения. Лишь один вид облепиха крушиновидная, распространилась далеко на Запад, при этом распространение проходило преимущественно в низких широтах. Только в условиях мягкого морского климата Западной Европы облепиха продвинулась в субтропическую зону. Основное распространение облепихи проходило в субтропическом и умеренном поясах.

Реконструировать общую картину и восстановить геохронологию прошедших событий позволяют научные данные, изложенные в работах (22-31).

В геологической истории Земли кайнозойская эра характеризуется активными тектоническими процессами, в ходе которых планета приобретала современное очертание материков, климатическая зональность и флористическая картина суши становились схожими с современными. В мезозое и начале кайнозоя в Северном полушарии континенты Евразия, Северная Америка и Гренландия входили в состав суперконтинента Лавразия. В Южном полушарии существовал суперконтинент Гондвана, включающий Антарктиду, Индостан, Австралию и Африку.

В начале кайнозоя, в палеогене, начался процесс распадения Лавразии на составляющие части. Расхождение материков продолжалось в течение всего периода палеогена (начало палеогена 66 млн. л. н., конец – 23 млн. л. н.). Если раньше, в начале палеогена, растения и животные еще могли свободно мигрировать в пределах огромной территории, то в конце палеогена, в связи с

Электронная библиотека АГУНБ elib.altu.ru

образованием Берингова пролива, возникла преграда, препятствующая свободному обмену генетическим материалом.

Пути распространения в пространстве и типы ареалов, определяются стратегией, выбранной видами растений в процессе эволюции. Распространяясь в соответствии с морфологическими особенностями организма и экологическими условиями среды обитания, растения осваивали территории с разными фотопериодическими режимами. На этапе «Теплая биосфера» в условиях мягкого климата растения облепихи проникали в высокие широты.

Отбор по фотопериодизму является следствием выбранного видом пути освоения пространства.

На этом фоне предварительного отбора по фотопериодизму, на следующем этапе геологической истории «Холодная биосфера» начал проходить отбор по фактору термопереодизм (морозостойкость). Результатом этих процессов стали обширные пространственные ареалы смородины и яблони, узкий и разрозненный ареал облепихи.

6. Влияние фотопериода и температуры на прохождение начальных этапов формирования морозоустойчивости растениями облепихи, черной смородины, яблони, вишни.

Физиологи НИИСС Лобанов Э.М., Щербинин А.А. проводили изучение физиологических механизмов адаптации к зиме сортов облепихи, черной смородины, яблони и вишни. В этой работе приводятся основные выводы и обсуждение экспериментальных данных. Подробно условия проведения модельных опытов и результаты исследований изложены в работе (32).

Основными факторами среды, контролирующими этапы формирования морозостойкого состояния растений, являются фотопериод и температура. Оптимальные условия создаются при сокращении длины дня и постепенном понижении температуры (33, 34). Морозоустойчивость древесных растений развивается поэтапно и реакция их на фотопериод и температуру зависит от предшествующего физиологического состояния (35). Степень влияния регуляторных факторов на отдельных этапах процесса, по-видимому, неодинакова у разных таксономических групп растений. Изучение особенной формирования морозоустойчивости у видов и сортов растений имеет большое практическое значение. Таким путем можно выявлять наиболее уязвимые звенья в процессе развития морозоустойчивости у каждой культуры, что необходимо для планирования технологии селекции и интродукции.

Электронная библиотека АКУНБ elib.altu.ru

Целью наших исследований было изучение организации и регуляции начальных этапов формирования морозоустойчивости у сибирских сортов черной смородины, яблони, облепихи и вишни. Работу проводили в 1981-1985 гг. на однолетних саженцах. Растения выращивали в вегетационных сосудах на почвенной смеси (дерновая земля, перегной, песок в соотношении 2:1:1) в теплице на непрерывном или длинном (17 часов) дне.

Схема опыта: I вариант - 20° С короткий день (5 недель), 12°С короткий день (5 недель), 2^{O}С короткий день (5 недель);

II вариант - 20°С короткий день (5 недель), 2^{O}С короткий день (10 недель);

III вариант - 12°С (5 недель), 2^{O}С короткий день (10 недель).;

IY вариант - 2^{O}С короткий день (15 недель).

Фотопериод (день / ночь): непрерывный день 24 / 0; длинный день 17 / 7; короткий день – 9 / 15 часов.

При выборе температурных и фотопериодических условий исходили из литературных данных и собственных предварительных экспериментов. Таким образом, при данной схеме, фактически замещали одни режимы другими. Во II варианте по отношению к I варианту режим 12°С короткий день замещали на 2^{O}С короткий день. В III и IY вариантах по отношению ко II варианту, режим 20°С короткий день, замещен на режим 12°С короткий день и 2^{O}С короткий день соответственно. Определение морозоустойчивости проводили с помощью искусственного промораживания.

Перед перемещением на очередной режим фиксировали морфофизиологическое состояние растений: 1) фаза ростовой активности - торможение терминального роста побегов, коррелятивный покой, органический покой, вынужденный покой; 2) этапы формирования морозоустойчивости - исходное состояние, подготовительный к закалке период (индуктивная фаза, постиндуктивная фаза); 3) фенологические наблюдения; 4) степень лигнификации ксилемы; 5) активность камбия; 6) тест на покой.

Исследованные культуры различались характером реагирования на изменение температуры и фотопериода при смене режимов. Растения черной смородины и яблони в теплице на постоянном или длинном дне обладали циклическим ростом побегов. В фазе торможения очередной волны эндогенного роста побегов происходило укорочение междоузлий и образования розетки листьев в верхней части побегов, но верхушечные почки не формировались. При затухании терминального роста начиналось вызревание тканей

Электронная библиотека АГУНБ. elib.altu.ru

ветвей по всей длине побегов, увеличивалась степень лигнификации ксилемы компонентом лигнина «Ф», возрастало содержание крахмала в клетках кси лемы. Спустя 2 - 3 недели после остановки, рост побегов вновь активизировался и цикл повторялся. Продолжительность каждой волны роста уменьшалась при снижении условия освещенности или сокращения длины дня. При одинаковых условиях у сортов черной смородины, по сравнению с яблоней, была короче продолжительность волны эндогенного ритма роста побегов.

В отличие от черной смородины и яблони, у облепихи в теплице на непрерывном дне не наблюдалась цикличность в росте побегов. После 4-х месяцев непрерывного роста, побеги имели лианообразную форму с удлиненными междоузлиями, боковые почки мелкие, недоразвитые, одревеснение только в нижней и средней частях побегов.

Последовательное перемещение растений на режимы 20°С короткий день, 12°С короткий день, 2^{O}С короткий день (I вариант) оказалось наиболее оптимальным для прохождения морфо – физиологических процессов, подготавливающих растения к закаливанию отрицательными температурами. На режиме 20°С короткий день у растений полностью заканчивался терминальный прост побегов и формировались верхушечные почки, содержание крахмала в тканях достигало максимального значения, начинала затухать камбиальная активность. У черной смородины затухание на коротком дне проходило стремительнее, чем у яблони и облепихи. У облепихи, при переводе на короткодневный фотопериод, заметно активизировался радиальный рост побегов. Особенно активизировалось утолщение побегов в фазе торможения терминального роста на коротком дне. В это же время происходило интенсивное увеличение размеров боковых почек.

На режиме 12°С короткий день у растений всех культур полностью затухали ростовые процессы, вызревали ткани ветвей, формировалось состояние органического покоя. На режиме 20°С короткий день и 12°С короткий день происходило увеличение низкочастотного электрического импенданса, коррелировавшее со степенью вызревания и глубиной покоя (32). На режиме 2^{O}С короткий день растения из органического покоя переходили в вынужденный. При этом импенданс снижался, крахмал полностью гидролизовался.

По сравнению с растениями I варианта менее вызревшими были ткани у ветвей II варианта, для которых заместили режимом 12° короткий день на 2^{O}С короткий день. Особенно неблагоприятно отразилось на вызревание тканей и формирование состояния органического покоя замещение режима 20°С короткий день на режим 12°С короткий день (III вариант) или 2^{O}С короткий день (IY вариант)

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

Если во время короткодневной экспозиции не было режима с высокими температурами, то органический покой нормально не формировался. Формированию наиболее глубокого органического покоя способствовало сочетание режимов 20°С короткий день и 12°С короткий день. Снятию состояния органического покоя и переходу в вынужденный покой способствовал режим 2°С короткий день.

Наиболее высокую морозоустойчивость развивали растений I варианта, для которых постепенное понижение температуры на коротком дне создавало оптимальные условия для прохождения подготовительных к закаливанию процессов. При смене режимов морозоустойчивость изменяется ступенчато и каждый очередной режим вносил свой вклад в результирующую устойчивость.

Культуры различались по степени изменения морозоустойчивости в ответ на замещение одних режимов другими. Для успешного развития морозоустойчивости растений черной смородины и яблони очень важное значение имеет наличие высоких температур на начальных этапах подготовительного к закалке периода. Если такие условия соблюдались, то дальнейшее формирование морозоустойчивости могло успешно проходить как при пониженных (10…12°С), так и при низких (2…5°С) температурах.

Для облепихи, в отличие от черной смородины и яблони, осенью опасно отсутствие пониженных температур в конце подготовительного к закалке периода.

На основании проведенных исследований можно представить следующую схему организации ранних этапов формирования морозоустойчивости изученных культур.

Стартовым моментом, подготавливающим растения к закаливанию, является торможение терминального роста побегов. В своем развитии подготовительные к закалке процессы проходят две фазы: индуктивную и постиндуктивную, различающиеся по реакции растений на температурные условия. Во время индуктивной фазы подготовительного к закаливанию периода растениям необходимы при коротком дне высокие (около 20°С) температуры.

Более низкие температуры на этом этапе ингибируют развитие подготовительных к закалке процессов. Во время постиндуктивной фазы оптимальным являются понижение (10…15°С) температуры. После завершения подготовительного к закалке периода дальнейшее формирование морозоустойчивости проходит согласно концепции Туманова (35) при низких положительных температурах во время 1-й 2-й фаз закаливания.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altgu.ru

Отдельные культуры различались между собой по степени детерминированности растений к температурам во время индуктивной и постиндуктивной фаз подготовительного к закалке периода. Черная смородина и яблоня более чувствительны к недостатку высоких температур во время индуктивной фазы. Особенностью облепихи является способность успешно проходить подготовительные к закаливанию процессы и при отсутствии высоких положительных температур на короткодневном фотопериоде. Однако, отсутствие низких положительных температур (порядка +10…+15°C) в конце подготовительного к закаливанию периода особенно отрицательно сказывается на морозоустойчивости растений облепихи. У вишни морозоустойчивость в равной степени зависит от температурных условий как во время индуктивной, так и в постиндуктивной фазе подготовительного периода.

Таким образом, опыты с сортами черной смородины, яблони, облепихи, вишни показали, что процесс формирования морозоустойчивости слагается из ряда последовательных этапов, каждый из которых требует специфических условий для оптимального прохождения индуктивной и постиндуктивной фаз подготовительного к закалке периода, I II фаз закаливания. Изменение физиологического состояния растений на каждом из этапов создает необходимые предпосылки для последующих изменений. Действие температуры и фотопериода на формирование морозоустойчивости не являются аддетивными. Индуктивная фаза оптимально проходит при высокой температуре и коротком дне. В это время понижение температуры резко ингибирует физиологические процессы, связанные с начальными этапами формирования морозоустойчивости. После завершения индуктивной фазы, растения становятся способными к восприятию пониженных температур, необходимых для протекания постиндуктивной фазы. Низкие положительные температуры во время постиндуктивной фазы отрицательно влияют на дальнейшее развитие морозоустойчивости. Они же являются оптимальными для прохождения I фазы закаливания после постиндуктивной фазы.

Известно, что способность растений реагировать на изменение длины дня обеспечивает заблаговременную перестройку к предстоящим сезонным климатическим изменениям. При этом предполагается, что фотопериодический фактор служит сигналом для запуска физиологических механизмов адаптации к непосредственному воздействию сильных повреждающих факторов зимы (36).

Существует мнение физиологов (37, 38), что короткодневной фотопериод с невысокими положительными температурами в конце лета и осенью

Электронная библиотека АКУРБ, elib.altu.ru

выполняют роль «триггеров» (пусковых механизмов) физиологических процессов, связанные с формированием морозоустойчивости.

Считается, что сигналы из внешней среды являются дополнительной к определенному ритму системой контроля, срабатывающей тогда, когда контролирующий механизм эндогенного режима по каким либо причинам, например, у растений – интродуцентов не срабатывает.

Предполагается также, что реакция на укороченные длины дня может быть сигналом для переключения развития на следующий этап онтогенеза. Например, в тропиках некоторые растения реагируют на изменение длины дня всего в несколько часов, для того чтобы перейти к цветению (36).

С мнением о преимущественно сигнальной функции фотопериодизма трудно согласиться. Согласно учению о временной организации биологических объектов, для поддержания ритмичности отдельных систем и осуществления периодической программы всего организма, необходимо постоянное присутствие внешних ритмических факторов – задатчиков времени, или принудителей эндогенных ритмов (23, 24).

Функционирование сложных систем обеспечивается четким взаимодействием регуляторных и исполнительных механизмов (40). Согласно этой концепции, предлагаем такую схему организации сезонного фото - и термопериодического режима растений.

Сигнал («Триггер») осуществляет согласование внутреннего ритма организма с экзогенным фактором, а постоянное присутствие экзогенного ритмического фактора служит условием поддержания эндогенного ритма с заданной частотой и амплитудой.

Для объяснения обратимся к нашему модельному опыту. Укорочение длины дня при высокой температуре (режим +20°C короткий день) служит сигналом для переключения растения с режима +20°C длинный день на следующий этап сезонного развития (режим +20°C короткий день). В случае согласования этого фактора с фазой эндогенного ритма происходит «захватывание» внешним фактором эндогенного ритма растения. Дальше физиологические процессы будут осуществляться на режиме +20°C короткий день, подготавливая организм к принятию условий очередного сезонного цикла. При завершении этого подготовительного этапа растение будет способно воспринимать следующий внешний фактор. В нашем опыте это невысокие положительные температуры при коротко - дневном фотопериоде (режим +12°C короткий день) и т.д.

Можно предполагать, что у видов и сортов растений наследственно детерминирована восприимчивость к определенным задатчикам времени,

Электронная библиотека АКУРБ, elib.altlib.ru

осуществляющим захватывание ритмических физиологических процессов. Вероятно, также наследственно предопределена длительность каждого этапа в сезонном цикле развития, в пределах которого осуществляется захватывание эндогенного ритма внешним задатчиком времени. Благодаря им, по-видимому, контролируется продолжительность каждого этапа сезонного цикла. При этом эндогенный ритм постоянно «подводится» в соответсвии с ритмом геофизических факторов среды. Благодаря взаимному сопряжению отдельных физиологических функций между собой и за счет синхронизации их с внешними факторами среды обеспечивается высокая адаптация растений к зимним условиям.

Имеются литературные данные о жесткой сезонной детерминированности эндогенного ритма, изменения способности к закаливанию (41). В наших специальных опытах на черной смородине это положение не подтвердилось.

Растения имели высокую способность к закаливанию отрицательными температурами в любое время года, в случае последовательного воздействия при подготовке к закаливанию на коротком дне высокими, пониженными и низкими положительными температурами. Для этого требовалось, в начале, согласовать сроки перемещения растений с режима длинный день и высокой температуры с фазой торможения очередной волны роста побегов. Перемещение растений на каждый очередной режим следовало осуществлять после завершения физиологических процессов на предшествующих режимах.

В нашем опыте у черной смородины Алтайская десертная при непрерывном дне и освещенности 4 – 5 тыс. лк. продолжительность периода активного роста побегов была около 5 месяцев, а при освещенности 2 – 3 тыс. лк – 3 – 4 месяца. Продолжительность очередной волны роста при 9-ти часовом дне была 2 – 3 месяца. Пи росте в теплице при непрерывном дне в течение одного года, растения имели лианообразные побеги, длина которых достигала 1,5 – 2 м. В опыте эти растения выдерживали промораживание при - 50°C 20 июля1982 г. после последовательного перемещения по режимам 20°C короткий день (5 недель), 12°C короткий день (5 недель), 2^{O}C короткий день (5 недель), - 5°C (1 неделя), - 10°C (1 неделя). Подготовленные таким образом растения практически не различались способностью к закаливанию как после короткой вегетации (9 недель, 1 волна роста побегов), так и после роста в теплице в течение 1 года (5 волн роста побегов) (см нашу работу 42).

Таким образом, на основании сведений, полученных в наших исследованиях, можно в искусственных условиях путем регулирования температуры и фотопериода управлять формированием морозоустойчивости черной смородины, яблони, облепихи, вишни, прогнозировать результаты перези-

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

мовки растений в зависимости от погодных условий летне-осеннего периода, планировать селекцию на зимостойкость с учетом основных лимитирующих развитие устойчивости факторов летне-осеннего периода у данной культуры.

7. Адаптация древесных растений как ориентация в пространстве и регуляция жизнедеятельности во времени.

Пространство и время фундаментальные свойства природы. Механизмы ориентации в пространстве и регуляция жизнедеятельности во времени, в соответствии с ритмом основных геофизических факторов фото - и термопериодами, обеспечивают возможность функционирования организмов в разных природно-климатических условиях.

Пространственная ориентация осуществляется на всех уровнях организации от отдельного организма до их сообществ (популяций, биоценозов, ареала видов, ландшафтной мозаики отдельных географических территорий и планеты в целом). В процессе эволюции растения и сообщества растений выработали свои способы ориентации в пространстве. Первичным же звеном является организм как единое целое.

Академик И.И. Шмальгаузен создал учение об организме как целого в индивидульном и историческом развитии (49). В основе концепции организма, как целого, лежит теория корреляций. Именно корреляции обеспечивают целостность и взаимообусловленность различных признаков организма. В любом организме все структурные и функциональные особенности связаны постоянными соотношениями. Корреляции геномные, морфологические, эргонтические функциональные обеспечивают взаимосвязь и взаимозависимость различных структур и функций на всех этапах онтогенеза и в процессе адаптации организма к изменяющимся условиям среды. Согласно этому учению, адаптация растений происходит путем функциональной приспособленности органов к внешней среде и взаимной приспособленности органов (коодаптации) в системе целостного организма, т.е. отдельные адаптивные изменения дополняются согласованным преобразованием всего организма.

Существование растений возможно в границах определенных экологических условий (26, 43). В пределах этой зоны, лежащей в диапазоне унаследованной нормы реакции на меняющиеся условия, устойчивость и продуктивность растений поддерживается благодаря внутренним регуляторным системам, компенсирующим внешние возмущения (40, 44).

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

Пространственная ориентация связана с особенностями морфологического строения растения и его физиологических функций, обеспечивающих существование в трехмерном пространстве. Органы растений ориентированы в пространстве относительно разных внешних раздражителей. Это проявляется как результат направленной реакции растения на действие того или иного раздражителя. В зависимости от вида раздражителя, существуют разные виды реакций растений – тропизмов: геотропизм, фототропизм, хемотропизм, аэротропизм, термотропизм и др. Рост или движение растения в сторону внешнего раздражителя – положительный тропизм, в противоположную - отрицательный тропизм. В основе тропизма лежит реакция на действие односторонне направленного раздражителя. Тогда в целом, ориентирование растения в пространстве, можно охарактеризовать как его ответную реакцию на все разнообразие внешних раздражителей. Механизмом реагирования растения на конкретный раздражитель, является его физиологическая приспособленность, поддерживающая гомеостаз организма в конкретных условиях.

Растительные организмы обнаруживают специфические закономерности ориентации своих структур в пространстве и специфическую активность физиологических процессов, обеспечивающих жизнедеятельность пространственно ориентированных органов. Морфогенез растения является результатом взаимодействия общих закономерностей, присущих всем организмам и индивидуальный особенностей, связанных с генотипом конкретного вида. Общими закономерностями для всех растительных организмов являются полярность, симметрии, апикальное доминирование и ростовые корреляции.

7.1. Полярность - различия в морфологическом строении и физиологической активности на противоположных концах клеток, тканей, органов и растения в целом. Продольная осевая полярность является основным пространственно- ориентированным свойством растения. Относительно основной продольной оси древесного растения, расположены латеральные органы – боковые ветви и боковые корни. Симметричное расположение боковых частей относительно основной оси, являются другой закономерностью пространственной ориентации растения. Полярность и симметрии проявляются не только во внешнем строении, но и во внутреннем. Со свойством полярности связано существование вдоль основной и боковой оси морфологических и физиологических градиентов, организующих обмен веществ и связанных с этим свойством процесс адаптации растений. Так синтез питательных веществ и гормонов осуществляется в определенных органов и тканях, откуда они транспор-

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

тируются по проводящим путям полярно в заданном направлении.

Различия в морозоустойчивости тканей и органов растений напрямую связаны с особенностями их анатомо – морфологического строения и уровнем их физиологической активности. Примеры этому будут приведены в нашей работе.

7.2. Апикальное доминирование является следующей закономерностью структуры растения. Наличие верхушечной почки подавляет рост боковых почек. После удаления или замирания роста верхушечной почки, активируется прорастание боковых почек. У некоторых видов это проявляется в онтогенезе, в смене типа ветвления с наступлением фазы плодоношения.

7.3. Ростовые корреляции являются еще одной закономерностью морфогенеза растений.

Это когда одна часть растения воздействует на другую при помощи фитогормонов, подавляя или активируя их рост. Корреляции обеспечивают слаженное функционирование процессов в организме и осуществляются в онтогенезе.

Продольная осевая полярность является первичным и основным ориентированным свойством растения. Относительно вертикальной ориентированной продольной оси расположены боковые ветви и корни, на которых закладываются остальные органы растения. Эти новообразования являются вторичными по отношению к основному поляризующему фактору. Вторичные поляризующие факторы являются проявлением реакции на другие пространственные координаты. Пространственно - ориентированная трехмерная структура растительного организма обеспечивает его целостность и создает условия для освоения разнообразных условий среды обитания.

Механизмы поляризации клеток, тканей, органов и всего растения, а также физиологическая роль полярности, достаточно подробно изоложена в литературе (45, 46, 47).

Формирование осей полярности будущего организма происходит на самых ранних этапах его развития. Вскоре после оплодотворения яйцеклетки у зиготы регистрируется электрический поток, направленный от базипетальной к акрепетальной части будущего организма. Электрический ток вызван перемещением потенциалообразующих ионов Ca^{+2}, K^{+}, Cl^{-} и H^{+}. Электрические потенциалы предшествуют морфологическим изменениям. Вокруг образовавшегося зародыша регистрируются электрические поля со специфическим рисунком силовых линий, на котором отмечены зоны с максимальной интенсивностью обмена и зоны закладки будущих органов.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altgu.ru

В связи с изменением ионной проницаемости клеточных мембран, формируются участки с разной метаболической активностью. Вдоль продольной оси, в связи с различиями в интенсивности обмена, возникают четко выраженные метаболические градиенты, которые являются причиной возникновения биоэлектрических градиентов. Биоэлектрические градиенты метаболического происхождения регистрируются вдоль осевых органов развивающегося организма. Электрофизиологическая ось оканчивается разноименно заряженными полюсами: отрицательным вверху, положительным – внизу. Вдоль оси регистрируются потенциалы «промежуточной» полярности, от более отрицательных сверху, к более положительным книзу. Соответственно вдоль продольной оси регистрируются зоны с разной физиологической активностью органов и тканей. Зоны с максимальной физиологической активностью характеризуются более высокой электроотрицательностью БЭПов.

Вдоль вертикально ориентированной продольной оси симметрично происходит закладка всех органов и тканей.

Вертикальную осевую ориентацию исследователи обычно связывают с геотропизмом, т.е. с действием земного притяжения. В земных условиях не удается смоделировать условия невесомости. Поэтому выводы о причинной связи между обоими факторами делают на основании некоторых косвенных показателей.

На орбитальных космических станциях, в продолжительных полетах, появилась возможность изучить влияние невесомости (микрогравитации) на рост и развитие растений. Выяснилось, что вскоре после прорастания семян рост растений замедлялся, проростки были слабыми, уродливыми и затем переставали расти. Проводили опыты по индуцированию роста. Воздействие фитогормонов, направленного светового потока определенного спектра и интенсивности, восстанавливали рост растений. Также и воздействие электрическим током оказывало положительное влияние на рост растений. Но проходило это лишь в том случае, когда электрод с положительным потенциалом подключали к верхушке растения, а отрицательный к корневой шейке, т.е. соединяли противоположные по знаку потенциалы растения и источника питания. Обращает на себя внимание тот факт, что применяемые способы индуцированного роста не имеют отношение к геотропизму, а является характеристиками других тропических реакций: хемотропизма (воздействие гормонов), фототропизма (влияние направленного светового потока), электротропизма (влияние электрического поля).

Для объяснения опыта по индуцированию роста воздействием электри-

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

ческого тока, проведем мысленный эксперимент. Представим, что в предыдущей схеме вместо растения, к источнику питания подключили устройство для электрофореза – цилиндр из кварцевого стекла, заполненный электролитом. Для наглядности, цилиндр закрепили в вертикально положении, как и растение. Соответственно, к верху цилиндра подключен электрод с положительным потенциалом, к низу – с отрицательным. Некоторые общие сведения. Электрический ток в электролите представляет собой передвижение ионов обоих знаков в противоположных направлениях. Положительные ионы движутся к отрицательному электроду (катоду), отрицательные ионы – к положительному электроду (аноду). На этом принципе основан метод электрофоритического разделения сложной смеси разноименно заряженных частиц на простые фракции. При электрофорезе, под действием электрического поля заряженные части, растворенные или деспергированные в растворе электролита, передвигаются к электроду противоположной полярности.

В нашем мысленном эксперименте, при подключении устройства к источнику питания будет происходить разделение ионов: отрицательные ионы передвигаются к верхнему электроду на цилиндре (аноду), положительные к нижнему (катоду). Процесс будет продолжаться до тех пор, пока ионы из раствора электролита перейдут на противоположные полюса. После этого электрический поток прекратиться, на противоположных электродах цилиндра сформируются потенциалы: вверху – отрицательные, внизу положительные. Возникает разность потенциалов между полюсами..

Теперь вернемся к нашему опыту с растениями. В чем здесь отличие от предыдущей схемы? Вместо цилиндра с электролитом имеем другую систему. Вертикальная ось растения оканчивается разноименными полюсами: вверху отрицательный метаболический потенциал, внизу положительный метаболический потенциал. В организме постоянно происходит обмен вещества и энергии.

В земных условиях системы жизнеобеспечения организма поддерживаются функционированием важнейшего звена энергообмена – разностью электрических метаболических потенциалов между отдельными частями организма. В организме величина электрических потенциалов поддерживается автоматическими системами энергообеспечения в соответствии с затратами энергетических запасов.

При электрофорезе полярное разделение ионов связано с пассивным транспортом их и зависит лишь от величины приложенного напряжения от внешнего источника.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

Условия космической станции характеризуются значительным ослаблением земного притяжения (микрогравитацией) и экранированием от внешних электрических полей. Следует учитывать и тот факт, что верхняя граница электромагнитного поля планеты находится ниже орбиты, на которой находится станция. В этих условиях нормальное функционирование растительного организма поддерживалось за счет внешнего электрического поля от источника питания. Восстановление работы системы стало возможным только при подаче положительного потенциала к верхушке, а отрицательного к основанию растения. Это существенный фактор к объяснению которого еще вернемся.

Какое значение имело внешнее электрическое поле? Внешнее электрическое поле ориентировало направление потока ионов к противоположным полюсам растения: положительных к корневой шейке, отрицательных – к верхушке. Процесс аналогичный тому, который наблюдали при электрофорезе в первой схеме. Но отличие между разными схемами в том, что во второй схеме (с растениями) электрический поток ионов будет непрерывным, он организуется и поддерживается системами энергообеспечения самого организма.

Таким образом, внешнее электрическое поле ориентирует направление потока ионов. Процессы метаболизма растения поддерживают величину и знак метаболического потенциала. По-видимому, существуют каналы связи электрической природы между электрическим полем растения и внешним электрическим полем. Эту функцию может осуществлять направленный поток электрически заряженных ионов. Вероятно, этим осуществляется синхронизация функционирования двух электрических полей: внешнего электрического поля и внутреннего.

На основании анализа данных, опубликованных в литературе и, анализируя результаты опытов, проведенных с растениями в условиях космической орбитальной станции, мы пришли к заключению: в земных условиях естественным условием обеспечения вертикальной ориентации растения может являться электрическое поле планеты Земля. Электрическое поле ориентирует направление ионов к полярным полюсам вертикальной продольной оси растения. Какими характеристиками должно обладать электромагнитное поле планеты, чтобы принять эту гипотезу в качестве рабочей?

В модельном опыте мы установили при каких условиях обеспечивается вертикальная ориентация продольной оси растения и роль внешнего

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

электрического поля в регуляции процесса ориентации. Можно предположить, что описанная система обеспечения процесса ориентации в модельном опыте альтернативна той, которая существует в природе и обеспечивает функционирование растений в земных условиях.

Характеристика электромагнитного поля Земли. Электромагнитное поле можно представить как электрический конденсатор, обкладками которого являются две сферические поверхности: нижняя – земля, верхняя - ионосфера. Земля имеет отрицательный электрический заряд. Ионосфера – это слой положительно заряженных (ионизированных) молекул. Измерения показывают, что разность потенциалов между поверхностью Земли и верхним слоем атмосферы примерно равны 400 кв. Для сравнения, высоковольтные линии электропередачи могут находиться под напряжением 500 и более киловольт.

Силовые линии электромагнитного поля планеты направлены вниз к земле. Слой атмосферного воздуха между верхней и нижней поверхностями сфер являются диэлектриком. Ионизированные частицы воздуха, влаги, пыли понижают электрическое сопротивление диэлектрика. Под действием электрического поля через атмосферу идет ток проводимости. Через каждый квадратный метр атмосферы перпендикулярно поверхности в среднем проходит ток силой 10^{-12} а/м². На всю поверхность земли приходится ток силой примерно 1,8 к.а, т.е. электрическая плотность тока невелика.

Естественное электромагнитное поле планеты может претерпевать значительные колебания своих параметров в силу разных причин. Солнечное и лунное влияние на ионосферные токи, изменение солнечной активности, магнитные бури, грозы. Одновременно на Земле бушует около 2000 гроз, во время которых молния ударяет в земную поверхность около 16 раз в секунду. Возникающий на уровне земной поверхности ток может достигать $2 \cdot 10$ в пятой степени ампер. Во время удара молнии возникает электрическое поле, которое распространяется на большое расстояние, влияя на суммарное поле Земли. Процессы, происходящие в верхних слоях атмосферы и, связанный с ними сток электрических зарядов, поддерживает электрический заряд Земли, в среднем – неизменным.

Таким образом, электромагнитное поле планеты – подвижная среда, параметры которой меняются в значительных пределах. Но, что главное, - знаки полярности верхней и нижней поверхностей планеты остаются неизменными: положительный потенциал ионосферы и отрицательный потенциал земной поверхности. Т.е. наблюдается соответствие знакам полярности на электродах в нашем модельном опыте с растениями.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

Таким образом, можно признать, что анализируемая нами экспериментальная модель является альтернативной той, которая существует в природе. Отсюда делаем основной вывод: электромагнитное поле планеты ориентирует поток ионов относительно электрофизиологической оси растения и направляет его к полюсам. Процессы метаболизма, регулируемые системами энергообмена, управляют процессами поддержания энергетического уровня растения и, соответственно, разности потенциалов на полюсах, в соответствии с интенсивностью затрат энергетических запасов.

Факторы внешней среды могут выполнять разные функции: являются необходимым условием для осуществления метаболических процессов; являются координатором и ориентиром растения в пространстве; выполнять функцию регулятора процесса. Например, интенсивность светового потока является необходимым условием для роста растения; направление светового потока ориентирует растения в пространстве (фототропизм); суточное чередование светлого и темного периодов является регулятором (задатчиком) эндогенных ритмов метаболических процессов (фотопериодизм).

Очевидно, что для выполнения регуляторных функций параметры регуляторной системы не должны быть подвержены значительным колебаниям. В этом отношении электромагнитное поле планеты может выполнять функцию ориентации, но ни как регулятора процессов.

