

**Федеральное государственное бюджетное научное учреждение  
«Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина»**

*На правах рукописи*

**Юшков Андрей Николаевич**

**Адаптивный потенциал и селекция плодовых растений на  
устойчивость к абиотическим стрессорам**

06.01.05. – селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений

Диссертация  
на соискание ученой степени  
доктора сельскохозяйственных наук

Научный консультант – академик РАН,  
доктор сельскохозяйственных наук, профессор

Савельев Н.И.

Мичуринск – наукоград РФ, 2017

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Введение.....	7
1 Состояние вопроса и задачи исследования. Селекция плодовых культур на устойчивость к абиотическим стрессорам.....	16
1.1 Влияние абиотических стрессоров на плодовые растения.....	18
1.2 Перспективы использования физиолого-биохимических показателей для диагностики фитостресса.....	23
1.3 Оценка потенциала устойчивости плодовых культур к низким температурам.....	34
1.3.1 Физиолого-биохимические основы селекции на зимостойкость.....	35
1.3.2 Методы диагностики зимостойкости плодовых культур	43
1.3.3 Устойчивость цветков и завязей к поздневесенним заморозкам.....	48
1.4 Потенциал жаро- и засухоустойчивости плодовых культур и методы его оценки.....	52
1.4.1 Потенциал устойчивости плодовых культур к недостаточному увлажнению и методические подходы к его оценке.....	52
1.4.2 Физиологические основы жаростойкости и методы ее диагностики.....	59
1.5 Физиологические и биохимические аспекты солеустойчивости.....	64
2 Материал, методы и условия проведения исследования.....	70
2.1 Материал и методы исследования.....	70
2.2 Условия проведения исследования.....	79
Результаты исследований.....	90
3 Устойчивость сортов и форм к морозам и наследование зимостойкости гибридными сеянцами.....	90
3.1 Устойчивость исходных форм к низким температурам в период перезимовки.....	90
3.1.1 Оценка устойчивости исходных форм к низким температурам в полевых условиях.....	90
3.1.2 Оценка устойчивости исходных форм к низким температурам по компонентам зимостойкости.....	103
3.1.3 Оценка устойчивости исходных форм к низким температурам по комплексу компонентов зимостойкости.....	129
3.1.4 Оценка устойчивости исходных форм к низким температурам по показателям индукции флуоресценции хлорофилла тканей однолетних побегов.....	136
3.1.5 Оценка устойчивости исходных форм к низким температурам по оптической плотности водных вытяжек из	

однолетних побегов.....	140
3.2 Устойчивость генеративных органов к поздневесенним заморозкам.....	145
3.3 Наследование зимостойкости гибридным потомством яблони.....	155
3.3.1 Наследование устойчивости к низким температурам в осенне-зимний период.....	156
3.3.2 Наследование максимальной устойчивости к морозам в середине зимовки.....	160
3.3.3 Наследование устойчивости к резким перепадам температур после оттепели.....	166
3.3.4 Наследование способности восстанавливать устойчивость к низким температурам при повторной закалке после оттепели.....	172
3.3.5 Наследование устойчивости по комплексу компонентов зимостойкости.....	177
4 Оценка исходных форм и гибридных сеянцев по физиологическим признакам, определяющим засухоустойчивость.....	185
4.1 Засухоустойчивость исходных форм.....	185
4.1.1 Оценка засухоустойчивости исходных форм в естественных условиях.....	186
4.1.2 Оценка жаро- и засухоустойчивости исходных форм в лабораторных условиях по компонентам водного режима листьев.....	190
4.1.3 Оценка засухоустойчивости исходных форм в лабораторных условиях по степени повреждения листьев в растворах с повышенным осмотическим потенциалом.....	209
4.1.4 Оценка жаро- и засухоустойчивости исходных форм в лабораторных условиях на основе параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла листьев.....	212
4.1.5 Оценка жаро- и засухоустойчивости исходных форм в лабораторных условиях на основе спектральных характеристик листьев и их водных вытяжек.....	217
4.2 Наследование жаро- и засухоустойчивости гибридным потомством яблони.....	224
5 Потенциал устойчивости плодовых культур к засолению.....	239
5.1 Генетико-селекционная оценка родительских форм по солеустойчивости.....	239
5.1.1 Солеустойчивость исходных форм в зависимости от различных типов засоления.....	246
5.1.2 Оценка солеустойчивости по показателям индукции флуоресценции хлорофилла.....	251
5.1.3 Влияние засоления на спектральные особенности	

листьев и водных вытяжек из них.....	258
5.2 Наследование солеустойчивости гибридным потомством...	264
6 Новые генотипы для использования в селекции и производстве.....	272
6.1 Экономическая эффективность возделывания новых сортов яблони.....	272
6.2 Новые сорта яблони с повышенным потенциалом адаптации (краткая характеристика).....	275
6.3 Генисточники и доноры селекционно-значимых признаков	286
Заключение.....	289
Рекомендации для селекции и производства.....	293
Перспективы дальнейшей разработки темы диссертации.....	294
Список литературы.....	295
Приложения:	
1 Патент на изобретение №2514400 «Способ оценки зимостойкости плодовых растений».....	364
2 Патент на изобретение №2608811 «Способ оценки степени повреждений плодовых растений морозом».....	366
3 Патент на селекционное достижение № 6693, яблоня Академик Казаков.....	368
4 Патент на селекционное достижение № 5698, яблоня Вымпел...	369
5 Патент на селекционное достижение № 4920, яблоня Флагман..	370
6 Патент на селекционное достижение № 4919, яблоня Фрегат....	371
7 Авторское свидетельство № 58148, яблоня Академик Казаков...	372
8 Авторское свидетельство № 40345, яблоня Былина.....	373
9 Авторское свидетельство № 53583, яблоня Вымпел.....	374
10 Авторское свидетельство № 37266, яблоня Красуля.....	375
11 Авторское свидетельство № 41966, яблоня Флагман.....	376
12 Авторское свидетельство № 43775, яблоня Фрегат.....	377
13 Акт о внедрении результатов исследований (закладка сада иммунными к парше сортами, экспериментальное хозяйство ВНИИГиСПР, Мичуринск-наукоград РФ).....	378
14 Акт о внедрении результатов исследований (ВНИИС).....	379
15 Акт о внедрении результатов исследований (закладка сада иммунными к парше сортами, ОАО «Дубовое»).....	380
16 Акт о внедрении результатов исследований (Планета садов плюс).....	381
17 Акт о внедрении результатов исследований (ФГБОУ ВО МичГАУ).	382
Список иллюстративного материала	
Рис. 1 Типичная кривая индуцированной флуоресценции хлорофилла.....	77
Рис. 2 Среднемесячные температуры июля, декабря и среднегодовая температура за годы исследований.....	85

Рис. 3 Отклонения годовой суммы осадков и суммы осадков вегетационного периода от среднемноголетних значений.....	86
Рис. 4 Среднесуточная температура воздуха летних месяцев 2010 года.....	87
Рис. 5 Годовой ход количества осадков в г. Мичуринске за период с 1998 по 2015 год.....	88
Рис. 6 Средняя степень повреждения изученных генотипов различных культур после зимы 2005-2006 гг.....	98
Рис. 7 Средняя степень повреждения тканей камбия и почек изученных сортов плодовых культур после промораживания со стандартной закалкой и без закалки, декабрь 2015 г.....	113
Рис. 8 Сравнительная степень повреждения изученных сортов и форм семечковых культур после естественной оттепели и последующего промораживания при $-27^{\circ}\text{C}$ , февраль 2008 года....	122
Рис. 9 Сравнительная степень повреждения изученных сортов косточковых культур после естественной оттепели и последующего промораживания при $-27^{\circ}\text{C}$ , февраль 2008 года..	123
Рис. 10 Влияние температуры проморозки на оптические свойства водных вытяжек побегов сорта яблони Веняминовское.....	141
Рис. 11 Влияние температуры проморозки на оптические свойства водных вытяжек побегов сорта яблони Гала.....	142
Рис. 12 Влияние температуры проморозки на оптические свойства водных вытяжек побегов сорта груши Бере желтая.....	143
Рис. 13 Влияние температуры проморозки на оптические свойства водных вытяжек побегов формы груши Г-4.....	143
Рис. 14 Повреждение плодов сорта Жигулевское в условиях засухи (август 2010 года).....	186
Рис. 15 Повреждение листового аппарата сорта Лобо в условиях засухи (август 2010 года).....	187
Рис. 16 Усредненные спектры отражения листьев яблони после моделирования обезвоживания (4 ч, 9000лк, $25^{\circ}\text{C}$ ).....	219
Рис. 17 Усредненные спектры отражения листьев яблони после моделирования теплового шока (0,5 ч, 9000 лк, $50^{\circ}\text{C}$ ).....	219
Рис. 18 Контрольные спектры пропускания водных вытяжек листьев яблони (листья из сада).....	220
Рис. 19 Влияние обезвоживания на спектры пропускания водных вытяжек листьев яблони (температура $+25^{\circ}\text{C}$ , 4ч, 9000 лк).....	221
Рис. 20 Влияние теплового шока на спектры пропускания водных вытяжек листьев яблони сорта Антоновка обыкновенная (температура $+50^{\circ}\text{C}$ , 0,5ч, 9000 лк).....	222
Рис. 21 Влияние теплового шока на спектры пропускания водных вытяжек листьев яблони сорта Гала (температура $+50^{\circ}\text{C}$ , 0,5ч, освещение 9000 лк).....	222

Рис. 22 Степень повреждения сортов и форм яблони в растворе хлорида натрия в зависимости от возраста растений.....	243
Рис. 23 Повреждение листовых пластинок сортов яблони Антоновка обыкновенная (слева) и Благовест в 0,07М растворе хлорида натрия.....	245
Рис. 24 Повреждение листовых пластинок сорта вишни Алмаз (слева) и Десертная Морозовой в 0,1М растворе хлорида натрия..	247
Рис. 25 Повреждение листовых пластинок сорта вишни Превосходная Веняминова в растворах различных солей: 1-хлорид калия; 2-хлорид натрия; 3-сульфат натрия; 4-хлорид кальция; 5-гидрокарбонат натрия (3 суток, изоосмотические концентрации, соответствующие раствору хлорида натрия концентрацией 0,1М).....	249
Рис. 26 Изменение величины относительной скорости транспорта электронов в листьях исходных форм вишни при воздействии засоления; опыт - 0,1М раствор хлорида натрия; контроль - дистиллированная вода; 48 часов.....	255
Рис. 27 Влияние раствора хлорида натрия на спектры отражения листьев яблони сорта Антоновка обыкновенная.....	255
Рис. 28 Влияние раствора хлорида натрия на спектры отражения листьев яблони сорта Гала.....	260
Рис. 29 Влияние раствора хлорида натрия на спектры отражения листьев яблони сорта Имант.....	260
Рис. 30 Влияние засоления на спектры пропускания водных вытяжек листьев яблони сорта Антоновка обыкновенная (температура +20°C, 3 суток).....	261
Рис. 31 Влияние засоления на спектры пропускания водных вытяжек листьев яблони сорта Имант (температура +20°C, 3 суток).....	262
Рис. 32 Влияние раствора хлорида натрия на прорастаемость семян и длину корешков проростков у сорта яблони Богатырь, 7 суток, раствор хлорида натрия 0,6%.....	267
Рис. 33 Плоды сорта яблони Академик Казаков.....	276
Рис. 34 Плоды сорта яблони Благовест.....	277
Рис. 35 Плодоношение сорта Былина.....	278
Рис. 36 Плоды сорта яблони Былина.....	279
Рис. 37 Плоды сорта яблони Вымпел.....	281
Рис. 38 Плоды сорта яблони Красуля.....	282
Рис. 39 Плоды сорта яблони Флагман.....	283
Рис. 40 Плоды сорта яблони Фрегат.....	284
Рис. 41 Плоды сорта яблони Чародейка.....	286

## ВВЕДЕНИЕ

Одной из главных детерминант, обуславливающих развитие инновационной модели плодородства, является сохранение высокой и стабильной продуктивности агроценозов в меняющихся условиях внешней среды. Существующий в настоящее время разрыв между биологическим потенциалом растений и их реальной продуктивностью препятствует решению глобальных задач, стоящих перед отечественным сельскохозяйственным производством по насыщению рынка высококачественными плодами. Так, по данным Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН (FAO) (<http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/E>), средняя урожайность яблони в 2013 году в России составила 8,4 т/га, в пяти же странах – лидерах указанный показатель колебался в пределах 45,2-53,8 т/га. В Канаде, стране сходной по климатическим условиям с Россией, урожайность в данный период превышала 24,6 т/га. Аналогичная закономерность наблюдается и по другим плодовым культурам: груше, вишне, сливе и др. Недостаточная эффективность плодородства в нашей стране наряду с социально-экономическими проблемами в значительной степени обусловлена низким адаптивным потенциалом возделываемых сортов и садовых агроэкосистем в целом. Неблагоприятные погодно-климатические условия, характерные для большей части территории России, выдвигают на первый план проблему сочетания высокого продукционного потенциала новых сортов с достаточным уровнем адаптации к дестабилизирующим воздействиям.

В последние десятилетия во многих, ранее относительно благополучных в этом отношении регионах, растения все чаще страдают от экстремальных воздействий низких или высоких температур, резких их колебаний, дефицита влаги, деградации почв. Разбалансированность климата проявляется в росте опасных гидрометеорологических явлений: наводнений и засух, волн жары и резких заморозков, шквальных ветров, сильных снегопадов. Данные наблюдений свидетельствуют о том, что на территории России число таких явлений каждый

год растет на 6,3%. Теперь они происходят практически каждый день – в два раза чаще, чем 15 лет назад (Доклад WWF России, 2008). Абиотические факторы все чаще не позволяют реализовать потенциал продуктивности плодовых растений, что влечет за собой снижение эффективности их выращивания и финансовые потери производителей. В этих условиях оценка и повышение устойчивости возделываемых генотипов к термическим стрессорам, недостатку влаги, загрязнению или засолению субстрата являются одними из важнейших приоритетов селекции.

**Актуальность темы исследования.** Абиотические стрессоры являются главным ограничителем продуктивности в мировом сельском хозяйстве. Имеются оценки (Bray et al., 2000; Shanker, Venkateswarlu, 2011), что из-за них теряется 50-82% потенциального урожая. А.А. Жученко (2001) также отмечает, что лишь около 10% пашни в мире свободны от действия стрессовых факторов, их воздействие является главной причиной 2-3 и более кратных различий между потенциальной и реальной урожайностью сельскохозяйственных культур. От недобора урожая по причине экстремальных климатических явлений специализированные предприятия терпят весьма ощутимые финансовые убытки (Егоров, 2006). Стабильность плодоношения, полнота проявления хозяйственно-ценных признаков плодовых растений определяется генетически обусловленной адаптивностью к экстремальным погодным условиям (Жученко, 2001; Седов, 2005). Как отмечает В.И. Кашин (1994, 2000) оценка физиологического состояния культурных растений в экологических условиях региона позволяет сформировать оптимальный сортимент плодовых культур с комплексом ценных признаков, при этом особого внимания заслуживает сумма наследственно обусловленных факторов как детерминанта биологического потенциала растительного организма.

В условиях постоянного роста стрессорной нагрузки на садовые агроэкосистемы ведущая роль в создании новых интегрированных систем производства плодов принадлежит селекции. При этом успешное решение задач, стоящих перед селекционерами, неразрывно связано с оптимизацией и

использованием в практической работе наиболее эффективных методов оценки генетического потенциала исходных форм и гибридного материала по признакам устойчивости к абиотическим стрессорам.

Решение этих актуальных проблем позволит повысить производительность селекционного процесса и создать новое поколение высокоадаптивных сортов с повышенным потенциалом продуктивности.

Актуальность темы исследования подтверждается включением этого направления в Государственные научно-технические программы 15070.6827001121.06.8.001.6, 15070.6827002213.06.8.001.9, «Программу фундаментальных научных исследований в Российской Федерации на долгосрочный период 2013-2020 годы (номер государственной регистрации 11412197006)», а также поддержкой, оказанной работе Российским фондом фундаментальных исследований в рамках грантов № 09-04-99142 р\_офи; № 09-04-99101 р\_офи; 11-04-96610-р\_юг\_ц.

**Степень разработанности темы исследования.** Отечественные и зарубежные исследователи отмечают, что абиотические стрессоры наносят огромный экономический ущерб садоводству и являются одной из основных причин, нарушающих динамику воспроизводственных процессов в отрасли (Соловьева, 1988; Кичина, 1993, Радугин, 1996; Савельев, 1998; Егоров, 1999; Жученко, 2001; Принева, 2005; Седов, 2005; Причко, 2006; Эчеди, 2006; Warner, Nickerson, 1996; Palonen, Buszard, 1997 и др.)

Значительному прогрессу в селекции плодовых культур на адаптивность к абиотическим стрессорам способствовали работы по выявлению механизмов генетического контроля и закономерностей наследования признаков устойчивости плодовых растений к абиотическим стрессорам (Яковлев, 1995; Долматов, 1999; Еремин, 1999; Артюх, 2005; Савельев, 2005; Седов, 2005, 2011; Козловская, 2008, 2015; Ульяновская, 2009; Савельев и др., 2010; Резвякова, 2015; Савельева, 2016; Chevreau, 2002; Seki et al., 2002; Tartarini, Sanasavini, 2003; Bray,

2004; Bartels, Sunkar, 2005; Wisniewski et al., 2008; Witcombe et al., 2008; Pereira-Lorenzo et al., 2009; Velasco et al., 2010; Brown, 2012; Bassett, 2013 и др.)

На основе проведенных генетико-селекционных исследований к настоящему времени создан ряд новых высокопродуктивных зимостойких, жаро- и засухоустойчивых сортов плодовых культур (Яковлев, 1995; Долматов, 1999; Жуков, 2000; Еремин, 2003; Морозова и др., 2004; Седов, 2005; 2007; 2011; Калинина, 2008; Савельев и др., 2009; Савельев, Савельева, Юшков, 2009; Седов, Красова, Долматов, 2011; Котов, 2010; Седов и др., 2014; Ульяновская, 2009; Егоров, 2013; Козловская, 2008, 2015 и др.). Вместе с тем сохраняют свою актуальность работы, направленные на дальнейшую оптимизацию сортимента на базе наукоемких селекционных технологий, основу которых могут составить методы надежной и оперативной оценки исходных форм и гибридного материала.

#### **Цель и задачи исследований.**

Цель исследований: физиологическое обоснование и оптимизация методов диагностики генетического потенциала устойчивости исходных форм плодовых растений к абиотическим стрессорам, создание новых высокоадаптивных генотипов с повышенной продуктивностью и улучшенным качеством плодов.

Задачи исследований:

- изучить особенности влияния абиотических стресс-факторов на физиологические характеристики различающихся по устойчивости сортов и форм плодовых растений, выявить диагностические показатели, наиболее тесно взаимосвязанные с адаптивным потенциалом генотипа;
- усовершенствовать методы дифференциации исходных форм и гибридных семян по степени устойчивости к абиотическим стрессорам, основанные на диагностике физиологических показателей;
- определить потенциал устойчивости исходных форм и гибридных семян к экстремально низким и высоким температурам, обезвоживанию, засолению;

- провести оценку общей и специфической комбинационной способности исходных форм и родительских пар, выделить генисточники и доноры признаков высокой адаптивности;

- создать новые высокопродуктивные сорта с высоким качеством плодов, повышенным уровнем устойчивости к стрессорам, провести оценку их экономической эффективности.

**Научная новизна.** Впервые предложены новые методические приемы оценки адаптивного потенциала плодовых растений, базирующиеся на выявленных корреляционных зависимостях между отдельными физиологическими показателями и устойчивостью к абиотическим стрессорам.

Разработана методика интегральной оценки зимостойкости плодовых растений с учетом различной физиологической ценности отдельных тканей и почек по комплексу компонентов, основанная на определении степени сходства изученных генотипов с моделью идеального сорта.

Выявлены закономерности и характер взаимодействия генов при наследовании зимостойкости, засухо- и жароустойчивости, солевыносливости, определены эффекты комбинационной способности.

С использованием разработанных и оптимизированных методов проведена оценка генетического потенциала ряда сортов и форм яблони, груши, вишни, черешни, сливы и абрикоса по комплексу компонентов зимостойкости, устойчивости к поздневесенним заморозкам, жаро- и засухоустойчивости, солевыносливости, выделены и созданы новые высокоадаптивные генотипы.

Внесены в Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию (в соавторстве) 8 новых высокоадаптивных сортов яблони (Красуля, Чародейка, Былина, Академик Казаков, Благовест, Вымпел, Флагман, Фрегат) с высокой продуктивностью и улучшенным качеством плодов.

**Теоретическая значимость.** Получены новые знания по закономерностям наследования важнейших признаков, формирующих адаптивный потенциал

растения, особенностям и характеру взаимодействия генов, определена комбинационная способность ряда исходных форм.

Предложена система диагностических показателей для оценки адаптивного потенциала плодовых растений, базирующаяся на изучении физиологических процессов и позволяющая эффективно выделять наиболее устойчивые генотипы при подборе родительских пар и изучении гибридного материала.

Разработана методика, основанная на анализе оптических характеристик водных вытяжек листовых пластинок и однолетних побегов, для количественной оценки устойчивости плодовых растений к морозам, обезвоживанию, перегреву и засолению. Выявлено влияние естественных и искусственно смоделированных дестабилизирующих факторов абиогенной природы на динамику физиологических характеристик растений (водный режим, фотосинтетическая активность, спектры отражения и пропускания).

Получены (в соавторстве) 2 патента на изобретения: «Способ оценки зимостойкости плодовых растений», «Способ оценки степени повреждений плодовых растений морозами».

**Практическая значимость.** Проведена комплексная сравнительная оценка устойчивости ряда сортов и форм семечковых (яблони, груши) и косточковых (вишни, сливы, абрикоса, черешни) культур к наиболее вредоносным абиотическим стрессорам. Выделены генисточники и доноры с высоким адаптивным потенциалом.

В результате проведенных исследований создано (в соавторстве) 8 высокопродуктивных, устойчивых к стрессорам сортов яблони (Академик Казаков, Благовест, Былина, Вымпел, Красуля, Чародейка, Флагман, Фрегат). Они внесены в Государственный реестр селекционных достижений, на них выдано 6 авторских свидетельств и 4 патента.

Новые сорта переданы для дальнейшего изучения и использования в научные учреждения и специализированные садоводческие предприятия Тамбовской области (ФГБНУ ВНИИС им. И.В. Мичурина, ФГБНУ ВНИИГиСПР, АО

«Дубовое», ООО «Планета садов плюс»). В научно-производственном отделе ФГБНУ ВНИИГиСПР новыми сортами нашей селекции заложены экспериментально-производственные насаждения (50 га).

В 2012 году новые высокопродуктивные сорта яблони Благовест, Вымпел, Былина, Флагман были использованы при закладке сада в АО «Дубовое» – садоводческом предприятии Тамбовской области (11,3 га).

Методические рекомендации, разработанные (в соавторстве) по результатам исследований, нашли отражение в научно-исследовательской работе и образовательном процессе ФГБОУ ВО Мичуринский ГАУ.

**Методология и методы исследования.** Методологической основой диссертационной работы являлся системный анализ в планировании и проведении исследований в области генетики, селекции, физиологии плодовых растений. При выполнении лабораторных и полевых экспериментов применялся комплексный подход, использовались как общепринятые, так и оригинальные, запатентованные нами, методы исследований.

В качестве теоретической и информационной базы диссертационного исследования использовались научные труды и разработки ведущих отечественных и зарубежных авторов, материалы конференций, электронные ресурсы, данные официальных организаций.

Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью пакетов прикладных компьютерных программ Microsoft Office Excel 2010 и STATISTIKA 6.0 for Windows.

**Положения, выносимые на защиту:**

- адаптивный потенциал устойчивости сортов плодовых культур к абиотическим стрессорам (зимостойкости по компонентам, устойчивости к поздневесенним заморозкам, солевыносливости, жаро- и засухоустойчивости);
- характер влияния абиотических стрессоров во время вегетации и периода перезимовки на динамику физиологических показателей растений;

- закономерности наследования признаков устойчивости к абиотическим стрессорам гибридным потомством при селекции на адаптивность;

- повышение устойчивости растений к негативному воздействию абиотических факторов путем выделения и создания источников и доноров важнейших адаптивных признаков, новых адаптивных сортов с высоким уровнем продуктивности, улучшенным качеством плодов и повышенной экономической эффективностью возделывания.

**Степень достоверности и апробация результатов исследования.** Достоверность результатов проведенных исследований подтверждается изучением основных литературных источников по анализируемой проблеме, постановкой необходимого числа экспериментов и репрезентативным объемом экспериментальных данных, применением современных методик проведения опытов. Они соответствуют поставленным задачам, воспроизводимы и подтверждены статистическим анализом.

Результаты исследований были представлены и доложены на 16 региональных и всероссийских (Мичуринск, 2001, 2002, 2003, 2009, 2010, 2011; Голицино, 2002; Тамбов, 2003; Нижний Новгород, 2003; Астрахань, 2006; Екатеринбург, 2005; Нальчик, 2006; Челябинск, 2006; Орел, 2007; Пенза, 2008; Самара, 2011) и 21 международных научных форумах, симпозиумах и конференциях (Орел, 2001, 2003, 2005, 2009, 2015; Тамбов, 2002; Белгород, 2004; Краснодар, 2004; Астрахань, 2006; Самохваловичи, 2007, 2009, 2010, 2011, 2013, 2015; Казань, 2009; Мичуринск, 2009, 2014; Брянск, 2011, Варшава, 2011, Прага, 2013)

**Публикации материалов исследований.** По материалам диссертации опубликована 121 научная работа с долей автора объемом 15,5 п. л., в том числе: 2 монографии, 2 каталога, 1 методические рекомендации (в соавторстве), 27 статей (в соавторстве) в журналах, рекомендуемых ВАК РФ.

Получены 2 патента РФ (в соавторстве) на изобретения. Внесены в Государственный реестр селекционных достижений 8 высокоадаптивных сортов

яблони (в соавторстве). На созданные генотипы получено 4 патента и 6 авторских свидетельств (в соавторстве).

**Личный вклад автора.** Планирование и выполнение опытов, создание гибридного фонда, проведение гибридизаций, учётов, анализ и интерпретация экспериментальных данных, математическая обработка результатов выполнялись автором лично. Соискателю принадлежит теоретическое обобщение полученных результатов, их оформление и публикация в научных изданиях, написание текста диссертации, им сформулированы выводы и практические рекомендации. Помощь и участие сотрудников в выполнении исследовательской работы отражены в совместных публикациях.

**Объем и структура диссертации.** Диссертационная работа состоит из введения, 6 глав, заключения, рекомендаций для производства и селекции, включает 70 таблиц, 41 рисунок и 17 приложений. Объем работы составляет 382 страницы компьютерного текста. Список литературы содержит 583 источника, из них 182 – иностранных авторов.

Автор выражает глубокую благодарность за помощь в проведении исследований и подготовке диссертации научному консультанту академику РАН, доктору с.-х. наук, профессору Н.И. Савельеву.

Автор выражает искреннюю признательность и благодарит за помощь сотрудников и лаборантов лабораторий физиологии и биохимии, частной генетики и селекции, генофонда Селекционно-генетического центра ВНИИГиСПР им. И.В.Мичурина, принимавших участие в работе.

## 1 СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА. СЕЛЕКЦИЯ ПЛОДОВЫХ КУЛЬТУР НА УСТОЙЧИВОСТЬ К АБИОТИЧЕСКИМ СТРЕССОРАМ

Усиливающаяся нестабильность климата все более непредсказуемо сказывается на мировом сельскохозяйственном производстве и рынке продовольствия. Концепция устойчивого ведения сельского хозяйства, разработанная Продовольственной и сельскохозяйственной организацией ООН (ФАО) (<http://www.fao.org/sustainability/frameworks-approaches>), предусматривает в качестве одного из ведущих принципов адаптацию и формирование устойчивости сельскохозяйственных систем к изменениям климата на различных уровнях, т.е. устойчивость генотипов к внешним воздействиям рассматривается как важнейший фактор эффективности производства. Главным ограничителем продуктивности в мировом сельском хозяйстве являются абиотические стрессоры. При этом успешным развитие растения может быть только при наличии в нём всех необходимых составляющих адаптации, так как они не заменяют один другого (Кичина, 2011).

Во многих регионах России погодная и климатическая составляющая вариабельности величины, качества и себестоимости урожая сельскохозяйственных культур достигает 60-80% (Жученко, 1980). Решение проблемы продовольственной безопасности страны, устойчивое развитие сельского хозяйства в значительной степени зависит от развития селекции и семеноводства, а вклад селекции в повышении урожайности за последние десятилетия оценивается в 30-70 % и с учетом изменяющегося климата роль её будет возрастать. (Жученко, 2009). По данным ФАО увеличение производства сельскохозяйственных культур в течение последнего столетия примерно на 50% было обеспечено за счет селекции, в то время как остальная часть повышения урожайности достигнута за счет улучшения технологических операций. В ближайшем будущем, в связи с быстрым развитием таких наук как молекулярная

биология, селекционеры обеспечат еще больший вклад в обеспечение продовольственной безопасности ([www.fao.org/3/a-at913e.pdf](http://www.fao.org/3/a-at913e.pdf)). А.П. Луговской с сотрудниками (2004) также отмечают, что ранее вклад агротехники и селекции в повышение урожая в плодоводстве составлял по 50%, сейчас же на генетико-селекционные технологии приходится 80-95%.

В настоящее время требуются сорта, способные хорошо переносить местные условия и давать при этом большие урожаи (Кушниренко и др., 1987). За последнее время отечественными и зарубежными селекционерами создан ряд новых высокопродуктивных сортов плодовых культур, соответствующих современным потребностям производства, в том числе и по устойчивости к абиотическим стрессорам. За прошедшие 10 лет в Госреестр селекционных достижений введено 150 новых сортов яблони (37,5% от общего количества), 43 – груши (28,5%), 29 – вишни (31,5%), 32 – черешни (44,4%), 24 – сливы (35,8%), 30 – абрикоса (46,9%) (Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию в производстве, 2015). При этом ведущие селекционеры России высказывают мнение, что создать идеальный сорт невозможно, так как представление о нем довольно быстро меняется, но стремиться к этому следует (Кичина, 2011; Седов, 2013). Многие сорта, устойчивые к морозам, обезвоживанию, высоким температурам, могут выращиваться сейчас в областях, которые ранее были непригодными для плодоводства.

Однако остаются в Госреестре и сорта, включенные в него 30-60 лет назад – более 15% сортов яблони и груши, около 14% – вишни и черешни, 19% – сливы допущены к использованию в сороковые-семидесятые годы прошлого века. Они не обладают достаточной устойчивостью к воздействию изменившихся за прошедшее время лимитирующих факторов и не могут успешно использоваться в современных технологических системах производства плодов. Так, академик Е.Н. Седов (2013) отмечает, что теряют свое моделирующее значение такие широко известные сорта яблони, сыгравшие свою положительную роль, как

Антоновка обыкновенная, Пепин шафранный, Синап северный, Бабушкино, Анис серый, Осеннее полосатое, Грушовка московская, Папировка и др.

Таким образом, сохраняют свою актуальность исследования, направленные на дальнейшую оптимизацию сортимента на базе наукоемких селекционных технологий, основу которых могут составить методы надежной и оперативной оценки исходных форм и гибридного материала.

### **1.1 Влияние абиотических стрессоров на плодовые растения**

Анализ погодных и почвенных условий территории нашей страны позволяет сделать вывод, что для значительной ее части характерны крайне неблагоприятные, экстремальные для растений условия, а обширные территории являются, так называемыми, районами негарантированного урожая (Максимов, 1965). Отмечается, что по сравнению со странами Западной Европы и США биоклиматический потенциал территории России в 2,4-3,2 раза ниже (Методические указания по проведению комплексного мониторинга плодородия почв земель сельскохозяйственного назначения, 2003). Климатозависимую составляющую продуктивности растениеводства в России определяют четыре агроклиматических условия - в порядке убывания значимости: увлажненность, теплообеспеченность, термические условия холодного периода, континентальность климата. Наблюдаемое в настоящее время изменение климата ведет к изменению всех этих связанных между собой условий. Изменение каждого из них есть фактор, детерминирующий продуктивность сельскохозяйственных растений (Сиротенко и др., 2007; Оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации, 2008). Поэтому для условий нашей страны особенно важно повышение устойчивости растений к абиотическим стрессорам путем выделения и создания наиболее адаптивных генотипов. Центральной проблемой экологической физиологии растений XXI века станет изучение поведения

растения в нестабильной среде (Мокроносков, 2000). Как отмечает А.А. Жученко (2001) основным критерием уровня адаптации культурных растений является обеспечение высокого количества и качества урожая.

Серьезно нарушают нормальное протекание воспроизводственных процессов в отрасли плодоводства экстремальные факторы зимнего периода. Сильные морозы и резкие колебания температуры наносят промышленному садоводству нашей страны с момента его зарождения и до наших дней огромный экономический ущерб. Значительную опасность представляют и частые в последнее время продолжительные периоды аномальных оттепелей с последующими резкими снижениями температуры, а также заморозки поздней весной во время цветения.

Исследователями накоплено много фактического материала о вредоносности стрессов, связанных с холодовым воздействием. Отмечается, что на протяжении последних полутора веков плодовые растения повреждались в зимний период примерно каждые 6-7 лет (Кашин, 2002). Имеются многочисленные сведения о существенном ущербе от повреждений или гибели надземной части плодовых деревьев на значительных площадях территории России (Веньяминов, Заец, 1944; Мичурин, 1948; Туманов, 1955; Метлицкий, 1956, 1960; Лобанов, Шадрин, 1982; Пронин, 1982; Косякин, 1983; Соловьева, 1988; Савельев, 1998; Егоров, 1999; Принева, 2005; Седов, 2005; Причко, 2006; Эчеди, 2006) и других стран (Кеммер, Шульц, 1958; Warner, 1982; Embree, 1984; Coleman, Easterbrooks, 1985; Quamme, 1987; Warner, Nickerson, 1996; Palonen, Buszard, 1997). В результате морозов зимы 2005/2006 гг. в садоводческих хозяйствах Тамбовской области различных форм собственности вымерзло более трети всех плодовых насаждений. Аномальные морозы температуры вызвали серьезные повреждения и гибель деревьев в насаждениях яблони, груши, вишни и, особенно, абрикоса, сливы, черешни, алычи. (Савельев, Юшков, Кружков, 2011).

Одними из наиболее распространенных и вредоносных факторов, лимитирующими продуктивность плодовых растений, являются недостаток влаги

и высокие температуры в вегетационный период. Так, в настоящее время засухам подвержены около 26% пахотных земель нашей планеты (Жученко, 2001). В последнее тридцатилетие XX - начала XXI века обширные общие засухи (атмосферная и почвенная одновременно) на территории России отмечались в 1972, 1975, 1979, 1981, 1995, 1998 и 2002 гг. Засухи 1975 и 1981 гг. охватили все зернопроизводящие районы страны и не имели аналогов с 1891 г. ([www.meteorf.ru](http://www.meteorf.ru)). Экстремальная засуха в центральной части России в 2010 г. вызвала полную потерю урожая у большинства сортов плодовых культур. Летние повреждающие факторы внешней среды не приводят к наглядной гибели растения (как это делает мороз), однако ослабляют растение и делают его более уязвимым ко многим другим факторам (Сазонов, Евдокименко, Кулагина, 2012).

В складывающейся ситуации перед селекционерами стоит задача повышения адаптивного потенциала агроценозов на основе создания новых, экологически пластичных генотипов, в меньшей степени зависящих от погодных флуктуаций.

Согласно очередному докладу межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК, 2008) экстремальные суточные максимальные температуры, наблюдаемые раз в 20 лет (т.е. величина, которая превышалась в среднем только один раз в период 1981-2000 гг.), возрастут, вероятно, почти на 2-3°C к середине XXI века и почти на 2-5°C к концу XXI века.

Глобальных масштабов достигает в настоящее время проблема постоянного увеличения доли засоленных почв в общем земельном фонде планеты. Мировые ежегодные потери в сельскохозяйственном производстве от засоления почв составляют свыше 12 миллиардов долларов США, причем наблюдается их постоянный рост (Shabala, 2013). Хотя количество подверженных засолению земель (около 900 млн. га) известно неточно, эта проблема представляет собой угрозу для сельского хозяйства (Flowers, Yeo, 1996).

Засоленные почвы довольно широко распространены на территории России, особенно на Северном Кавказе, в Нижнем Поволжье, в степных зонах Дона, Западной Сибири и ряде других регионов. Из-за неконтролируемого орошения,

недостаточности мелиоративных мероприятий, антропогенного загрязнения их общая площадь также постоянно растет и составляет в настоящее время по разным оценкам 13-16 млн. га (Строгонов, 1962; Удовенко и др., 1976; Радугин, 1996; Жученко, 2001).

Федеральной целевой программой "Развитие мелиорации земель сельскохозяйственного назначения России на 2014 - 2020 годы", 2013) предусмотрен ввод в эксплуатацию до 851 тыс. га земель за счет реконструкции, технического перевооружения и строительства новых мелиоративных систем. В настоящее время на значительной части мелиорируемых земель, занимающих в России свыше 3,5 млн. га, наблюдается неудовлетворительное состояние, вызванное, в том числе, вторичным засолением и осолонцеванием, которым подвержено 364 тыс. га (Концепция Программы, 2010). В связи с высокой вероятностью нарушения ионного баланса при расширении систем орошения, очевидно, что актуальность проблемы повышения солеустойчивости плодовых растений будет возрастать.

Механизм генетического контроля и закономерностей наследования признаков устойчивости плодовых растений к абиотическим стрессорам изучен недостаточно. На модельных или однолетних сельскохозяйственных культурах проведены исследования, посвященные выявлению генов, отвечающих за передачу сигналов при стрессе или изменения в метаболизме. Они показали, что признаки стрессоустойчивости преимущественно являются количественными, что затрудняет селекцию на них. Реакция на абиотические стрессоры предполагает синтез таких важных для метаболизма соединений, как осмолиты и регуляторные белки, участвующих в передаче сигнала либо повышающих устойчивость к неблагоприятным условиям. В последние годы выявляется все большее число генов, которые выступают посредниками в ответах на стресс. (Ciarmiello et al., 2011).

Исследователями описано более 500 генов, которые с различной степенью вероятности кодируют белки, непосредственно участвующие в биохимических,

физиологических и морфологических адаптивных изменениях индуцированных холодом, засухой и засолением. (Seki et al., 2002; Bray, 2004; Bartels, Sunkar, 2005; Witcombe et al., 2008).

У плодовых культур большая часть идентифицированных генов контролирует морфологические признаки, устойчивость к болезням, качество, время созревания и биохимический состав плодов, особенности роста, самонесовместимость (Яковлев, 1992, 1995; Еремин и др., 1993; Alston, et al., 2000; Жуков, Никифорова, 2002; Смирнов и др., 2002; Chevreaux, 2002; Tartarini, Sanasavini, 2003; Pereira-Lorenzo et al., 2009; Velasco et al., 2010; Brown, 2012). Из генов, кодирующих механизмы адаптации у яблони удалось локализовать ген MdPIP1, играющий важную роль в поддержании гомеостаза воды в условиях осмотического стресса (Hu et al., 2003). Также известны гены, связанные с индукцией биохимического ответа яблони на водный дефицит (Wisniewski et al., 2008; Bassett, 2013). К. Бассетом (2013) сформирован список потенциальных генов, контролирующих реакцию на относительно долгосрочную засуху, которые представляют интерес для селекции из-за их очевидной ассоциации с засухоустойчивостью.

Новые возможности в селекции яблони открылись после расшифровки генома и секвенирования 57386 генов у сорта Голден Делишес (Velasco et al., 2010). В их числе были идентифицированы гены, контролирующие устойчивость к болезням, аромат и вкус плодов, реакцию на условия окружающей среды и др. Установлено, что из общего количества генов 1246 участвуют в биосинтезе летучих ароматических соединений, пигментов, антиоксидантов и сорбитола, а 992 связаны с формированием устойчивости.

Таким образом, литературные источники свидетельствуют, что абиотические стрессоры наносят огромный экономический ущерб садоводству и являются одной из основных причин, нарушающих динамику воспроизводственных процессов в отрасли. Несмотря на положительные результаты, достигнутые отечественными и зарубежными исследователями по решению проблемы

повышения стрессоустойчивости растений, остается недостаточно изученным широкий спектр вопросов. В связи с этим сохраняется необходимость в продолжении исследований, направленных на выявление механизмов генетического и биохимического контроля признаков, связанных с формированием адаптивного потенциала, и созданию генотипов с минимальной чувствительностью к дестабилизирующим воздействиям абиотической природы.

## **1.2 Перспективы использования физиолого-биохимических показателей для диагностики фитостресса**

Для характеристики процессов, протекающих в растительном организме, как неспецифический ответ на угнетающие факторы в литературных источниках часто используются термины «стресс» и «стрессовое воздействие». Важнейший вклад в развитие концепции стресса внес канадский исследователь Ганс Селье при изучении физиологических и психологических реакций организма человека на негативные воздействия. При этом он использовал понятие «общий адаптационный синдром» (Selye, 1936), а сам термин «стресс» стал употребляться гораздо позднее. В его описании стресс – совокупность неспецифических изменений, возникающих в организме под влиянием неблагоприятных или повреждающих факторов. Выделено три этапа физиологических реакций организма на стресс (Селье, 1979):

А. Реакция тревоги. Организм меняет свои характеристики, будучи подвергнут стрессу. Но сопротивление его недостаточно, и если стрессор сильный может наступить смерть.

Б. Фаза сопротивления. Если действие стрессора совместимо с возможностями адаптации, организм сопротивляется ему. Признаки реакции тревоги практически исчезают, уровень сопротивления поднимается значительно выше обычного.

В. Фаза истощения. После длительного действия стрессора, к которому организм приспособился, постепенно истощаются запасы адаптационной энергии. Вновь появляются признаки реакции тревоги, но теперь они необратимы, и индивид погибает.

Понятие стресс в физиологии растений имеет свою специфику. При переносе теории стресса на растительные организмы комплекс метаболических перестроек при угнетающих нагрузках у растений был назван фитострессом (Генкель, 1982). Выделены фазы фитостресса, для них предложены различные термины, характеризующие сходные процессы: раздражение, повреждение, адаптация или гибель (Удовенко, 1977); реакция, адаптация (закаливание) и повреждение (Генкель, 1982); получение стрессорного сигнала, стрессорный ответ и результат стрессорного воздействия (Minocha et al., 2014). Не следует считать стрессом любую ситуацию, где внешние факторы ограничивают скорость производства сухого вещества растения ниже его генетического потенциала (Grime, 1979).

Х. Джонс и М. Джонс (1989) рекомендуют употреблять термин «стресс» в физиологии растений в соответствии с Кратким оксфордским словарем английского языка (Shorter Oxford English Dictionary, 1983, цит. по Jones, Jones, 1989) как «непреодолимое давление некоторой враждебной силы или влияния», которое подавляет нормальное функционирование систем. Использование этого термина авторы рекомендуют ограничить описанием причинно-следственных взаимодействий, а не реакций.

В настоящее время предложено значительное количество методик диагностики степени устойчивости плодовых растений к негативным абиотическим воздействиям, базирующихся преимущественно на результатах полевого мониторинга или лабораторном моделировании стрессовых воздействий (Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур, 1995; Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур, 1999). В основе большинства из них, как правило, лежит оценка

продуктивности или повреждаемости – финальных последствий воздействия стрессоров.

Однако многие существующие методы недостаточно чувствительны на ранних этапах воздействия и требуют большого количества времени, особенно при массовой оценке гибридного материала. В этой связи для решения задач, стоящих перед селекционерами, перспективным представляется поиск новых методических подходов к оценке функционального состояния растений, основанных на кинетике протекающих физиолого-биохимических процессов при отсутствии внешних симптомов на начальном этапе стресса.

Большинство исследователей признает, что наиболее точную и полную характеристику об устойчивости сорта способна дать лишь полевая оценка растений, основанная на сравнении продуктивности в оптимальном и стрессовом состоянии (депрессии урожая) или степени выживаемости растений. Однако в условиях полевого опыта трудно оперативно оценить зимостойкость сорта условиям в связи с невозможностью контролировать интенсивность и экспозицию повреждающего фактора.

Некоторых недостатков полевых методов лишены вегетационные методы, проводимые в искусственно контролируемых условиях. Их главное преимущество – возможность моделирования воздействия одного изучаемого фактора в необходимой дозе. Но в отличие от однолетних культур, применительно к плодовым возможности подобных методик ограничены. В связи с этим, значительный интерес для практического использования при оценке функционального состояния генотипов в селекции на устойчивость представляет регистрация динамики лабильных биофизических и биохимических показателей в лабораторных условиях. Неизбежным последствием воздействия стрессовых факторов на растительный организм является корректировка процессов метаболизма, направленных на снижение ущерба и репарацию повреждений. Интенсивность этих процессов зависит, в том числе и от уровня адаптации к стрессору конкретного генотипа. Для определения критериев устойчивости

стремятся из сложного изменяющегося комплекса характеристик выбрать те, которые в большей степени отражают повреждения испытуемого организма (Веселова, Веселовский, Чернавский, 1993). Понимание механизма биохимического ответа растений на негативные воздействия может иметь важное значение для целостного восприятия закономерностей адаптации при диагностике устойчивости.

В.Г. Леонченко с сотрудниками (2007) указывают на необходимость выявления механизмов повреждения, репарации и адаптации при стрессовом воздействии, при диагностике степени устойчивости растений к неблагоприятным факторам, и разработке методики ее проведения. Суть универсальных подходов к этой проблеме базируется на определении реактивности организма на действие любого фактора, мобильности физиолого-биохимических процессов, скорости восстановления физиологических параметров и др. (Николаевский, 1981). Э.А.Гончаровой (2011) сформулированы требования, наиболее существенные для реального использования того или иного лабораторного метода диагностики:

- дифференцирующая способность метода, обуславливаемая тем, насколько достоверно и четко удастся разделить близкородственные объекты (сорта одной культуры или даже одного экотипа, растения из одной сортовой популяции) по уровню устойчивости;

- достоверность оценки с помощью метода, которая зависит от того, насколько сильно коррелирует с истинной устойчивостью растений, физиологический признак, лежащий в основе используемого диагностического приема;

- присутствие в методике количественного критерия учета, пригодного для точного инструментального измерения, что исключает элемент субъективизма;

- техническая база метода, которая порой ограничивает саму возможность его использования в том или ином учреждении;

- трудоемкость, длительность оценки и пропускная способность метода, в значительной мере определяющие его применимость либо для массовой диагностики больших наборов сортов, либо только для характеристики ограниченного числа объектов.

При внедрении метода оценки устойчивости встает задача поиска таких экспериментальных условий, в которых генотипы различались по интересующему признаку с максимальной достоверностью, а критерий разделения генотипов был функцией отклика при подборе оптимальных дифференцирующих условий; чаще всего в качестве основного количественного критерия сравнения методов используют коэффициент корреляции с данными, полученными контрольным методом (Федулов, 2015).

В последнее время накоплены многочисленные данные, что механизм защиты растений от различных абиотических стрессов имеет как общие, так и уникальные элементы (Титов и др., 1983; Кузнецов, 2001; Чиркова, 2002; Кузнецов, Дмитриева, 2006; Таланова, 2009; Гончарова, 2011; Vaahtera, Brosche, 2011; Медведев, 2012). Общие компоненты в реакции живых систем на различные абиотические стрессоры детерминированы сходными молекулярными процессами, лежащими в основе индукции защитных ответов. Они включают в себя увеличение активных форм кислорода, гормонов, таких как салициловая кислота, жасмоновой кислоты, абсцизовой кислоты, этилена и др. (Hirayama, Shinozaki, 2010).

Развитие физиологии устойчивости растений требует лучшего понимания природы начальных (первичных) изменений в клетке и организме при экстремальных ситуациях, поскольку актуальным стало создание физиологических экспресс-приемов диагностики. (Веселова, Веселовский, Чернавский, 1993).

К первичным неспецифическим процессам, происходящим в клетках растений при действии любых стрессоров, относятся:

- повышение проницаемости мембран, деполяризация мембранного потенциала плазмалеммы;

- вход ионов кальция в цитоплазму из клеточных стенок и внутриклеточных компартментов (вакуоль, эндоплазматическая сеть, митохондрии).

- сдвиг pH цитоплазмы в кислую сторону;

- активация сборки актиновых микрофиламентов цитоскелета, в результате чего возрастает вязкость и светорассеяние цитоплазмы;

- усиление поглощения кислорода, ускоренная трата АТФ, развитие свободнорадикальных процессов;

- повышение содержания пролина, который может образовывать агрегаты, ведущие себя как гидрофильные коллоиды и способствующие удержанию воды в клетке;

- активация синтеза стрессовых белков;

- усиление активности протонной помпы в плазмалемме, препятствующей неблагоприятным сдвигам ионного гомеостаза;

- усиление синтеза этилена и абсцизовой кислоты, торможение деления и роста, поглотительной активности клеток и других физиологических процессов, осуществляющихся в обычных условиях (Полевой, 1989).

Разнообразные по природе стрессовые факторы среды индуцируют универсальную (неспецифическую) ответную реакцию растений, включающую в себя изменения в эндогенной гормональной системе, активности трансляционного аппарата (Шакирова, 2001). Переход клетки в состояние повышенной устойчивости при стрессе включает ряд защитных и приспособительных механизмов: возрастает интенсивность синтеза антиоксидантов и ферментов, происходит накопление стресс-белков (Веселовский, Веселова, 1998). А.П. Веселов с сотрудниками (2007) также отмечает общность реакций растительных организмов на слабые и сверхслабые воздействия, что свидетельствует о едином механизме его инициации, реализующемся через клеточные мембраны.

Процесс адаптации растений к любому неблагоприятному фактору может быть условно разбит на две основные стадии: стресс-реакцию и долговременную (специализированную) адаптацию (Кузнецов, Дмитриева, 2006). На этапе стресс-реакции функционируют защитные (неспециализированные) механизмы, которые быстро формируются в ответ на действие повреждающих факторов и обеспечивают кратковременное выживание организма, а также инициируют формирование более надежных специализированных механизмов адаптации.

Одним из ключевых признаков стрессового воздействия на молекулярном уровне является ускоренное производство активных форм кислорода, таких как синглетный кислород, супероксид, перекись водорода и гидроксильные радикалы. Взаимодействие этих соединений с рядом макромолекул клеточных органелл приводит к дисфункциям в метаболизме, нарушению структурной организации и гибели клетки (Asada, 1980; Гудковский, 1999; Владимиров, 2000; Гудковский, Каширская, Цуканова, 2005; Abogadallah, 2010; Jaspers, Kangasjärvi, 2010; Hasanuzzaman et al., 2012). Система антиоксидантной защиты клетки состоит из ферментов (супероксиддисмутаза, каталаза, различные формы пероксидаз), а также низкомолекулярных гидрофильных (аскорбат, глутатион) и гидрофобных (токоферолы, каротиноиды) соединений (Медведев, 2012). Активные формы кислорода могут образовываться в клетке и при нормальном метаболизме, но при их чрезмерном накоплении происходит негативное воздействие на нее (Гудковский, Каширская, Цуканова, 2005; Gechev et al., 2006).

В настоящее время окислительный стресс стал одной из фундаментальных проблем, количество публикаций, посвященных функционированию антиоксидантной системы, связи повышенного образования активных форм кислорода с повреждениями структуры макромолекул в клетках, приводящих к нарушению метаболизма клеток и даже к апоптозу, составляет десятки тысяч только за последние 2-3 года (Радюкина, 2015).

В ряде исследований показана возможность использования спектральных характеристик отражения в видимых и инфракрасных областях

электромагнитного излучения для диагностики стрессоров: дефицита воды, повышенных температур, ультрафиолетового излучения, загрязнителем почвы, нарушений минерального питания, биотических воздействий (Сагалович, Фальков, Царева, 2002; Андреева, Бузников, 2005; Канаш, Осипов, 2008; Якушев и др., 2010; Rock et al., 1994; Stone, Chisholm, Coops, 2001; Suarez et al., 2008; Zygielbaum et al., 2009; Gray, Dermody, DeLucia, 2010 и др.). Однако есть сведения и об ограниченной применимости данного метода при изучении древесных растений из-за значительного варьирования оптических характеристик (Curran, Kupiec, Smith, 1997; Sampson et al., 2000). А. Зигельбаум (2009) отмечает, что результаты многих исследований не могут использоваться в сельском хозяйстве из-за низкой точности.

Отечественными и зарубежными исследователями разработаны коэффициенты (вегетационные индексы), характеризующие отражательную способность листа, основанные на соотношении показателей отражения в отдельных участках спектра (Мерзляк и др., 2003; Кизеев, Мерзляк, Соловченко, 2010; Peñuelas et al., 1993; Peñuelas et al., 1995; Lichtenthaler, Gitelson, Lang, 1996; Gitelson, Merzlyak, 1997; Peñuelas, Barret, Fitella, 1995; A.A. Gitelson et al., 2002 и др.). Данные коэффициенты показали свою эффективность в контактных и дистанционных методах экологического мониторинга, оценке физиологического состояния насаждений. Их варьирование чаще всего связывают с пигментным составом или содержанием воды в листьях. Предложены и другие методики интерпретации динамики коэффициентов отражения – расчет наклона спектральной кривой в определенной области (Stone, Chisholm, Coops, 2001; Sims, Gamon, 2002), вычитание кривых (Жумарь, Яновская, 1994).

Значительно расширить арсенал средств используемых для диагностики устойчивости растений позволило создание методик, основанных на регистрации флуоресценции хлорофилла в фотосинтезирующих мембранах клеток (Карапетян, Бухов, 1986; Веселовский, Веселова, 1990; Корнеев, 2002; Papageorgiou, 1975; Krause, Weis, 1991; Baker, Rosenqvist, 2004). Флуоресцентные методы основаны на

том, что молекулы хлорофилла светособирающего комплекса выступают в роли биосенсора, чувствительного к угнетающим растению воздействиям. Поглощенная листом энергия света может утилизироваться тремя способами: стимулирование фотосинтеза (фотохимия), лишняя энергия может быть рассеяна в виде тепла или в виде флуоресценции. Эти процессы связаны так, что любое увеличение эффективности каждого приведет к уменьшению в выходе других двух. Следовательно, при измерении интенсивности флуоресценции хлорофилла может быть получена информация и об изменениях в эффективности фотохимии и теплоотдачи (Krause, Weis, 1991; Maxwell, Jonson, 2000).

Наиболее часто при диагностике растений используется показатель максимального квантового выхода фотохимических реакций, рассчитанный в адаптированном к темноте состоянии как отношение переменной флуоресценции к максимальной  $((F_m - F_o)/F_m)$  и характеризующий потенциальную эффективность фотосистемы II (Kitajima, Butler, 1975; Butler, 1978). Уменьшение этого показателя обычно отождествляется с повреждением реакционных центров фотосистемы II в результате стресса (Корнеев, 2002). Он является чувствительным индикатором производительности фотосинтеза и в оптимальных условиях в листьях здоровых растений большинства видов принимает значения около 0,83 (Bjorkman, Demmig, 1987)

Эффективная производительность фотосинтеза (реальный квантовый выход) при постоянном действующем (актиничном) освещении оценивается методом импульсного насыщения (Schreiber, 1986; Genty, Briantais, Baker, 1989; Klughammer, Schreiber, 2008). При этом после спада флуоресценции до стабильного уровня реакционные центры повторно переводят в «закрытое» состояние насыщающей вспышкой света, уровень флуоресценции увеличивается до величины  $F_m'$ . Разность между показателями  $F_m'$  и  $F_m$  позволяет оценить влияния фотохимических и нефотохимических процессов на уровень тушения флуоресценции.

К настоящему времени для оценки производительности фотосинтеза под влиянием стрессоров предложено большое количество параметров флуоресценции. Однако во многих обзорных работах (Maxwell, Jonson, 2000; Baker, Rosenqvist, 2004; Hendrickson, Furbank, Chow, 2004; Kramer et al., 2004; Baker, 2008) отмечается, что обычно акцент исследователей смещен на комбинацию нескольких наиболее распространенных и информативных показателей.

Показано, что только четыре переменных индуцированной флуоресценции хлорофилла взаимно независимы: максимальный квантовый выход фотохимии фотосистемы II, фотохимическое тушение флуоресценции, нефотохимическое тушение, относительное изменение минимального уровня флуоресценции. Все остальные параметры могут быть определены с помощью этих четырех (Roháček, 2002). В лабораторных условиях отмечено наличие высокой корреляции между электронным транспортом фотосистемы II и фиксацией CO<sub>2</sub> (Gentry et al., 1989).

Дальнейшее развитие данный подход получил в процессе разработки методов анализа кинетики световой индукции с высоким разрешением, основанных на оценке параметров флуоресценции хлорофилла в точках локальных экстремумов индукционной кривой O-J-I-D-P-S (Lazar, 2004; Strasser et al., 2004).

На плодовых растениях информативным показателем при экспресс-оценке степени стрессорности оказалось значение индуцированной флуоресценции хлорофилла в ассимиляционных тканях и ее дисперсии в пределах одного растения. Это позволяет выявить как функциональное состояние организма, так и определить направленность изменения его физиологического статуса (Цуканова, 2007, Цуканова, Ткачев, 2011).

О.Н. Будаговской с сотрудниками (2009) предложен новый способ регистрации оптических показателей фотосинтезирующих тканей растительных организмов, основанный не на оценке параметров флуоресценции хлорофилла, а

на фиксации амплитуды интенсивности светорассеяния хлорофиллосодержащих органов под действием квазимонохроматического излучения.

Фотосистема II и эффективность фотосинтеза очень чувствительны к таким внешним факторам, как экстремальные температуры, избыточная или недостаточная освещенность и др. (Карапетян, Бухов, 1986; Рубин, 2000; Нестеренко, Тихомиров, Шихов, 2007; Maxwell, Jonson, 2000; Zhou et al., 2004). Поэтому в настоящее время методы, основанные на оценке флуоресценции хлорофилла, получили широкое распространение в исследованиях по стрессоустойчивости растений, что в значительной степени, обусловлено сочетанием возможности получать информацию в реальном времени, высокой точности и относительной простоты. Их эффективность, как неdestructивного инструмента оценки физиологического состояния растений и их толерантности к негативным воздействиям доказана в многочисленных исследованиях. Так, в обзоре, посвященном практическому использованию метода в селекционных программах (Baker, Rosenqvist, 2004), указывается на наличие более 3500 работ по флуоресценции хлорофилла, из которых 20% относятся к эколого-физиологической эффективности и столько же направлены на решение проблем сельского хозяйства. Однако эти авторы отмечают и много примеров ненадлежащего использования или неверного толкования измерений флуоресценции, что часто приводило к необоснованным оценкам возможностей применения метода в широком диапазоне.

Таким образом, эффективность и широкое практическое применение методов оценки устойчивости плодовых растений к негативным воздействиям тесно связаны с их объективностью, простотой, высокой пропускной способностью. Следует также отметить, что большинство исследований по анализируемой проблеме выполнено на полевых или других однолетних культурах, сведений по древесным, а в особенности, по плодовым растениям существенно меньше. При всем их многообразии, в селекционной практике ощущается недостаток

чувствительных недеструктивных методов экспресс-диагностики, способных надежно дифференцировать генотипы по степени устойчивости.

### **1.3 Оценка потенциала устойчивости плодовых культур к низким температурам**

Повреждающие факторы во время перезимовки наносят производственным предприятиям серьезный финансовый ущерб, существенно влияя на качество и величину урожая, срок эксплуатации деревьев. В силу того, что на значительной части зон промышленного садоводства именно признак зимостойкости является лимитирующим, проблема повышения устойчивости плодовых к низким температурам привлекает широкое внимание отечественных и зарубежных исследователей.

Несмотря на многочисленные усилия ученых по снижению ущерба, потери от зимних повреждений в плодоводстве и овощеводстве по-прежнему больше, чем от любого другого стрессора абиотической или биотической природы, при этом причины, определяющие морозоустойчивость остаются неопределенными (Rodrigo, 2000). Отмечается, что всего одно экстремальное воздействие низкотемпературного стрессора может привести к потерям в сотни миллионов долларов. (Attaway, 1997). Механизмы адаптации и акклиматизации растений к отрицательным температурам на разных стадиях их жизненного цикла являются предметом исследования уже со второй половины 19-го века (Gusta, Wisniewski, 2013). Однако преобладающая часть литературы по устойчивости растений к низким температурам за более чем 100-летний период посвящена травянистым видам сельскохозяйственных культур (таких как злаки, картофель, люцерна), работы же по древесным растениям, включая плодовые, более ограничены (Strimbeck et al., 2015).

### 1.3.1 Физиолого-биохимические основы селекции на зимостойкость

Современная концепция зимостойкости древесных и, в частности, плодовых растений была сформулирована в ряде исследований и обзоров (Максимов, 1913, 1914, 1952; Туманов, 1935, 1940, 1947, 1955, 1963, 1964, 1979; Brierly, 1947; Метлицкий, 1956, 1960; Соловьева, 1967; Кушниренко, 1968; Weiser, 1970; Stushnoff, 1972; 1973; Седов, 1973; Тюрина, 1975; Тюрина, Гоголева, 1978; Кичина, 1993, 1999; Савельев, 1998; Gómez et al., 2005; Красова, Седов, 2010; Wisniewski, 2014 и др.). Этими и другими исследователями установлено, что устойчивость к стрессорам зимнего периода является комплексным признаком, ее уровень детерминирован большим количеством физиологических и биохимических факторов. Как отмечает М. Вишневский (2014) виды стресса, которым растения подвергаются во время зимы, могут сильно различаться, поэтому стратегии их адаптации также включают различные аспекты: биохимические – предполагающие некоторую форму криозащиты, структурные и морфологические – затрагивающие процессы образования льда. Основным условием, обеспечивающим выживание древесных растений зимой, является способность к внеклеточному замораживанию и последующему обезвоживанию (Levitt, 1980).

В условиях действия отрицательных температур растения погибают в результате образования больших кристаллов льда в протопласте и вызванных ими механических повреждений клеточных структур, образования льда в межклетниках, вызывающего сильную дегидратацию, денатурацию белков, нарушение функционирования мембран и деформацию клеток (Максимов, 1952; Красавцев, 1973; Самыгин, 1974; Burke et al., 1976; Ashworth, 1986; Кузнецов, Дмитриева, 2006). Морозостойкие растения обычно хорошо переносят образование льда вне клеток, критическим фактором является способность предотвращать внутриклеточное замораживание, которое, как правило,

оказывается смертельным (Levitt, 1980). Те стратегии, которые помогают растениям выжить в этих условиях основаны на возможности переохлаждения клетки без образования льда или на внеклеточном замораживании (Burke et al., 1976; Туманов, 1979; Красавцев, 1985; Ashworth et al., 1993).

Установлена температурная граница между теплом и холодом, ниже которой нормальное функционирование живых систем практически прекращается, они переходят в состояние гипобиоза – временного обратимого снижения интенсивности процессов жизнедеятельности. При этом вода, находящаяся в клетках и тканях, становится недоступной для обменных процессов (Голдовский 1984; Ugarov, 2012). Низкие температуры инициируют в растениях процессы индукции защитных белков и изменения углеводного метаболизма, что дает криозащитный эффект при клеточной дегидратации, сахара являются субстратом для синтеза липидов и белков при адаптации, а также восстановлении после действия мороза (Close, 1997, Чиркова и др., 2002).

Подготовка растительных организмов к неблагоприятным условиям зимнего периода включает существенные изменения в их водном режиме. При этом одним из механизмов адаптации является изменение фракционного состава воды (Кушниренко, 1975).

Сроки холодной акклиматизации и деакклиматизации, вступления и выхода из состояния покоя, а также сроков распускания почек играют важную роль в жизненном цикле древесных растений и их адаптации к внешней среде (Rios et al., 2014). Морозостойкость приобретает генотипом при условии и после окончания роста и прохождения ряда физиологических и биохимических процессов закаливания в конце вегетации (Метлицкий, 1956; Туманов, 1964; Lang et al., 1987). Стартовый момент развития способности к закалке и повышения их морозоустойчивости – вступление в покой (Тюрина, 1976). Акклиматизация, связанная с вступлением в период зимнего покоя развивается в две последовательные стадии: первая – реакция на укорочение фотопериода, для

второй требуется снижение температуры (Weiser, 1970; Leinonen, 1996; Gómez, 2005).

Вл.В. Кузнецов и Г.А. Дмитриева (2006), суммируя достигнутые результаты по изучению физиологических и биохимических основ морозостойкости, выделяют следующие механизмы устойчивости растений к действию отрицательных температур, образующихся в ответ на действие этого стрессорного фактора:

- накопление сахаров и других совместимых осмолитов;
- изменение состава мембранных липидов и увеличение текучести мембран;
- глубокое переохлаждение и постепенная дегидратация;
- ограничение роста внеклеточного льда и синтез антифризных белков;
- синтез стрессорных белков холодового ответа.

В настоящее время активно развиваются исследования, в том числе и на плодовых и ягодных культурах, по выявлению молекулярно-генетических основ формирования зимостойкости. В работах, проведенных на землянике установлено, что акклиматизация к холоду вызвана изменениями в экспрессии генов индуцированной низкими температурами (Yubero-Serrano et al., 2003). Показана роль синтеза белков дегидринов в формировании холодной адаптации и корреляция их содержания с процессом закаливания у ряда травянистых и древесных растений, из плодовых этот механизм наиболее изучен у персика (Agora, Wisniewski, 1994; Wisniewski et al., 1999). Установлена связь другой группы протеинов – белков теплового шока (heat shock proteins – HSP с холодной адаптацией и периодом покоя (Wisniewski et al., 1996; Ukaji et al., 1999). В геноме японского абрикоса идентифицировано 6 генов PmDAM, которые действуют как транскрипционные репрессоры во время длительного воздействия холода при вхождении в период покоя (Sasaki et al., 2011).

В работе М. Вишневого с сотрудниками (2015) рассмотрен вопрос о сезонной экспрессии ряда блоков генов (CBF, PCB, RGL и EBB), которые предположительно связаны с морозостойкостью, вступлением и выходом из

периода покоя яблони. Выявлены гены, регулирующие биохимические реакции в ответ на холодовой стресс.

Принципиально новые возможности по повышению толерантности растений к стрессорам открываются с развитием генной инженерии. Так, имеются сведения о культивировании в полевых условиях созданной трансгенной линии яблони с повышенной экспрессией отдельного транскрипционного фактора (DREB1/CBF), что привело, в том числе и к повышенной устойчивости этого генотипа к низким температурам (Artlip et al., 2014).

Факторы вегетационного периода и условия перезимовки оказывают существенное влияние при реализации потенциала устойчивости сорта к низким температурам (Туманов, 1940; Метлицкий, 1956; Нестеров, 1972; Седов, 1973; Кошелев, 1982; Кудрявец и др., 1982; Кичина, 1993; Тюрина, 1993, 1994). Отмечается, что на уровень зимостойкости у плодовых может повлиять воздействие комплекса стрессоров во время вегетационного периода, такие как загрязнение оксидами азота, серы, органическими соединениями (Кашин, 1995).

Установлено, что из различных растительных тканей кора является самой стойкой и намного превосходит древесину из-за большего накопления в ней защитных белков и растворимых углеводов (Aroca, Wisniewski, 1994; Charrier et al., 2013). Для семечковых культур основной механизм морозоустойчивости – повышение устойчивости к обезвоживанию почек, коры и камбия при закалке (Sakai, Larcher, 1987). В разные периоды зимовки в зависимости от закалки устойчивость к морозам различных тканей побегов неодинакова. В середине зимовки в закаленном состоянии кора и камбий у яблони и груши выдерживают более сильные морозы, сильнее страдает древесина, после оттепели же древесина повреждается слабее, а наименее выносливы кора и почки (Quamme, 1976, 1978; Яковлев, 1992; Кичина, 1993, 1999; Савельев, 1998).

В период перезимовки ущерб растениям могут нанести не только сильные морозы, но и воздействия, связанные с нарушениями водного или воздушного обмена, механическим воздействием. Кроме вымерзания насаждения страдают и

от других факторов – выпревания, вымокания, выпирания, зимнего иссушения, повреждения ледяной коркой (Максимов, 1913, 1914; Туманов, 1979; Brierly, 1947; Stushnoff, 1972). Однако в европейской части России для плодовых растений зимостойкость почти полностью определяется устойчивостью к морозам. (Соловьева, 1967; Тюрина, 1975, 1993; Кичина 1999, 2011).

На выживание древесных растений зимой влияет не только способность переносить сильные морозы, но и скорость закалки и ее потери при аномальных оттепелях (Fuchigami et al., 1982).

В настоящее время общепринято, что зимостойкость детерминирована комплексом отдельных компонентов, каждый из которых не может быть заменен другим. У древесных, и в частности, плодовых растений выделены четыре компонента зимостойкости: способность к закалке осенью и в начале зимы; максимальная устойчивость в середине зимы; способность сохранять устойчивость после оттепелей; возможность восстанавливать морозостойкое состояние после повторной закалки (Brierly, 1947; Stushnoff, 1972; Тюрина, Гоголева, 1978; Кичина, 1999; Тюрина, 2000). Следует отметить, что каждый из выделенных компонентов может обуславливаться разными признаками; устойчивость к ранним морозам – сроком вступления в период покоя или ускоренными темпами морозостойкости, устойчивость после оттепелей – поздними сроками окончания покоя или замедленным снижением температурных минимумов ростовых процессов после его окончания (Тюрина и др. 1995). Устойчивость к поздневесенним заморозкам и способность к регенерации также очень важны для адаптации, однако в связи с тем, что они проявляются в период вегетации к показателям зимостойкости их не относят (Кичина, 1999).

В средней полосе России чаще всего значимый ущерб плодоводству наносили низкие критические температуры (от -37 до -45°C), длительные морозы и резкие колебания температуры в период перезимовки (Савельев, 1998, 2002; Резвякова, 2010; Савельев и др., 2010; Савельев, Юшков, Кружков, 2011). В южных регионах России, где зимы более мягкие, главными являются первый,

третий и четвертый компоненты зимостойкости плодовых растений (Дорошенко, 2002; Ненько, Дорошенко, Гасанова, 2012).

Выявленная тесная корреляционная взаимосвязь между зимостойкостью яблони в раннем и плодоносящем возрасте свидетельствует о возможности диагностики сеянцев яблони методом искусственного промораживания и отбора ценных генотипов в раннем возрасте (Ефимова, 1984, 1993; Агапкина, 1988; Макеева, 1991; Резвякова, 2010). Эта зависимость имеет важное практическое значение, так как позволяет проводить выбраковку сеянцев по зимостойкости в селекционном питомнике.

Несмотря на исключительную практическую важность термоадаптации культурных растений, ее генетическая природа для многих видов пока не выяснена (Жученко, 2001). Изучение генетических закономерностей наследования зимостойкости у плодовых позволило подтвердить полигенный его характер (Watkins, Spangelo, 1970; Layne, Quamme, 1975; Седов, 1973, 2005, 2011; Ефимова, 1981; Quamme, Stushnoff, 1983; Седов и др., 1989; Савельев, 1998; 2005; Еремин, 1999; Савельев и др., 2002, 2010; Смирнов и др., 2002; Юшков, 2002; Чивилев, 2002; Земисов, 2008). Высказано предположение, что высокий уровень компонентов зимостойкости у вишни и черешни контролируется блоками генов и может передаваться потомству при межвидовых скрещиваниях (Жуков, Харитонова, 1988; Жуков, Никифорова, 2002).

В исследованиях Р.С. Шидакова (1985) сообщается о промежуточном наследовании признака зимостойкости и варьировании его в пределах потенциальных наследственных возможностей родительских форм. Вместе с тем имеются сведения о возможности отбора в гибридных комбинациях сеянцев более зимостойких, чем родительские формы (Агапкина, 1988, Макеева, 1991, Савельев, 1993, 1998, Яковлева, 1996; Кичина, 1999; Чивилев, 2002; Юшков, 2002, Земисов, 2008). Отмеченные положительные трансгрессии дают возможность постепенно повышать зимостойкость в нескольких поколениях, сочетая ее с другими признаками. (Кичина, 1992, 1999). При этом высокая устойчивость наследуется

частью гибридных сеянцев не “разбавляясь” в поколениях (Агапкина, 1988; Кичина, 1992, 1999; Савельев, 1993, 1998).

У яблони не выявлено связи между компонентами зимостойкости и другими важнейшими хозяйственно-ценными признаками, что позволяет сочетать их на высоком уровне в одном генотипе (Кичина, 1992, 1993, 1999; Кичина, Морозова, Соболев, 1992; Савельев, 1998). Вместе с тем Е.Н. Джигадло с сотрудниками (2010) предполагают, что слабый успех многолетней селекции вишни на сочетание зимостойкости и хорошего вкуса плодов объясняется обратной зависимостью этих признаков. Вероятно, контролирующие их гены, сцеплены и наследуются вместе.

Е.Н. Седов с сотрудниками (1989) отмечает, что при полигенной природе признака для оптимального подбора исходных пар имеет значение выявление генотипического разнообразия по изучаемым признакам, т.е. вклад генотипической изменчивости в общую. В качестве количественной характеристики доли генетического разнообразия можно использовать показатель наследуемости (Рокицкий, 1978). При высоком значении коэффициента наследуемости, в потомстве, полученном от выдающихся по изучаемым признакам родителей высока вероятность выделения такого же потомства, в другом случае отбор по фенотипу может не совпадать отбору по генотипу (Масюкова, 1979; Седов и др., 1989). Поэтому высокая устойчивость родительской формы не всегда может гарантировать проявление зимостойкости у гибридов (Седов, 1973; Калинина, 1976; Савельев, Яковлев, 1981; Агапкина, 1988; Макеева, 1991; Савельев, 1998). Установлено, что наследуемость зимостойкости относительно невысокая, как по отцовским, так и по материнским исходным формам. (Седов, 1973; Седов и др., 1989; Макеева, 1991; Савельев, 1998).

При выборе стратегии селекции важно иметь сведения по структуре общей генетической вариации и вкладу различных генных эффектов в формирование признака (Рокицкий, 1978; Яковлев, Болдырихина, 1980; Савченко, 1984). Х.А. Квамме (1983) высказал предположение, что между генами,

контролирующими зимостойкость, преобладают аддитивные взаимодействия. Это дает основание оценивать перспективность исходных форм по фенотипу. В дальнейших исследованиях получены данные о возможности различного характера взаимодействия генов. Установлено, что, при некотором преимуществе аддитивных генных взаимодействий, роль доминирования и эпистаза также достаточно весому – следовательно, при селекции нельзя вести подбор родительских пар только по фенотипу (Watkins, Spangelo, 1970, Савельев и др., 1980; Савельев, Яковлев, 1981; Яковлев, 1992; Туровцев, Морозова, 1995; Савельев, 1998, Юшков, 2002). В. В. Кичина (1993) также отмечает, что у ряда форм, особенно диких, более выражена неаддитивная вариация, у других преобладают аддитивные эффекты. Сходные результаты получены и в работах Р. Уоткинса и Л. Спангело (Watkins, Spangelo, 1970), установивших преобладание аддитивной вариации в потомствах высокозимостойких форм и предполагавших наличие неаддитивного генного эффекта у менее зимостойких сортов.

Для более характеристики генетической вариации и выделения доноров количественных признаков для плодовых культур были адаптированы методы оценки общей и специфической комбинационной способности (ОКС и СКС) (Яковлев, Болдырихина, 1980). ОКС позволяет оценить ценность конкретной исходной формы в гибридных комбинациях, полученных с ее участием по степени отклонения среднего значения признака от средней по выборке. Выделены сорта с высокой ОКС по зимостойкости у яблони, груши, сливы, черешни, алычи и др. (Яковлев, 1992; Еремин и др., 1993; Савельев, 1998, 2002; Савельев и др., 2002, 2013; Чивилев, 2002; Юшков, 2002; Еремин, Артюх, 2012).

СКС характеризует перспективность определенной комбинации скрещивания по уровню отклонения среднего значения признака всех гибридов комбинации от среднего показателя по всей популяции. При наличии определенного вклада в изменчивость неаддитивной вариации такие комбинации с высокой СКС также перспективны в селекции. Оба показателя (ОКС и СКС) имеют существенный недостаток – невозможность строго оценить доверительные интервалы их

варьирования, поэтому не следует переоценивать возможность этого метода (Еремин и др., 1993).

### **1.3.2 Методы диагностики зимостойкости плодовых культур**

Обширный материал по степени зимостойкости сортов и форм плодовых и ягодных культур накоплен исследователями в полевых условиях (Мичурин, 1948; Черненко, 1957; Сюзбаров, 1968; Сюзбаров, Сюзбарова, 1971; Ульянищев, 1971; Седов, 1973, 2005, 2011; Исаев, 1976; Красова, 1996; Савельев, 1998; Долматов, 1999; Сазонов, 2006, 2013, 2014; Галашева, 2007; Юшков и др., 2009; Савельев и др., 2010; Красова и др., 2014б; Козловская, 2015). Однако оперативно получить информацию об устойчивости сорта ко всем факторам, представляющим угрозу в зимний период в полевых условиях очень затруднительно в связи с невозможностью прогнозировать и контролировать критические снижения температуры (Тюрина, Гоголева, 1978; Красова, 1981; Алексеев, 1983; Кичина, 1988, 1999; Седов и др., 1989; Тюрина, 1993; Трунова, Резвякова, 1995; Савельев, 1998).

Решить эту проблему и значительно ускорить работы по оценке зимостойкости генотипов с учетом всех компонентов позволила разработка метода прямого лабораторного промораживания (Тюрина, Гоголева, 1978; Quamme et al., 1972; Quamme, 1976; Тюрина, 1976, 1981; Смагина, Тюрина, 1981; Тюрина и др., 2002). Исследователями отмечается надежность и эффективность этого метода, а данные, полученные после промораживания, имеют тесную взаимосвязь с результатами полевой оценки (Грюнер, 1970; Смагина, 1977; Смагина, Тюрина, 1981; Макеева, 1991; Савельев, 1998; Кичина, 1999) и позволяют ускорить отбраковку слабоморозостойких сеянцев в десятки раз (Тюрина, 1991). Следует учитывать, что при промораживании могут наблюдаться некоторые колебания степени устойчивости по годам из-за складывающихся

факторов внешней среды и условий произрастания (Кичина, 1992, 1993, 1999; Савельев, 1998). Поэтому полная оценка генотипа по комплексу компонентов зимостойкости занимает 2-3 года (Тюрина, 1985).

Метод оценки зимостойкости растений, основанный на моделировании воздействия повреждающих факторов зимнего периода широко и успешно используется для определения селекционной ценности исходных форм, изучения перспективных сортов, отбраковки гибридных семян плодовых и ягодных растений (Lapins, 1962; Тюрина, 1976; Алексеев, 1983; Ефимова, 1984, 1993; Еремин, Гасанова, 1988; Макеева, 1991; Резвякова, 1996, 2003, 2006; Кичина, 1999, 2011; Еремин, Дорошенко, Макарова, 1995; Трунова, Резвякова, 1995; Hummer et al., 1995; Савельев, 1998, 2007; Акимов, 2001; Долматов, Резвякова, Кузнецова, 2001; Чивилев, 2002; Юшков, 2002; Linden, 2002; Богданов, 2003; Седов, 2005, 2011; Морозова, 2006; Земисов, 2008; Козловская, 2008, 2015).

При изучении зимостойкости исходных форм яблони по основным компонентам возможно проведение интегральной оценки общего потенциала их устойчивости к низким температурам с использованием методов многомерного статистического анализа по степени сходства изученных генотипов с «моделью» сорта (Земисов и др., 2013).

Представляет интерес подход ряда зарубежных исследователей, когда при помощи искусственного промораживания оценивается не степень повреждения тканей, а определяется температура начинающегося повреждения (TID) – пограничная температура, при которой у изучаемого сорта начинают проявляться признаки повреждения (Quamme, Hampson, 2004; Cline et al., 2012).

Надежность оценки генотипов по степени устойчивости можно повысить за счет методов, дополняющих друг друга. Как отмечает А.А. Жученко (2001) при селекции наиболее результативно сочетать несколько методов с данными, полученными в полевых условиях. Кроме промораживания побегов в контролируемых условиях исследователями разработаны и другие способы оценки уровня морозоустойчивости по косвенным признакам. Они, как правило,

основаны на выявлении корреляционных связей между морозостойкостью и биохимическим статусом тканей или интенсивностью процессов их метаболизма. В литературных источниках описывается довольно много таких методик, однако их эффективность часто носит дискуссионный характер, что подтверждает актуальность дальнейших исследований в этом направлении.

Как известно, низкие температуры инициируют в растениях изменения углеводного метаболизма. Определение динамики содержания углеводов (фруктозы, сахарозы, крахмала) у сортов яблони и абрикоса позволило дифференцировать генотипы по степени морозостойкости (Иванченко, Фисенко, Мигин, 1979; Иванченко, 1985; Дорошенко, 1994, 2000; Ульяновская, 2009; Дорошенко и др., 2010; 2014; Ненько, 2013; Красова и др., 2014а; 2014б; Козловская, 2015).

Установлено, что накопление в коре побегов яблони ДНК и РНК происходит неодинаково у зимостойких и незимостойких форм, что объясняется участием нуклеиновых кислот в подготовке к зиме (Леонченко, 1986). Обнаружены существенные различия между генотипами яблони, груши, сливы и персика по соотношению содержания РНК и ДНК в верхушечных почках однолетних побегов. У неустойчивых сортов и сорто-подвойных комбинаций этот показатель был существенно выше (Ульяновская, 2009; Дорошенко и др., 2010; 2014).

Более зимостойкие сорта характеризуются более высоким отношением связанной воды к свободной по сравнению с менее зимостойкими (Соловьева, 1967; Суздальцева, 1969; Кушниренко, 1975; Галашева, Красова, 2013; Вавилова, 2014; Красова и др., 2014б; Панфилова, 2014).

Одним из важных биохимических соединений, участвующих в реакциях метаболизма и определяющих зимостойкость растения являются белки. Для высокоустойчивых к воздействию низких температур сортов яблони характерно высокое содержание пролина в коре и существенное увеличение его количества после промораживания, у большинства изученных генотипов при этом

закономерно изменялось содержание белков в тканях (Суздальцева, 1983; Красова, Артюх, Ненько, 2012; Артюх, Ненько, Красова, 2014).

Установленная зависимость между содержанием антоцианов в коре побегов и морозостойкостью сортов позволила создать методику оценки устойчивости сортов яблони (Леоченко, Ханина, 1983, 1985; Соловьева, Починок, 1983; Леонченко и др., 2007). В ряде исследований этот метод успешно применялся на практике (Голышкина и др., 2011, Голышкина, 2012; Красова и др., 2010, 2014б).

В число показателей, характеризующих адаптивный потенциал растений к стрессорам зимнего периода, входит функционирование ферментных систем. В этой связи изменение активности окислительных ферментов (пероксидазы, полифенолоксидазы) также возможно использовать в качестве косвенного критерия морозостойкости (Козловская, Камзолова, Бирюк, 2005; Красова и др., 2014а; Козловская, 2015).

Установлено, что у яблони морозоустойчивые образцы обладают повышенным содержанием яблочной и аскорбиновой кислоты и пониженным содержанием натрия и хлорогеновой кислоты, у черешни – повышенным содержанием аскорбиновой и кофейной кислот и пониженным содержанием кальция, яблочной, лимонной, хлорогеновой кислот, у сливы – повышенным уровнем кальция и пониженным – магния (Щеглов и др., 2013).

Относительно широкое распространение получил метод, базирующийся на интенсивности утечки электролита из поврежденных тканей. Он основан на предположении, что повреждение клеточных мембран вызывает повышение электропроводности воды, в которой помещены исследуемые образцы тканей (Stuart, 1939; Денисов, 1990; Lim et al., 1998; Linden, 2002).

В.Ф. Денисовым (1986) был предложен способ оценки морозостойкости яблони по интенсивности набухания воздушно-сухих семян до стратификации. Чем меньше этот показатель, тем выше прогнозируемая устойчивость сеянцев. Этим исследователем также разработан метод, базирующийся на выявленной корреляции между морозостойкостью родительского генотипа у яблони и

удельной электропроводностью водных вытяжек из его семян (Денисов, 1981). В селекции яблони и вишни использовалась методика промораживания подготовленных соответствующим образом и наклонувшихся (проросших) семян. Предположительно, данный способ позволяет освободиться от незимостойких сеянцев на ранних этапах развития растений (Колесникова, Зубарева, 1979; Седов и др., 1989).

Предварительный отбор на морозостойкость у сортов, видов и гибридов семечковых и косточковых культур можно проводить без наложения повреждающих факторов или после промораживания по низкочастотному сопротивлению побегов. Более высокое сопротивление отмечено у форм, проявляющих повышенную морозостойкость, у менее морозостойких сортов она ниже (Кузьмин, 1982; Coleman, 1989; Джигадло, Джигадло, 1992; Резвякова, Джигадло, 1994; Красова и др., 2009а, 2014). Данный метод относительно широко используется и на других лиственных и хвойных древесных растениях (Ruurrö et al., 1998; Mancuso, 2000; Repo et al., 2000).

Т. Амеглио с сотрудниками (2003) предложили неразрушающий способ оценки морозостойкости древесных растений, основанный на результатах наблюдений за суточными и сезонными изменениями в диаметре ветвей. Предполагается, что изменения водного статуса под действием мороза влияют на толщину стебля зимой в зависимости от устойчивости генотипа.

Широкого распространения косвенные методики оценки морозостойкости не имели (Кичина 1999). Предполагается, что надежность этих методов не всегда соответствует требуемой, их рекомендуется использовать в качестве дополнения к прямым (Седов и др., 1989; Ефимова, 1994; Тюрина и др., 2000; Ярмолич и др., 2008). М.М. Тюрина с сотрудниками (2000) объясняют это тем, что устойчивость к низким температурам определяется не одним свойством, а целым рядом изменений, которые проявляются по-разному у отдельных форм и даже тканей одного и того же растения. Л. Линден (2002) также отмечает, что пока ни один косвенный метод не вызывает доверия в качестве общего показателя

холодоустойчивости древесных растений. Такое тестирование не уступает оценке морозостойкости прямым промораживанием, если только способ откалиброван для конкретных видов и тканей исследуемых генотипов.

### **1.3.3 Устойчивость цветков и завязей к поздневесенним заморозкам**

Наряду с сильными морозами в период покоя значительную опасность для плодовых насаждений представляют заморозки в начале вегетации. Низкие температуры в это время редко вызывают гибель деревьев, но они могут быть решающим фактором ограничения производства плодов, так как часто приводят к полной потере урожая (Westwood, 1993; Zhu et al., 1997; Rodrigo, 2000; Ефимова, 2010). В средней зоне садоводства России за 20 лет исследований заморозки во время цветения яблони и повреждения генеративных образований отмечались в пяти из них (Красова и др., 2009). В условиях Подмосковья весенние заморозки приводят к значительным потерям в насаждениях почти ежегодно (Ефимова, Сидоров, 2000). В Тамбовской области такие условия складываются 1-2 раза в 5 лет (Скрипников, Скрипникова, 2001).

Особую актуальность приобретает данная проблема в южных районах России. В Краснодарском крае за последнее время весенние заморозки наблюдались в 1997, 1999, 2001, 2004, 2009, 2010 гг., спровоцировав значительную потерю урожая как косточковых, так и семечковых культур (Артюх, 2005; Ефимова, 2005, 2010; Алехина, Доля, 2014). После заморозков весны 2009 года, достигавших  $-6...-8^{\circ}\text{C}$ , гибель цветковых почек у яблони составила от 10 до 90%, у других плодовых пород (алыча, абрикос, черешня, персик) она достигала по отдельным сортам 100% (Ефимова, 2010). В степной зоне Кабардино-Балкарии по данным за 1989-2004 годы весенние заморозки вызывали гибель 50-78% цветковых почек (Шидакова, 2006).

Низкие температуры после начала вегетации могут травмировать как почки, так и цветы, развивающиеся плоды и даже побеги (Atkinson et al., 2013). М. А. Соловьева (1967) критической температурой для цветков яблони считает  $-2,2^{\circ}\text{C}$ , завязи же в начале своего развития подмерзают уже при  $-1,1^{\circ}\text{C}$ . В исследованиях Н.Г. Красовой с сотрудниками (2014) наиболее резкие различия по устойчивости цветков выявлены при температуре  $-3,5^{\circ}\text{C}$ .

Установлено, что во время полного цветения 90% цветков в течение 30-минутного воздействия гибнет у яблони и вишни при  $-3,9^{\circ}\text{C}$ , у груши и персика – при  $-4,4^{\circ}\text{C}$ , у сливы и абрикоса – при  $-5-5,6^{\circ}\text{C}$  (приведено в пересчете со шкалы Фаренгейта), устойчивость бутонов выше, они гибнут при более низкой температуре (Murray, 2011). В работе, проведенной Н.Г. Красовой с сотрудниками (2009) температура промораживания  $-6^{\circ}\text{C}$  привела к гибели 90-100% бутонов у подавляющего большинства изученных сортов яблони. В.Г. Леонченко с сотрудниками (2007) относят к высокоустойчивым сорта, у которых количество поврежденных цветков и бутонов после промораживания при  $-5^{\circ}\text{C}$  не превышает 25%, к неустойчивым – более 75% погибших цветков и бутонов после промораживания при  $-3,5^{\circ}\text{C}$ .

Кроме интенсивности и продолжительности заморозков на степень повреждения цветков и бутонов влияют особенности генотипа, степень распускания бутонов, возраст растений, их физическое состояние, строение кроны дерева, температура до и после воздействия этого стрессора, микрорельеф сада, наличие стока холодного воздуха. (Proebsting, Mills, 1978; Соловьева, 1988; Westwood, 1993; Кашин, 1999; Резвякова и др., 1999; Лукин, 2001; Красова и др., 2014; Salazar-Gutiérrez et al., 2016).

По мнению исследователей, части цветка обладают различной чувствительностью к заморозкам. Отмечается, что наименее устойчивыми к низким температурам органами цветка являются пестик и семяпочка (Метлицкий, 1960; Соловьева, 1988; Кашин, 1999; Резвякова и др., 1999). Лепестки же и тычинки гораздо устойчивей (Метлицкий, 1960; Резвякова и др., 1999).

Предполагается, что зимостойкость дерева и устойчивость цветков к весенним заморозкам наследуются независимо, а сам этот признак находится под полигенным контролем (Браун, 1981; Janick, 1996).

В настоящее время в селекции на устойчивость к поздневесенним заморозкам предлагается два пути решения этой проблемы. Представляют значительный интерес формы с более поздними сроками цветения, меньше страдающие от заморозков (Нестеров, 1986; Соловьева, 1988; Кичина, 1999; Бандурко, 2007). Как отмечает В.В. Кичина (1999), для повышения устойчивости плодовых растений к повреждению цветков морозами необходимо создание сортов с очень поздним цветением, когда опасность заморозков минимальна. В селекции на данный признак рекомендуется использовать ряд поздноцветущих сортов и форм (Нестеров, 1983, 1989; Шаова, 1989; Кичина, 1999; Рылов, Сухоцкий, Петрашевская, 2000; Юшков, 2002; Бандурко, 2007; Ульяновская и др., 2012). Однако, затруднения в селекции на позднее цветение может вызвать тот факт, что при скрещивании между поздно- и обычноцветущими генотипами в потомстве обнаруживается очень низкий процент семян с желательным качеством (Туз, Барсукова, Шаова, 1980). В то же время в работе А. Брауна (1981) высказано мнение, что сроки цветения гибридов распределены вокруг сроков цветения исходных форм. Наличие относительно тесных корреляционных зависимостей между временем прорастания семян, сроком распускания листьев и датой цветения дает основание использовать эти закономерности в селекции на позднее цветение (Mehlenbacher, Voordeckers, 1991).

Считается, что признак устойчивости цветков к поздневесенним заморозкам не связан с зимостойкостью генотипа, как таковой (Соловьева, 1988; Ефимова, 1995, 1998; Janick, 1996).

Минимизировать ущерб, наносимый заморозками можно используя сорта, цветущие в обычные сроки, но обладающие повышенной морозостойкостью генеративной сферы. По мнению ряда исследователей устойчивость цветков и завязей у плодовых растений во многом обусловлена индивидуальными

особенностями генотипа (Соловьева, 1967; Кашин, 1999; Скрипников, Скрипникова, 2001; Леонченко, Евсеева, 2004). В этой связи наряду с позднецветущими формами также заслуживают внимания генотипы, цветки у которых переносят критические температуры с минимальными повреждениями. Исследователями в полевых и лабораторных условиях накоплен довольно обширный фактический материал по устойчивости генеративных органов ряда сортов и форм (Соловьева, 1988; Долматов, Панова, 1996; Скрипников, Скрипникова, 2001; Акимов, 2001; Юшков, 2002; Богданов, 2003; Леонченко, Евсеева, 2004; Артюх, 2005; Ефимова, 2005, 2010; Савельев и др., 2006, 2009; Бандурко, 2007; Кузнецова, 2008; Красова и др., 2009, 2014; Ульяновская и др., 2012; Stepulaitienė et al., 2013; Алехина, Доля, 2014; Козловская, 2003, 2015).

В настоящее время оценку сортов по устойчивости к поздневесенним заморозкам, как правило, проводят на основе моделирования повреждающего воздействия в лабораторных условиях (Тюрина, Гоголева, 1978, Резвякова и др., 1999; Леонченко и др., 2007). Предпринимаются и попытки использовать для этой цели косвенные биохимические критерии. Так, Т.Н.Дорошенко с сотрудниками, (2010, 2014) установлено, что адаптация яблони и черешни к поздневесенним заморозкам происходит за счет превращения крахмала в растворимые сахара, липиды и одновременного изменения их состава, способствующего оптимизации мембранной проницаемости. Другими диагностическими критериями устойчивости плодовых растений к заморозкам в этих исследованиях служили концентрация в цветках индолилуксусной кислоты и фенольных соединений: кофейной и хлорогеновой кислот. В.Г. Леонченко с сотрудниками (2007) предлагают судить о морозоустойчивости цветков яблони и груши по содержанию РНК в их формирующихся органах.

Таким образом, на основе анализа литературных данных, можно сделать вывод, что проблема устойчивости плодовых культур к воздействию стрессоров зимнего периода остается весьма актуальной. Большинство авторов подтверждает представление о ее сложности и комплексном характере. Несмотря на

значительные достижения исследователей в познании генетических, физиолого-биохимических и биофизических механизмов реализации потенциала зимостойкости у плодовых растений, остаются недостаточно раскрытыми или носят дискуссионный характер многие аспекты, характеризующие закономерности формирования и наследования признака зимостойкости, генетические особенности исходных форм, корреляционные связи между морозостойкостью, биохимическим статусом тканей и интенсивностью процессов их метаболизма.

#### **1.4 Потенциал жаро- и засухоустойчивости плодовых культур и методы его оценки**

В настоящее время вследствие усиливающегося влияния глобального изменения климата на сельское хозяйство проблема водного стресса стала одной из приоритетных при разработке перспективных селекционных программ. Наличие воды является одним из основных факторов, ограничивающих урожайность сельскохозяйственных растений, влияние ее недостатка на потери растительной продукции в мире значительно превышает все потери, вызванные другими биотическими и абиотическими факторами (Boyer, 1982; 1985).

В сочетании с недостатком воды нарушение физиологических функций растений вызывают и высокие температуры воздуха, а их стабилизация является важнейшим условием выживания при стрессе и последующей адаптации к существованию в изменившихся условиях (Кошкин, 2010).

##### **1.4.1 Потенциал устойчивости плодовых культур к недостаточному увлажнению и методические подходы к его оценке**

Рост населения, двукратное за последние пятьдесят лет увеличение орошаемых площадей, процессы, связанные с засухами и загрязнениями

источников воды приводят к сокращению запасов пресной воды в мире ([www.unep.com.ru](http://www.unep.com.ru)). Как отмечается в докладе группы экспертов Комитета по всемирной продовольственной безопасности «Водные ресурсы и обеспечение продовольственной безопасности и питания» (ГЭВУ, 2015) на долю орошаемого земледелия приходится 70% мирового забора поверхностных и подземных вод, которое в 2013 году достигло 252 млрд. кубометров.

Потребность в воде к 2050 году возрастет в этой отрасли на 70-90%. Также прогнозируется существенное замедление темпов расширения зон под ирригацией, т. к. будущее сельхозпроизводство все больше будет зависеть от доступности воды ([www.fao.org](http://www.fao.org)). К настоящему времени свыше 35% поверхности суши в мире считается засушливыми или полузасушливыми, количество выпадающих там осадков является недостаточным для большинства сельскохозяйственных культур (Wood, 2005). В России около 70% возделываемых земель также недостаточно обеспечены водой (Жученко, 2010).

Необходимо отметить, что доля орошаемых земель в общей площади пашни и многолетних насаждений в РФ составляет всего 3,6% (FAO Statistical Yearbook, 2013), т.е. большая часть садов культивируется в неорошаемых условиях и всецело зависит от внешних условий. В этой ситуации создание, выделение и культивирование генотипов с высокой экологической пластичностью позволит существенно снизить ущерб, наносимый отрасли плодоводства растущей нестабильностью климата и дефицитом водных ресурсов. Селекция растений способствовала сокращению водопользования в растениеводстве и на будущее остается важным способом решения кризисов водоснабжения и прочих биотических и абиотических воздействий (доклад ГЭВУ, 2015).

Водный статус растения – важный показатель его функционального состояния и потенциальной продуктивности. Однако он является одним из самых сложных для изучения свойств организма, что связано с динамичностью показателей водного потенциала, притом, что для их измерения растительная ткань должна находиться в равновесии (Munns, 2011). Плодовые растения

классифицируются по отношению к недостатку воды как мезофиты, они не имеют особых приспособлений для снижения испарения воды, поэтому не выдерживают длительной засухи, но способны пережить кратковременный водный дефицит (Медведев, 2012). У большинства плодовых деревьев высокая продуктивность и высокая засухоустойчивость – антагонисты, совместить их в одном сорте нельзя. Поэтому для каждой плодовой культуры важно найти критерии оптимального соотношения высокой продуктивности и адаптации к условиям засухи (Еремин и др., 1993).

Выделено три группы плодовых растений по типу адаптации к засухе (М.Д. Кушниренко, 1968, 1984):

- большинство косточковых культур характеризуются низкой интенсивностью транспирации и невысоким осмотическим давлением. Их листья отличаются высокой водоудерживающей силой, повышенной способностью упорядочивать воду за счет высокополимерных соединений и большим содержанием белкового азота;

- персик отличается повышенной осмотической активностью клеточного сока листьев и способностью связывать воду белками. За счет сочетания этих факторов данные растения являются наиболее засухоустойчивыми;

- яблоня и груша входят в группу, у которой под воздействием засухи происходит повышение концентрации осмотически активных веществ. Обезвоживание у этих растений сильнее влияет на изменение химического состава листовых пластинок, чем у косточковых.

Таким образом, даже у филогенетически близких видов растений имеются разные механизмы защиты от засухи. Так, груша имеет глубоко залегающую корневую систему, интенсивную транспирацию,; яблоня, слива – поверхностную корневую систему, (высокую водоудерживающую способность клеток и повышенный осмотический потенциал при засухе); у персика высокая водоудерживающая способность клеток (Кузнецов, Дмитриева, 2006). В этой связи для изучения растений методами, базирующимися на оценке физиолого-

биохимических показателей необходимо учитывать особенности конкретной культуры.

Слабо засухоустойчивы из ведущих плодовых культур айва, слива, яблоня, груша; средней устойчивостью обладают вишня, черешня, персик и алыча; относительно устойчивы – миндаль, абрикос, вишня степная (Колесников и др., 1979). П.Г. Шитт (1958) отмечал, что засухоустойчивость плодовых убывает в ряду: абрикос, миндаль, персик, вишня, черешня, груша, слива, айва, яблоня. Ю.В. Трунов с сотрудниками (2012) располагают плодовые культуры по требовательности к водообеспеченности в следующем порядке: миндаль, абрикос, вишня, персик, груша, яблоня, слива.

Понятие «засухоустойчивость» рассматривается в научной литературе неоднозначно: в узком смысле (способность выдерживать обезвоживание) и в комплексном рассмотрении (способность выдерживать как высокие температуры, так и обезвоживание) (Альтергот, 1936; Генкель, 1982). При обобщении результатов оценки устойчивости сортов к недостатку влаги и высоким температурам важно выделить генотипы, сочетающие благоприятный водный потенциал листьев с высокой их жаростойкостью (Еремин, Гасанова, 1999). При изучении общих механизмов устойчивости к группе стрессоров, которые инициируют в растении водный дефицит, выделяют три типа универсальных механизмов (Кузнецов, Дмитриева, 2006):

- стресс-индуцированное новообразование макромолекул с защитными свойствами;
- синтез совместимых осмолитов с множественными протекторными функциями;
- антиоксидантные системы.

Проблема водного обмена, устойчивости плодовых растений к засухе и способы их оценки привлекали широкое внимание исследователей и рассматривались в работах М.Д. Кушниренко (1967, 1975), Г.Н. Еремеева (1976), Г.В. Удовенко, Э.А. Гончаровой (1982), Э.А. Гончаровой (1989, 2005), Г.А. Халина

(1989), Т.Н. Дорошенко (1999), В.Г. Ленченко с сотрудниками (2007) Г.В. Еремина с сотрудниками (2008) и др. В большинстве этих исследований наиболее значимыми критериями засухоустойчивости признаются показатели водного режима: оводненность тканей, водоудерживающая способность, водный дефицит, которые характеризуют способность растений переносить засуху. В «Программе и методике сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» (1999) для оценки сортов по засухоустойчивости также рекомендуется метод, основанный на определении водообмена листьев (Еремин, Гасанова, 1999).

Аналогичный подход широко используют зарубежные физиологи – в роли критерия засухоустойчивости выступает относительное содержание воды в листьях как мера водного дефицита в стрессовых условиях (Barr, Weatherley, 1962; Farrant, 2002; Munns, 2010).

Как отмечает А.А. Жученко (2001), в селекции на засухоустойчивость исключительно важную роль играет правильный выбор критериев и методологии отбора.

На увеличение способности растений яблони противостоять засухе достоверно влияло повышение уровня ploидности – полиплоидные сорта и формы показали более высокую устойчивость к засухе (Ульяновская, 2009).

Предложено большое количество альтернативных методов выявления устойчивых к недостатку влаги растений, базирующихся на оценке скорости физиологических процессов, индуцированных стрессовым фактором. Показателем водного потенциала растения является толщина листьев, так как влияние воздушной засухи и дефицит влаги в почве приводит к ощутимым колебаниям толщины листовой пластинки (Максимов, 1952). Колебания степени электрического сопротивления листьев также может использоваться на практике при диагностике засухоустойчивости плодовых культур (Кушниренко, Курчатова, 1984; Ульяновская, 2009; Дорошенко и др., 2010).

Известен метод оценки засухоустойчивости по свойствам протоплазмы – более засухоустойчивые формы характеризуются большей ее эластичностью

(Генкель, 1956). Также используются в диагностике засухоустойчивости биофизические параметры – гидравлическая проводимость ксилемы (Kolb, Sperry, Lamont, 1996), давление водных паров в герметичной камере (Boyer, 1995), температура и отражаемость листового покрова в инфракрасном диапазоне, которые можно контролировать с помощью дистанционного зондирования (Blum, Mayer, Golan, 1982; Blum et al., 1989). Определены критерии прогнозирования засухоустойчивости плодовых растений по отношению РНК/ДНК в верхушечных меристемах побегов (Дорошенко и др., 1999; Дорошенко, 2004). В качестве стресс-маркеров засухи у яблони с успехом могут использоваться такие биохимические показатели как содержание зеаксантина и глутатиона (Sircelj et al., 2007). Отмечена возможность диагностики засухоустойчивости путем сравнения содержания общего и прочно связанного хлорофилла, а также соотношения компонентов легко извлекаемых и структурных белков хлоропластов до и после подсушивания листьев (Кушниренко, Курчатова, 1984).

В обзоре Р. Манс с сотрудниками (2010) в качестве индикатора генотипических различий между сортами пшеницы и ячменя рассматривается динамика устьичной проводимости в ответ на водный стресс. Показаны преимущества этого метода в сравнении с оценкой фотосинтеза и другими показателями.

Для массовой экспресс-оценки засухоустойчивости сортов Н.И. Ненько с сотрудниками (2012, 2012а) рекомендуют использовать такие показатели, как изменение соотношения свободной и связанной форм воды, содержания хлорофиллов, осмопротекторов сахарозы и пролина.

Надежными индикаторами адаптивного потенциала субтропических, южных плодовых культур наряду с особенностями водного режима служат динамические показатели активности каталазы, концентрации и соотношения пигментов, концентрации клеточного сока, оптические характеристики (структурированность) тканей листа (Белоус, 2008, 2010, 2012; Рындин, Белоус, Маляровская и др., 2014).

Одним из наиболее уязвимых процессов, которые в первую очередь угнетаются при воздействии засухи на растения из-за снижения поступления углекислого газа в хлоропласты и метаболических нарушений является фотосинтез (Passioura, 2007; Pinheiro, Chaves, 2011). Но если измерение газообмена в подвергнутых дефициту воды генотипах в селекционной работе медленно и непрактично, использование для оценки ответов фотосистемы флуоресценции хлорофилла более перспективно (Navaux, Lannoey, 1985). Ключевым фактором успешного применения измерений флуоресценции хлорофилла в программах улучшения сельскохозяйственных культур является тщательный подбор соответствующих параметров для выявления изменений в состоянии растений (Baker, Rosenqvist, 2004). В ряде работ (Epron, 1997; Flexas et al., 2000; Burke, 2007) показана возможность успешного использования этого метода для изучения устойчивости к дефициту воды таких культур как кедр, виноград, хлопок.