Предлагаемая нами концепция вертикальной ориентации растений, как результат взаимодействия двух электрических систем – электрического поля растения и электрического поля планеты, позволяет объяснить причину некоторых явлений, что невозможно было сделать в рамках геотропической парадигмы. Например, объяснить причину разнонаправленного роста надземной части растения и корней, результаты опытов с клино-статированием и др. Причину этих явлений, по нашему мнению, можно обнаружить в самой «электрической архитектонике» растительного организма. По мнению электрофизиолога С.С. Медведева (47) электрическая «разметка» будущего организма происходит вскоре после оплодотворения яйцеклетки и продолжается на всех последующих этапах развития зародыша, определяя морфологическую структуру растения. Об этом подробно у нас написано выше.

Предполагаем, что внешним ориентиром для вертикальной адаптации продольной оси растения является электрическая ось электромагнитного поля планеты, т.е. имеем дело с явлением электротропизма. Прочие способы вертикальной ориентации (геотропизм, фототропизм), являются вторичными и расширяют адаптационные возможности растительного организма.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

Внешнее электромагнитное поле по своим параметрам функционально подходит для осуществления процесса вертикальной ориентации растения. Взаимодействие двух электрических полей осуществляется направленным потоком электрически заряженных ионов.

Таким образом, две электрические системы, внешняя и внутренняя, представляют собой слаженно функционирующий механизм, направленный электрическим потоком ионов и обеспечивающий вертикальную ориентацию организмов.

7.4. Характеристика пространственной ориентации древесного растения. Морфологическое строение – пространственно ориентированный скелет растения; физиологические градиенты в морфологической структуре - механизмы, обеспечивающие функционирование организма в трехмерном пространстве; ориентиры – внешние раздражители; реакция на внешние раздражители – геотропизм надземной части, фототропизм (реакция на одностороннее освещение) и др. тропизмы.

7.5. Временная регуляция жизнедеятельности растения осуществляется путем согласования эндогенных ритмов растения с экзогенными ритмами основных геофизических факторов среды – фотопериодом и температурой.

8. Морфологическое строение дерева.

Внешним проявлением морфогенеза дерева является апикальное доминирование, форма кроны и тип ветвления.

В онтогенезе у яблони и облепихи с наступлением периода плодоношения происходит смена моноподиального ветвления на симподиальное. При моноподиальном ветвлении центральный проводник развивается из верхушечной почки, боковые побеги отстают в росте от центрального проводника. Растения с моноподиальным типом ветвления характеризуются тем, что доминирование верхушечного роста центрального проводника над ростом боковых побегов сохраняется на протяжении всего онтогенеза. Размеры боковых побегов уменьшаются от основания ствола к верхушке. Габитус взрослого растения приобретает пирамидальную форму. К такому типу относится ветвление у многих хвойных, дуба, ясеня, клена.

Симподиальное ветвление отличается прекращением роста верхней части главного стебля (центрального проводника), заменой его одним из боковых побегов, который начинает рост вертикально и выполняет функцию центрального проводника.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

Затем и он, в свою очередь, прекращает рост и заменяется осью следующего порядка.

Центральный проводник образуется из почки, находящейся ниже верхушечной. Верхушечная почка, как правило, отмирает.

При симподиальном ветвлении за счет множества ветвей разного порядка ветвления образуется плотная крона. Такой тип ветвления наблюдается у большинства лиственных древесных и кустарниковых пород – липы, вяза, березы, ивы, лещины. Отдельную группу составляют яблоня и груша. У яблони до вступления в плодоношение ветвление моноподиальное. С началом вступления в плодоношение яблони наблюдается смешанный тип ветвления – моноподиальный и симподиальный.

Сорта яблони с периодическим плодоношением различаются ритмом роста латеральных и терминальных побегов в зависимости от нагрузки урожаем в очередной год. Соответственно меняется сезонный ритм морозоустойчивости отдельных органов и всего растения. Этой проблеме будет посвящена отдельная глава в нашей работе.

Симподиальный тип ветвления у облепихи имеет специфические особенности (48). В ювенильном возрасте растения обладают моноподиальным типом ветвления – выражена главная вертикальная ось, которая заканчивается верхушечной почкой, боковые почки подчиненны верхушечной и образуют слабые боковые побеги. С наступлением возрастного периода «плодоношение» рост верхушечной почки замирает, на ее месте появляется шипик («колючка»). Последующий рост в высоту продолжается теперь за счет пробуждения боковых почек, расположенных вблизи верхушки. Рядом расположенные почки образуют систему ветвей – «ложную мутовку». Растение переходит на симподиальное ветвление с ежегодным образованием новой оси ветвления, оканчивающееся мутовками из 5-7 побегов. Образуется крона с разновозрастными мутовками, расположенными ярусами. За счет загущения кроны и ухудшения условий произрастания происходит усыхание ветвей в старых порядках ветвления. Отмирание этих веток способствует осветлению кроны и продлевает продуктивную жизнь растения.

Другой морфологической особенностью облепихи является характер нарастания корней. В первый год жизни после прорастания семени у облепихи образуется стержневой корень, который заглубляется в почву и обрастает боковыми корнями. В последующем происходит замедление роста главного корня и развиваются горизонтально ориентированные шнуровидные корни. Эти корни распространяются во все стороны за счет корневых отпрысков, об-

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

разуют плотную куртину разновозрастных растений. Такой тип размножения способствует быстрому распространению и освоению новых площадей. Такие морфологические особенности облепихи являются следствием узконаправленного отбора форм в специфических условиях существования в долинах горных рек или в поймах равнинных рек, периодически затопляемых паводковыми водами.

По совокупности морфологических признаков формы облепихи крушиновидной представляют собой древовидный куст или небольшое дерево (48, 49).

8.1. Строение пространственной структуры. Количество скелетных ветвей от 3 до 9. Ветвление начинается на высоте 0,2 – 0,5 м. от поверхности почвы.

Побеги продолжения образуются из 5 – 7 пазушных почек на верхушке прошлогоднего прироста. Продолжительность жизни растения 20 – 30 лет. С возрастом происходит постепенное усыхание и отмирание боковых ветвей, которое распространяется на многолетние органы и приводит к гибели всего растения.

Наши обследования дикорастущих облепишников и насаждений облепихи в разных географических регионах страны показали, что повреждение тканей многолетних органов, особенно развилок ветвей и основания штамба, распространенный тип повреждения облепихи.

Е.И. Пантелеева (50) приводит морфологические признаки у сортов облепихи, выбранных в качестве эталонов в селекционных программах.

Типы кроны: дерево (сорт Витаминная); древовидный куст (сорт Дар Катуни); куст (сорт Щербинка).

Форма кроны: овальная (сорт Сибирская); округлая (сорт Лучезарная); плоскоогруглая (сорт Самородок); раскидистая (сорт Чуйская)

Высота растения: очень низкая (менее 2 м.) – сорт Аяганча; низкая (2,0 – 2,5 м.) – Чуйская, средняя (2,5 – 3,0 м.) – Самородок; высокая (3.0 – 3,5 м.) - Новость Алтая.

Анализ литературных данных и наши экспедиционные обследования насаждений облепихи показали, что у сортов наследственно детерминированные морфологические признаки претерпевают значительные изменения в разных условиях обитания растений.

При обследовании растений облепихи в Херсонской области и Краснодарском крае выявили, что алтайские сорта здесь приобретают необычный для них габитус – шаровидную форму кроны. Некоторые исследователи (14, 10, 11) отмечали, что вследствие несовпадения биологических

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

ритмов сортов-интродуцентов с Алтая с ритмами погоды в южных областях страны происходит заметное изменение внешнего облика растений - уменьшение годичного прироста, размеров и формы кроны, диаметра штамба. Очевидно, что изменение морфологии у сортов – интродуцентов является непосредственной реакцией генотипов на новые условия среды обитания. Модификационная изменчивость происходит в пределах нормы реакции генотипа на средовые факторы, имеет адаптационный характер и проявляется в разных фенотипах. Наследственность при этом не изменяется.

Растения разных таксономических групп в процессе адаптации к определенным экологическим условиям могут приобретать сходные морфологические признаки. Совокупность морфологических признаков, отражающих характерные черты образа жизни и адаптацию вида, проявляются в соответствующей жизненной (биологической) форме.

Каждый вид реагирует на внешние воздействия в границах своих наследственно закрепленных возможностей. Жизненная форма отражает наиболее общие закономерности взаимодействия с целым комплексом факторов среды. Сходство приспособительных признаков у разных таксонов является следствием принципа развития живого по общим законам. Закономерная направленность эволюции проявляется в явлениях конвергенции (параллелизма), при которых у видов развивается сходные морфологические признаки в ответ на действие внешних средовых факторов. Развитием этого общебиологического принципа является закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, сформулированный Вавиловым. Закон Вавилова имеет большое прикладное значение и является ориентиром для поиска ценных признаков среды видов и разновидностей растений при создании новых сортов.

Пример адаптивного проявления жизненной формы у разных видов. Растения древесных пород в благоприятных условиях могут иметь форму кроны дерева. В условиях высокогорья или на крайнем севере эти виды способны приобретать форму стланника.

Изменение жизненной формы возможно в пределах одного вида в разных частях ареала, или в контрастных природно-климатических условиях в пределах одного географического района. Так Тибетская облепиха в высокогорье является мелким кустарничком высотой до 45 см. В благоприятных условиях в межгорной долине она имеет форму дерева высотой 12 м. и диаметром штамба, на уровне груди, 80 см.(77).

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

8.2.Характер морфогенеза у сортов яблони с периодичным плодоношением.

Изучали морозоустойчивость периодично плодоносящих деревьев яблони в связи с эндогенным ритмом роста. Исследования проводили в 1971-1975 гг. в НИИ садоводства Нечерноземной полосы (Москва). Результаты исследований представлены в диссертации (51). В настоящей работе приводим основные выводы, касающиеся изучаемой нами проблемы – сравнение адаптационного потенциала облепихи и яблони.

Известно, что жизнедеятельность целостного организма поддерживается координированными ритмами процессов в различных подсистемах. Показано, что ритмы происходят независимо в разных частях системы (клетках, тканях, органах организма). Синхронизация же ритмов различных подсистем, входящих в систему организма, происходит под действием экзогенного фактора (18, 20, 21, 22). Эндогенная ритмичность процессов жизнедеятельности растения является их неотъемлемым свойством, возникла в процессе эволюции и составляет основу организации. Эндогенная ритмичность различных биохимических и физиологических процессов и согласованность их во времени обеспечивает нормальное функционирование и повышает целостность организма. В синхронизации эндогенной ритмичности растений с экзогенными ритмами геофизических факторов проявляется основная приспособительная закономерность сезонных ритмов – соответствие периодов активной жизнедеятельности наиболее благоприятным внешним условиям и снижения активности в неблагоприятные периоды.

Известно, что в процессе онтогенеза характер и ритмы роста органов растения меняются. При филогенезе наследуется лишь потенциальная возможность для проявления периодичности роста и развития, но раскрывается она в индивидуальном развитии (21). Реализация этой способности в значительной степени зависит от условий среды.

И.И. Шмальгаузен (26) указывал, что каждый период индивидуального развития организма характеризуется своими нормами реакции на меняющиеся факторы внешней среды.

На этих общебиологических принципах мы основывали исследования физиологических закономерностей периодичности плодоношения и морозостойкости растений яблони.

Изменение характера вегетативного роста при чередовании плодоношения деревьев яблони является интегральным показателем направленности метаболизма всего растения. Изучение взаимодействия вегетативного роста и морозоустойчивости деревьев осложняется тем обстоятельством, что на внут-

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

ренний эндогенный ритм роста вегетативных органов, связанный с чередованием плодоношения, оказывают значительное влияние многие экзогенные факторы условий произрастания растений. Для того, чтобы выяснить причины различий в морозоустойчивости деревьев разной продуктивности необходимо выделить эндогенную и экзогенную составляющие в ростовой ритмике деревьев.

Основной задачей физиологии в изучении данного вопроса являлось определение такого диапазона в эндогенной ритмике растения, в границах которого может осуществляться нормальное закаливание тканей и органов. Это необходимо для научного обоснования агротехнических приемов управления процессами роста и развития, в том числе с помощью синтетических регуляторов роста для обеспечения условий при которых растение в состоянии развить свою потенциальную морозостойкость.

Период цветения и роста завязей является одним из наиболее напряженных в вегетации. Ко времени июньского опадения завязей затухает рост побегов, завершается формирование листового аппарата.

Установлено, что у деревьев с разной нагрузкой органами плодоношения активный рост вегетативных органов идет как в год отсутствия урожая, так и при обильном цветении и плодоношении изменяется только характер ростовых процессов. У деревьев с интенсивным и средним цветением в данном году суммарная длина прироста была больше, чем у деревьев без цветков или со слабым цветением. При этом основную часть прироста составляли длинные терминальные побеги. Боковые почки образовывали преимущественно розетку листьев, латеральных побегов, являющихся основными пунктами плодоношения, вырастало мало и на следующий год наблюдалось слабое цветение.

При отсутствии цветения или его малой интенсивности рост терминальных побегов был заторможен, вместе с тем увеличивалось число латеральных побегов и возрастала их доля в суммарном приросте кроны. Формировалось большое количество плодовых образований типа кольчаток и на следующий год деревья цвели интенсивно (табл. 5).

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

Таблица 5

Величина общего прироста и количество побегов ростового и плодового типов у деревьев с различной интенсивностью цветения. 1973 г.

Сорт	Цветение, в баллах	Общая длина прироста (в см) на дерево	% побегов более 15 см		Цветение на следующий год
			от суммарного прироста	от общего кол-ва побегов	
Антоновка	0	734	8,8	1,9	5
	1	524	21,3	6,7	5
	2	973	37,5	8,8	5
	3	2000	77,9	35,2	4
	4	1524	81,1	47,1	3
	5	1480	87,5	57,2	2
Мелба	0	767	24,3	2,6	5
	1	714	21,6	6,4	5
	2	1215	26,6	3,4	5
	3	1899	67,4	33,3	4
	4	627	63,6	22,4	2
	5	1644	73,8	34,5	2

Деревья с различной интенсивностью цветения различались сроками окончания терминального роста. Рост побегов в длину заканчивался раньше у деревьев со слабым цветением. Интенсивно цветущие деревья прекращали рост на 2-3 недели позже (табл.6)

Таблица 6

Количество побегов, заложивших верхушечную почку (в %), у деревьев с различной интенсивностью цветения в 1973 г.

Сорт	Дата	Цветение в баллах						
		0	0,5	1	2	3	4	5
Мелба	21.YI	28	93,5	97,2	97,2	96,5	61,3	17,6
	3.YII	100	100	100	100	100	80,0	70,0
Антоновка	3. YII	95,3	81,6	83,6	93,1	22,2	12,2	6,2
	10.YII	100	100	100	100	50,0	30,	12,0

Обследовали 10 сортов яблони в различной степени склонных к периодичному плодоношению. Исследования показали, что изменение в характере роста побегов в связи с интенсивностью цветения проявляются только у периодично плодоносящих сортов. У сортов с регулярным плодоношением интенсивно и слабо цветущие деревья не имели существенных различий по срокам окончания терминального роста, величине прироста и соотношению рос-

Электронная библиотека АКСНБ, elib.altlib.ru

товых и плодовых побегов в кроне. Возможно, что у регулярно плодоносящих деревьев тоже существует чередование побегов, но проявляется оно не во всей кроне дерева, а в отдельных ветвях.

Ниже будут показаны особенности роста и плодоношения разных видов деревьев в условиях отсутствия сезонного ритма погоды в тропиках. Эти данные позволяют понять глубинные механизмы регуляции ритмических процессов деревьев.

С чем может быть связано усиление терминального роста побегов в год обильного плодоношения деревьев? Известно, что в умеренном климате длина побега определяется условиями двух вегетационных периодов: весенний рост происходит за счет деления и растяжения клеток в междоузлиях, заложенных в прошлый сезон, дальнейший рост идет за счет образования новых междоузлий в текущем году (52, 53).

В наших опытах, деревья со слабым цветением, в следствие раннего окончания терминального роста, имели продолжительный период интенсивного органогенеза в вегетативных почках. Поэтому в конце сезона количество зачатков метамеров побега в конусе нарастания почек у деревьев со слабым цветением было больше – (в среднем 16,4), чем у обильно плодоносящих (соответственно 12,9). Рост междоузлий, побегов и листьев, после распускания почек весной у деревьев, которые в предыдущий год слабо цвели, был интенсивным и продолжительным, чему, вероятно, способствовали также и условия высокой метаболической активности деревьев в очередной год.

Деревья разной продуктивности отличались также по интенсивности и продолжительности радиального роста. Камбиальная активность во всех органах раньше возобновлялась и заканчивалась у интенсивно цветущих в данном году деревьев. Различия в сроках начала и окончания деления камбия у деревьев крайних вариантов составляли 20 -25 дней (табл.7)

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

Таблица 7

Сроки начала и окончания камбиальной активности у деревьев с разной интенсивностью цветения. 1974 г.

Сорт	Органы деревьев	Цветение в баллах				
		Начало цветения		Окончание цветения		
		0,5	5	0,5	3	5
Мелба	прирост данного года	-	-	позже 15. YIII	15. YIII	1.YIII
	прирост прошлого года	30. IY	17. IY	позже 23. YII	позже 23. YII	Позже 23. YII
	двухлетние ветви	12. Y	25. IY	-	-	-
	многолетние развилки	22. Y	17. Y	позже 23. YII	позже 23. YII	9. YII
Антоновка	прирост данного года	-	-	позже 15. YIII	15. YIII	1.YIII
	прирост прошлого года	25. IY	17. IY	позже 23. YII	позже 23. YII	позже 23. YII
	двухлетние ветви	12. Y	25. IY	-	-	-
	многолетние развилки	22. Y	12. Y	Позже 23. YII	Позже 23. YII	16. YII

Деление камбия весной, прежде всего, начиналось в однолетних побегах и распространялось в базипетальном направлении. В основании многолетний ветвей реактивация камбия проявлялась позже, а заканчивалась значительно раньше, чем в других органах.

Утолщение ветвей у деревьев с обильным плодоношением шло с меньшей интенсивностью в противоположность большей скорости роста в длину. Наибольший прирост ксилемы и флоэмы был у деревьев со слабым цветением (табл.8).

Электронная библиотека АКУКБ, elibalib.ru

Таблица 8

Прирост ксилемы и флоэмы (в мк) у сорта Мелба при разной интенсивности цветения за вегетационный период. 1971 г.

Интенсивность цветения, в баллах	Однолетние побеги		Двухлетние ветви	
	ксилема	флоэма	ксилема	флоэма
0,5	826.1	186,0	1193,5	190,6
2	643,5	155,8	737,5	146,2
3	676,9	157,8	736,0	148,1
4	437,4	122,3	695,0	136,3
5	420,6	118,9	497,0	109,7
НСР 05	111,2	25,3	296,3	24,4
НСР 01	147,3	33,6	392,3	32,3

Известно, что деревья с ежегодным цветением характеризуются чередованием цветения отдельных ветвей по годам, или чередованием цветения отдельных плодовых веточек (54, 55). Цветением у этих сортов бывает охвачено ежегодно от 12 до 50 % всех обрастающих ветвей в кроне дерева.

Сорта с периодическим плодоношением характеризуются цветением 75 – 100 % плодовых веточек в очередной год (54, 56). По нашим данным, в 1973 г. у обильно цветущих деревьев Антоновки и Мелбы отношение количества розеток листьев к соцветиям было равно в среднем 1,01 – 1,18, т.е. практически все кольчатки были с соцветиями.

С другой стороны, неоднократно наблюдалось, что даже у периодично плодоносящих сортов отдельные деревья плодоносят регулярно на протяжении нескольких лет (56). По нашему мнению, в этом случае происходит чередование ростовых и плодовых побегов на отдельных ветвях, тогда как периодично плодоносящие деревья характеризуются изменением типов побегов во всей кроне.

У периодично плодоносящих сортов ежегодно можно наблюдать 5 - 10 % растений, ритмика плодоношения которых отличается от ритма растений основной группы. Вероятно, такое явление можно объяснить модификационной изменчивостью нормы реакции разных форм на погодные условия в данном году, или иными внешними факторами.

Таким образом, установлено, что в очередной год с обильным цветением у деревьев увеличивается продолжительность терминального роста побегов и позже закладываются верхушечные почки. Но активное деление камбия в ветвях и стволе у интенсивно цветущих деревьев заканчивается раньше, чем у деревьев со средним и слабой нагрузкой цветками и завязями.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altiba.ru

У деревьев со слабым цветением верхушечный рост заканчивается раньше, а радиальный позже, чем у деревьев со средней нагрузкой. Из этого делаем заключение – как у перегруженных, так и у деревьев с небольшой нагрузкой плодами, отмечается отклонение в продолжительности терминального роста скелетных ветвей, по сравнению с деревьями со средней продуктивностью.

Результаты испытания морозоустойчивости методом прямого промораживания различных органов у деревьев с естественным чередованием плодоношения и при искусственной нормировке нагрузки показали, что связь между уровнем плодоношения и морозоустойчивостью довольно сложна и не может быть объяснена снижением содержания запасных веществ в связи с их тратой на формирование урожая.

С распространенным мнением, что чередование плодоношения происходит в связи с «истощением» деревьев в очередной год с обильным урожаем, вряд ли можно согласиться. Полученные нами данные указывают, что у периодично плодоносящих деревьев яблони в возрастном периоде «рост - плодоношение», в условиях хорошей агротехники и нормальных погодных условиях, не происходит угнетение роста в результате нагрузки подами, но меняется направленность ростовых процессов. При чередовании плодоношения деревьев яблони наблюдается периодичность в интенсивности терминального и радиального роста, что по-видимому является выражением эндогенного ритма роста с двухлетним периодом.

Наблюдается определенная связь между интенсивностью роста тканей и органов периодично плодоносящих деревьев и динамикой их морозоустойчивости. У деревьев с интенсивным цветением, в связи с поздним окончанием терминального роста, замедляется прохождение подготовительных к закалке процессов. Эти деревья не способны успешно закаливаться при быстром снижении температуры и у них более низкая морозоустойчивость осенью и в начале зимы. При благоприятном температурном режиме ткани и органы деревьев с интенсивным цветением способны достигать высокого уровня морозостойкости и стабильно поддерживать его в периоды оттепелей.

С другой стороны, у деревьев со слабым цветением заметное укорочение терминального роста способствует более раннему развитию морозоустойчивости, но затяжка радиального роста является, вероятно, причиной того, что ткани этих деревьев имеют все же низкую устойчивость осенью, чем у деревьев с умеренным цветением. Максимальной для сорта морозостойкости ткани деревьев со слабым цветением не достигают.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altgu.ru

Кроме того, деревья без плодов закладывают много цветковых почек под урожай следующего года. Цветковые почки быстро пробуждаются к росту при потеплении и это, вероятно, является причиной резкого снижения морозоустойчивости под действием оттепелей деревьев со слабым цветением прошедшей весной.

Своевременное окончание терминального и радиального роста у ежегодно плодоносящих деревьев со средней интенсивностью цветения, по-видимому, является причиной оптимального сочетания компонентов зимостойкости

В связи с тем, что для перегруженных урожаем деревьев требуется более продолжительный период закаливания для достижения высокой морозоустойчивости, следует ожидать, что их ткани будут чаще повреждаться в зоне умеренного и континентального климатов, так как именно в этих зонах наблюдается резкое и внезапное понижение температуры в начале зимы.

У деревьев с незначительной нагрузкой урожаем заметные повреждения тканей могут наблюдаться в южной зоне выращивания сорта, где более вероятны значительные колебания температуры воздуха во второй половине зимы.

Очевидно, что при чередовании плодоношения яблони способность тканей к закаливанию изменяется в диапазоне генетически определенной нормы. Ясно также, что произрастание данного сорта возможно только в границах определенной климатической зоны. В границах этой зоны могут произрастать без повреждений морозами, деревья разной продуктивности, обладающие различной способностью к закаливанию. Но прежде всего для крайних вариантов (т.е. для деревьев с обильным цветением или без цветков) будут опасны отклонения погодных условий от оптимальных для зоны, особенно вблизи границ возможной зоны произрастания сорта. Очевидно, что климатические условия северной зоны плодоводства наиболее опасны для деревьев с обильным плодоношением.

Изучали влияние искусственной нормировки нагрузки плодами на ростовые процессы и морозоустойчивость деревьев.

Исследования показали, что при удалении части листьев или завязей происходит нарушение функциональных связей между органами и возникают ответные компенсаторные реакции растений. Удаление части завязей приводило к увеличению размеров оставшихся плодов. В месте с тем, удале-, ние части листьев и увеличение нагрузки в большей степени, чем у деревьев в очередной год, мало влияло на окончательную величину плодов.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

Это можно объяснить усилением продуктивности оставшихся листьев. Поскольку ко времени нормировки рост побегов в длину уже заканчивался, значительного влияния нормировки на терминальный рост не проявлялось, но изменился ритм и направленность камбиальной активности, которая в это время была значительной. У ветвей разного возраста удаление части листьев вызвало усиленное образование камбием клеток флоэмы. Удаление плодов приводило к противоположному результату – активному образованию камбием клеток ксилемы. Общая величина прироста ветвей в толщину была больше у деревьев с малой нагрузкой.

Таким образом, при удалении части плодов или листьев происходит нарушение функциональных связей между органами и возникают ответные компенсаторные реакции, которые проявляются на уровне целого растения. Степень выраженности компенсаторных реакций зависела от погодных условий и более четко проявилась в экстремально засушливых условиях лета 1972 года.

Искусственная нормировка величины нагрузки плодами влияла на морозоустойчивость тканей вегетативных органов. Вместе с тем, опыты показали, что применение искусственной нормировки деревьев в очередной год с обильным цветением не имеет надежных предпосылок для повышения морозоустойчивости дерева. В наших опытах искусственная перегрузка деревьев до уровня 1-2 розетки листьев на 1 плод снижала морозоустойчивость тканей в осенне-зимний период. Но, с другой стороны, удаление большого количества завязей, когда оставалось от 10 до 40 розеток листьев на 1 плод, также привело к снижению морозостойкости тканей многолетних органов дерева. Главной причиной этих явлений можно считать нарушение существующих коррелятивных отношений между отдельными органами и, как результат ответную компенсаторную реакцию растения.

Особо следует принимать во внимание тот факт, что направленность ростовых процессов в текущем году и, соответственно зимостойкость деревьев, в значительной степени предопределены состоянием деревьев в предыдущем году и во время весеннего цветения деревьев. Понятно, что нормировка деревьев на этом фоне создает дополнительные предпосылки для нарушения эндогенного ритма роста деревьев. Поэтому искусственную нормировку нагрузки плодами деревьев нельзя считать надежным приемом повышения зимостойкости сортов яблони склонным к периодическому плодоношению.

Приведенные данные дают основание полагать, что наиболее действен-

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

ным способом повышения зимостойкости сортов с периодичным плодоношением, может быть применение приемов сглаживающих периодичность и изменяющих ритмы роста вегетативных органов, соответственно, ежегодно плодоносящим деревьям.

Известно, что периодичность плодоношения в значительной степени может сдвигаться в результате внешних воздействий (ряд агроприемов, повреждение растений морозом, засухой, вредителями). Обрезка деревьев, как и искусственная нормировка позволяют сгладить периодичность в течение нескольких лет, даже у деревьев с разной периодичностью. Вероятно, этими мероприятиями достигается рассогласование эндогенного ритма плодоношения ветвей. В этом случае ритмичность роста и плодоношения, вполне возможно, проявляется на отдельных ветвях, при несовпадении фаз их эндогенных ритмов.

Однако, система внутренней регуляции организма всегда направлена на восстановление наследственной нормы роста и развития растения. Поэтому у деревьев с разной периодичностью так трудно внешними воздействиями поддерживать ежегодное плодоношение.

Для яблони, как для вида в целом, характерен весь спектр индивидуальной изменчивости такого свойства как периодичность плодоношения – от резкой периодичности до ежегодного плодоношения. При этом значительные различия в склонности к периодичному плодоношению существуют между сортами. Однако, и в группе периодичных сортов отдельные деревья обладают разной выраженностью этого свойства – строгая периодичность одних деревьев и менее выраженная у других (56). Широкое варьирование степени периодичности внутри сорта, по-видимому, связано с индивидуальной наследственной изменчивостью деревьев. И.И. Шмальгаузен (40) писал «Любой генотип характеризуется своей определенной нормой реакции. В состав этой нормы входят и индивидуальные реакции организма, попадающего в различные условия внешней среды, то есть способность к различным его модификациям».

Наблюдаемая в наших опытах периодичность в интенсивности роста отдельных органов, была четко выражена у деревьев с альтернативными различиями в величине нагрузки урожаем. Вполне возможно, что у ежегодно плодоносящих деревьев из группы периодичных сортов имеет место изменения в соотношении ростовых и плодовых побегов в очередные годы не у всего дерева, а на отдельных ветвях. Гукер (57) писал о большой автономности плодоношения отдельных ветвей у ежегодно плодоносящих деревьев.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.alib.ru

У периодично плодоносящих деревьев характер регуляции иной и чередование плодоношения происходит во всей кроне.

Имеются и другие сведения о том, что деревья с ежегодным плодоношением характеризуются чередованием цветения отдельных ветвей (58). Шумахер (55) показал, что только 2-5 % цветков на плодовых веточках могут образовываться два года подряд. Очевидно, справедливо указывает этот автор, что периодичность плодоношения – нормальное состояние дерева.

Ритмичность роста в связи с плодоношением, по-видимому, более выражена в период, когда деревья только вступают в плодоношение и еще не ослабевает интенсивность поступательного роста. Возможно, в последующие возрастные периоды (плодоношения, плодоношения и роста, согласно классификации П.Г. Шитта) характер ритмичности в связи с плодоношением может быть менее выражен. В эти возрастные периоды заметно также появляется цикличность, связанная со старением, отмиранием и омоложением вегетативных органов растения.

В плодоводстве, среди мероприятий регулирования роста и плодоношения деревьев, большое значение придается обрезке. Обрезка позволяет регулировать перераспределение питательных веществ между отдельными органами дерева и таким образом управлять интенсивность ростовых процессов. Перераспределение питательных веществ между частями дерева в результате обрезки не изменяет их общего количества в растении. В этом принципиальное различие между обрезкой и искусственной нормировкой нагрузки дерева плодами в качестве приема управления процессами плодообразования.

При прореживании плодов на дереве удаляют значительное количество завязей, на образование которых затрачены питательные вещества. Нормировку осуществляют в самую активную фазу вегетационного периода, когда продолжается рост вегетативных органов и осуществляется развитие завязавшихся цветков. И самое главное, одновременно запускаются процессы подготовки растений к урожаю в следующем году. Проведение нормировки при таком физиологическом состоянии растений препятствует нормальному прохождению эндогенных процессов и вызывает ответные компенсаторные реакции растения.

Обрезку плодовых деревьев, как правило, проводят в конце зимы и ранней весной, когда растения еще находятся в вынужденном покое или только начинают вегетацию.

Применение того или иного способа обрезки кроны будет разной в зависимости от нагрузки дерева урожаем в предыдущем году.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

Нашими исследованиями установлено, что при чередовании плодоношения имеет место периодичное изменение деятельности апикальных и латеральных меристем и направленности ростовых процессов. У периодически плодоносящих сортов изменение характера роста в связи с чередованием плодоношения, вероятно, генетически детерминировано.

В год отсутствия урожая проходят процессы, связанные с подготовкой деревьев к будущему плодоношению. Рост терминальных побегов протекает с меньшей интенсивностью и заканчивается раньше. Вместе с тем, усиливается пробудимость боковых почек и увеличивается число латеральных побегов, являющихся основными пунктами плодоношения в следующем году. Изменяется интенсивность и продолжительность процесса органогенеза в почках. Усиливается деятельность камбия и возрастает годичный прирост ксилемы и флоэмы скелетных частей дерева.

При весенней обрезке таких деревьев рекомендуем удаление части плодовых образований. Это приведет перераспределение питательных веществ и направит их к вегетативным точкам роста. Результатом такой обрезки должно стать приведение кроны и величины нагрузки урожаем к норме, характерной для деревьев с умеренной интенсивностью цветения и ежегодным плодоношением.