Если сведения о сравнительной устойчивости отдельных видов и сортов плодовых растений и их ценности как источников засухоустойчивости представлены в научной литературе относительно широко (Прусс, Еремеев, 1972; Халин, 1977; Гончарова и др., 1979; Еремин, Витковский, 1980; Генкель, Пустовойтова, 1981; Нестеров, 1989; Яковлева, 1995; Дорошенко, Кондратенко, 1998; Артюх, 2005; Дорошенко и др., 2005, 2010; Леонченко и др., 2007; Еремин, Семенова, Гасанова, 2008; Ульяновская, 2009; Савельев и др., 2010; Ожерельева и др., 2013), то проблема наследования этого признака или составляющих его компонентов изучена крайне недостаточно. Отмечается, что наследование урожайности – основного признака, на который ведется селекция в таких программах – определяется множеством физиологических, биохимических и обменных процессов растений с неизвестной в значительной степени генетикой и неясной ассоциацией с продуктивностью. При этом селекционеры редко могут определить основные факторы, которые снижают урожай в данной среде или степень их важности (Blum, 1989). Т.е. проблема оценки генетического

потенциала растений состоит в том, что судить о перспективности для селекции исходной формы зачастую приходится по фенотипическим показателям.

На основе математического моделирования и совокупного анализа показателей водообмена сортов яблони (оводненность листьев, водоудерживающая способность, остаточный водный дефицит) И.В. Дубравиной и С.В. Пермяковой (2013) показана возможность прогнозировать их отношение к засухе и уровень хозяйственной урожайности на ранних отборочных селекционных этапах. Это позволит вести целенаправленный отбор гибридного потомства, характеризующегося устойчивостью к данному стрессору.

#### **1.4.2 Физиологические основы жаростойкости и методы ее диагностики**

Диапазон температур, действующих в природе на растения, достаточно широк: от  $-77$  до  $+55^{\circ}\text{C}$ , т. е. составляет  $132^{\circ}\text{C}$ , а наиболее благоприятными для жизни большинства наземных организмов являются температуры  $+15...+30^{\circ}\text{C}$  (Кузнецов, Дмитриева, 2006). Для большинства видов растений температура  $45-55^{\circ}\text{C}$  предельна, сильно оводненные ткани повреждаются при  $50-60^{\circ}\text{C}$  (Жученко, 2001). Активно вегетирующие ткани редко выживают при температурах более  $+45^{\circ}\text{C}$  (Яковец, 2009). Температура выше  $30-35^{\circ}\text{C}$  угнетающе действует на процессы жизнедеятельности многих плодовых культур в условиях умеренно теплого климата. Повышение же ее выше  $50^{\circ}\text{C}$  приводит к повреждению коры дерева и ожогу плодов, особенно у крупноплодных сортов яблони и груши (Дорошенко и др., 2010, 2011).

Усиливающаяся нестабильность климата приводит к увеличению частоты подобных экстремальных воздействий. Так, в Краснодарском крае анализ частоты температур выше  $+30^{\circ}\text{C}$  в летний сезон почти за 40-летний период показал, что за последние годы количество максимумов возросло на  $63,6\%$  (Драгавцева и др., 2011).

При перегреве растительных тканей в первую очередь повреждаются белки и мембраны, повышается степень ненасыщенности жирных кислот, снижается способность к образованию водородных и ионных связей между полярными группами биополимеров, происходит нарушение системы пространственной структуры в белковых молекулах и мембранных липидах. В результате нарушения структуры электрон-транспортной цепи хлоропластов и митохондрий угнетаются процессы фотосинтеза и дыхания (Медведев, 2012).

Воздействие избытка тепла на плодовые растения способствует неравномерному росту и неодновременному созреванию плодов, изменению их покровной окраски, снижению вкусовых качеств, уменьшению лежкости. Под влиянием этого стрессора зачастую увеличиваются опадение плодов и поражаемость вредителями и болезнями (Трунов и др., 2012). На организменном уровне жаростойкость связана с приспособлениями, позволяющими снизить освещенность, например путем свертывания листьев (Дорошенко и др., 2010).

Более глубокое понимание механизмов этих биохимических и биофизических ответов растительных организмов на тепловой стресс может способствовать решению многих вопросов при выработке стратегии селекции и выделении максимально устойчивых генотипов. Отмечается, что в полевых условиях обычно трудно произвести отбор, так как некоторые факторы могут повлиять на точность и воспроизводимость опыта. Эти факторы:

- воздействие других типов абиотического и биотического стресса;
- изменчивость интенсивности и продолжительность стресса по годам;
- изменение температуры на том же этапе развития между генотипами с различными циклами;
- различия в чувствительности генотипов к тепловому стрессу на разных этапах развития (Souza et al., 2012). На плодовых культурах дополнительная трудоемкость обусловлена отсутствием возможности моделирования стрессовых факторов, а также необходимостью доведения растений до плодоношения (Гончарова, 2005).

Для сравнительного определения устойчивости плодовых культур к экстремально высоким температурам в настоящее время широко используются многочисленные модификации лабораторных методик, основанных на моделировании теплового шока, с искусственным обезвоживанием листьев и последующим восстановлением их оводненности или без него (Еремеев, 1976; Кушниренко и др., 1976; Гончарова, 1988; Леонченко и др., 2007; Boyer, 1995). Согласно этим руководствам оценку жаростойкости проводят путем теплового воздействия при сублетальных температурах (около  $+50^{\circ}\text{C}$ ). По разнице масс потерянной после завядания и насыщения листьев воды, абсолютному сухому весу рассчитывают общую оводненность, величину водного дефицита в пробах из сада, потерю воды после выветривания.

Часто жаростойкость листьев плодовых культур определяют методом Ф. Ф. Мацкова (Мацков, 1976; Еремин, Гасанова, 1999). О степени стойкости образца при этом судят по степени побурения тканей листа в слабом растворе соляной кислоты после моделирования теплового шока в водяной бане.

Высказано мнение, что лабораторные методы при оценке жаро- и засухоустойчивости, дают относительные результаты и большой интерес представляют при предварительной оценке массового материала (Удовенко и др., 1970). Повышенная температура особенно опасна для растений при сильной освещенности. Жароустойчивость часто включает устойчивость к двум факторам: к высокой температуре и прямой солнечной радиации (Кузнецов, Дмитриева, 2006; Larkindale et al., 2005). А.В. Будаговский с сотрудниками (2011) отмечают, что традиционные способы оценки жаростойкости плодовых культур, основанные на регистрации ограниченного числа показателей, неполном моделировании экстремального воздействия, дают искажённое представление о надёжности функционирования биологических систем и требуют пересмотра в соответствии с современными представлениями. Предложенная этими исследователями методика комплексной оценки жаростойкости плодовых растений средствами когерентной лазерной оптики основана на регистрации динамических параметров

светорассеяния, отражающих кинетические процессы фотосинтеза при моделировании жары по трем контролируемым показателям: температуре, влажности и освещённости.

Имеется еще ряд косвенных методов определения жаростойкости: по изменению фотоиндуцированного свечения, интенсивности плазмолиза, толщине листовой пластинки, по отношению РНК/ДНК в верхушечных меристемах побегов, изменению содержания белков и глюкозы и др. (Генкель, 1956; Максимов, 1952; Якушкина, 1980; Burquez, 1987; Джигадло и др., 1999; Дорошенко, 2004; Дорошенко и др., 2010). При изучении высокотемпературных стрессов можно использовать признак устойчивости клеточной мембраны. Повреждение ее приводит к повышению электропроводности, что позволяет количественно определить степень толерантности растения (Saadalla et al., 1990).

В качестве критерия уровня жаростойкости сортов и форм может выступать интенсивность транспирации; установлено, что у более жаростойких генотипов транспирация интенсивнее, что позволяет листьям снижать температуру не перегреваясь (Якушкина, 1980).

В последние годы, особенно на однолетних культурах, для выделения толерантных к тепловому воздействию генотипов достаточно успешно используется метод индукции флюоресценции хлорофилла (Moffatt et al., 1990; Crafts-Brander, Law, 2000; Baker, Rosenqvist, 2004; Schreiber, 2004; Petkova et al., 2007; Tang et al., 2007; Sharma et al., 2014). Однако в селекции плодовых растений эти методики широкого распространения не получили, вероятно, из-за недостаточной дифференцирующей способности или производительности. Потребность селекционеров-пловодоводов в выявлении и получении устойчивых засухо- и жароустойчивых гибридов и сортов обязывают физиологов изыскивать наиболее удобные способы оценки большого объема сортообразцов (Гончарова, 2005).

В результате проведенных исследований выявлены существенные различия по жаростойкости сортов и форм яблони, груши, вишни, черешни, сливы, алычи,

абрикоса, что позволяет более обоснованно подойти к выбору выращиваемых сортов, а также эффективнее вести селекцию на данный признак (Рудыка, Лищук, 1995; Яковлева, 1995; Дорошенко, Кондратенко, 1998; Дорошенко и др., 2010; Леонченко и др., 2007; Богданов, 2008; Савельев и др., 2006, 2009, 2010; Кружков, 2011; Юшков, Борзых, 2013, 2015).

А. Холл (1990) при изучении засухоустойчивости отмечал, что программы по созданию толерантных к высокой температуре сортов должны учитывать следующие вопросы:

- как изменяются дневные и ночные температуры в средах, где сорта будут использоваться;
- в какой фазе развития растений оно наиболее чувствительно к высоким температурам;
- как наследуется этот признак, есть ли характеристики, генетически связанные с устойчивостью к тепловому стрессу.

Вопрос о закономерностях наследования гибридным потомством признаков, определяющих жаростойкость у плодовых культур, представляет значительный интерес. Однако этот аспект освещен в литературе очень слабо. Рекомендации по селекции на данный признак ограничиваются, как правило, указаниями на источники этого признака (Акимов, 2001; Богданов, 2003; Чивилев, 2002; Хвостов и др., 2003; Дорошенко и др., 2005; Кузнецова, 2008; Савельев и др., 2010; Можар и др., 2012; Ульяновская и др., 2012; Юшков и др., 2012).

Таким образом, в результате изучения механизмов формирования жаро- и засухоустойчивости плодовых культур достигнуты некоторые успехи, которые являются теоретической базой для проведения отбора и ускорения селекционного процесса. Однако ряд аспектов этой проблемы остается дискуссионным или недостаточно исследованным. При всем многообразии существующих способов диагностики, в селекционной практике ощущается недостаток быстрых и чувствительных недеструктивных экспресс-методов. Для повышения эффективности селекционного процесса необходимо продолжить исследования

по изучению генетического контроля физиологических и биохимических признаков и особенностей наследования компонентов адаптации, формирующих устойчивость к засухе.

### 1.5 Физиологические и биохимические аспекты солеустойчивости

В мире насчитывается более чем 800 млн. га почв, подверженных солевому стрессу, что составляет более 6% общей площади суши (Martinez-Beltran, Manzur, 2005; Munns, Tester, 2008; Rengasamy, 2010) или 20% возделываемых земель (Gupta, Huang, 2014). В России засоленные и солонцовые сельхозугодья составляют по разным оценкам от 35 до 53 млн. га (Казакова, 2007; Жученко, 2008).

По воздействию на растения соли располагаются в ряд по степени убывания угнетающего действия:  $\text{Na}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{NaHCO}_3 \rightarrow \text{NaCl} \rightarrow \text{NaNO}_3 \rightarrow \text{CaCl}_2 \rightarrow \text{Na}_2\text{SO}_4 \rightarrow \text{MgCl}_2 \rightarrow \text{MgSO}_4$  (Муха и др., 2004). Наиболее токсично для растений хлоридное засоление, преобладающим катионом в таких почвах является натрий. Однако в природных условиях, засоления каким-либо одним видом соли практически не наблюдается: в почве обычны смеси хлористого и сернокислого натрия (Яковец, 2009). Приняты следующие пороги токсичности (по сумме солей): для почв хлоридного и сульфатно-хлоридного засоления - 0,1%, для почв сульфатно-натриевого засоления - 0,15%, для почв сульфатного засоления с участием гипса - до 1,0%, а для почв, засоленных щелочными солями - 0,05-0,1% (Панкова и др., 2006).

За рубежом основным оперативным показателем засоленности почв является удельная электропроводность (мСм/см, дСм/м), определяемая в фильтрах из насыщенных водой паст (Лопатовская, Сугаченко, 2010). Большинство видов плодовых растений входят в группу чувствительных к засолению растений, с пороговой степенью засоления 1,7-3,0 дСм/м и существенно уступают по этому

признаку таким полевым культурам как пшеница (5,9-8,6 дСм/м) или ячмень (8 дСм/м) (Maas,1990; Bischoff, Werner, 1999; Miyamoto et al., 2004). При этом 1 дСм/м приблизительно эквивалентен содержанию 640 мг/л соли (Munns, [www.plantstress.com](http://www.plantstress.com)).

Солевой стресс существенно влияет на продуктивность растениеводства, вызывая негативные изменения во всех процессах метаболизма, он приводит к затруднению водоснабжения, дисбалансу минерального состава среды и нарушению минерального питания, накоплению токсических веществ, ингибированию ферментов, нарушениям в протекании фотосинтеза (Строгонов, 1962; Levitt, 1980; Munns, 1993; Zhu, 2007; Rozema, Flowers, 2008; James et al., 2011).

В настоящее время считается, что главными причинами угнетения или гибели растений при засолении являются токсичное действие солей и водный дефицит, вызываемый гиперосмотическим стрессом (Строгонов, 1962, 1976; Удовенко, 1977; Munns, 1993; Кузнецов, Дмитриева, 2006). Легкорастворимые соли повышают осмотическое давление почвенного раствора и создают за счет низкого отрицательного водного потенциала физиологическую засуху: повреждения при засолении сходны с таковыми при засухе – увеличивается значение соотношения связанной и свободной воды и повышается осмотический потенциал клетки (Балконин, Строгонов. 1989; Кузнецов, Дмитриева, 2006; Яковец, 2009).

Токсическое влияние солей проявляется в нарушении азотного обмена, что приводит к интенсивному распаду белков, накоплению продуктов окисления серосодержащих аминокислот и других, ядовитых для растений соединений (Строгонов, 1962; Шевякова,1983).

Чтобы понять физиологические механизмы, ответственные за солеустойчивость, необходимо знать, является ли их ограничение роста следствием осмотического эффекта соли в почве или токсическим воздействием соли на растение. Ответ растения на засоление при этом происходит в два этапа:

быстрая реакция на увеличение наружного осмотического давления и медленный отклик в связи с накоплением ионов натрия в листьях (Munns, 2002; Munns, Tester, 2008).

Механизмы адаптации растений к высоким концентрациям солей имеют сложный, генетически обусловленный характер и включают регуляцию ионного гомеостаза и изоляцию ионов, замедление поглощения и транспорта ионов, накопление совместимых осмолитов (сахара, сахароспирты, аминокислоты и др.), активацию антиоксидантных ферментов и синтез антиокислительных соединений, синтез полиаминов, оксида азота (NO), гормональные изменения (Hasegawa et al., 2000; Алехина и др., 2005; Кузнецов, Дмитриева, 2006; Agarwal, Shaheen, 2007; Munns, Tester, 2008; Hasegawa, 2013; Saxena et al., 2013; Gupta, Huang, 2014; Roy, Negro, Tester, 2014). Несмотря на то, что физиологические механизмы реакции растений на засоление были описаны достаточно подробно вопрос о генетической детерминации признака устойчивости к засолению, особенно по плодовым культурам, остается менее изученным.

У зерновых культур и арабидопсиса выявлены гены, экспрессия которых предположительно связана с формированием устойчивости. Они ограничивают скорость поглощения соли из почвы и транспорт соли по всему растению, регулируют ионный и осмотический баланс клеток в корнях и побегах, развитие листьев и начало старения. Однако успешное практическое использование этих генов для получения устойчивых сортов затруднено, поскольку отсутствует понимание их функции на уровнях клеток, тканей и целого растения (Bartels, Sunkar, 2005; Munns, 2005). В обзоре L.F. Ciarmiello с сотрудниками (2011) также отмечается, что в ответной реакции на солевой стресс участвует большое количество (до 57) генов, кодирующих различные биохимические механизмы. Они включают в себя передачу сигнала, метаболизм углерода и производство энергии, защиту от окислительного стресса, поглощение, исключение, транспорт ионов натрия, модификации структурных компонентов клеточных стенок и мембран. В последние годы активно обсуждается использование трансгенных

технологий для получения солеустойчивых генотипов, однако, при их полезности для поиска механизмов, увеличивающих толерантность, сложность признака, скорее всего, означает, что для получения у чувствительных видов толерантных форм необходимо длительное время (Flowers, 2004).

Выявление солеустойчивых генотипов представляется сложной проблемой для сельскохозяйственных растений. Попытки повышения солеустойчивости ряда экономически важных видов методами традиционной селекции растений, имели некоторый успех, но были ограничены полигенной природой признака (Flowers, 2004). Как отмечают М. Ашраф и М. Фулад (2012) при разработке селекционной программы для улучшения солеустойчивости необходимы:

- эффективные методы скрининга для подбора исходных генотипов;
- оценка генетической изменчивости признака;
- знание механизмов наследования признака толерантности на определенных этапах развития;
- знание биологических механизмов, лежащих в основе толерантности;
- надежные прямые или косвенные критерии отбора;
- конструирование наиболее подходящих стратегий селекции.

В полевых условиях оценка растений занимает длительный период, результаты могут искажаться из-за неоднородных физических и химических свойств почвы в пределах одного участка, возможного наличия токсичных ионов (Удовенко и др., 1976а; Rengasamy, 2002). Усложняет диагностику и то, что негативное влияние солевого стресса на растение включает две составляющих: ионную токсичность и осмотический компонент (Munns, Tester, 2008).

Для полевых культур предложено большое количество методик, основанных на изменении физиолого-биохимических процессов. В работах Р. Манс с сотрудниками (2003, 2004) приводится список возможных методов, использование которых перспективно для скрининга солеустойчивости. Они основаны на оценке особенностей роста в целом или изменении размеров отдельных частей (корень, лист), выживаемости, прорастании, повреждении

листьев, флуоресценции хлорофилла, состоянию в культуре тканей, исключению токсичных ионов.

Широко распространена в настоящее время методика оценки по ростовым процессам и урожайности в естественных или моделируемых условиях с использованием повышенных концентраций хлорида натрия (Greenway, 1962; Flowers, 2004), однако для плодовых данный подход мало приемлем в связи с большим размером растений.

Дискуссионным остается и вопрос применимости к плодовым методов оценки солеустойчивости по проросткам (Леонченко, Евсеева, 2002; Леонченко и др., 2007; Кузнецова, 2008), доказавшие свою эффективность на полевых культурах (Иванов, Удовенко, 1970; Шихмурадов, 2014), т.к. каждый проросток у плодовых является генотипом, отличным от родительских.

Отмечена возможность дифференцировать генотипы по солеустойчивости в зависимости от способности закрывать устьица и снижать транспирацию на начальной степени засоления (Удовенко и др., 1976; Шарипова, Веселов, 2011).

В последние годы разработаны технологии неразрушающей оценки с помощью анализа и специальной обработки изображения, характеризующие три механизма устойчивости: изоляцию ионов натрия, осмотическую толерантность и солевыносливость тканей (Rajendran, Tester, Roy, 2009). Однако их эффективность показана пока только для пшеницы.

Для диагностики солеустойчивости древесных растений широко применяется метод, в основе которого лежит оценка интенсивности выцветания хлорофилла (Строгонов, 1962). Листья черешками погружают в растворы солей и в дистиллированную воду и выдерживают определенное время в лабораторных условиях. В результате выцветания хлорофилла и разрушения хлорофилл-белкового комплекса на поверхности листьев образуются бледные участки – «солевые пятна». У менее устойчивых сортов выцветание хлорофилла происходит быстрее. Автор отмечает, что учет результатов ведется визуально, что снижает

точность результатов и дает ориентировочное представление о солеустойчивости растений.

Имеются сведения, что солеустойчивость плодовых культур в большей степени детерминирована привоем, однако некоторое влияние на нее оказывает и подвой (Дорошенко, 2010).

В.Г. Леонченко с сотрудниками (2007) разработан метод и предложена система критериев для определения солевосливости плодовых растений в искусственной культуре. Отмечено меньшее угнетение пролиферации каллуса на средах с хлоридом натрия у предположительно устойчивых сортов. К сожалению, в данной работе не приводятся сведения о корреляции результатов наблюдений с данными, полученными контрольными методами в полевых или лабораторных условиях.

Таким образом, если в исследованиях, проведенных на однолетних культурах, имеются определенные успехи в раскрытии особенностей генетического контроля и биохимических механизмов формирования анализируемого признака, работ, посвященных изучению солеустойчивости плодовых растений, очень мало. Специфические их особенности (высокая степень гетерозиготности, продолжительный ювенильный период, большой размер растений) не позволяют эффективно использовать многие перспективные вегетационные и вегетационно-полевые методы оценки солеустойчивости. Сохраняется необходимость изучения закономерностей наследования этого признака гибридным потомством, совершенствования и создания надежных и производительных методов, основанных на объективно оцениваемых показателях и пригодных для практического использования, выделения новых источников и доноров для селекции.

## 2 МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И УСЛОВИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1 Материал и методы исследования

Исследования проводились с 1998 по 2016 годы в соответствии с тематическими планами НИР ФГБНУ ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина» (ныне Селекционно-генетический центр ВНИИГиСПР Федерального научного центра им. И.В. Мичурина) на базе генетической коллекции, гибридных насаждений и участков первичного сортоизучения по программам:

«Разработать методы выявления эколого-физиологических механизмов оптимизации, стабилизации и управления продукционным процессом и качеством продукции, модели оптимизации размещения многолетних насаждений», номер государственной регистрации – 15070.6827001121.06.8.001.6;

«Усовершенствовать методы интенсификации и ускорения селекционного процесса; провести поиск, мобилизацию и сохранение генетических ресурсов; установить закономерности наследования ценных адаптивно значимых признаков и на этой базе создать новые сорта с высокой продуктивностью и устойчивостью к действию абиотических и биотических стрессов», номер государственной регистрации – 15070.6827001121.06.8.001.9;

Пополнить генетические коллекции, изучить генофонд плодовых, ягодных культур, выделить и сохранить источники важнейших признаков и создать базы данных по некоторым культурам с целью их использования в селекции с помощью ЭВМ», номер государственной регистрации – 01.9.80006535.

Материалом исследований являлись:

- 17 видов и разновидностей рода *Malus* Mill.;
- более 180 сортов и форм яблони народной, отечественной и зарубежной селекции;
- 14 сортов и форм груши отечественной и зарубежной селекции;
- 29 сортов и форм вишни народной, отечественной и зарубежной селекции;

- 5 сортов черешни отечественной селекции;
- 7 сортов сливы отечественной селекции;
- 7 сортов и форм абрикоса отечественной селекции.

Агротехника на опытных насаждениях – общепринятая для садов традиционного типа Центрально-Черноземного региона. Схема посадки растений: яблоня - 6х3 м (подвой 54-118), груша - 7х3 (подвой семенной), косточковые - 5х3 (подвой семенной). Содержание почвы в саду – черный пар.

В качестве родительских генотипов в гибридизации были задействованы сорта и формы, производные яблони домашней *Malus domestica Borkh.*, (Скала, Ковровое, Сочи 26/3, Лигол, Веняминовское, Былина, Свежесть, Кандиль орловский, Казачка кубанская, Имант, Беркутовское, Гала, Память есаулу, Успенское, Богатырь, Звездочка, Антоновка обыкновенная); яблони ягодной *M. baccata* (L.) Borkh. (Таежное, отборная форма 32-27); мелкоплодные формы – гибриды между яблоней домашней и полукультурными ранетками или китайками (Алые паруса, Алтайское нарядное, Алтайское багровое, Уральское наливное, Керр, отборная форма 57-3), яблоня обильноцветущая (*M. floribunda*).

Всего в исследованиях было использовано около 2 тысяч гибридных сеянцев яблони из 21 комбинации скрещивания и от свободного опыления. Гибридизация, выращивание и изучение гибридных сеянцев выполнялись в соответствии с «Программой и методикой селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур» (1995). Выращивание гибридных сеянцев осуществлялось на селекционном участке лаборатории частной генетики с площадью питания 0,9х0,2 м, с последующей высадкой без браковки в 2-3-х летнем возрасте в селекционный сад (площадь питания 6х3 м.) Для создания генетически неоднородного селекционного материала при проведении гибридизации подбирали максимально генотипически разнообразные по селектируемым признакам родительские формы. Были получены как внутри-, так и межвидовые гибриды, а также потомства от свободного опыления.

В гибридизации использовали наиболее типичные молодые растения необходимого сорта, внешне здоровые, без видимых следов повреждений абиотическими стрессорами и вредителями.

Искусственное промораживание побегов в зимний период осуществляли согласно методическим рекомендациям, разработанным М.М. Тюриной, Г.А. Гоголевой (1978), М.М. Тюриной с сотрудниками (2002) в низкотемпературных установках НС 280/75 (Фригера) и ТС-180 Jeio Tech. Варианты опытов:

- устойчивость к ранним морозам в осенне-зимний период – закалка при  $-5, -10^{\circ}\text{C}$  (I компонент), промораживания при  $-28, -30^{\circ}\text{C}$ ;

- максимальная морозостойкость в середине зимовки (II компонент) – закалка при  $-5, -10^{\circ}\text{C}$ , промораживание при  $-38^{\circ}\text{C}, -40^{\circ}\text{C}$ ;

- устойчивость к резким перепадам температуры после оттепели (III компонент) – оттепель  $+3^{\circ}\text{C}$  в течение 5 дней, промораживание при  $-28^{\circ}\text{C}, -30^{\circ}\text{C}$ .

- способность восстанавливать морозостойкость при повторной закалке после оттепелей (IV компонент) – промораживание при  $-35^{\circ}\text{C}$  после оттепели  $+3^{\circ}\text{C}$  в течение 5 дней и повторной закалки при  $-5, -10^{\circ}\text{C}$ . Экспозиция во всех вариантах составляла 18 часов, скорость снижения температуры  $5^{\circ}\text{C}$  в час.

Устойчивость к ранним морозам в осенне-зимний период изучалась у некоторых исходных форм и на фоне аномально теплой температуры в период закалки путем последующего лабораторного промораживания побегов непосредственно из сада.

Материал для промораживания заготавливали в конце осеннего периода (вторая половина ноября) до наступления сильных морозов. До времени использования хранение побегов осуществлялось в полиэтиленовых пакетах со снегом в холодильном шкафу Philips при температуре около  $-10^{\circ}\text{C}$ .

После низкотемпературного воздействия оттаивание проводили в течение суток при повышении температуры  $3-5^{\circ}\text{C}$  в час. Моделирование оттепелей,

закалка и оттаивание осуществлялись в камере искусственного климата Sanyo MLR-350.

После оттаивания побеги выдерживали при комнатной температуре (около 20°C) в сосудах с водой в течение 12-20 дней для проявления повреждений тканей. Чтобы избежать вымывания красящих веществ из поврежденных тканей и искажения при итоговой оценке генотипов, устойчивость к резким понижениям температуры после продолжительной оттепели определяли после выдерживания образцов в полиэтиленовых пакетах с влажными опилками при комнатной температуре (Савельев, 1997). Перед помещением побегов в сосуды с водой или влажными опилками их концы подрезали.

Определение уровня повреждений проводилось по степени естественного побурения тканей анатомическим методом с учетом площади повреждений и их интенсивности согласно общепринятой балльной шкале: 0 баллов – признаки повреждения отсутствуют, 5 баллов – ткань полностью погибла. Делали по три среза на побеге, при этом отдельно учитывали подмерзания коры, камбия, древесины и сердцевины и рассчитывалась общая степень повреждений тканей. Аналогичным образом оценивали и повреждения почек. Срезы для более точной оценки повреждений просматривали с использованием бинокулярной лупы (МБС-2).

Оценку устойчивости сортов и форм плодовых культур к возвратным весенним заморозкам проводили при температурах – 1,5°C, – 2,5°C и – 4°C путем прямого лабораторного промораживания веток с бутонами и цветками. Через 24 часа после постепенного оттаивания срезанных веток проводили учет поврежденных генеративных образований согласно «Программе и методике сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» (Орел, 1999) и методическим рекомендациям В.Г. Леонченко с сотрудниками (2007).

В полевых условиях изучение зимних повреждений осуществляли по балльной шкале согласно «Программе и методике сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» (Орел, 1999), при этом учитывали также общий балл состояния растений в течение вегетационного периода..

Определение жаро- и засухоустойчивости сортов и форм проводили, используя весовой метод, базирующийся на изучении водного режима листьев при моделировании завядания, теплового шока и насыщения в условиях лаборатории (Еремеев, 1964; Кушниренко и др., 1976; Леонченко и др., 2007). При этом дополнительным фактором, смоделированным в этих экспериментах являлся уровень освещения близкий к естественному (Будаговский и др., 2011). Исследования осуществляли в летний период (июль-август) в условиях недостатка влаги в почве и воздухе, при этом растения не подвергались дополнительным экстремальным дестабилизирующим воздействиям и находились в относительно благоприятных условиях. Листья для опытов отбирали с середины побегов, находящихся в центральной части кроны, неповрежденные вредителями и без признаков поражения болезнями.

Для моделирования условий засухи использовали климатическую камеру Sanyo MLR-350. Изменение водного режима образцов определяли путем взвешивания на аналитических весах (A&D GH-200) с точностью до 0,1 мг до и после действия стрессора. Оценка проводилась по комплексу компонентов водного режима: общая оводненность, потеря воды после выветривания и после теплового шока, масса поглощенной воды после насыщения, водный дефицит. Насыщение производили путем помещения листьев черешками в сосуды с дистиллированной водой. Тепловой шок моделировался в биологическом термостате ВТ 1200 (+50°C, 30 мин.). Взвешивание листьев при определении абсолютного сухого веса осуществляли после высушивания в термостате при температуре +100°C после достижения постоянного веса.

Воздействие обезвоживания и теплового шока изучали в следующих условиях:

- моделирование обезвоживания – листовые пластинки без воды, температура +25°C, 120 мин., освещение 9000 лк;
- моделирование теплового шока – листовые пластинки без воды, температура +50°C, 30 мин., освещение 9000 лк.

- моделирование насыщения после выветривания и теплового шока – листовые пластинки черешками помещены в воду, температура +25°C, 30 мин., освещение 9000 лк

Расчеты проводили по следующим принятым формулам.

Общая оводненность тканей (ОВ)

$$ОВ = (m_1 - m_0) * 100 / m_1, \% \text{ (в процентах от первоначальной массы навески)}$$

где,  $m_1$  – первоначальная масса листьев (г),

$m_0$  – абсолютный сухой вес листьев (г).

Водоудерживающую способность (ПВ), как количество потерянной после выветривания или теплового шока воды, выраженное в процентах на первоначальную массу пробы:

$$ПВ = (m_1 - m_2) * 100 / (m_1 - m_0), \%$$

где,  $m_1$  – первоначальная масса листьев (г),

$m_2$  – масса листьев после завядания (г),

$m_0$  – абсолютный сухой вес листьев (г).

$V$  - потеря воды за единицу времени (г).

Степень восстановления оводненности (СВО) после выветривания или теплового шока в процентах от потерянной воды:

$$СВО = (m_3 - m_1) * 100 / (m_1 - m_0), \%$$

где,  $m_1$  – первоначальная масса листьев (г),

$m_3$  – масса листьев после завядания и насыщения (г),

$m_0$  – абсолютный сухой вес листьев (г).

Полевая засухоустойчивость исходных форм изучалась также во время экстремальных условий засухи лета 2010 года. Оценку проводили в баллах, руководствуясь «Программой и методикой изучения сортов плодовых и ягодных культур» под редакцией Я.С. Нестерова (1970), с учетом общего состояния растений, повреждения листового аппарата, осыпания и снижения качества плодов.

Устойчивость генотипов яблони к воздействию засоления определяли по методике Б.П. Строгонова (1970) по скорости и степени выцветания хлорофилла листьев в климатической камере Sanyo MLR-350. Побеги или листовые пластинки помещали срезами или черешками в раствор хлорида натрия (0,07 М; 0,1 М) и других солей, температура +23°C, освещение в течение суток: 12 ч – 4000 лк, 12 ч – темнота. В контрольном варианте использовали дистиллированную воду. Учет проводили в баллах, учитывая площадь и степень повреждения (0 баллов – отсутствие повреждений, 5 баллов – повреждено более 75% площади листа).

При определении солеустойчивости по проросткам руководствовались методическими рекомендациями, разработанными В.Г. Леонченко с сотрудниками (2007) Образцы листьев для изучения их функционального состояния методом индукции флуоресценции хлорофилла без признаков повреждений болезнями и вредителями отбирали в пятикратной повторности утром со средней части однолетних побегов среднего яруса кроны с учетом экспозиции и помещали в герметичный контейнер. Функциональную активность фотосинтетического аппарата оценивали при комнатной температуре портативным импульсным хлорофиллфлуориметром JUNIOR-PAM (Heinz Walz GmbH). Перед проведением измерений листья находились в темноте в течение 30 мин с целью предотвращения фотоингибирования. Минимальный уровень флуоресценции ( $F_0$ ) регистрировали после темновой адаптации листьев путем освещения их слабым измерительным светом (длина волны 450 нм), модулированным с низкой частотой (5 Гц). При этом включенное измерительное световое излучение не стимулирует фотосинтетической активности в растениях, адаптированных к темноте. После интенсивной световой вспышки длительностью 300 мс (плотность фотонного потока 10000 мкмоль/(м<sup>2</sup>с), длина волны 450 нм) измеряли интенсивность флуоресценции хлорофилла ( $F_m$ ) при закрытых реакционных центрах. Потенциальный квантовый выход фотохимических реакций фотосистемы II ( $F_v/F_m$ ) оценивали с помощью программного обеспечения WinControl-3 по формуле:

$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ , где  $F_m$  - максимальная флуоресценция,  $F_0$  - минимальная флуоресценция (Kitajima, Butler, 1975; Butler, 1978).

Квантовый выход фотохимического превращения поглощенной световой энергии фотосистемы II ( $Y$ ) в адаптированном к свету состоянии (эффективная производительности фотосинтеза) рассчитывались как  $Y=(F'_m-F_t)/F'_m$ , где  $F'_m$  – максимальная флуоресценция в адаптированном к свету состоянии,  $F_t$  - квазистационарный уровень флуоресценции у адаптированного к свету листа (рисунок 1). Этот и ряд других показателей оценивали методом импульсного насыщения при возбуждающем фотосинтез (актиничном) освещении (Schreiber, 1986).

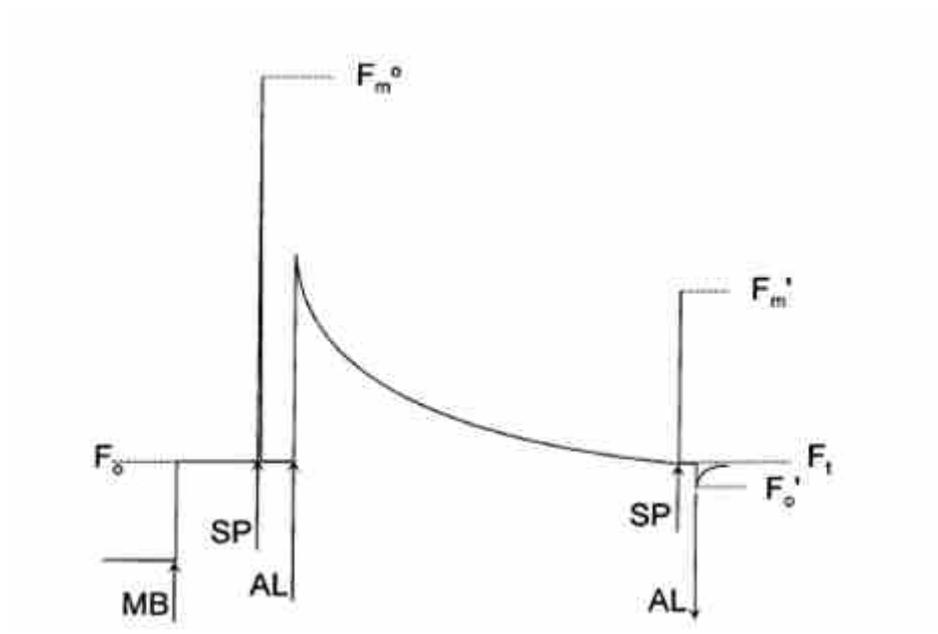


Рисунок 1 – Типичная кривая индуцированной флуоресценции хлорофилла (Maxwell, Jonson, 2000). Включение измеряющего света (MB) и измерение уровня нулевой флуоресценции ( $F^0$ ). Измерение максимума флуоресценции ( $F_m^0$ ) после применения насыщающей вспышки света (SP). Воздействие светом (AL), стимулирующим фотосинтез (актиничный свет). Измерение максимума флуоресценции в адаптированном к свету состоянии ( $F'_m$ ) после определенного периода и другой насыщающей вспышки (SP). Уровень флуоресценции непосредственно перед насыщающей вспышкой ( $F_t$ ). Выключение актиничного света (AL) в присутствии дальнего красного света. Оценка нулевого уровня флуоресценции в адаптированном к свету состоянии ( $F^0$ )

Относительная скорость нециклического электронного транспорта при заданной интенсивности света (ETR) рассчитывалась с помощью программного

обеспечения WinControl-3 при плотности фотонного потока 190 мкмоль/(м<sup>2</sup>с) по формуле:

$$ETR = PAR \cdot ETR\text{-Factor} \cdot P_{PS2}/P_{PPS} \cdot Y,$$

где PAR – уровень фотосинтетически активной радиации (интенсивность актиничного света);

ETR-фактор - часть фотонов, поглощенных фотосинтетическими пигментами листа;

$P_{PS2}/P_{PPS}$  - доля фотонов, поглощенных фотосистемой II относительно общего количества фотонов, поглощенных фотосинтетическими пигментами (по умолчанию 0,5);

Y - эффективная производительность фотосинтеза.

С учетом того, что величины PAR, ETR-Factor,  $P_{PS2}/P_{PPS}$  в каждом опыте были постоянными, параметры Y и ETR считали связанными функциональной зависимостью.

На основании полученных с помощью программного обеспечения WinControl-3 световых кривых также учитывали следующие фотосинтетические параметры: квантовый выход нефотохимического тушения флуоресценции - Y(NPQ) согласно Д. Кремеру с соавторами (2004), коэффициент максимальной утилизации световой энергии (угол наклона световой кривой,  $\alpha$ ), рассчитанный как коэффициент линейной регрессии, построенной по точкам, лежащим на светолимитированном участке световой кривой, максимальную относительную скорость электронов по транспортной цепи (ETRmax) и насыщающую интенсивность света ( $E_k$ ).

Анализы спектров отражения и пропускания листьев и водных вытяжек в различных условиях осуществляли на сканирующем спектрофотометре SPECORD 250 PLUS (производство Analytik Jena), используя дополнительно интегрирующую сферу диаметром 50 мм. Спектральные измерения проводились в диапазоне 350-900 нм и с шагом 1 нм.

Экономические аспекты возделывания новых сортов изучали руководствуясь «Программой и методикой сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» (1999).

Общую у исходных форм и специфическую комбинационную способность у родительских пар определяли на основе методики С.П. Яковлева и В.Н. Болдырихиной, изложенной в «Методических рекомендациях по применению статистических методов в генетике и селекции плодовых растений» (1980), под редакцией В.Е. Перфильева.

В качестве количественного критерия сравнения достоверности предложенных новых методических подходов, как правило, использовали значения коэффициента корреляции между данными, полученными традиционными (контрольными) и анализируемыми методами.

Обработку данных результатов исследований производили с помощью методов математической статистики (Доспехов, 1985; Масюкова, 1979), статистических пакетов программного обеспечения Microsoft Excel 2010, Статистика 6.0.

## 2.2 Условия проведения исследований

Полевые исследования выполнены в условиях умеренно-континентального климата Тамбовской области на селекционных и коллекционных участках Селекционно-генетического центра ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина. Насаждения расположены на юго-западной окраине г. Мичуринска. Для климата области характерно относительно теплое лето и умеренно холодная продолжительная зима с устойчивым снежным покровом<sup>1</sup>.

Среднегодовая температура составляет +4-5°C и варьирует от 2,3 до 7,6°C в различные годы. Наиболее теплый месяц – июль (средняя температура 19,0-

---

<sup>1</sup>При составлении агрометеорологической характеристики использованы данные Мичуринской метеостанции, сайта [www.rp5.ru](http://www.rp5.ru), справочник “Агроклиматические ресурсы Тамбовской области”

20,7°C), самый холодный – январь (средняя температура –10,5-11,5°C). Абсолютная минимальная температура –37,8°C, летом 2010 года отмечена абсолютная максимальная температура +40,3°C.

Вегетационный период начинается, как правило, в середине апреля и заканчивается в середине октября, его продолжительность 180-185 дней. За время вегетации среднемноголетняя сумма активных температур (выше +10°C) составляет около 2500°C. Выше нуля среднесуточная температура держится 210-220 (около 60%) дней в году, но безморозный период длится около 150 дней. Среднесуточные температуры ниже нуля обычно устанавливаются 3-8 ноября, этот период длится 145-156 дней.

Для плодовых культур серьезную угрозу представляют относительно часто отмечаемые сильные морозы в середине зимовки, а также резкие снижения температуры в осенне-зимний и, особенно, в зимне-весенний периоды. Нередко фиксируются и поздневесенние заморозки во время цветения (первая и вторая декады мая), когда вторжения холодных арктических масс воздуха приводят к понижениям температуры в понижениях рельефа до -5°C и существенному повреждению генеративных образований.

Осадки на территории области выпадают в течение 150-160 дней в году. Среднегодовое их количество – 450-500 мм, большая часть из которых выпадает в теплое время года (сумма 300-350 мм). Регион расположен в зоне неустойчивого увлажнения, с колебания осадков по годам могут составлять 300-700 мм. При этом в среднем один раз в 3-4 года отмечаются засухи. Средняя величина гидротермического коэффициента составляет 0,95-1,10.

Устойчивый снежный покров образуется, обычно, в ноябре-декабре и сохраняется в течение около 125 дней. Его высота может достигать 0,6-0,8 м, со значительным варьированием по годам.

Относительная влажность воздуха варьирует от 50% в засушливые годы летом до 88% в осенне-зимний период. Среднегодовое значение этого показателя составляет 76%.

За время проведения исследований погодные условия отличались значительным разнообразием, было отмечено несколько особенно неблагоприятных для плодовых растений периодов, когда метеорологические показатели аномально отклонялись от средних многолетних. Эти условия угнетающе сказались на состоянии и продуктивности недостаточно устойчивых к стрессорам абиотической природы сортах и формах плодовых культур. Вместе с тем аномальные условия позволили провести в полевых условиях более глубокую оценку изучаемых генотипов по уровню адаптации к дестабилизирующим воздействиям и выделить наиболее устойчивые из них.

Нередко воздействия повреждающих факторов, превышающих адаптивные возможности генотипов, наблюдались в период перезимовки (таблицы 1, 2). Так, негативно отразился на состоянии плодовых растений резкий перепад температур в январе-феврале 1999 года.

Таблица 1 – Минимальные температуры воздуха за 1998-2005 годы исследований

Месяц	много- летние данные	год							
		1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005
январь	-37	-24,0	-25,4	-25,7	-19,8	-29,5	-28,4	-14,4	-19,7
февраль	-37	-28,0	-27,9	-20,6	-23,5	-17,7	-25,0	-22,5	-24,5
март	-30	-18,1	-14,9	-12,6	-13,3	-5,4	-21,3	-15,3	-20,2
апрель	-18	-14,0	-6,4	-0,7	-7,0	-9	-5,4	-8,7	-10,7
май	-6	-2,0	-1,7	-2,0	3,2	1,5	4,4	1,4	4,6
июнь	-2	2,0	7,8	8,4	7,4	8,8	3,1	5,0	8,6
июль	5	10,0	10,7	10,4	13,3	11,5	12,0	11,0	9,2
август	0	3,1	9,0	7,8	7,0	5,0	7,9	8,0	9,2
сентябрь	-6	-1,0	4,2	-1,0	-0,4	2,0	2,1	1,0	1,4
октябрь	-18	-6,1	-2,4	-2,0	-5,5	-5,6	-8,4	-2,5	-7,5
ноябрь	-34	-26,0	-23,0	-14,9	-14,0	-17,4	4,0	-15	-5,2
декабрь	-37	-33,0	-26,7	-14,5	-25,6	-30,8	-18,9	-17,6	-18
минимальная годовая	-37,0	-33,0	-27,9	-25,7	-25,6	-30,8	-28,4	-22,5	-24,5

После длительной оттепели (до +2,4°C) отмечались морозы до -27,9°C. В результате у многих сортов, особенно косточковых культур, были серьезно повреждены плодовые почки, что привело к резкому снижению урожайности в течение вегетационного периода.

Таблица 2 – Минимальные температуры воздуха за 2006-2015 годы исследований

Месяц	год									
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015
январь	-34	-19,9	-27,5	-22,9	-31,4	-23,7	-23,1	-26,2	-31,6	-25,8
февраль	-34,7	-25	-19,8	-18,8	-20,4	-30,1	-27,1	-18,8	-26,5	-22,8
март	-17,6	-6,8	-4,5	-15	-18,6	-23,7	-19,1	-22	-9,3	-12,2
апрель	-2,1	-6,4	1,8	-4,8	-2,4	-8,4	-4,2	-1,7	-4,9	-4,5
май	0,4	-0,8	2,0	2,2	6,4	6,3	3,2	4,6	0,6	4,3
июнь	8,6	8,3	3,1	6,4	8,4	9,2	5,8	9,8	5,2	8,9
июль	7,6	10,8	9,5	7,4	16,2	15,8	11,5	9,8	11,2	9,7
август	10,3	5,6	6,9	8,7	6,7	11,5	7,5	8,4	6,4	5,9
сентябрь	2,0	2,8	-0,3	1,2	2,1	4,8	4,1	0	1,0	4,9
октябрь	-17,5	-1,7	-1,3	-2,9	-5,2	-3,8	-2,4	-3,4	-10,9	-5,7
ноябрь	-9,3	-15,5	-7,7	-7,6	-15,2	-16,5	-7	-6,4	-16,7	-10,2
декабрь	-15,2	-18,7	-19,4	-28,9	-23,6	-9,9	-23,9	-21,3	-21,2	-12,7
минимальная годовая	-34,0	-25,5	-27,5	-28,9	-31,4	-30,1	-27,1	-26,2	-31,6	-28,9

Относительно суровая зима наблюдалась в 2002 году – температура воздуха достигала в декабре  $-30,8^{\circ}\text{C}$ . Данные условия не являются критическими для яблони, однако они вызвали существенное снижение урожая менее зимостойких культур – черешни, абрикоса, сливы, ряда сортов груши.

Особенно неблагоприятным для перезимовки плодовых культур был зимний период 2005/06 годов. Отмечено две волны холода, когда среднесуточная температура воздуха не поднималась выше  $-20,0^{\circ}\text{C}$ : 17-25 января – минимальная температура в этот период достигала  $-34,0^{\circ}\text{C}$  и 3-10 февраля – с минимумом, зарегистрированным на метеостанции  $-34,7^{\circ}\text{C}$ . При этом в насаждениях, где проводились исследования температура воздуха опускалась до  $-37,5^{\circ}\text{C}$ , что превысило абсолютный минимум за все годы наблюдений, а на уровне снега – ниже  $-40^{\circ}\text{C}$ . Среднесуточная температура воздуха 8 февраля составила  $-30,4^{\circ}\text{C}$ ,

что более чем на 20°C ниже среднемноголетних значений. В результате сложившихся условий в специализированных, личных подсобных и фермерских хозяйствах Тамбовской области вымерзло более 35% плодовых насаждений (Савельев и др., 2010).

Неблагоприятно для плодовых насаждений сложились погодные условия во время зимы 2009/2010 года. Уже в период подготовки их к зиме в октябре-ноябре температура воздуха на 2-3°C превышала климатическую норму, что препятствовало прохождению закалки. Понижение температуры до -28,9°C в декабре сопровождалось отсутствием снегового покрова. Отмечались потенциально опасные для растений понижения температуры и в январе. Среднесуточная температура в это время опускалась до -26,8°C, минимальная – до -31,4°C. На уровне снега в насаждениях ВНИИГиСПР морозы достигали -38°C. Условия зимы 2009/2010 года не нанесли существенного ущерба производственным насаждениям яблони, однако неблагоприятно сказались на косточковых культурах.

Снижение температуры воздуха до -31,6°C, отмеченное в январе 2014 г. не было продолжительным и не сопровождалось резкими ее колебаниями. В этой связи существенного ущерба насаждениям плодовых культур оно не нанесло.

За годы исследований во время перезимовки часто отмечались нестабильные условия с резкими колебаниями температур и продолжительными оттепелями как в период закалки и при выходе из покоя, так и в середине зимы. Более подробно воздействие указанных стрессоров на состояние изученных генотипов будет рассмотрено ниже, в соответствующих главах представленной работы.

В период проведения исследований было отмечено негативное влияние на насаждения плодовых поздневесенних заморозков, наиболее существенный ущерб они причинили в мае 1999 и 2000 годов. В первой декаде мая 1999 года, когда растения вступали в фазу цветения, наблюдалось длительное похолодание длительностью более десяти дней. Заморозки в это время отмечались несколько

раз, самый сильный из них был зарегистрирован 4 мая, когда температура на опытных участках понижалась до  $-3...4^{\circ}\text{C}$ . В результате у большого количества исходных форм яблони, груши, вишни и других культур наблюдались значительные повреждения бутонов, цветков и завязей.

Аналогичными условиями характеризовался и май 2000 года, когда резкое похолодание сопровождалось довольно сильными утренними заморозками. Минимальных значений температура воздуха достигала 15 и 17 мая, когда в экспериментальных насаждениях заморозки достигали  $-4^{\circ}\text{C}$ . Эти условия также привели к повреждению генеративных образований у ряда сортов и форм.

В результате аппроксимации данных по варьированию температур воздуха за время проведения исследований отмечены некоторые тенденции отклонения климатических показателей от среднемноголетних. Так, среднегодовая температура за все годы исследований на  $0,8-4,5^{\circ}\text{C}$  превышала среднемноголетнюю ( $4,9^{\circ}\text{C}$ ), с явным трендом на ее дальнейшее повышение, что наглядно отражается степенной кривой (рисунок 2). При этом если средняя температура самого теплого месяца – июля практически не изменилась, то тенденция к стабильному росту средней температуры декабря выражена очень ясно.

За время исследований отмечены отклонения количества осадков, выпавших в период вегетации, и в целом за год (рисунок 3) от среднемноголетних значений. Наибольшей влагообеспеченностью в вегетационный период характеризовались 2000, 2001 и 2013 годы, благоприятными в этом отношении также были и 2003, 2006, 2007, 2011 годы. Недостаточным увлажнением в течение вегетации отличались 2002, 2010 и 2014 годы.