Очередной год с плодоношением характеризуется другим функциональным состоянием дерева, когда метаболизм направлен, в основном, на обеспечение урожая. Но и в этом году проявляется активный рост вегетативных органов, только изменяется характер роста отдельных органов и наблюдается определенные изменения в габитусе дерева. Обильно плодоносящие деревья отличаются интенсивным и продолжительным ростом терминальных побегов и доминирование их над латеральными побегами, возрастанием величины суммарного прироста побегов. Пробудившиеся боковые почки образовывали только розетку листьев. Уменьшался радиальный прирост ветвей и ствола. При этом уменьшался прирост, как ксилемы, так и флоэмы.

Для деревьев с таким характером плодоношения в начале следующего сезона при обрезке следует провести значительное укорачивание сильных терминальных побегов. Этот прием будет способствовать прорастанию обрастающих веточек и формированию новых плодовых образований под урожай в следующем году. Коротко обрезанные ветви развивают мощную листву и способствуют утолщению ветвей.

Способы обрезки деревьев изменяются в зависимости от возрастных периодов, которые растения проходят в онтогенезе. Профессор П.Г. Шитт выделяет следующие возрастные циклы в жизни плодового дерева (78).

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

1. Период усиленного роста вегетативных частей дерева;
2. Период роста, начало и нарастание плодоношения;
3. Период полного плодоношения, ослабление роста, начало усыхания;
4. Период ослабления плодоношения и роста, усиление усыхания;
5. Период сильного усыхания целых скелетных ветвей, возобновление роста за счет пробуждения спящих почек и прорастания сильного пророста – «волчков».

В плодоводстве разработаны способы обрезки и приемы агротехники для каждого возрастного периода с целью поддержания жизнедеятельности деревьев. Этому вопросу посвящены многие публикации (75, 76).

Процессе развития плодового дерева непрерывен и поэтому на практике применяют систему агротехнических приемов, обеспечивающих нормальные условия для растения на всех этапах жизненного цикла. На таком общем фоне управления ростом и развитием растения, для периодично плодоносящих сортов, необходимы мероприятия по сглаживанию ежегодной ритмичности плодоношения.

Действенным приемом регулирования роста и плодоношения, является обрезка деревьев. Способы и и виды обрезки будут разными в зависимости от склонности дерева к периодичности плодоношения.

Для сортов с ежегодным плодоношением обрезку проводят в соответствии с возрастным периодом, согласно рекомендациям (75, 76).

Сорта с периодичным плодоношением разделяются на группы, в которых одни растения плодоносят ежегодно, у других интенсивность цветения изменяется по годам. Для такой группы сортов способы обрезки будут разными, в зависимости от морфогенеза растения перед обрезкой. Здесь необходим индивидуальный подход к каждому растению. В год перед интенсивным цветением, т.е. после года с отсутствием урожая, при прореживании части плодушек, обрезкой удаляют точки роста будущего урожая и приводят уровень плодоношения к норме.

В «неочередной» год, т.е. после года с интенсивным цветением проводят значительную подрезку вегетативных органов и укорачивание длинных терминальных побегов. Это способствует перераспределению питательных веществ, стимулирует образование обрастающих веточек, пробуждает образование новых плодовых точек.

Обрезка индивидуально каждого дерева способствует приведению рос-

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

та и плодоношения к уровню деревьев с умеренной нагрузкой плодовыми органами и соответствующим характером морфогенеза.

В современном саду могут расти сорта интенсивного типа, с ранним вступлением в плодоношение и с разной наследственной склонностью к периодичности плодоношения. На фоне высокой агротехники, регулирование нагрузки урожаем проводят путем обрезки деревьев перед началом вегетации. В соответствии с особенностями сорта, возрастным периодом жизни, при обрезке применяют индивидуальный подход к дереву, учитывая соотношение в кроне вегетативной древесины и плодовых веточек в данном году.

На основании анализа литературных данных и собственных исследований, приходим к выводу, что чередование этапов роста и плодоношения, является эндогенным ритмом с двухлетним периодом. Изменение направленности ростовых процессов связано с подготовкой растения к очередному плодоношению или с его отсутствием во внеочередной год.

При чередовании плодоношения происходит периодичное изменение активности апикальных и латеральных меристем и направленности ростовых процессов. В год отсутствия урожая происходят процессы, связанные с подготовкой к будущему на следующий год плодоношению. Очередной год с плодоношением характеризуется иной направленностью метаболизма, связанной с обеспеченностью урожая в текущем году.

Ритмичность роста и плодоношения является нормальным, естественным состоянием дерева, однако проявляется это свойство по разному, в соответствии с наследственной склонностью сорта к периодичности плодоношения.

У деревьев с ежегодным плодоношением происходит чередование активности плодовых и ростовых образований в отдельных ветвях. У деревьев с периодичным плодоношением ритмы роста и плодоношения ежегодно чередуются во всей кроне дерева.

Динамика сезонного развития морозоустойчивости тканей и органов дерева и результаты перезимовки изменяются в соответствии с ростовой ритмикой растения.

Эндогенный ритм роста и плодоношения изменяется в онтогенезе в соответствии с возрастным периодом жизни растения.

Сезонный эндогенный ритм регулируется согласно экзогенному ритму погоды в конкретной климатической зоне.

В умеренном климатическом поясе основным фактором регуляции сезонной ритмике роста и развития являются фотопериод и термопериод.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

Приведем особенности роста и развития видов растений в контрастных по климату географических районах планеты.

На экваторе (0-20° с. ш.) в зоне тропического дождевого леса не наблюдается сезонного ритма погоды. Здесь среднегодовая температура +20° С, постоянная продолжительность дня и ночи 12/12 часов, высокая влажность. В этих условиях жизнь растений проходит не столь синхронно, как в условиях переменного климата. Виды растений выбирают разную стратегию роста, плодоношения и покоя. В любое время года можно наблюдать такую картину, одни растения выгоняют побеги непрерывно, другие прерывают рост раз в году вне связи с внешними условиями. Есть виды, у которых периоды активности сменяются несколько раз в году. У некоторых видов в кроне одного дерева на каких-либо ветвях появляются цветки, другие в то же время плодоносят, остальные остаются голыми (59).

Растения, обитающие в зоне тропиков (20-30° с. ш.) и субтропиков (30-40° с. ш.) в условиях высокой температуры и влажности, реагируют на сезонные изменения длины дня и на коротком дне переключаются на следующий этап сезонного развития, в отличие от растений на экваторе.

В саванных лесах и в аридной зоне, в условиях теплого климата, фактором регулирования сезонного ритма роста и развития является чередование периодов дождей и засухи.

В средних и высоких широтах сезонные ритмы температуры и фотопериодичность являются основными факторами, регулирующими эндогенный ритм роста и развития растений.

Характер сезонной ритмичности растений является результатом их распространения в процессе эволюции по поверхности планеты. Вначале мы приводили данные об истории климата на планете и особенностях распространения растений на этапах «Теплая биосфера» и «Холодная биосфера). Как было показано, в меловой период мезозоя (этап «Теплая биосфера») растения современного нам умеренного пояса были распространены в высоких широтах (60-70° с. ш.), что соответствует субарктическому поясу.

В соответствии с данными физиологии охарактеризуем морфологическое состояние растений, обитающих в то время в высоких широтах.

Сезонный фотопериодический режим в субарктическом поясе летом: максимальная длина дня 24 часа, продолжительность ночи – 0 часов, зимой световой режим 0 часов – день, 24 часа – ночь.

В субарктическом поясе листопадные виды сбрасывали листву в связи с наступлением полярной ночи, но не в связи с наступлением холодов, по-

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

скольку в ту эпоху был повсюду теплый климат. Вегетация на этом этапе прекращалась и голые деревья переживали долгую полярную ночь и распускались с с первым полярным рассветом. Вечнозеленые виды деревьев способных сохранять листья в течение нескольких лет, никогда не сбрасывают полностью листву. Иглы хвойных пород еще более долговечны. Такая стратегия позволяет им с наступлением первых световых дней сразу приступить к фотосинтезу. В отличие от вечнозеленых пород, у листопадных часть благоприятного светлого периода уходит на развитие новых листьев и требует дополнительных затрат питательных веществ.

При похолодании на планете (этап «Холодная Биосфера») происходило смещение широтных поясов ближе к экватору и соответственно сезонные ритмы роста и развития и динамика морозоустойчивости растений начали соответствовать современным природно-климатическим условиям. Пути распространения, экологические условия среды обитания и ареалы видов разные и с этими факторами связаны особенности морфогенеза растений.

9. Морозоустойчивость тканей и органов облепихи и яблони.

Для определения потенциальных возможностей растений необходимо выявить наиболее критические периоды зимы для отдельных жизненно важных органов.

Проводили сравнительное изучение сезонной динамики ростовой активности и динамики морозоустойчивости разных органов деревьев облепихи и яблони.

Исследования поводили в институте садоводства Нечерноземной полосы (Москва) и в НИИСС им. Лисавенко Барнаул).

В климатических камерах промораживали 1-3 летние ветви, отрезки многолетних ветвей и основания стволов. Ветви, после промораживания, отращивали при комнатной температуре в сосудах с водой, отрезки многолетних ветвей – в эксикаторах во влажной вате. Повреждения тканей ветвей и многолетних органов определяли под микроскопом МБИ на поперечных микротомных срезах, почек – под микроскопом МБС-2 на продольных срезах.

Об окончании радиального роста в органах дерева судили по состоянию камбиальных клеток и ширине камбиальной зоны на поперечных микротомных срезах.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

9.1.Морфологическое строение дерева яблони.

В надземной части дерева различают две стеблевые оси – вертикальная стеблевая ось и боковая стеблевая ось. Вертикальная стеблевая ось включает: штамб – нижняя часть ствола, свободная от ветвей (до первой скелетной ветви); центральный проводник – вся надштамбовая часть ствола, несущая ветви; побег продолжения – верхняя неразветвленная часть центрального проводника, которая заканчивается верхушечной почкой.

Боковая стеблевая ось – ветви первого порядка, отходящие от ствола и ветви последующих порядков ветвления, которые оканчиваются верхушечной почкой на побегах текущего года.

Вертикальная стеблевая ось оканчивается двумя активными зонами:- вверху – апикальная меристема верхушечной почки побега продолжения центрального проводника, в основании – зона растяжения клеток корня.

У боковой стеблевой оси активная зона апекса меристемы верхушечной почки прироста текущего года оканчивается основанием стебля скелетной ветви (развилок многолетней ветви).

Вдоль стеблевых осей, вертикальной и боковой, формируются зоны с разной физиологической активностью.

Стартовые моменты сезонного развития морозоустойчивости органов растения является затухание ростовой активности. После торможения терминального роста побегов продолжения, происходит последовательное затухание камбиальной активности (табл.10).

Согласно нашим исследованиям, вдоль боковой стеблевой оси камбиальная активность затухает в начале в основании скелетной ветви (зона развилки многолетней ветви). Затухание радиального роста распространяется вдоль ветви и в последнюю очередь достигает однолетнего прироста этого года.

Вдоль вертикальной стеблевой оси камбиальная активность затухает в начале в центральном проводнике и распространяется в двух направлениях – к верхушке стеблевой оси и вниз – к основанию штамба. Окончание радиального роста в начале происходит в центральном проводнике, затем в верхней части кроны в побегах продолжения центрального проводника и в последнюю очередь в основании ствола и в штамбовой части дерева. Градиент физиологической активности тканей вдоль боковой оси более выражен, чем в вертикальной оси. Вероятно, это можно объяснить особенностью типа кроны яблони.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

Как раньше было показано у яблони моноподиальный тип ветвления молодых деревьев, в период вступления в плодоношение, сменяется на смешанный – симподиальный и моноподиальный в разных частях кроны. Симподиальным характером ветвления верхней части кроны можно объяснить более низкую метаболическую активность вертикальной скелетной оси дерева по сравнению с боковой.

Проводили исследования сезонной динамики биоэлектрических потенциалов (БЭПов) в связи с изменением функционального состояния растения в процессе подготовки к зиме. Изучали также распределение градиентов БЭПов по поверхности дерева в связи с ростовой активностью разных органов растения.

Регистрацию БЭПов проводили согласно методики, указанной в нашей работе (32).

Отведение БЭПов осуществляли с уровня фелодермы посредством неполяризующихся хлорсеребряных электродов типа ЭВМ – 1 мз. В качестве усилителя с высокоомным входом использовали «Иономер универсальный» типа ЭВ-74. При изучении сезонной динамики БЭПов у растений из естественных условий и в модельных опытах отведение потенциалов проводили на отделенных кусочках побегов из 1-2 междоузлия от верхушки. Кусочек раскалывали вдоль продольной оси и помещали на влажную фильтровальную бумагу на 60-90 минут для прохождения демаркационного потенциала, вызванного повреждением тканей при заготовке образцов. Поверхностью скола кусочки помещали на влажную фильтровальную бумагу, находящейся на пробковом плотике в сосуде с водопроводной водой, куда помещали вспомогательный (индеферентный) электрод. Измерительный (референтный) электрод соединяли с противоположной поверхностью кусочка, т.е. в этом случае фиксировали разность потенциалов между участком фелодермы и противоположным участком ткани в поперечном направлении.

В опыте по изучению связи морфологических градиентов с электрофизиологическими градиентами вдоль скелетных осей дерева, при измерении БЭПов, использовали вырезки участков из соответствующих органов. Отведение БЭПов проводили по той же методике, как и сезонное определение потенциалов в соответствии с физиологическим состоянием растения. В этом опыте образцы отбирали на деревьях в естественных условиях.

Измерение БЭПов во всех случаях проводили при комнатной температуре на стационарном оборудовании.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

По результатам изучения сезонной динамики БЭПов на растениях в естественных условиях и в модельных опытах, в которых регулировали продолжительность каждого этапа годичного цикла, установлено, что динамика БЭПов отражает эндогенный ритм физиологических процессов (32). На фоне изменения физиологического состояния растения при переходе на очередной этап годичного цикла возрастает электроотрицательность БЭПов. Характерно, что пик электроотрицательности совпадает с фазой завершения структурно-функциональных перестроек на данном этапе. Согласно исследованиям электрофизиологов (46, 47), возрастание электроотрицательности БЭПов свидетельствует об интенсивности метаболических процессов, и соответственно о возрастании уровня энергообеспеченности, необходимого для осуществления энергоемких процесов.

В осенне–зимний период в растениях параллельно протекают два энергоемких процесса – процесс, связанный с перестройкой к вегетации в следующем сезоне и одновременно происходит структурная и функциональная перестройки в связи с подготовкой к наступающей зиме.

В подготовительный к закаливанию период пики электроотрицательности БЭПов совпадают с окончанием ростовой активности и переходом в органический покой, с моментом появления способности тканей растения к закаливанию.

В период углубления органического покоя наблюдается уменьшение электроотрицательности БЭПов. Переход в вынужденный покой и активизация ростовых процессов сопровождается следующим пиком элетроотрицательности.

Виды и сорта растений различались динамикой БЭПов в сезонном цикле развития растений. На основании наших исследований рекомендуем метод внеклеточной регистрации БЭПов в качестве средства контроля функционального состояния растений при подготовке к зиме.

Наблюдается определенная связь морфофизиологических градиентов вдоль стеблевых осей с электрофизиологической полярностью дерева и электрофизиологическими градиентами. Из литературы известно, что формирование электрофизиологической полярности будущего организма происходит на самых ранних этапах его развития. (47). В связи с различием в интенсивности роста и обмена веществ в тканях отдельных органов возникают четко выраженные метаболические градиенты, которые являются причиной возникновения биоэлектрических градиентов. Биоэлектрические градиенты метаболи-

Электронная библиотека АГУНГ, elib.aspu.ru

ческого происхождения регистрируются вдоль осевых органов развивающегося организма.

На уровне целого растения мы изучали сезонную динамику БЭПов в связи с физиологической активностью отдельных органов. В таблице 9 приведены результаты замеров БЭПов тканей коры различных органов яблони сорта Горноалтайское в течение сезона 1986 года.

Как видно из приведенных результатов, наиболее значительная элетроотрицательность БЭПов проявляется в период активного роста органов в конце апреля и в мае. В этот период в боковой стеблевой оси максимальная электроотрицательность тканей фиксируется в верхушке прироста прошлого года и понижается к основанию скелетной ветви.

В вертикальной стеблевой оси электроотрицательность БЭПов выше в основании штамба, чем в центральном проводнике.

Таким образом, прослеживается связь между ростовой активностью органов дерева, связанной с деятельностью апикальных и латеральных меристем и величиной электрофизиологических показателей соответствующих органов.

В конце июля и начале августа, когда происходит затухание терминального роста побегов, электроотрицательность БЭПов заметно снижается. Значительных различий между органами растения на вертикальных и боковых стеблевых осях по величине БЭПов в этот период не наблюдается.

В начале и середине октября, когда происходит затухание камбиальной активности, отмечено дальнейшее снижение электроотрицательности и прежде всего, тех органах, в которых раньше начало затухать активное деление камбия, т.е. в боковой стеблевой оси. Это основание штамба и развилки скелетных ветви, в вертикальной стеблевой оси – в центральном проводнике.

В середине октября и в ноябре проходило завершение энергоемких процессов, связанных с подготовкой растения к закаливанию и появлением способности тканей повышать морозоустойчивость в ответ на действие отри цательных температур. Этот период характеризуется повышением электроотрицательности БЭПов и особенно апикальных меристем однолетнего прироста и в зоне основания штамба.

В декабре, в период окончания физиологического покоя и перехода в вынужденный покой, происходит значительное возрастание электроотрицательности БЭПов и особенно в органах приближенных к активным зонам роста – апикальных меристем верхушек стеблевых осей и прикорневой зоны вертикальной оси дерева.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

Высокая электроотрицательность БЭПов в органах дерева сохраняется в вынужденном покое, в период активной вегетации, и начинает уменьшаться с затуханием активного роста органов дерева.

Следует учитывать, что в этом опыте замеры проводили на образцах, взятых из естественных условиях сада. В зимнее время определение БЭПов проводили после оттаивания тканей и прохождения демаркационного потенциала, связанного с повреждением тканей при взятии образца. Интересно продолжить эти исследования в модельных опытах с регулированием фотопериода и температуры для управления физиологическим состоянием растения, подобно тем, которые проводили для изучения сезонной динамики БЭПов растения.

По нашим данным, время появления способности к закаливанию в разных органах дерева яблони зависит от сроков окончания ростовой активности. Исследования показали, что камбиальная активность осенью в боковых скелетных ветвях затухает постепенно от основания скелетной ветви к ее верхушке.

В вертикальной стеблевой оси в центральном проводнике деление камбия заканчивается позднее, чем многолетних ветвях. Еще позднее прекращается деление клеток камбия в основном штамбе (табл.10).

Таблица 9

Значение БЭПов покоя (мв) тканей коры в разных органах яблони сорта Горноалтайское в 1986 г. Барнаул.

Дата анализа	Боковая стеблевая ось					Вертикальная стеблевая ось	
	1-летние побеги	2-х лет-ние ветви	6-ти лет-ние ветви	скелетная ветвь 1-го порядка	развилки многолетн ветви	центральный проводник	основание штамба
25. YII	- 4,0	- 7,8	-13,0	-14,0	-9,3	-7,3	-9,3
7.YIII	-2,9	-12,0	- 8,0	+11,5	-2,3	-15,3	-15,0
4. IX	-2,4	-4,3	-2,3	+1,8	+3,1	+1,7	-12,8
24. IX	-15,3	-14,5	-4,5	-5,2	-6,3	-2,8	-10,8
17. X	-20,9	-24,1	-8,6	-7,8	-9,0	-9,3	-17,8
2. XI	-18,4	-22,1	-5,3	-6,3	-4,3	-11,2	-26,0
26. XII	-22,2	-20,0	-15,0	-11,2	-15,4	-16,2	-29,2
11. I	-17,8	-16,7	-12,1	-18,2	-13,8	-11,4	-23,3
18. IY	- 18,4	-11,9	-12,1	-13,9	-15,4	-10,1	-17,8
6.Y	-30,1	-23,3	-16,5	-14,3	-15,8	-19,3	-26,8

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

Таблица 10

Сроки окончания камбиальной активности разных органов дерева яблони сорта Папировка. 1976 г. Московская область.

Органы	Сроки наблюдения			
	2. IX		13. IX	
	ширина камбиальной зоны, мк	активность камбия	ширина камбиальной зоны, мк	активность камбия
однолетние побеги	43,7	+ +	36,6	+
2 – 3 летние ветви	33,5	+	29,2	+
7 – 9 летние ветви	31,5	+	26,6	-
12 летние ветви	30,4	+	25,5	-
многолетние развилки	24,4	-	21,8	-
основание центрального проводника	70,5	+ +	50,2	+
основание штамба	96,7	+ +	52,4	+ +

Примечание: + + активное деление камбия;

+ начало оформления границы ксилемы;

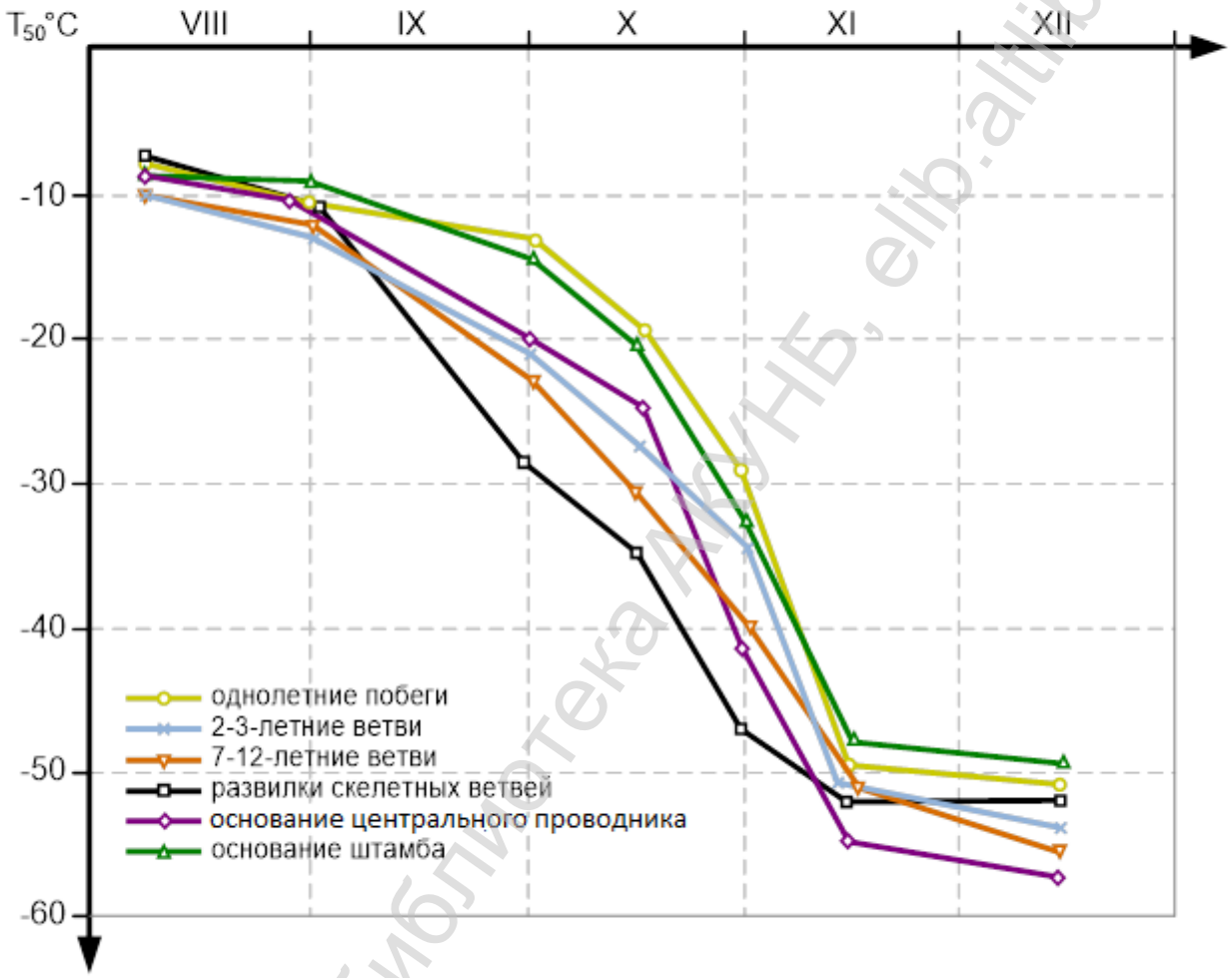
-- пограничный слой ксилемы оформлен, камбий неактивен.

В соответствии со сроками окончания ростовой активности способность к закаливанию появляется раньше в развилках многолетних ветвей, затем в самих ветвях и, наконец, в однолетних побегах (рис. 1).

Электронная библиотека АГУНБ, elibamur.ru

Рисунок 1

Изменение морозоустойчивости тканей флоэмы у разных органов дерева яблони сорта "Папировка" в осенне-зимний период 1976 г. Московская обл. (промораживание после искусственного закаливания при +2-5-10ºС по 7 дней)



Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

Несмотря на быстрые темпы развития морозоустойчивости в начале зимы тканями развилки, максимальный уровень устойчивости их ниже, чем у центрального проводника и многолетних ветвей.

У тканей центрального проводника способность к закаливанию появляется позднее и морозоустойчивость возрастает медленнее, чем в многолетних ветвях. В середине зимы ткани центрального проводника имеют наиболее высокую морозоустойчивость. У однолетних побегов и в основании штамба ткани коры, флоэмы и камбия обнаруживают низкую морозоустойчивость в начале и в середине зимы.

Различия в морозоустойчивости между разными органами дерева были менее выражены по тканям ксилемы, чем по коре и камбию. В середине зимы ксилема различных органов яблони достигает одинакового уровня устойчивости – около 42° С.

Градиент морозоустойчивости разных органов был более контрастным у плодоносящих деревьев, чем у четырехлетних растений.

Таблица 11

Изменение ширины камбиальной зоны и активности камбия различных органов яблони сорта Мелба. 1974 г. Московская область.

Прирост этого года		Однолетние ветви		Двухлетние ветви		Многолетние развилки	
дата	ширина зоны	дата	ширина зоны	дата	ширина зоны	дата	ширина зоны
20. YI	200,5	28. III	27,3 # #	28. III	19,4 # #	12. Y	26,3 # #
9. YII	146,3	17. IY	63,9 #	25. IY	44,8 #	22.Y	147,3
16. YIII	123,0	25. IY	106,0	30. IY	68,9 #	6. YI	200,8
23. YII	86,5 #	30. IY	130,5	12. Y	87,4	20. YI	150,5
1. YIII	18,5 # #	12. Y	164,9	22. Y	121,9	9. YII	48,9 # #
9. YIII	19,1 # #	22. Y	144,0			16. YII	52,2 # #
15, YIII	17,9 # #	6. YI	139,0			23. YII	26,8 # #
		20. YI	141,6				
		9. YII	117,2				
		16. YII	178,6				
		23. YII	192,0				

Примечание: # - начало оформления границы ксилемы в конце лета или начало инициации весной;

- пограничный слой ксилемы оформлен в конце лета или камбий еще не активен весной.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

Проводя микроскопические исследования инициации камбиального роста у различных органов яблони пришли к выводу, что весной деление камбия начинается в однолетних ветвях и распространяется вниз к основанию сучьев и ствола (табл. 11. 12).

Таблица 12

Сроки начала камбиальной активности разных органов дерева у сорта Алтайский голубок. Барнаул, 1981 г.

Дата	Органы	Ширина камбиальной зоны	Активность камбия
15. Y	однолетние ветви	99,0	+ +
	двухлетние ветви	90,5	+ +
	шестилетние ветви	97,3	+ +
	десятилетние ветви	58,4	+
	многолетние развилки	42,9	+ -
	центральный проводник	135,9	+ +
	середина штамба	165,3	+ +
	основание штамба	141,0	+ +

Примечание: + + - активное деление камбия;

+ - начало камбиальной активности.

Как показано выше, окончание камбиальной активности происходит не в той же последовательности как его инициация. Так в основании многолетних ветвей (в развилках) весной деление камбия начинается позднее, а заканчивается в конце лета значительно раньше, чем в других органах.

Таким образом, наши исследования показали, что сезонная динамика морозоустойчивости органов яблони коррелирует со сроками окончания камбиальной активности в этих органах.

У яблони наиболее высокую морозоустойчивость имеют ткани коры, флоэмы и камбия центрального проводника. Ткани многолетних развилок, несмотря на быстрое развитие морозостойкости в начале зимы, имеют более низкую максимальную устойчивость, чем ткани центрального проводника и многолетних ветвей. Кора, флоэма и камбий однолетних побегов и особенно основания штаба, обнаруживают саму низкую морозостойкость в начале и середине зимы.

Для яблони характерны выраженные градиенты морфологической активности органов, расположенных вдоль стеблевых осей и четко выражена полярность осевых органов.

Электронная библиотека АКУНБ. amurlib.ru

9.2.Морфогенез облепихи. Динамика сезонной ростовой активности и морозоустойчивость разных органов растения.

Исследования проводили на сорте облепихи Дар Катуни. Растения этого сорта представляют собой древовидный куст (50). Раньше мы отметили, что в молодом возрасте, до вступления в плодоношение, облепиха и яблоня обладают моноподиальным типом ветвления. При моноподиальном ветвлении центральный проводник развивается из верхушечной почки. В результате доминирования апикальной меристемы центрального проводника, заторможен рост побегов сформированных боковыми почками. Размеры боковых побегов уменьшаются от основания ствола к его верхушке. Весной рост побега продолжается из верхушечной почки.

Растения в ювенильной стадии развития характеризуются наличием хорошо выраженной стеблевой вертикальной осью с доминированием верхушечного побега (лидера). Боковые побеги на основной стеблевой оси соподчинены осевому центральному побегу.

На 4 - 5 году жизни сеянца у облепихи на концах побегов замирает рост верхушечных почек, на их месте образуются шипики (колючки). Теперь рост побегов возобновляется из почек, расположенных близко от отмирающей верхушки. Растение переходит на симподиальное ветвление (48). Возобновление роста происходит одновременно из 5-7 побегов, расположенных ниже отмершей верхушки. На приросте предыдущего года образуется «ложная мутовка», состоящая из побегов вегетативного характера. Почки на этих побегах являются смешанными. На следующий год они образуют цветки и побеги замещения. Урожай у облепихи формируется на двухлетней древесине (приросте прошлого года). Крона взрослого растения облепихи образуется разновозрастными мутовками, расположенными ярусами. Урожай формируется в предпоследнем ярусе на приросте прошлого года. В связи с особенностями ветвления у облепихи облиственна лишь перефирия кроны. По причине ежегодного поступательного роста за счет образования все новых мутовок происходит чрезмерное загущение кроны. Уже в третьем порядке ветвления происходит усыхание и отмирание отдельных веток, что способствует осветлению кроны и продлению продуктивности жизни растения.

Как показали исследования, в конце лета затухание радиального роста в боковой стеблевой оси раньше начинается в развилках многолетних ветвей и распространяется в направлении к верхушке стебля (табл.13). В пос-

Электронная библиотека АКУНБ, elib.amur.ru

леднюю очередь камбиальная активность заканчивается в приросте текущего года, образующих мутовку из нескольких вегетативных побегов.

В вертикальной стеблевой оси деление камбия раньше заканчивается в зоне двух – трехлетних ветвей (ниже мутовки, образованной в предыдущем сезоне), затем в стволе и, наконец, в основании ствола

.

Таблица 13

Динамика затухания активности камбия в разных органах облепихи. Сорт Дар Катуни.

Дата	Боковая стеблевая ось				Вертикальная стеблевая ось		
	1	2	3	4	5	6	7
18. YIII	+ +	+ +	+ +	+	+ +	+ +	+ +
9. IX	+ +	+ +	+	+ -	+ +	+ +	+ +
23. IX	+ +	+ +	+	+ -	+	+ +	+ +
3. X	+	+	+ -	-	+ -	+	+
11. X	+	+ -	-	-	-	+ -	+

Примечание: 1- однолетний прирост;
2 – двух - трехлетние ветви боковой стеблевой оси;
3 – пяти – семилетние ветви боковой стеблевой оси;
4 – развилки многолетних ветвей;
5 - -верхняя часть стебля (ниже мутовки);
6 - -ствол;
7 - основание ствола;
+ + - камбий активен;
+ - затухание камбиальной активности;
- окончание камбиальной активности.