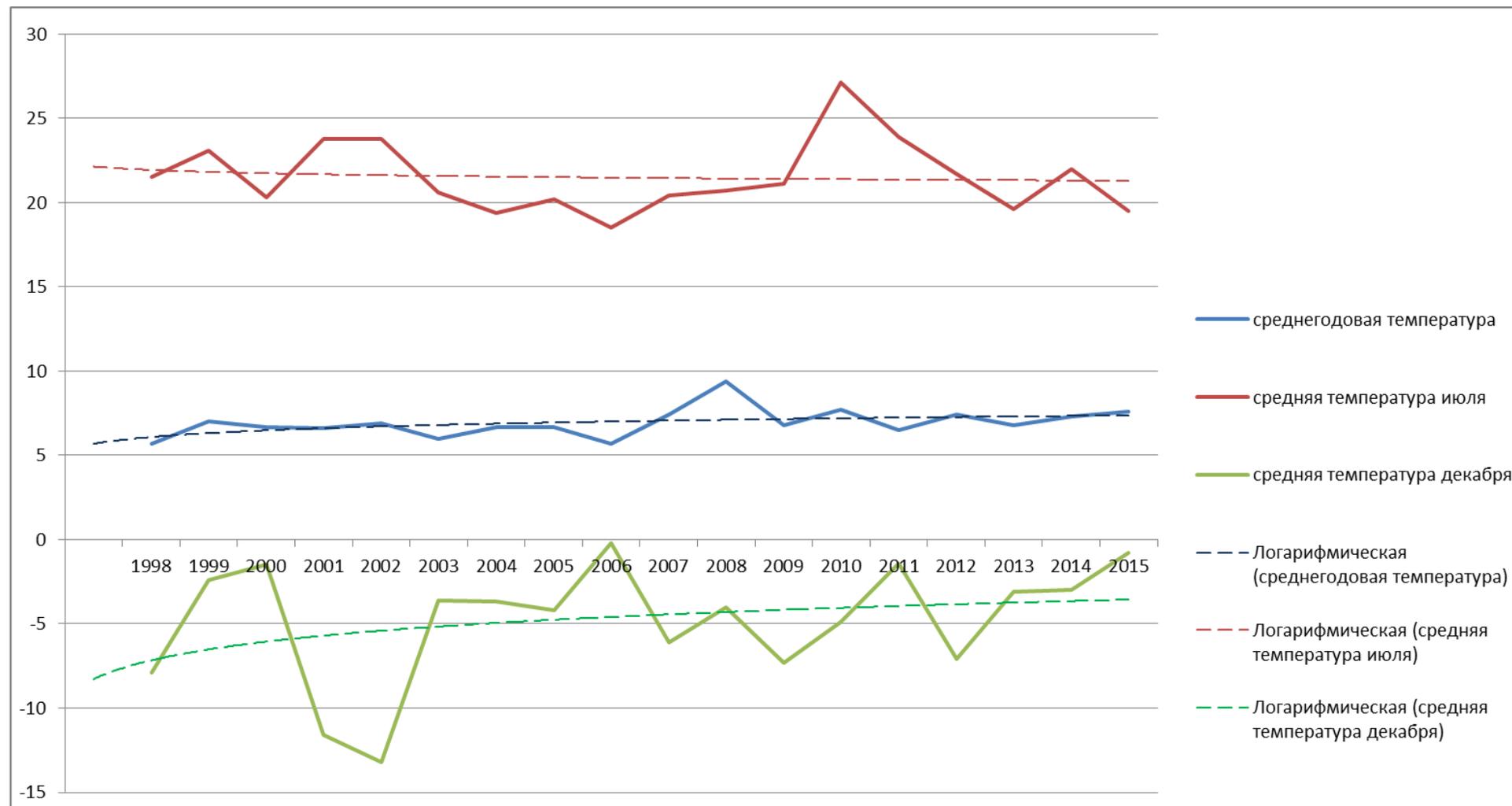


Рисунок 2 – Среднемесячные температуры июля, декабря и среднегодовая температура за годы исследований

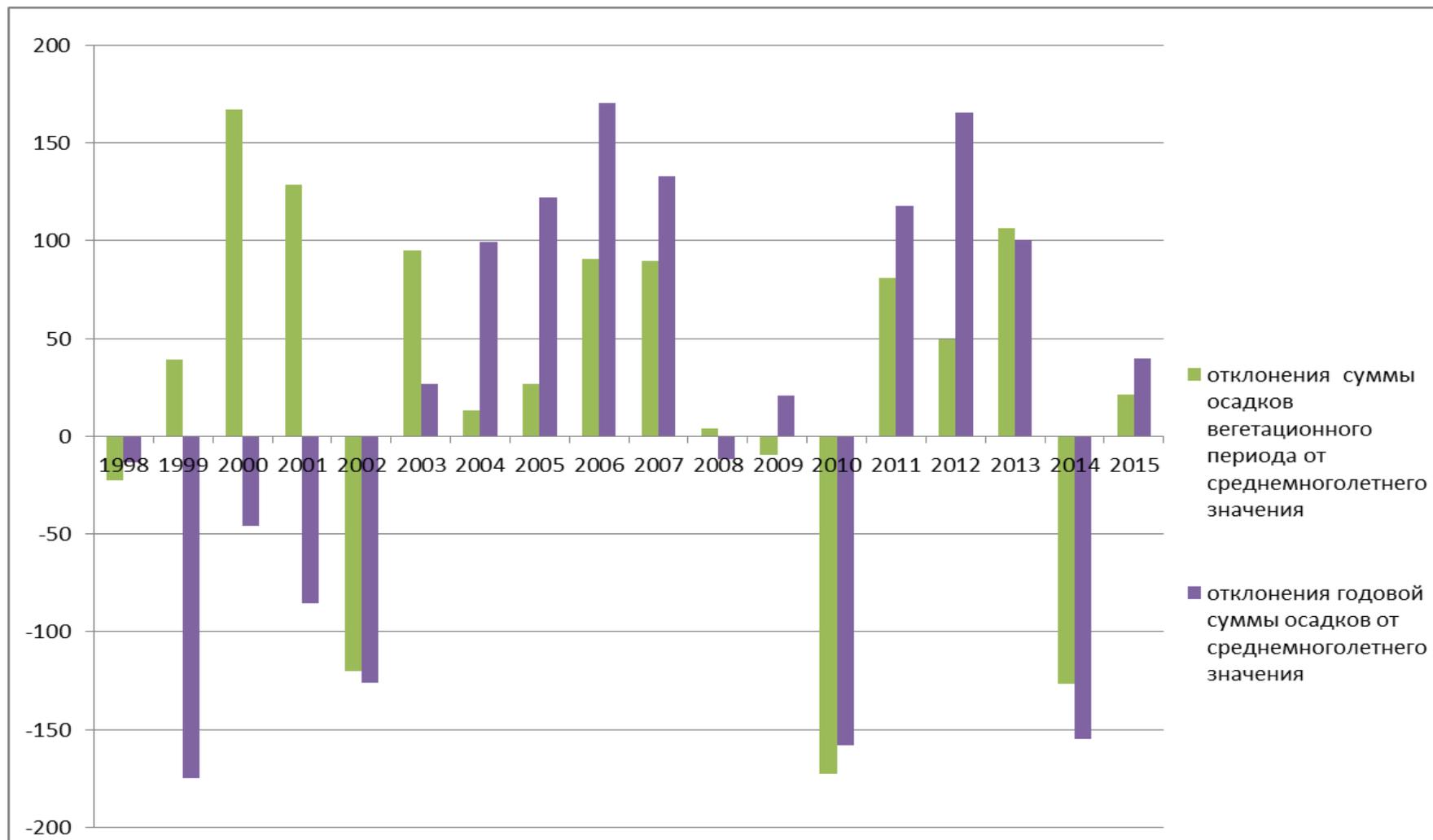


Рисунок 3 – Отклонения годовой суммы осадков и суммы осадков вегетационного периода от среднемноголетних значений

Экстремально жаркая и сухая погода установилась в летний период 2010 года, когда выпало рекордно низкое количество осадков – в 2,5 раза ниже средних многолетних показателей. В июне отмечено выпадение 14,3 мм осадков, в июле – 18,2, что в 3,2-4 раза ниже обычных показателей. С 1 по 28 августа выпало всего 8 мм осадков при норме 52 мм. Сумма осадков за период с 9 июля по 20 августа составила всего 0,9 мм осадков. Воздушная и почвенная засуха с третьей декады июня и до середины августа сопровождалась экстремально высокими температурами воздуха (рисунок 4).

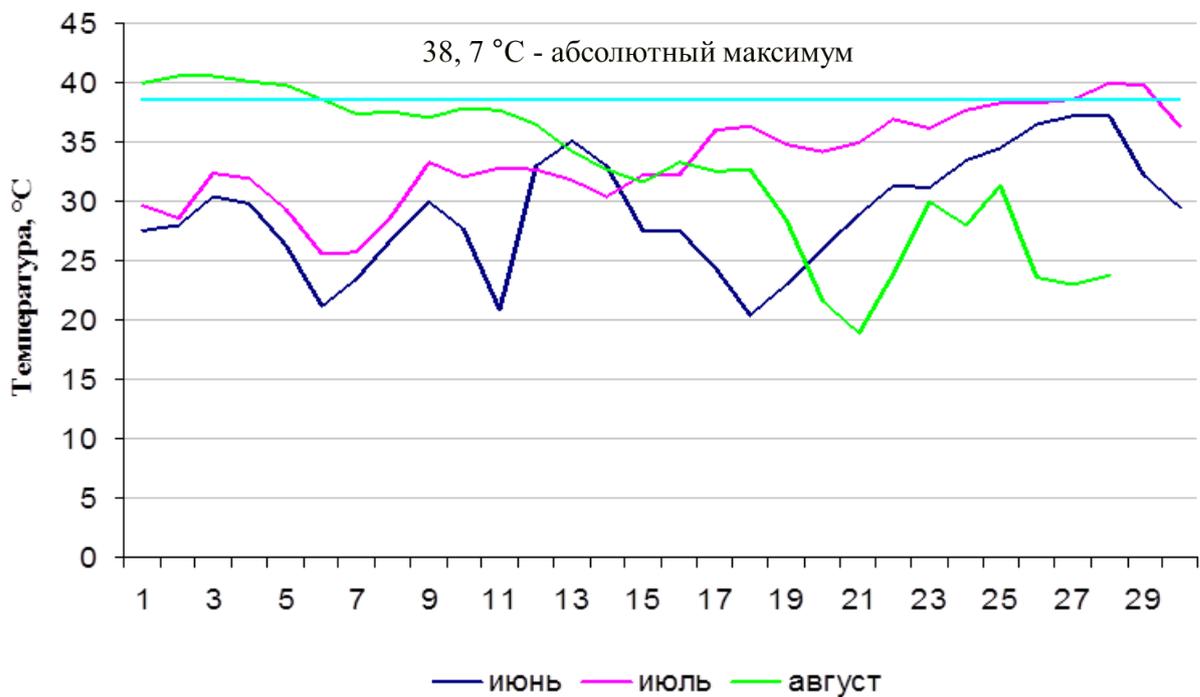


Рисунок 4 – Среднесуточная температура воздуха летних месяцев 2010 года

В течение этого периода дневные температуры воздуха часто приближались к абсолютному максимуму (38,7 °С), а с 28 июля по 5 августа почти ежедневно обновляли его. 2 и 3 августа температура повышалась до рекордных значений в 40,6°С. При этом отмечались среднесуточные температуры на 5-10°С выше многолетних значений, а поверхность почвы нагревалась до 55-60°С.

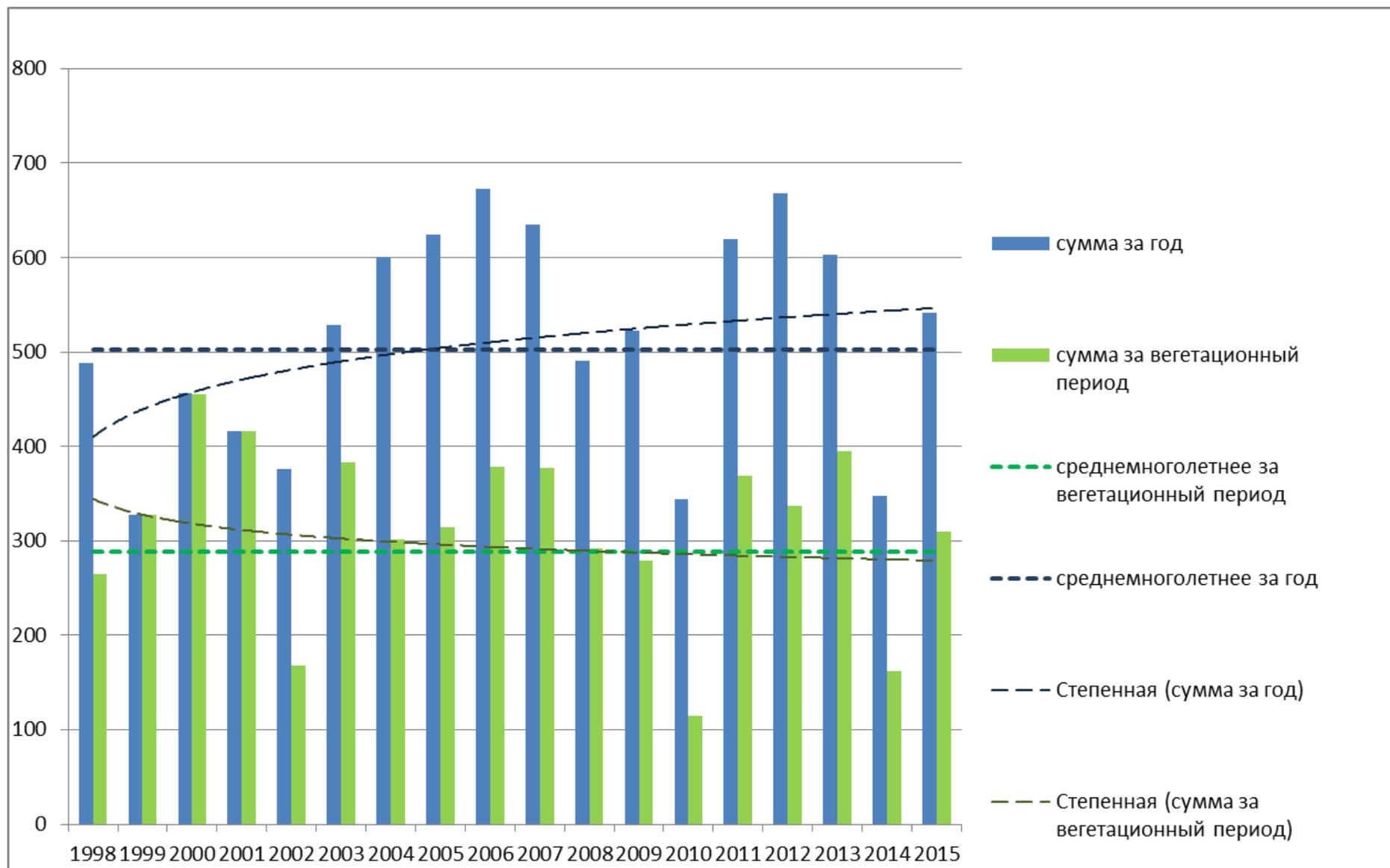


Рисунок 5 – Годовой ход количества осадков в г. Мичуринске за период с 1998 по 2015 год

Неблагоприятные условия отмечены и в 2014 году, когда за вегетационный период осадков выпало в 1,8 раза меньше климатической нормы. Особенно засушливым был июль – сумма осадков в этом месяце не превысила 1 мм.

На рисунке 5 степенными кривыми отражены тенденции выпадения осадков в течение года и за период вегетации, полученные в результате аппроксимации данных за время проведения исследований. Отмечены некоторые закономерности отклонения климатических показателей от среднегодовых. Так, если годовая сумма осадков имеет тенденцию к повышению за счет увеличения их количества в период покоя растений, то во время вегетации осадков выпадает заметно меньше.

## **РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

### **3 УСТОЙЧИВОСТЬ СОРТОВ И ФОРМ К МОРОЗАМ И НАСЛЕДОВАНИЕ ЗИМОСТОЙКОСТИ ГИБРИДНЫМИ СЕЯНЦАМИ**

#### **3.1 Устойчивость исходных форм к низким температурам в период перезимовки**

Одним из базовых факторов, детерминирующих потенциал продуктивности, ареал и долговечность плодовых насаждений является их способность переносить стрессорные воздействия зимнего периода. При этом каждая зона пловодства характеризуется специфическим сочетанием абиотических повреждающих факторов, их частотой и амплитудой. Выявление закономерностей наследования признаков, обуславливающих зимостойкость плодовых культур по ее компонентам, выделение и использование в селекционной практике новых источников и доноров позволит существенно повысить эффективность работ по созданию новых высокоадаптивных генотипов.

##### **3.1.1 Оценка устойчивости исходных форм к низким температурам в полевых условиях**

Как уже ранее отмечалось (Савельев, Юшков, Кружков, 2011), в условиях Тамбовской области наблюдаются две устойчивые тенденции – постоянное превышение среднегодовой температуры многолетних значений (в большей степени за счет потепления зимних месяцев) и увеличение количества и интенсивности оттепелей в зимне-весенний период. Несмотря на наблюдаемое общее потепление климата высока вероятность снижения температур до критических в середине зимовки. Абсолютные минимумы температур по месяцам составили (г. Тамбов): ноябрь -  $-29,3^{\circ}\text{C}$  (1998 г.),

декабрь -  $-36,1^{\circ}\text{C}$  (1978 г.), январь -  $-38,0^{\circ}\text{C}$  (2006 г.), февраль -  $-36,9^{\circ}\text{C}$  (1956 г.), март -  $-30,4^{\circ}\text{C}$  (1964 г.) ([www.pogodaiklimat.ru](http://www.pogodaiklimat.ru)).

Полевая оценка зимостойкости на протяжении всего периода выполнения работы позволила определить потенциал исходных форм к неблагоприятным условиям перезимовки. За время исследований наиболее значимые повреждения садов отмечались в зимы 2005/06 и 2009/2010 годов.

Повреждения растениям зимой 2005/06 годов были нанесены сильными морозами в середине зимовки, достигавшими на уровне снегового покрова  $-40^{\circ}\text{C}$ . В результате проведенных исследований установлены существенные сортовые различия по степени повреждения, обусловленные как особенностями генотипа, так и микрорельефом участка, возрастом и состоянием насаждений. Наиболее уязвимой тканью являлась древесина, сильно пострадали и почки, в особенности плодовые (таблица 3).

Таблица 3 – Повреждение плодовых культур после сильных морозов зимы 2005-2006 гг.

Сорт, форма	Подмерзание, балл					
	однолетние побеги		среднее по одно- и многолетним ветвям		Вегетативные почки	Генеративные почки
	древесина	среднее по тканям	древесина	среднее по тканям		
1	2	3	4	5	6	7
яблоня						
15-49 (Анис пурпуровый х Коричное полосатое)	0,0	0,2	0,0	0,3	0,8	1,3

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6	7
Колонна 32-27 (Якутская х КВ-25)	0,0	0,0	0,0	0,2	0,7	1,5
Таежное	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9
Якутская ( <i>M. baccata</i> )	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Колонна 32-26 (Якутская х КВ-25)	0,1	0,1	0,0	0,1	0,6	0,8
15-64 (Анис пурпуровый х Коричное полосатое)	0,1	0,2	0,0	0,2	0,8	2,6
Антоновка обыкновенная	0,3	0,2	0,0	0,2	0,3	1,9
Крупное иммунное	0,3	0,1	0,0	0,2	0,6	3,3
Фрегат	0,3	0,3	0,0	0,3	0,6	0,4
Братчуд	0,4	0,2	0,0	0,3	0,9	1,4
Орловский пионер	0,4	0,1	0,0	0,2	1,1	2,3
Северный синап	0,4	0,4	0,0	0,5	0,4	2,0
Летнее алое	0,5	0,4	0,0	0,3	0,3	0,7
Чародейка	0,5	0,2	0,0	0,2	0,1	4,0
Заславское	0,7	0,4	0,0	0,6	1,1	3,6
Карповское	0,7	0,8	0,0	0,7	0,3	0,4
Красуля	0,7	0,3	0,0	0,3	0,8	3,5
Скала	0,7	0,3	0,0	0,2	0,9	2,5
Орловим	0,8	0,2	0,0	0,4	0,8	3,4
Успенское	0,8	0,4	0,0	0,3	1,4	2,3
Звездочка	0,9	0,5	0,0	0,6	0,4	2,3
25-8 (Прима х Бессемянка мичуринская)	1,0	0,3	0,0	0,4	1,0	3,1

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6	7
Бессемянка мичуринская	1,0	0,6	0,0	0,6	0,4	1,4
Болотовское	1,1	0,7	0,2	0,7	1,6	3,0
Кандиль орловский	1,1	0,4	0,0	0,6	1,4	3,3
Приземленное	1,1	0,3	0,0	0,3	2,4	3,2
ВМ 41497	1,2	1,3	1,3	1,2	4,7	4,9
Имрус	1,2	0,5	0,0	0,6	0,4	3,3
Ренет Карпова	1,4	0,8	0,0	0,5	0,8	2,8
Подснежник	1,5	0,9	0,2	0,7	1,5	4,0
Флагман	1,5	0,6	0,0	0,7	1,3	3,3
Юбиляр	1,5	1,2	0,3	0,9	4,3	4,2
25-33 (Прима х Бессемянка мичуринская)	1,6	0,9	0,0	0,8	0,5	3,6
Благовест	1,6	0,5	0,0	0,5	1,0	3,9
Брянское желтое	1,6	0,9	0,4	0,9	0,9	3,7
Соколовское	1,6	0,5	0,0	0,7	1,7	3,8
Богатырь	1,7	0,9	0,0	0,9	0,4	2,7
Былина	1,7	1,0	0,2	0,8	2,1	3,6
Курнаковское	1,8	0,8	0,3	0,8	1,9	4,0
Чистотел	1,8	0,7	0,0	0,6	1,9	2,6
Жигулевское	1,9	1,1	0,0	0,9	1,7	3,1
Кандиль Горшкова	1,9	1,1	0,0	0,7	2,5	4,4
Веньяминское	2,0	0,8	0,0	0,7	1,3	3,3
Ренет Черненко	2,0	0,9	0,0	0,8	0,9	3,3
Тамбовское	2,0	0,8	0,0	0,7	0,7	0,7
Уэлси	2,0	1,0	0,0	1,0	1,8	4,5
Иммунное полосатое	2,1	0,9	0,2	1,0	1,3	3,5

1	2	3	4	5	6	7
Летнее иммунное	2,1	1,0	0,3	1,0	2,3	3,2
Мелба	2,1	1,4	0,0	1,2	0,9	2,7
Пепин шафранный	2,2	1,2	0,0	1,0	2,0	4,0
№1924	2,3	1,1	0,3	0,9	3,0	4,6
Афродита	2,3	0,8	0,0	0,8	1,2	4,0
Солнышко	2,3	1,3	0,4	1,3	2,3	3,2
Юбилей Москвы	2,3	1,0	0,0	0,9	1,6	2,8
Орловское полесье	2,4	0,9	0,0	0,8	2,7	4,2
Подарок Графскому	2,5	1,2	0,0	1,1	0,3	3,2
Присцилла	2,6	1,2	0,1	1,1	1,7	4,1
СООР-10	2,8	1,2	0,0	1,2	1,0	3,8
ННOS 16/63	3,0	1,3	0,0	1,2	1,8	2,7
Мекспур	3,0	1,5	0,0	1,4	3,3	4,2
PR-12Т67	3,1	2,1	0,6	1,7	3,4	4,9
Либерти	3,3	1,3	0,0	1,3	1,7	3,3
SR 0523	4,0	4,0	2,3	2,5	5,0	5,0
Гевин	4,1	3,6	2,1	2,6	3,1	4,7
№ 814	5,0	4,5	2,0	2,9	4,0	5,0
Дискавери	5,0	5,0	2,5	2,8	4,8	5,0
Прайм	5,0	3,9	2,5	3,1	4,5	4,8
Фридом	5,0	5,0	2,5	3,1	4,8	4,5
груша						
груша уссурийская ( <i>P. ussuriensis</i> )	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,7
Нежность	0,0	0,1	0,0	0,2	0,0	1,2
Памяти Яковлева	2,5	1,8	1,0	1,8	2,7	4,5

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6	7
Северянка краснощекая	3,0	2,1	1,1	1,9	2,8	4,1
Августовская роса	3,3	2,2	1,1	2,1	2,1	5,0
Красавица Черненко	3,4	2,6	2,0	2,4	3,8	5,0
Феерия	3,5	2,4	1,4	2,3	4,0	5,0
вишня, черешня						
Степной родник	0	0,5	0,0	0,4	0,3	2,8
Интенсивная	0,3	0,9	0,0	1,1	1,3	5,0
Харитоновская	0,3	0,5	0,0	0,8	2,0	4,7
Северянка	0,4	0,4	0,0	0,4	0,3	5,0
элитная форма 21-85	0,5	0,6	0,0	0,6	1,2	5,0
Подарок учителям	0,5	0,6	0,0	0,7	1,4	4,3
Ровесница	0,5	0,7	0,0	0,7	1,6	5,0
Десертная Тихоновой	0,7	0,6	0,0	0,6	2,0	3,7
Владимирская	0,9	0,7	0,0	0,7	0,0	5,0
Виктория	1	0,7	0,0	1,2	1,6	4,8
Стойкая	1	0,8	0,0	1,1	1,2	5,0
Память Горшкова	1,1	1,3	0,1	1,2	1,5	5,0
Тургеневская	1,1	0,9	0,0	0,9	1,3	5,0
Превосходная Колесниковой	1,2	1,3	0,1	1,2	1,9	5,0
Морозовка	1,3	1,3	0,0	1,2	0,5	5,0
Роза	1,8	1,4	0,0	1,2	1,7	5,0
Муза	1,9	1,6	0,1	1,3	1,6	5,0
Превосходная Веньяминова	2	2	0,3	1,9	2,1	5,0
<i>S.tomentosa</i>	2,1	1,7	0,0	1,9	3,1	5,0
Фея	2,1	1,5	0,0	1,6	0,8	5,0
Жуковская	2,2	1,4	0,0	1,7	1,5	5,0

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4	5	6	7
Десерт Морозовой	2,6	1,6	0,0	1,5	1,8	5,0
Родина (черешня)	4,7	2,9	0,6	2,6	3,6	5
Итальянка (черешня)	5	4,7	4,1	4,6	4,7	5,0
абрикос						
Лучший мичуринский	2,8	3,9	0,0	3,4	2,6	5,0
№ 2	4,7	4,8	0,3	4,8	2,5	5,0
Ульянихинский	5,0	5,0	2,9	5,0	4,7	5,0
Краснобокий	5,0	5,0	1,7	5,0	3,9	5,0
Круглый	5,0	5,0	2,1	4,6	3,4	5,0
№ 1	5,0	5,0	2,5	4,6	3,6	5,0
Любительский	5,0	5,0	2,2	4,7	3,2	5,0
НСР <sub>0,05</sub>	0,69	0,53	0,21	0,31	0,55	0,62

По высокой устойчивости древесины из изученных исходных форм яблони выделялись производные или разновидности высокозимостойких форм, полученных с участием *M. baccata*, Аниса пурпурового, Коричного полосатого – Якутская, Таежное, 32-26, 32-27, 15-49, 15-64 со средней степенью ее повреждения не более 0,3 балла. Высокая зимостойкость отмечена и у сортов Братчуд, Орловский пионер, Северный синап, Летнее алое, Чародейка, Заславское, Карповское, Красуля, Скала, Орловим, Успенское, Звездочка, Бессемянка мичуринская и ряда элитных сеянцев – повреждения древесины не превысили 1 балла. Относительно зимостойкими (с повреждениями древесины однолетних побегов не более 2 баллов) являлись сорта и формы – Болотовское, Кандиль орловский, Приземленное, Имрус, Ренет Карпова, Подснежник, Флагман, Юбиляр, Благовест, Соколовское, Богатырь, Былина, Курнаковское, Чистотел, Жигулевское, Веняминовское, Ренет Черненко, Тамбовское и др. Подмерзание древесины у ряда зарубежных сортов и форм зарубежной селекции Присцилла, СООР-10, NHOS 16/63,

Мекспур, PR-12Т67, Либерти, SR 0523, Гевин, № 814, Дискавери, Прайм, Фридом было более значительным и составило 2,6-5 баллов, сопровождаясь у многих форм существенным повреждением тканей коры и камбия. По устойчивости плодовых почек в группу с повреждением до 1 балла вошли сорта и формы Таежное, Якутская (*M. baccata*), Фрегат, Летнее алое, Карповское, колонна 32-26 (Якутская х KB-25). Повреждения почек до 2 баллов имели формы 15-49 (Анис пурпуровый х Коричное полосатое), колонна 32-27 (Якутская х KB-25), Антоновка обыкновенная, Братчуд. У большой группы исходных форм отмечены критические повреждения генеративных почек более 4 баллов – Жигулевское, Кандиль Горшкова, Уэлси, SR 0523, Гевин, № 814, Дискавери, Прайм, Фридом, 25-97 и др.

Значительно сильнее морозы зимы 2005-2006 года сказались на состоянии сортов груши. Из изученных форм лишь груша уссурийская и сорт Нежность в минимальной степени пострадали от воздействия данного стрессора. У сортов Памяти Яковлева, Северянка краснощекая, Августовская роса, Красавица Черненко, Феерия наблюдались серьезные повреждения древесины (более 2,5 баллов), плодовых почек (более 4,5 баллов).

Из изученных форм вишни наименее пострадали от воздействия критических температур Степной родник, Интенсивная, Харитоновская, Северянка, элитный сеянец 21-85, Подарок учителям, Ровесница, Десертная Тихоновой, Владимирская (повреждения древесины до 1 балла). Сорта Виктория, Стойкая, Память Горшкова, Тургеневская, Превосходная Колесниковой, Морозовка, Роза, Муза, Превосходная Веняминова вошли в группу относительно устойчивых, с повреждением древесины не более 2 баллов. Следует отметить, что воздействие низких температур привело к значительным повреждениям генеративных почек. Относительная их устойчивость отмечена у производного Падоцеруса М донора устойчивости к коккомикозу Степной родник (повреждение 2,8 балла). У культурных сортов

вишни и черешни повреждение цветковых почек, как правило, составляло 4-5 баллов.

Относительно низкая зимостойкость отмечена у изученных сортов абрикоса. Повреждением однолетней древесины менее 3 баллов характеризовался показавший максимальную устойчивость сорт Лучший мичуринский. У форм №1, №2, сортов Ульянихинский, Краснобокий, Круглый, Любительский наблюдались критические повреждения одно- и многолетней древесины (4,7-5 баллов) и полная гибель генеративных почек.

В результате сравнительной оценки средней степени повреждения изученных генотипов различных культур после зимы 2005-2006 гг. установлены существенные различия по устойчивости изученных культур (рисунок 6).

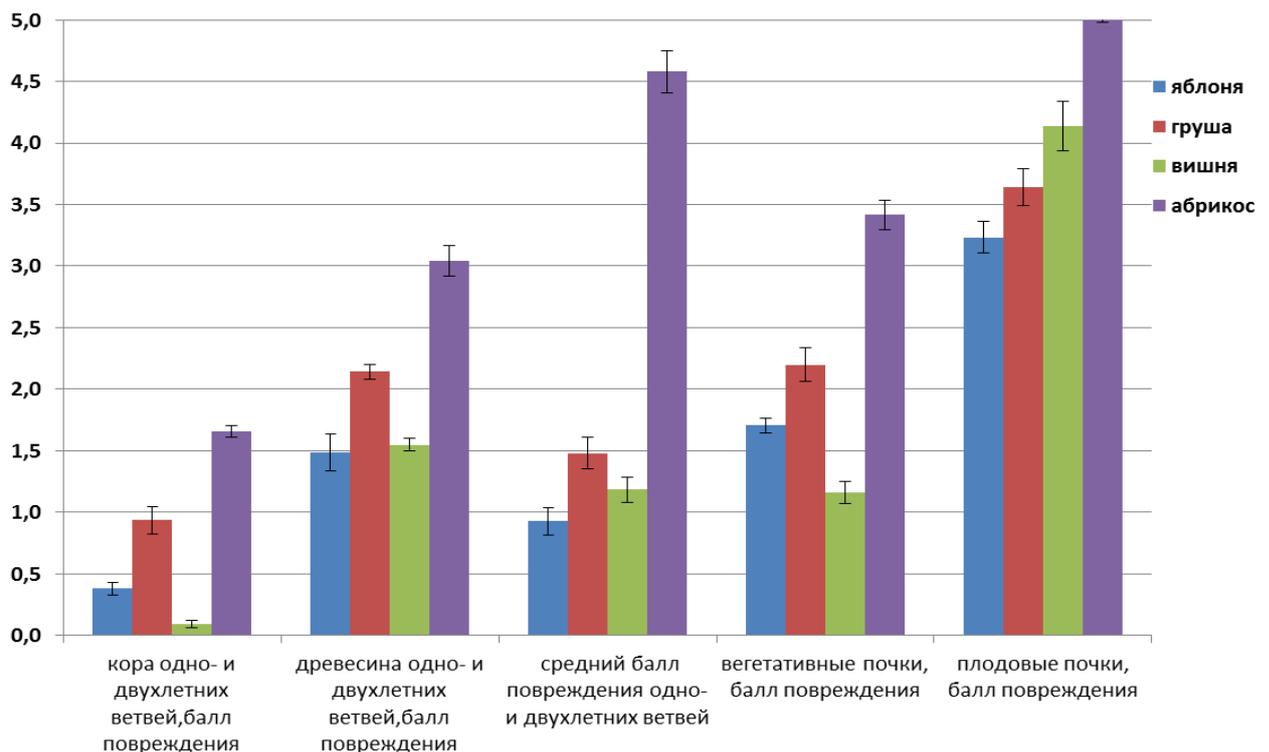


Рисунок 6 – Средняя степень повреждения изученных генотипов различных культур после зимы 2005-2006 гг.

Как следует из данных, представленных на рисунке 6, наиболее сильно от воздействия критических температур пострадали плодовые почки. Меньшей степенью повреждения характеризовались вегетативные почки и

древесина, кора сохраняла наибольшую устойчивость. Максимальная устойчивость коры отмечена у яблони и вишни, у груши эта ткань поражалась в среднем на 0,9 балла, у абрикоса – на 1,6 балла. Средняя степень повреждения древесины составила 1,45 балла у яблони, 1,55 – у вишни, 2,1 – у груши, 3,05 – у абрикоса. Изученные сорта вишни превосходили яблоню по устойчивости вегетативных почек (1,1 и 1,7 баллов соответственно). У груши значение этого показателя составило 2,2 балла, у абрикоса – 3,4. Устойчивость плодовых почек снижалась в ряду – яблоня, груша, вишня, абрикос и колебалась от 3,25 балла (яблоня) до 5 (абрикос). Таким образом, если средняя по изученным сортам степень повреждения тканей коры, камбия, древесины у яблони и вишни были сопоставимы, то по устойчивости генеративных почек вишня существенно уступала яблоне. Средняя степень устойчивости тканей и почек абрикоса была существенно ниже яблони, груши и вишни.

Проведенный корреляционный анализ степени повреждения тканей и почек в естественных условиях выявил относительно высокую и достоверную связь между уровнем подмерзания плодовых почек со значениями этого показателя для вегетативных почек (таблица 4).

Таблица 4 – Матрица корреляций между степенью повреждения коры, древесины и почек плодовых культур после зимы 2005-2006 гг.

	Кора	Древесина	Вегетативные почки
Древесина	0,76*	1,0	
Вегетативные почки	0,77*	0,78*	1,0
Генеративные почки	0,40*	0,54*	0,61*

\*достоверно при уровне значимости 0,01 (критическое значение  $r_{0,01} = 0,25$ )

Указанная закономерность может иметь значение при отборе генотипов с повышенной устойчивостью плодовых почек среди сеянцев, не достигших репродуктивного возраста, что особенно актуально для косточковых культур.

Неблагоприятными для перезимовки плодовых растений погодными условиями характеризовалась и зима 2009/2010 года. Проведенные исследования позволили распределить изученные исходные формы по степени устойчивости к морозам (таблица 5).

Как следует из данных таблицы 5, сильные морозы в середине зимы не нанесли критического ущерба изученным сортам и формам яблони. Наиболее высокой устойчивостью характеризовались сорта и формы Антоновка обыкновенная, Таежное, Былина, Зеленый май, Синап орловский, Якутская, кора, камбий и древесина однолетних побегов у которых не имели повреждений, степень подмерзания вегетативных почек не превышала 0,5 балла, а генеративных – одного балла.

Таблица 5 – Повреждение плодовых культур после сильных морозов зимы 2010-2011 гг.

Сорт, форма	Подмерзание, балл					
	однолетние побеги		среднее по одно- и многолетним ветвям		Вегетативные почки	Генеративные почки
	древесина	среднее по тканям	древесина	среднее по тканям		
1	2	3	4	5	6	7
яблоня						
Антоновка обыкновенная	0	0,1	0	0,1	0	0,9
Таежное	0	0	0	0	0	0
Былина	0	0,1	0,3	0,2	0,1	1
Зеленый май	0	0,1	0,3	0,2	0,3	0,9
Синап орловский	0	0,1	0,4	0,3	0,3	0,9

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4	5	6	7
Якутская	0	0	0	0	0	0
Болотовское	0,3	0,1	0,7	0,2	2,5	3,8
Ренет Черненко	0,3	0,2	0,7	0,5	1,8	2,6
Синап северный	0,3	0,1	0,5	0,3	0,9	1,1
Юбиляр	0,3	0,5	0,2	0,5	1,3	1,6
Курнаковское	0,4	0,2	0,4	0,2	1,6	2,3
Свежесть	0,4	0,2	0,8	0,4	1,8	1,9
Спартан	0,4	0,3	0,9	0,5	2,2	2,7
Старт	0,4	0,1	1,1	0,4	1,8	3,9
Уэлси	0,4	0,3	0,6	0,3	1,0	2,5
Скала	0,5	0,4	0,6	0,4	0,9	1,6
Жигулевское	0,6	0,3	0,9	0,5	1,4	1,9
Оранжевое	0,6	0,4	0,9	0,6	1,8	2,7
Мартовское	0,7	0,8	0,7	0,6	0,3	1,4
Вишневое	0,9	0,5	0,9	0,5	0,6	2,4
Строевское	0,9	0,7	1,1	0,7	0,7	1,5
Беркутовское	1,2	0,8	1,6	0,9	1,9	3,5
Кандиль Горшкова	1,2	0,8	1,6	0,9	1,7	2,7
Апрельское	1,4	0,9	1,6	1,0	1,3	2,1
Пепин шафранный	1,4	0,9	1,6	0,9	1,2	2,3
Успенское	1,4	0,9	1,5	0,8	1,3	1,9
Тамбовское	1,5	0,7	1,8	0,9	2,5	2,8
Бессемянка мичуринская	1,8	0,9	1,9	1,1	1,6	2,4
Богатырь	1,8	1,5	2,1	1,3	1,6	2,3
Карповское	2,0	1,2	2,2	1,2	2,6	3,4

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4	5	6	7
Лобо	2,0	1,0	1,5	0,8	1,1	2,4
колонна 3–19	2,0	0,9	1,9	0,9	1,7	2,4
Бреберн	2,1	1,1	2,2	1,1	2,3	3,8
Гала	3,3	1,5	2,7	1,2	2,6	3
вишня						
Шоколадница	0	0,3	0	0,4	0,1	1,1
Стойкая	0,1	0,9	0	0,8	1,6	2
Ровестница	0,2	0,4	1,1	1,1	0,7	0,8
Харитоновская	0,2	0,6	0,3	0,7	1,5	1,1
Жуковская	1,2	1,3	2,1	1,6	0,1	1,2
Превосходная Веньяминова	1,2	0,9	1,8	1,0	1,5	1,6
Романтика	1,2	0,7	2,2	1,4	2,8	2,7
черешня						
Итальянка	2,0	1,8	2,7	1,8	0,7	2,8
Фатез	2,2	1,5	3,2	1,5	2,2	2,5
Родина	2,3	1,9	2,3	1,8	3,2	3,5
абрикос						
Любительский	1,6	0,4	2,2	0,6	0,7	2,6
Ульянихинский	2,2	0,8	2,6	1,0	1,1	2,9
Лучший мичуринский	2,5	3,9	2,5	3,4	1,5	2,3
Круглый	2,8	3,3	2,5	2,8	1,9	2,8
Краснобокий	2,8	3,8	2,8	3,4	1,6	3,0
№ 2	3,0	4,2	3,1	4,2	2,5	3,3
№ 1	3,2	4,4	3,2	4,3	2,9	3,3
НСР <sub>0,05</sub>	0,27	0,26	0,28	0,26	0,31	0,32

Высокий уровень устойчивости древесины (с повреждением не более 1 балла) отмечен и у сортов Болотовское, Ренет Черненко, Синап северный, Юбиляр, Курнаковское, Свежесть, Спартан, Старт, Уэлси, Скала, Жигулевское, Оранжевое, Мартовское, Вишневое, Строевское. Однако у ряда этих форм (Уэлси, Оранжевое, Спартан, Ренет Черненко, Старт) наблюдалось значимое повреждение почек, достигавшее 2,5-3,9 балла. Относительно слабо были повреждены и сорта Беркутовское, Кандиль Горшкова, Апрельское, Пепин шафранный, Успенское, степень повреждения древесины у которых не превышала 1,5 балла, а подмерзание плодовых почек колебалось от 1,9 (Успенское) до 3,5 (Беркутовское) балла. Древесина однолетних побегов у сортов южной зоны пловодства Гала и Бреберн имела более серьезные повреждения – 2,1 и 2,7 балла, соответственно, плодовые почки – 3,8 и 3 балла, соответственно.

Из изученных косточковых культур относительно слабые повреждения имели сорта вишни Шоколадница, Стойкая, Ровестница, Харитоновская – однолетняя древесина повреждалась не более чем на 0,2 балла, плодовые почки – не более 2 баллов. Несколько сильнее были повреждены ткани и почки у сортов Жуковская, Превосходная Веняминова, Романтика, однако критических значений их интенсивность не достигала.

Изученные сорта абрикоса и черешни характеризовались меньшей зимостойкостью. Повреждение однолетней древесины у сортов и форм этих культур, как правило, составляло более 2 баллов, а генеративных почек – более 2,5 баллов.

### **3.1.2 Оценка устойчивости исходных форм к низким температурам по компонентам зимостойкости**

Исследователями отмечается, что у большинства форм яблони и груши зимостойкость в период прохождения закалки вполне достаточна для условий

центра России, косточковые культуры более чувствительны к этому стрессорному фактору, особенно уязвимы при этом плодовые почки (Алексеев, 1983; Савельев, 1997, Савельев, Юшков и др., 2010). Однако, наблюдающиеся в последнее время нестабильные условия, сопровождающие вступление растений в период покоя, зачастую препятствуют своевременному переходу их в зимующее состояние. Многолетнее изучение устойчивости исходных форм по I компоненту зимостойкости, проведенное методом искусственного промораживания однолетних ветвей в начале декабря позволило дифференцировать их по этому признаку (таблица 6). После стандартной закалки установлено, что наиболее пострадали от низких температур почки и древесина. Наибольшей их устойчивостью из изученных исходных форм яблони отличались я. робуста, я. ягодная, Бердское, Юбиляр (повреждения древесины не более 0,2 балла и почек не более 1 балла). Высокой устойчивостью на уровне контрольного сорта Антоновка обкновенная характеризовались сорта и формы Анис полосатый, Благовест, Подснежник, Былина, я. замечательная, отборный сеянец 18–2 (КВ-5 х Якутская). Ряд сортов средней зоны садоводства также обладали устойчивостью, вполне достаточной для условий средней полосы. В нее вошли генотипы без подмерзаний тканей коры и камбия, повреждения древесины не превышали 1,5 балла, а почек – 2 балла: Вымпел, Имрус, Веняминовское, Кандиль орловский, Скала, Флагман, Чародейка, Синап орловский, Академик Казаков, Успенское, Мартовское и др. Более низкий потенциал устойчивости древесины к низким температурам с повреждением более 2 баллов отмечен у зарубежных сортов Хани Крисп, Лигол, Галарина, Ришелье и отечественных, преимущественно южной зоны, – Лето красное, Жигулевское, Персиковое, Сочи 80/6, Аленушкино, Казачка кубанская. Недостаточной устойчивостью почек характеризовались формы Пасхальное, Лучистое, Кубань спур, Солнце Кубани, Сочи 26/3, Бреберн, Топаз, Лето красное, Персиковое, Аленушкино, Галарина (повреждения более 3 баллов).

Таблица 6 – Степень подмерзания исходных форм яблони, груши, вишни и абрикоса после искусственного промораживания однолетних ветвей при температуре  $-34^{\circ}\text{C}$  в начале зимы (2014-2016 гг.)

Сорт, форма	Степень повреждения, балл		
	камбий	древесина	почки
1	2	3	4
яблоня			
я. робуста ( <i>M. robusta</i> )	0	0	0,3
я. ягодная ( <i>M. baccata</i> )	0	0,2	0,9
Бердское	0	0	0,7
Юбиляр	0	0	0,8
Анис полосатый	0	0	2,0
Благовест	0	0,1	1,3
Подснежник	0	0,1	1,9
Былина	0	0,3	0,7
я. замечательная ( <i>M. spectabilis</i> )	0	0,4	1,2
Антоновка обыкновенная	0	0,4	1,2
Вымпел	0	0,4	0,3
Лобо	0,4	0,4	1,3
Имрус	0	0,5	1,9
Веньяминовское	0	0,6	1,5
отборная форма 18–2 (КВ-5 х Якутская)	0	0,6	0,8
Беркутовское	0	0,7	2,1
Кандиль орловский	0	0,7	1,7
Апрельское	0,6	0,8	1,5
Память есаулу	0	0,8	1,4
Скала	0	0,8	1,3
Флагман	0	0,8	1,9

Продолжение таблицы 6

1	2	3	4
Чародейка	0	0,8	0,8
Фростбайт	0	0,9	2,1
Пасхальное	1,7	0,9	2,9
Синап орловский	0	0,9	2,0
Академик Казаков	0	1,1	1,2
Успенское	0	1,1	0,4
Ковровое	0	1,3	1,8
Лучистое	1,7	1,3	4,0
Мартовское	0	1,3	2,0
Кубань спур	2,2	1,4	4,0
Солнце Кубани	2,6	1,4	5,0
Уральское наливное	0	1,4	1,6
Красуля	0	1,7	2,4
Сочи 26/3	1,3	1,8	3,6
Фрегат	0	1,8	1,5
Бреберн	3,2	1,9	5,0
Топаз	3,0	1,9	4,5
Гала	2,7	2,0	2,7
Имант	0	2,0	2,4
Коваленковское	1,7	2,0	3,3
Рождественское	1,2	2,0	3,4
Лето красное	3,3	2,2	4,3
Жигулевское	1,9	2,3	3,1
Персиковое	3,1	2,3	3,6
Ришелье	1,8	2,3	3,3
Сочи 80/6	3,2	2,3	3,2
Аленушкино	3,8	2,4	4,7

Продолжение таблицы 6

1	2	3	4
Казачка кубанская	0	2,5	2,7
Хани Крисп	1,6	2,6	3,2
Лигол	0,9	2,8	2,9
Галарина	4,5	3,8	4,9
я. обильноцветущая ( <i>M. floribunda</i> )	0	3,9	3,3
груша			
Скороспелка из Мичуринска	2,3	1,8	4,0
Памяти Яковлева	2,9	2,0	3,5
Северянка краснощекая	3,0	2,1	3,5
Яковлевская	3,1	2,8	3,4
Августовская роса	0,7	2,9	3,2
вишня			
Фея	0	1,3	3,6
Жуковская	0	1,7	0,9
абрикос			
Харитоновская	2,3	1,9	3,5
Превосходная Веняминова	1,8	2,2	3,9
Вечерняя заря	0,5	2,7	3,3
Круглый	1,6	2,0	4,5
Ульянихинский	5,0	4,1	4,5
НСР <sub>0,05</sub>	0,42	0,77	0,82

У многих зарубежных и отечественных южных сортов (Бреберн, Персиковое, Лето красное, Топаз, Сочи 80/6, Аленушкино, Галарина) наблюдалось серьезное подмерзание более устойчивой ткани – камбия (более 3,5 балла).

Сорта груши средней полосы уступали по степени устойчивости яблоне. Подмерзание древесины у них при аналогичной температуре составляло, как правило, 2-3 балла, почек 3-4 балла, камбия – до 3 баллов.

Меньшим уровнем устойчивости по I компоненту зимостойкости по сравнению с яблоней характеризовались и изученные сорта вишни. Повреждения древесины у более устойчивых сортов (Фея, Жуковская, Харитоновская) составили 1,3-1,9 балла, у менее устойчивых (Вечерняя заря, Превосходная Веняминова) – 2,2-2,7 балла. Для форм Фея, Харитоновская, Превосходная Веняминова, Вечерняя заря характерны были и существенные повреждения вегетативных почек более 3,3 балла. Для изученных сортов абрикоса Круглый и Ульянихинский температура  $-34^{\circ}\text{C}$  являлась критической и привела к серьезным повреждениям камбия, древесины и почти полной гибели почек.

Следует отметить, что участвовавшие в последнее время периоды с повышенной температурой осенью препятствуют приобретению растениями морозоустойчивости, свойственной им после нормального прохождения процесса закалки. Это может привести к их высокой уязвимости и повреждению даже относительно слабыми морозами. Так, в 2015 году среднемесячная температура воздуха в ноябре составила  $0,8^{\circ}\text{C}$ , в декабре  $-0,4^{\circ}\text{C}$  ([www.rp5.ru](http://www.rp5.ru)), при среднемноголетних значениях  $-1,3$  и  $-8^{\circ}\text{C}$  соответственно. Минимальные ее значения достигали  $-10,2^{\circ}\text{C}$  в ноябре и  $-12,3^{\circ}\text{C}$ , что превысило средние многолетние данные на  $7,8$  и  $21,7^{\circ}\text{C}$  соответственно. При этом максимальная температура воздуха поднималась до  $12,7$  (ноябрь) и  $8,4^{\circ}\text{C}$  (декабрь).

Искусственное промораживание в конце декабря без закалки при  $-27^{\circ}\text{C}$  исходных форм плодовых культур привело к существенному их повреждению (таблица 7).

Таблица 7 - Степень подмерзания сортов и форм плодовых культур при искусственном промораживании без закалки при  $-27^{\circ}\text{C}$  (23 декабря 2015 г.)

Сорт, форма	Повреждение, балл			
	кора	камбий	древесина	почки
1	2	3	4	5
яблоня				
Антоновка обыкновенная	0	0	0	1,9
я. ягодная ( <i>M. baccata</i> )	0	0	2,1	2,0
Беркутовское	0,2	0,5	0,1	1,4
Вымпел	0,5	0,5	0,3	1,7
Красуля	1,0	0,7	1,3	3,3
Флагман	0,9	0,9	0	3,3
Былина	0,6	0,9	0,5	2,2
Жигулевское	0,9	0,9	0,5	3,7
я. обильноцветущая ( <i>M. floribunda</i> )	0,7	1,0	3,6	4,2
я. замечательная ( <i>M. spectabilis</i> )	1,0	1,1	1,3	3,9
Фростбайт	1,3	1,3	0,1	3,5
Фрегат	0,3	1,4	0,3	2,3
Форсайт	1,9	1,6	0,1	3,4
Успенское	1,4	1,9	0	2,4
Сочи 26/3	1,8	2,1	0,2	3,5
Сочи 80/6	0,1	2,1	1,0	4,6

Продолжение таблицы 7

1	2	3	4	5
Синап Орловский	1,7	2,7	0,5	3,0
Лобо	2,2	2,9	1,7	3,5
Хани Крисп	3,0	3,0	0	5,0
Гала	3,3	3,3	0	4,9
Бреберн	3,9	4,1	2,0	5,0
Лигол	5,0	4,5	2,7	3,4
груша				
Чудесница	1,7	2,6	0,5	4,1
Памяти Яковлева	1,9	3,3	0,7	4,8
Яковлевская	1,6	3,2	0,8	4,8
Аллегро	2,9	4,0	0,9	5,0
Скороспелка из Мичуринска	1,9	2,6	0,9	4,3
Феерия	4,0	4,4	1,2	4,9
Августовская роса	2,0	3,6	1,5	4,8
Северянка краснощекая	4,3	4,2	1,5	5,0
вишня				
Вечерняя заря	1,0	1,8	0,2	4,0
в. магалебская ( <i>C. mahaleb</i> )	1,2	1,7	0,5	4,5
Тургеневская	1,3	2,4	1,1	3,6
Молодежная	2,7	4,5	1,3	4,5
Фея	0,8	1,1	1,3	3,5
Звезда	0	0	1,4	3,6
Жуковская	0,3	0,5	2,0	3,9
черешня				
Ревна	5,0	5,0	2,0	5,0

Продолжение таблицы 7

1	2	3	4	5
Итальянка	5,0	5,0	5,0	5,0
элитная форма 9/13	3,4	4,9	2,3	4,2
элитная форма М1	4	4,9	2,3	4,8
слива				
Евразия	0,7	1,2	0,5	4,3
Этюд	2,0	3,1	1,0	4,7
абрикос				
Ульянихинский	5,0	5,0	0,2	4,9
Круглый	3,7	4,6	0,6	5,0
элитная форма 1/10	0,5	0,8	1,3	5,0
НСР <sub>0,05</sub>	0,72	0,82	0,34	0,78

Как следует из данных, представленных в таблице 7, искусственное промораживание при отсутствии закалки вызвало серьезное повреждение тканей и почек у большинства изученных сортов. Наиболее пострадали ткани камбия, средняя степень повреждения которых по изученным формам составила 2,4 балла и почки – 3,9 балла. Древесина и кора подмерзли слабее – в среднем на 1,1 и 1,9 балла соответственно.

У яблони наиболее высокой устойчивостью камбия (повреждение не более 0,5 балла) и почек (повреждение не более 2 баллов) характеризовались сорта и формы Антоновка обыкновенная, яблоня ягодная, Беркутовское, Вымпел. Минимальное повреждение камбия (менее 1 балла) наблюдалось и у сортов Красуля, Флагман, Былина, Жигулевское, однако морозостойкость почек у них была существенно ниже. Повреждения камбия от 1 до 2 баллов наблюдались у яблони обильноцветущей, яблони замечательной, сортов Фростбайт, Форсайт, Фрегат, Успенское. Почки у этих генотипов, за исключением двух последних, подмерзли на 3,4-4,2 балла, а у яблони

обильноцветущей повреждения близкие к критическим имела и древесина. Камбий у ряда сортов южной зоны (Хани Крисп, Гала, Бреберн, Лигол) показал минимальную устойчивость (повреждения 3-4,5 балла), при этом у указанных форм отмечались сублетальные или летальные повреждения почек от 3,4 до 5 баллов.

Для всех изученных сортов груши промораживание при температуре  $-27^{\circ}\text{C}$  привело к критическим повреждениям почек (более 4 баллов). По устойчивости камбия несколько выделялись Скороспелка из Мичуринска, Чудесница, Памяти Яковлева, Яковлевская, однако устойчивость этой ткани у сортов груши средней полосы существенно уступала аналогичным сортам яблони.

Из изученных генотипов косточковых культур лишь у сортов вишни Фея, Звезда, Жуковская, Тургеневская сохранились относительно жизнеспособные почки, у других форм вишни, черешни, сливы и абрикоса, повреждение почек составило 4-5 баллов. Следует отметить достаточно высокую степень устойчивости к морозам в начале зимовки камбия у некоторых генотипов вишни (Фея, Звезда, Жуковская, Вечерняя заря, вишня магалебская), сливы (Евразия), абрикоса (элитная форма 1/10). Повреждения этой ткани не превышали 1,8 балла. У сортов черешни Ревна, Итальянка и абрикоса Ульянихинский ткани коры, камбия и почки погибли полностью.

Таким образом, реализация устойчивости по I компоненту зимостойкости в большой степени определяется условиями закалки, и даже высокая морозостойкость, выявленная по стандартной методике не гарантирует толерантность генотипа. При сопоставлении результатов промораживания по I компоненту зимостойкости, проведенного со стандартной закалкой и непосредственно из сада, установлено, что степень повреждений в последнем случае была существенно выше при более щадящей температуре промораживания (рисунок 7).

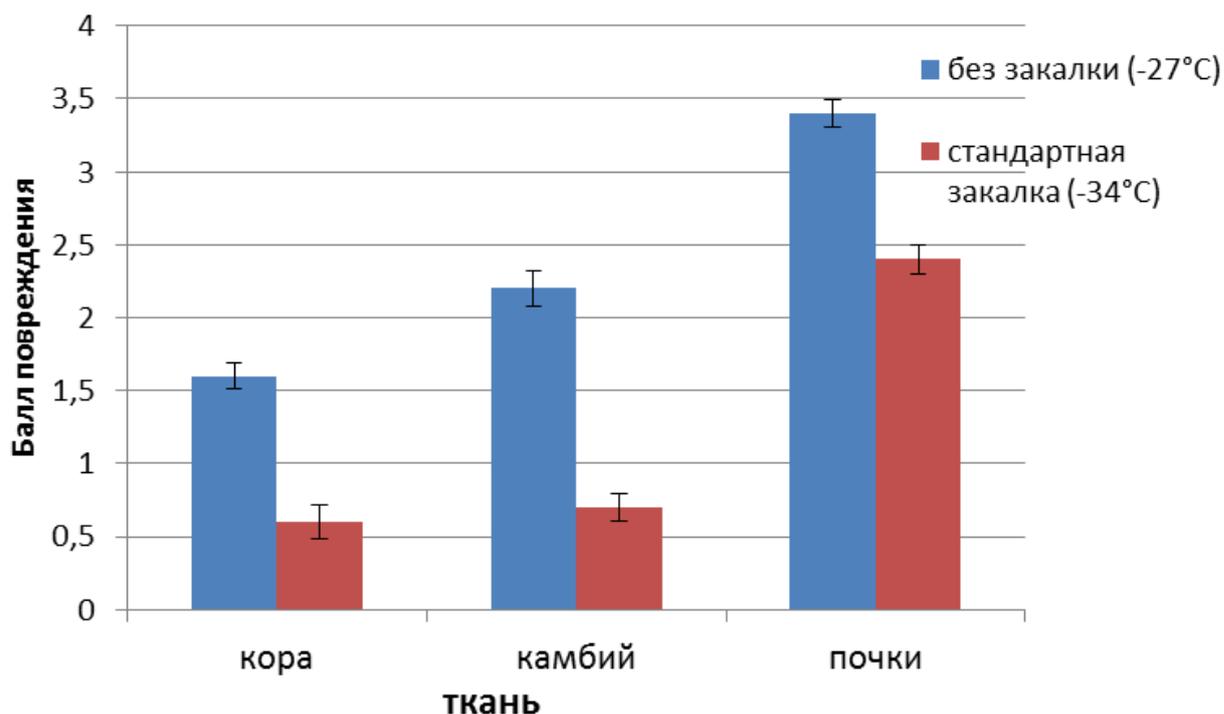


Рисунок 7 – Средняя степень повреждения тканей коры, камбия и почек изученных сортов плодовых культур после промораживания со стандартной закалкой и без закалки, декабрь 2015 г.

При этом ранжирование генотипов по степени устойчивости тканей камбия и почек в значительной степени сохранялось, о чем свидетельствуют рассчитанные коэффициенты ранговой корреляции, имевшие относительно высокие и достоверные значения (таблица 8).

Серьезную опасность для плодовых насаждений представляют сильные морозы в середине зимовки. В этой связи, способность приобретать и сохранять высокую максимальную морозоустойчивость – один из главных критериев, определяющих адаптивный потенциал сорта. Устойчивость к морозам сортов яблони домашней ограничивается морозостойкостью древесины, лимит ее составляет в  $-42-44^{\circ}\text{C}$  (Тюрина, 1993; Савельев, 1998; Кичина, 1999). Сорта груши и косточковых культур для средней полосы менее зимостойки и повреждаются при  $-38-40^{\circ}\text{C}$  (Савельев, Юшков и др., 2010).

Таблица 8 - Матрица ранговых корреляций между степенью повреждения тканей камбия и почек плодовых культур после промораживания со стандартной закалкой и без закалки, декабрь 2015г.

	Камбий (без закалки)	Почки (без закалки)	Камбий (закалка)
Почки (без закалки)	0,73*	1,0	
Камбий (закалка)	0,69*	0,66*	1,0
Почки (закалка)	0,50**	0,59*	0,70*

\*достоверно при уровне значимости 0,01 (критическое значение  $p_{0,01} = 0,51$ )

\*\*достоверно при уровне значимости 0,05 (критическое значение  $p_{0,05} = 0,49$ )

Методом прямого лабораторного промораживания была проведена оценка устойчивости исходных форм плодовых культур по второму компоненту зимостойкости. Установлено, что наиболее уязвимы к понижениям температуры в середине зимы древесина и почки (средний балл повреждения по всем изученным генотипам составил: кора – 0,3; камбий – 0,3; древесина – 2,4; почки – 2,2). Выявлены существенные различия по устойчивости древесины (таблица 9).

Таблица 9 – Степень повреждения древесины исходных форм яблони, груши, вишни и абрикоса после искусственного промораживания при температуре  $-40^{\circ}\text{C}$  (2014-2016 гг.)

Подмерзание древесины, балл				
0-1,0	1,0-1,6	1,7-2,6	2,6-3,1	3,2 и более
1	2	3	4	5
яблоня				
я. ягодная ( <i>M. baccata</i> )	Академик Казаков	Веньяминовское	Аленушкино	Сочи80/6
Юбиляр	Имрус	Вымпел	Коваленковское	Бреберн
я. робуста ( <i>M. robusta</i> )	Уральское наливное	Лобо	Солнце Кубани	Кубань спур
Бердское	Чародейка	Успенское	Казачка кубанская	Топаз
Ковровое	Благовест	Синап орловский	Сочи 26/3	Галарина
Фрегат	Мартовское	Анис полосатый	Гала	Подснеж- ник

Продолжение таблицы 9

1	2	3	4	5
	Антоновка обыкновенная	Беркутовское	Память есаулу	Лигол
	Былина	Кандиль орловский	Имант	Хани Крисп
	Скала	Красуля	Персиковое	я. обильно- цветущая ( <i>M. floribunda</i> )
	Мартовское	Пасхальное		
		Апрельское		
		Лето красное		
		Лучистое		
		Флагман		
груша				
			Скороспелка из Мичуринска	Памяти Яковлева
			Яковлевская	Северянка краснощекая
			Августовская роса	
вишня				
			Вечерняя заря	Жуковская
			Фея	Превосходная Веньяминова
			Харитоновская	
абрикос				
				Круглый
				Ульянин- ский

Из данных, представленных в таблице 9 следует, что наибольшей устойчивостью в закаленном состоянии из изученных исходных форм яблони характеризовались видовые формы *M. baccata*, *M. robusta*, сорта Юбиляр, Бердское, Ковровое, Фрегат. Кора и камбий у этих генотипов не повреждались при  $-40^{\circ}\text{C}$ , древесина подмерзала не более чем на 0,8 балла, а почки – на 1,5 балла.

На уровне контрольного сорта Антоновка обыкновенная (повреждение древесины – 1,6 балла, почек – 1,4 балла) была устойчивость у сортов Академик Казаков, Имрус, Уральское наливное, Чародейка, Благовест, Мартовское, Антоновка обыкновенная, Былина, Скала, Мартовское.

Меньшую морозоустойчивость древесины к низким температурам показали сорта Веняминовское, Вымпел, Лобо, Успенское, Синап орловский, Анис полосатый, Беркутовское, Кандиль орловский, Красуля, Пасхальное, Апрельское, Лето красное, Лучистое, Флагман (подмерзание 1,7-2,6 балла). Сильнее подмерзали у этих форм и почки: у сортов средней полосы до 2 баллов, у сортов южной зоны и интродуцированных до 3,2 баллов.

Сорта Аленушкино, Коваленковское, Солнце Кубани, Казачка кубанская, Сочи 26/3, Гала, Память есаулу, Имант, Персиковое характеризовались более низкой зимостойкостью, промораживание при  $-40^{\circ}\text{C}$  привело к повреждению древесины у этих генотипов на 2,6-3,1 балла. У ряда сортов и форм, преимущественно зарубежной селекции: Сочи 80/6, Бреберн, Кубань спур, Топаз, Галарина, Подснежник, Лигол, Хани Крисп, *M. floribunda* вместе с повреждением древесины более 3,2 баллов отмечалось сильное подмерзание и более зимостойких по II компоненту тканей почек.

Среди сортов груши не выявлено генотипов с устойчивостью к морозам в середине зимовки аналогичной стандартным сортам яблони, внесенным в Госреестр по Центрально-Черноземному региону. Повреждения древесины у них составили 2,8-3,7 балла, почек – 2,8-3,2 балла. Следует отметить, что изученные формы груши являются производными *P. ussuriensis* и *P. communis* – одними из наиболее зимостойких среди культурных сортов (Савельев и др., 2010).

Изученные сорта вишни также серьезно пострадали при  $-40^{\circ}\text{C}$ . Несколько ниже повреждения древесины были у сортов Фея, Харитоновская и Вечерняя заря (2,7-3,0 балла), сильнее подмерзла эта ткань у сортов

Жуковская и Вечерняя заря (3,4-3,7 балла). Почки при этом имели повреждения от 2,4 до 3,2 балла.

Для абрикоса температура  $-40^{\circ}\text{C}$  являлась летальной, наряду с сильным (около 4 баллов) подмерзанием древесины у изученных сортов зафиксирована почти полная гибель почек и существенные повреждения коры и камбия.

Следует отметить варьирование степени повреждения отдельных тканей и почек в различные годы исследований при искусственном промораживании. Однако, как правило, распределение исходных форм по уровню устойчивости сохранялось.

После продолжительных оттепелей повреждения плодовым культурам могут нанести и более слабые морозы, не достигающие критических значений. Способность генотипов противостоять резким понижениям температуры после оттепелей (III компонент зимостойкости) является необходимой составляющей общего признака устойчивости к низким температурам. При этом с увеличением нестабильности климата важнейшим фактором зимостойкости становится именно этот компонент. Проведенное нами многолетнее изучение исходных форм по III компоненту зимостойкости методом искусственного промораживания позволило выявить существенные различия по их устойчивости к резким колебаниям температуры (таблица 10).

Промораживание образцов осуществлялось в конце февраля при температуре  $-29^{\circ}\text{C}$  после пятидневной оттепели  $+3^{\circ}\text{C}$ . Установлено, что наиболее пострадали при резком снижении температуры после оттепели кора и камбий, существенные повреждения эти условия нанесли и почкам большинства изученных форм. Средний балл повреждения по всем изученным генотипам составил: кора – 2,1; камбий – 2,4; древесина – 0,9; почки – 3,4.

Как следует из данных таблицы 10, максимальной устойчивостью из изученных образцов яблони характеризовались генотипы 18–2 (КВ-5 х Якутская), яблоня робуста, Уральское наливное, Имрус, яблоня ягодная, Бердское, Былина, имевшие повреждения коры и камбия не более 1 балла.

При этом у двух последних форм отмечено более существенное по сравнению с остальными повреждение почек (2,9 и 2,8 балла соответственно).

Таблица 10 – Степень подмерзания исходных форм яблони, груши, вишни и абрикоса после моделирования оттепели +3°С и искусственного промораживания при температуре –29°С (2014-2016 гг.)

Сорт, форма	Повреждение, балл		
	камбий	древесина	почки
1	2	3	4
яблоня			
отборная форма 18–2 (КВ-5 х Якутская)	0	1,0	0
я. робуста ( <i>M. robusta</i> )	0	0	1,4
Уральское наливное	0,4	0,2	1,7
Имрус	0,6	0	1,7
я. ягодная ( <i>M. baccata</i> )	1,0	1,3	2,0
Бердское	1,0	0,3	2,9
Былина	1,0	0	2,8
Академик Казаков	1,1	0,6	2,3
Анис полосатый	1,1	0,1	2,7
Коваленковское	1,2	0,5	2,3
Ковровое	1,4	0	1,6
Успенское	1,4	0	2,1
Юбиляр	1,4	0	2,8
Хани Крисп	1,5	0,5	5,0
Скала	1,6	0,9	2,1
я. обильноцветущая ( <i>M. floribunda</i> )	1,7	1,1	4,8
Антоновка обыкновенная	1,7	0,1	2,3

Продолжение таблицы 10

1	2	3	4
Гала	1,7	0	4,4
Жигулевское	1,7	1,2	4,3
Лобо	1,7	0	2,8
Флагман	1,7	0,4	2,3
Чародейка	1,7	0	2,5
Фростбайт	1,8	1,0	5,0
Кандиль орловский	1,8	0	3,4
Беркутовское	2,0	0,3	2,1
Благовест	2,0	0,5	2,5
Веньяминовское	2,0	0	2,7
Вымпел	2,0	0,4	2,6
Красуля	2,0	0,8	2,5
Имант	2,1	0,8	2,9
Подснежник	2,1	0,8	4,1
Аленушкино	2,3	0,7	5,0
Апрельское	2,3	0,7	3,0
Пасхальное	2,3	1,0	3,4
Синап орловский	2,3	0,3	2,4
Мартовское	2,6	0,2	2,4
Бреберн	2,7	1,2	5,0
Память есаулу	2,8	0,7	3,4
Сочи 26/3	2,8	1,2	3
Сочи 80/6	3,0	0,6	2,7
Топаз	3,4	2,7	5,0
Лучистое	3,5	1,8	5,0
Казачка кубанская	3,6	1,0	4,8
Кубань спур	3,8	1,1	5,0

Продолжение таблицы 10

1	2	3	4
Ришелье	3,8	2,7	5,0
Лето красное	4,2	1,5	5,0
Галарина	4,6	1,3	5,0
Персиковое	4,7	0,3	5,0
я. замечательная ( <i>M. spectabilis</i> )	5,0	4,1	5,0
Лигол	5,0	3,5	5,0
Солнце Кубани	5,0	2,0	5,0
груша			
Августовская роса	2,2	2,3	3,2
Скороспелка из Мичуринска	2,6	1,0	3,1
Памяти Яковлева	3,8	1,3	3,2
Северянка краснощекая	3,9	2,1	2,8
Яковлевская	4,4	3,2	3,8
вишня			
Харитоновская	1,4	0,7	2,8
Фея	1,5	0,5	3,2
Жуковская	2,7	0,3	2,8
Вечерняя заря	3,7	1,9	3,7
Превосходная Веняминова	4,1	1,2	3,3
абрикос			
Круглый	2,8	0,8	5,0
Ульянихинский	4,7	2,2	5,0
НСР <sub>0,05</sub>	0,89	0,33	0,82

Высокой морозостойкостью камбия (с повреждением от 1,1 до 2,0 баллов) характеризовались и формы Академик Казаков, Анис полосатый, Коваленковское, Ковровое, Успенское, Юбиляр, Хани Крисп, Скала, яблоня обильноцветущая, Антоновка обыкновенная, Гала, Жигулевское, Лобо,

Флагман, Чародейка, Фростбайт, Кандиль орловский, Беркутовское, Благовест, Веньяминовское, Вымпел, Красуля. Однако следует отметить, что если у сортов средней полосы Успенское, Скала, Беркутовское, Академик Казаков, Антоновка обыкновенная, Флагман, Чародейка, Благовест и др. зафиксировано меньшее подмерзание почек до 2,5 баллов, то почки у интродуцированных сортов Гала, Хани Крисп, Фростбайт имели повреждения 4,4-5,0 баллов.

По сравнению с сортами яблони средней зоны плодоводства изученные генотипы груши имели более существенные повреждения. Наибольшей устойчивостью по III компоненту характеризовались Августовская роса, Скоропелка из Мичуринска, с подмерзанием камбия 2,2 и 2,6 балла соответственно. При этом у сорта Августовская роса отмечено более сильное повреждение древесины (2,3 балла). Сильнее повреждался камбий при указанных условиях у сортов Памяти Яковлева, Северянка краснощекая, Яковлевская (3,8-4,4 балла). Размах варьирования повреждения почек был существенно ниже и колебался от 2,8 (Северянка краснощекая) до 3,8 (Яковлевская) баллов.

Степень повреждения камбия у наиболее устойчивых из изученных форм вишни Харитоновская, Фея составила 1,4 и 1,5 балла соответственно. Древесина у этих сортов также характеризовалась относительно высокой морозостойкостью и имела повреждения до 1 балла. У сортов Жуковская, Вечерняя заря, Превосходная Веньяминова устойчивость камбия была ниже и колебалась в пределах 2,7-4,1 балла. Почки у всех изученных сортов показали среднюю морозостойкость с повреждением 2,8-3,7 балла.

Изученные сорта абрикоса имели низкую степень устойчивости при выбранной температуре промораживания – наблюдалась полная гибель почек, камбий повреждался на 2,8 (сорт Круглый) и 4,7 (сорт Ульянихинский) балла.

Как уже отмечалось ранее (Савельев, Юшков, Кружков, 2001), в последние годы наблюдается устойчивая тенденция к увеличению числа дней

со среднесуточной положительной температурой в зимне-весенний период. Так, на протяжении периода с 1989 по 2011 годы количество дней со среднесуточной положительной температурой в январе варьировало от 2 до 8 дней, феврале от 1 до 11 дней (за исключением 1990 года с отсутствием оттепели), марте от 5 до 21 дня. Среднесуточная температура оттепели в отдельные годы в январе, феврале, марте достигала 1,6; 5,0; и 9,0°C, а максимальный уровень был соответственно равен 3,7; 4,9 и 18,1°C. Особенно опасны оттепели в конце зимы - начале весны, когда растения находятся в состоянии вынужденного покоя и легко теряют закалку при положительных температурах. За последнее десятилетие продолжительные оттепели в феврале фиксировались в 2008, 2013, 2014 и 2016 годах, вероятность ее в феврале достаточно высока и, исходя из данных 2005-2016 годов, составляет около 18%. Так, в конце февраля 2008 года с 22 по 29 февраля ежедневно наблюдалась положительная среднесуточная температура. Максимальная температура оттепели, отмеченная 28 февраля достигала +4,2°C.

Искусственное промораживание в конце февраля без закалки при  $-27^{\circ}\text{C}$  исходных форм плодовых культур привело к существенному их повреждению (рисунки 8,9).

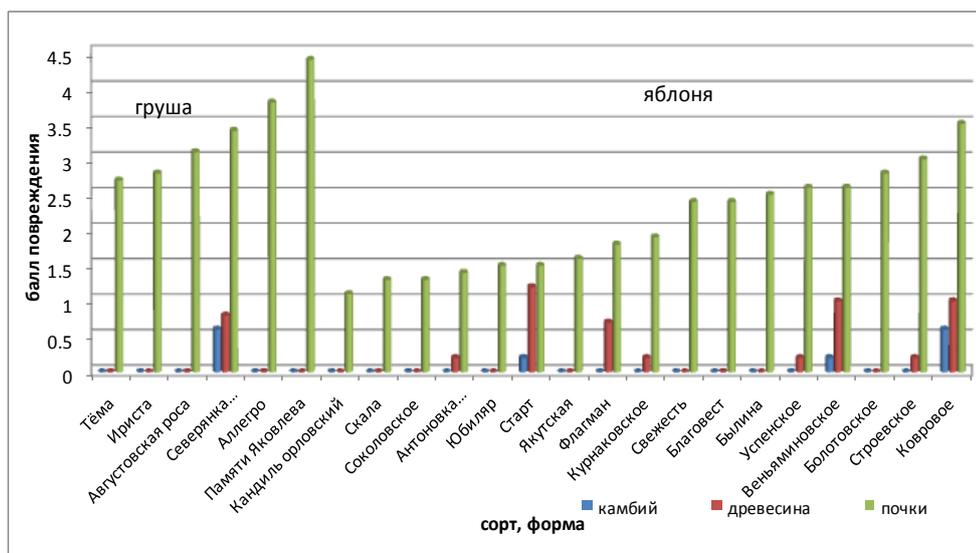


Рисунок 8 – Сравнительная степень повреждения изученных сортов и форм семечковых культур после естественной оттепели и последующего промораживания при  $-27^{\circ}\text{C}$ , февраль 2008 года

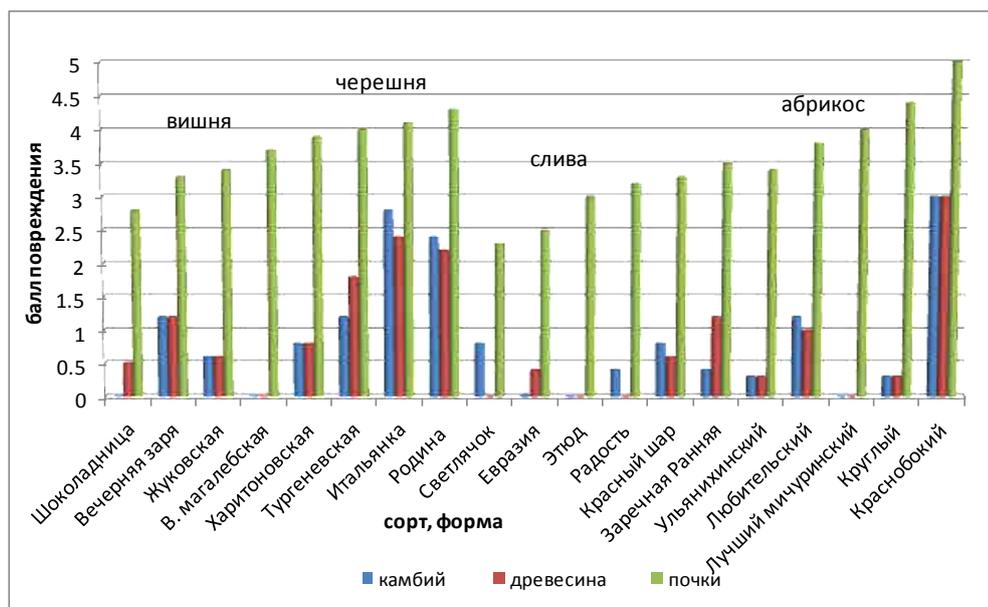


Рисунок 9 – Сравнительная степень повреждения изученных сортов косточковых культур после естественной оттепели последующего промораживания при  $-27^{\circ}\text{C}$ , февраль 2008 года

В результате было установлено, что изученные исходные формы существенно различались по степени повреждения. Наиболее серьезные повреждения стрессорные условия нанесли почкам большинства изученных форм. Средний балл повреждения по всем изученным генотипам составил: кора – 0,3; камбий – 0,5; древесина – 0,5; почки – 2,9.

Из сортов яблони, представленных в основном сортами центральной части РФ, без повреждений тканей коры, камбия, древесины перенесли промораживание Кандиль орловский, Былина, Скала, Соколовское, Болотовское, Свежесть, Благовест, Юбиляр. Аналогичная устойчивость отмечена у разновидности (*M. baccata*) Якутская. При этом повреждения почек у форм Якутская, Кандиль орловский, Скала, Соколовское, Юбиляр составили 1,1-1,5 баллов, у сортов Былина, Болотовское, Свежесть, Благовест почки подмерзли несколько сильнее – до 2,4 - 2,8 баллов. Высокой устойчивостью древесины характеризовались и сорта Антоновка обыкновенная, Курнаковское, Флагман, Веняминовское, Старт, Ковровое, с повреждением ее от 0,7 до 1,2 баллов. Почки не имели серьезных повреждений, лишь у сорта Ковровое этот показатель превысил 3 балла.

Из изученных сортов груши наиболее высокую устойчивость показали Тема, Ириста, Августовская роса, не имевшие повреждений тканей коры, камбия, древесины, с подмерзанием почек от 2,7 до 3,1 балла. Сильнее повреждались почки у генотипов Северянка краснощекая, Аллегро, Памяти Яковлева 3,4-4,4 балла.

Из косточковых культур относительно высокая морозостойкость по III компоненту отмечена у вишни. Минимальными повреждениями древесины камбия и почек до 1 балла характеризовались вишня магалебская, сорта Харитоновская, Шоколадница, Жуковская. Несколько сильнее (до 1,8 балла) были повреждены эти ткани у сортов Вечерняя заря и Тургеневская. Почки отличались большей уязвимостью, минимальные их повреждения отмечены у сорта Шоколадница (2,8 балла), максимальные – у сорта Тургеневская (4,0 балла). Аналогичная устойчивость зафиксирована и у изученных сортов сливы – повреждения коры, камбия и древесины от 0 до 1,2 балла, почек – от 2,5 до 3 баллов. Недостаточной морозостойкостью отличались изученные сорта абрикоса, почки у которых имели повреждения 3,4-5 баллов, и черешни – подмерзание почек более 4,0 баллов, коры камбия и древесины – 2,2-2,8 баллов.

Таким образом, если изученные сорта яблони, груши, вишни и сливы смогли относительно успешно адаптироваться к резкому снижению температуры после естественной оттепели, формы абрикоса и черешни характеризовались недостаточным потенциалом устойчивости в сложившихся условиях.

Способность восстанавливать морозостойкость при повторной закалке после оттепели (IV компонент зимостойкости) – менее весомый фактор при формировании общей зимостойкости, в отличие от максимальной морозостойкости и устойчивости к резким перепадам температуры в связи с относительно высокой устойчивостью по данному признаку большинства сортов (Алексеев, 1983; Савельев, 1998; Резвякова, 2015). Однако

участившиеся в последние годы оттепели и резкие колебания температуры увеличивают вероятность повреждений насаждений, особенно в зимне-весенний период и повышают его значимость. На юге же России IV компонент зимостойкости является одним из главных (Кичина, 2011).

Среди изученных видов и форм плодовых растений наиболее высокой способностью восстанавливать морозостойкость при повторной закалке после оттепелей обладают генотипы яблони. Большинство изученных сортов без серьезного урона переносят температуру промораживания  $-35^{\circ}\text{C}$  после оттепели  $+3^{\circ}\text{C}$  и последующей закали. Максимальной устойчивостью по IV компоненту характеризуются сорта и формы Антоновка обыкновенная, Былина, яблоня робуста, Юбиляр, яблоня ягодная, Скала, отборная форма 18–2 (КВ-5 х Якутская), Кандиль орловский, Веньяминовское, Благовест, Синап орловский с повреждением древесины до 0,5 баллов и почек до 1 балла (таблица 11).

Таблица 11 – Степень подмерзания исходных форм яблони, груши, вишни и абрикоса после моделирования оттепели, закали и искусственного промораживания при температуре  $-35^{\circ}\text{C}$  (2014-2016 гг.)

Сорт, форма	Повреждение, балл	
	древесина	почки
1	2	3
яблоня		
Антоновка обыкновенная	0	0,5
Былина	0	0,7
я. робуста ( <i>M. robusta</i> )	0	0,3
Юбиляр	0	0,9
я. замечательная ( <i>M. spectabilis</i> )	0	1,8
Вымпел	0	1,6
я. ягодная ( <i>M. baccata</i> )	0,1	0,9

Продолжение таблицы 11

1	2	3
Имрус	0,1	1,7
Скала	0,1	1,0
отборная форма 18–2 (КВ-5 х Якутская)	0,2	0,1
Благовест	0,2	1,0
Успенское	0,2	1,8
Мартовское	0,2	2,6
Кандиль орловский	0,3	0,4
Подснежник	0,3	1,1
Память есаулу	0,3	1,5
Синап орловский	0,3	0,7
Фрегат	0,3	1,6
Анис полосатый	0,3	2,3
Ковровое	0,3	1,6
Коваленковское	0,3	2,8
Академик Казаков	0,4	1,8
Веньяминовское	0,4	0,6
Флагман	0,4	1,6
Лобо	0,4	2,5
Беркутовское	0,5	1,9
Чародейка	0,5	1,6
Апрельское	0,6	1,3
Рождественское	0,6	2,6
Бердское	0,7	0,4
Уральское наливное	0,7	0,3

Продолжение таблицы 11

1	2	3
Пасхальное	0,7	2,4
Сочи 26/3	0,7	2,7
Фростбайт	0,7	3,4
Галарина	0,7	4,0
Казачка кубанская	0,9	3,5
Жигулевское	1,0	3,0
Гала	1,1	3,2
Имант	1,2	3,0
Хани Крисп	1,2	2,3
Лето красное	1,2	3,7
Ришелье	1,2	3,9
Лигол	1,3	3,6
Бреберн	1,3	3,4
Солнце Кубани	1,6	4,3
Сочи 80/6	2,0	3,9
Аленушкино	2,2	4,8
Кубань спур	2,3	4,5
Топаз	2,7	3,2
я. обильноцветущая ( <i>M. floribunda</i> )	3,1	4,3
груша		
Скороспелка из Мичуринска	0,5	2,9
Памяти Яковлева	1,4	2,7
Яковлевская	1,8	3,6
Северянка краснощекая	2,1	2,8

Продолжение таблицы 11

1	2	3
Августовская роса	2,1	2,9
вишня		
Харитоновская	1,2	2,6
Вечерняя заря	1,5	3,5
Превосходная Веняминова	1,5	4,4
Фея	1,6	3,2
Жуковская	1,7	3,6
абрикос		
Круглый	1,5	2,9
Ульянихинский	1,3	5,0
НСР <sub>0,05</sub>	0,56	0,79

Многие формы (яблоня замечательная, Вымпел, Имрус, Успенское, Подснежник, Память есаулу, Фрегат, Ковровое, Академик Казаков, Флагман), обладая аналогичной устойчивостью древесины, отличались несколько более низкой (обратимые повреждения не более 2,0 баллов) морозостойкостью почек.

Относительно хорошо способны восстанавливать закалку и сорта яблони Анис полосатый, Коваленковское, Лобо, Беркутовское, Чародейка, Апрельское, Рождественское, Бердское, Уральское наливное, Пасхальное, Сочи 26/3, Жигулевское, имевшие повреждения древесины не более 1,0 балла и почек – не более 3,0 баллов. Многие сорта южной зоны и интродуцированные Фростбайт, Галарина, Казачка кубанская, Гала, Имант, Хани Крисп, Лето красное, Ришелье, Лигол, Бреберн. Солнце Кубани, Сочи 80/6 характеризуются меньшей устойчивостью по IV компоненту – зафиксировано подмерзание древесины на 0,7-2,0 балла и почек на 3,2-4,3 балла. Сорта и формы Аленушкино, Кубань спур, Топаз, яблоня

обильноцветущая недостаточно зимостойки по анализируемому признаку, у них отмечено сильное подмерзание древесины (2,2-3,1 балла) и почек (3,2-4,8 балла).

Стандартные для средней зоны садоводства сорта груши существенно уступают по способности восстанавливать закалку яблоне. Наиболее устойчивый из изученных генотипов сорт Скороспелка из Мичуринска, обладая относительно высокой устойчивостью древесины, характеризовался существенным подмерзанием почек около 3,0 баллов. У форм Памяти Яковлева, Яковлевская, Северянка краснощекая, Августовская роса сравнительно сильно повреждались древесина (1,4-2,1 балла) и почки (2,7-3,6 балла).

Незначительно различаются по устойчивости к морозам после оттепели и последующей закалики изученные сорта вишни Харитоновская, Вечерняя заря, Фея, Жуковская, которые характеризовались средней степенью повреждения (древесины – 1,2-1,7 балла, почек – 2,6-3,6 балла). У сорта Превосходная Веняминова недостаточно устойчивы почки, они повреждались на 4-5 баллов. Древесина у изученных форм абрикоса Круглый и Ульянихинский также относительно устойчива по IV компоненту (повреждение 1,3-1,5 балла), при этом у сорта Ульянихинский зафиксирована полная гибель почек.

### **3.1.3 Оценка устойчивости исходных форм к низким температурам по комплексу компонентов зимостойкости**

Согласно общепринятой методике (Тюрина, Гоголева, 1978) при оценке зимостойкости генотипа проводится учет повреждений побегов после искусственного промораживания отдельно по каждой ткани и почкам для всех компонентов зимостойкости с учетом температур, характерных для региона

проведения испытаний. Таким образом, для каждой изученной формы фиксируются данные по двадцати показателям, каждый из которых в определенной степени характеризует зимостойкость. При этом общая оценка и ранжирование форм по устойчивости, особенно при изучении гибридного фонда, вызывает определенные затруднения в связи необходимостью сведения всех полученных значений к одному итоговому.

В настоящее время в селекции сельскохозяйственных, в том числе плодовых культур получил распространение метод моделирования, предполагающий разработку концепции «идеального» сорта и поэтапное приближение уровня селективируемых признаков к установленным моделью значениям (Гурьев и др., 1983; Кумаков, 1985; Хангильдин, 1986; Коваль и др., 2005; Ульяновская, 2009; Козловская, 2015). При обосновании генетической модели, определении генетически детерминированных признаков или свойств, которыми должен обладать генотип сорта Б.П. Гурьев с сотрудниками (1983) рекомендуют проводить оценку порогов реагирования для объекта селекции в разные этапы онтогенеза на отдельные факторы среды и определение среднемультилетних значений по отдельным климатическим факторам. По результатам такого анализа определяют, какими свойствами должен обладать сорт, чтобы он отвечал техническим требованиям.

С учетом этих рекомендаций для группы признаков, детерминирующих общую зимостойкость, в соответствии с пороговыми значениями температуры по каждому из компонентов был предложен идеальный объект – модель зимостойкого сорта. Многолетние климатические данные по Тамбовской области свидетельствуют, что с учетом определенного «запаса прочности» зимостойкий сорт должен выдерживать ранние морозы в начале зимы в  $-30^{\circ}\text{C}$ , развивать максимальную устойчивость  $-40^{\circ}\text{C}$ , выдерживать  $-28^{\circ}\text{C}$  после оттепелей и  $-35^{\circ}\text{C}$  при повторной закалке после оттепели. Для общей оценки по всем компонентам изученные генотипы сравнивали с моделью сорта по комплексу признаков (степень подмерзания коры, камбия, древесины,

сердцевины и почек по I-IV компонентам зимостойкости). Степень отклонения каждого параметра от значения его у модели определяли методом расчета квадрата евклидова расстояния. Минимальное суммарное его значение свидетельствовало о максимальной устойчивости генотипа. Так как результаты оценки повреждений были выражены в порядковой (балльной) шкале, которая не считается количественной, и не подчиняются нормальному закону распределения, все данные в соответствии с рекомендациями М.М. Тюриной и Г.А. Гоголевой, (1978) преобразовывались по формуле:  $X_1 = \sqrt{1+X}$ .

При оценке повреждения сорта необходимо учитывать различную физиологическую ценность отдельных тканей для выживаемости растения. Для этого был использован подход, предложенный А.И. Бутенко с сотрудниками (2008, 2010), Н.В. Жуковой (2011) при разработке автоматизированного метода оценки повреждений побегов, основанный в свою очередь на работах В.И. Будаговского (1954) и В.Ф. Денисова (1961). Для каждой ткани или структуры был принят условный коэффициент с учетом ее ценности: для коры – 3, камбия – 9, древесины – 4, сердцевины – 1, почек – 8. Делением каждого коэффициента на их сумму был получен нормированный вектор весов для каждого показателя (для коры – 0,12, камбия – 0,36, древесины – 0,16, сердцевины – 0,04, почек – 0,32).

Степень сходства изученных генотипов с моделью сорта по комплексу признаков определялась с использованием кластерного анализа, что позволило выразить математически зимостойкость каждого генотипа (таблица 12). При этом интегральным критерием степени зимостойкости служили отклонения квадратов евклидовых расстояний у 20 показателей повреждения изученных форм от аналогичных параметров модели сорта. Предложенный метод позволяет провести всестороннюю оценку морозостойкости и ранжировать их по уровню зимостойкости без использования балльной шкалы. Минимальные значения интегрального критерия соответствуют слабым отличиям образца от идеальной модели и, следовательно, максимальной зимостойкости.

Таблица 12 – Интегральная оценка сортов плодовых культур по четырем компонентам зимостойкости на основе различий с моделью сорта (2013-2016 гг.)

Степень отличия от модели сорта (квадрат евклидова расстояния, усл. ед.)				
высокозимостойкие (0-0,20)	зимостойкие (0,21-0,50)	относительно зимостойкие (0,51-1,00)	слабозимостойкие (более 1,00)	
1	2	3	4	
яблоня				
МОДЕЛЬ СОРТА	0,00	Благовест 0,22	Рождествен- ское 0,55	Ришелье 1,09
я. робуста ( <i>M. robusta</i> )	0,04	Академик Казаков 0,23	Коваленков- ское 0,55	Лигол 1,10
отборная форма 18–2 (КВ-5 х Якутская)	0,04	Ковровое 0,23	Пасхальное 0,56	Кубань спур 1,15
Уральское наливное	0,11	Вымпел 0,24	Фростбайт 0,62	Лето красное 1,21
я. ягодная ( <i>M. baccata</i> )	0,12	Чародейка 0,26	Сочи 26/3 0,70	Аленушкино 1,32
Бердское	0,15	Кандиль орловский 0,26	Хани Крисп 0,71	я. обильно- цветущая ( <i>M. floribunda</i> ) 1,35
Юбиляр	0,17	Веньями- новское 0,28	Казачка кубанская 0,82	Топаз 1,39
Имрус	0,18	Синап орловский 0,29	Гала 0,88	Солнце Кубани 1,41
Скала	0,19	Флагман 0,30	Сочи 80/6 0,95	Персиковое 1,46
Успенское	0,20	Беркутов- ское 0,31	Бреберн 0,99	Лучистое 1,48
Антоновка обыкновенн ая	0,20	Анис полосатый 0,33		Галарина 1,53
Былина	0,20	Фрегат 0,35		
		я. замеча- тельная ( <i>M.</i> <i>spectabilis</i> ) 0,35		

1	2	3	4
	Лобо 0,42		
	Подснежник 0,44		
	Память есаулу 0,45		
	Красуля 0,48		
	Имант 0,50		
груша			
		Августовская роса 0,63	Яковлевская 1,06
		Скороспелка из Мичуринска 0,73	
		Памяти Яковлева 0,81	
		Северянка краснощекая 0,85	
вишня			
		Фея 0,56	Превосходная Веньяминова 1,06
		Харитоновская 0,60	
		Жуковская 0,62	
		Вечерняя заря 0,84	
абрикос			
			Круглый 1,01
			Ульянинский 1,96

По результатам кластерного анализа изученные генотипы были ранжированы по степени убывания зимостойкости и распределены по четырем условным группам. Наиболее близкими к модели сорта показателями морозостойкости тканей и почек характеризовались сорта и формы яблони, отнесенные в группу высокозимостойких: яблоня робуста, яблоня ягодная, отборная форма 18-2 (КВ-5 х Якутская), Уральское наливное, Бердское, Юбиляр, Имрус, Скала, Успенское, Антоновка обыкновенная, Былина (интегральный показатель расстояния не более 0,2). Относительно высокая степень устойчивости (интегральный показатель от 0,21 до 0,50) выявлена у

сортов Благовест, Академик Казаков, Ковровое, Вымпел, Чародейка, Кандиль орловский, Веняминовское, Синап орловский, Флагман, Беркутовское, Анис полосатый, Фрегат, Лобо, Подснежник, Память есаулу, Красуля, Имант и яблони замечательной.

В группу с меньшим сходством с моделью сорта по морозостойкости и, соответственно, меньшей зимостойкостью были включены сорта яблони Рождественское, Коваленковское, Пасхальное, Фростбайт, Сочи 26/3, Хани Крисп, Казачкакубанская, Гала, Сочи 80/6, Бреберн. В нее же вошло большинство изученных образцов груши – Августовская роса, Скороспелка из Мичуринска, ПамятиЯковлева, Северянка краснощекая и вишни – Фея, Харитоновская, Жуковская, Вечерняя заря.

Наибольшие значения интегрального показателя (более 1,0) имели сорта яблони южной зоны и интродуцированные – Ришелье, Лигол, Кубаньспур, Лето красное, Аленушкино, Топаз, Солнце Кубани, Персиковое, Лучистое, Галарина, а также яблоня обильноцветущая, что позволяет считать их менее устойчивыми по комплексу признаков характеризующих зимостойкость. Аналогичная устойчивость отмечена у форм груши (Яковлевская), вишни (Превосходная Веняминова), абрикоса (Круглый, Ульянихинский).

Рассмотренный подход позволяет использовать в качестве референтного варианта не только гипотетическую модель сорта, но и любую форму с заведомо высокой зимостойкостью, например Антоновку обыкновенную, и рассчитывать степень сходства образцов с этим сортом. При этом результаты, в отличие от методики ранжирования, не зависят от набора и количества изучаемых сортов.

Хотя полевая оценка после суровых зим не может полностью охарактеризовать устойчивость генотипа в связи с воздействием, как правило, только одного повреждающего фактора, однако она, по мнению многих исследователей, является одним из наиболее объективных методов диагностики зимостойкости. В этой связи данные, полученные при интегральной оценке генотипов плодовых культур, были сопоставлены со

степенью их повреждения после экстремальных морозов суровой зимы 2005/2006г. (таблица 13).

Таблица 13 – Матрица корреляций между степенью повреждения тканей и почек плодовых культур после суровой зимы 2005/2006г. и интегральным показателем степени зимостойкости

	Евклидово расстояние
Евклидово расстояние*	1,00
Кора, балл повреждения	0,84**
Камбий, балл повреждения	0,80**
Древесина однолетнего прироста, балл повреждения	0,81**
Средний балл повреждения по тканям	0,87**
Вегетативные почки, балл повреждения	0,68**
Генеративные почки, балл повреждения	0,61**

\*значения сумм квадратов евклидовых расстояний между показателями повреждения тканей и почек изученных форм после искусственного промораживания по всем компонентам зимостойкости с учетом весовых коэффициентов и аналогичными параметрами модели сорта

\*\*достоверно при уровне значимости 0,01 (критическое значение  $r_{0,01} = 0,52$ )

Как следует из данных, представленных в таблице 13, рассчитанный на базе евклидова расстояния интегральный показатель статистически достоверно коррелирует с полевой устойчивостью сортов и форм. Максимальные коэффициенты корреляции отмечаются между уровнем подмерзания коры, камбия, древесины, средним баллом подмерзания по тканям и показателем степени зимостойкости. Несколько ниже были аналогичные коэффициенты для вегетативных и генеративных почек (0,68 и 0,61, соответственно), однако достоверность их также подтверждается с высокой вероятностью.

Таким образом, с использованием кластерного анализа была получена интегральная характеристика морозостойкости по четырем компонентам генотипов яблони, груши, вишни и абрикоса, учитывающая различную физиологическую ценность отдельных тканей и почек. Выявлены высокие

коэффициенты корреляции между полевой устойчивостью и предложенным показателем зимостойкости.

### **3.1.4 Оценка устойчивости исходных форм к низким температурам по показателям индукции флуоресценции хлорофилла тканей однолетних побегов**

При полевой оценке и искусственном промораживании побегов одним из основных методов определения уровня морозостойкости генотипа является анатомический метод, базирующийся на визуальной фиксации побурения тканей. Оценка проводится по срезам черенков в баллах, отдельно по каждой ткани. При этом большое влияние на результаты может оказать фактор субъективности, так как данные, полученные различными исследователями, могут существенно различаться из-за особенностей индивидуального восприятия. В этой связи для автоматизации оценки повреждений плодовых растений морозом при искусственном промораживании и в естественных условиях была проведена оценка фотосинтетической активности хлорофиллсодержащих тканей однолетних побегов.

Возможность оценки экологической пластичности древесных растений по флюоресцентным характеристикам тканей коры была показана в работах П.С. Венедиктова с сотрудниками (1999) на липе и А.А. Волгушевой с сотрудниками (2009) на тополе. В наших исследованиях у контрольных и замороженных побегов, после оттаивания, при помощи РАМ-флуориметра в поверхностных тканях, включающих эпидерму, флоэму и камбий, регистрировали квантовый выход ( $F_v/F_m$ ) и скорость электронного транспорта фотосистемой II (ETR) под действием актиничного света плотностью 190 мкмоль/(м<sup>2</sup>с).

В результате проведенных исследований установлены существенные различия по анализируемым показателям, как между изученными сортами яблони, так и по вариантам опыта. Промораживание достоверно снижало фотосинтетическую активность в хлорофиллсодержащих тканях побегов (максимальный квантовый выход на 14,9-64,4%; скорость электронного транспорта на 3,0-98,0%). Наибольшие различия между сортами наблюдали при оценке относительной скорости транспорта электронов (таблица 14).

Таблица 14 – Зависимость между степенью повреждения побегов яблони и скоростью электронного транспорта (ETR) после искусственного промораживания (III компонент зимостойкости,  $-28^{\circ}\text{C}$ ) (Юшков и др., 2012)

Сорт	Скорость электронного транспорта, побеги, мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	Степень повреждения в баллах		
		камбий	почки	среднее по тканям
Делишес спур	0,1	3,2	5,0	2,8
Аленушкино	2,3	2,7	4,0	1,6
Кубань спур	2,8	1,7	5,0	2,8
Синап орловский	2,0	1,1	2,9	1,6
Гала	2,6	1,1	4,9	2,6
Болотовское	5,2	0,3	2,9	0,5
Антоновка	6,6	0,0	0,2	0,5
Былина	6,7	0,0	0,7	0,5
Коэффициент ранговой корреляции между ETR и визуальной оценкой	-	0,91*	0,79*	0,84*

\*достоверно при уровне значимости 0,01 (критическое значение критерия ранговой корреляции Спирмена  $r_{0,01} = 0,68$ )

Как следует из данных приведенных в таблице 14, более высокими значениями электронного транспорта ( $5,2-6,7$  мкмоль/(м<sup>2</sup>с)) характеризовались формы яблони наименее пострадавшие от мороза: Болотовское, Антоновка, Былина. Сильнее пострадавшие от мороза сорта Делишес спур, Аленушкино, Кубань спур отличались более низкими значениями этой переменной. При оценке максимального квантового выхода фотосистемы II таких закономерностей не выявлено.

Как известно, для переменных, принадлежащих к порядковой (балльной) шкале и не подчиняющихся нормальному распределению, вместо коэффициента Пирсона рассчитывается ранговая корреляция по Спирману. Для этого каждому значению переменных, выраженных в баллах, присваиваются ранговые места, которые впоследствии статистически обрабатываются. В этой связи для выявления взаимосвязи между анализируемыми признаками были рассчитаны коэффициенты ранговой корреляции. В результате отмечены высокие и статистически достоверные значения коэффициентов корреляции между относительной скоростью транспорта электронов фотосистемой II и уровнем повреждения камбия (0,91), почек (0,79) и средним баллом повреждения тканей (0,84). Коэффициенты ранговой корреляции в данном случае в отличие от аналогичных показателей линейной корреляции были положительными, т.к. большему значению ETR соответствовало большее значение ранга, но меньшая степень подмерзания.

Аналогичные результаты были получены при изучении степени повреждения и фотосинтетической активности побегов вишни (таблица 15).

Таблица 15 – Зависимость между степенью повреждения побегов вишни и скоростью электронного транспорта (ETR) после искусственного промораживания (III компонент зимостойкости,  $-28^{\circ}\text{C}$ )

Сорт	Скорость электронного транспорта, побеги, мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	Степень повреждения в баллах		
		камбий	древесина	почки
1	2	3	4	5
Вечерняя заря	8,56	0,8	1,4	2,3
Память Горшкова	8,70	1,0	2,2	3,0
Тургеневская	7,60	1,1	2,2	2,6
Харитоновская	7,04	1,0	2,3	2,5
Бриллиант	6,88	1,5	2,5	2,5
Романтика	6,86	2,7	2,5	3,0
Алмаз	4,98	3,0	2,6	2,8
Жуковская	2,87	2,4	2,6	3,2
Владимирская	4,20	2,3	2,8	3,0
Коэффициент ранговой корреляции между ETR и визуальной оценкой	-	0,71*	0,89*	0,54**

\*достоверно при уровне значимости 0,01 (критическое значение критерия ранговой корреляции Спирмена  $r_{0,01} = 0,64$ )

\*\*достоверно при уровне значимости 0,05 (критическое значение критерия ранговой корреляции Спирмена  $r_{0,05} = 0,50$ )

Снижение уровня квантового выхода фотосистемы II в зависимости от генотипа составило 57,8-78,2%, относительной скорости электронного транспорта на 13,5-88,5%. Как правило, большей степени повреждения ткани или почек соответствовало меньшее значение показателя ETR после проморозки.

Выявлены высокие и статистически достоверные корреляционные зависимости между относительной скоростью транспорта электронов фотосистемой II и уровнем повреждения камбия (значение коэффициента корреляции 0,71), древесины (значение коэффициента корреляции 0,89). Коэффициент корреляции указанной переменной со степенью повреждения почек был ниже и составил 0,54, причем его достоверность подтверждается только при уровне значимости  $P < 0,05$ .

Не выявлено статистически достоверных взаимосвязей между степенью морозостойкости тканей и почек у вишни и квантового выхода  $F_v/F_m$ .

### **3.1.5 Оценка устойчивости исходных форм к низким температурам по оптической плотности водных вытяжек из однолетних побегов**

Одним из перспективных направлений диагностики устойчивости растений к стрессорам является анализ спектральных характеристик листьев в видимых и инфракрасных областях электромагнитного излучения (Rock et al., 1994; Stone, Chisholm, Coops, 2001; Zygielbaum et al., 2009; Якушев и др., 2010; Gray, Dermody, De Lucia, 2010 и др.). Различия между спектральными кривыми, полученными в благоприятных и стрессовых условиях, предположительно, могут использоваться в качестве критерия толерантности генотипа. Однако этот метод может использоваться только на вегетирующих растениях, т.к. для диагностики необходимы листья. Поэтому в наших исследованиях при изучении возможности оценки адаптивного потенциала растений в зимний период оптическими методами были использованы водные вытяжки из побегов. Побеги заготавливались в ноябре и хранились в морозильной камере при температуре около  $-10^{\circ}\text{C}$ . Часть из них после постепенного оттаивания использовали в качестве контроля, другая часть подвергалась стандартной проморозке по второму компоненту зимостойкости.

Отрезки черенков контрольного и опытного вариантов массой около 10 г помещали в сосуд, содержащий 50 мл дистиллированной воды, и выдерживали при комнатной температуре в течение суток. Затем сканирующим спектрофотометром определяли коэффициенты пропускания водных вытяжек в диапазоне 300-900 нм с шагом 1 нм.

В результате проведенных исследований установлена возможность дифференциации сортов по степени морозоустойчивости на основе оценки различий между оптическими свойствами водных вытяжек контрольного и подвергнутого воздействию низкой температуры побегов (рисунки 10, 11).