На основании экспериментов с яблоней установлено, что различия в морозоустойчивости между органами растения связаны с неодновременным затуханием радиального роста в разных частях дерева. У яблони скорость развития морозоустойчивости во всех органах растения коррелировала со сроками окончания их радиального роста.

У облепихи мы не наблюдали четкой связи между сроками окончания камбиальной активности в разных органах растения и способности их к закаливанию. Характерно для облепихи – по результатам испытания по всем компонентам зимостойкости (промораживание после закаливания осенью и в середине зимы, после искусственной оттепели в марте) наиболее высокой морозоустойчивостью отмечались ткани двух-трехлетних органов. Следует от-

Электронная библиотека АКУНБ alib.altu.ru

дельно отметить, что эти органы расположены в зоне непосредственной близости от мутовки. Можно предположить, что эта зона представляет особую морфофизиологическую структуру, с метаболической активностью которой каким-то образом связана морозоустойчивость тканей.

Ткани многолетних развилок, несмотря на раннее окончание камбиальной активности, имели более низкую морозоустойчивость осенью, но не различались от других органов максимальной морозоустойчивостью зимой и устойчивостью после оттепели в марте.

В вертикальной стеблевой оси низкую морозостойкость зимой и заметную реакцию на оттепели имели ткани основания ствола (табл. 14).

Таблица 14

Повреждение тканей побегов и многолетних органов облепихи (в баллах) при температуре -47° С после закаливания и -5 и -10° С (по 7 дней). 25.X 1982 г

Органы	Ткани, повреждение в баллах			
	кора	флоэма	камбий	ксилема
боковая стеблевая ось: однолетние побеги	1,0 б	1,0	0,2	1,4
2-летние побеги	0,3 а	0,8	0,5	0,8
3-летние ветви	1,1 б	1,1	0,7	0,7
5-летние ветви	1,1 б	1,5	2,3	3,4
7-летние ветви	1,2 б	1,3	2,2	3,1
многолетние развилки	1,2 б	1,4	2,2	2,1
вертикальная стеблевая ось: ствол	1,1 б	1,3	2,3	3,2
Основание ствола	1,2 б	1,5	2,2	2,7
НСР 05		0,2	0,3	0,4

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

Таблица 15

Повреждение тканей побегов и многолетний органов облепихи (в баллах) при -55° С после закалки -5 и -10° С (по 7 дней). 12 XI 1982 г.

Органы	Ткани, повреждение в баллах			
	кора	флоэма	камбий	ксилема
боковая стеблевая ось: однолетние побеги	1,9 г	1,4	1,3	2,2
2-летние побеги	1,7 вг	0,8	1,1	1,6
3-летние ветви	0,9 а	1,2	1,6	1,2
5-летние ветви	0,9 а	1,3	1,6	1,0
7-летние ветви	1,4 бв	1,7	1,9	1,6
многолетние развилки	1,7 вг	1,6	1,5	1,6
вертикальная стеблевая ось: ствол	1,1 аб	1,6	1,6	1,3
Основание ствола	-	1,6	1,6	1,6
НСР 05		0,3	0,4	0,2

Таблица 16

Повреждение тканей побегов и многолетний органов облепихи (в баллах) при -58° С после закалки -5 и -10° С (по 7 дней). 3 II 1983 г.

Органы	Ткани, повреждение в баллах			
	кора	флоэма	камбий	ксилема
боковая стеблевая ось: однолетние побеги	1,8 б	1,7	1,2	2,3
2-летние побеги	1,0 а	1,5	1,6	2,5
3-летние ветви	1,3 а	1,3	1,7	2,1
5-летние ветви	-	1,5	2,0	2,8
7-летние ветви	1,2 а	1,6	2,5	2,8
многолетние развилки	1,1 а	1,3	1,6	2,1
вертикальная стеблевая ось: ствол	1,3 а	1,4	1,6	2,6
Основание ствола	-	1,6	3,1	3,5
НСР 05		0,3	0,5	0,6

Электронная библиотека АКУНБ. elibartlib.ru

Таблица 17

Повреждение тканей побегов и многолетний органов облепихи (в баллах) при -33° С после закалки +2° С (по 5 дней). 3. III 1983 г.

Органы	Ткани, повреждение в баллах			
	кора	флоэма	камбий	ксилема
боковая стеблевая ось: однолетние побеги	2,1 в	1,5	1,5	1,2
2-летние побеги	0,7 а	1,0	1,2	0,5
3-летние ветви	0,8 а	1,1	1,2	0,3
5-летние ветви	1,5 б	1,4	1,0	0,4
7-летние ветви	1,6 б	1,4	0,9	0,5
многолетние развилки	0,9 а	1,5	1,4	0,5
вертикальная стеблевая ось: ствол	1,8 бв	1,8	1,6	0,6
Основание ствола	-	3,4	4,7	0,8
НСР 05		0,5	0,4	0,2

Для сравнения характера ветвления и морозостойкости органов облепихи и яблони обратимся к приведенным выше данным.

У яблони переход от моноподиального ветвления к симподиальному характеризуется прекращением роста побега продолжения главного стеблевого органа (лидера) и заменой его одним из, ниже расположенных, боковых побегов.

У облепихи при замирании роста в верхушке стеблевой оси происходит прорастание мутовки одновозрастных побегов. Сохранение мутовчатого характера ветвления, является отличительной особенностью плодоносящих растений облепихи.

У яблони, по сравнению с облепихой, отчетливее выражены полярные зоны с высокой метаболической активностью и градиенты морфологической активности вдоль основных стеблевых осей растения.

С особенностями морфогенеза яблони и облепихи связана ростовая активность растений и, как следствие, различия в динамике сезонной морозоустойчивости органов, что будет ниже показано.

У яблони в наших климатических условиях наиболее высокая морозоустойчивость у тканей центрального проводника. У облепихи самыми морозостойкими являются ткани верхних частей осевых стеблей, расположенных ниже зоны мутовок побегов.

У обеих культур самая низкая морозоустойчивость у тканей основания стволов. В этих органах весной поздно начинается инициация клеток

Электронная библиотека АГУНБ. elib.altlib.ru

камбия, но и позднее, чем в других органах, затухает активное деление камбия осенью, медленно нарастает морозоустойчивость при закаливании, заметно выше реакция на перепады температуры воздуха в конце зимы.

Результаты морозных повреждений основания стволов и многолетних ветвей неодинаково проявляются у разных видов.

У облепихи очаговые морозные повреждения поверхностных тканей многолетних органов в условиях высокой влажности и температуре около нуля градусов под глубоким снежным покровом быстро распространяется, охватывают ствол по окружности, приводят к отмиранию глубоко лежащих тканей и гибели многолетних ветвей и всего растения.

У яблони, при подобных условиях, локальные морозные повреждения основания стволов не развиваются в крупный очаг поврежденных тканей.

Результаты успешной перезимовки древесных растений зависят от способности тканей и органов противостоять воздействию многих повреждающих факторов зимы, характерных для конкретной природно-климатической зоны. В климатических условиях Сибири и средней полосы России, поврежденные морозом растения, часто попадают в условия повышенной влажности.

В дендросаду НИИСС, на основании испытания большой коллекции древесных и кустарниковых пород (более 900 видов) выделено 112 видов, для которых характерны подопревания основания стволов после перезимовки (49).

Одним из факторов, способствующих выпреванию плодовых растений под снегом, является повреждения растений морозом. На это указывали еще в тридцатые годы прошлого века. У.Х. Чендлер (60), а также В.А. Гарднер с сотрудниками (61). По данным И.А. Пучкина (62) после подмерзания в суровую зиму 1984-85 г. очень сильные повреждения сливы наблюдались в следующую мягкую зиму 1985-86 г.

По нашим наблюдениям подопревания сливы и вишни часто наблюдаются на некоторой высоте от поверхности почвы, в зоне наиболее сильных морозных повреждений. Под почвой ткани корневой шейки обычно не имеют повреждений. Часто наблюдается несколько зон подопревания по высоте растения. Виды растений различаются характером развития первоначальных морозных повреждений ствола. У гибридов сливы уссурийской, форм вишни песчаной, абрикоса сибирского и маньчжурского локальные повреждения в условиях повышенной влажности под снегом, быстро развиваются в повреж-

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

дения типа подопревания. Другой характер проявления морозных повреждений у не выпревающих и слабо выпревающих пород. У тёрна, тернослив, некоторых форм афлатунии, даже на фоне сильных морозных повреждений, не развиваются повреждения типа подопревания при благоприятных для их возникновения условиях.

В условиях умеренного и континентального климатов для растений, склонных к подопреванию опасны суровые малоснежные зимы и мягкие зимы с глубоким снеговым покровом. Морозные повреждения основания стволов могут происходить в самом начале зимы или в течение зимы при отсутствии снега. На фоне морозных повреждений развитие подопревания, при наличии соответствующих условий, могут происходить в любое время, в том числе и в следующую зиму.

Нашими экспедиционными обследованиями дикорастущих зарослей и насаждений облепихи в разных географических районах установлено, что такие повреждения наблюдаются повсеместно и являются наиболее опасными для растений. У дикорастущей облепихи, как правило, морозные повреждения растений наблюдаются в постклимаксовых, стареющих фитоценозах при неблагоприятных экологических условиях. В насаждениях такие повреждения часто усиливаются по причине несоответствия и, прежде всего, эдафических условий обитания облепихи в саду, тем условиям, к которым проходил отбор форм облепихи в процессе эволюции.

После суровой зимы 1984-85 года совместно с сотрудником отдела селекции НИИСС И.В. Екимовым провели обследование насаждений облепихи на Урале, в Западной Сибири и в Тыве. Установлено, что степень подмерзания облепихи в разных географических районах была неодинаковой и, во многом зависела от уровня снегового покрова. Лучше перезимовала облепиха в Магнитогорске, в Новосибирской области и на Алтае. Сильнее промерзла в Тюмени, в Томской области и в Тыве. Отмечены различия подмерзаний на высоте стволов в соответствии со снеговым покровом в разных районах. Так основные повреждения стволов в Тыве и Минусинске начинались с высоты 5 – 10 см от уровня почвы, в Омске с 20 – 40 см, в Барнауле с 60 – 80 см, что соответствовало высоте снегового покрова в момент действия сильных морозов в этих районах

Очевидно, что в дальнейшем состояние и жизнедеятельность растений будет зависеть и от других сопутствующих факторов, но первопричиной все же можно считать морозные повреждения.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

10.Сравнительная оценка зимостойкости форм и сортов облепихи из разных природно-климатических зон.

Основными регуляторными факторами, определяющими динамику роста, развития и зимостойкость растений является фото- и термопериодизм растений.

На основании анализа литературных данных и результатов наших экспедиционных обследований насаждений облепихи, провели оценку адаптационного потенциала сортов облепихи разного происхождения в соответствии с природно-климатическими особенностями географических регионов.

В работах Нилова (13) приводятся результаты полевой оценки зимостойкости облепихи из разных географических регионов для интродукции в условиях севера Европейской России. В дендросаду Архангельского института леса и лесохимии собраны образцы облепихи из разных природно-климатических регионов: сорта и гибриды НИИСС (Барнаул), Горьковского СХИ, Московской и Владимирской областей, растения географических образцов из семян, полученных из районов естественного обитания облепихи – Катунская, Тувинская, прибалтийская, памирская и норвежская популяции.

В таблице 18, составленной на основании данных в работе (13), приведены результаты пятилетнего изучения зимостойкости облепихи из разных географических регионов в условиях Архангельска.

Таблица 18

Зимостойкость образцов популяций облепихи разного географического происхождения в Архангельске.

Происхождение популяции	Группа зимостойкости
Финляндия, Норвегия	высокая
Прибалтика (Калининград, Латвия, Литва)	очень низкая
Тыва	очень низкая
Москва	низкая
Владимирская область	низкая
Караганда (Казахстан)	низкая
Тянь-Шань (Казахстан)	очень низкая
Памир (г.Хорог)	очень низкая

При анализе адаптационного потенциала географических форм облепихи мы использовали научные данные о физиологических механизмах зимо-

Электронная библиотека АГУНД, elib.aglib.ru

стойкости растений, а также результаты наших экспериментальных исследований.

Географическое положение и климат Архангельска. Субарктический климатический пояс, 65° с. ш., 40° в. д. Среднегодовая температура +0,1…+ 2^{O} С. Средняя температура января -12,7^{O}С, средняя температура июля +16,3^{O}С, абсолютный минимум -42°С.

В условиях климата Архангельска максимально зимостойкими оказались образцы из скандинавских стран – Норвегии и Финляндии.

Эти страны, также как и Архангельск, расположены на широте субарктического пояса, но по долготе значительно западнее Архангельска.

Зимостойкость этих форм в новых для них условиях Архангельска была очень высокой.

Таким образом из сравнения климатов скандинавских стран и Архангельска и, оценивая результаты перезимовки популяций в Архангельске, можем сделать следующий вывод: основным фактором, определяющим сезонный ритм и высокую зимостойкость растений, явился одинаковый фотопериодический режим в этих регионах.

Климат Норвегии мягкого морского типа и заметно мягче, чем в других скандинавских странах, расположенных восточнее. Норвегия протянута по широте от 57° с. ш. до 70° с. ш., по долготе расположена на 8° в. д..

На юге климат умеренно-морской, средняя температура января +2^{O}С. Лето прохладное, влажное. Средняя температура летом +12 +15°С. На севере, в зоне субарктического пояса средняя температура января -2…-4°С. Минимальная температура зимой порядка -20°С. Средняя температура июля +7°С. В насаждениях дендрария в Архангельске присутствуют образцы из Бергена (62° с. ш., 7° в. д.).

Финляндия расположена на 64° с. ш., 26° в. д.. Образцы финских популяций присланы в Архангельск из территории Аланские острова (62° с. ш., 20° в. д.).

Сезонная динамика роста и развития растений скандинавских популяций характеризовались согласованностью с ритмом климата Архангельской области. Сеянцы в своей массе вовремя завершали вегетационные процессы и проходили фазу листопада. Процесс своевременной завершенности ростовых процессов и переход в стадию подготовки к зиме у финско-норвежских популяций имели 91-98% сеянцев. Различия в температурном режиме не имели значительного значения.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

Серьезным недостатком растений скандинавских популяций, является сильная околюченность кустов и мелкоплодность.

Самой низкой зимостойкостью в условиях Архангельска обладали популяции из Прибалтики (Калининград, Латвия, Литва) и популяции из Восточной Сибири (Тыва).

Прибалтийские страны и Калининградская область по отношению к Архангельску расположены западнее и значительно южнее. Например, географические координаты Калининграда 54° с. ш., 21° в. д. Климат умеренно-теплый, атлантического типа. Фотопериодический режим: в середине лета в Калининграде 17 часов день, 7 часов ночь, а в Архангельске в это время сезона почти непрерывный день. Калининградская облепиха в условиях Архангельска отличалась продолжительным ростом, поздней завершенностью роста побегов, очень низкой зимостойкостью. Растения после зимовок вымерзали до уровня почвы.

Очень низкая зимостойкость у популяций из крайне восточной границы ареала – Тывы.

Тыва по широте находится в умеренном климатическом поясе, также как и Калининград, но значительно восточнее. Координаты Тывы 52° с. ш., 94° в. д. Климат здесь резко-континентальный. Средне-годовая температура отрицательная. Средняя температура января – 28…-35°С, абсолютный минимум -60°С. Средняя температура июля +15…+20°С. Осень сухая и короткая, лето жаркое и непродолжительное, длинная и морозная зима почти без оттепелей. Мощность снегового покрова невелика. Весна короткая и сухая. Продолжительность безморозного периода от 85 до 120 дней. Общее количество осадков от 100 до 300 мм.

Таким образом, относительно Архангельска, Калининград и Тыва расположены ниже по широте, а по долготе находятся на противоположных сторонах ареала (на крайне западном – Калининград, на крайне восточном - Тыва). Из этого положения можно сделать вывод: очень низкая зимостойкость интродуцированных из Калининграда и Тывы популяций связана с резким несоответствием биологических ритмов растений фотопериодическому и температурному режиму Архангельска.

Москва, Владимир, Горький расположены на тех же широтах, что Калининград и Тыва. По долготе их расположение соответствует Архангельску. Географические координаты Москвы 54° с. ш., 37° в. д., Владимира 54° с. ш, 40° в д., Горького 55° с. ш., 44° в. д. Из этих данных следует, что центральные европейские области отличаются от Архангельска фотопериодической зо-

Электронная библиотека АГУНБ elib.aslib.ru

нальностью. Архангельск находится в высоких широтах субарктического климатического пояса. Москва, Владимир, Горький – в средних широтах, климат умеренно-континентальный. Выше мы приводили температурный режим Архангельска. Для сравнения, здесь укажем, температурный режим Москвы. Среднегодовая температура воздуха +4,5^{O}С., средняя температура января -10,1^{O}С., средняя температура июля +18°С. Абсолютный минимум -46°С. Как видим из сравнения геофизических характеристик климатов Архангельска и центрально-европейских областей можем сделать вывод: несоответствие в фотопериодическом режиме является основным фактором низкой зимостойкости сортов интродуцентов в Архангельске (см. табл.18)

В нашем анализе особый интерес представляет поведение в высоких широтах алтайских образцов облепихи – сеянцев из катунской популяции и сортов – Золотой початок, Масличная, Новость Алтая, Дар Катуни, Витаминная, Оранжевая. В коллекции дендросада в Архангельске представлены эти образцы, а также гибриды из семей: «Калининградская Х катунская»; Щербинка Х ютландская»; «Витаминная Х ютландская»; «Масличная Х ютландская», присланные из Барнаула в 1983 г. Отметим координаты Ютландии. Полуостров на севере Дании расположен на 57° с. ш., 9° в. д.

На основании полевой оценки зимостойкости установлено, что алтайские образцы облепихи в Архангельске отличаются низкой зимостойкостью, сильно подопревают и в массе выпадают из насаждений. Сильно подопревали также растения тувинских популяций.

Провели сравнительный анализ поведения алтайских форм облепихи и образцов из других географических регионов (17). Целью такого анализа было изучить особенности фото- и термопериодизма форм облепихи различного происхождения. Такие сведения необходимы при разработке стратегии процесса подбора исходного материала в селекции и сортов для различных природно-климатических зон. Чрезвычайно интересно оценить реакцию образцов из разных географических регионов в широком спектре варьирования геофизических факторов фотопериодизма и термопериодизма.

Средняя полоса России является границей раздела двух климатических зон – резко-континентального климата Азии и умеренного климата западных и южных областей Европы. В литературе, для анализа, нам представлен значительный спектр варьирования по широте и по долготе, а также разные сочетания фотопериодизма с термопериодизмом в разных географических регионах.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

В Московской, Горьковской, Орловской, Брянской областях изучали морозоустойчивость сортов облепихи разного происхождения полевым методом и методом искусственного промораживания. Наиболее информативным является метод прямого промораживания в климатических камерах (3, 5, 7, 9).

Исследованиями установлено, что самую слабую приспособляемость к климату центральнорй области России имеют образцы интродуцированные из Восточной Сибири – Бурятии и Тывы.

Низкая морозоустойчивость у кавказских и некоторых среднеазиатских форм облепихи. По результатам искусственного промораживания в условиях центральной России Алтайские сорта и формы устойчивы по первому и второму компоненту зимостойкости – устойчивости после закаливания осенью и зимой. Морозоустойчивость после оттепелей в начале зимы и в марте наиболее высокая у прибалтийской облепихи. Прибалтийская облепиха устойчива к перепадам температуры воздуха в течение зимы. По этому компоненту зимостойкости, прибалтийские формы перспективны в качестве исходного материала для создания сортов в зоны с неустойчивой зимней погодой.

Интересную особенность катунской облепихи отмечает Н.П. Смертин (6). Исследуя зимостойкость облепихи, в т.ч., с использованием метода прямого промораживания в условиях Брянской области, он приходит к выводу, что биоритмы катунского экотипа облепихи в большей степени соответствуют осенне-зимнему ритму погоды средней полосы России. Выводы Смертина совпадают с нашими исследованиями.

В 1977 – 1984 гг проводили исследования деревьев сортов облепихи, черной смородины и яблони 7-8 летнего возраста, используя метод прямого промораживания. Подробно результаты нашего исследования изложены в работах (32, 17). Здесь приводим основные выводы из работы.

Установлено, что в климатических условиях лесостепи Алтая у районированных, зимостойких сортов черной смородины и яблони, терминальный и радиальный рост побегов, в обычные годы, заканчивается своевременно и совпадает с моментом перехода среднесуточной температуры через +10°С. У таких растений своевременно завершаются и подготовительные к закаливанию процессы, которые оптимально проходят при высоких температурах и укорачивающейся длине дня. Растения достигают исходной морозоустойчивости -15°С и способны к дальнейшему ее повышению на этапах закаливания, вначале при низких положительных, а затем при отрицательных температурах.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

У недостаточно зимостойких сортов черной смородины и яблони с затяжным терминальным и радиальным ростом, позднее завершаются подготовительные к закаливанию процессы и медленнее нарастает морозоустойчивость на этапах закаливания. Такой же характер начальных этапов формирования морозоустойчивости имеют исследованные нами сорта алтайской облепихи.

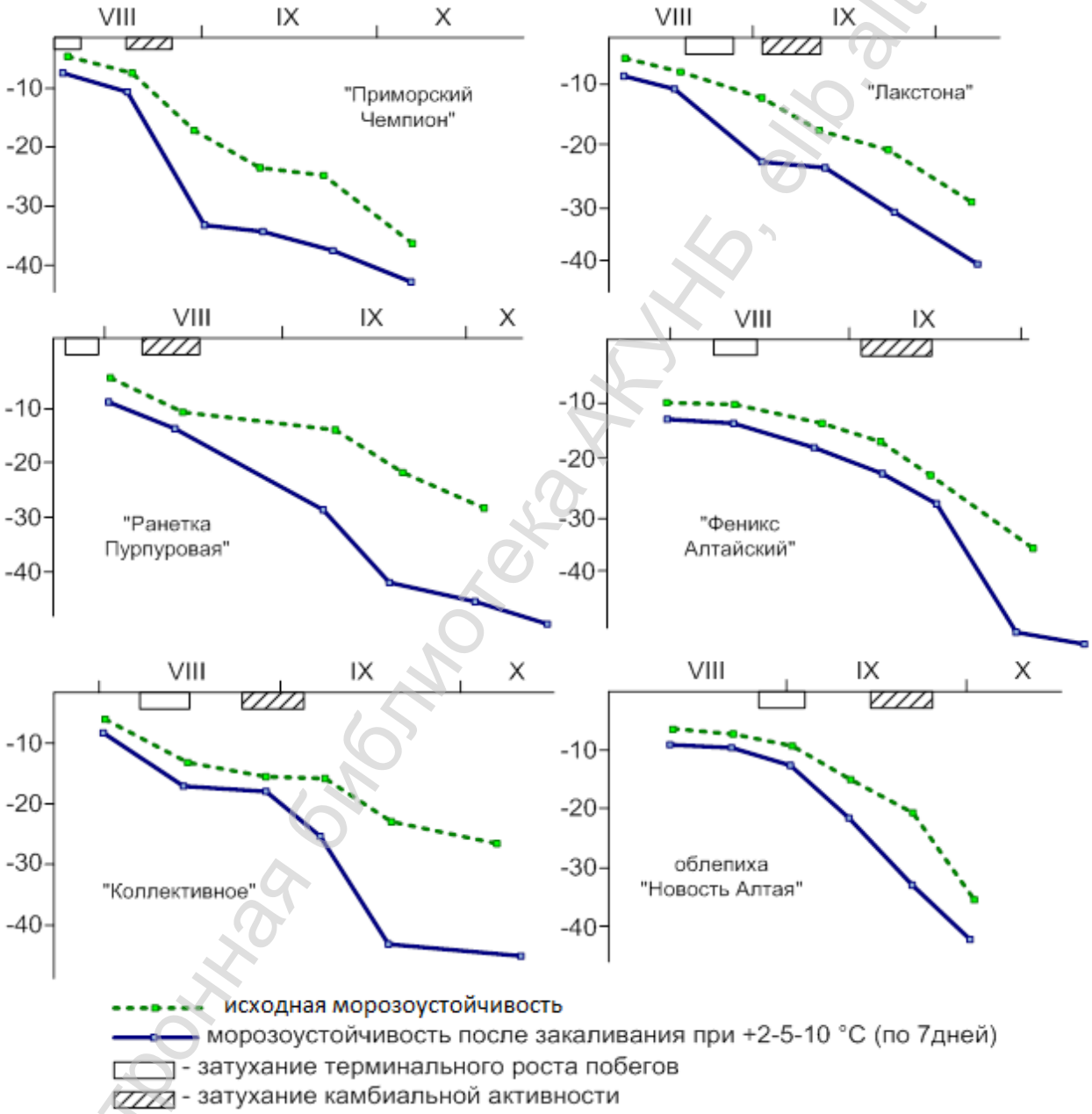
У алтайских сортов облепихи в условиях лесостепи Алтая, как правило, позднее заканчивается терминальный рост побегов. После окончания терминального роста затухание камбиальной активности продолжается в течение 3-4 недель. У облепихи, как у недостаточно зимостойких сортов других культур, наблюдается прохождение начальных этапов закаливания на фоне делящегося камбия или в начале его завершения (рис.2). При незавершенности радиального роста закалочные температуры долго не дают существенного эффекта, хотя температурные условия погоды позволяют быстро поднимать устойчивость.

Таким образом, на основании выше изложенного можно сделать заключение, что фенoритмы у исследованных алтайских сортов облепихи соответствуют фенoритму европейских сортов черной смородины и яблони. Объяснение этому следующее: Отбор исходного материала для селекции облепихи проходил в исключительно благоприятных условиях Горного Алтая (в долине рек Катуни и Чулышмана), с микроклиматом не характерным для климатических условий Западной Сибири. Такой микроклимат по отдельным характеристикам соответствует климату зон европейской части России.

Электронная библиотека АКУРБ, elib.altlib.ru

Рис. 2

Изменение способности к закаливанию тканей коры у сортов черной смородины (“Приморский чемпион”, “Лакстона”), яблони (“Ранетка пурпуровая”, “Феникс Алтайский”, “Коллективное”) и облепихи (“Новость Алтая”) (1980 г.)



Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

При оптимальных условиях закаливания осенью и зимой наиболее высокой морозоустойчивостью отличаются ткани вегетативных органов черной смородины. Морозоустойчивость тканей коры, флоэмы и камбия облепихи соответствуют уровню морозоустойчивости этих тканей у зимостойких сортов яблони. Максимальная морозоустойчивость тканей ксилемы у облепихи выше, чем у районированных сортов яблони. Максимальная морозоустойчивость генеративных органов среди изучаемых культур отмечена у яблони. Морозоустойчивость почек у районированных в нашей зоне сортов облепихи и черной смородины заметно не различаются.

В эксперименте с моделированием различной глубины и продолжительности оттепелей установлено, что в начале зимы после неглубоких (+2…+4°С.) оттепелей в течение 1-3 суток устойчивость почек облепихи снижается меньше, чем у сортов черной смородины и яблони. После оттепели более продолжительный (5 суток и более при +2^{O}С.) или более глубокой (+10°С.) резко снижается устойчивость почек облепихи. У облепихи после неглубоких оттепелей наиболее высокую устойчивость имели почки калининградских форм 13-397-51 и 17-97 и алтайского сорта Самородок.

После глубокой и продолжительной оттепели относительно устойчивыми оказались лишь почки формы 13-68-14. Эта форма отличалась также более поздним завершением органического покоя.

Проведенный анализ сравнения фото- и терморежимов образцов облепихи из центральных областей России и с Алтая в условиях Архангельска позволяет сделать вывод: у изученных географических форм несоответствие фотопериодизма растений фотопериодическому режиму климата Архангельска является основным фактором низкой морозоустойчивости растений. Наряду с этим, как показали наши исследования, сорта и формы алтайской облепихи, характеризуются сильной реакцией на перепады температуры воздуха в зимнее время. В условиях климата Архангельска такая особенность этих форм может быть причиной подопревания и выпадения растений в насаждениях. Значительное подопревание отмечено у сеянцев Тувинский популяций. В коллекции дендросада среднеазиатская облепихи представлена географическими формами из Казахстана (г.Караганда и Тянь-Шаня) и Таджикистана (юго-восточный Памир, г.Хорог).

Казахстан расположен в центре Евразии. Географические координаты страны 48° с. ш., 68° в. д. Пустыни, полупустыни и степи занимают 58% тер-

Электронная библиотека АГУНБ, elib.aslib.ru

ритории. На горы приходится 10% территории. Город Караганда расположен на 49° с. ш. и 73° в. д. Рельеф местности – равнина с низкогорными возвышенностями до 1565 м. Умеренный климатический пояс. Климат резко-континентальный. В степной природно-климатической зоне средняя температура января -15…-19°С. , минимальная температура на западе -42°С, на востоке -48°С. Абсолютный минимум -54°С. Лето жаркое и продолжительное. Средняя температура июля +19…+23°С. Максимальная +40…+42°С.

В Казахстане основные заросли облепихи приурочены к горным системам на юго-востоке страны: Казахстанский Алтай, Саура-Тарбагатой, Джунгарский Алатау, Северный Тянь-Шань.

Северный Тянь-Шань находится на юго-востоке (43°с. ш., 78°в. д.), на границе Казахстана с Кыргызстаном и Китаем. Здесь горные системы Тянь-Шаня и Памиро-Алая образуют горный узел, высшей точкой которого является Пик Победы (7439 м.).

Характерные природно-климатические особенности территории Центральной Азии. Горные системы Тянь-Шаня и Памира расположены в низких широтах между 43° и 35°с. ш. Северные части территории находятся в зоне умеренного климатического пояса, южные – субтропического пояса. Вся горная часть лежит в области резко-континентального климата. Здесь сложный горный рельеф, большие различия в климатических условиях между отдельными частями территории. Средняя температура января от -1…-8°С. в долинах до -27°С в высокогорье. Средняя температура июля +15…+27°С. в долинах и до +5°С. в горах. В горах большие суточные перепады температуры воздуха. Особо суровые условия на Восточном Памире. В Мургабе средняя температура июля +13,5^{O}С. , января -17,6^{O}С. Абсолютный минимум -47°С. На озере Булункуль зафиксирована температура -63°С. Количество осадков сильно различается в низких местах. В горах Тянь-Шаня выпадает 180-250 мм осадков в год, на склонах Ферганского хребта 900-1000 мм.

Таким образом, в горных местностях Центральной Азии существуют особые климатические условия, температурный и фотопериодический режим растений облепихи, сформированных в этом регионе, резко не соответствует геофизическому режиму климата Архангельска.

В Памирском ботаническом саду (2300 м над уровнем моря, 38°с. ш.) методом искусственного промораживания оценивали морозоустойчивость местных и интродуцированных сортов облепихи: Новость Алтая, Золотой початок, Дар Катуни, Витаминная, Чуйская (8). У всех сортов и форм растений

Электронная библиотека АГУНГ, elib.aglu.ru

значительные повреждения ветвей отмечались уже при температуре -35°С и полная гибель при -40°С.

По результатам искусственного промораживания по той же методике в условиях Барнаула те же сорта облепихи выдерживали без значительных повреждений уже в октябре температуру -40°С., а после закаливания в середине зимы -58°С. Значительное снижение морозоустойчивости облепихи на Памире, по сравнению с испытаниями в условиях Алтая, можно объяснить различиями в фотопериодическом режиме – на Памире -38° с.ш. и на Алтае 53°с.ш .

11. Стратегия селекции сортов облепихи для разных географических регионов.

В процессе эволюции распространение в пространстве и освоение новых территорий растениями облепихи, смородины и яблони проходило разными путями. Виды растений различаются типом ареалов и адаптационными возможностями.

Смородина и яблоня имеют обширные и сплошные ареалы, обитают на географических территориях с разными температурными режимами и в разных фотопериодических зонах. В популяциях дикорастущих растений этих видов можно отбирать доноров необходимых адаптивных признаков для создания сортов в разные природно-климатические зоны.

Стратегией селекции сортов этой группы растений может быть непосредственный подбор из естественных зарослей исходных форм с заданными параметрами по фотопериодизму и термопериодизму и включение их в дальнейшую селекцию путем «насыщения» их другими ценными хозяйственно-биологическими признаками.

Подбор доноров необходимых адаптивных признаков перспективен также среди огромного разнообразия сортов, районированных в зонах с разными фотопериодическими и термопериодическими режимами. Результатом такого подхода будут сорта, способные произрастать в разных природно-климатических зонах, включая северные районы Европы и Азии, при этом обладающие всеми необходимыми хозяйственно-ценными признаками.

Для создания сортов облепихи , способных произрастать в различных климатических зонах, необходима другая стратегия селекционного процесса. Облепиха имеет обширный ареал, однако площадь, занимаемая растения-

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

ми, невелика. Ареал облепихи относится дизъюктивному (разрозненному) типу ареалов. Основное распространение облепихи проходило в низких и умеренных широтах. Температурный режим здесь варьирует от мягкого умеренного морского типа до крайне сурового резко континентального. В высокие широты облепиха поднялась только в зоне мягкого климата вдоль побережья Северного и Норвежского морей.

Проведенный анализ распространения дикорастущей облепихи показал, что во всем ареале облепихи не находим популяций с формами, пригодными для создания сортов, способных произрастать в высоких широтах на территории России.

Как показано выше, среди существующих сортов облепихи, выведенных в разных географических регионах, также не обнаруживаем сортов, приспособленных к климату северных районов России.

На основании всего изложенного приходим к выводу, что для продвижения облепихи в высокие широты необходимо селекционными методами создавать исходные формы с такими адаптивными признаками, которые не создала природа.

Селекционный процесс предполагается разделить на два этапа. На первом этапе создаются исходные формы с заданными адаптивными признаками. Материалом для создания этих исходных форм будут образцы, отобранные в популяциях из разных фотопериодических зон, которых включают в гибридизацию с образцами отобранными на географических территориях с разным температурным режимом. Результатом этого этапа будут исходные формы, сочетающие разные соотношения фотопериодизма с термопериодизмом. Наличие в коллекции сортов и форм облепихи с заданными адаптивными признаками, расширит возможности по выведению сортов для продвижения облепихи по широте и по долготе в пространстве страны. При этом процесс селекции станет управляемым и прогнозируемым. Ниже мы остановимся на роли эколого-физиологических методов отбора на зимостойкость в селекционной практике.

В ареале дикорастущей облепихи можно выделить географические территории на которых обитают формы популяций конкретных признаков по фото-и термопериодизму.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

11.1 Характеристика фотопериодического и термопериодического режимов в ареале облепихи крушиновидной.

1 Алтай, Бурятия, Тыва – средние широты 53°с.ш. Климат умереный и резко-континентальный. Популяции обитающие на одинаковом фотопериодическом режиме, но при разных терморежимах в отдельных географических местностях.

2 Альпийско-Гималайский горный массив.

а) Популяции в пределах низких широт, умеренный и субтропический пояса. Типы климатов на географических территориях – резко-континентальный, умеренно-континентальный, умеренный, умеренный атлантического и средиземноморского типа.

б) Популяции, обитающие в высоких широтах (Норвегия, Швеция, Финляндия). Субарктический пояс, климат умеренный морского типа.

В географических регионах с разными фото – и терморежимами в популяциях отбирают доноров конкретных признаков и вводят их в гибридизацию. Результатом селекции будут гибриды – исходные формы, адаптированные к климату соответствующего географического региона.

На втором этапе селекционного процесса отобранные по адаптивным признакам исходные формы «насыщают» необходимыми хозяйственно-значимыми признаками.

Результатом такого подхода будут сорта облепихи, адаптированные к климату разных географических регионов, с разными соотношениями фотопериодизма и термопериодизма и обладающие комплексом ценных хозяйственно-биологических признаков.

В основе предложенного принципа ведения селекционного процесса основным показателем принимается адаптивность сорта, в сочетании с другими хозяйственно-биологическими признаками. Предложенный подход имеет теоретическое обоснование в учении о принципах эволюционного отбора, разработанного основателями популяционной генетики А.С. Северцевым и С.С. Четвериковым (63). Согласно этому учению в эволюционном отборе следует различать два процесса, строго разграниченных в своих причинах. Первый связан с дифференциацией внутри вида на различные морфофизиологические признаки, не связанные с адаптацией организмов. Второй - адаптивные признаки, которые являются результатом отбора к внешним условиям.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altgu.ru

И.И. Шмальгаузен (64) осуществил синтез этих идей и создал учение как целого в индивидуальном и историческом развитии.

Учение об общебиологических закономерностях эволюционного отбора, приобрело свое развитие в трудах Н.И. Вавилова. Вавилов разработал учение, которое получило наименование «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости». Этот закон имеет громадное прикладное значение. Он является руководством к поиску отдельных хозяйственно-ценных признаков, не имеющих адаптивного значения среди различных таксономических групп внутри видов и родов растений.

Используя дикорастущие формы растений в качестве доноров отдельных компонентов зимостойкости, имеем дело со способами адаптации растительных систем разного уровня организации.

Адаптационный потенциал вида – это популяции, прошедшие эволюционный отбор в конкретных географических зонах, в пределах ареала вида. Соответственно для систем более низкого уровня организации (подвидов, экотипов) их адаптационные потенциалы будут популяции, входящие в эти системы.

Адаптационный потенциал популяции – это генотипы, различающиеся нормой реакции на факторы внешней среды конкретного местообитания.

Норма реакции – диапазон изменчивости генетически детерминированного признака, т.е. это модификационная изменчивость и она проявляется в фенотипе. По фенотипу идет отбор генотипов в популяциях. Устойчивость популяции – это устойчивость генотипов ее составляющих.

Адаптационный потенциал индивидуума (генотипа). Для того чтобы выживать в конкретных условиях среды обитания, особи следует противостоять всему комплексу неблагоприятных факторов среды в данных природно-климатических условиях. Задача селекционера собрать в одном генотипе (сорте) все необходимые компоненты устойчивости к каждому отдельному повреждающему фактору. Природа решает эту задачу иначе – отбирая популяции с генотипами различающимися нормой реакции на средовые факторы. Для селекционных целей подбор доноров необходимых компонентов зимостойкости возможен среди фенотипов в популяциях из определенных природно-климатических зон. Отдельные признаки, которые селекционер стремится собрать в сорте, рассеяны в генотипах, входящих в популяции.

Популяции разных видов растительных и животных организмов, являются составной частью биогеоценоза. Устойчивость биогеоценоза определяется взаимной приспособляемостью популяций разных видов и их адаптаци-

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

онной реакцией на факторы физических условий среды. Взаимная адаптация популяций разных видов, включенных в состав биогеоценоза, является процессом их соотносительной эволюции, которая сопровождается направленным изменением генофонда этих популяций.

Отбор исходных форм для селекции необходимо вести не столько на потенциальную морозоустойчивость, как на способность оптимально использовать ресурсы местного климата для формирования устойчивости к основным факторам зимы.

Для того, чтобы охарактеризовать генетические потенции исходных форм необходимо, чтобы растения встретились со всем комплексом метеорологических факторов, характерных для данной зоны. Это требует очень длительного времени. Кроме того, ценные свойства исходного материала часто не выявляются потому, что нет надежных методов их оценки. При моделировании повреждающих факторов зимы в климатических камерах испытания исходного материала на зимостойкость может быть значительно ускорено. Такой подход к организации селекционного процесса требует глубоких знаний физиологических механизмов формирования признаков и основных закономерностей их наследования. Такая работа предполагает непосредственное участие физиологов в селекционном процессе со специалистами других профилей.

11.2. Физиологические методы оценки зимостойкости

11.2.1.Метод искусственного промораживания.

Наиболее надежным методом оценки морозоустойчивости является метод искусственного промораживания образцов растений в климатических камерах. Этот метод нашел широкое применение в селекционной практике.

Для древесных растений в нашей стране методика искусственного промораживания разработана совместно лабораторией зимостойкости института физиологии растений АН СССР и лабораторией физиологии НИИ садоводства Нечерноземной полосы (Москва) (65, 66). Сходные методики оценки морозоустойчивости применяют и за рубежом.

Устойчивость сортов и форм растений оценивается на основании испытания по нескольким, наиболее существенным, в данной климатической зоне компонентам. В селекционных программах для европейской части России испытания плодовых растений проводят по 4-м компонентам зимостойкости (10, 13) :

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

1) По скорости развития морозоустойчивости осенью и в начале зимы- (промораживание образцов проводят после закаливания при +2 – 5 - 10° С последовательно по 7 суток);

2) По максимальной морозоустойчивости – промораживают в середине зимы после закаливания при -5 - 10° С по 7 суток;

3) По реакции на оттепели определяют путем промораживания ветвей после искусственной оттепели +2° С в течение 3-5 суток;

4) Способность к восстановлению морозоустойчивости при похолодании после действия оттепели определяют путем промораживания ветвей, подвергнутых оттепели и повторной закалки при -5 и -10° С.

Анализ многолетних полевых наблюдений за перезимовкой растений и экспериментальное изучение особенностей формирования морозоустойчивости разных культур, привели нас к убеждению в необходимости избирательного подхода к выбору основных компонентов комплекса зимостойкости для каждой культуры, даже если оценка проводится для условий одного и того же климата. Сведения об основных компонентах зимостойкости садовых культур Западной Сибири приведены в нашей работе (32).

Техника искусственного промораживания и принципы составления программы испытания, описаны в литературе (66). Перед промораживанием в климокамерах растения выдерживают на стандартных режимах закаливания или оттепели. Но поскольку, морозоустойчивость зависит от многих факторов, подготовка образцов на стандартных режимах не позволяет достаточно полно выявить потенциальные различия между сортами (67). Кроме того, при таком подходе лишь фиксируется уровень устойчивости после стрессового воздействия. Однако, для полной характеристики адаптационных возможностей сортов этого недостаточно. Необходимы также методы, которые позволили бы оценить в динамике особенности формирования признака сорта, а также оценить специфику реагирования растений на действие повреждающих факторов. Это тем более необходимо в климатических условиях Сибири, где результаты перезимовки сортов часто определяются не суровостью зимы, а зависят от условий погоды в конце лета и осенью, в начальные периоды развития морозоустойчивости. Поэтому необходима система методов, применение которой позволило бы не только фиксировать уровни устойчивости после воздействия повреждающими факторами, но и проводить контроль функционального состояния растений в течение всего годичного цикла.

Электронная библиотека АГУНБ elib.altlib.ru

Очень существенным признаком, от которого во многом зависит результат зимовки растений, является способность в оптимальные сроки завершать подготовительные к закалке процессы.

По нашему мнению, для целей оперативного контроля функционального состояния растений, наиболее удобным и информативным являются инструментальные, биофизические методы. Биофизические, и в частности электрофизиологические методы позволяют быстро получать прижизненную информацию о структурных физико-химических особенностях биологических объектов и давно применяются в медицине и ветеринарии в качестве средства функциональной диагностики.

В НИИСС им. М.А. Лисавенко в 1978-1988 гг. проводили изучение информационных особенностей электрофизиологических методов в качестве контроля физиологического состояния растений в осенне-зимний период. Результаты исследований изложены в нашей работе (32).

11.2.2. Метод низкочастотного электрического импеданса.

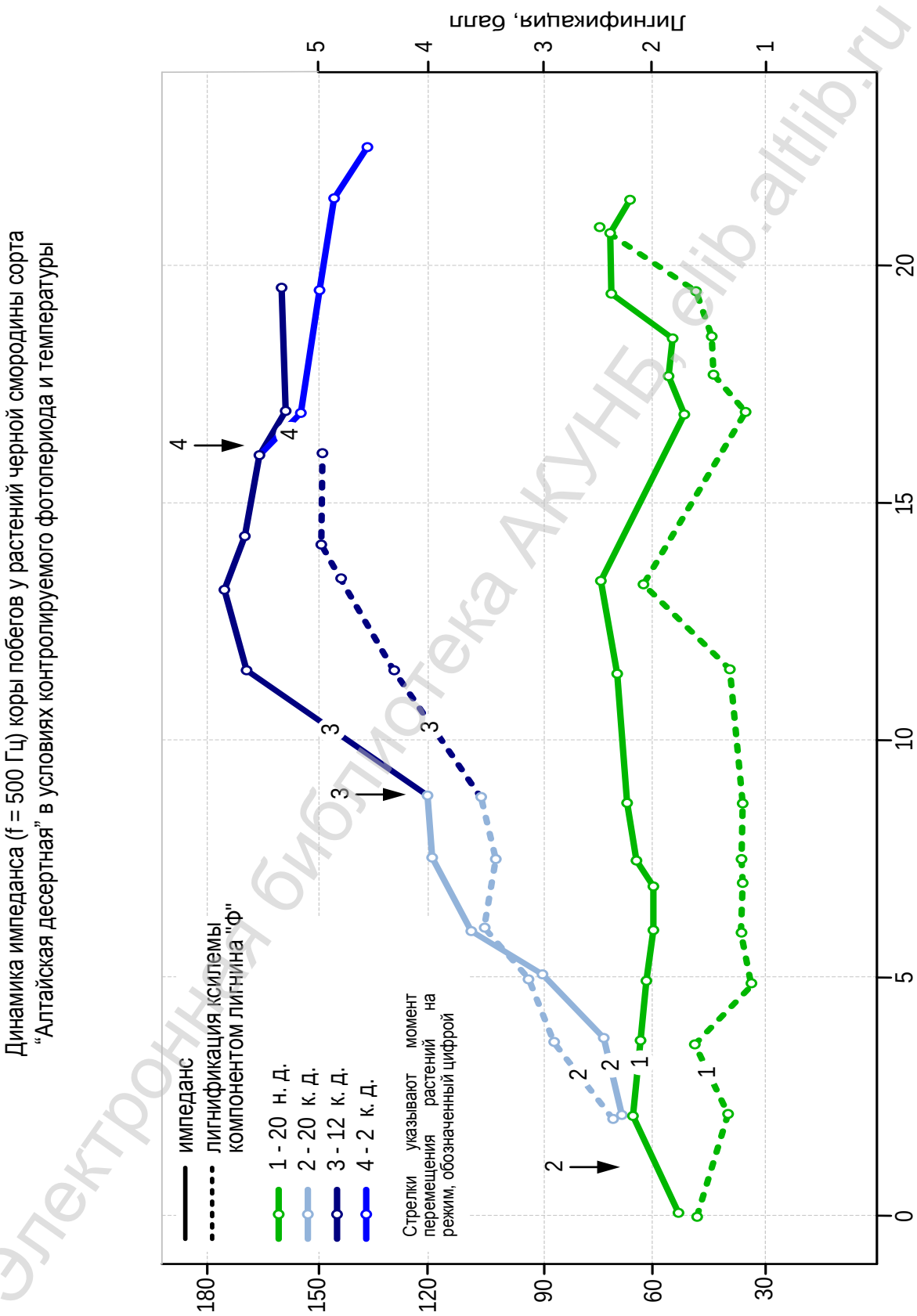
Процессы, протекающие в клетках и тканях растений в летне-осенний и зимний периоды, находят свое отражение в изменении их электрических свойств. Проведенные нами исследования позволили установить характер зависимости электрического импеданса от физиологического состояния растений на отдельных этапах сезонного цикла роста и развития.

В летне-осенний период на фоне укорочения дня и постепенного понижения температуры, происходит завершение ростовой активности, протекают процессы вызревания тканей и начальные этапы закаливания, что сопровождается возрастанием низкочастотного электрического импеданса. Условия низких положительных и отрицательных температур способствуют более быстрому прохождению растениями органического покоя. Закаливание в период органического покоя сопровождается повышением импеданса. По мере завершения органического покоя и перехода в вынужденный покой происходит снижение импеданса, хотя способность к закаливанию при этом не только не снижается, но, напротив усиливается (рис. 3).

Полученные данные позволяют рекомендовать метод низкочастотного электрического импеданса в качестве средства контроля за ходом подготовки древесных растений к зиме и изменениям их физиологического состояния в процессе зимовки, вызревания тканей, закаливанием, прохождением периода покоя.

Электронная библиотека АГУНГ, elib.altgu.ru

Рисунок 3



Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

11.2.3. Метод макроэлектродной регистрации биоэлектрических потенциалов.

В летне-осенний и предзимний периоды происходит существенная перестройка метаболизма растений. Параллельно протекают два энергоемких процесса.

С одной стороны, на фоне затухания видимого роста и перехода в органический покой, активизируются процессы, подготавливающие растения к вегетации в следующем году. Протекает органогенез в почках, происходит накопление питательных веществ и гормональная перестройка, создаются условия, необходимые для последующей вегетации.

На этом фоне осуществляется большая биохимическая работа и структурная перестройка, связанная с подготовкой растения к зиме и развитием морозостойкого состояния. Результаты перезимовки растений зависят от успешного протекания подготовительных к закаливанию процессов и способности растений к закаливанию в начале при низких положительных, а затем при отрицательных температурах. Для совершения этих процессов требуются значительные энергетические затраты.

Известно, что обеспечение метаболических процессов осуществляется за счет энергии двух видов: в виде химических связей высокоэнергичных молекул АТФ и в виде разности потенциалов, возникающих в процессе метаболизма на клеточных мембранах. Энергия, запасаемая в химических связях молекул АТФ и в разности электрических потенциалов, является обобщенной формой конвертируемой энергии. Использование запасенной энергии регулируется потребностями растения.

Биопотенциал (БЭП) – разность электрических потенциалов между двумя точками в живых системах, между внутренним содержанием клетки и окружающей ее средой; между возбужденными участками тканей; между участками ткани, находящимися в различных физиологических состояниях. Разность потенциалов – основная электрическая характеристика живого организма. Зависимость электрогенеза живых систем от метаболизма хорошо изучена, на этом принципе основаны методики оценки функционального состояния организмов.

Различная интенсивность обмена на разных участках растительной ткани проявляется в градиенте биоэлектрических потенциалов. При этом, участки с более интенсивным обменом, имеют более элетроотрицательные значения потенциала, по сравнению с окружающими тканями.

Электронная библиотека АГУ им. elib.altlib.ru

Изучение метода макроэлектродной регистрации БЭПов, в качестве средства контроля функционального состояния растений при подготовке к зиме, проводили в 1979-1984 гг.

Объектом являлись сорта черной смородины, яблони и облепихи. Изучали сезонную динамику БЭПов растений из естественных условий сада, а также проводили модельные исследования, в которых изменение физиологического состояния достигали, регулируя фотопериод и температуру.

Исследовали сезонную динамику БЭПов в связи с физиологическим состоянием растения в переходные моменты годичного цикла: окончание терминального и радиального роста и перехода в органический покой, завершение подготовительного к закаливанию процесса и появление способности к закаливанию, завершение вынужденного покоя и активизация ростовых процессов.

Измерение БЭПов проводили на стационарной аппаратуре в лаборатории. Из естественных условий сада отбирали образцы для записи БЭПов и оценки физиологического состояния растений (рис. 4).

Установлено, что на фоне изменения физиологического состояния растения при переходе на очередной этап годичного цикла возрастает электроотрицательность БЭПов. Это вполне объяснимо. Как уже указывали, обеспечение метаболических процессов в эти периоды требует значительных энергетических затрат. По данным электрофизиологов усиление электроотрицательности БЭПов свидетельствует об интенсификации метаболических процессов и соответственно возрастании энергообмена, что проявляется в динамике БЭПов.

В наших опытах сорта разного происхождения различались тмпами прохождения этапов годичного цикла и соответственно динамикой БЭПов. Известно, что у сортов растений наследственно детерминирована длительность каждого этапа годичного цикла (42). В связи с различиями в норме реакции на средовые факторы, возможно изменение ранжирования сортов по темпам прохождения отдельных этапов в годы с разными погодными условиями. Следовало выяснить, как это может проявиться в динамике БЭПов.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.alib.ru

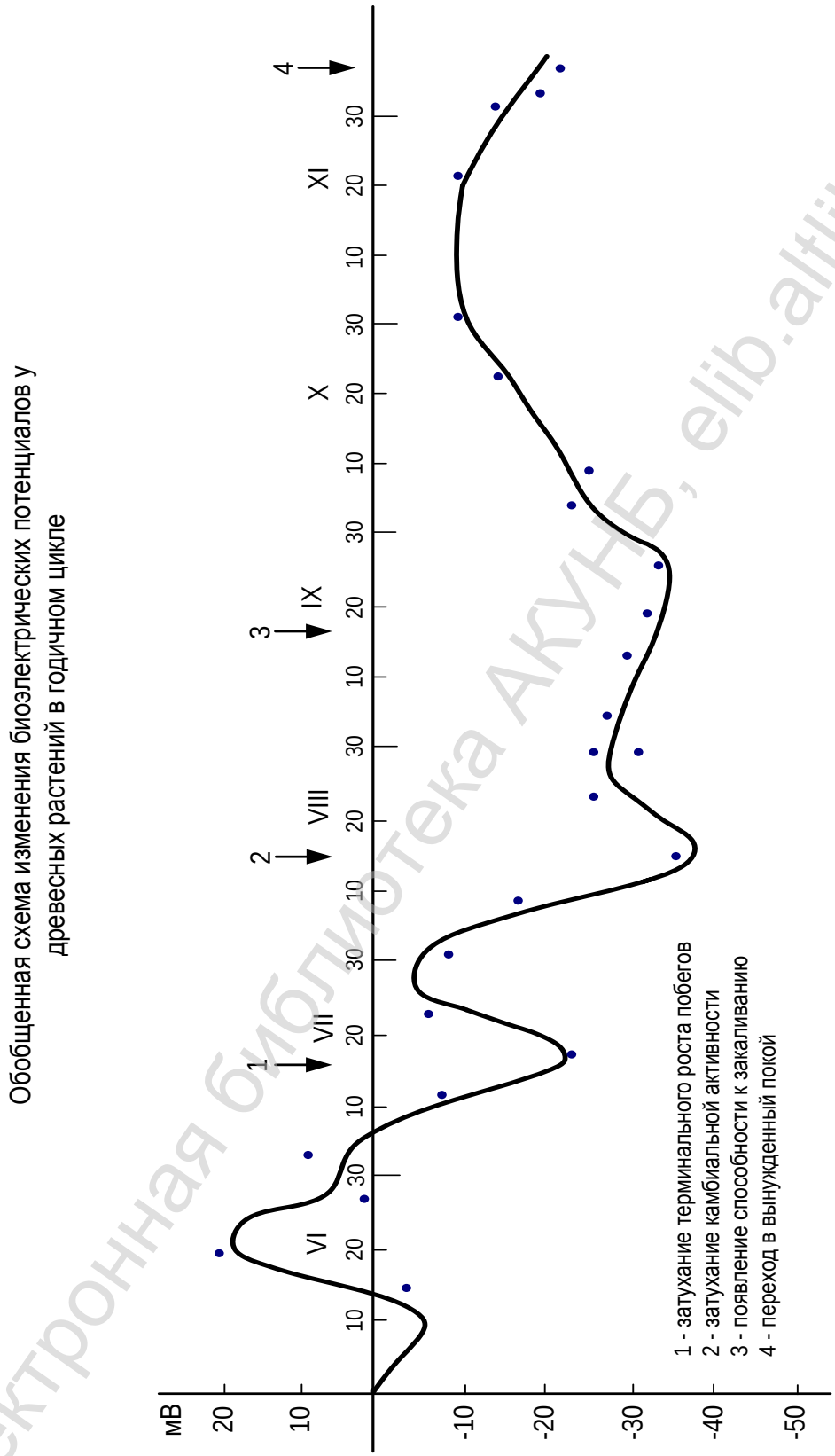


Рис. 4

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

Провели модельные эксперименты, целью которых было установить характер и глубину связи между электрофизиологическими показателями (БЭПов) и функциональным состоянием растений (рис.5).

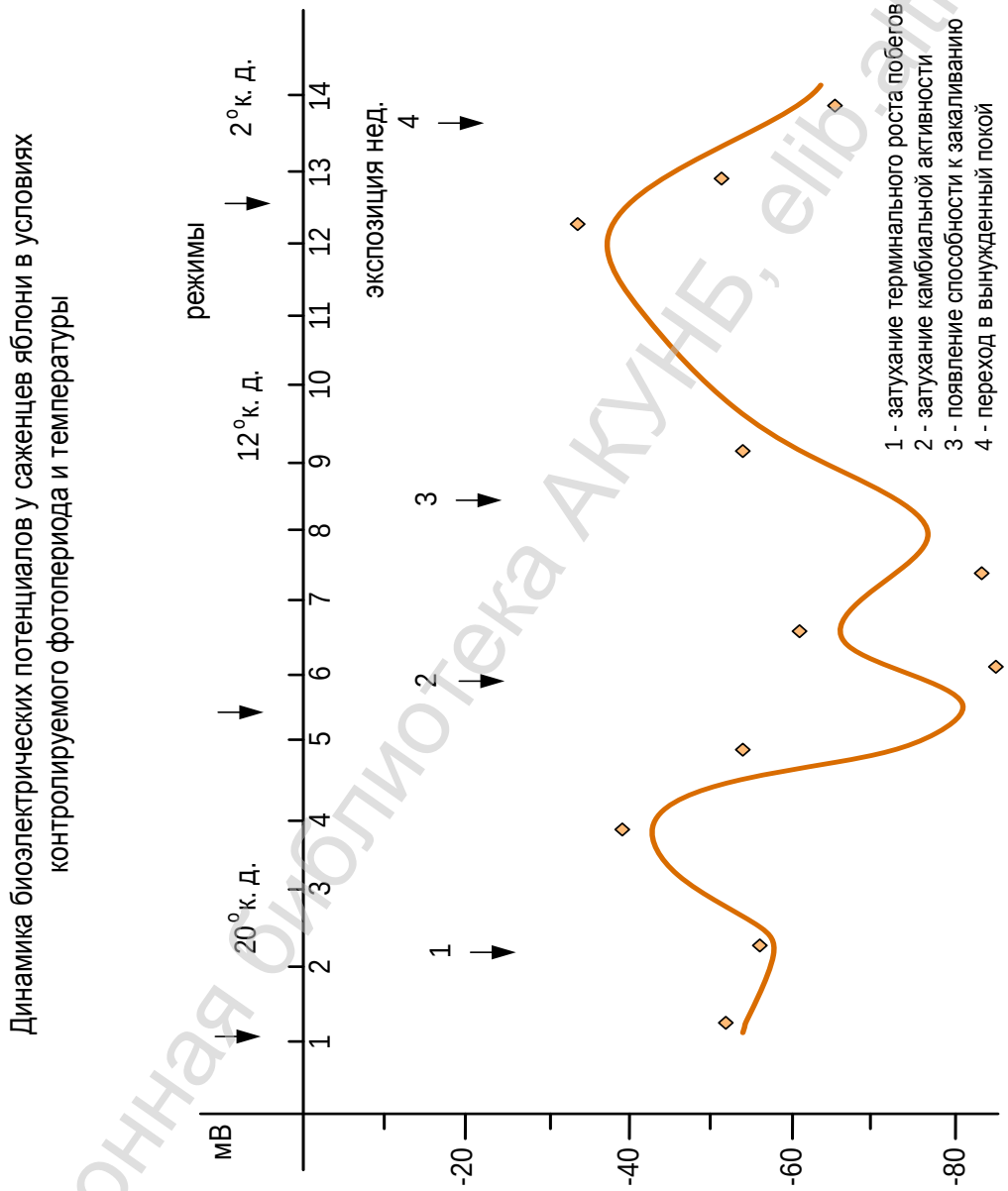


Рис. 5

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

В модельных опытах осуществляли последовательное перемещение растений по этапам годичного цикла. Саженцы выращивали в вегетационных сосудах в теплице при температуре +20…+25°C на длинном дне (17 часов день, 7 часов ночь.). В момент затухания терминального роста побегов, растения перемещали на режим короткого дня (9часов день, 15 часов ночь). Схема перемещения на режимах короткого дня +20°C к. д., +12°C к. д. +2^{O}C к. д. Перемещение на каждый очередной режим осуществляли после завершения физиологических процессов на предыдущем режиме.

Анализ динамики БЭПов в модельных экспериментах и с образцами от растений из естественных условий сада, позволяет сделать следующие выводы. В модельных опытах, в условиях четкого регулирования продолжительности каждого этапа годичного цикла, динамика БЭПов точно отражает эндогенный ритм физиологических процессов. При этом наблюдается определенная закономерность изменения БЭПов в связи с изменением физиологического состояния растения на каждом этапе годичного цикла. При переводе на каждый очередной режим и, по мере прохождения этого режима, отмечается возрастание электроотрицательности БЭПов, которое сменяется уменьшением элеатроотрицательности по мере завершения морфологических процессов на данном режиме. Исследования с сортами разных культур в естественных условиях показало, что у растений сохраняется характерная для сорта динамика БЭПов в широком диапазоне варьируемых факторов среды. Это указывает на стабильность показателя БЭПов и его жесткую наследственную детерминированность.

Вместе с тем, установлено, что сезонная динамика морфофизиологических показателей более лабильна и заметно варьирует при изменении внешних факторов – погоды, условий эксперимента. При этом пики на кривой БЭПов и кривой физиологического состояния могут смещаться относительно друг друга.

Анализируя многие опытные данные, мы пришли к выводу, что сезонная динамика БЭПов является эндогенным ритмом более стабильным и относительно независимым от колебания внешних средовых факторов, по сравнению с динамикой морфофизиологических показателей.

В организации сложных систем следует различать регуляторные и исполнительные подсистемы и средовые условия, в пределах изменения которых, осуществляется функционирование организмов. Академик И.И. Шмальгаузен (40, 43) поясняет, что существование организмов возможно в границах

Электронная библиотека АГУНГ elib.aupu.ru

определенных экологических условий. В пределах этой зоны, лежащей в диапазоне унаследованной нормы реакции на меняющиеся условия, устойчивость и продуктивность растений поддерживается благодаря внутренним регуляторным системам, компенсирующим внешние возмущения.

Очевидно, что регуляторные механизмы должны четко поддерживать функционирование систем организма и при этом сохранять стабильность при воздействии внешних факторов. Напротив, исполнительные функции могут осуществляться по всему диапазону колебания внешних факторов, в соответствии с унаследованной нормой реакции растений. Такая организация системы обеспечивает слаженное функционирование всех частей организма и расширяет адаптационные возможности растений.

Существует мнение, что БЭПы выступают в роли регуляторов и координаторов процессов, протекающих в организме (46). На основании анализа литературных источников и результатов собственных исследований, мы предполагаем, что БЭПы выполняют роль механизмов синхронизации внутренних эндогенных ритмов с экзогенными ритмами геофизических факторов среды, главными из которых являются термо- и фотопериоды. В этом отношении, электрогенез, как основное звено метаболизма, выполняет регуляторную функцию, организующую слаженное функционирование всех систем организма в заданном диапазоне относительно колебания средовых факторов.

Таким образом, на основании наших экспериментов установлено, что сезонная динамика БЭПов является эндогенным ритмом присущим сортам и формам растений. Динамика этого ритма стабильна в диапазоне унаследованной нормы реакции на колебания средовых факторов. Предполагаем, что БЭПы выполняют функции регуляции ритмики растений.

Сезонная ритмика морфофизиологических показателей более лабильна и подвержена изменению по всему диапазону колебания средовых факторов, в соответствии с нормой реакции растительного организма.

Четкое согласование функционирования регуляторных и исполнительных механизмов поддерживает жизнедеятельность растения в границах наследственно детерминированной нормы реакции на факторы внешней среды.

На основании проведенных исследований рекомендуем метод макроэлектродной регистрации биоэлектрических потенциалов в качестве средства контроля прохождения растениями сезонного цикла подготовительного к закаливанию процесса. Данный метод позволяет оценить возможности сортов

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

и форм растений в качестве доноров необходимых признаков в селекции, а также будет полезен при отборе растений для интродукции в различные климатические зоны.

Полевые наблюдения показывают, что сильные подмерзания древесных растений часто отмечаются и в сравнительно мягкие зимы, в следствие неблагоприятных температурных условий в период закаливания. Виды и сорта растений различаются требованиями к температурному режиму закаливания (69, 70). Способность к закаливанию у одного и того же сорта меняется в течение осенне-зимнего периода и может быть разной в годы с неодинаковыми погодными условиями в период вегетации.