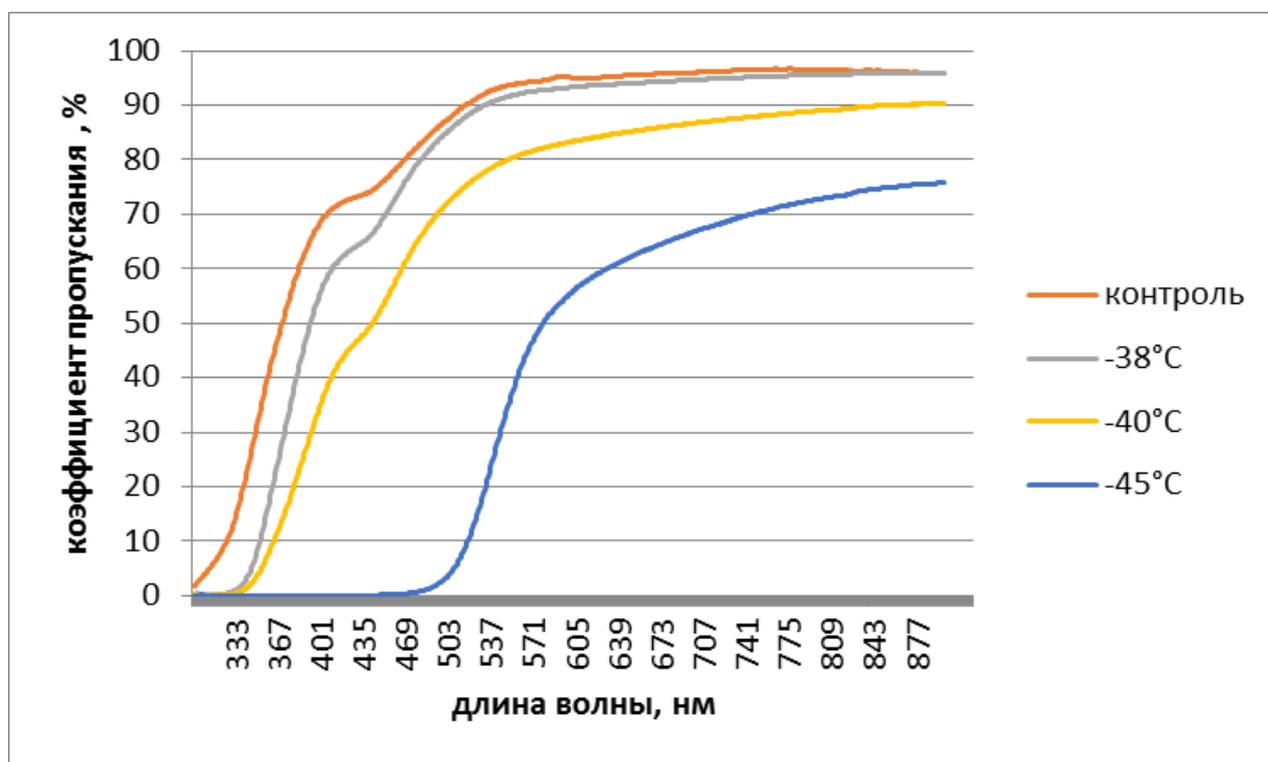


Рисунок 10 – Влияние температуры проморозки на оптические свойства водных вытяжек побегов сорта яблони Веняминовское

- наблюдаемые различия между вариантами «контроль», «-40°C», «-45°C» статистически значимы при уровне значимости  $p_{0,01}$  (рассчитанное значение  $t$ -критерия Стьюдента (8,9 и 25,1, соответственно) существенно превосходит критическое (2,6))

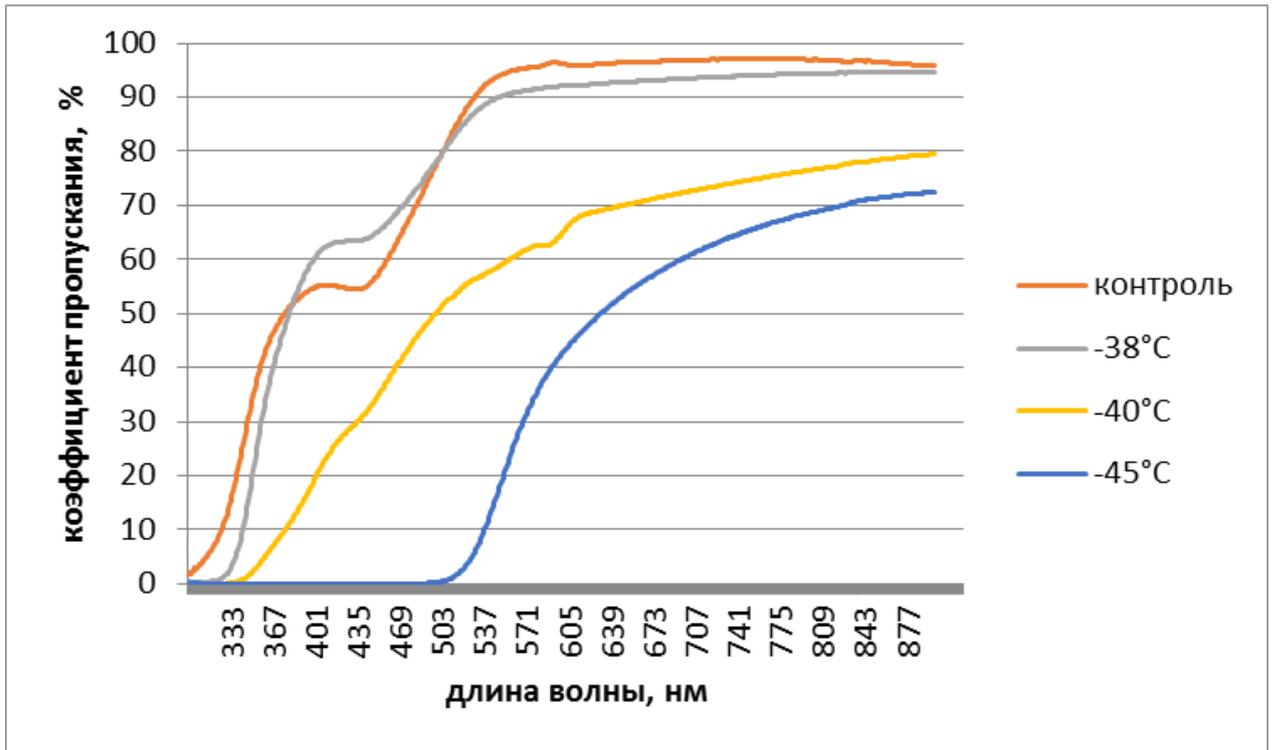


Рисунок 11 – Влияние температуры заморозки на оптические свойства водных вытяжек побегов сорта яблони Гала

- наблюдаемые различия между вариантами «контроль», «-40°C», «-45°C» статистически значимы при уровне значимости  $p_{0,05}$  (рассчитанное значение  $t$ -критерия Стьюдента (16,4 и 26,7, соответственно) существенно превосходит критическое (1,96))

Полученные данные свидетельствуют, что степень повреждения однолетних побегов была относительно тесно связана со значениями коэффициентов пропускания водных вытяжек в диапазонах волн от 300 до 900 нм. Как видно из рисунков 10 и 11 отклонения спектральных кривых от контрольных значений, под действием стрессоров зависели от интенсивности воздействия и от морозоустойчивости генотипа. С увеличением степени повреждения побега снижались коэффициенты пропускания водных вытяжек в указанном диапазоне, причем если для более зимостойкого сорта Веняминовское различия более явно проявлялись при снижении температуры ниже  $-40^{\circ}\text{C}$  (пороговое значение температуры, ниже которой у большинства сортов наблюдаются необратимые повреждения), то для сорта южной зоны Гала существенные различия между кривыми наблюдались уже при  $-38^{\circ}\text{C}$ .

Аналогичные результаты получены и при сравнительной оценке сорта груши Бере желтая (зимостойкий) и формы Г-4 (незимостойкая) (рисунки 12,13).

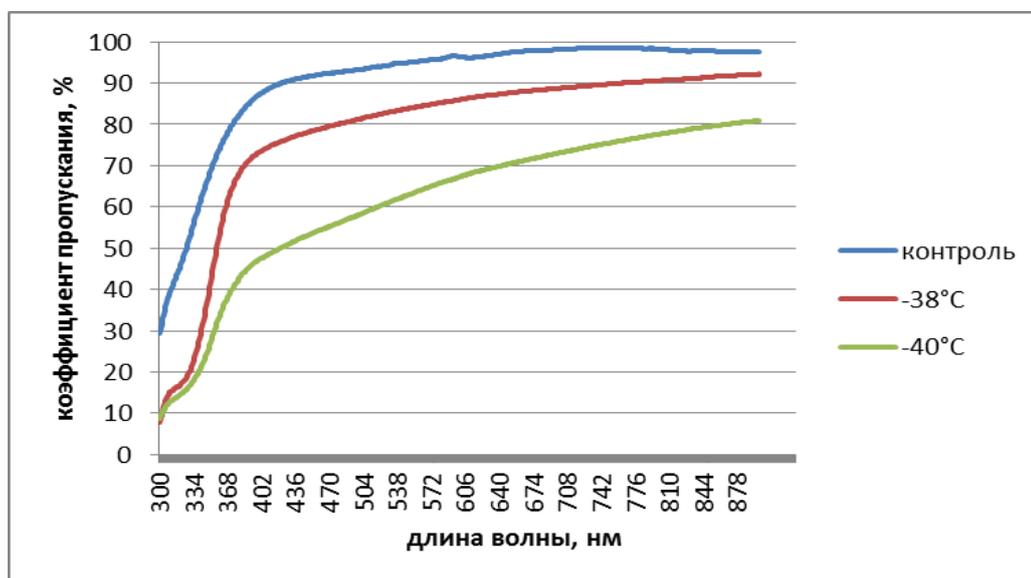


Рисунок 12 – Влияние температуры проморожки на оптические свойства водных вытяжек побегов сорта груши Бере желтая

- наблюдаемые различия между вариантами «контроль», «-38°C», «-40°C» статистически значимы при уровне значимости  $p_{0,05}$  (рассчитанное значение  $t$ -критерия Стьюдента (2,4 и 9,8, соответственно) превосходит критическое (1,96))

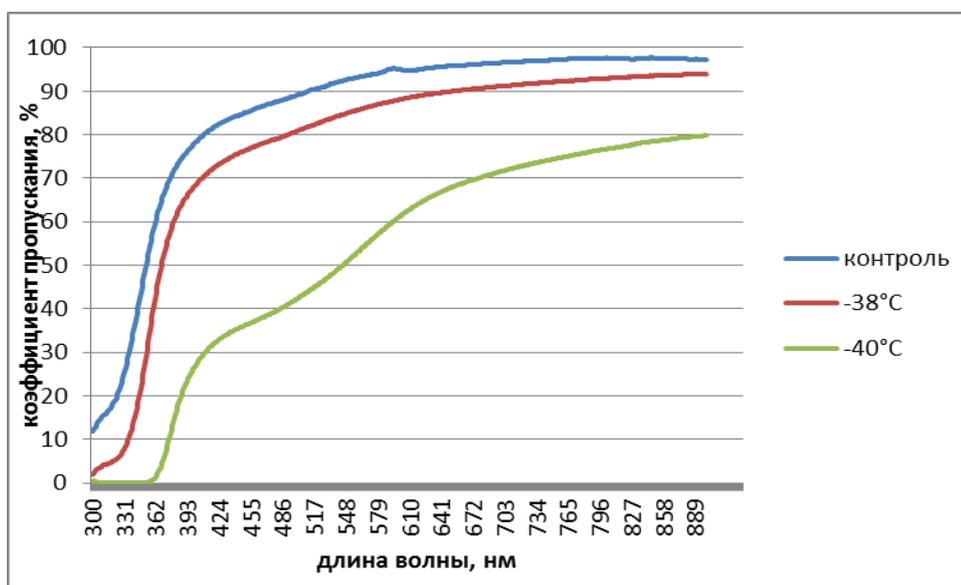


Рисунок 13 – Влияние температуры проморожки на оптические свойства водных вытяжек побегов формы груши Г-4

- наблюдаемые различия между вариантами «контроль», «-38°C», «-40°C» статистически значимы при уровне значимости  $p_{0,05}$  (рассчитанное значение  $t$ -критерия Стьюдента (5,6 и 8,4, соответственно) превосходит критическое (1,96))

Для математической оценки различий данные были подвергнуты кластерному анализу. Расчет евклидова расстояния между усредненными спектральными кривыми (контрольными и опытными) дал возможность выразить степень их различия в условных единицах. Данные, полученные на основе анализа ковариационной матрицы, представлены в таблице 16. Более низкое евклидово число, предположительно, соответствует большей устойчивости к анализируемому фактору.

Таблица 16 – Евклидовы расстояния между кривыми пропускания водных вытяжек однолетних побегов сортов и форм яблони и груши и степень их повреждения после искусственного промораживания (2014-2016 гг.)

Форма	Евклидово расстояние между кривыми пропускания водных вытяжек контрольного и опытного вариантов	Степень повреждения древесины при искусственном промораживании в середине зимовки
1	2	3
яблоня*		
Антоновка обыкновенная	138	1,6
Былина	388	1,6
Гала	645	2,9
Веньяминовское	409	1,7
груша**		
Бере желтая	101	1,1
Памяти Яковлева	124	1,4
Г-4	207	2,3
Яковлевская	181	1,8

\*промораживание при  $-40^{\circ}\text{C}$

\*\*промораживание при  $-38^{\circ}\text{C}$

Как видно из данных, представленных в таблице 16, ранжирование генотипов яблони и груши по степени устойчивости, проведенное на основе метода искусственного промораживания и по различиям между кривыми пропускания водных вытяжек контрольного и опытного вариантов, как правило, совпадало.

### **3.2 Устойчивость генеративных органов к поздневесенним заморозкам**

Наряду с морозами во время нахождения растений в состоянии покоя, одним из наиболее вредоносных низкотемпературных стрессоров являются возвратные поздневесенние заморозки в начале вегетации. Морозы во время формирования бутонов, цветения или завязывания плодов часто приводят к ухудшению товарных качеств плодов, ощутимому снижению урожая или полной его потере.

За время исследований особенно неблагоприятные в этом отношении условия отмечены в начале вегетации 2000 года. В это время после аномально теплой погоды, достигавшей  $+22,4^{\circ}\text{C}$ , во второй декаде мая наблюдались утренние заморозки, при этом в районе опытных насаждений яблони, где проводились исследования температура опускалась до  $-4^{\circ}\text{C}$ . Пик цветения яблони совпал по времени с волной похолодания, что привело к серьезному повреждению генеративных образований у большинства сортов, снижению урожайности и товарности плодов (Юшков, 2002).

На основании исследований, проведенных после этих заморозков, установлено, что в первую очередь от действия низких температур повреждались пестики. В этой связи оценку повреждений проводили по количеству цветков с погибшими пестиками. Выявлены существенные различия между изученными формами по устойчивости к поздневесенним заморозкам (таблица 17).

Таблица 17 - Группировка исходных форм яблони по степени повреждения цветков в естественных условиях (май 2000 г.) (Юшков, 2002)

Поврежденных цветков и бутонов (%)			
0 – 10,0	10,1 – 30,0	30,1 – 50,0	более 50,0
1	2	3	4
Алтайское новогоднее	Анис апортовый	Антоновка обыкновенная	Бархатное
Беркутовское	Анис поздний	Белорусский синап	Белорусское малиновое
Заря Алатау	Бабушкино	Богатырь	Восход
комплексный донор 32-26 (Якутская х КВ-25)	Витязь	Зимнее золотое	Десертное Будаговского
комплексный донор 18-5 (КВ-5 х Якутская)	Грушовка новая	Золотое летнее	Дочь Мелбы
Пепин Черненко	Грушовка московская	Кортланд	Жигулевское
я. вишнеплодная ( <i>M. cerasifera</i> )	Память Мичурина	Оранжевое	Конфетное
я. восточная ( <i>M. orientalis</i> )	Победа	Орловское полосатое	Красуля
я. Зибольда ( <i>M. sieboldii</i> )	Присцилла	Орловское зимнее	Мантет
я. маньчжурская ( <i>M. mandshurica</i> )	Синап северный	Осеннее полосатое	Мекинтош
я. низкая ( <i>M. pumila</i> )	Слава победителям	Ренет Черненко	Мелба
я. пурпуровая ( <i>M. purpurea</i> )	Суворовец	Ренет россошанский	Оттава
я. сливолистная ( <i>M. prunifolia</i> )	Успенское	Снежинка	Памяти Будаговского
я. Флорентийская ( <i>M. florentina</i> )	Феникс Алтая	я. Саржента ( <i>M. sargentii</i> )	Ренет Карпова

Продолжение таблицы 17

1	2	3	4
я. хубейская ( <i>M. hupehensis</i> )	я. Палласа ( <i>M. pallasiana</i> )		Розовое превосходное
я. цуми ( <i>M. zumi</i> )			Слава Мичуринска
я. ягодная ( <i>M. baccata</i> 1/1)			Спартан
Якутская			Тамбовское
			Уэлси
			Фридом
			Шаропай
			Шафранное

Наибольший урон морозы нанесли генеративным органам сортов Шафранное, Спартан, Оттава, Мелба, Дочь Мелбы, Жигулевское, Ренет Карпова, Розовое превосходное, Мантет, Уэлси, Бархатное. Гибель цветков у этих форм превышала 70%. При этом наряду с летальным повреждением большей части пестиков и завязей зафиксированы серьезные подмерзания лепестков, чашелистиков и тычинок, обладающих значительно большей устойчивостью. Указанные условия привели к существенному снижению урожайности изученных сортов, а завязавшиеся плоды имели низкое качество: недостаточная масса, неправильная форма, наличие опробковевших участков на поверхности. Такой характер повреждений, наносимых поздневесенними заморозками плодовым деревьям, отмечался ранее в ряде исследований (Соловьева, 1967; Кашин, 1999; Ефимова, Сидорова, 2000; Акимов, 2001).

Недостаточно устойчивы были и формы Белорусское малиновое, Восход, Десертное Будаговского, Конфетное, Красуля, Мекинтош, Памяти Будаговского, Слава Мичуринска, Тамбовское, Фридом, Шаропай с повреждением от 50 до 70% генеративных органов. Более устойчивыми показали себя сорта Антоновка обыкновенная, Белорусский синап, Богатырь,

Зимнее золотое, Золотое летнее, Кортланд, Оранжевое, Орловское полосатое, Орловское зимнее, Осеннее полосатое, Ренет Черненко, Ренет росошанский, Снежинка, видовая форма *M. sargentii* – у этих генотипов погибло от 30 до 50% цветков.

Ряд форм вошел в группу относительно устойчивых с повреждением 10-30% цветков – Анис апортовый, Анис поздний, Бабушкино, Витязь, Грушовка новая, Грушовка московская, Память Мичурина, Победа, Присцилла, Синап северный, Слава победителям, Суворовец, Успенское, Феникс Алтай, я. Палласа.

Минимальным количеством поврежденных цветков характеризовались многие видовые формы (я. вишнеплодная (*M. cerasifera*), я. восточная (*M. orientalis*), я. Зибольда (*M. sieboldii*), я. маньчжурская (*M. mandshurica*), я. низкая (*M. pumila*), я. пурпуровая (*M. purpurea*), я. сливолистная (*M. prunifolia*), я. флорентийская (*M. florentina*), я. хубейская (*M. hupehensis*), я. цуми (*M. zumi*), я. ягодная (*M. baccata* 1/1), Якутская (*M. baccata*)), комплексные доноры – потомки яблони ягодной, сорта Алтайское новогоднее, Беркутовское, Заря Алатау, Пепин Черненко.

Как известно, методы полевой оценки исходных форм, отличаясь высокой точностью и надежностью, не позволяют контролировать условия эксперимента и проводить испытания регулярно. В этой связи для более полной характеристики адаптивного потенциала исходных форм и сравнительной оценки различных плодовых культур изучение устойчивости их генеративной сферы проводилось и методом лабораторного промораживания при температурах  $-1,5^{\circ}\text{C}$ ,  $-2,5^{\circ}\text{C}$  и  $-4^{\circ}\text{C}$ .

Промораживание при температуре  $-1,5^{\circ}\text{C}$  не позволило дифференцировать сорта по степени устойчивости. Большая часть изученных генотипов яблони, груши, вишни и сливы выдерживает указанную температуру без существенных повреждений генеративной сферы. Отмечена гибель не более 28,6% цветков и бутонов у сортов груши Августовская роса,

Ника, Памяти Яковлева, вишни Фея, сливы Сестра Зари. Температура  $-2,5^{\circ}\text{C}$  вызвала более серьезные повреждения (таблица 18). Наибольшей устойчивостью из изученных сортов яблони характеризовались Успенское и Антоновка обыкновенная с гибелью в среднем не более 30% генеративных образований.

Таблица 18 – Устойчивость цветков и бутонов исходных форм плодовых культур к весенним заморозкам ( $-2,5^{\circ}\text{C}$ , 2013-2016 гг.)

Сорт, форма	Поврежденных цветков, %	Поврежденных бутонов, %	Общее повреждение генеративных образований, %
1	2	3	4
яблоня			
Успенское	22,8±0,1	28,6±0,1	25,7±0,3
Антоновка обыкновенная	28,6±0,1	30,4±0,1	29,5±0,3
Рождественское	36,7±0,1	25,0±0,6	30,9±0,5
Сочи 80/6	33,3±0,2	30,8±0,6	32,1±0,3
Лигол	44,4±0,2	42,8±0,4	43,6±0,2
Имант	44,4±0,1	42,9±0,1	43,7±0,1
Сочи 26/3	46,7±0,1	53,3±0,5	50,0±0,3
Пинк Перл	52,7±0,1	53,8±0,3	53,3±0,3
Кубаночка	70,6±0,3	37,5±0,3	54,1±0,2
Память есаулу	69,8±0,6	66,7±0,4	68,3±0,5
Лучистое	78,6±0,2	75,0±0,5	76,8±0,2
Топаз	93,8±0,3	82,4±0,3	88,1±0,3
груша			
Северянка краснощекая	42,3±0,2	10,0±0,2	26,2±0,3

Продолжение таблицы 18

1	2	3	4
Ника	27,7±0,1	45,5±0,2	36,6±0,2
Яковлевская	51,8±0,6	37,2±0,2	44,5±0,2
Памяти Яковлева	56,0±0,1	44,0±0,2	50,0±0,2
Августовская роса	64,3±0,2	58,3±0,2	61,3±0,1
Чудесница	85,7±0,4	67,7±0,4	76,7±0,2
<b>вишня</b>			
Вишня магалебская ( <i>C. mahaleb</i> )	11,3±0,2	15,8±0,1	13,6±0,1
Жуковская	51,4±0,5	41,2±0,2	46,3±0,1
Фея	46,4±0,2	46,7±0,2	46,6±0,1
Харитоновская	66,2±0,1	41,7±0,2	54,0±0,1
Роза	67,4±0,2	48,0±0,1	57,7±0,1
Десертная Морозовой	67,3±0,2	52,1±0,2	59,7±0,2
Муза	71,2±0,2	51,0±0,2	61,1±0,2
Память Горшкова	78,1±0,1	47,8±0,3	63,0±0,1
Виктория	74,1±0,1	85,3±0,4	79,7±0,1
Тургеневка	94,0±0,2	91,4±0,3	92,7±0,3
Вечерняя заря	90,7±0,1	95,0±0,2	92,9±0,2
<b>слива</b>			
Светлячок	27,5±0,3	30,2±0,2	28,9±0,2
Заречная ранняя	75,8±0,4	65,2±0,1	70,5±0,3
Сестра зари	81,3±0,3	70,6±0,3	76,0±0,6
Евразия 21	75,4±0,1	77,8±0,3	76,6±0,3
Желтая компотная	88,4±0,2	82,3±0,3	85,4±0,4

Сильнее пострадали при воздействии указанной температуры сорта Рождественское, Сочи 80/6, Лигол, Имант, Сочи 26/3 (30,9-50,0% погибших цветков и бутонов). Еще более вредоносное влияние оказали поздневесенние заморозки на генеративную сферу сортов Пинк Перл, Кубаночка, Память есаулу, Лучистое, Топаз, у которых погибли от 52,7 до 93,8% цветков и от 53,8 до 82,4% бутонов.

Среди изученных сортов груши максимальной устойчивостью отличался сорт Северянка краснощекая, несколько сильнее повреждались цветки и бутоны у сортов Ника, Яковлевская, Памяти Яковлева (не более 50,0%). Низкая устойчивость отмечена у сортов Августовская роса и Чудесница.

Из сортов вишни относительную устойчивость показали генотипы: вишня магалебская, Жуковская, Фея с гибелью не более 51,4% цветков. Для сортов Харитоновская, Роза, Десертная Морозовой, Муза, Память Горшкова, Виктория, Тургеневка, Вечерняя заря понижение температуры до  $-2,5^{\circ}\text{C}$  являлось губительным – гибель цветков составила 66,2-90,7%. Низкая устойчивость цветков и бутонов отмечена и у изученных форм сливы, за исключением сорта Светлячок повреждение цветков у них составило более 75%. Снижение температуры до  $-4^{\circ}\text{C}$  оказалось критическим для большинства изученных генотипов и привела к гибели 67,6-100% бутонов и цветков.

В наших исследованиях, проведенных ранее, не выявлено взаимосвязи между морозостойкостью тканей сортов яблони и устойчивостью цветков к поздневесенним заморозкам (Юшков, Борзых, Земисов, 2015). Отсутствие подобной закономерности отмечалось и в работах Н.В. Ефимовой (1995, 1998). Вместе с тем установлено, что в группу с высокой устойчивостью цветков к весенним заморозкам, как правило, входили формы, выделяющиеся и по общей зимостойкости (Юшков, 2002).

В этой связи для 19 сортов яблони, груши и вишни были рассчитаны коэффициенты корреляции между степенью повреждения тканей и почек и устойчивостью плодовых образований к поздневесенним заморозкам. Учеты

проводились как по каждому из компонентов отдельно, так и по предложенному интегральному показателю зимостойкости (таблица 19), при этом вместо линейного коэффициента корреляции использовался коэффициент ранговых корреляций Спирмена.

Таблица 19 – Матрица ранговых корреляций между устойчивостью тканей и почек исходных форм яблони, груши, вишни и степенью повреждения генеративных органов при моделировании поздневесенних заморозков (2013-2016 гг.)

	Поврежденных цветков, %	Поврежденных бутонов, %	Общее повреждение генеративных образований, %
Поврежденных цветков, %	1		
Поврежденных бутонов, %	0,88*	1	
Общее повреждение генеративных образований, %	0,97*	0,97*	1
Интегральный показатель зимостойкости (евклидово расстояние с идеальным сортом)	0,57**	0,42	0,51**
Повреждение древесины, балл, I компонент	0,14	0,05	0,10
Повреждение почек, балл, I компонент	0,45	0,26	0,36
Повреждение древесины, балл, II компонент	0,14	0,09	0,02
Повреждение почек, балл, II компонент	0,69*	0,44	0,58**
Повреждение камбия, балл, III компонент	0,33	0,23	0,29
Повреждение почек, балл, III компонент	0,74*	0,69*	0,74*
Повреждение древесины, балл, IV компонент	0,48	0,26	0,38
Повреждение почек, балл, IV компонент	0,28	0,26	0,28

\* достоверно при уровне значимости 0,01 (критическое значение критерия ранговой корреляции Спирмена  $r_{0,01} = 0,064$ )

\*\* достоверно при уровне значимости 0,05 (критическое значение критерия ранговой корреляции Спирмена  $r_{0,05} = 0,50$ )

В результате установлено отсутствие статистически подтвержденных взаимосвязей между устойчивостью цветков весной и большинством показателей, характеризующих морозостойкость генотипа зимой. Выявлено наличие относительно тесных корреляционных зависимостей анализируемого признака с повреждением почек по второму и третьему компонентам зимостойкости, что подтверждается достаточно высокими и достоверными коэффициентами корреляции ( $r = 0,58 \dots 0,74$ ). Средней силы взаимосвязь ( $r = 0,57$ ) отмечена и между устойчивостью цветков и общей степенью зимостойкости, определяемой как евклидово расстояние генотипа от идеального сорта.

Установлено, что распустившиеся цветки, как правило, более уязвимы к воздействию поздневесенних заморозков, по сравнению с бутонами. Однако эти признаки тесно связаны между собой, о чем свидетельствует высокое значение коэффициента корреляции между этими признаками ( $r = 0,88$ ).

Для поиска маркерных признаков, связанных с устойчивостью бутонов и цветков к весенним заморозкам было проведено искусственное промораживание побегов с листьями, цветками и бутонами при  $-3^{\circ}\text{C}$ . В результате установлены достоверные различия между генотипами яблони по восприимчивости генеративной сферы к морозу (таблица 20). Максимальной устойчивостью бутонов и цветков характеризовался сорт Синап орловский (с повреждением 25,8%). Меньшей устойчивостью отличались генеративные органы (повреждение 45,4-35,9%) сортов Антоновка обыкновенная, Бреберн, Былина. Более 85% цветков и бутонов при  $-3^{\circ}\text{C}$  погибло у сортов Память есаулу и Гала.

На тех же побегах была проведена оценка степени угнетения фотосинтетической активности под воздействием анализируемого стрессора. Не отмечено статистически достоверных различий по сортам, а также корреляций с повреждениями цветков при изучении величины максимального

квантового выхода фотосистемы II. Значения этого показателя в контрольном и опытном варианте отличались в пределах ошибки (не более 3,0%).

Таблица 20 - Степень повреждения побегов и генеративных органов яблони, относительная скорость электронного транспорта (ETR) после искусственного промораживания (Юшков, Борзых, 2015а)

Сорт	Снижение скорости электронного транспорта в листьях под действием мороза $-3^{\circ}\text{C}$ , %	Повреждение цветков и бутонов при $-3^{\circ}\text{C}$ , %
Гала	41,6 $\pm$ 0,2	100,0 $\pm$ 0,1
Синап орловский	20,4 $\pm$ 0,2	25,8 $\pm$ 0,3
Бреберн	27,2 $\pm$ 0,2	35,9 $\pm$ 0,1
Былина	18,6 $\pm$ 0,1	45,4 $\pm$ 0,3
Память есаулу	42,6 $\pm$ 0,1	85,5 $\pm$ 0,3
Антоновка обыкновенная	19,3 $\pm$ 0,1	39,0 $\pm$ 0,2

Динамика относительной скорости электронного транспорта фотосистемой II (ETR) претерпела более существенные изменения (угнетение на 18,6-42,6 %). Более стабильными значениями этого показателя характеризовались сорта Былина, Антоновка обыкновенная, Синап орловский (снижение на 19,6 и 20,4%, соответственно). У сортов с низкой устойчивостью генеративной сферы Бреберн, Гала, Память есаулу более существенно снижалась и скорость электронного транспорта. Выявлена тесная ( $r = 0,91$ ), статистически достоверная корреляционная связь между устойчивостью генеративных органов и снижением относительной скорости переноса электронов в листьях под влиянием поздневесенних заморозков.

Таким образом, на основании полевых и лабораторных исследований выявлены существенные различия по устойчивости изученных исходных форм плодовых культур к поздневесенним заморозкам. Выявлено наличие относительно тесных корреляционных связей между степенью повреждения

генеративных образований заморозками и повреждением почек по второму и третьему компонентам зимостойкости. Изучено влияние заморозков во время цветения на изменения параметров индукции флуоресценции хлорофилла у ряда форм яблони. Величина изменения относительной скорости электронов по транспортной цепи наиболее коррелировала с повреждением генеративных органов при моделировании заморозков. Это позволяет использовать данные по флуоресценции хлорофилла листьев в качестве маркерного признака при оценке исходного материала на устойчивость цветков к поздневесенним заморозкам.

### **3.3 Наследование зимостойкости гибридным потомством яблони**

В селекционной работе значительный практический интерес при подборе родительских форм представляет характеристика потенциала устойчивости изучаемых генотипов по одному или нескольким компонентам зимостойкости. Однако, по мнению ряда исследователей, для полной оценки потенциала того или иного генотипа этих данных недостаточно, т.к. не всегда более зимостойкие сорта стабильно передают устойчивость потомкам (Савельев, 1986, 1998; Макеева, 1991; Юшков, 2002; Резвякова, 2015). Так, по данным Т.А. Макеевой (1991), сорт Летнее полосатое, обладая зимостойкостью выше, чем у сорта Ивановское, дает в потомстве меньший, по сравнению с Ивановским, выход зимостойких гибридов. Этот факт подтверждает недостаточную точность определения селекционной ценности исходных форм по фенотипу. Относительно низкие значения коэффициента наследуемости данного признака также свидетельствуют о возможном несоответствии фенотипической и генотипической оценок сорта (Седов, 1973; Седов и др., 1989; Макеева, 1991; Савельев, 1998).

Таким образом, наиболее полную и точную характеристику донорских способностей исходных форм и прогноз по выходу зимостойкого потомства в конкретной гибридной семье, возможно получить лишь на базе генетического анализа гибридного потомства с учетом выявленных закономерностей наследования признака зимостойкости.

### **3.3.1 Наследование устойчивости к низким температурам в осенне-зимний период**

Проведенные исследования позволили выявить существенные различия между гибридными генотипами по устойчивости тканей и почек к резкому снижению температуры во время приобретения закалки в зависимости от исходных форм и комбинаций скрещивания. Наибольшей устойчивостью характеризовались кора и камбий – сеянцы в большинстве гибридных комбинаций не имели повреждений этих тканей, максимальный балл их подмерзания не превышал 2,2 балла.

Сильнее пострадали от воздействия низких температур при искусственном промораживании почки, средний балл повреждения которых составил 1,2, максимальный – 5,0. Максимальным выходом устойчивых сеянцев с подмерзанием почек не более 1 балла характеризовались гибридные комбинации, полученные с использованием высокозимостойкого сорта Таежное – производного от *M. baccata*: Таежное х Имант (68,2%), Таежное х Былина (58,1%), Таежное х Кандиль орловский (52,2%) (таблица 21). Однако не всегда зимостойкость потомства полностью определялась устойчивостью родительских форм. Так, в гибридной семье Таежное х Ковровое (обе родительские формы высокозимостойки) доля устойчивых сеянцев с повреждением почек до 1,0 балла была более чем в три раза меньше, чем в семье Таежное х Имант (зимостойкость второго компонента скрещивания

средняя). В остальных гибридных комбинациях выявлено от 11,4 до 50,1% форм с аналогичной устойчивостью. Минимальным выходом сеянцев с подмерзанием почек до 1 балла характеризовались семьи Казачка кубанская х Былина и Скала х Былина. При этом ни в одной из изученных комбинаций не отмечено сеянцев, не имевших подмерзания почек.

Таблица 21 - Степень повреждения почек гибридных форм яблони после промораживания ( $-30^{\circ}\text{C}$ ) в начале зимы (2014-2016 гг.)

♂ \ ♀	Количество устойчивых сеянцев с повреждением почек до 1,0 балла, %		
	Казачка кубанская	Скала	Таежное
Былина	16,0±0,2	11,4±0,4	58,1±0,3
Кандиль орловский	27,6±0,4	25,0±0,6	52,2±0,2
Имант	32,3±0,3	50,1±0,1	68,2±0,3
Ковровое	23,1±0,1	18,5±0,4	20,7±0,2

При промораживании в начале периода зимовки у гибридов в значительной степени повреждалась и древесина. Анализ полученных данных показал, что зимостойкость древесины у гибридов существенно различалась и варьировала в зависимости от генетических особенностей исходных форм (таблица 22).

Как следует из данных, приведенных в таблице 22, наибольшей устойчивостью этой ткани характеризовались потомства гибридных семей, полученных с участием сорта Таежное – Таежное х Ковровое, Таежное х Былина, Таежное х Имант, где получено, соответственно 51,7; 35,5; 31,8% устойчивых генотипов с минимальным повреждением древесины до 0,5 балла.

Таблица 22 - Выход устойчивых сеянцев яблони после промораживания (-30°C) в начале зимы (2014-2016 гг.) и комбинационная способность родительских форм

♂ \ ♀	Выход устойчивых сеянцев с повреждением древесины до 0,5 балла, %			Эффекты ОКС*
	Казачка кубанская	Скала	Таежное	
Былина	12,1	11,4	35,5	0,027
Кандиль орловский	41,4	4,2	13,6	0,048
Имант	16,1	3,3	31,8	-0,096
Ковровое	19,2	0	51,7	0,020
Эффекты ОКС*	-0,052	-0,368	0,420	-

\*различия достоверны при уровне значимости  $p_{0,01}$

Высоким выходом сеянцев с аналогичной устойчивостью характеризовалась и комбинация скрещивания Казачка кубанская x Кандиль орловский (41,4%). Более низкими значениями показателя выхода устойчивых сеянцев (0-4,2%) характеризовались семьи Скала x Ковровое, Скала x Имант, Скала x Кандиль орловский, что не всегда соответствовало зимостойкости исходных форм.

В ряде комбинаций скрещивания (Таежное x Ковровое, Таежное x Былина, Казачка кубанская x Кандиль орловский и др.) отмечен выход от 4,0 до 24,1% гибридов со стабильной устойчивостью, существенно превосходящей по данному признаку исходные формы.

Необходимо отметить, что многолетнее изучение гибридных растений по уровню зимостойкости показало, что несмотря на определенное варьирование подмерзаний по годам наблюдений, однако, как правило, ранжирование гибридных комбинаций по выходу устойчивых генотипов не менялось.

Изучение комбинационной способности исходных форм позволило определить их донорские способности по морозостойкости древесины (таблица 16). Проведенный статистический анализ полученных результатов подтвердил существенность и достоверность различий между изученными семьями при 99-процентной вероятности, т.к. значение  $F_{\text{факт.}}=26,4$  значительно превысило  $F_{\text{теор.0,01}}=1,79$ . Преобладание среднего квадрата общей комбинационной способности, по сравнению со средним квадратом специфической комбинационной способности, говорит о преобладании аддитивных генных взаимодействий и большой ценности исходных форм высокими значениями ОКС. Вместе с этим имеет место и неаддитивное взаимодействие генов, что не исключает вероятности выделения зимостойких по 1 компоненту генотипов в комбинациях скрещивания с высокой СКС.

При сравнении вариантов общей комбинационной способности родительских форм установлено, что значения этого показателя у материнских генотипов (Казачка кубанская, Скала, Таежное) существенно превосходят отцовские (Былина, Кандиль орловский, Имант, Ковровое). Это свидетельствует о том, что в формировании признака морозостойкости древесины в начале зимы влияние материнских форм более выражено, чем отцовских. Из материнских форм наибольшим положительным эффектом ОКС по анализируемому признаку характеризуется сорт Таежное (+0,420). Различия по ОКС среди отцовских родительских форм были минимальны, несколько выделялся по этому показателю сорт Имант (-0,096). Низкие отрицательные эффекты ОКС отмечены у сорта Скала (-0,368).

Относительно высокими положительными значениями СКС характеризовались гибридные семьи Казачка кубанская x Ковровое (+0,325), Скала x Имант (+0,226), Скала x Былина (+0,118). Низкие отрицательные эффекты СКС зафиксированы в гибридных комбинациях Скала x Ковровое, Казачка кубанская x Имант, Казачка кубанская x Былина (-0,342; -0,318; -0,083 соответственно). Отмечено, что в комбинациях скрещивания с низкой

СКС, как правило, наблюдался и минимальный выход устойчивых сеянцев. Указанные выше комбинации характеризовались как низкими значениями эффектов СКС, так и невысоким процентом выхода гибридов с повреждением древесины до 1 балла.

Таким образом, проведенные исследования позволили установить, что в изученных комбинациях скрещивания на формирование признака устойчивости к низким температурам во время приобретения закалки преобладающее влияние оказывали аддитивные генные эффекты, при некотором вкладе неаддитивных взаимодействий генов. В связи с этим большой интерес для селекции представляют родительские формы с высокой ОКС. В потомстве некоторых гибридных семей выщеплялось небольшое количество генотипов с устойчивостью, значительно превосходящую исходные формы, что свидетельствует о перспективности дальнейшей селекции на этот признак.

Использование сорта Таежное в скрещиваниях позволило достигнуть максимального выхода устойчивых генотипов, что дает основания считать его донором устойчивости по I компоненту.

Перспективным представляется и использование в селекции гибридных комбинаций Таежное x Ковровое, Казачка кубанская x Кандиль орловский, Таежное x Былина, Таежное x Имант. Выделены источники этого признака – гибридные сеянцы 23-1, 23-5 (Таежное x Ковровое), 24-44 (Таежное x Былина), 22-3(Таежное x Имант) и др.

### **3.3.2 Наследование максимальной устойчивости к морозам в середине зимовки**

Как уже отмечалось многими исследователями, наследование морозостойкости носит полигенный характер и в потомстве наблюдается непрерывный ряд изменчивости по этому признаку (Watkins, Spangelo, 1970;

Седов, 1973, 2005, 2011; Layne, Quamme, 1975; Ефимова, 1981; Quamme, Stushnoff, 1983; Седов и др., 1989; Савельев, 1998; 2005; Савельев и др., 2002, 2010; Юшков, 2002; 2008; Савельева, 2016). Проведенные исследования подтвердили эти выводы и позволили выявить существенные различия между гибридными сеянцами и комбинациями по устойчивости тканей и почек к критическим температурам в середине зимовки в зависимости от исходных родительских форм. Кора и камбий в закаленном состоянии обладают высокой устойчивостью, у подавляющего большинства изученных сеянцев не было отмечено признаков повреждений указанных тканей. Сильнее от мороза при промораживании в середине зимовки пострадали почки (таблица 23).

Как видно из данных, представленных в таблице 23, максимальным выходом устойчивых сеянцев характеризовался топкросс, полученный с участием высокозимостойкого сорта Таежное (в среднем по изученным комбинациям 17,9%). Относительно высокое количество сеянцев с аналогичной устойчивостью отмечено в потомствах сорта Казачка кубанская (в среднем 11,8%), минимальным выходом таких генотипов отличался топкросс, полученный с участием сорта Скала (в среднем 5,2%).

Таблица 23 – Степень повреждения почек гибридных сеянцев яблони после промораживания (-40°C) в середине зимы (2014-2016гг.)

♀ ♂	Количество устойчивых сеянцев с повреждением до 1,0 балла, %			Среднее по сорту
	Казачка кубанская	Скала	Таежное	
Былина	15,4	0,0	12,1	9,2
Кандиль орловский	13,8	16,7	8,1	12,9
Имант	6,5	0,0	27,3	11,3
Ковровое	11,5	4,0	24,1	13,2
Среднее по сорту	11,8	5,2	17,9	-
НСР <sub>0,05</sub>	0,41			

В гибридных комбинациях Таежное х Имант, Таежное х Ковровое наблюдался наиболее высокий выход растений с незначительными повреждениями почек – 27,3 и 24,1%, соответственно. Относительно много таких сеянцев было и в комбинациях Скала х Кандиль орловский, Казачка кубанская х Былина, Казачка кубанская х Кандиль орловский (1,67; 15,4; 13,8% соответственно). Низким выходом генотипов с высокой устойчивостью почек характеризовались гибридные семьи Скала х Былина, Скала х Имант, Скала х Ковровое, Казачка кубанская х Имант (0-6,5%).

Наиболее уязвимой тканью при воздействии сильных морозов в середине зимовки является древесина. Изученные гибридные сеянцы и комбинации существенно различались по устойчивости древесины в зависимости от родительских форм (таблица 24).

Таблица 24 – Степень повреждения древесины гибридных форм яблони после промораживания ( $-40^{\circ}\text{C}$ ) в середине зимы (2014-2016гг.)

♀ ♂	Казачка кубанская			Скала			Таежное		
	выход (в процентах) сеянцев с повреждением древесины (балл)								
	0-1,0	1,1-2,0	более 2,0	0-1,0	1,1-2,0	более 2,0	0-1,0	1,1-2,0	более 2,0
Былина	11,5	69,2	19,3	0,0	48,1	51,9	3,1	63,6	33,3
Кандиль орловский	17,3	37,9	44,8	12,5	20,8	66,7	8,1	55,9	36,0
Имант	3,2	41,9	54,9	3,3	10,1	86,6	18,2	50,0	31,8
Ковровое	7,7	26,9	65,4	0,0	37,1	62,9	8,0	56,1	35,9
Среднее по сорту	9,9	44,0	46,1	4,0	29,0	67,0	9,4	56,4	34,2

Из данных, представленных в таблице 24, следует, что относительно высоким выходом устойчивых сеянцев с повреждением этой ткани до 1,0 балла характеризовались топкроссы, полученные с использованием в качестве материнских, сортов Таежное и Казачка кубанская (в среднем по изученным комбинациям 9,4 и 9,9%, соответственно). В потомствах сорта Скала таких генотипов было значительно меньше (в среднем 4,0%). Соответствующая закономерность отмечена и при анализе выхода относительно неустойчивых сеянцев с повреждением более 2,0 балла – максимальное их количество наблюдалось в топкроссе с сортом Скала (67,0%), минимальное – в топкроссах с Таёжным и Казачкой кубанской (34,2 и 44,0% соответственно).

По выходу наиболее морозостойких сеянцев выделялись гибридные комбинации Таежное х Имант, Казачка кубанская х Кандиль орловский, Скала х Кандиль орловский (12,5-18,2%). Относительно много устойчивых генотипов отмечено и в комбинации скрещивания Казачка кубанская х Былина (11,5%). Ниже была морозостойкость древесины в гибридных семьях Скала х Былина, Скала х Имант, Скала х Ковровое, Казачка кубанская х Имант, Таежное х Былина, где выщеплялось не более 3,2% генотипов с повреждением древесины до 1,0 балла. В этих комбинациях, как правило, преобладали сеянцы с повреждением древесины более 2,0 балла, а их выход составлял 54,9-86,6%.

Следует отметить, что в некоторых комбинациях скрещивания (Таежное х Имант, Скала х Кандиль орловский, Казачка кубанская х Имант, Скала х Имант) наблюдался выход небольшого количества (3,2-9,1%) генотипов с подмерзанием древесины не более 0,5 баллов и превосходящих по устойчивости родительские формы. Эти данные, свидетельствуют о возможности получения в гибридном потомстве ограниченного числа трансгрессивных сеянцев, согласуются с результатами других исследований (Макеева, 1991; Савельев, 1998; Кичина, 1999; Савельева, 2016).

Зимостойкость родительских форм не всегда была основным фактором, определяющим уровень проявления этого признака у потомства. Так, в семье Таежное х Былина выявлено значительно меньше (3,1%) форм с повреждением до 1 балла, чем в семье Казачка кубанская х Былина (11,5%), несмотря на то, что первая комбинация получена от гибридизации двух высокозимостойких сортов, устойчивость же сорта Казачка кубанская существенно ниже.

В этой связи, для более полной оценки генетического потенциала исходных форм была проведена оценка их общей и специфической комбинационной способности. Значительное превышение  $F_{\text{факт.}}$  над  $F_{\text{теор.}}$  0,01 (4,61 и 1,79, соответственно) свидетельствует о высокой статистической достоверности различий между гибридными комбинациями.

Сравнение вариантов общей и специфической комбинационной способности позволило установить преобладание в изученном наборе исходных форм аддитивного компонента дисперсии и существенность различий по комбинационной способности (таблица 25).

Таблица 25 – Общая и специфическая комбинационная способность сортов яблони по устойчивости древесины к морозам ( $-40^{\circ}\text{C}$ ) в середине зимы (2014-2016гг.)

♀ ♂	Эффекты СКС*			Эффекты ОКС*
	Казачка кубанская	Скала	Таежное	
Былина	0,147	0,069	-0,216	0,140
Кандиль орловский	0,081	0,113	-0,195	0,025
Имант	-0,289	-0,239	0,529	-0,113
Ковровое	0,061	0,057	-0,118	-0,052
-	Эффекты ОКС*			-
	0,003	-0,298	0,295	

\*различия достоверны при уровне значимости  $p_{0,01}$

При этом генные аддитивные взаимодействия в большей степени были выражены по материнским родительским формам. Следовательно, среди изученных родительских генотипов значительную ценность представляют формы с высокими значениями эффекта ОКС. При этом отмечено и неаддитивное взаимодействие генов, что свидетельствует о вероятности выделения ценных генотипов в комбинациях скрещивания с высокими показателями СКС. Как следует из данных таблицы 25, максимальным положительным эффектом ОКС среди материнских родительских форм характеризовался сорт Таежное (+0,295). У сорта Скала значения этого показателя принимали низкие отрицательные значения (-0,298), у Казачки кубанской он был близок к нулю. Среди изученных отцовских форм более перспективны в селекции на максимальную морозостойкость сорта Былина (ОКС +0,140) и Кандиль орловский (ОКС +0,025). Отрицательным был этот показатель у сортов Имант (-0,113) и Ковровое (-0,052).

Максимальным эффектом СКС (+0,529) характеризовалась гибридная семья Таежное x Имант. Относительно высокие значения СКС также отмечены в комбинациях скрещивания Казачка кубанская x Былина, Скала x Кандиль орловский, Казачка кубанская x Кандиль орловский (+0,147; +0,113; +0,081, соответственно).

Менее перспективны в селекции на зимостойкость семьи с низкой отрицательной СКС – Казачка кубанская x Имант, Скала x Имант, Таежное x Былина, Таежное x Кандиль орловский (значения СКС составляли от -0,195 до -0,289). В гибридных семьях Скала x Былина, Казачка кубанская x Ковровое, Скала x Ковровое, Таежное x Ковровое показатели СКС имели промежуточные значения.

Таким образом, установлено, что высокая устойчивость исходных форм по второму компоненту зимостойкости наследуется гибридным потомством, однако не всегда устойчивость потомства полностью детерминирована уровнем проявления этого признака у исходных форм. На формирование

максимальной морозостойкости древесины по II компоненту преобладающее влияние оказывали аддитивные взаимодействия генов. При этом важная роль принадлежит и неаддитивным генным взаимодействиям (доминирование, сверхдоминирование, эпистаз). Наиболее перспективны для селекции в этом случае родительские формы с высокой ОКС – сорта Таежное и Былина. Представляют интерес и конкретные комбинации скрещивания с высокой СКС – Таежное х Имант, Казачка кубанская х Былина, Скала х Кандиль орловский.

Выделены гибридные генотипы с высокой и стабильной максимальной морозостойкостью: 23-19, 23-23 (Таежное х Ковровое), 14-38 (Казачка кубанская х Имант), 22-2, 22-11 (Таежное х Имант) и др.

### **3.3.3 Наследование устойчивости к резким перепадам температур после оттепели**

Способность сорта сохранять закаленное состояние при резких колебаниях температуры является важнейшей составляющей общего признака устойчивости к низким температурам, что особенно актуально в южных регионах России (Дорошенко, 2002; Ненько, Дорошенко, Гасанова, 2012). Однако и в средней полосе России, в связи с участвовавшими оттепелями, высока вероятность повреждения насаждений при резком снижении температуры (Савельев, 1998; Кашин, 2001).

Проведенное изучение зимостойкости по III компоненту гибридных сеянцев яблони позволило выявить достоверные различия между различными комбинациями скрещивания. Однолетние побеги промораживали в конце февраля при температуре  $-29^{\circ}\text{C}$  после моделирования в климатической камере пятидневной оттепели  $+3^{\circ}\text{C}$ . Наиболее уязвимыми к резкому снижению температуры после оттепели тканями являлись кора, камбий и почки. Средний

балл их повреждения составил 2,1 (кора), 2,2 (камбий) и 3,5 (почки) балла. При этом древесина подмерзла существенно меньше – на 0,98 балла в среднем по изученным гибридным семьям. Выявлены существенные различия между комбинациями скрещивания по устойчивости камбия (таблица 26).

Таблица 26 – Степень повреждения камбия гибридных сеянцев яблони после моделирования оттепели и последующего промораживания при  $-29^{\circ}\text{C}$  (2014-2016гг.)

♀ ♂	Количество устойчивых сеянцев с повреждением камбия до 0,5 балла, %			Среднее по сорту
	Казачка кубанская	Скала	Таежное	
Былина	29,6	11,5	51,6	30,9
Кандиль орловский	24,1	26,1	44,0	31,4
Имант	22,6	35,5	8,7	22,3
Ковровое	40,7	3,7	17,2	20,5
среднее по сорту	29,3	19,2	30,4	
НСР <sub>0,05</sub>	0,62			

Из данных, представленных в таблице 26, следует, что наибольшее количество сеянцев с высокой устойчивостью камбия получено с участием сортов Кандиль орловский, Былина, Таежное (31,4; 30,9; 30,4% соответственно). Относительно высокое количество сеянцев с аналогичной устойчивостью отмечено в семьях, где в качестве родительской формы использовался сорт Казачка кубанская (в среднем 29,3%). Низким был выход генотипов с высокой устойчивостью камбия в топкроссе, полученном с участием сорта Скала (в среднем 19,2%).

В гибридных семьях Таежное х Былина, Таежное х Кандиль орловский отмечен максимальный выход растений с незначительными повреждениями камбия – 51,6 и 44,0%, соответственно. В этих же комбинациях наблюдался и высокий выход гибридов без повреждений коры и камбия (32,3; 28,0%

соответственно). Относительно много генотипов с подмерзанием камбия до 0,5 баллов зафиксировано в комбинациях Казачка кубанская х Ковровое, Скала х Имант (40,7 и 35,5% соответственно).

Низким выходом устойчивых сеянцев характеризовались гибридные семьи Скала х Ковровое (3,7%) и Таежное х Имант (8,7%). Следует указать, что в этих комбинациях более 60,9% сеянцев имели серьезные повреждения коры и камбия более 3,0 балла. В наиболее зимостойких по III компоненту комбинациях Таежное х Былина, Таежное х Кандиль орловский таких генотипов было всего 6,5 и 12,0%, соответственно.

Промораживание при  $-29^{\circ}\text{C}$  после оттепели привело к существенному подмерзанию повреждению почек у большинства изученных гибридных генотипов. В гибридных семьях Скала х Ковровое, Скала х Былина, Таежное х Имант более 73,9% сеянцев имели серьезные повреждения почек более 3,0 балла, а у 39,1-88,9% генотипов почки необратимо повреждались на 4-5 баллов.

Установлено, что изученные комбинации скрещивания существенно различались по выходу сеянцев с повреждением почек до 2,0 балла (таблица 27).