Исходя из приведенных данных при определении потенциальной морозоустойчивости сортов, необходимо корректировать температурные режимы закаливания в соответствии с физиологическим состоянием растений. В существующих методиках, однако, это условие на выполняется, а для закаливания используют фиксированные температуры, например, +2 -5 и -10°C последовательно. В связи с этим адаптивные возможности сортов растений выявляются недостаточно полно. Простым перебором практически невозможно выбрать наиболее оптимальные для закаливания температуры. Поэтому при применении данного способа невозможно достаточно точно разделить сорта по морозоустойчивости.

11.2.4. Метод дефференциального термографического анализа.

В лаборатории физиологии растений НИИСС им. М.А. Лисавенко разработана методика выбора оптимальных температурных режимов закаливания по положению экзотерм на кривых дифференциального термического анализа (ДТА) (67). При испытании большого числа объектов необходимые для закаливания температуры выбирают используя эталонные сорта с высоким уровнем морозоустойчивости в течение ряда лет в данной климатической зоне. Закаливание испытуемых образцов проводят при температурах, соответствующих положению максимумов экзотерм у сортов – эталонов. У растений используют для испытания ткани и органы, которые представляют наибольший интерес у данного вида, например, почки. Применение указанного способа закаливания позволяет более точно разделить сорта по уровню морозоустойчивости, чем закаливание на стандартном режиме.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

При оценке реакции растений на оттепели с помощью существующих методик, искусственное промораживание необходимо проводить при нескольких тестирующих температурах. Выбор тестирующих температур осложняется тем, что при этом приходится учитывать ряд факторов:

Наследственные особенности тестируемого образца;

1) Уровень морозоустойчивости в закаленном состоянии перед оттепелью;

2) Температуру и продолжительность оттепели;

3) Сезон года, так как известно, что реакция растения на оттепели возрастает в конце зимы, по мере прохождения периода покоя.

В связи с этим возникает потребность в большом количестве опытного материала. В некоторых случаях, когда объекты представлены в единичных экземплярах, становится практически невозможным использование этого метода.

Методика искусственного промораживания позволяет оценить до какого уровня понизится морозоустойчивость после действия оттепели. Однако, сорта даже с одинаковым уровнем морозоустойчивости, после стандартной оттепели, могут различаться скоростью реагирования на потепление. До одного и того же уровня одни сорта могут потерять морозоустойчивость за несколько часов, а другие – за несколько суток. Вследствие больших затрат испытуемого материала, трудоемкости и длительности испытания, осуществить контроль за реагированием растений на оттепели с помощью существующих методик прямого промораживания, как правило, невозможно.

В лаборатории физиологии разработаны способы применения ДТА для определения скорости реакции растений на оттепели и оценки способности растений к повторной закалке после действия оттепели (68).

Оба способа (метод выбора оптимальных режимов закаливания и оценки реакции растений на оттепели) с применением ДТА защищены авторскими свидетельствами ГК СССР по делам изобретений и открытий.

Сотрудниками лаборатории физиологии растений разработана система физиологических методов оценки зимо – и морозостойкости растений, которая представлена в качестве методических рекомендаций (32). В разработанной системе физиологических методов основным выбран метод моделирования повреждающих факторов зимы в климатических камерах (метод искусственного промораживания), и некоторые биофизические методы – метод электрического импеданса, метод макроэлектродной регистрации биоэлек-

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

трических потенциалов (БЭП), метод дифференциального термического анализа (ДТА).

Применение системы физиологических методов позволяет осуществлять контроль за ходом формирования морозоустойчивого состояния (электрофизиологические методы - импеданс, БЭП), выявлять особенности реагирования растений на действие температуры (ДТА) и оценивать уровни устойчивости растений после стрессового воздействия (метод искусственного промораживания).

В методических рекомендациях описаны основные принципы и особенности применения физиологических методов диагностики зимо – и морозоустойчивости на разных этапах селекционного процесса.

12. Одомашнивание дикорастущей облепихи и проблемы создания насаждений устойчивых к биотическим и абиотическим факторам среды.

В процессе одомашнивания облепихи и введения ее в культуру, растения попадают в совершенно другие экологические условия, отличные от тех, к которым проходил многовековой эволюционный отбор.

Облепиха узкоспециализированный вид со специфическим морфологическим строением, позволяющим распространяться и обитать в особых экологических условиях. На основании исследования диких зарослей облепихи невозможно сделать заключение об экологической пластичности вида, ибо облепиха, по причине слабой конкурентной способности, в процессе распространения и освоения пространства, не попадает на участки с плодородной почвой, занятой другими видами растений.

В экологии существует понятие экологического и фитоценотического оптимумов. Экологический оптимум вида является таким сочетанием экологических факторов, которые обеспечивают нормальный ход всех физиологических процессов, позволяют растениям иметь максимальную биологическую продуктивность. Закон оптимума определяет спектр условий каждого фактора, при которых возможно существование вида.

Экологический оптимум разделяется на аутоэкологический, который соответствует условиям полного отсутствия конкурирующих видов и фитоценотический, состоящий из условий реальных фитоценозов, с наличием конкурирующих видов.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

Различают виды с широкой экологической пластичностью, способные заселять различные местообитания или местообитания с очень изменчивыми условиями (эвритопные виды). Вид, способный выносить лишь ограниченные вариации экологических факторов, называют стенотопным.

Облепиха первой занимает новые места обитания, господствует в крайних условиях среды, до тех пор, пока условия среды не выходят за пределы фитоценотического оптимума. Вслед за этим, происходит угнетение растений вида и вытеснение облепихи из фитоценоза. Спектр экологической пластичности вида облепиха крушиновидная можно определить только в условиях варьирования экологических факторов в широком диапазоне, при отсутствии конкурирующих видов. Такие сведения необходимы для широкого внедрения облепихи в культуру.

Целью наших исследований в 1977-1985 гг. было определение величины экологической пластичности облепихи, выделение основных факторов, лимитирующих устойчивость растений, выяснение причины снижения зимостойкости и устойчивости к патогенам.

В экспедиционных обследованиях определяли состояние насаждений алтайских сортов облепихи на территории Сибири и европейской части страны (17). Ценопопуляции облепихи изучали в местах ее естественного распространения на Алтае и в Тыве.

Связь между условиями среды обитания и устойчивости к болезням и низким температурам изучали в естественных фитоценозах и на плантациях облепихи. Определение экологического и фитоценотического оптимумов проводили в лабораторно-полевых исследованиях растений, обитающих на землях Бийского лесхоза и в саду совхоза «Сибирский».

Характерная особенность природно-климатических условий места обитания облепихи в этой зоне. Территория является поймой реки Катунь. На этой площади 3200 га занимают естественные заросли облепихи, а на площади 500 га расположен сад алтайских сортов облепихи в совхозе «Сибирский».

Почвы на территории аллювиальные, с различными фракциями ила, песка и гальки.

Характерно, что посаженные в саду совхоза сорта Новость Алтая, Дар Катуни, Золотой початок, были выделены в 1950 г. Ж.И. Гатиным от посева семян, собранных в пойме Катуни.

В зависимости от растояния до реки и в соответствии с микрорельефом поверхности, наблюдается большая пестрота участков, относительно механического состава почвы, условия водообеспечения и аэрируемости.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

Пробные площадки размером 10 х 10 м в пределах фитоценозов и участков сада закладывали рендомизированно и не только в тех местах, где встречались растения, но и там, где они отсутствовали. Проводили обследование облепихи и на плантациях в ОПХ «Барнаульское». Характеристика физических и агрохимических свойств почвы под облепихой представлена в (табл. 19).

Таблица 19

Характеристика физических и агрохимических свойств почвы под облепихой в культуре и естественных зарослях.

Слой почвы, см	Физическая глина	Гумус по Тюрину, %	Азот по Грендваль –Ляжу, %	Фосфор, мг/кг	Калий обменный по Масловой, мг на 100 г почвы	РН водной вытяжки
ОПХ «Барнаульское». Чернозем выщелоченный суглинистый						
0 - 20	36,9	5,9	0,4	1,8	25,0	6,0
20 - 40	37,6	3,5	0,22	1,0	19,5	6,4
40 - 60	38,1	2,0	-	-	14,7	6.8
Совхоз «Сибирский» . Луговые черноземные наносные легкосуглтнистые						
0 - 20	27,8	3,6	0	2,9	следы	6,6
20 - 40	26,1	0	0	71,0	следы	6,7
40 - 60	17,2	0	0	71,2	следы	6,8
Совхоз «Сибирский». Луговые черноземные наносные супесчаные.						
0 - 20	17,1	1,8	0	1,6	следы	6,8
20 - 40	16,2	0	0,2	5,7	следы	6,9
40 - 60	15,1	0	0	40,0	следы	7,0
Естественные заросли. Луговые черноземные наносные песчаные						
0 -20	4,4	отсутствует	следы	0,7	следы	7,4
20 -40	Песок, связанный с илом	отсутствует	следы	-	следы	7,3
40 - 60	Песок, связанный с илом	отсутствует	следы	-	следы	7,1

Проводили полное геоботаническое описание экотипов, определяли степень морозных повреждений и поражения болезнями, изучали экологические условия, включая агрохимические и микробиологические анализы почвенных образцов. На разных участках микрорельефа делали почвенные разрезы глубиной 1-1,5 м. С каждого профиля брали образцы для лабораторных агрохимических исследований, определяли тип почвы, глубину залегания грунтовых вод, степень влажности в корнеобитаемых слоях оценивали в баллах:

Электронная библиотека АКУБ, elib.altu.ru

1 балл – сухая почва; 2 балла – влажноватая; 3 балла – влажная; 4балла - сырая почва; 5 баллов – мокрая.

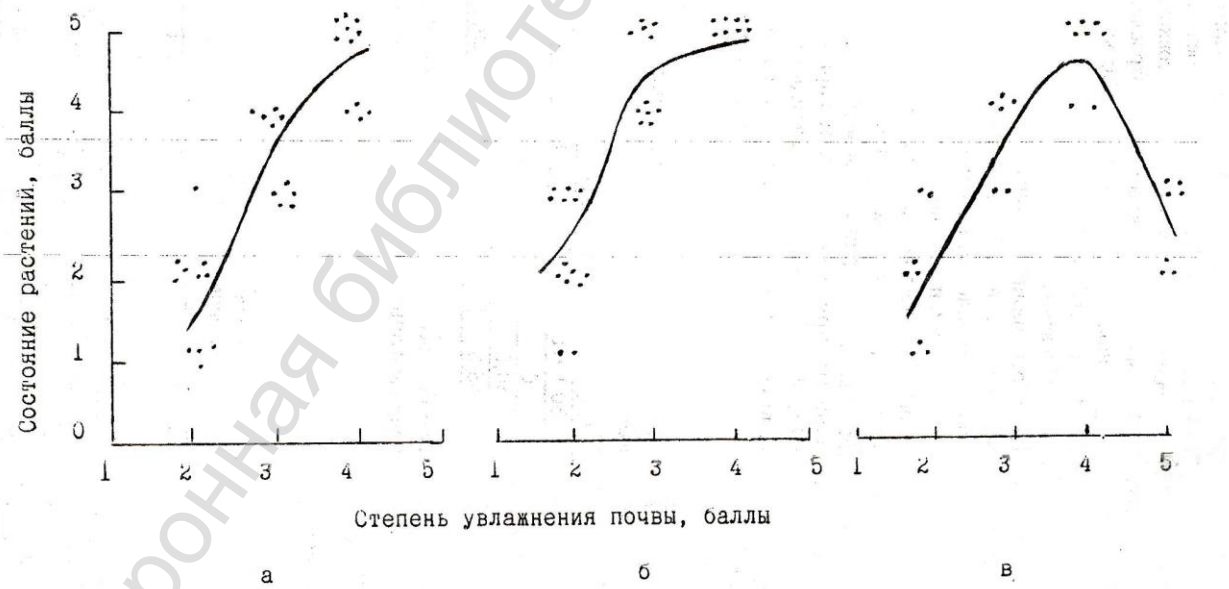
Индикатором состояния почвы являлся также растительный покров, характерный для определенного типа почв.

Степень повреждения растений болезнями и морозом оценивали по 5-тибальной шкале, где 0 баллов – повреждений нет, а 6 баллов – полная гибель. Оценку общего состояния куртин и отдельных растений проводили по 5-ти бальной шкале.

Полученные данные располагали в системе экологических рядов, за оси которых принимали важнейшие экологические факторы среды и состояние растений. На выделенных по почвенным характеристикам участках территорий с взрослых (восьмилетних) растений заготавливали одно- двухлетние ветви для проморажиания в климокамерах.

Градиентный анализ выявил, что основным фактором, лимитирующим устойчивость насаждений, является неблагоприятный водно-воздушный режим корнеобитаемой среды. Условия влажности воздуха также имели значение и могут усугублять действие неблагоприятных почвенных факторов (рис. 6)

Рисунок 6



Зависимость морфо-физиологического состояния растений от степени увлажнения почвы

а - естественные заросли в горах Алтая; б - естественные заросли в низовьях р. Катуни; в - насаждения в совхозе "Сибирский"

Электронная библиотека АГУНБ, elib.alib.ru

В поймах равнинных рек график зависимости состояния растений облепихи от водного режима имеет форму S – образной – хорошее состояние растений наблюдается на участках с увлажнением 3 и 4 балла. В поймах горных рек связь состояния растений с почвенным горным режимом становится почти линейной, что объясняется усиленной транспирацией растений в сухом горном воздухе. В условиях сада, при разряженном расположении деревьев наблюдали такую же зависимость состояния растений от содержания воды в почве, как и в горах.

Исследованиями выявлено, что в естественных условиях с увлажнением в 1 балл, облепихи не встречается. Из древесных пород здесь росли береза (Betula pendula Roth.), лиственница (Larix sibirica Ledeb.), карагана (Caragana arborescens Lamb.). Не растет облепиха и на избыточно влажных (5 баллов) почвах, даже в случае, если почвы легкие и отсутствует длительный застой воды. На таких участках росли береза (Betula microhyella Bunge.), различные виды ивы.

На участках сухих, а также избыточно влажных, с нарушением водо- и аэрообмена в зоне корней, куртины были разреженные, возобновление куртин корневыми отпрысками плохое, растения имели угнетенный вид, приросты ветвей слабые. Отмечены значительные морозные повреждения, особенно многолетних развилок и ствола, наблюдается усыхание крупных скелетных ветвей и отдельных растений.

На легких, хорошо аэрируемых и достаточно увлажненных почвах, куртины отличались здоровым видом, густым разновозрастным подростом, растения мощные, с большим ежегодным приростом, зимние повреждения не значительны или отсутствуют, признаков повреждения патогенными микроорганизмами не наблюдалось.

Из сравнения состояния растений, обитающих в условиях фитоценоза и в условиях сада, на почвах сходных по механическому составу, влагообеспеченности, делается следующий вывод. Мозаичность в расселении и состоянии растений, наблюдаемая в естественных фитоценозах, проявляется и в саду. Те участки сада на которых облепиха погибает, сходны по условиям влагообеспеченности и аэрируемости почвы с теми участками в пределах ее естественного ареала, на которых облепиха не поселяется (табл.20).

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

Таблица 20

Состояние растений облепихи при разной степени увлажнения корнеобитаемого слоя почвы, 1983 г.

Состояние растений, прирост вегетативных органов у 5-9 летних деревьев	Степень увлажнения почвы при отсутствии застоя воды, балл				
	1	2	3	4	5
Естественные заросли в низовье р. Катунь					
Высота деревьев, см.	-	166,7	221,7	237,1	-
Длина ветвей текущего года, см.	-	11,8	16,3	28,3	-
Длина ветвей прошлого года, см.	-	24,3	33,5	59,5	-
Диаметр штамба, мм.	-	22,7	29,0	30,9	-
Морозные повреждения коры и флоэмы, балл	-	2,2	1,3	1,1	-
Морозные повреждения ксилемы, балл	-	4,3	3,5	1,2	
Состояние растений, балл	не растет	2-3	4-5	5	не растет
Совхоз «Сибирский», сорт Новость Алтая					
Высота деревьев, см.	-	226,5	287,5	310,0	278,0
Длина ветвей текущего года, см.	-	12,3	19,6	22,4	21,2
Длина ветвей прошлого года, см.	-	18,6	35,4	38,0	32,3
Диаметр штамба, мм	-	43,2	44,3	50,4	42,9
Морозные повреждения коры и флоэмы, балл	-	3,7	3,0	1,2	3,0
Морозные повреждения ксилемы, балл	-	4,7	4,0	1,7	4,0
Состояние растений, балл	-	2-3	3,5	4,5	3,0
Количество выпавших растений на микроучастках, %	до 100	до 70	0	0	до 60

При сходных экологических условиях растения в фитоценозах и в саду не различаются по зимостойкости и устойчивости к фитопатогенам.

Облепихи – растение азотфиксатор. Такие особенности позволяют ей обитать и на бедных почвах, при условии хорошей аэрируемости и водообеспеченности корневой системы. Наблюдения показали, что при изменении русла реки на островах и участках прибрежной зоны, освободившихся от воды, первыми заселяются облепиха и ивы. Проточная вода обеспечивает хорошую аэрируемость корневой системы и снабжает необходимыми для жизнедеятельности минералами, а азот растения фиксируют из атмосферы. На 2-3 году появляются на участке травянистые растения, происходит формирование фитоценоза, изменяются экологические условия, происходит задернение почвы и ухудшается аэрируемость корнеобитаемой зоны. С появлением в фитоценозе древесных растений происходит затенение растений. В целом ухуд-

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

шаются условия обитания растений облепихи. Прекращается возобновление куртин корневыми отпрысками. В стареющих постклимаксовых фитоценозах усиливаются морозные повреждения, особенно характерные для нижних многолетних частей растения, появляются признаки заболевания и усыхание частей растения и его гибель

Исследования показали, что при оптимальном водном и воздушном режиме почвы устойчивость растений к болезням и морозоустойчивость может оставаться высокой как на плодородных черноземах, так и на бедных питательными веществами супесчаных почвах. Вместе с тем, в саду облепиха потенциально более уязвима и при ухудшении условий среды обитания, ее состояние ухудшается в значительно большей степени, чем в естественных облепишниках. Почвы сада, как правило, более плодородны, чем почвы естественных зарослей облепихи. Это связано с тем, что облепиха не селится на плодородных почвах, т.к. они заняты другими более конкурентно способными породами, с другим типом морфофизиологии.

В саду, где нет конкурирующих видов, при разреженном размещении растений на плодородных почвах, в условиях орошения, облепиха способна проявить потенциальную продуктивность. На плодородных почвах сада растения отличаются более интенсивным ростом и высокой урожайностью, чем на бедных супесях. Но при этом значительно увеличиваются их требования к основным факторам жизнеобеспечения. В таких условиях, ухудшение кислородного и водного режима оказывает особенно заметное снижение устойчивости к таким факторам, как низкие температуры и поражение растений патогенной микрофлорой (71).

Проводили сравнительное изучение устойчивости облепихи, черной смородины, яблони в зависимости от условий водообеспечения и аэрируемости почвы в зоне корней в периоды вегетации и покоя (72).

Модель гипоксии в зоне корней создавали путем затопления растений водой. Влияние временного весеннего затопления изучали в 1980 и 1981 гг. в лабораторно-полевом опыте на лимане (опыт доктора с.х. наук С.Н. Хабарова).

Влияние условий гипоксии корней на морозоустойчивость в период закаливания проводили на однолетних растениях, выращенных в 3-х литровых сосудах. Контрольные растения (I вариант) находились на открытом воздухе при нормальном увлажнении. Опытные растений в сосудах погружали до

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

уровня корневой шейки в заполненные водой траншеи, дно и стенки которых были выложены полиэтиленовой пленкой. Растения II варианта затапливали в траншее с непроточной водой, покрытой на поверхности слоем подсолнечного масла, препятствующего растворению атмосферного кислорода в воде. В варианте III – траншея регулярно, 1 – 2 раза в день заменялась свежей водой.

Варианты опыта: I вариант – контроль, нормальное увлажнение;
II вариант – затопление в застойной воде;
III вариант – затопление в проточной воде.

В застойной воде растения затапливались в три срока:

1) перед появлением способности к закаливанию;
2) во время I фазы закаливания;
3) во время II фазы закаливания (в контролируемых условиях климокамеры).

В проточной воде (III вариант) растения затапливались до появления способности к закаливанию. Сроки затопления: II вариант 1-е затопление – 3 сентября; 2-е затопление – 21 сентября; 3-е затопление – 27 октября.

III вариант – затопление 3 сентября.

Окислительно-восстановительный потенциал в застойной воде был равен 128 мв, в проточной – 756 мв.

Окончание терминального роста у облепихи определяли путем замеров длины приростов и по появлению шипика, у яблони и черной смородины – по заложению верхушечной почки; окончание радиального роста – на поперечных микротомных срезах из среднего междоузлия побега, отмечая активность камбия и ширину камбиальной зоны под микроскопом МБИ – 3.

Морозоустойчивость определяли методом искусственого промораживания побегов, взятых из естественных условий, а также после закалки +2, -5, -10°С (по 7 дней) и после оттепели + 2°С (5 дней). Скорость снижения температуры в камере при промораживании надземных частей -5°С в час, при промораживании корней -1°С.

Показатели газообмена замеряли манометрическим методом на приборе Купермана – Хитрово при постоянной температуре +20°С.

Регистрацию биоэлектрических потенциалов производили путем макроэлектродного отведения с помощью неполяризующихся хлорсеребрянных электродов с использованием, в качестве усилителя, иономера типа ЭВ-74. Применяли 2 схемы отведения: 1-я с целых растений; 2-я - с отдельных кусочков, взятых из побега, корневой шейки и корня.

Изучение особенностей формирования морозоустойчивости у облепи

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

хи, черной смородины и яблони на участке с поверхностным временным весенним затоплением проводили в контрастные по количеству осадков годы. 1980 год был избыточно влажным, за май – июль выпало 242,1 мм осадков. Избыточное увлажнение на затопляемом с весны участке сохранялось и летом – в середине июня доступной влаги в 0 – 100 см почвы в этом варианте было 160 мм, в контрольном варианте (суходольном) 132 мм (данные С.Н Хабарова).

В 1981 засушливом году с мая по июль выпало всего лишь 100,6 мм осадков. В этом году затопляемые участки оказались в более благоприятных условиях водного режима, чем контрольные. В середине июня содержание доступной влаги в слое почвы 0 – 100 см в опытном варианте составило 111 мм, в контрольном – 75,7 мм.

Почвы на участке представляют собой чернозем выщелоченный среднесуглинистый. Водно-физические свойства удовлетворительные – в слое 0 – 60 см коэффициент структурированности 1,61 – 2,04, водопрочных частиц более 1 мм содержится 4,5 – 10,9 %.

Динамика формирования морозоустойчивости и максимальная морозоустойчивость в середине зимы зависели от сроков окончания ростовой активности в конце лета.

В засушливом 1981 году у облепихи и черной смородины рост закончился раньше на контрольном суходольном участке. У яблони различий между контрольным и опытным вариантами в сроках ухода в покой на было.

В избыточно влажном 1980 году все культуры раньше закончили рост на переувлажненном участке.

Формирование морозоустойчивости у изученных культур проходило по-разному. Облепиха по всем компонентам зимостойкости была более устойчива в тех вариантах, где раньше закончился рост – в 1980 году на избыточно влажном опытном участке, в 1981 году на контрольном суходольном участке.

Из этого опыта делаем вывод, что у облепихи в условиях хорошей дренированности почвы и отсутствия застоя воды, высокая морозоустойчивость может формироваться и при избыточном увлажнении. У черной смородины и яблони лишь на начальных этапах закаливания, уровень морозоустойчивости зависел от сроков окончания ростовой активности. В середине зимы у этих культур наиболее высокой морозоустойчивостью отличались растения тех вариантов, где в весенне-летний период поддерживался оптимальный режим влаги в почве. Так, в 1981 г на затопляемом участке, в ответ на переувлажне-

Электронная библиотека АКУБ, elib.altlib.ru

ние, у них раньше закончился рост и быстрее формировалась морозоустойчивость, чем в контроле. Но, после закаливания зимой, более высокую устойчивость имели растения контрольного варианта, где увлажнение приближалось к оптимальному. В засушливом 1981 г у черной смородины и яблони морозоустойчивость тканей и органов была более высокой у растений затопляемого участка.

Как выявлено в экспериментах, затопление осенью в период формирования морозоустойчивости оказывает непосредственное влияние на ход закалки растений, при этом воздействие, оказываемое застойной и проточной водой, различно. На затопление непроточной водой наиболее сильно отреагировала облепиха. У облепихи значительное снижение морозостойкости происходило на всех этапах формирования морозоустойчивости – при подготовительном к закаливанию процессе, при первой и второй фазе закаливания.

У черной смородины на этапах формирования морозостойкости реакция на затопление водой была менее выражена по сравнению с облепихой. У яблони, в отличие от облепихи и черной смородины, опытные варианты заметно отличались от контроля по уровню морозоустойчивости только при ранних сроках затопления.

При затоплении корней проточной водой закаливание надземных органов облепихи проходило успешнее, чем у черной смородины и яблони, морозоустойчивость надземных частей опытного варианта растений облепихи, была не ниже контроля.

Морозоустойчивость корней облепихи во все сроки затопления у всех опытных вариантов была наиболее низкой (табл.21).

Проводили изучение особенностей дыхательного и энергетического обмена растений облепихи, черной смородины и яблони в условиях гипоксии и в процессе формирования морозостойкого состояния.

У облепихи в нормальных условиях аэрации и увлажнения в период окончания роста, выявлена наиболее высокая дыхательная способность в побегах, которая составляла приблизительно 700 мкл O^2/г сухой массы в час, у черной смородины и яблони соответственно 400 и 300 мкл. При большой интенсивности дыхания растения будут испытывать наибольшее угнетение в условиях недостатка кислорода (73).

Затопление застойной водой корней растений вызвало резкие изменения в характере газообмена. Изменение дыхательной способности в надземных частях и в корнях у всех культур шло в противофазе – значительное подавление дыхательной способности корней сопровождалось усилением дыха

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

ния побегов. Очевидно, повышение интенсивности дыхания в надземных частях поддерживало энергетический баланс целого растения на определенном уровне и способствовало ускорению приспособительных изменений в корнях.

Таблица 21

Степень повреждения (в баллах) тканей побегов и корней после затопления. 1981 г.

Вариант	Побеги				Корни			
	кора	флоэма	камбий	ксилема	кора	флоэма	камбий	ксилема
Облепиха								
I вариант (контроль)	1,2	2,2	2,1	3,3	0,9	1,1	1,6	1,6
II вариант 1-е затопление	2,4	4,4	4,7	4,6	5,0	5,0	5,0	5,0
2-е затопление	3,6	4,4	4,3	5,0	5,0	5,0	5,0	5,0
3-е затоплени	2,2	3,5	3,4	4,2	5,0	5,0	5,0	5,0
III вариант	0,8	2,0	2,0	1,9	5,0	5,0	5,0	5,0
Черная смородина								
I вариант (контроль)	2,0	2,0	2,3	2,1	1,7	1,9	1,7	1,7
II вариант 1-е затопление	2,8	3,1	3,8	2,8	4,2	3,8	3,8	2,7
2-е затопление	2,9	2,9	3,6	2,8	4,6	4,0	4,2	0,9
3-е затопление	2,1	2,9	3,4	3,0	4,7	4,0	4,3	3,3
III вариант	2,8	2,8	2,9	2,7	3,8	2,4	2,3	0,8
Яблоня								
I вариант (контроль)	2,9	2,9	3,1	5,0	4,3	3,1	3,7	1,0
II вариант 1-е затопление	4,3	4,5	4,8	5,0	4,5	2,4	1,5	2,1
2-е затопление	4,5	4,4	4,6	5,0	4,5	1,6	2,8	2,6
3-е затопление	2,8	3,3	4,1	5,0	3,9	2,0	4,4	1,2
III вариант	3,3	3,1	3,1	5,0	4,1	1,4	3,3	1,2

Примечание. II вариант (затопление застойной водой):

1-е затопление (3 IX – 27 XI) – условия гипоксии во время подготовки к закаливанию, при I и II фазах закаливания;

2-е затопление (21 IX – 27 XI) – условия гипоксии при I и II фазах закаливания;

3-е затопление (27 X – 27 XI) – условия гипоксии при II фазе закаливания;

III вариант (затопление проточной водой) – 3 IX – 27 XI.

Промораживание побегов при температуре - 58°С, корней при -25°С 5 XII после дополнительного закаливания при -5°С и -10°С в холодильной камере.

Электронная библиотека АКУ ПР elib.altlib.ru

Подъем дыхания побегов сменялся спадом, который был особенно глубоким при первых сроках затопления. У облепихи такой спад в конце 1-го и 2-го затоплений был наиболее сильным – интенсивность дыхания побегов опускалась ниже контрольного уровня. Дыхательная способность корней облепихи при затоплении была подавлена сильнее, чем у других культур, и составляла в среднем 74 % от контроля (у черной смородины и яблони соответственно 82,3 % и 82 %). При этом усиление интенсивности дыхания побегов у облепихи в среднем приблизительно такое же, как у других изучаемых культур: 122%, 121%, 125% соответственно у растений облепихи, черной смородины, яблони.

Для оценки характера энергетического обмена важно знать степень сопряжения окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. Степень сопряжения дыхания и фосфорилирования указывает на энергетическую эффективность окислительных процессов в организме и может свидетельствовать о состоянии и направленности энергообмена в связи с уровнем гипоксии и температурным режимом при закаливании растений.

Опыт с действием разобщителя дыхания и фосфорилирования 2,4 динитрофенола (2,4 – ДНФ) на растения облепихи и яблони выявил, что у обеих культур дыхание было энергетически эффективным и в контроле и в опытном варианте. При этом более высокая энергетическая эффективность дыхания в целом отмечалась у затопленных растений, что говорит о дополнительной генерации энергии ими на поддержание жизнедеятельности, как в нормальных условиях аэрации, так и при затоплении. Энергетическая эффективность дыхания была ниже у облепихи, чем у яблони и в корнях, и в побегах. Этот факт, а также отмеченные особенности дыхания побегов облепихи свидетельствуют о меньшей роли последних в энергоснабжении корней при недостатке кислорода у облепихи по сравнению с яблоней.

Метод макроэлектродной регистрации биопотенциалов (БЭПов) позволяет интегрально оценить энергетическое состояние растений в ответ на действие средовых факторов (74). Нашими опытами установлено, что динамика БЭПов напоминает характер перестройки дыхательного газообмена в ответ на затопление растений и, по-видимому, связаны с аналогичной адаптационной перестройки энергообмена в неблагоприятных условиях кислородного режима в разные периоды формирования морозоустойчивости.

Перестройки в дыхательном газообмене у растений облепихи и яблони при затоплении проточной водой отличались от описанных изменений в не

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

проточной воде. У этих культур при затоплении проточной водой интенсивность дыхания была подавлена как в корнях, так и в надземных частях. Снижение общего уровня обменных процессов является одним из способов приспособления к гипоксии и свидетельствует о сравнительно небольшом воздействии стрессового фактора на состояние растений (74).

У черной смородины после затопления проточной водой характер перестройки газообмена был таким же, как и при затоплении застой ной водой, хотя степень повышения интенсивности дыхания побегов была выражена слабее. Полученные данные свидетельствуют о большой приспособленности облепихи и яблони к затоплению проточной водой по сравнению с черной смородиной.

Таким образом, результаты по изучению дыхательного и энергетического обмена у растений в условиях разной степени гипоксии при формировании морозоустойчивости, позволяет в определенной степени объяснить отмеченное снижение морозоустойчивости и проследить ход приспособительных изменений при действии гипоксии. Усиленная трата энергетического субстрата на адаптацию к недостатку кислорода при затоплении корней не позволила растениям в полной мере обеспечить энергоемкие начальные этапы формирования морозоустойчивости. У растений облепихи при их большой потребности в кислородном питании и сравнительно небольшой роли надземных частей в энергоснабжении корней, процесс закаливания в условиях резкого дефицита кислорода при затоплении застойной водой проходил менее успешно, чем у других культур. Высокую адаптированность к таким условиям проявила яблоня. Вместе с тем, при затоплении проточной водой облепиха не снижала морозоустойчивость, обнаруживая, в отличие от черной смородины, хорошую приспособленность к этим условиям. Весеннее затопление на хорошо дренированных почвах также не оказало неблагоприятного влияния на ход закалки у этой культуры.

В природе разная степень гипоксии создается не только при затоплении, но и при высоком уровне грунтовых вод, в результате уплотнения почвы и наличия в ней анаэробных зон.

Нарушение газового режима почвы часто происходит в осенний и зимний периоды, причиной чего являются дожди, зимние оттепели, образование на поверхности почвы ледяной корки.

Полученные нами данные расширяют представление об адаптивных возможностях изученных культур и закономерностях их поведения в неблагоприятных условиях воздушного режима почвы, а также могут использо-

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

ваться при решении вопроса о выборе участка под сад и разработки агротехники растений.

12.1.Результаты изучения адаптационного потенциала облепихи, причины снижения зимостойкости и устойчивости к патогенной микрофлоре.

Для облепихи обилие света, постоянный приток аэрируемой воды, отсутствие конкурентов из среды древесных пород – необходимый оптимум для обитания растений. Эдафические условия во всех местах обитания дикорастущей облепихи сходные. Заросли облепихи приурочены к водным артериям, растут на местах с благоприятным водно-воздушным режимом почвы, с постоянным притоком проточной воды.

Фитоценетический и экологический оптимумы облепихи резко не совпадают. Вследствие слабой конкурентной способности растений, облепиха в естественных условиях произрастания, обычно, не встречается на плодородных почвах.

Основными экологическими факторами, лимитирующими устойчивость растений в фитоценозах, является неблагоприятный водно-воздушный режим корнеобитаемой среды. По мере развития облепиховых фитоценозов и изменения среды обитания происходит ухудшение состояния растений. В стареющих постклимаксовых фитоценозах прекращается возобновление куртин за счет корневых отпрысков, происходит естественное усыхание отдельных ветвей, усиление морозных повреждений, заселение тканей патогенной микрофлорой и, как следствие, гибель растений.

Условия сада, как правило, резко отличаются от условий места естественного обитания облепихи. Вместе с тем, как показали исследования, при оптимальном водно-воздушном режиме и на плодородных почвах сада, облепиха отличается хорошей зимостойкостью и устойчивостью к болезням. При этом, урожайность растений в саду выше, чем в естественных облепишниках.

Следует особо отметить, что согласно нашим исследованиям, в саду облепиха более уязвима и при ухудшении условий среды обитания резко возрастает поражение растений морозом и болезнями.

Проводили исследования морозоустойчивости облепихи, черной смородины и яблони при моделировании гипоксии в зоне корней в периоды вегетации и покоя. Установлено, что в весенний период у облепихи при хорошей

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

дренированности почвы и отсутствия длительного застоя воды, высокая морозоустойчивость может развиваться и при избыточном увлажнении. Черная смородина и яблоня, в отличие от облепихи, максимальной морозоустойчивости достигали только при оптимальном увлажнении почвы.

Анаэробные условия в почве в период формирования морозоустойчивости оказывают непосредственное влияние на ход закалки растений. Реакция облепихи, черной смородины и яблони на воздействие застойной и проточной водой была неодинаковой.

При затоплении застойной водой (окислительно-восстановительный потенциал 128 мв) у облепихи по сравнению с другими культурами. Отмечены наиболее значительные сдвиги в дыхательном и энергетическом метаболизме – более низкая энергетическая эффективность дыхания; сильное подавление дыхательной способности корней (74%, 88,3%и 82% от уровня контроля, соответственно у облепихи, черной смородины и яблони). При этом возрастание интенсивности дыхания побегов в ответ на затопление у культур было одинаковым – соответственно 122%, 121%, 125%.

В опыте с затоплением проточной водой (ОВП воды 756 мв) хорошую приспособляемость показала облепиха, а наименее адаптированной оказалась черная смородина.

Испытание морозоустойчивости с помощью метода искусственного промораживания показало, что процесс закаливания растений облепихи в условиях недостатка кислорода в застойной воде проходит менее успешно, чем у других культур. При затоплении проточной водой облепиха показывает высокую приспособляемость и не отличается морозоустойчивостью от контоля.

Сравнительное изучение морозоустойчивости тканей и органов облепихи и яблони показали, что у обеих культур самым слабым звеном является низкая морозоустойчивость основания ствола и развилок многолетних сучьев. При этом характер развития морозных повреждений у культур заметно различается. У облепихи, в отличие от яблони, локальные морозные повреждения поверхностных тканей, в условиях повышенной влажности под снегом, быстро разрастаются крупный очаг гибели глубоколежащих тканей. Такой тип повреждения тканей и органов облепихи имеет место в диких зарослях и в саду, в различных географических районах в зонах умеренного и континентального климатов. Неблагоприятные условия влагообеспеченности и воздухообмена в прикорневой зоне усугубляют действие морозов на растения.

Электронная библиотека АГУНГ, elib.altu.ru

Наши полевые обследования облепишников и экспериментальные исследования показали, что неблагоприятные внешние условия являются первичным звеном, приводящим к ослаблению растений, морозным повреждениям и заселением их патогенной микрофлорой.

12.2.Болезни облепихи.

Первое упоминание о болезнях облепихи приводит в систематике грибов Qudemans (1923), где опубликовал список 46 видов фитопатогенных грибов.

В настоящее времяв облепиховых ценозах Сибири выявлено 325 видов грибов, относящихся к различным систематическим группам. Из них 208 видов являются патогенными (Жуков, 1979).

Микофлора облепиховых ценозов представлена, главным образом, несовершенными (47,4 %), базидиальными (28,0 %) и сумчатыми (24,4 %) грибами. Из сумчатых грибов наибольшее количество видов (33) относятся к порядку Sphaeriales. Из базидиальных – афилофоровые (35) видов. Несовершенные грибы представлены 153 видами, из них пикнидиальные составляют 95 видов, гифальные – 45, меланколиевые – 13 (Жуков, 1979).

Наиболее врендоносным заболеванием облепихи является усыхание растений, которое в отдельные годы приводит к гибели до 40 % растений.

На преждевременное усыхание древесных пород было обращено внимание давно. Оно было известно под несколькими названиями: внезапное усыхание (Die Back), камедетечение (Gummosis) или удар (Apoplexy). Однако, выяснение этиологии заболевания началось с 20 – 30-х годов 19 столетия, когда массовая гибель ряда ценных пород (дуб, каштан, ильмовые, плодовые) нанесла ощутимый экономический вред в ряде государств почти всех континентов. Было выделено три главных причины преждевременного усыхания растений: экологическое, патофизиологическое и паразитарное.

Сторонники экологического направления (Гербаневская, 1951, 1953; Патерило, 1954; Иванов, 1956, 1978; Тарасов 1964, Ершов, 1969, Васильченко, 1970, Мочалов, 1970, Трофимов, 1976) главной причиной усыхания считают неблагоприятное сочетание внешних условий, которые приводят к необратимым отклонениям в процессе жизнедеятельности растений.

Электронная библиотека АГУНБ elib.altlib.ru

Преждевременное усыхание имело место при недостатке влаги в почве и воздухе, при выращивании на тяжелых глинистых почвах с высоким содержанием извести, с недостатком элементов питания, при воздействии высоких температур и низкой влажности воздуха, при интенсивной инсоляции. При дефиците меди и бора у растений у растений возникало функциональное заболевание, которое являлось необратимым и вызывало гибель растений.

Сторонники патофизиологического направления (Горленко, 1950; Панфилова, 1956; Заворзин, 1958; Аблакатова, 1965; Кропис, 1965, 1976; Кузнецова, 1975; Кондрашов, 1981) считают, что грибы, вызывающие усыхание растений, поселяются вначале как сапрофиты на ослабленных или отмирающих ветвях растений, а затем распространяются по живым тканям, становятся паразитами и способствуют их гибели.

Большинство исследователей (Цакадзе, 1949, 1954, 1975; Холькина, 1953; Цедова, 1959; Хохряков, Новотельнова, Потлайчук, 1963; Ибрагимов, 1964; Гикашвили, 1964, 1968; Аблакатова, 1965; Злотина, 1967; Осмоловская, 1968; Кузнецова, 1975; Бабаев, 1975; Потлайчук, 1976; Кропис, Полевая, 1976; Tolbert, Howard, 1979; Grente,1979; Nagvi, Gupta, 1979; Shattoc, Aakow, 1980; Singh, Mirsa, 1980; Sinclair, Larsen, 1981; Ashworth, 1985; Kennedy, 1985) считают, что заболевание является инфекционным.

В РФ и в других странах был изучен видовой состав микрофлоры усыхающих растений и определены наиболее патогенные виды. Преждевременное усыхание растений, в частности, плодовых, вызывают следующие наиболее вредоносные заболевания (Кропис, 1964):

1. Цитоспорозное усыхание (грибы рода Cytospora);
2. Вертициллез или чернь сердцевины (Verticillium albo-atrum Reinke et Berthold);
3. Бактериальный рак (Pseudomonas syringae von Hall.);
4. Вирусная апоплексия, передающаяся прививкой;
5. Лептонекроз (функциональное заболевание в результате фосфорно-калийного голодания).

В.И. Потлайчук (1976), Trapero (1985) и др. считают природу усыхания растений комплексной. Гибель деревьев может быть вызвана воздействием разного рода неблагоприятных факторов в сочетании с поражением их фитопатогенными микроорганизмами (грибы, бактерии, вирусы). Выделяют следующие типы поражения:

1. Трахеомикозы (вертициллез, графиоз, цефалоспориоз);

Электронная библиотека АГУНГ, elib.aun.ru

2. Гнили корней и корневой шейки (полегание, южная склероциальная гниль, фитофтороз);

3. Некрозы коры (цитоспороз, поверхностный и язвенный некроз, антракноз, фомопсиз, корениоз);

4. Некрозы древесины (фиаллофороз);

5. Различные формы рака (обыкновенный и черный);

6. Стволовые гнили (млечный блеск и гнили вызываемые дереворазрушающими грибами).

Воротами инфекции всех типов заболеваний служат повреждения тканей коры, древесины.

Э.М. Дроздовский, И.А. Еременко (1983) указывают, что наиболее распространенной и вредоносной формой заболевания взрослых растений облепихи в условиях нечерноземной зоны, является поражение их грибом Verticillium dahlia Kleb. Одним из путей поражения является воздушный, через надземные органы растений.

Очевидно, что преждевременная гибель растений может быть вызвана рядом причин, включающих паразитарные и непаразитарные факторы. В отдельных случаях главной причиной гибели служат неблагоприятные условия внешней среды, вызывая определенные расстройства у растений. В этих случаях поражение фитопатогенными организмами следует рассматривать как вторичное явление.

12.2.1. Этиология усыхания растений облепихи.

Начало усыхания плодоносящих растений облепихи проявляется в том, что в июне – июле у больных деревьев листья желтеют, слегка складываясь вдоль центральной жилки, концы их загибались вверх. Опадение листьев начиналось с нижнего яруса кроны, постепенно переходя на верхнюю часть. Рост побегов приостанавливался, в итоге формировался слабый однолетний прирост с розеткой листьев на верхушке. Плоды рано окрашивались, теряли тургор, оставаясь на ветвях. Часть растений погибала полностью за один вегетационный период – скоротечная форма заболевания, другая часть усыхала постепенно отдельными скелетными ветвями в течение нескольких лет - хроническая форма. У пораженных растений на штамбе и скелетных ветвях на коре появлялись вначале мелкие, вздутые ярко оранжевые пятна, которые постепенно увеличивались в размерах и охватывали значительные участки. Под эпидермисом пораженного участка коры образовывалась рыхлая ярко зеленая

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

масса пробкового слоя, распространяющаяся вглубь до древесины. Осенью в местах поражения, кора растрескивалась, темнела, подсыхала и на коре формировались черные порошащие пятна.

При поперечных срезах древесины усыхающего растения, в раннем возрасте, обнаруживалось одно или несколько колец почерневших сосудов. В случае скоротечной гибели – темное кольцо обнаруживалось в слое молодой древесины. Ткани корневой шейки растений были рыхлыми, перенасыщенными влагой. Затруднялась транспирация воды от корней по сосудам до точек роста. Участки почерневшей древесины при продольных срезах были сплошными, иногда прерывистыми.

Корневая система усыхающих растений в первый год заболевания не отмирала. Чаще всего от пораженных растений образовывалась поросль. Отдельные корни имели различной величины участки побуревшей ткани не более 0,5 – 1,0 см величиной. Клубеньковые образования на корнях, вместо беловато-сероватого цвета, приобретали коричневый оттенок.

Особенно интенсивно усыхание облепихи развивалось после первого обильного плодоношения.

Обследование облепихи в естественных местах обитания и в культуре, а также анализ условий произрастания, позволили выявить распространенность усыхания растений.

Гибель облепихи на плантациях сада зависела от топографического расположения участка. Усыхание увеличивалось на участках расположенных на галечниках и в низинах, на участках без орошения и на крутых склонах. Более плодородные почвы, оптимальный водно-воздушный режим корнеобитаемого слоя почвы, во многом определяли более высокую урожайность растений в насаждениях, чем в естественных зарослях (табл.22).

Таблица 22

Урожайность облепихи в зависимости от условий и места произрастания. 1978-1983 гг.

Условия и место произрастания	Минимальная, т/га	Максимальная, т/га	Средняя, т/га	На дерево, кг
Естественные заросли	0,2	3,0	1,0	0,3
Совхоз «Сибирский»	1,0	3,0	2,0	4,0
ОПХ «Барнаульское»	8,0	12,0	10,0	13,0

Электронная библиотека АКУПБ, elib.altu.ru

Таблица 23

Вредоносность усыхания облепихи в зависимости от степени развития болезни. Сорт Дар Катуни. ОПХ «Барнаульское», 1982 г.

Развитие болезни, балл	Урожай плодов с дерева, кг	Вредоносность болезни, %
0	14,4 ± 0,9	0
1	11,4 ± 0,9	19,8
2	7,2 ± 0,5	50,0
3	4,5 ± 0,2	69,0
4	0,6 ± 0,2	96,6

Ткани различных органов усыхающей облепихи заселялись фитопатогенными грабами разных видов: Verticillium Nees., Fusarium Link., Aureobasidium Viola et Boyer., Alternaria Nees., Penicillium Link., Aspergillus Mishell., Cytospora Ehrenb et Pr., Mucor Mishell., Sclerotium Tode.

Наибольшее значение из выделенных видов имели грибы рода вертициллиум, фузариум, как наиболее патогенные.

Виды Verticillium dahlia Kleb., Verticillium nigrescens Pethyb., выделенный нами впервые, из тканей усыхающих растений в насаждениях облепихи в Алтайском крае, а также из образцов тканей корней и древесины, отобранных в Краснодарском крае.

12.2.2. Микрофлора ризосферы усыхающих растений облепихи.

В ходе исследования микофлоры в ризосфере усыхающих растений выделено 6 наиболее распространенных видов грибов, относящихся к различным систематическим группам. Родовой состав и численность их в слое почвы 0-20 см представлены в таблице 19. Среди почвенных грибов преобладали представители родов: Aspergillus Michel., Penicillium Link., Mucor Michel. Другие виды в ризосфере облепихи на Алтае встречались реже.

В питомниках ОПХ «Барнаульское» на серых лесных почвах, где постоянно вносятся органические удобрения, количество сапрфитногй микофлоры, бактерий, примерно, в 2 раза выше, чем в наносных лугово-черноземных супесчаных почвах совхоза «Сибирский».

Содержание патогенных грибов рода вертициллиум в почвах питомников и плодоносящих насаждений в хозяйствах Алтайского края, а также в почвах естественных зарослей колебалось о т 10 до 80 пропагул на 1 г почвы

Электронная библиотека АКУНБ elib.altlib.ru

(табл. 24). Наиболее зараженными оказались черноземы выщелоченные и серые лесные почвы ОПХ «Барнаульское», количество инфекционных единиц в 1 г почвы на инфекционном участке составляло 80, менее зараженными - супесчаные почвы совхоза «Сибирский» и песчаные в естественных зарослях облепихи, где их количество колебалось от 10 до 20 единиц.

Таким образом, заселенность ризосферы усыхающей облепихи патогенными грибами из родов вертициллиум и фузариум на разных участках и в разных условиях произрастания, изменяются от слабой до сильной степени (табл. 24, 25). Причины различий между участками связаны с плодородием почвы и инфекционной нагрузкой.

Таблица 24

Численность микроскопических грибов в ризосфере облепихи в слое почвы 0-20 см, тыс. на 1 г почвы (1982 г).

№ образца	Mukor	Penicillium	Aspergillus	Alternaria	Rhisopus	Fusarium	Бактерии
ОПХ «Барнаульское»							
1	1010	970	1070	130	200	470	5400
2	800	610	1720	100	140	210	3360
3	970	610	770	100	160	230	4640
4	1000	660	870	90	110	150	3300
5	1210	1070	760	140	120	280	2350
среднее	990	820	1030	110	140	300	3380
совзоз «Сибирский»							
1	310	870	270	30	180	10	1810
2	850	220	1000	110	40	0	2100
3	1120	130	570	50	0	0	21670
4	760	250	370	90	60	0	2480
5	530	290	500	90	240	30	1530
среднее	710	340	540	70	10	2	1900
естественные заросли							
1	160	150	40	70	0	60	10
2	50	210	80	60	30	90	210
3	0	200	0	20	0	0	100
4	10	150	180	0	10	20	180
5	10	130	40	10	0	0	160
среднее	40	140	70	30	8	30	130

Электронная библиотека АКУ ВПО elib.altiib.ru

Таблица 25

Количество инфекционных единиц вертициллиума в почве под облепихой. 1982 г.

Хозяйство, участок	Образец №	Кол-во пропагул	Кол-во инфекционных единиц в 1 г почвы
ОПХ «Барнаульское», плодоносящие насаждения. Инфекционный участок.20-40 см.	1	1	50
	2	2	100
	3	1	50
	4	1	50
	5	3	150
	среднее	1,6	80
ОПХ «Барнаульское», плодоносящие насаждения, 4,7 га. 20-40 см	1	1	50
	2	0	0
	3	1	50
	4	1	50
	5	1	50
	среднее	0,8	40
ОПХ «Барнаульское», питомник, 2 га. 20-40 см	1	0	0
	2	1	50
	3	1	50
	4	1	50
	5	0	0
	среднее	0,6	30
С-з «Сибирский», плодоносящие насаждения, 10 га. 20-40 см	1	1	50
	2	0	0
	3	1	50
	4	0	0
	5	0	0
	среднее	0,4	20
Естественные заросли, 1 га. 20-40 см.	1	0	0
	2	0	0
	3	0	0
	4	1	50
	5	0	0
	среднее	0,2	10

Результаты изучения микрофлоры растений облепихи и почв в насаждениях Алтайского края и в естественных зарослях выявили ряд патогенных микроорганизмов, участвующих в преждевременной гибели растений.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

2.2.3. 1Выводы:

1. В насаждениях облепихи в условиях лесостепи Западной Сибири выявлено основное и наиболее распространенное заболевание, вызывающее ощутимый экономический ущерб – преждевременное усыхание растений.

2. Преждевременная гибель облепихи в культуре вызвана комплексом неблагоприятных факторов внешней среды. наиболее важным, лимитирующим устойчивость насаждений, является неблагоприятный водно-воздушный режим корнеобитаемого слоя почвы.

3. Развитие на облепихе и в ее ризосфере сапрофитной и патогенной микрофлоры ускорят процесс усыхания растений. В отдельных случаях этот фактор является решающим в гибели растений.

4. Распространенность усыхания облепихи в культуре в зависимости от сорта, места и условий произрастания колеблется от 0 до 44%.

5. Наиболее вредоносной формой усыхания в плодоносящих насаждениях является острая (скоротечная) форма, при которой потери урожая составляют до 100%. Менее вредоносной и наиболее распространенной является хроническая форма заболевания, при которой растения усыхают отдельными скелетными ветвями в течение 3-5 лет.

6. Патогенная микрофлора представлены несколькими видами почвообитаемых грибов. Наибольшее практическое значение имеют виды родов вертициллиум и фузариум, паразитирующих на облепихе на разных стадиях ее развития.

7. В ризосфере облепихи, произрастающей в различных экологичечских условиях, выявлены представители сапрофитной микрофлоры, участвующих в гибели растений, количество которых в 1 г почвы колеблется от 30 до 1030 единицу, бактерий до 5400 единиц.

8. Патогенная микофлора представлена несколькими видами почвообитающих грибов, выделенные нами из образцах почвы. Наибольшее практическое значение имеют виды рода Verticillium, Fusarium, Количество их в 1 г почвы составляет, соответственно, от 10-80 до 470 пропагул.

9. Выделенные из усыхающих растений виды Verticillium nigrescens Pethyb., Verticillium dahlia Kleb., Fusarium sporotrichiela Scherb, обладают высокой патогенностью.

10. Наиболее благоприятные условия для возделывания облепихи складываются при содержании почвы в саду по типу черного пара с регулярным орошением не ниже 70% от полной полевой влагоемкости. Усыхание растений при таких условиях – нименьшее.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

13. Заключение.

На основании анализа зимостойкости растений облепихи в насаждениях в разных географических регионах приходим к выводу, что адаптационный потенциал существующих сортов недостаточен. Нет сортов способных произрастать на севере Европейской и Азиатской частях страны, не распространена облепиха в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

Для продвижения насаждений облепихи в северо-восточные области страны необходимы сорта адаптированные к фотопериодическому режиму высоких широт, и при этом, обладающие высокой морозоустойчивостью.

Для выведения сортов с такими адаптивными признаками необходимы исходные для гибридизации формы, наделенные соответствующими показателями.

По результатам изучения особенностей распространения в пределах ареала облепихи крушиновидной приходим к выводу, что в естественных зарослях нет популяций с формами, способными произрастать в высоких широтах и иметь достаточную морозостойкость. Учитываем и тот факт, что среди современных сортов, также не находим таких форм, которые могли бы стать донорами необходимых компонентов зимостойкости для выведения сортов для северо-востока страны.

В связи с этим делаем основной вывод: для решения проблемы создания сортов, способных произрастать в географических регионах с разным сочетанием фотопериодических и термопериодических режимов и, учитывая эколого-физиологические особенности облепихи, предлагаем стратегию селекции, осуществляемую поэтапно.

На первом этапе селекционными методами создаются исходные формы с заданными адаптивными показателями. Донорами с отдельными показателями для такой селекции служат формы, обитающие в географических районах с соответствующими характеристиками климата относительно фотопериодического и термопериодического режимов. Полученные в результате гибридизации исходные формы, с заданными характеристиками по фото – и терморежимам, на втором этапе вводят в дальнейшую гибридизацию для придания им необходимых хозяйственно-ценных свойств.

Результатом такого подхода к селекции будут сорта, адаптированные к климату конкретной географической зоны и наделенные ценными хозяйственно-биологическими признаками.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

Другой проблемой относительно расширения площадей занятых облепихой, является необходимость конструирования насаждений устойчивых к биотическим и абиотическим факторам. Как показали исследования, вследствие резкого несоответствия экологических условий естественного обитания облепихи условиям сада, растения в насаждениях становятся более уязвимыми действию внешних повреждающих факторов. В условиях умеренного и континентального климатов такие растения часто повреждаются морозами и поражаются фитопатогенными организмами.

Экологическая пластичность облепихи изучена недостаточно. Решение проблемы увеличения экологической пластичности облепихи и приуроченности к условиям сада видится в разработке специальной системы агротехнических приемов. В этой системе рациональная агротехника может стать связующим звеном между условиями экологической среды и растениями облепихи со специфической морфофизиологией. Применение такой системы расширит ареал насаждений продуктивных и устойчивых в разных природно-климатических районах.

14. Технология возделывания облепихи

Облепиха как культура, обладающая богатым биохимическим составом, скороплодностью и экологической пластичностью, в последние два десятилетия получила широкое распространение в России, Китае, Монголии и ряде других стран. Облепиха представляет собой ценное сырье для пищевой, фармацевтической промышленности и косметологии. По содержанию биологически активных веществ она превосходит многие плодовые и ягодные культуры.

Облепиха обогащает почву азотом, также пригодна для рекультивации почв, используется в борьбе с эрозией.

Потребность в облепихе растет с каждым годом. Увеличение плодов облепихи возможно за счет интенсификации, расширения площадей под этой культурой и использование сортов с высокой экологической пластичностью.

При возделывании облепихи нужно учитывать ее особенности распространения в природе. Создание благоприятных условий для произрастания в культуре, позволяет получать высокие урожаи.

В природных условиях облепиха приурочена к легким по механическому составу почвам, богатых питательными веществами, что определяет пред-

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

почтение песчаным местам обитания на побережьях рек, озер (Albrecht Koch, 1982, Плеханова, 1991)

Поэтому под облепиху необходимо отводить участки с легкой по механическому составу почвой. По генетическому происхождению лучшими почвами для возделывания облепихи являются черноземы и серые лесные почвы, легкие, с хорошей аэрацией, слабокислые или с нейтральной реакцией среды. На плотных глинистых почвах ее развитие ослабевает. В поймах рек облепиха переносит длительное затопление проточной водой, но не выдерживает застойной, обедненной кислородом. В связи с этим не рекомендуют облепиху закладывать на участках с близким залеганием грунтовых вод.

Так как облепиха произрастает по побережьям морей, то она может переносить слабое засоление с концентрацией солей 0,9-1,17% (Darmer, 1952). По наблюдениям И.В.Екимова, А.Е. Богомоловой (1970) высокая минерализация грунтовых вод в естественных зарослях облепихи в Туве отрицательно влияла на рост и плодоношение облепихи.

Облепиха в силу своих биологических особенностей (мутовчатого строения кроны) снижает скорость ветра и тем самым обладает высокой способностью удерживать снег (Васильченко, 1978).

С.Н. Хабаров (1991) на основании многолетних наблюдений предложил классификацию садовых культур по влиянию их на развитие водной эрозии, в которой облепиховые насаждения относятся к наиболее эрозионноопасным в колочной степи Алтайского края.

Особенно много снега накапливалось на заветренной стороне защитных полос (до 395 мм). Такое локальное скопление зимних осадков вызывало снеголомы (с 5 по 18 куст) и облепиха почти не давала урожая, а в период снеготаяния усиливало разрушение почвы.

Из-за образования больших снегонакоплений на заветренной стороне квартала проявлялись поломки крон растений. Весной кусты отрастали, а зимой снова ломались, что приводило к снижению урожайности в 2,3-3,7 раза. Чтобы избежать этого, облепиху целесообразно закладывать в последних рядах кварталов по отношению к господствующему направлению ветров. В этом случае снег накапливается в первых рядах кварталов, где высаживаются плодовые породы, нуждающиеся в укрытии снегом (Хабаров, 1991).

В борьбе с многолетними сорняками перед закладкой насаждений облепихи необходимо внесение гербицидов.

Электронная библиотека АКУНБ elib.altu.ru

Для снижения патогенов Fusarium и Verticilium в условиях Средней Сибири рекомендовано проводить подготовку почвы по системе сидерального пара с использованием капустных культур горчицы и рапса, позволяющих уменьшить усыхание облепихи и повысить рентабельность ее производства. Для юга Западной Сибири сидеральные культуры для этих целей не изучены.

Высокая интенсивность усыхания растений в Сибири обусловлена тем, что облепиха в садах стала монокультурой, без садооборота, в следствии чего в насаждениях накапливаются патогены, вызывающие гибель растений. Гриб Verticilium сохраняется в почве до 10 лет, в связи с этим облепиху нельзя высаживать после облепихи. Не следует размещать облепиху после земляники, картофеля, которые тоже восприимчивы к фузариозному увяданию.

Облепиха очень устойчива во время цветения к поздним заморозкам (Гатин,1963). Эта приспособленность обеспечивает ежегодное полноценное завязывание плодов и обильное плодоношение, что позволяет отнести ее к культурам с наименьшими колебаниями урожайности, и дает возможность выращивать в местах (нижних частях склона), где другие садовые культуры малоэффективны.

Для предотвращения водной эрозии ряды облепихи целесообразно располагать поперек склона, а лучше по горизонталям. В случае если почва значительно обесструктурена, необходимо восстановить ее плодородие посевом многолетних трав, сидератов или внесением органических и минеральных удобрений.

Выявлено, что облепиха плохо переносит в Сибири осенние посадки, не успев прижиться, саженцы гибнут зимой. Хорошо приживаются саженцы при весенней выкопке и посадке их до распускания почек. В европейской части и на юге страны хорошие результаты получены и при осенней посадке. Для посадки используют одно-двухлетние стандартные саженцы. Саженцы должны иметь не менее четырех-пяти корней длиной 20 см, и высотой надземной части 50 см. Их высаживают в посадочные ямы, борозды или посадочной машиной, заглубляя на 10-15 см ниже корневой шейки. Необходимо соблюдать вертикальность посадки.

Для предупреждения распространения инфекции закладку насаждений облепихи производить здоровым посадочным материалом.

Для ручного сбора Е.И. Пантелеевой выявлена оптимальная схема размещения растений - 4,0 х 2,0 м.

Облепиха - двудомное растение и для ее опыления необходимо высаживать 6% мужских растений, которые следует размещать в каждом третьем

Электронная библиотека АКУЕБ, elib.altu.ru

ряду через четыре женских растения. Очень важен послепосадочный полив. Проводить осеннюю обработку следует с момента закладки насаждений. Это уменьшает степень обрезки корней и создает условия для формирования влагозапасов.

После посадки саженцы не обрезают, а лишь несколько укорачивают растения с одним стеблем, чтобы побудить их к ветвлению. Многоствольная форма куста позволяет лучше использовать площадь питания и получать высокие урожаи. Облепиха – светолюбивая культура, с возрастом у нее усыхает много ветвей, поэтому их нужно своевременно удалять.

Для закладки насаждений облепихи необходим подбор сортов, хорошо адаптированных к местным природно-климатическим условиям, устойчивых к абиотическим и биотическим факторам среды, обладающие высокой урожайностью, хорошими товарными и потребительскими качествами плодов.

Величина стоков весной связана не столько с общей суммой зимних осадков, сколько с характером увлажнения и рыхлости в период ее замерзания. Рыхлая почва не только активнее фильтрует, но и медленнее промерзает, что позволяет переместить основную часть гравитационой воды осенью в глубокие слои. Освободившиеся поры хорошо фильтруют весной воду. В сухую осень нужно проводить вспашку на меньшую глубину и перенести ее на более поздний срок, когда пойдут дожди.

Облепиха в естественных условиях – поймах рек образует горизонтально расположенную, охватывающую большую площадь, корневую систему (Гатин 1963). В условиях культуры основные особенности корневой системы облепихи сохраняются. Она имеет поверхностно расположенные, горизонтально направленные корни.

Исследования, проведенные Н.В. Михайловой (2005) на юге Западной Сибири на черноземе выщелоченном и оподзоленном, показали, что основная масса корней (77%) облепихи находится в слое 0-40 см, остальные – в нижних слоях почвы.

На легкосуглинистом обыкновенном черноземе с хорошей аэрацией в нижних горизонтах почвы в условиях Минусинской котловины у сортов облепихи формируется мощная корневая система, проникающая на глубину до 140-180 см, осваивающая объем почвы 8,8-10,8 м3. Основная масса корней облепихи размещается на глубине 0-60 см (58-64 %), в горизонтальном направлении 86-90 % длины корней расположены в радиусе 50-200 см от ствола растения (Смыкова, 2011).

По данным А.Р. Вернера, Г.Г. Майстренко (1964), И.П. Елисеева (1975),

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altgu.ru

Н.В. Михайловой (2005) большая часть клубеньков размещена в верхних слоях почвы на главных и боковых корнях, где лучше обеспеченность водой и питательными веществами. Основная часть клубеньков на корнях облепихи (52-100%) у 5-9-летних растений сорта Чуйская сосредоточена в слое 0-40 см, на глубине 60-80 см они практически отсутствуют.

Поверхностное расположение корневой системы облепихи и клубеньков свидетельствует о требовательности их к физическим свойствам почвы. Почва, где расположена основная масса корней рыхлая, объемная масса – 1,18-1,26 г/см3, общая скважность – 56-51%. С глубиной она сильнее уплотняется, уменьшается скважность, создаются менее благоприятные условия для развития корневой системы облепихи.