Как видно из данных, представленных в таблице 27, наиболее высокой устойчивостью почек при промораживании после оттепели характеризовались потомства сорта Таежное, в которых выход относительно устойчивых генотипов составил в среднем по топкроссу 20,3%. В топкроссе, где в качестве материнской родительской формы использовался сорт Скала выход таких сеянцев был меньше – в среднем 13,2%. Минимальный процент устойчивых по анализируемому показателю гибридов (2,8%) отмечен в топкроссе, полученном с участием сорта Казачка кубанская.

Таблица 27 – Степень повреждения почек гибридных сеянцев яблони после моделирования оттепели и последующего промораживания при  $-29^{\circ}\text{C}$  (2014-2016гг.)

♀ ♂	Количество устойчивых сеянцев с повреждением почек до 2,0 балла, %			Среднее по сорту
	Казачка кубанская	Скала	Таежное	
Былина	3,7	11,6	35,5	16,9
Кандиль орловский	0,0	21,7	32,0	17,9
Имант	0,0	19,4	0,0	6,5
Ковровое	7,4	0,0	13,8	7,1
среднее по сорту	2,8	13,2	20,3	
НСР <sub>0,05</sub>	0,24			

По выходу устойчивых сеянцев выделялись гибридные семьи Таежное х Былина, Таежное х Кандиль орловский (35,5 и 32,0%, соответственно). В комбинациях скрещивания Скала х Кандиль орловский и Скала х Имант также было относительно много устойчивых генотипов с повреждением почек до 2,0 баллов (21,7 и 19,4%, соответственно). Ниже была морозостойкость почек в гибридных семьях Таежное х Ковровое, Скала х Былина, где выделено 13,8-11,6% генотипов с аналогичной устойчивостью почек.

Гибридные семьи Казачка кубанская х Кандиль орловский, Казачка кубанская х Имант, Скала х Ковровое, Таежное х Имант характеризовались низкой устойчивостью почек – в них не отмечено сеянцев с подмерзанием ниже 2,0 балла.

Не всегда зимостойкость гибридов полностью определялась уровнем фенотипического проявления этого признака у родительских форм. Так, в семье Таежное х Имант выявлено значительно меньше (8,7%) генотипов с повреждением камбия до 0,5 балла, чем в семье Казачка кубанская х Имант

(22,6%), несмотря на то, что сорт Таежное существенно превосходит по зимостойкости сорт Казачка кубанская.

В этой связи, для оценки генетического потенциала родительских форм проведена оценка их комбинационной способности по устойчивости почек и камбия. Установлено значительное превышение  $F_{\text{факт.}}$  над  $F_{\text{теор0,01}}$  как для камбия (8,55 и 2,32, соответственно), так и для почек (5,83 и 2,32, соответственно), что свидетельствует о высокой статистической достоверности различий между гибридными комбинациями.

В изученном наборе исходных форм установлены существенные различия по ОКС и СКС и близкие значения вариантов общей и специфической комбинационной способности при незначительном преобладании аддитивного компонента (таблица 28).

Таблица 28 – Общая и специфическая комбинационная способность сортов яблони по устойчивости камбия и почек к морозам ( $-29^{\circ}\text{C}$ ) после оттепели (2014-2016 гг.)

♀ ♂	Эффекты СКС*						Эффекты ОКС*	
	Казачка кубанская		Скала		Таежное		камбий	почки
Былина	камбий	почки	камбий	почки	камбий	почки	камбий	почки
	-0,440	-0,150	-0,328	-0,129	0,768	0,279	-0,026	0,106
Кандиль орловский	-0,569	-0,407	0,233	0,198	0,336	0,209	0,283	0,292
Имант	0,022	-0,018	0,989	0,556	-1,011	-0,538	-0,221	-0,208
Ковровое	0,987	0,575	-0,894	-0,625	-0,093	0,050	-0,035	-0,191
Эффекты ОКС*	0,313	-0,124	-0,831	-0,344	0,518	0,468	-	

\*различия достоверны при уровне значимости  $p_{0,01}$

При этом аддитивное взаимодействие генов было более выражено по материнским родительским формам. Следовательно, среди изученных

родительских генотипов значительную ценность представляют и формы с высокими значениями эффекта ОКС, но высока вероятность выделения ценных генотипов в комбинациях скрещивания с высокими показателями СКС.

Среди материнских сортов высокими положительными эффектами ОКС по устойчивости почек и камбия характеризовался сорт Таежное. Сорт Казачка кубанская имел высокий эффект ОКС для камбия, но отрицательный для почек. Из отцовских форм выделялся по этому показателю сорт Кандиль орловский, у сорта Былина отмечен близкий к нулю показатель ОКС по устойчивости камбия и положительный – по морозостойкости почек.

Низкая комбинационная способность по морозостойкости почек и камбия зафиксирована у сорта Скала среди материнских родительских форм и у Иманта и Коврового – среди отцовских.

Наиболее перспективны в селекции на зимостойкость гибридные комбинации с высокой положительной СКС – Таежное х Былина, Скала х Имант, Казачка кубанская х Ковровое, Скала х Кандиль орловский. Следует отметить, что эффекты СКС по устойчивости почек и камбия по изученным комбинациям скрещивания были близки, высокому значению этого показателя для почек, как правило, соответствовало аналогичное значение для камбия.

Низкими отрицательными эффектами СКС характеризовались гибридные семьи Таежное х Имант, Скала х Ковровое, Казачка кубанская х Кандиль орловский, Казачка кубанская х Былина, Скала х Былина (значения СКС составляли от  $-0,129$  до  $-1,011$ ). В комбинациях скрещивания Казачка кубанская х Имант, Таежное х Ковровое показатели СКС по морозостойкости камбия и почек имели промежуточные значения и были близки к нулю.

Таким образом, установлено, что на формирование признака устойчивости к снижениям температуры после оттепели в изученных гибридных семьях оказывали влияние неаддитивные и аддитивные генные эффекты с небольшим преобладанием последних. Этот факт согласуется с

данными, полученными ранее и свидетельствующими о преимущественном влиянии неаддитивных генных эффектов в детерминации признака устойчивости к низким температурам в период оттепелей в потомстве яблони с недостаточной зимостойкостью и большей выраженности аддитивной вариации в потомствах высокозимостойких форм (Watkins, Spangelo, 1970; Савельев, 1998).

В этой связи представляют особый интерес для селекции как гибридные семьи с высокой общей комбинационной способностью, так и конкретные комбинации скрещивания с высокими эффектами специфической комбинационной способностью. В потомстве некоторых гибридных семей выявлено небольшое количество растений, значительно превосходящих по устойчивости родительские формы.

Положительные результаты получены при использовании в скрещиваниях сортов Таежное и Кандиль орловский, что дает основания считать их донорами устойчивости к снижениям температуры после оттепели. Перспективным также является использование в селекции на морозостойкость по III компоненту гибридных комбинаций Таежное x Былина, Скала x Имант, Казачка кубанская x Ковровое, Скала x Кандиль орловский. Выделены гибридные сеянцы – источники этого признака: 25-10, 25-31 (Таежное x Кандиль орловский), 24-33, 24-41 (Таежное x Былина), 8-32 (Скала x Былина) и др.

#### **3.3.4 Наследование способности восстанавливать устойчивость к низким температурам при повторной закалке после оттепели**

Важнейшим элементом, формирующим общий признак зимостойкости у плодовых растений, является способность восстанавливать закаленное состояние после оттепели и сохранять устойчивость к возвратным морозам.

Достаточной для выживания растений считается наличие устойчивости к температуре  $-35^{\circ}\text{C}$ , т.к. в средней полосе России возвратные морозы не превышают этого значения (Кичина, 1999). В центральных районах выявлена достаточная устойчивость к этому стрессору большого количества сортов яблони, что характеризует его, как менее актуальный, чем второй и третий компоненты зимостойкости (Алексеев, 1983; Савельев, 1998). Однако на юге России этот признак является одним из главных, особенно для косточковых культур (Еремин, Гасанова, 1988; Кичина, 1999).

Искусственное промораживание гибридных сеянцев яблони показало, что у большей части из них (более 84,1%) древесина без существенного подмерзания (менее 2,0 балла) выдерживает снижение температуры до  $-35^{\circ}\text{C}$  после оттепели и стандартной закалки. Для почек значение этого показателя составило 60,3%. Древесина имеет меньшую по сравнению с другими тканями способность закаливаться, в том числе и при повторной закалке; сильно повреждаются в этих условиях и почки (Данилова, 2011). Проведенные исследования позволили выявить существенные различия между различными комбинациями скрещивания по выходу сеянцев способных восстанавливать закалку после оттепели (таблица 29).

Из данных таблицы 29 следует, что различия по среднему выходу устойчивых сеянцев в зависимости от родительской формы были менее выражены, чем по другим компонентам зимостойкости. Максимальное количество устойчивых генотипов среди материнских исходных форм получено в потомствах сорта Таежное (19,4%), среди отцовских – сорта Имант (19,5%). Относительно высокое количество таких сеянцев выявлено в семьях, где в качестве родительской формы использовался сорт Скала (в среднем 15,3%).

Более низкий выход генотипов без повреждений древесины был зафиксирован в гибридных семьях, полученных с участием сортов Ковровое (в среднем 11,8%) и Казачка кубанская (в среднем 11,3%).

Таблица 29 – Степень повреждения древесины гибридных форм яблони после оттепели, повторной закалки и промораживания при  $-35^{\circ}\text{C}$  (2014-2016гг.)

♀ ♂	Количество устойчивых сеянцев без повреждений древесины, %			Среднее по сорту
	Казачка кубанская	Скала	Таежное	
Былина	14,3	7,4	29,0	16,9
Кандиль орловский	6,7	8,1	24,1	13,0
Имант	12,9	41,9	3,8	19,5
Ковровое	11,1	3,7	20,7	11,8
среднее по сорту	11,3	15,3	19,4	
НСР <sub>0,05</sub>	0,7			

Наибольший процент выхода морозостойких по IV компоненту сеянцев отмечен в гибридной комбинации Скала x Имант (41,9%). Относительно много таких генотипов было и в комбинациях скрещивания Таежное x Былина (29,0%), Таежное x Кандиль орловский (24,1%), Таежное x Ковровое (20,7%). Минимальным выходом устойчивых растений характеризовались гибридные семьи Скала x Ковровое (3,7%), Таежное x Имант (3,8%), Казачка кубанская x Кандиль орловский (6,7%).

В комбинациях Таежное x Ковровое и Таежное x Былина выявлено и наибольшее число сеянцев без повреждений почек (13,8 и 9,7%, соответственно). От 3,2 до 8,0% таких генотипов отмечено в гибридных семьях Скала x Кандиль орловский, Казачка кубанская x Ковровое, Скала x Былина, Скала x Имант, Казачка кубанская x Имант. Низкой устойчивостью почек характеризовались комбинации Скала x Ковровое, Казачка кубанская x Былина, Казачка кубанская x Кандиль орловский, где 29,6-32,3% гибридов повреждались более чем на 3,0 балла.

Не всегда зимостойкость исходных форм полностью определяла уровень проявления этого признака у потомства, т.к. в комбинациях, полученных от менее зимостойких родителей, наблюдался больший выход морозоустойчивых гибридов. В этой связи, для оценки генетического потенциала родительских форм проведена оценка их комбинационной способности по устойчивости древесины. Установлено превышение фактического значения критерия Фишера над теоретическим при 99-процентном уровне значимости, что подтверждает достоверность различий между семьями.

Выявлены и существенные различия по общей и специфической комбинационной способности родительских форм и гибридных комбинаций. При анализе вариантов комбинационной способности установлено преобладание неаддитивного компонента дисперсии, при этом аддитивные эффекты также были значительными. Аддитивное взаимодействие генов было более выражено по материнским родительским формам. Данный факт свидетельствует, что среди изученных родительских генотипов высока вероятность выделения ценных генотипов в комбинациях скрещивания с высокими показателями СКС, но заслуживают внимания и сорта с высокими значениями эффекта ОКС (таблица 30).

Как следует из данных, представленных в таблице 30, из материнских родительских форм наибольшим положительным эффектом ОКС по устойчивости древесины характеризуется сорт Таежное (0,113). Низкий отрицательный эффект комбинационной способности зафиксирован у сорта Скала (-0,156). Различия по ОКС среди отцовских родительских форм не были сильно выраженными, можно выделить по этому признаку сорт Былина с положительным значением эффекта (0,080) и Кандиль орловский – с отрицательным (-0,085). Высокие положительные значения СКС по устойчивости древесины к возвратным морозам отмечались у гибридных комбинаций Скала x Имант (0,517), Таежное x Кандиль орловский (0,364), Казачка кубанская x Ковровое (0,145), Таежное x Былина (0,137).

Таблица 30 – Комбинационная способность исходных форм яблони по устойчивости древесины после оттепели, повторной закалки и промораживания при  $-35^{\circ}\text{C}$  (2014-2016гг.)

♂ \ ♀	Эффекты СКС*			Эффекты ОКС*
	Казачка кубанская	Скала	Таежное	
Былина	-0,035	-0,102	0,137	0,080
Кандиль орловский	-0,196	-0,167	0,364	-0,085
Имант	0,086	0,517	-0,603	-0,038
Ковровое	0,145	-0,248	0,103	0,042
-	Эффекты ОКС*			-
	0,044	-0,156	0,113	

\*различия достоверны при уровне значимости  $p_{0,01}$

Низкими отрицательными эффектами комбинационной способности характеризовались комбинации Таежное x Имант (-0,603), Скала x Ковровое (-0,248), Казачка кубанская x Кандиль орловский(-0,196), Скала x Кандиль орловский (-0,167), что позволяет рассматривать их как менее перспективные в селекции на анализируемый признак. Следует отметить, что в комбинациях скрещивания с высокой СКС, как правило, наблюдалось и наибольшее количество устойчивых сеянцев без повреждений древесины.

Таким образом, установлено, что высокий уровень устойчивости по IV компоненту наследуется гибридным потомством, однако не всегда зимостойкость у потомства полностью определяется уровнем фенотипического проявления этого признака у исходных форм. На формирование зимостойкости древесины по IV компоненту оказывали влияние как аддитивные, так и неаддитивные генные взаимодействия, при преобладании последних. Это свидетельствует о ценности конкретных комбинаций скрещивания с высокой СКС. Выделены перспективные в

селекции на устойчивость к возвратным морозам комбинации скрещивания Таежное х Ковровое, Скала х Имант, Таежное х Былина, где наблюдался максимальный выход сеянцев без повреждений тканей коры, камбия, древесины и почек.

Сорт Таежное, обладающий высокими значениями ОКС, может использоваться в качестве донора морозостойкости по IV компоненту. Для селекционного использования перспективны выделенные гибридные сеянцы с высокой и стабильной устойчивостью к возвратным морозам 12-13 (Казачка кубанская х Ковровое), 24-7, 24-36 (Таежное х Былина), 8-32 (Скала х Былина) и др.

### **3.3.5 Наследование устойчивости по комплексу компонентов зимостойкости**

Наибольший интерес для селекционного использования представляют гибридные сеянцы, сочетающие в своем генотипе на высоком уровне устойчивость всех тканей и почек по всем компонентам зимостойкости. Однако, как уже отмечалось, при изучении гибридного фонда общая оценка и ранжирование генотипов по общей степени устойчивости связана с некоторыми трудностями из-за необходимости учета большого количества данных. По каждому из компонентов зимостойкости изученные формы, как правило, оцениваются по пяти показателям (степень повреждения коры, камбия, древесины, сердцевины и почек). Таким образом, в результате оценки по четырем компонентам каждый гибридный сеянец характеризует массив данных, состоящий из 20 переменных, что существенно усложняет распределение их по общей степени устойчивости.

Из литературных данных известно, что общий признак «зимостойкость» включает в себя комплекс четырех компонентов, каждый из которых не может быть заменен другим (Brierly, 1947; Stushnoff, 1972; Тюрина, Гоголева, 1978).

Следовательно, наличие у генотипа высокой морозостойкости по одному из компонентов не гарантирует такого же ее уровня по другим. В наших исследованиях при оценке коррелятивных взаимосвязей между степенью повреждения тканей и почек по различным компонентам отмечена аналогичная закономерность (таблица 31).

Таблица 31 – Матрица ранговых корреляций между степенью повреждения тканей и почек гибридных форм яблони по четырем компонентам зимостойкости (2014-2016 гг.)

	Древесина I компонент	Почки I Компонент	Древесина II компонент	Почки II Компонент	Камбий III Компонент	Почки III Компонент	Древесина IV Компонент
Древесина I компонент <sup>1</sup>	1						
Почки I компонент <sup>1</sup>	0,51*	1					
Древесина II компонент <sup>2</sup>	0,27*	0,14*	1				
Почки II компонент <sup>2</sup>	0,16*	0,10**	0,58*	1			
Камбий III компонент <sup>3</sup>	0,19*	0,10**	0,06	0,00	1		
Почки III компонент <sup>3</sup>	0,22*	0,12**	0,13*	0,04	0,85*	1	
древесина IV компонент <sup>4</sup>	0,33*	0,24*	0,20*	0,17*	0,17*	0,18*	1
почки IV компонент <sup>4</sup>	0,25*	0,25*	0,07	0,05	0,10**	0,12**	0,62*

<sup>1</sup> степень повреждения после проморозки в начале зимы (-30°C), балл

<sup>2</sup> степень повреждения после проморозки в середине зимы (-40°C), балл

<sup>3</sup> степень повреждения после оттепели и последующей проморозки (-29°C), балл

<sup>4</sup> степень повреждения после оттепели, закалки и последующей проморозки (-35°C), балл

\* достоверно при уровне значимости 0,01 (критическое значение критерия ранговой корреляции Спирмена  $r_{0,01} = 0,129$ )

\*\* достоверно при уровне значимости 0,05 (критическое значение критерия ранговой корреляции Спирмена  $r_{0,05} = 0,08$ )

Как следует из данных таблицы 31, между степенью повреждения наиболее уязвимых тканей по различным компонентам зимостойкости выявлена очень низкая корреляционная зависимость, подтвержденная с высокой степенью достоверности. Относительно высокие коэффициенты ранговой корреляции отмечены между уровнем повреждения тканей и почек лишь в пределах одного компонента.

Как отмечает В.Е. Перфильев с сотрудниками (1980) для количественной оценки различий между генотипами по комплексу биологических или хозяйственных признаков может быть использован обобщенный показатель расстояния Махаланобиса (критерий Махаланобиса) или более простой для расчета показатель – расстояние между двумя точками  $p$ -мерного ( $p$  – число признаков) евклидова пространства. Эта величина достаточно точно отражает степень сходства между сортами, особенно когда взятые признаки слабо коррелируют между собой. В этой связи был рассчитан обобщенный показатель евклидова расстояния между изучавшимися гибридными сеянцами, контрольным сортом Антоновка обыкновенная и моделью идеального сорта. Так как данные оценки повреждений согласно методике выражаются в баллах, они преобразовывались по формуле:  $X_1 = \sqrt{1+X}$  для перевода из порядковой в количественную шкалу (Тюрина, Гоголева, 1978). Для каждой переменной в связи с физиологической неравноценностью тканей был введен нормированный вектор весов (для коры – 0,12, для камбия – 0,36, для древесины – 0,16, для сердцевины – 0,04, почек – 0,32) (Бутенко и др., 2008, 2010).

Степень отклонения уровня зимостойкости у образца от значения его у модели определяли методом расчета квадрата евклидова расстояния. Минимальное значение этого показателя свидетельствовало о низких различиях между генотипом и идеальным сортом и, следовательно, высокой общей зимостойкости. В результате для каждого гибридного сеянца был получен единый критерий, характеризующий степень его близости по четырем

компонентам зимостойкости (с учетом повреждения тканей коры, камбия, древесины, сердцевины и почек) к идеальному или контрольному сорту (таблица 32).

Таблица 32 – Выход гибридных генотипов яблони с зимостойкостью по четырем компонентам не ниже сорта Антоновка обыкновенная, на основе расположения их в евклидовом пространстве (2014-2016 гг.)

♀ ♂	Количество сеянцев с устойчивостью по четырем компонентам зимостойкости не ниже Антоновки обыкновенной, %			Среднее по сорту
	Казачка кубанская	Скала	Таежное	
Былина	18,50	7,40	38,70	21,50
Кандиль орловский	3,40	17,40	36,0	18,90
Имант	12,90	13,30	13,0	13,10
Ковровое	25,90	0,00	20,80	15,50
среднее по сорту	15,20	9,50	27,10	
НСР <sub>0,05</sub>	0,54			

Из данных таблицы 32 следует, что наиболее зимостойкое потомство было получено от использования в качестве материнской исходной формы сорта Таежное (27,1%). Среди отцовских форм наиболее перспективными в селекции на зимостойкость являются сорта Былина и Кандиль орловский – в их потомствах выщеплялось в среднем 21,5 и 18,9, соответственно, сеянцев с устойчивостью на уровне Антоновки обыкновенной. Более низким был выход морозостойких генотипов в гибридных семьях, полученных с участием сортов Ковровое (в среднем 15,5%), Казачка кубанская (в среднем 15,2%), Имант (в среднем 13,1%), Скала (в среднем 9,5%).

Максимальным выходом морозостойких по четырем компонентам сеянцев характеризовались гибридные комбинации Таежное х Былина (38,7%), Таежное х Кандиль орловский (36,0%). Относительно много таких

растений отмечено и в комбинациях скрещивания Казачка кубанская х Ковровое (25,9%), Таежное х Ковровое (20,8%). Низким был выход устойчивых генотипов в гибридных семьях Скала х Былина (7,4%), Казачка кубанская х Кандиль орловский (3,4%). В комбинации Скала х Ковровое все изученные сеянцы имели устойчивость ниже Антоновки обыкновенной.

Не всегда зимостойкость потомства определялась уровнем проявления этого признака у исходных форм. Так, в комбинациях, полученных от более зимостойкого сорта Скала, отмечен меньший выход морозостойчивых генотипов, чем в потомствах сорта южной зоны Казачка кубанская. В связи с этим, для оценки генетического потенциала родительских форм проведена оценка их комбинационной способности по четырем компонентам зимостойкости, на основе расположения их в евклидовом пространстве. Установлено превышение фактического значения критерия Фишера над теоретическим при 99-процентном уровне значимости (12,38 и 2,04, соответственно), что подтверждает достоверность различий между гибридными комбинациями.

Выявлены и существенные различия по ОКС материнских форм и СКС гибридных комбинаций. Различия отцовских форм по ОКС были статистически недостоверными. Анализ вариантов комбинационной способности позволил установить преобладание аддитивного компонента дисперсии, при этом неаддитивные эффекты также вносят существенный вклад в формирование признака морозостойкости. Данный факт свидетельствует, что среди изученных материнских родительских генотипов заслуживают внимания сорта с высокими значениями эффекта ОКС, а также конкретные гибридные семьи с высокими эффектами СКС (таблица 33).

Таблица 33 – Комбинационная способность исходных форм яблони по комплексу компонентов зимостойкости (2014-2016 гг.)

♀ ♂	Эффекты СКС*			Эффекты ОКС*
	Казачка кубанская	Скала	Таежное	
Былина	-0,055	-0,008	0,064	-0,002
Кандиль орловский	-0,083	0,061	0,023	0,027
Имант	0,002	0,074	-0,076	-0,006
Ковровое	0,137	-0,126	-0,011	-0,018
-	Эффекты ОКС*			-
	0,001	-0,100	0,099	

\*различия достоверны при уровне значимости  $p_{0,01}$

Как следует из данных, представленных в таблице 33, наибольшим положительным эффектом ОКС среди материнских родительских форм отличался сорт Таежное (0,099). Низкий отрицательный эффект комбинационной способности отмечен у сорта Скала (-0,100). Значения эффектов ОКС среди отцовских родительских форм были близки к нулю и существенно не различались.

Относительно высокие положительные значения СКС по общей морозоустойчивости выявлены в комбинациях скрещивания Казачка кубанская x Ковровое (0,137), Скала x Имант (0,074), Таежное x Былина (0,064). Низкими отрицательными эффектами комбинационной способности характеризовались комбинации Скала x Ковровое (-0,126), Казачка кубанская x Кандиль орловский (-0,083), Таежное x Имант (-0,076), что свидетельствует о их меньшей перспективности в селекции на зимостойкость.

При определении селекционной ценности исходных форм или гибридных семей представляет определенный интерес вопрос, как соотносятся оценки комбинационной способности для конкретного объекта при

наследовании устойчивости по отдельным компонентам. Проведенный корреляционный анализ позволил установить существующие связи между этими признаками (таблица 34).

Таблица 34 - Матрица корреляций между эффектами специфической комбинационной способности тканей исходных форм яблони по четырем компонентам зимостойкости и их комплексу (2014-2016 гг.)

	СКС древесина I компонент	СКС древесина II компонент	СКС камбий III компонент	СКС древесина IV компонент
СКС древесина I компонент	1			
СКС древесина II компонент	-0,22	1		
СКС камбий III компонент	0,44	0,64*	1	
СКС древесина IV компонент	0,18	0,85*	0,82*	1
СКС комплекс компонентов	0,55	0,43	0,94*	0,64*

\*достоверно при уровне значимости 0,05 (критическое значение критерия корреляции Пирсона  $r_{0,05} = 0,58^*$ )

Выявлена тесная и статистически достоверная взаимосвязь между селекционной ценностью гибридной семьи, определяемой эффектами СКС, по II и IV, III и IV компонентам зимостойкости. Между СКС по II и III компонентам связь также была достоверной, однако, менее тесной ( $r=0,64$ ).

Достоверная связь существует и между эффектом специфической комбинационной способности, рассчитанным по комплексу компонентов, и этим показателем, определенным для III и IV компонентов зимостойкости. Аналогичные коэффициенты корреляции для I и II компонентов были несколько ниже – 0,55 и 0,43, соответственно, а их достоверность статистически не подтверждалась.

Таким образом, использование метода кластерного анализа (оценки показателя расстояния между точками евклидова пространства) позволило выявить степень сходства и различия между изученными генотипами по комплексу компонентов зимостойкости и ранжировать их по указанному признаку. Данная методика может применяться в селекционной практике для упрощения работ при оценке исходных форм и гибридного фонда по общей зимостойкости.

В результате анализа полученных данных по наследованию морозоустойчивости гибридными сеянцами яблони установлено, что высокий уровень зимостойкости исходных форм, наследуется потомством, однако не всегда зимостойкость потомства полностью определяется уровнем фенотипического проявления этого признака у исходных форм. На формирование зимостойкости оказывают влияние как неаддитивные, так и аддитивные генные взаимодействия, при некотором преобладании первых. Особенно выражен неаддитивный компонент дисперсии при наследовании устойчивости древесины к возвратным морозам, а также – камбия и почек после оттепели. Это свидетельствует о ценности исходных форм с высокой ОКС и конкретных комбинаций скрещивания с высокой СКС. Выделены перспективные в селекции на зимостойкость комбинации скрещивания Таежное х Былина, Таежное х Кандиль орловский, Казачка кубанская х Ковровое, Таежное х Ковровое, где наблюдался максимальный выход сеянцев устойчивых по комплексу компонентов.

Сорт Таежное, обладающий высокими значениями ОКС, может использоваться в качестве донора устойчивости по четырем компонентам зимостойкости. Для селекционного использования перспективны выделенные гибридные сеянцы, имеющие минимальные различия с моделью идеального по зимостойкости сорта в евклидовом пространстве 12-13 (Казачка кубанская х Ковровое), 24-16, 24-33, 24-36, 24-59 (Таежное х Былина), 23-50 (Таежное х Ковровое) и др.

## **4 ОЦЕНКА ИСХОДНЫХ ФОРМ И ГИБРИДНЫХ СЕЯНЦЕВ ПО ФИЗИОЛОГИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИМ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ**

### **4.1 Засухоустойчивость исходных форм**

Один из наиболее вредоносных стрессоров, не позволяющий полностью реализовать продукционный потенциал плодовых растений и лимитирующий их распространение – недостаточная водообеспеченность. По оценкам специалистов Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК), изменение климата будет усугублять существующие нагрузки на водные ресурсы в результате роста численности населения, экономических изменений. Эксперты, в частности, отмечают, что в центральной восточной Европе проекции летних осадков показывают их уменьшение, что приведет к усилению водного стресса (Доклад МГЭИК, 2008). К аналогичным выводам пришли и представители комиссии ООН – они ожидают, что в ближайшее время почти все страны региона Европейской экономической комиссии ООН и за его пределами испытают негативные воздействия от возросшей частоты и интенсивности наводнений и засух, усиления дефицита воды (ЕЭК ООН, 2009). В этой связи сохраняет свою актуальность проблема оптимизации водного режима и повышения засухоустойчивости садовых агроценозов, в том числе и путем создания более адаптивных к обезвоживанию сортов.

#### 4.1.1 Оценка засухоустойчивости исходных форм в естественных условиях

За время проведения исследований в полевых условиях наиболее четко дифференцировать сорта по устойчивости удалось во время засухи лета 2010 года, крайне неблагоприятно отразившейся на растениях. Комплексное воздействие недостатка почвенной влаги, воздушной засухи и гипертермии привели к существенному снижению урожая или его отсутствию у большинства сортов яблони и груши, повреждению листового аппарата, перезреванию, массовом осыпании плодов, появлению на них солнечных ожогов (рисунки 14, 15).



Рисунок 14 - Повреждение плодов сорта Жигулевское в условиях засухи (август 2010 года)



Рисунок 15 - Повреждение листового аппарата сорта Лобо в условиях засухи  
(август 2010 года)

В результате глазомерной оценки, включающей определение состояния фотосинтезирующего аппарата, степени повреждения и осыпания плодов, снижения продуктивности, угнетения ростовых процессов выявлены различия между изученными генотипами яблони по полевой засухоустойчивости (таблица 35).

Таблица 35 – Полевая засухоустойчивость сортов яблони (2010 год)

Общее состояние растений, балл		
неустойчивые менее 3,0	среднеустойчивые 3,1-4,0	устойчивые 4,1-5,0
1	2	3
Антоновка новая	элитная форма 25-10	Барвинок
Антоновка обыкновенная	Аленушкино	Благовест
Бельфлер-китайка	Бреберн	Богатырь
Жигулевское	Веняминовское	Былина
Звездочка	Вишневое	Вымпел

Продолжение таблицы 35

1	2	3
Курнаковское	Делишес Марии	Гала
Мелба	Делишес спур	Гренни Смит
Ренет Черненко	Дин Арт	Имант
Тамбовское	Зарница	Казачка кубанская
Юбиляр	Зеленый май	Кандиль орловский
	Карповское	Мартовское
	Летнее алое	Память есаулу
	Лобо	Рождественское
	Мечта	Серебряное копытце
	Оранжевое	Скала
	Пасхальное	Старт
	Пепин шафранный	Таежное
	Первинка	Успенское
	Свежесть	Якутская
	Синап орловский	
	Слава победителям	
	Строевское	
	Флагман	
	Фрегат	

Как следует из данных, представленных в таблице 35, максимальной засухоустойчивостью из крупноплодных сортов средней зоны садоводства характеризуются Успенское, Богатырь, Вымпел, Скала, Былина, Кандиль орловский, Благовест, Мартовское, Рождественское, Старт. У этих сортов отмечена и наибольшая урожайность, которая составила 2-8 т/га. В эту же группу вошли сорта южной зоны и интродуцированные: Барвинок, Гала, Гренни Смит, Имант, Казачка кубанская, Память есаулу, однако урожай у этих

форм, как правило, отсутствовал, что связано, вероятно, с повреждением генеративных почек в суровую зиму 2009/2010 года. Аналогичный уровень устойчивости зафиксирован и у мелкоплодных форм Серебряное копытце, Таежное, Якутская. Сильнее пострадали от засухи сорта и формы Аленушкино, Дин Арт, Бреберн, Веняминовское, Вишневое, Делишес Марии, Делишес спур, Зарница, Зеленый май, Карповское, Летнее алое, Лобо, Мечта, Оранжевое, Пасхальное, Пепин шафранный, Первинка, Свежесть, Синап орловский, Слава победителям, Строевское, Флагман, Фрегат, элитная форма 25-10. Урожайность указанных форм не превышала 2 т/га, наблюдалось угнетение роста, умеренное повреждение листового аппарата. Деревья сортов Антоновка новая, Антоновка обыкновенная, Бельфлер-китайка, Жигулевское, Звездочка, Курнаковское, Мелба, Ренет Черненко, Тамбовское, Юбиляр находились в наиболее угнетенном состоянии, отмечено сильное повреждение листового аппарата, замедление ростовых процессов, повреждение и осыпание плодов, приведшее к полной потере кондиционного урожая.

#### **4.1.2 Оценка жаро- и засухоустойчивости исходных форм в лабораторных условиях по компонентам водного режима листьев**

Несмотря на неоспоримые преимущества изучения засухоустойчивости в полевых условиях, запланировать и провести оценку устойчивости исходных форм и гибридных сеянцев в необходимые сроки не представляется возможным, т.к. степень стрессорности конкретного вегетационного периода носит случайный характер. В этой связи важное значение приобретает подбор объективных критериев и методических подходов диагностики состояния растений в лабораторных условиях.

Во многих исследованиях, посвященных оценке засухоустойчивости плодовых растений лабораторными методами, в качестве наиболее

информативных показателей рассматриваются характеристики водного статуса листа – водоудерживающая способность и степень восстановления оводненности (Кушниренко, 1968, 1975; Еремеев, 1976; Кушниренко и др., 1976; Удовенко, Гончарова, 1982; Леонченко, 1994; Гончарова, 2005; Ленченко и др., 2007; Еремин и др., 2008, Савельев и др., 2010).

В результате проведенных исследований установлено, что при моделировании засухи листья изученных сортов и форм теряли в течение двух часов от 5,6 до 23,8 % воды (таблица 36).

Таблица 36 - Группировка исходных форм яблони по водоудерживающей способности листьев при моделировании засухи, 2 часа, +22°C

Потеря воды при моделировании засухи, %			
5,0-9,0	9,1-12,0	12,1-15,0	более 15,1
1	2	3	4
Богатырь	Дин Арт	Квинти	Китайка анисовая
яблоня Саржента ( <i>M. sargentii</i> )	Гренни Смит	Таежное	Яхонтовое
яблоня робуста ( <i>M. robusta</i> )	Пивденне	яблоня ринго ( <i>M. ringo</i> )	Рождественское
комплексный донор 20-88	Солнце Кубани	Жигулевское	Бреберн
Спартан	яблоня низкая ( <i>M. pumila</i> )	Зарница	Комсомолец
Гала	яблоня замечательная ( <i>M. spectabilis</i> )	Аленушкино	Пурпуровое ЦГЛ
Уральское наливное	Китайка золотая ранняя	Фрегат	Память Сикоры
Коваленковское	яблоня восточная ( <i>M. orientalis</i> )	яблоня вишнеплодная ( <i>M. cerasifera</i> )	Пасхальное
Былина	яблоня обильноцветущая ( <i>M. floribunda</i> )	комплексный донор 32-27	Мартовское

Продолжение таблицы 36

1	2	3	4
	Делишес Марии	Звездочка	колонна 3 - 19
	Вадимовка	Барвинок	Серебряное копытце
	Делишес спур	Персиковое	Синап орловский
	элитная форма 17-20	Имант	Кубань спур
	Флагман	Кандиль орловский	
	Керр	Старт	
	Бельфлер-рекорд	Мелба	
	Память есаулу	Антоновка обыкновенная	

Максимальной водоудерживающей способностью отличались сорта Богатырь, Спартан, Гала, Уральское наливное, Коваленковское, Былина. Мало воды теряли видовые формы: я. Саржента, я. робуста, 20-88 (межвидовой гибрид яблони Зибольда с домашней яблоней). Относительно близки к этой группе были и формы, листья которых теряли от 9,1 до 12,0% влаги – Дин Арт, Гренни Смит, Пивденне, Солнце Кубани, Китайка золотая ранняя, Делишес Марии, Вадимовка, Делишес спур, Флагман, Керр, Бельфлер-рекорд, Память есаулу, я. восточная, я. обильноцветущая, я. низкая, я. замечательная. Водопотеря листьев у форм Квинти, Таежное, Жигулевское, Зарница, Аленушкино, Фрегат, Звездочка, Барвинок, Персиковое, Имант, Кандиль орловский, Старт, Мелба, Антоновка обыкновенная, я. ринго, я. вишнеплодная была более существенной (12,1-14,2%). Значительная потеря воды (более 15,1%) отмечена у сортов и форм Китайка анисовая, Яхонтовое, Рождественское, Бреберн, Комсомолец, Пурпуровое ЦГЛ, Память Сикоры, Пасхальное, Мартовское, колонна 3-19, Серебряное копытце, Синап орловский, Кубань спур.

Высокой степенью восстановления оводненности характеризовались сорта и формы Спартан, Вадимовка, Рождественское, Бельфлер-рекорд, Пивденне, Память Сикоры, Серебряное копытце, Имант, Кандиль орловский, Былина, Богатырь, Антоновка обыкновенная, Пасхальное, Пурпуровое ЦГЛ, Солнце Кубани, Китайка золотая ранняя, Кубань спур, Керр, Память есаулу, Таежное, Уральское наливное, Флагман, яблоня Саржента, яблоня обильноцветущая, яблоня замечательная и др., которые восстанавливали всю воду, потерянную при выветривании. Более низкая способность к восстановлению оводненности при последующем насыщении отмечена у форм Делишес Марии, Барвинок, Мартовское, Коваленковское, Гренни Смит, Дин Арт, Звездочка, Синап орловский, Делишес спур, колонна 3-19, Аленушкино. Листья этих генотипов восстанавливали от 80 до 100% потерянной воды.

Ниже была степень восстановления оводненности у сортов Фрегат, Китайка анисовая, Яхонтовое, Бреберн, Персиковое, Зарница, Комсомолец, Старт, Квинти, Гала, Жигулевское, Мелба и видовых форм – яблоня вишнеплодная, яблоня ринго, яблоня восточная, яблоня робуста.

Оводненность листьев на фоне естественной засухи также является важной характеристикой водного режима сортов. Изучение содержания воды позволило выявить существенные различия между изученными генотипами по этому показателю (таблица 37).

Таблица 37 – Группировка генотипов яблони по степени оводненности тканей на фоне естественных условий

Степень оводненности тканей, %			
более 59,0	58,0-58,9	56,0-57,9	52,0-55,9
1	2	3	4
Коваленковское	Барвинок	Спартан	Жигулевское
Вадимовка	Богатырь	Китайка анисовая	Синап орловский

Продолжение таблицы 37

1	2	3	4
Пивденне	Китайка золотая ранняя	Рождественское	Мелба
Я. ринго ( <i>M.ringo</i> )	Таежное	Бреберн	Я. замечательная ( <i>M. spectabilis</i> )
Память есаулу	Имант	элитная форма 17-20	колонна 3 - 19
Я. вишнеплодная ( <i>M.cerasifera</i> )	Бельфлер-рекорд	комплексный донор 20-88	Пурпуровое ЦГЛ
Солнце Кубани	Дин Арт	Гала	Мартовское
Память Сикоры	Персиковое	Кандиль орловский	Аленушкино
Уральское наливное	Звездочка	Я. восточная ( <i>M. orientalis</i> )	Старт
Былина	Я. низкая ( <i>M.pumila</i> )	Я. обильноцветущая ( <i>M. floribunda</i> )	Я. робуста ( <i>M.robusta</i> )
Фрегат	Гренни Смит	Антоновка обыкновенная	Керр
Кубань спур		Квинти	Комсомолец
	Зарница	Пасхальное	Я. Саржента ( <i>M. sargentii</i> )
		Яхонтовое	комплексный донор 32-27
		Делишес спур	Флагман
		Делишес Марии	Жигулевское

Максимальная оводненность тканей листьев на фоне естественной засухи (более 59,0 %) зафиксирована у сортов Коваленковское, Вадимовка, Пивденне, Память есаулу, Солнце Кубани, Память Сикоры, Былина, Фрегат, Кубань спур, Уральское наливное, я. ринго, я. вишнеплодная. Относительно высокими значениями этого показателя

(58,0-58,9%) характеризовались и Барвинок, Богатырь, Китайка золотая ранняя, Таежное, Имант, Бельфлер-рекорд, Дин Арт, Персиковое, Звездочка, Гренни Смит, Зарница, я. низкая.

Промежуточные значения (56,0-57,9%) принимал показатель содержания воды в тканях у сортов и форм Спартан, Китайка анисовая, Рождественское, Бреберн, 17-20, 20-88, я. восточная, я. обильноцветущая, Гала, Кандиль орловский, Антоновка обыкновенная, Квинти, Пасхальное, Яхонтовое, Делишес спур, Делишес Марии. Минимальным содержанием воды (52,0-55,9%) характеризовались генотипы Жигулевское, Синап орловский, Пурпуровое ЦГЛ, Мартовское, Аленушкино, Старт, Мелба, колонна 3-19.

При моделировании теплового шока выявлены существенные различия изученных видов, форм и сортов по устойчивости к перегреву (таблица 38).

Максимальной устойчивостью к гипертермии обладали сорта Имант и Делишес спур – потеря воды составляла 5,5%. В группу устойчивых вошли также формы Барвинок, Богатырь, Былина, Гала, Гренни Смит, Дин Арт, Зарница, Квинти, Китайка анисовая, Коваленковское, Кубань спур, Мелба, Память есаулу, Персиковое, Пивденне, Солнце Кубани, Спартан, Уральское наливное, я. обильноцветущая, 20-88, которые потеряли не более 9,0% воды.

Таблица 38 – Группировка исходных форм яблони по водоудерживающей способности листьев при моделировании теплового шока, 0,5 часа, +50°С

Потеря воды при моделировании теплового шока,%			
5,0-9,0	9,1-12,0	12,1-15,0	более 15,1
1	2	3	4
Имант	яблоня вишнеплодная ( <i>M.cerasifera</i> )	яблоня низкая ( <i>M.pumila</i> )	яблоня ринго ( <i>M.ringo</i> )
Делишес спур	Старт	Синап орловский	яблоня замечательная ( <i>M. spectabilis</i> )
Персиковое	Аленушкино	Серебряное копытце	Пурпуровое ЦГЛ
Коваленковское	Таежное	Кандиль орловский	Пасхальное
Спартан	яблоня Саржента ( <i>M. sargentii</i> )	Комсомолец	Бреберн
Кубань спур	Я.восточная ( <i>M. orientalis</i> )	колонна 3 - 19	Китайка золотая ранняя
Дин Арт	Я. робуста ( <i>M.robusta</i> )	Фрегат	Жигулевское
Солнце Кубани	Мартовское	Вадимовка	Рождественское
Барвинок	Бельфлер-рекорд	Делишес Марии	Керр
Гренни Смит	Флагман	Яхонтовое	
Китайка анисовая	элитная форма 17-20		
Квинти	комплексный донор 32-27		
комплексный донор 20-88	Звездочка		
Зарница	Память Сикоры		

Продолжение таблицы 38

1	2	3	4
Былина	Антоновка обыкновенная		
Я. обильноцветущая ( <i>M. floribunda</i> )			
Богатырь			
Мелба			
Гала			
Пивденне			
Уральское наливное			
Память есаулу			

Несколько меньше (потеря воды 9,1-12,0 %) при оценке жаростойкости была водоудерживающая способность у форм Аленушкино, Антоновка обыкновенная, Бельфлер-рекорд, Звездочка, Мартовское, Память Сикоры, Старт, Таежное, Флагман, я. вишнеплодная, я. восточная, я. робуста, я. Саржента и др.

Сорта и формы Бреберн, Вадимовка, Делишес Марии, Жигулевское, Кандиль орловский, Керр, Китайка золотая ранняя, Комсомолец, Пасхальное, Пурпуровое ЦГЛ, Рождественское, Серебряное копытце, Синап орловский, Фрегат, Яхонтовое, я. низкая, я. ринго, я. замечательная, 3-19 были более чувствительны к перегреву – потеря воды превышала 12,0%.

Высокую способность восстанавливать потерянную после теплового шока воду сохраняли сорта и формы Аленушкино, Антоновка обыкновенная, Богатырь, Вадимовка, Гала, Гренни Смит, Делишес Марии, Дин Арт, Кандиль орловский, Кубань спур, Мартовское, Память есаула, Память Сикоры, Пасхальное, Персиковое, Серебряное копытце,

Солнце Кубани, Флагман, яблоня робуста, 3-19, 32-27, 17-20, степень восстановления оводненности которых составляла не менее 100%.

Сорта Барвинок, Былина, Делишес спур, Зарница, Звездочка, Квинти, Керр, Комсомолец, Мелба, Пивденне, Синап орловский, Спартан, Старт, Уральское наливное, Яхонтовое имеют промежуточные значения этого показателя от 80 до 100%.

Меньшей способностью восстанавливать тургор при насыщении обладали сорта и формы Бельфлер-рекорд, Бреберн, Жигулевское, Имант, Китайка анисовая, Китайка золотая ранняя, Коваленковское, Пурпуровое ЦГЛ, Таежное, Фрегат, 20-88, я. вишнеплодная, я. восточная, я. замечательная, я. низкая, я. обильноцветущая, я. ринго, я. Саржента, степень восстановления оводненности у которых не превышала 79,0%.

Таким образом, для каждой изученной исходной формы были получены данные по следующим показателям водного режима: водоудерживающая способность листьев при моделировании засухи, степень восстановления оводненности при моделировании засухи, водоудерживающая способность листьев при моделировании теплового шока, степень восстановления оводненности после теплового шока, оводненность тканей листа на фоне естественной засухи. Значения этих показателей коррелируют по литературным данным с общей засухоустойчивостью генотипа, однако, дифференциация сортов с учетом всех изученных признаков затруднительна, так как распределение по степени устойчивости в каждом вариационном ряду не совпадало. Для оценки взаимосвязей между изученными показателями водного режима были рассчитаны коэффициенты корреляции между ними (таблица 39).

Таблица 39 – Матрица корреляций между показателями водного режима исходных форм яблони

	Потеря воды после высушивания, %	Степень восстановления оводненности после высушивания, %	Потеря воды после ТШ, %	Степень восстановления оводненности после ТШ, %
Потеря воды после высушивания, %	1			
Степень восстановления оводненности после высушивания, %	-0,18	1		
Потеря воды после ТШ, %	0,15	0,09	1	
Степень восстановления оводненности после ТШ, %	0,13	0,10	-0,12	1
Оводненность тканей листа, %	-0,16	0,02	-0,26	0,01

*критическое значение коэффициента ранговой корреляции Спирмена при  $p_{0,05} = 0,27$*

*критическое значение коэффициента ранговой корреляции Спирмена при  $p_{0,01} = 0,35$*

Как следует из данных таблицы 39, значения коэффициентов корреляции между анализируемыми переменными очень низки, что подтверждает отсутствие значимых связей между оводненностью листа, потерей воды, степенью восстановления оводненности после высушивания и теплового шока. При этом низкими были и коэффициенты корреляции между полевой оценкой засухоустойчивости генотипов, проведенной в экстремальных условиях 2010 года и анализируемыми показателями. Данный факт свидетельствует об отсутствии одного критерия, позволяющего однозначно дифференцировать генотипы и необходимости проведения

комплексной оценки с учетом большего количества признаков, формирующих устойчивость к засухе.

В этой связи для общей классификации всех показателей была использована методика ранжирования – нахождение порядкового номера объекта в каждом упорядоченном ряду. В качестве ранжируемых параметров были использованы показатели водного режима. При этом в каждом вариационном ряду первый ранг присваивался объекту с предпочтительной степенью выраженности качества, т.е. минимальный процент потери воды, максимальная оводненность тканей и степень восстановления оводненности. Далее для каждого объекта рассчитывалась сумма рангов и на этой основе проводилась их окончательная ранжировка в порядке убывания засухоустойчивости (таблица 40).

Проведенное ранжирование позволило расположить исходные формы в соответствии с их предполагаемой устойчивостью. Как видно из данных таблицы 40, минимальными значениями общего ранга засухоустойчивости характеризовались сорта и формы Солнце Кубани, Уральское наливное, Богатырь, Былина, Памяти есаула, Кубань спур, Дин Арт, Гренни Смит, Пивденне, Гала, 20-88, предположительно обладающие максимальной из изученных генотипов засухоустойчивостью. Это подтверждается наличием достаточно высокой корреляционной зависимости между степенью устойчивости (баллом общего состояния) генотипов во время естественной засухи и рассчитанным общим рангом засухоустойчивости (коэффициент корреляции рангов Спирмена составил 0,69, при  $p_{0,01} = 0,56$ ).

Следует, однако, отметить неполное соответствие этих оценок. Так, сорта Рождественское и Старт, показавшие относительно высокую устойчивость в естественных условиях, по комплексу изученных показателей водного режима вошли в группу менее устойчивых.

Таблица 40 - Ранжирование исходных форм яблони по комплексу показателей водного режима

Сорт, форма	Потеря воды после высушивания, ранг	Степень восстановления оводненности после высушивания, ранг	Потеря воды после ТШ, ранг	Степень восстановления оводненности после ТШ, ранг	Оводненность тканей листа, ранг	Общий ранг засухоустойчивости
1	2	3	4	5	6	7
Солнце Кубани	13	13	8	7	6	<b>1</b>
Уральское наливное	7	5	21	25	4	<b>2</b>
Богатырь	1	19	17	3	23	<b>3</b>
Былина	9	20	15	24	3	<b>4</b>
Памяти есаула	26	7	22	13	8	<b>5</b>
Кубань спур	55	9	6	6	1	<b>6</b>
Дин Арт	10	34	7	15	18	<b>7</b>
Гренни Смит	11	35	10	21	14	<b>8</b>
комплексный донор 20-88	3	1	13	48	35	<b>9</b>
Пивденне	12	25	20	36	10	<b>10</b>
Гала	6	44	19	2	34	<b>11</b>
Спартан	5	29	5	29	40	<b>12</b>
Персиковое	38	49	3	4	17	<b>13</b>
Коваленковское	8	36	4	52	12	<b>14</b>
Флагман	23	3	32	14	41	<b>15</b>
Память Сикоры	50	24	36	1	5	<b>16</b>
я. обильноцветущая ( <i>M. floribunda</i> )	21	32	2	37	26	<b>17</b>

Продолжение таблицы 40

1	2	3	4	5	6	7
Делишес спур	18	14	16	39	31	<b>17</b>
Вадимовка	20	28	44	16	11	<b>19</b>
элитная форма 17-20	22	10	33	19	36	<b>20</b>
я. низкая ( <i>M.pumila</i> )	14	2	38	53	15	<b>21</b>
я. робуста ( <i>M.robusta</i> )	4	40	29	5	46	<b>22</b>
Имант	39	22	1	45	20	<b>23</b>
Таежное	28	6	26	46	21	<b>23</b>
Зарница	31	48	14	26	13	<b>25</b>
комплексный донор 32-27	35	4	34	18	42	<b>26</b>
я. Саржента ( <i>M. sargentii</i> )	19	39	45	11	25	<b>27</b>
Делишес Марии	2	16	27	51	43	<b>27</b>
Бельфлер-рекорд	25	26	31	40	19	<b>29</b>
Барвинок	37	38	9	33	24	<b>30</b>
Аленушкино	32	30	25	8	48	<b>31</b>
Китайка золотая ранняя	16	12	52	42	22	<b>32</b>
Квинти	27	45	12	32	29	<b>33</b>
Антоновка обыкновенная	43	18	37	17	30	<b>33</b>
Звездочка	36	33	35	27	16	<b>35</b>
Кандиль орловский	51	17	50	10	28	<b>36</b>

Продолжение таблицы 40

1	2	3	4	5	6	7
Пасхальное	40	21	40	22	33	<b>36</b>
я. восточная ( <i>M. orientalis</i> )	17	41	28	43	32	<b>38</b>
Керр	24	8	55	34	45	<b>39</b>
я. замечательная ( <i>M. spectabilis</i> )	15	11	48	41	52	<b>40</b>
я. вишнеплодная ( <i>M. cerasifera</i> )	34	54	23	55	7	<b>41</b>
Мартовское	52	37	30	12	49	<b>42</b>
Мелба	53	31	42	9	51	<b>43</b>
Фрегат	42	42	18	31	53	<b>43</b>
колонна 3-19	33	55	43	54	2	<b>45</b>
я. ринго ( <i>M. ringo</i> )	29	53	47	50	9	<b>46</b>
Старт	46	27	54	23	38	<b>46</b>
Рождественское	41	46	24	30	47	<b>46</b>
Китайка анисовая	44	52	11	44	39	<b>49</b>
Серебряное копытце	54	23	39	20	55	<b>50</b>
Пурпуровое ЦГЛ	49	15	49	38	50	<b>51</b>
Яхонтовое	45	51	46	35	27	<b>52</b>
Комсомолец	48	47	41	28	44	<b>53</b>
Жигулевское	30	43	53	49	54	<b>54</b>
Бреберн	47	50	51	47	37	<b>55</b>

Для общей характеристики генотипов по комплексу компонентов водного режима возможен и другой подход, базирующийся на сравнении степени сходства объекта с идеальным по анализируемым признакам сортом. При этом за показатели идеального сорта в каждом вариационном ряду были приняты значения их у сорта с наиболее предпочтительной степенью выраженности этого качества (минимальный процент потери воды и

максимальная степень восстановления оводненности при моделировании недостатка влаги и теплового шока, максимальная оводненность тканей). Оценка степени сходства объекта с идеальной моделью осуществлялась в евклидовом пространстве по пяти изученным признакам. Для придания больших весов более отдаленным объектам использовали не стандартное евклидово расстояние, а его квадрат. Минимальное значение квадрата евклидова расстояния, предположительно, свидетельствовало о максимальной устойчивости генотипа.