Лучшими орудиями для обработки почвы являются плоскорезы. Для обработки прикустовых зон используют садовые фрезы. Глубина обработки должна составлять не более 15см в междурядьях и 4-5см в прикустовой зоне. Осенью глубину обработки в центре междурядья можно увеличить до 20 см, что способствует хорошему впитыванию талых вод. Дисковые орудия в насаждениях облепихи не рекомендуются, т. к. они повреждают корневую систему.

В молодых садах для борьбы с сорняками весьма эффективно мульчирование рядов облепихи в конце первого года посадки соломой из расчета 4кг на 1 погонный метр. Мульчирование соломой препятствует росту сорняков в течение двух лет, сохраняет влагу в почве, обеспечивает хороший рост побегов, что повышает урожайность за первые два года плодоношения на 12-30% и снижает затраты труда на 23%.

При мульчировании приствольных полос облепихи черной пленкой сорняки уничтожались полностью, при использовании в качестве мульчи посеянные в междурядьях сада сидераты, встречались единичные сорняки. Мульчирование черной пленкой способствовала повышению урожайности на 22% по сравнению с контролем, а при мульчировании горохо-овсяной смесью на 7-17% (Арбаков, 1998).

Система содержания почвы в поливных и не поливных садах имеет различные основы. В неполивных садах система ухода за почвой направлена на использование условий естественной влагообеспеченности и поэтому наиболее приемлемой системой содержания почвы является черный пар. При полном обеспечении поливной воды может применятся дерново-перегнойная система содержания почв.

При достаточном водообеспечении в облепиховом саду эффективно за-

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altu.ru

дернение через междурядье с чеками-лиманами длиной 10-12м, глубиной 8-10см. В условиях недостаточного увлажнения при неравномерных полива наиболее рациональной системой содержания в облепиховом саду является задернение через междурядье с чеками-лиманами и мульчированием скошенной массой приствольных полос.

К многолетнему задернению в неорошаемых садах следует прибегать в ложбинах, где проходят основные водотоки.

Для задернения сада лучше использовать низкорослые, долговечные травы: мятлик луговой, овсяницу луговую. Лучше выращивать злаково-бобовые травы, так как они образуют более густой травостой. Из бобовых можно использовать клевер белый, розовый.

Главным условием введения задернения в саду является своевременное проведение поливов и внесение азотных удобрений в два приема – весной и после первого укоса.

Чтобы уменьшить отрицательное влияние трав на деревья их необходимо подкашивать 2-3 раза за лето с оставлением в качестве мульчи. Высота травостоя перед скашиванием не должна превышать 20-25 см. Для скашивания нужно использовать фронтальные косилки. С накоплением в саду растительных остатков (мульчирующего слоя) происходит уменьшение испарения с поверхности почвы. В результате чего расход поливной воды уменьшается, улучшается структура почвы и фильтрация воды. В молодых посадках даже при достаточном обеспечении деревьев водой дерново-перегнойная система приводит к более слабому росту и развитию деревьев. Поэтому засевать междурядья следует через 2 – 3 года после посадки или оставлять приствольные круги незасеянными.

Для плодовых и косточковых культур в местах их основного возделывания из агротехнических мероприятий наибольший эффект в борьбе с увяданием, обеспечивается возделыванием в междурядьях фитомелиоративных культур с последующей их заделкой в почву. В облепиховых садах в условиях Западной Сибири для предотвращения усыхания растений фитомелиоранты не изучались.

Облепиха – влаголюбивая культура и в условиях неустойчивого и неравномерного увлажнения для получения стабильного урожая нуждается в орошении. Предполивной порог влажности почвы на тяжелых почвах составляет 80% НВ, на среднесуглинистых – 70% и на легких – песчаных снижается до 60% НВ. Для создания оптимальных условий для роста и плодоношения облепихи указанные пределы влажности почвы следует поддерживать на

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

протяжении всей вегетации. Важное значение в засушливые годы имеет подзимний полив.

Полученные С.Н.Хабаровым (1991) данные свидетельствуют о высокой эффективности ранне-весенних влагозарядковых поливов насаждений облепихи на склоновых лиманах талыми водами нормой 600мм, которые в сочетании с уплотненными посадками способствуют повышению урожайности до 350 ц/га. В среднем за 7 лет плодоношения облепихи сорта Чуйская при размещении растений 4х2м на фоне глубокого затопления обеспечила прибавку 41,2ц/га.

Облепиха относится к ряду небобовых растений, обладающих способностью на своих корнях образовывать клубеньки и вступать в симбиотические взаимоотношения с микроорганизмами, фиксирующими молекулярный азот. По азотфиксирующей способности она не уступает бобовым культурам. Несмотря на то, что облепиха сама синтезирует молекулярный азот, тем не менее в насаждениях отмечено низкое содержание нитратов в почве - 4,1-8,5мг/кг. Полученные результаты позволили установить, что фиксируемый облепихой азот поступает в растения, не накапливаясь в почве. Растения способные фиксировать атмосферный азот, приспособлены к росту на бедных азотом почвах, что подтверждается естественным произрастанием облепихи по берегам рек, морей, озер. Однако она предъявляет высокие требования к содержанию фосфора в почве, который необходим для нормальной жизнедеятельности клубеньковых бактерий.

Изучение последующего влияния облепихи на плодородие почв показало, что обогащение почвы азотом происходит после раскорчевки насаждений за счет разложения органических остатков, в виде корней и клубеньков, что позволяет отнести к перспективным предшественникам в агроценозе сада.

За последние десятилетие плантации под облепихой в Сибири расширяются, где она стала основной промышленной культурой в садоводстве. Одним из основных факторов, тормозящих ускоренное производство плодов облепихи, является трудоемкость уборки урожая. В настоящее время число сборщиков плодов облепихи в хозяйствах значительно сократилось. Поэтому создание надежной сырьевой базы плодов облепихи для фармацевтической и перерабатывающей промышленностей требует механизированного сбора урожая.

На ручной сбор плодов расходуется более 80% всех затрат на их производства (Харламов,1973). В специализированных хозяйствах облепиху собирают крючками, но этот способ уборки не решает проблему. Несмотря на то,

Электронная библиотека АГУНБ. elib.altu.ru

что производительность труда увеличивается в 2-3 раза по сравнению с обычным ручным сбором, при этом вместе с плодами удаляются однолетние побеги, что ведет к снижению урожая облепихи на следующий год до 40 %. Много времени (до 60%) тратится на очистку собранных плодов.

Уборка урожая способом срезки плодоносящих ветвей с последующим обмолотом на экспериментальном образце машины тоже не решает проблему уборки урожая облепихи из-за низкой производительности и отсутствием приемов восстановления плантаций после срезки. Опытные образцы машин позволяли повысить производительность труда по сравнению с ручным сбором в 5 раз.

Проблема уборки урожая облепихи может быть решена только при повышении производительности труда в 70-100 раз по сравнению с ручным сбором (Бартенев и др., 1976).

Результаты исследований по изысканию технических средств уборки урожая облепихи показали, что вибрационный способ является наиболее приемлемым при создании поточной облепихоуборочной машины, когда все операции выполняются в едином технологическом цикле.

Проведенные исследования позволили разработать параметры показателей кустов и плодов при отборе сортов при вибрационном способе уборки урожая: жесткая крона, сдержанный рост, масса плодов - не менее 0,7 г, длина плодоножки - не менее 4 мм, усилие отрыва плодов - не более 170 г, прочность кожицы - не менее 24 кПа, усилие раздавливания плодов - не менее 290 г, плотность початка - 44-60 плодов на 1дм длины ветви, которые при испытании комбайна показали свою обоснованность. Каждый признак физических параметров плодов, кустов в отдельности на качество и полноту сбора существенного влияния не оказывает. Это влияние проявляется в комплексном взаимодействии признаков.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

15. Литература.

1. Елисеев И.П. Эколого-генетические аспекты создания адаптивных сортов облепихи для различных географических районов европейской части СССР. //Биология, селекция и агротехника плодовых и ягодных культур.- Горький, 1987, - с.5-14.

2. Елисеев И.П. Некоторые теоретические аспекты и перспективы селекции облепихи в европейской части СССР. //Биологические аспекты интродукции, селекции и агротехники облепихи. – Горький, 1985, с. 3-25.

3. Елисеев И.П., Трушечкин В.Г., Гоголева Г.А. Зимостойкость сеянцев облепихи разных географических групп в условиях Нечерноземной зоны. //Биологические аспекты интродукции, селекции и агротехники облепихи.- Горький, 1985, с. 100-106.

4. Фефелов В.А. Сезонный ритм развития облепихи различного просхождения в культуре. //Биологические особенности аспекты интродукции, селекции и агротехник облепихи.- Горький, 1985, с. 64-71.

5. Фефелов В.А. Биологические особенности и селекция облепихи крушиновидной (Hippophae rhamnoides L.) в средней полосе России .- Автореферат диссертации д-р. с-х наук).- Брянск, 2011, - 47 с.

6. Смертин М.П. Селекционный потенциал зимостойкости сортов и гибридов облепихи крушиновидной. – Автореферат диссертации канд. с-х наук.- Нижний Новгород, 2006,-16 с.

7. Ожерельева З.Е., Богомолова Н.И. Исследование компонентов зимостойкости облепихи крушиновидной (Hippophae rhamnoides L.) в контролируемых условиях. – Орел, 2009.

8. Авдеев В.И., Кренкина Л.И. Перспективы промышленного выращивания облепихи в Таджикистане. //Биология, селекция и агротехника плодовых и ягодных культур.- Горький, 1987, - с. 26-33.

9. Трушечкин В.Г., Царькова Т.Ф., Игошина В.Г. Зимостойкость и биологические особенности алтайских сортов облепихи в Подмосковье. //Зимостойкость плодовых и ягодных культур. – М. 1983.- с. 97-106.

10. Бессчетнов В.П. Специфика фенологии крушиновидной облепихи различного происхождения в связи с адаптационными процессами. //Биология, селекция и агротехника плодовых и ягодных культур.- Горький, 1987.- с. 14-21.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

11. Игошина В.Г., Коровина М.А. Итоги интродукции алтайских сортов облепихи в Краснодарском крае. //Биология, селекция и агротехника плодовых и ягодных культур.- Горький, 1987.- с. 74-81.

12.. Коровина М.А. Итоги интродукции алтайской и северокавказской облепихи в Житомирской области. //Биология, селекция и агротехника плодовых и ягодных культур.- Горький, 1987.- с.63-70.

13. Нилов В.Н. Интродукция облепихи на европейском севере и ее селекционный фонд в дендрологическом саду Архангельского института леса и лесохимии. //Биология, селекция и агротехника плодовых и ягодных культур.- Горький, 1987.- с. 34-39.

14. Имамалиев Г.И. Результаты интродукции алтайских сортов облепихи в условиях Азербайджана. //Биология, химия, интродукция и селекция облепихи.- Горький, 1986.- с. 77-79.

15. Захарова Г.М. Селекция облепихи в Бурятии. //Биология, химия, интродукция и селекция облепихи.- Горький, 1986.- с. 55-57.

16. Елисеев И.П. Экологические и физиолого-биохимические аспекты облепихи крушиновидной в связи с историей формирования вида, интродукции и селекцией. //Вопросы биохимии и физиологии сельскохозяйственных растений.- Горький, 1982.- с. 50-68.

17. Лобанов Э.М. Эколого-физиологические особенности и зимостойкость алтайской облепихи. //Актуальные вопросы декоративного садоводства: наследие З.И. Лучник. Издано ФГБНУ Фанца.- Барнаул.- с. 110-139.

18. Бюннинг Э. Ритмы физиологических процессов. //Изд. ИЛ., М., 1961

19. Бюннинг Э. Биологические часы. //В кн. «Биологические часы». Изд «Мир», М.- 1964, с.- 11-26.

20. Вент Ф. Термо- и фотопериодические явления, связанные с ростом растений. //В кн. «биологические часы» . Изд. «Мир»,1964, М.- с. -366-380.

21. Ашофф . Экзогенные и эндогенные компоненты циркадных ритмов. //В кн. «Биологические часы». Изд. «Мир», 1964, М.- с. 27-60.

22. Питтендрай К. Циркадные ритмы и циркадная организация живых систем. //В кн. «Биологические часы». Изд. «Мир», 1964, М.- с. 263-306.

23. Von Reinhard A., Weindhase D., Barth A. Rythmische processe in pflancen. //Biol. Rundsch. T.1. B.16 №1.-p.13.

24. Питтендрай К. Циркадианные системы. Общие перспективы. //Биологические ритмы.- Т.1, Изд. «Мир», 1984.- с. 22.

25. Жизнь растений.- Т.1. Гл. редактор акад. А.Л. Тахтаджян.- М.- Просвещение, 1974,- 487 с.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

26. Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Наука, Л., 1969.

27. Romberger J.A. Meristems, growth and development in woody plants. An analytical Review of Anatomical, physiological and Morphogenetic aspects. U.S. Der of Agric. Techaical Bulletin, № 1293,- 1963.

28. Монин А.С. История Земли. Л.- Наука, 1977,- 228 с.

29. Сорохтин О.Г., Чилингар Дж. В., Сорохтин Н.О. Теория развития Земли. М., Ижевск.: Институт компьютерных исследований, НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика». 2010,- 752 с.

30. Ушаков С.А., Ясанов Н.А. Дрейф материков и климатыЗемли.-М.: «Мысль», 1984,- 206 с.

31. Климат в эпохи крупных перестроек. Гл. ред. Семихатов М.А., Чумаков Н.М.. М.: «Наука», (Тр. ГИН РАН, вып. 550).- 299 с.

32. Лобанов Э.М., Щербинин А.А. Применение физиологических методов оценки зимостойкости в селекции садовых растений. Методические рекомендации. 2-е изд. Исправленное и дополненное. Барнаул, 2019,- 116 с.

33. Berwaes J.C., Ketchie D.O., Kuiper P.J..C. Cold hardiness of pine needles and apple bark as affected of day length and temperature. //Phys. Plant.- 1973, v. 44,4,- p. 365-368.

34. Chen Hwei – Hutang, Li P.H. Interaction of low temperature, water stress and short days in the induction of stem hardiness in red – osier dogwood. //Plant Physiol. 1978, v.62,5.- p. 833-835.

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

36. Чернова Н.М., Белова А.М. Адаптивные биологические ритмы. Фотопериодизма. //Общая экология. М., Дрофа, 2004.

37. Hower J.S., Weiser C.J. Similaritis between the control of flower initiation and cold acclimation plants. //Hortscience. 1970.- v.s. № 1.- p. 18.

38. Fuchgami L.N., Weiser C.J., Richardson D.J. The influense of sugars on growth and cold acclimation of stems of red-osier dogwood. //Amer.Soc.Hort.Sci. 1973, v. 98, № 5.- p. 444.

39. Тюрина М.М. Развитие представлений о состоянии покоя у древесных растений. //Физиология растений. 1975, т.5, вып. 26.- с. 899.

40. Шмальгаузен И.И. Кибернитические вопросы биологии. Новосибирск, Наука.-1968.

41. Harrison L.C., Weiser C.J., Burke. Environmental und seasonal factors afferting the frost-industage of cold in Cornus stolonifera Michx. //Plant. Physiol. 1978. v. 62. № 62.- p. 246.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altu.ru

42. Лобанов Э.М., Щербинин А.А. Влияние фотопериода и температуры на прохождение начальных этапов формирования морозоустойчивости у черной смородины. //Физиология растений. 1990.-Т.37, вып. 3.- с. 576.

43. Шмальгаузен И.И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М. Наука, 1964.

44. Уотермен Т. Теория систем в биологии. //Теория систем и биология. М.: Мир, 1977.- с. 7-58.

45. Маслоброд С.Н. Электрофизиологическая полярность растений. Кишинев.: Штиинце, 1973.- 172 с.

46 Медведев С.С. Электрофизиология растений. //Учебное пособие. Изд. Санкт-Петербургского университета, 1997.- 122 с.

47. Медведев С.С. Механизмы формирования и физиологическая роль полярности в растениях. //Физиология растений, 2012, т.59, № 4,- с. 543.

48. Гатин Ж.И. Облепиха. М.: Сельхозиздат, 1968.- 159 с.

49. Лучник З.И. Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае. М.: Колос, 1970. – 656 с.

50. Пантелеева Е.И. Облепиха крушиновидная (Hippophae rhamnoides L.). Барнаул, 2006.- 67 с.

51. Лобанов Э.М. Изучение морозоустойчивости периодично плодоносящих деревьев яблони в связи с эндогенными ритмами роста. //Автореф. канд. Дисс. Л, 1977.- 25 с.

52. Исаева И.С. Морфофизиология плодовых растений. Изд. МГУ, 1974.

53. Wareing P.F. The physiology of the whool tree. //East Malling Res. St., Annual Report. 1967,- p.55-68.

54.Поляков Н.К. О причинах периодичности плодоношения у яблонь и способах получения высоких ежегодных урожаев. //Записки Харьковского СХИ, 7. 1951.

55. Schumacher R. Tribwachstum und Blatt-Fruchtverhaltnis und alternierend trigender Baume. //Schwier.Zeitschrift. fur obstund Weinbau. 1963, 72, 10.- s/ 229-233.

56. Метлицкий З.А. Биологические особенности сортов яблони и ежегодное плодоношение. //Сб. «Достижения по садоводству». М. 1957.- с. 261-269.

57. Hooker H.D. Annual and Biennial bearing in Jork apples Missouri agr. Exp. Stat. Research. Bull.75. 1925.- p.1-16.

58. Ragers W.S., Booth G.S. Relationship of crop and shoot growth in apple. //Hort. Sci, 39,1.- p. 61-63.

Электронная библиотека АКУПБ, elib.altlib.ru

59. Еник Ян. Иллюстрированная энциклопедия лесов. //Прага: Артия. 1987. – с. 432.

60. Чендлер У.Х. Плодоводство. М. Сельхозгиз: 1935.- 607 с.

61. Гарднер В.В., Бредфорд Ф.Ч., Гукер Г.Д. Основы плодоводства. М.: Сельхозгиз, 1934.- 406 с.

62. Пучкин И.А. Зимостойкость надземной части отдаленных вегетативно размножаемых гибридов некоторых косточковых пород в лесостепи Алтайского края. //Селекция плодовых и ягодных культур. 1989. с.- 150-153.

63. Классики советской генетики. Л. Наука: 1968.- 230 с.

64 Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М. Наука: 1968, - 370 с.

65.Красавцев О.А. Методика замораживания и оттивания древесных растений. //Методы определения морозостойкости растений. М.: Наука, 1967, -с. 9-28.

66. Тюрина М.М., Гоголева Г.А. Ускоренная оценка зимостойкости плодовых и ягодных культур (Методические рекомендации). М. 1978.- 48 с.

67. А.С. СССР, МКИ А 017/00. Способ определения морозоустойчивости растений. //Э.М. Лобанов, А.А. Щербинин и др.(СССР) - № 147 1986 А1. Заявлено 30.12.86 г., опубл. 14.08.89, Бюл. 14.

68. А.С. СССР, МКИ А01 7/00. Способ определения реакции зимующих растений на действие оттепелей. //А.А. Щербинин, Э.М. Лобаногв и др. (СССР) - № 145310 А1. Заявлено 22.06.87г, опубл. 30.01.89, Бюл. №4.

69. Красавцев О.А. Калориметрия растений при температуре ниже нуля. М.: Наука, 1972.- 172 с.

70. Лобанов Э.М., Яговцева Н.Д. Изучение подготовительного к закалке периода к способности закаливания плодовых и ягодных растений в связи с их морозоустойчивостью в условиях Западной Сибири. //Сиб. Вестник с.х. науки. Новосибирск. 1983, № 5, 6, с.- 108-113.

71. Лобанов Э.М., Яговцева Н.Д., Мирошников В.Г. Эколого-физиологические особенности облепихи в пойме Оби. //Проблемы освоения пойм северных рек. М. Агропромиздат.: 1987, с.-203-211.

72. Лобанов Э.М. Яговцева Н.Д. Формирование морозоустойчивости и особенности энергообмена у облепихи при недостатке кислорода в зоне корней. //Физиология, экология и агротехника садовых культур. Новосибирск. 1985, с.- 80-90.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altlib.ru

73. Чиркова Т.В. Физиология устойчивости растений к недостатку кислорода. //Проблемы устойчивости садовых растений в Сибири. Новосибирск. 1982.

74. Коловский Р.А. Биоэлектрические потенциалы древесных растений. Новосибирск: Наука, 1960, с.- 174.

75. Велков В. Обрезка плодовых деревьев. М.: Колос, 1968, 272 с.

76. Кудрявец Р.П. Обрезка плодовых деревьев и ягодных кустарников. М.: Агропромиздат, 1991.

77.Чжа Цзе-Мень. Распространение и ресурсы облепихи Китая. //Биология, селекция и агротехника облепихи. Горький, 1987, с.-39-50.

78. Шитт П.Г. Избранные сочинения. М.: Колос, 1968.

79.Аблакатова А.А. Болезни стволов и ветвей семечковых пород. //Микофлора юга Дальнего Востока. Л., 1965.- с.145.

80. Бабаев Г.Г. Вертициллезное усыхание персика. //Сб. научн. Тр. Нахичевань опытн. Зональная ст. 1975.-Т.8.-с. 36-37.

81. Бадмаев В.П. Орошение облепиховых зарослей. Новосибирск. 1979.- с.270-273.

82. Барыкина В.В. Природные ресурсы облепихи на территории СССР и их охрана. //Облепиха в культуре. Барнаул, 1970.- с. 19-22.

83. Васильченко Г.В. Влияние погодных условий на продуктивность облепихи. //Облепиха в культуре. Барнаул, 1970.-с. 22-25.

84.Воронков Т.И. Облепиха в Тувинской ССР. //Облепиха в культуре. Барнаул, 1970.- с. 98-100.

85. Гербаневская Е.В. Природа усыхания косточковых плодовых пород. //Ташкент. 1953.- с. 9-18.

86. Гикашвили К.Г. К изучению этиологии усыхания мандариновых деревьев в Грузии. //Субтропические культуры. 1964.- с. 83-87.

87. Горленко М.В. Корневая гниль тау-Сагыза. //Болезни растений и внешняя среда (очерки биологии и экологии паразитов растений). М. 1960. - с. 112-115.

88. Дроздовский Э.М., Еременко И.А. К изучению причин усыхания облепихи в культуре. //Докл. ВАСХНИЛ. 1983. Вып.1.- с. 22-23.

89. Екимов И.В., Богомолова Н.Е. Условия произрастания облепихи в долине Кош-Терек Тувинской АССР. //Облепиха в культуре. Барнаул, 1970.- с. 34-36.

Электронная библиотека АГУНБ elib.altlib.ru

90. Елисеев И.П., Мишулина И.А. Биологические особенности восточно-сибирской популяции облепихи и выведение высокопродуктивных форм. //Облепиха в культуре. Барнаул, 1970.- с.51-54.

91. Мирошников В.Г. Основные болезни облепихи и меры борьбы с ними в условиях лесостепи Западной Сибири. Автореф. дисс. канд. с.-х. наук. Новосибирск,6 с. 1996.- 16 с.

92. Заворзин В.И. О функциональном заболевании персиковых деревьев. //Материалы 1-ой конференции молодых ученых МССР. Кишинев, 1958.- с. 123-126

93. Злотина Г.Д. Как бороться с вертициллезным ожогом яблони. //Сельское хозяйство Таджикистана. 1967, № 3.- с. 39.

94. Золотковский М.В. Очерк растительности Алтайского заповедника. //Сб. научн. Тр. Алтайский гос.заповедник. 1938, вып. 2.–с. 51-59.

95. Иванов С.М. О причинах усыхания сливовых деревьев в молодых орошаемых садах. //Изв. Молдавского филиала АН СССР. 1956, № 2, с-549.

96. Комаров В.Л. Избранные сочинения. //По Сибири и Дальнему Востоку. М.: 1953, с-54-225.

97. Кондрашов В.Г. Об усыхании облепихи. //Лесное хозяйство. 1981, № 3.-с. 50-53.

98. Кропис Э.П. Цитоспорозное усыхание. //Хронические болезни плодовых культур и винограда. Кишинев, 1973.-с. 41-47.

99. Кузнецова Т.Т. Влияние температуры и относительной влажности воздуха на рост и развитие эпифитных грибов. //Микофлора растений и почв. Новосибирск, : Наука, 1973. с.- 66-81.

100. Лисенков А.Ф., Екимов И.В., Атаманов Р.С. Некоторые вопросы биоэкологии естественных зарослей в Туве. //Сб. научн. тр. Тувин. гос. с.-х. опытная ст. 1969, вып. 4. –с 292-301.

101. Михайловский В.П. Облепиха – природное богатство Киргизии. //Любите и охраняйте природу Киргизии. Фрунзе, 1968.- с. 128.

102. Мочалов В.В. Культура облепихи в экологических условиях леса и лесостепи Новосибирской области. //Облепиха в культуре. Барнаул, 1970. с-29-33.

103. Мочалов В.В. Облепиха. Новосибирск, Зап. Сиб. кн. изд-во, 1973. с.-37-39

104. Онофраш Л.Ф., Тинку В.Л. Проникновение гриба Verticillium dahliae Kleb. в поражаемые им растения и его распространение. //Вертициллезный вилт культурных растений Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1976. с-22-53.

Электронная библиотека АГУ ГБ elib.altlib.ru

105. Осмоловская М.В. Вертициллезное увядание плодовых культур. //Микология и фитопатология. Л.:Наука, 1968, вып. 5.–с. 47-49.

106. Патерило Г.А. Экология развития усыхания абрикоса в Молдавии. //Изв. Молдавского фил. АН СССР, 1954, №. 6.-с. 56.

107. Потлайчук В.И. Микозное усыхание плодовых культур. М.: Колос, 1976. – 233 с.

108. Пржевальский Н.М. Третье путешествие в Центральную Азию. Из Зайсана через Хами в Тибет и на верховья Желтой реки. С.П., 1883.-с. 158-322.

109. Рубцов Н.И. Растительный покров Джунгарского Алатау. Алма-Ата: АН Каз. ССР, 1943.-с. 105, 124, 150.

110. Русанов Н.Ф. Некоторые особенности среднеазиатских речных долин и их растительность. //Бюлл. АН УзССР, 1947.-с. 21.

111. Салатова Н.Г., Литвинчук Л.Н., Жуков А.М. Облепиха в Сибири. Новосибирск,: Наука, Сиб. отд., 1974.-с. 108-119.

112. Сапожников В.В. По русскому и монгольскому Алтаю. М.: 1948.-с. 45-437.

113. Сократова Э.Г., Фаустов В.В. Облепиха в Бурятии. Улан-Удэ, 1974.- 51 с.

114. Сосновский Д.И. Семейство Elaeagnaceae. 9-й вып. 3 части. //Материалы для флоры Кавказа. Юрьев, 1910, вып. 28.- с. 284-292.

115. Тарасов М.В. Летнее усыхание деревьев и проростаяблони. //Докл. АН УзССР. Ташкент, 1964, № 5.- 17 с.

116. Трофимов Т.Т. Облепиха в культуре. М.: Изд-во МГУ, 1967. с.-10-17.

117. Трофимов Т.Т. Результаты интродукции облепихи в Московоской области. //Облепиха в культуре. Барнаул, 1970.-с. 39-45.

118. Хомутова М.С. Растительность долины реки Чулышман и Чулышманского плато. //Сб. научн. тр. Алт. Гос.Заповедник, 1938.-вып.2.-с. 117-135.

119. Холькина Э.А. О цитоспорозных заболеваниях древесных пород на примере яблони и тополя. //Докл. ТСХА. М.: 1958, вып. 36.- с. 96-97.

120. Хохряков М.К., Новотельнова Н.С., Потлайчук В.И. Новые грибные болезни культурных растений в СССР. //Сб. научн. тр. ВИЗР, 1963, вып. 17.- с. 216-247.

121. Цакадзе Т.А. Преждевременное усыхание косточковых культур, вызванное представителями р. Leucostoma (Pers.). //Сб. научн. тр. Ин-т защиты растений.: АН ГрССР, 1949, № 6.- с. 173-176.

Электронная библиотека АГУНБ, elib.altgu.ru

122. Яковлев-Сибиряк И.И. Облепиха и лох. М.: Сельхозгиз, 1954.-38 с.

123. Ashworth L.I., Gaong S.A., Surber E. Verticillium wilt of pistachio: the influense of potassium on sucseptibiliti to infection by Verticilium dahlia. //Phytopathology.- 1985, № 10.- p. 1091-1093.

124. Grente J. Deux maladies redoutables: L, encreet le chancre du chataighier. //Nature vivante. 1979, vol. 18.- p. 16-20.

125. Kennedy D.M. The components of pathogen virulence and post resistence in cane fruit. //Ann. Rep.Scettich.Grop Research institute. 1985, Invergowrie, Dundy Uk, -p. 124.

126. Nagvi S., Am H., Gupta R. Sclerotinia wilt and roy atra in ornamentale //Ceobius, 1979, vol. 6 (Suppl).- p. 343.

127. Rousi A. The genus Hippophae. Taxsonomic studi. //Ann. Bot. Fennical, 1977, № 8.- p. 3-128.

128. Shattock R.S., Askew S.J. Stem lisions, canker and die back of Skimmia japonica. //Ann.Bot., 1980, vol.45, № 5.- p. 535-540.

129. Quadomans C.A. Enumiration systematica fungorum. 1923, vol.14.- 1231 c.

130. Арбаков К.А. Облепиха в Бурятии // К.А. Арбаков / Бурят. плод.-ягод. опыт станция. – Улан-Уде, 1998. – 140 с.

131. Васильченко, Г. В. Снежный покров и сад / Г. В. Васильченко. – Л.: Гидрометеоиздат, 1978. –120 с.

132. Бартенев В.Д., Вишняков А.В., Карпеченков Л.В. Проблема механизации уборки // Садоводство.-1976.-№8.-С. 23-24.

133. Вернер, А. Р. О корневых клубеньках дикорастущей и культурной облепихи / А. Р. Вернер, Г. Г. Майстренко // Интродукция, акклиматизация растений: Тр. Центр. Сибир. бот. сада. – Новосибирск, 1964. – № 7. – С. 136.

134. Елисеев И.П. Образование и роль клубеньков на корнях облепихи в культуре. // И.П. Елисеев / Тр. Горьковский СХИ. - Горький, 1975. - Т. 65. - С. 73-79.

135. Михайлова Н.В. К вопросу об усыхании растений облепихи //Н.В. Михайлова /Вестник КрасГАУ.- Красноярск, 2005.-№ 8.- с. 129-132.

136. Плеханова, М. Н. Облепиха / М. Н. Плеханова. – Л.: МП Издатель, 1991. – 84 с.

137. Смыкова Т.К. Формирование адаптивного сортимента облепихи (HIPPOPHAE RHAMNOIDES L.) в условиях Средней Сибири // Т.К. Смыкова /Автор. дисс… канд. с.-х. наук.- Барнаул.-2011.-19 с.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

138. Хабаров С.Н. Почвозащитные мероприятия в садах Западной Сибири // С.Н. Хабаров / М.,Роагропромиздат, 1991.-192с.

139. Харламов В.И. Пути повышения экономической эффективности садоводства в Алтайском крае: автореф. дис….канд. зконом. наук.- Целиноград, 1973.-21с.

140. Albrecht H-J, Koch H-J. Fragen des Anbaus und der Verarbeitungsigenschaffen der Sanddornsorte “Leikora”// H-J Albrecht, H-J Koch / Gartenbau.- 1982.- No 5. – S.146-148.

141. Darmer G. Der Sanddorn des Wild und Kulturpflanze // G. Darmer / Leipzig, 1952.- S.180.

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

Монография

Морфофизиологические особенности и адаптационный потенциал облепихи крушиновидной

З.М. Лобанов, В.Г.Мирошников,
Н.В. Михайлова

Рисунок 1 – фото В.Г. Мирошникова

Подписано в печать 30.05.2025
Формат 60 х 84/16. Бумага офсетная, печать ризография.
Тираж 30 экз. Заказ № 250

Издательство ООО «Пять плюс»
6560431 г. Барнаул, ул. Крупской 93а, оф. 7
Тел. (385-2) 62-85-57. 62-32-07
e-mail: fiveplus07@mail.ru
www: five-plus.ru

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru

Электронная библиотека АКУНБ, elib.altlib.ru