Наиболее важным критерием водного режима, характеризующим способность растений переносить засуху, исследователи считают водоудерживающую способность листьев (Кушниренко, 1975; Еремеев, 1976; Удовенко, Гончарова, 1982; Clarke, McCaid, 1982; Кожушко, 1988; Еремин и др., 2008). В этой связи, для каждого изученного показателя был введен условный коэффициент: для водоудерживающей способности при моделировании завядания или теплового шока – 5, для степени восстановления оводненности после завядания или теплового шока – 2, для общей оводненности тканей на фоне естественной засухи – 4. После нормирования для каждого показателя был получен вектор весов, составивший для водоудерживающей способности – 0,28, для степени восстановления оводненности 0,11, для общей оводненности тканей на фоне естественной засухи – 0,22.

Оценка исходных форм по комплексу признаков методом иерархического кластерного анализа с учетом определенного коэффициента значимости каждой переменной позволила распределить их в соответствии с мерой сходства с модельными значениями у идеального сорта (таблица 41).

Таким образом, в группу наиболее засухоустойчивых вошли сорта и формы с минимальным значением квадрата евклидова расстояния – Богатырь, Былина, Гренни Смит, Делишес спур, Дин Арт, Память есаулу, Пивденне, Солнце Кубани, Спартан, Уральское наливное, элитная форма 17-20.

Таблица 41 - Интегральная оценка засухоустойчивости сортов и форм яблони на основе комплекса компонентов водного режима

Степень отличия от модели сорта (квадрат евклидова расстояния, усл. ед.)		
устойчивые (0-0,17)	относительно устойчивые (0,18-0,26)	менее устойчивые (более 0,26)
1	2	3
Богатырь	Аленушка	Бреберн
Былина	Антоновка обыкновенная	Жигулевское
Гренни Смит	Барвинок	Зарница
Делишес спур	Бельфлер-рекорд	Керр
Дин Арт	Вадимовка	Китайка анисовая
Память есаулу	Гала	Китайка золотая ранняя
Пивденне	Делишес Марии	Коваленковское
Солнце Кубани	Зарница	Комсомолец
Спартан	Звездочка	Кубань спур
Уральское наливное	Имант	Персиковое
элитная форма 17-20	Кандиль орловский	Пурпуровое ЦГЛ
	Квинти	Рождественское
	колонна 3 - 19	Синап орловский
	комплексный донор 32-27	Старт
	комплексный донор 20-88	Фрегат
	Кубань спур	я. вишнеплодная ( <i>M.cerasifera</i> )
	Мартовское	я. Саржента ( <i>M. sargentii</i> )
	Мелба	я. низкая ( <i>M.pumila</i> )
	Память Сикоры	я. ринго ( <i>M.ringo</i> )
	Пасхальное	Яхонтовое

Продолжение таблицы 41

1	2	3
	Серебряное копытце	
	Таежное	
	Флагман	
	я. восточная ( <i>M. orientalis</i> )	
	я. Замечательная ( <i>M. spectabilis</i> )	
	я. обильноцветущая ( <i>M. floribunda</i> )	
	я. робуста ( <i>M.robusta</i> )	

Расчет коэффициента корреляции позволил выявить средней силы взаимосвязь между предложенным показателем и степенью устойчивости генотипов во время естественной засухи ( $r=-0,53$ , при  $p_{0,05} = 0,42$ ).

А.В. Будаговским с сотрудниками (2011) отмечается, что при диагностике жаростойкости существенным недостатком применяемых методик является недостаточное внимание, уделяющееся при моделировании этого стрессора, тепловому, фоторегуляторному и фотодеструктивному воздействию света на объект. Проведенные нами ранее исследования (Юшков, Борзых, 2015а) подтвердили, что при лабораторном воспроизведении, как теплового шока, так и обезвоживания в соответствии с принятыми методиками уровень освещенности оказывает существенное влияние на результаты опыта. Как следует из данных, представленных в таблице 42, различия по водоудерживающей способности листьев в двух вариантах опыта с различным освещением достигали 6,6 раз (сорт Память есаулу).

Таблица 42 – Показатели водного режима яблони при различных уровнях освещения (Юшков, Борзых, 2015а)

Сорт	Потеря воды, %, обезвоживание, 2ч, 9000 лк	Потеря воды, %, обезвоживание, 2ч, темнота	Потеря воды, %, тепловой шок +50°, 30 мин, 9000 лк	Потеря воды, %, тепловой шок +500, 30 мин, темнота
Гала	17,2	3,9	10,0	4,7
Таежное	28,7	9,8	20,3	15,3
Делишес Марии	39,9	14,8	31,3	8,0
Имант	39,4	17,8	30,3	5,5
Антоновка обыкновенная	37,0	16,2	31,8	6,7
Успенское	47,5	26,4	36,6	7,9
Память есаулу	44,2	16,6	34,3	5,2
Алтайское пурпуровое	49,5	8,8	39,9	14,1
Коэффициент корреляции	0,65		0,21	

При этом не выявлено значимых корреляционных зависимостей между уровнем потери воды после теплового шока в условиях интенсивного светового освещения, близкому по спектральному составу и интенсивности к солнечному, и этой же величиной, измеренной в отсутствие освещения. В этой связи, в дальнейших исследованиях моделирование стрессоров, сопровождающих засуху, проводили при контроле уровня светового облучения.

В зарубежной литературе часто, как критерий засухоустойчивости, используется величина относительного содержания воды в листьях (relative water content или RWC) (Barr, Weatherley; 1962). Она рассчитывается как:

$$RWC = [(W - DW) / (TW - DW)] \times 100,$$

где,

W - сырой вес

TW – вес после насыщения

DW - сухой вес (<http://www.plantstress.com/Methods/RWC.htm>)

Как отмечает R. Munns (2011a), метод позволяет оценить текущее содержание воды в ткани листьев относительно максимального содержания воды, которое он может содержать в полностью насыщенном состоянии. Нормальные значения диапазона RWC – от 98 % в насыщенных до 40 % в сильно обезвоженных листьях.

Проведенные на фоне умеренной естественной засухи исследования позволили выявить существенные различия между исходными формами яблони и вишни по указанному показателю (таблица 43).

Низким уровнем (менее 90%) относительного содержания воды в листьях (RWC) из изученных сортов яблони характеризовалась Антоновка обыкновенная, Имант, из форм вишни – в. войлочная, Владимирская. У сортов Гала (яблоня) и Вечерняя заря, Память Горшкова, Жуковская (вишня) отмечены максимальные значения этого показателя – более 93%. Различия по RWC между генотипами яблони и вишни были незначительны и статистически не подтверждались (среднее значение по формам яблони составило 90,3%, вишни – 90,8%).

Экспериментальные данные показывают, что анализируемый признак имеет средней силы достоверную корреляционную связь с полевой устойчивостью изученных генотипов ( $r = 0,49$  при  $P < 0,05$ ).

Вместе с тем с компонентами водного режима (водоудерживающая способность и степень восстановления оводненности при моделировании почвенной засухи и теплового шока, оводненность тканей, общий ранг засухоустойчивости) статистически достоверных взаимосвязей не выявлено.

Таблица 43 – Относительное содержание воды в листьях исходных форм яблони и вишни и общее состояние растений после естественной засухи

Сорт, форма	Относительное содержание воды (RWC), %	Общее состояние растений после естественной засухи, балл	Преобразованные данные $X_1 = \sqrt{1+X}$
яблоня			
Антоновка обыкновенная	85,7	2,8	1,95
Имант	86,9	4,1	2,26
Таежное	89,0	4,2	2,28
Делишес Марии	91,2	3,5	2,12
Память есаулу	91,2	4,1	2,26
Алтайское пурпуровое	91,6	3,0	2,00
Пасхальное	91,9	3,9	2,21
Успенское	92,8	4,3	2,30
Гала	93,6	4,1	2,26
вишня			
в. войлочная ( <i>Prunus tomentosa</i> )	77,4	3,5	2,12
Владимирская	88,5	3,6	2,14
Харитоновская	91,6	4,2	2,28
Тургеневка	91,8	4,0	2,24
в. магалевская ( <i>Prunus mahaleb</i> )	91,9	4,3	2,30
Муза	92,9	4,0	2,24
Вечерняя заря	93,4	4,5	2,35
Память Горшкова	94,6	4,0	2,24
Жуковская	94,6	4,5	2,35
НСР <sub>0,05</sub>	1,6	1,2	0,44

Таким образом, в проведенных исследованиях не удалось однозначно дифференцировать изученные генотипы по степени устойчивости на основе относительного содержания воды в листьях.

#### **4.1.3 Оценка засухоустойчивости исходных форм в лабораторных условиях по степени повреждения листьев в растворах с повышенным осмотическим потенциалом**

В настоящее время при оценке засухоустойчивости зерновых культур (пшеница, ячмень и др.) селекционерами и физиологами широко используется метод, базирующийся на выявленной взаимосвязи между способностью семян прорасти в растворах с высоким осмотическим потенциалом и толерантностью взрослых растений к дефициту влаги (Олейникова, Осипов, 1976). В качестве осмотически активного вещества, как правило, используется сахароза. Т.к. плодовые растения являются сложными гетерозиготами, оценка их устойчивости на основе анализа потомства, вероятно, скорее характеризует их селекционную ценность, а не статус исходного генотипа. В этой связи проведены исследования по оценке устойчивости растений яблони к дефициту влаги путем изучения водного режима листьев и степени их повреждения в растворе сахарозы. Учеты проводили аналогично методике оценки солеустойчивости (Строгонов, 1962) по скорости и степени выцветания хлорофилла и повреждению листовой пластинки в баллах после 3 и 5 суток выдерживания побегов в 4,67-процентном растворе сахарозы. Такая концентрация создает осмотическое давление около 3,3 атм., аналогичное раствору 0,4% хлорида натрия и характерное для слабозасоленных почв.

В результате проведенных исследований выявлены достоверные различия между сортами по степени повреждения листьев (таблица 44).

Таблица 44 - Потеря воды и степень повреждения листьев исходных форм яблони (сахароза, 4,67% раствор, 3 суток, 2013-2016гг.)

Сорт, форма	Степень повреждения листьев, балл	Потеря воды, %	Ранг засухоустойчивости по комплексу компонентов водного режима
Роувилл	0,6±0,4	8,3±0,5	13
Кубаночка	1,0±0,4	13,4±0,8	17
Фростбайт	1,8±0,3	8,0±0,7	41
Галарина	1,8±0,2	20,8±0,9	19
Лето красное	2,0±0,6	19,6±1,2	35
Лучистое	2,3±0,5	20,7±1,5	24
РВ-148	2,3±0,6	9,7±1,1	49
Ришелье	2,5±0,7	10,0±1,5	25
Антоновка обыкновенная	3,2±0,4	24,0±1,2	47
Хани Крисп	3,4±0,6	40,7±2,6	45
Коваленковское	3,4±0,7	36,9±2,1	35
Степное	4,0±0,6	34,0±1,3	40

После 3 суток опыта минимальными повреждениями листовых пластинок характеризовался сорт Роувилл – 0,6 балла. Сорта Кубаночка, Фростбайт, Галарина, Лето красное также имели сравнительно небольшие повреждения листьев, не превышающие 2,0 балла. Более существенно пострадали сорта Лучистое, РВ-148, Ришелье – от 2,3 до 2,5 баллов и Антоновка обыкновенная, Хани Крисп, Коваленковское, Степное – более 3,0 баллов. При этом отмечено, что, как правило, наиболее устойчивые к воздействию осмотика генотипы отличались и более высокой водоудерживающей способностью. Более длительное воздействие стрессора (в течение 5 дней) привело к увеличению повреждения листовых пластинок,

однако отмеченное распределение сортов по степени устойчивости сохранялось.

В качестве референтного метода использовалось ранжирование исходных форм по отдельным признакам водного режима (водоудерживающая способность и степень восстановления оводненности при моделировании почвенной засухи и теплового шока, оводненность тканей) (таблица 45).

Таблица 45 – Матрица корреляций между ранговой оценкой засухоустойчивости, потерей воды и степенью повреждения листьев исходных форм яблони (сахароза, 4,67% раствор, 3 суток)

	Степень повреждения листьев, балл	Потеря воды, %	Ранг засухоустойчивости по комплексу компонентов водного режима
Степень повреждения листьев, балл	1		
Потеря воды, %	0,79*	1	
Ранг засухоустойчивости по комплексу компонентов водного режима	0,69*	0,37	1

\* достоверно при уровне значимости  $p_{0,01}$

Как следует из данных таблицы 45 выявлено наличие относительно тесной связи между степенью повреждения листовых пластинок в растворе сахарозы и комплексом показателей, характеризующих их водный режим. Коэффициент корреляции между этими переменными составил 0,69 при  $P < 0,01$ . При этом следует отметить наличие взаимосвязи между водоудерживающей способностью и степенью повреждения листовых пластинок ( $r = 0,79$  при  $P < 0,01$ ). Корреляция между ранговой оценкой и

потерей воды в растворе сахарозы была недостаточно высокой и недостоверной.

#### **4.1.4 Оценка жаро- и засухоустойчивости исходных форм в лабораторных условиях на основе параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла листьев**

Как известно, фотосинтез – один из наиболее чувствительных к засухе физиологических процессов, что объясняется снижением поступления углекислого газа в хлоропласты и нарушениями в метаболизме при недостатке влаги (Pinheiro, Chaves, 2011). Широкое распространение в исследованиях по стрессоустойчивости получили в настоящее время методы регистрации индуцированной флуоресценции хлорофилла, как процесса, достаточно точно отражающего производительность утилизации световой энергии фотосистемой II (Maxwell, Jonson, 2000; Baker, Rosenqvist, 2004). Исследователями на ряде травянистых и древесных культур показано, что уровень флуоресценции хлорофилла, отражающий эффективность функционирования фотосистемы II, может использоваться для тестирования устойчивости растений к гипертермии или водному дефициту (Epron, 1997; Flexas et al., 2000; Burke, 2007; Oukarroum et al., 2007; Рибейро и др., 2008; Woo et al., 2008).

В наших исследованиях также было установлено, что предварительный водный дефицит достоверно влиял на изменение уровня флуоресценции хлорофилла у всех изученных форм абрикоса обыкновенного (*Armeniaca vulgaris* Lam.), яблони домашней (*Malus domestica* Borkh.), сливы домашней (*Prunus domestica* L.), смородины черной (*Ribes nigrum* L.) – снижение максимального квантового выхода при этом составляло 41,9-51,6%, скорость электронного транспорта снижалась на 34,0-42,3% (Yushkov, Borzykh, Butenko, 2016).

В результате проведенных исследований на фоне экстремальных условий в конце августа – начале сентября 2010 года установлены существенные различия между изученными генотипами яблони по показателям фотосинтетической активности листьев. Наибольшей стабильностью по сортам (коэффициент вариации 5,7%) характеризовалась величина квантового выхода фотосистемы II – показателя, наиболее часто используемого для диагностики стрессоустойчивости. Максимальные ее значения отмечены у сортов и форм я. замечательная, Мартовское, Якутская, Керр (0,796-0,710), минимальные – у сорта Антоновка обыкновенная (0,660).

В более широких пределах варьировали показатели относительной скорости электронного транспорта (ETR,  $C_v=16,2\%$ ), индекса максимальной утилизации световой энергии ( $\alpha$ ,  $C_v=7,5\%$ ), максимальной относительной скорости электронов по транспортной цепи (ETRm,  $C_v=24,5\%$ ) и насыщающей интенсивности света ( $E_k$ ,  $C_v=18,7\%$ ) (таблица 46).

Таблица 46 – Параметры фотосинтетической активности сортов и форм яблони в условиях засухи 2010 года

Сорт, форма	Fv/Fm	ETR, мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	$\alpha$	ETRm, мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	$E_k$ , мкмоль/(м <sup>2</sup> с)
1	2	3	4	5	6
я. обильноцветущая ( <i>M. floribunda</i> )	0,697	17,7	0,143	28,9	204,9
Серебряное копытце	0,694	19,7	0,130	26,9	208,1
я. замечательная ( <i>M. spectabilis</i> )	0,796	20,1	0,158	32,6	216,3

Продолжение таблицы 46

1	2	3	4	5	6
Антоновка обыкновенная	0,660	22,4	0,145	37,9	257,2
Якутская	0,710	23,4	0,148	44,0	298,6
Бреберн	0,700	24,0	0,141	37,2	264,5
Уральское наливное	0,681	24,4	0,136	38,5	284,5
Керр	0,716	25,3	0,152	39,4	261,0
Мартовское	0,773	28,3	0,157	52,4	328,1
Синап орловский	0,696	32,0	0,169	58,9	348,9
Коэффициент вариации, %	5,7	16,2	7,5	24,5	18,7

Яблоня замечательная и сорта Керр, Мартовское, Синап орловский также характеризовались максимальными из изученных генотипов показателями индекса утилизации световой энергии, а две последних из них выделялись и по насыщающей интенсивности света (328,1 и 348,9  $\mu\text{моль}/(\text{м}^2\text{с})$ , соответственно) и максимальной относительной скорости электронов по транспортной цепи (52,4 и 58,9  $\mu\text{кмоль}/(\text{м}^2\text{с})$ , соответственно). Минимальные значения этих переменных зафиксированы у форм яблоня обильноцветущая, Серебряное копытце.

На основании проведенных исследований выполнено сравнение результатов по оценке засухоустойчивости исходных генотипов вишни и сливы флуоресцентным методом с данными, основанными на динамике водного обмена листьев. Референтным вариантом служила в этом случае ранговая оценка устойчивости сортов и форм (водоудерживающая способность и степень восстановления оводненности при моделировании обезвоживания и теплового шока, оводненность тканей в естественных условиях на фоне умеренной естественной засухи). Выявлены существенные

различия между изученными генотипами по анализируемым показателям (таблица 47).

Таблица 47 – Влияние недостатка влаги на показатели водного режима и фотосинтетическую активность исходных форм вишни и сливы (2012-2014гг.)

Сорт, форма	Потеря воды после выветривания, %	Потеря воды после теплового шока, %	Ранг засухоустойчивости по комплексу компонентов водного режима	Fv/Fm, % от контроля	ETR, % от контроля
<b>вишня</b>					
Владимирская	5,8	13,4	22	101,9	98,1
Вечерняя заря	6,1	9,2	22	103,9	93,3
Харитоновская	6,6	14,8	26	101,6	90,4
в. магалебская	11,3	16,7	27	99,0	90,2
Память Горшкова	6,7	10,5	38	102,4	94,0
Тургеневка	9,6	22,0	41	96,2	89,1
Жуковская	9,9	21,5	44	102,5	96,1
Муза	11,4	25,1	56	99,0	71,2
<b>слива</b>					
Этюд	3,7	6,8	26	102,9	100,2
Заречная ранняя	5,7	10,8	28	103,5	99,2
Светлячок	5,3	11,2	28	100,8	97,2
Евразия 21	3,2	7,7	32	101,6	95,5
НСР <sub>0,05</sub>	1,7	2,1	-	-	-

В контрольном варианте (листья из сада) объекты несущественно различались по уровню квантового выхода фотосистемы II, при этом

коэффициент вариации данного показателя составил менее 5,6%. Максимальными значениями  $F_v/F_m$  отличалась вишня магалебская (0,865) и сорт сливы Светлячок (0,843), минимальными – сорт вишни Тургеневка (0,681) и сливы Заречная ранняя (0,826). При оценке относительной скорости электронного транспорта (ETP) установлено, что различия по сортам были более выражены – коэффициент вариации составил 11,0%. Наибольшие значения этого показателя зафиксированы у сорта вишни Память Горшкова (48,3) и сливы Евразия (54,1).

В опытном варианте параметры световых зависимостей флуоресценции хлорофилла листьев оценивали после моделирования повреждающих факторов засухи (температура +30°C, освещение 9000лк, 1 час). Обезвоживание не привело к существенному изменению максимального квантового выхода фотосистемы II у большинства изученных сортов – варьирование этого параметра не превысило 2,5%. Более высокая чувствительность к стрессору отмечена у показателя относительной скорости электронного транспорта (ETP). Его значения колебались от 71,2 до 100,2% от контроля. Из изученных генотипов вишни наибольшей его стабильностью характеризовался сорт вишни Владимирская, из форм сливы – Этюд, что предположительно свидетельствует об их большей толерантности к обезвоживанию и гипертермии.

На основе проведенной математической обработки полученных результатов выявлено наличие относительно высокой и достоверной корреляции ( $r = -0,71$  при  $p < 0,01$ ) между степенью снижения скорости электронного транспорта и распределением генотипов по устойчивости путем ранжирования их по компонентам водного режима. Корреляционные зависимости между потерей воды и уровнем снижения скорости транспорта электронов при моделировании обезвоживания и теплового шока также были сравнительно высоки и достоверны – 0,69 и 0,62 соответственно, при  $p < 0,01$ .

Таким образом, проведенные исследования позволили оценить влияние повышенной температуры и обезвоживания на статус водного режима, динамику параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла и выделить генотипы вишни и сливы с максимальной их стабильностью. Выявлена корреляционная зависимость между величиной снижения скорости электронного транспорта и показателями водного обмена, наличие которой позволяет использовать данную закономерность при диагностике засухоустойчивости.

В ранее проведенных исследованиях (Юшков, Борзых, 2015a) аналогичная закономерность установлена для ряда сортов и форм яблони ( $r = -0,63 \dots -0,66$ ). Среди регистрируемых характеристик наибольшей чувствительностью к тепловому шоку и обезвоживанию в моделируемых и полевых условиях обладал показатель, характеризующий уровень относительной скорости электронного транспорта под влиянием указанных стрессоров.

#### **4.1.5 Оценка жаро- и засухоустойчивости исходных форм в лабораторных условиях на основе спектральных характеристик листьев и их водных вытяжек**

Один из наиболее перспективных для диагностики физиологического статуса растений, их толерантности к дестабилизирующим воздействиям неразрушающих методов – спектроскопия отражения фотосинтезирующих тканей. Известно, что основную отражающую поверхность растений составляют листья, а состояние листа как отражающего объекта обусловлено концентрацией пигментов, структурой ткани, содержанием воды, возрастом листа (Мерзляк, 1998; Канаш, Осипов, 2008; Gates et al., 1965; Knipling, 1970; Gausman et al., 1971; Gitelson et al., 2002). Спектральные кривые,

характеризующие коэффициенты отражения листа, являются интегральным продуктом генетических эффектов и факторов окружающей среды (Mohammed et al., 2000; Stone, Chisholm, Coops, 2001). Однако, несмотря на большое количество исследований, выполненных на полевых культурах и других травянистых культурах, в селекции плодовых растений эти методики широкого распространения не имеют.

В настоящее время в контактных и дистанционных методах диагностики растений достаточно эффективно используются вегетационные индексы – коэффициенты, рассчитанные по соотношению показателей отражения в отдельных участках спектра. В исследованиях, проведенных нами ранее (Yushkov, Borzykh, Butenko, 2016) тепловой шок и засоление не влияли достоверно на значения нормализованных спектральных индексов различий растительности (NDVI), деградации хлорофилла (NPQI), соотношения пигментов (NDPI) у абрикоса обыкновенного, яблони домашней, сливы домашней, смородины черной.

Существенные различия выявлены между генотипами и вариантами опыта (контроль – листья из сада, опыт – обезвоживание; тепловой шок) при сравнении усредненных спектров отражения листовых пластинок исходных форм яблони в диапазоне от 400 до 700 нм и шагом 1 нм. Наиболее информативные для диагностики участки спектральных кривых отражения расположены в зеленой области спектра с максимумами различий на участке с длиной волны около 550 нм (рисунки 16,17).

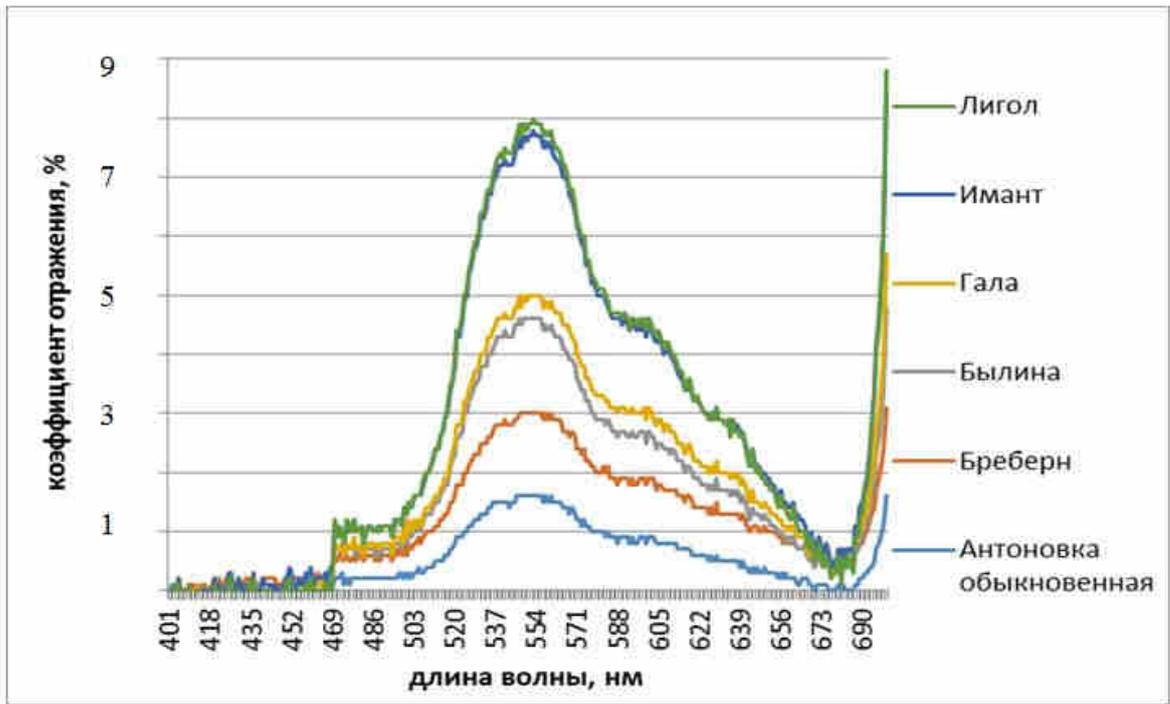


Рисунок 16 – Усредненные спектры отражения листьев яблони после моделирования обезвоживания (4 ч, 9000лк, 25°C, 2013-2016гг.)

*\*различия достоверны при уровне значимости  $p_{0,05}$*

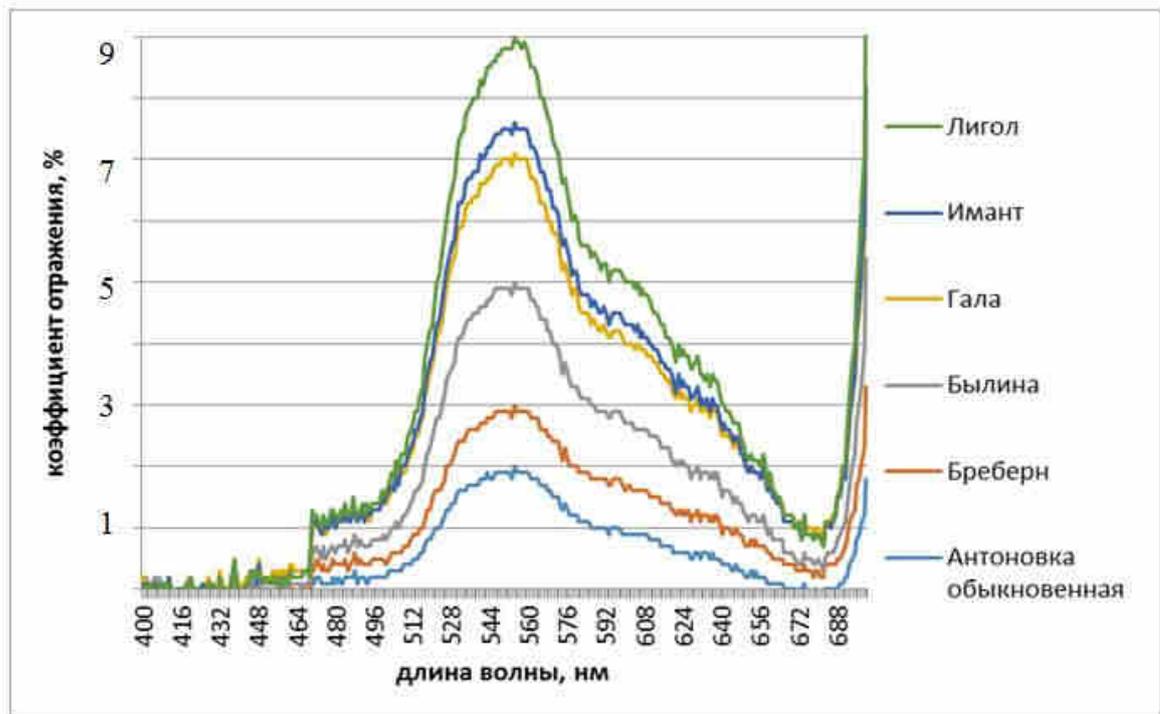


Рисунок 17 – Усредненные спектры отражения листьев яблони после моделирования теплового шока (0,5 ч, 9000 лк, 50°C, 2013-2016гг.)

*\*различия достоверны при уровне значимости  $p_{0,05}$*

Наличие зависимости спектральных кривых отражения от воздействия стрессоров дает основания использовать этот критерий в качестве показателя толерантности генотипа. Исходя из данных, представленных на рисунках 16 и 17 можно предположить, что сорта Лигол, Имант обладают большей из изученных генотипов способностью переносить обезвоживание, тогда как сорта Антоновка обыкновенная и Бреберн менее устойчивы к этому стрессору. Более высокая отражательная способность у сортов Лигол, Имант, Гала при моделировании теплового шока также, возможно, свидетельствуют о повышенной их адаптации к гипертермии.

В результате проведенных исследований установлено, что тепловой шок и обезвоживание достоверно влияли на величину спектральных коэффициентов пропускания водных вытяжек, полученных из листьев, подвергнутых дестабилизирующему воздействию (рисунки 18, 19). Для получения водных вытяжек листья массой около 5г по вариантам опыта помещали черешками в стаканы с 25 мл дистиллированной воды и выдерживали в течение трех суток (температура +20°C, освещение близкое к естественному).

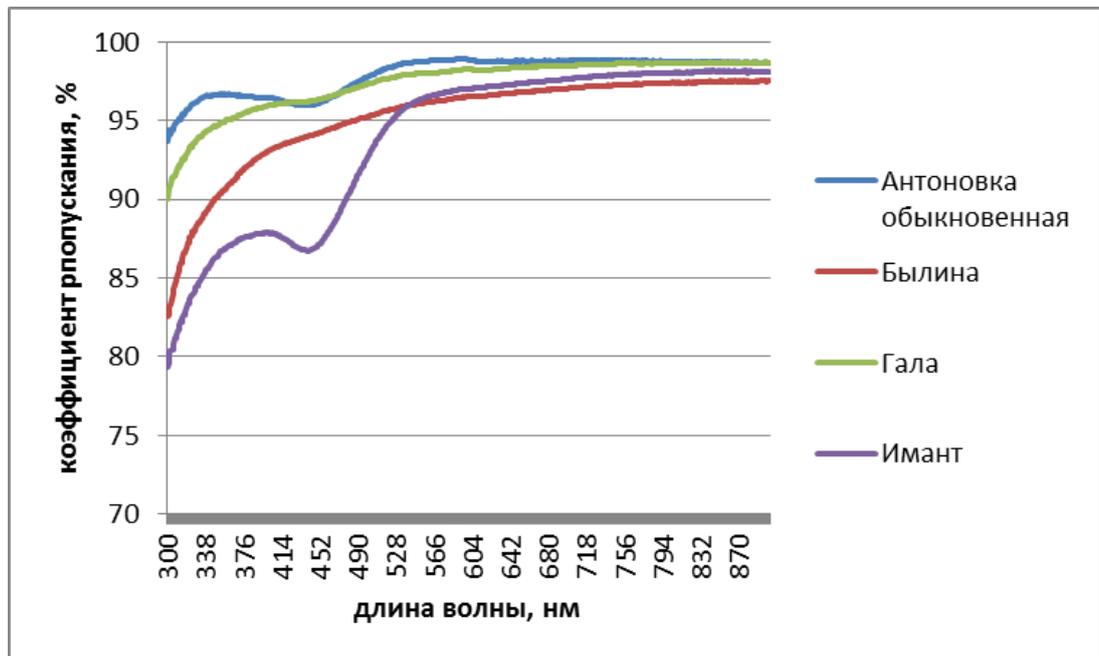


Рисунок 18 – Контрольные спектры пропускания водных вытяжек листьев яблони (листья из сада, 2013-2016гг.)

*\*различия достоверны при уровне значимости  $p_{0,05}$*

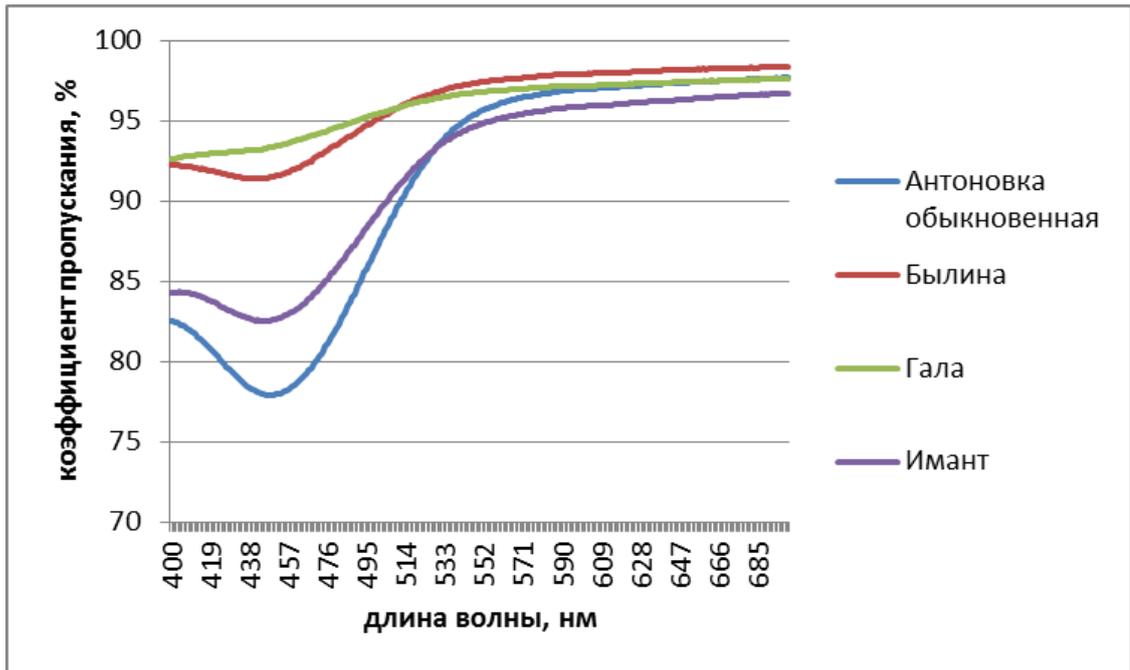


Рисунок 19 – Влияние обезвоживания на спектры пропускания водных вытяжек листьев яблоки (температура +25°C, 4ч, 9000 лк, 2013-2016гг.)

*\*различия достоверны при уровне значимости  $p_{0,05}$*

Влияние стрессоров, сопровождающих засуху, приводило к закономерному смещению спектров пропускания в диапазоне от 300 до 900 нм, с максимумами различий в синей (около 450 нм) области. Снижение пропускательной способности растворов по объектам существенно различалось, вероятно, в зависимости от уровня повреждений листовых пластинок, т.е. толерантности генотипа.

Так, спектральные кривые пропускания вытяжек листьев, подвергнутых тепловому шоку, у сорта Антоновка обыкновенная визуально значительно сильнее отличались от контрольных, чем у сорта Гала (рисунки 20, 21).

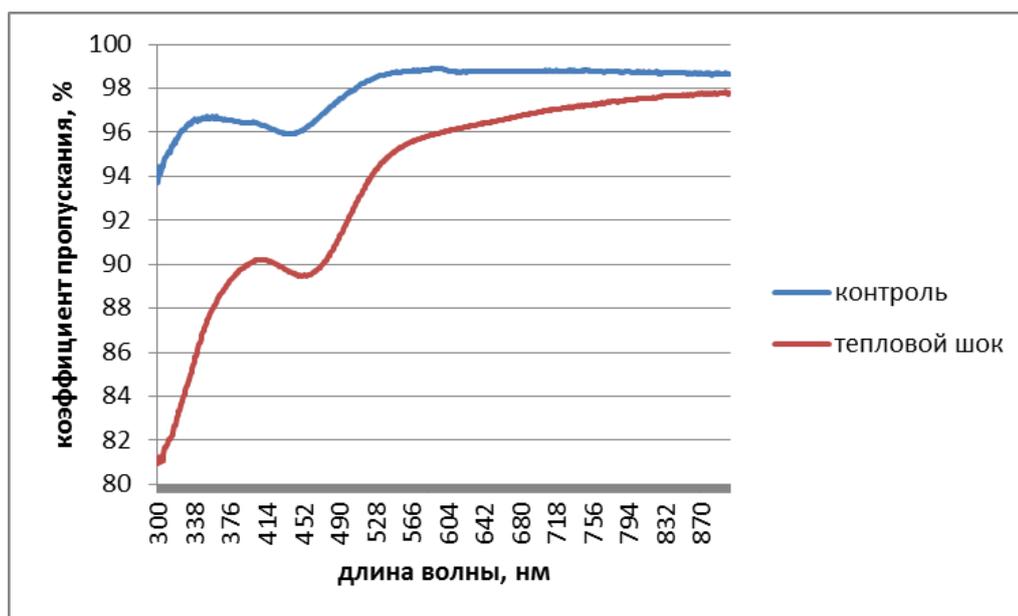


Рисунок 20 – Влияние теплового шока на спектры пропускания водных вытяжек листьев яблони сорта Антоновка обыкновенная (температура +50°C, 0,5ч, 9000 лк, 2013-2016гг.)

- наблюдаемые различия между вариантами «контроль», «тепловой шок», статистически значимы при уровне значимости  $p_{0,05}$  (рассчитанное значение  $t$ -критерия Стьюдента (22,4) превосходит критическое (1,96))

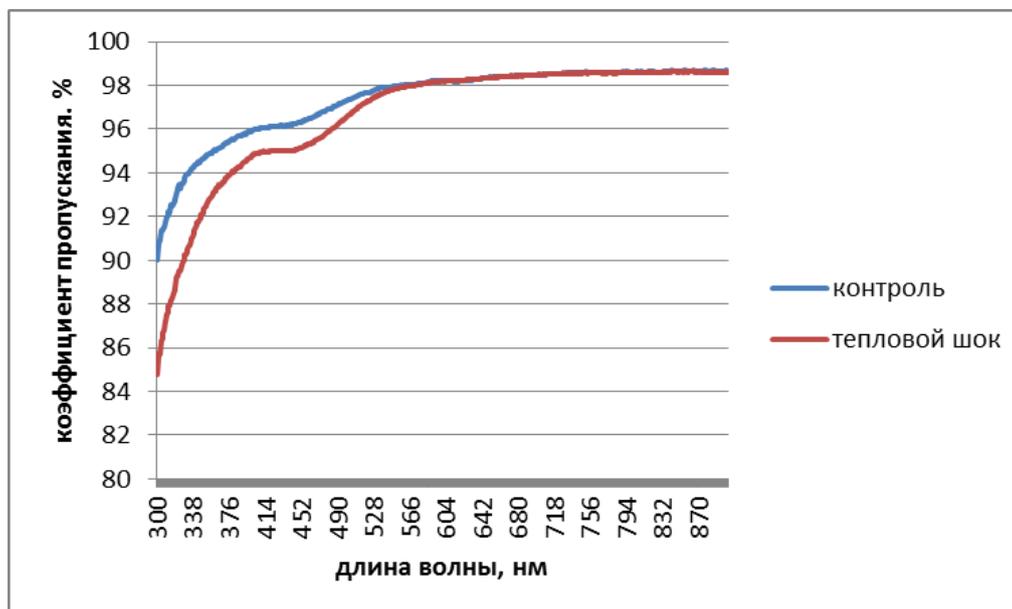


Рисунок 21 – Влияние теплового шока на спектры пропускания водных вытяжек листьев яблони сорта Гала (температура +50°C, 0,5ч, освещение 9000 лк, 2013-2016гг.)

- наблюдаемые различия между вариантами «контроль», «тепловой шок», статистически значимы при уровне значимости  $p_{0,05}$  (рассчитанное значение  $t$ -критерия Стьюдента (5,1) превосходит критическое (1,96))

При этом, как ранее отмечалось на основании полевых и лабораторных исследований, сорт Антоновка обыкновенная существенно уступает по устойчивости к гипертермии сорту Гала. Аналогичная закономерность отмечена и при изучении других генотипов яблони.

Для того чтобы выразить различия между кривыми пропускания контрольного и опытного вариантов в математической форме был использован показатель расстояния в многомерном пространстве – квадраты евклидовых расстояний между взятыми попарно с шагом 1 нм значениями коэффициентов пропускания соответствующих вариантов опыта (таблица 48).

Таблица 48 – Влияние обезвоживания и теплового шока на спектры пропускания водных вытяжек исходных форм яблони

Сорт	Евклидово расстояние между кривыми пропускания водных вытяжек контрольного и опытного вариантов, усл. ед.	
	моделирование обезвоживания, 4 ч, 25 °С	моделирование теплового шока, 30 мин, 50 °С
Антоновка обыкновенная	244	129
Гала	61	32
Былина	35	80
Имант	92	112

Как видно из таблицы 48, наблюдались значительные различия по указанному показателю у изученных форм. При этом распределение генотипов по степени устойчивости на основе спектральных характеристик листьев, как правило, совпадало с данными, полученными при лабораторном изучении особенностей водного обмена и полевой оценкой.

Таким образом, в результате проведенных исследований показана возможность использования для количественной оценки устойчивости растений к обезвоживанию и перегреву оптических методов, основанных на анализе спектров отражения и пропускания листьев и их водных вытяжек.

Дальнейшие исследования в этом направлении будут способствовать созданию неструктивных надежных и относительно несложных методик по выделению наиболее ценных в этом отношении генотипов.

#### **4.2 Наследование жаро- и засухоустойчивости гибридным потомством яблони**

Проведенный анализ отечественных и зарубежных литературных источников свидетельствует о крайней ограниченности сведений по проблеме наследования высокого уровня жаро- и засухоустойчивости гибридным потомством у плодовых растений. По-видимому, одной из наиболее вероятных причин этого является отсутствие надежных и несложных методов, позволяющих в короткий срок проводить оценку большого количества генотипов и необходимостью выбора из ряда используемых показателей наиболее информативных.

Значительно ускорить селекционный процесс при оценке гибридного фонда по засухоустойчивости возможно, отбирая устойчивые формы в раннем (двух-, трехлетнем) возрасте. Проведенные исследования позволили выявить взаимосвязь между значениями показателей водоудерживающей способности и степени восстановления оводненности в разновозрастных насаждениях (в питомнике – возраст растений 2 года; в генетической коллекции яблони – возраст растений 15-16 лет; подвой 54-118). Установлено, что показатели водного режима изученных генотипов слабо зависели от возраста растения. Их значения, как правило, были близки, отклонения по вариантам опыта для каждого генотипа составляли 0,1-7,7% при оценке водоудерживающей способности и 0,8-47,4% при оценке степени восстановления оводненности. Проведенный дисперсионный анализ показал превышение критического значения F-критерия над фактическим при 99-

процентном уровне значимости при оценке вариантов опыта как по водоудерживающей способности, так и степени восстановления оводненности после выветривания и теплового шока:

$0,97 < 8,09$  – потеря воды после выветривания (ПВ),

$0,79 < 8,09$  – степень восстановления оводненности после выветривания (СВО),

$0,74 < 8,09$  – потеря воды после теплового шока,

$0,75 < 8,09$  – степень восстановления оводненности после теплового шока).

Данный факт с большой вероятностью подтверждает отсутствие статистически достоверных различий между вариантами опыта различного возраста.

Выявленная тесная зависимость между показателями водного режима яблони в раннем и плодоносящем возрасте свидетельствует о перспективности оценки засухоустойчивости гибридных сеянцев в селекционном питомнике, до вступления растений в репродуктивный период (таблица 49).

Как видно из данных, представленных в таблице 49 значения коэффициентов корреляции между показателями водного режима двухлетних и плодоносящих растений составляли  $0,87 - 0,97$  и подтверждались статистически. Таким образом, проведенные исследования свидетельствуют об относительно тесной взаимосвязи между значениями показателей водоудерживающей способности и степени восстановления оводненности в ювенильном и репродуктивном периоде у яблони и возможности оценки водного статуса растений в раннем возрасте.

Таблица 49 – Матрица корреляций между показателями водного режима сортов и форм яблони в зависимости от возраста растений (питомник – 2 года; сад – 15-16 лет; подвой 54-118)

ПВ, %, выветривание, сад	СВО, %, выветривание, сад	ПВ, %, тепловой шок, сад	СВО, %, тепловой шок, сад	
ПВ, %, выветривание, питомник	<b>0,97*</b>			
СВО, %, выветривание, питомник	-0,77	<b>0,89*</b>		
ПВ, %, тепловой шок, питомник	0,74	-0,55	<b>0,91*</b>	
СВО, %, тепловой шок, питомник	-0,56	0,54	-0,68	<b>0,87*</b>

\*- значения достоверны при уровне значимости 0,01 ( $p_{0,01} - 0,71$ )

Проведенная оценка компонентов водного режима (оводненность листьев на фоне естественной засухи, потеря воды, степень восстановления оводненности при высушивании, потеря воды и степень восстановления оводненности после теплового шока) у гибридных сеянцев яблони позволила выявить некоторые закономерности наследования этих признаков. В результате проведенных исследований выявлены существенные различия между гибридными комбинациями по выходу гибридных сеянцев с высокой водоудерживающей способностью (таблица 50).

Как следует из данных, представленных в таблице 50, максимальным выходом сеянцев с высокой водоудерживающей способностью после моделирования засухи характеризовались гибридные семьи Казачка кубанская х Кандиль орловский (38,1%), Казачка кубанская х Имант (33,3%).

Таблица 50 – Водоудерживающая способность гибридных семян яблони при высушивании (9000лк, +22°C, 2ч, 2013-2016гг.)

♀ ♂	Количество устойчивых семян с потерей не более 21% воды, %		Среднее по сорту
	Казачка кубанская	Скала	
Былина	14,3	0	7,2
Кандиль орловский	38,1	19,0	28,6
Имант	33,3	4,8	19,1
Ковровое	4,8	5,0	4,9
среднее по сорту	22,6	7,2	-
НСР <sub>0,05</sub>	0,86		

Относительно много таких семян (19,0%) было в гибридной комбинации Скала x Кандиль орловский. В остальных семьях выявлено от 0 до 14,3% аналогичных гибридов, при этом минимальная водоудерживающая способность отмечена в комбинации Скала x Былина, где все гибриды теряли при высушивании более 24,8% имеющейся в листьях воды.

Существенными были различия между комбинациями и по количеству семян с высокой способностью восстанавливать потерянную при высушивании воду. Наиболее высоким он был в гибридных семьях Казачка кубанская x Былина, Казачка кубанская x Кандиль орловский, Скала x Имант, где от 76,1 до 95,2% гибридов полностью восстанавливали потерянную воду. Несколько меньше генотипов с аналогичной способностью к насыщению отмечено в гибридной комбинации Скала x Кандиль орловский (61,9%). Семьи Казачка кубанская x Ковровое, Казачка кубанская x Имант, Скала x Былина характеризуются меньшей способностью восстанавливать оводненность – там выделено лишь от 9,5 до 14,3% гибридов, полностью восстанавливающих тургор при насыщении.

Моделирование теплового шока привело к более сильной потере воды – в среднем по всем изученным генотипам 49,5% от общего ее содержания, тогда как при выветривании этот показатель составлял 32,2%. Выявлены существенные различия по этому показателю между изученными гибридными сеянцами и комбинациями (таблица 51).

Таблица 51 – Водоудерживающая способность гибридных сеянцев яблони после теплового шока (9000лк, +50°C, 0,5ч, 2013-2016гг.)

♀ ♂	Количество устойчивых сеянцев с потерей не более 35% воды, %		Среднее по сорту
	Казачка кубанская	Скала	
Былина	9,5	0	4,8
Кандиль орловский	57,1	0	28,6
Имант	0	14,3	7,2
Ковровое	4,8	0	2,4
среднее по сорту	17,9	3,6	-
НСР <sub>0,05</sub>	0,79		

Как следует из данных, представленных в таблице 51, наибольшим был выход гибридов, устойчивых к тепловому шоку в комбинации скрещивания Казачка кубанская x Кандиль орловский, где 57,1% из них потеряли менее 35% от общего количества воды. Гибридные семьи Скала x Имант, Казачка кубанская x Былина, Казачка кубанская x Ковровое существенно уступали по этому показателю (с выходом сеянцев 4,8-14,3%). Низкой водоудерживающей способностью при гипертермии характеризовались комбинации Казачка кубанская x Имант, Скала x Кандиль орловский, Скала x Былина, Скала x Ковровое – в них не выявлено сеянцев с потерей воды менее 35%.

По выходу генотипов с высокой способностью восставливать потерянную при моделировании теплового шока воду выделялась гибридная семья Скала х Имант, где 81,0% из них полностью восстанавливали утраченную воду. Много аналогичных сеянцев отмечено и в комбинациях скрещивания Казачка кубанская х Кандиль орловский, Казачка кубанская х Былина (57,1-76,2%). Несколько меньше их было в семьях Скала х Кандиль орловский, Скала х Былина, Скала х Ковровое (4,8-38,1%). В гибридных комбинациях Казачка кубанская х Ковровое и Казачка кубанская х Имант таких сеянцев не выявлено.

Показатель оводненности тканей также существенно варьировал в зависимости от исходных родительских форм, среднее его значение составило 59,1% (таблица 52).

Таблица 52 – Оводненность листьев на фоне естественной засухи гибридных сеянцев яблони (средние значения, 2013-2016гг.)

Комбинация скрещивания	Среднее по комбинации содержание воды в листьях, %	Выход сеянцев с оводненностью тканей более 60%, %
Скала х Былина	57,1	14,5
Скала х Кандиль орловский	62,8	90,5
Скала х Имант	59,0	28,5
Скала х Ковровое	58,4	6,1
Казачка кубанская х Былина	60,0	47,6
Казачка кубанская х Кандиль орловский	59,1	38,0
Казачка кубанская х Имант	57,6	14,3
Казачка кубанская х Ковровое	58,8	33,3
НСР <sub>0,05</sub>	0,9	1,3

Максимальным был этот показатель в гибридной комбинации Скала х Кандиль орловский (62,8%), минимальным (57,1%) – в комбинации Скала х Былина. По выходу сеянцев с оводненностью тканей более 60% также выделялась комбинация скрещивания Скала х Кандиль орловский, где отмечено более 90% таких сеянцев. Сравнительно много (28,5-47,6%) таких генотипов выщеплялось и в гибридных семьях Казачка кубанская х Былина, Казачка кубанская х Кандиль орловский, Казачка кубанская х Ковровое, Скала х Имант.

Для распределения изученных сеянцев по степени жаро- и засухоустойчивости было проведено их ранжирование по пяти изученным показателям водного режима, как было указано выше при оценке исходных форм яблони. Первый ранг присваивался объекту с предпочтительной степенью выраженности качества, т.е. минимальным процентом потери воды, максимальной оводненностью тканей и степенью восстановления оводненности. Рассчитанная сумма рангов позволила провести ранжировку гибридных сеянцев в порядке убывания засухоустойчивости и выделить генотипы с оптимальным сочетанием всех изученных показателей водного режима: 11-8, 11-12, 11-5, 11-4, 11-7, 11-9 (Казачка кубанская х Кандиль орловский), 7-4, 7-6 (Скала х Кандиль орловский), 10-5 (Казачка кубанская х Былина), 9-17 (Скала х Имант).

Выявлены сравнительно тесные и статистически достоверные корреляционные зависимости предложенного показателя с отдельными вариационными рядами характеристик водного режима (таблица 53).

Из данных, представленных в таблице 53, результаты ранжирования достаточно близки к оценкам по каждой из изученных характеристик водного обмена и, следовательно, позволяют относительно объективно распределить сеянцы по убыванию общей засухоустойчивости.

Таблица 53 – Матрица корреляций между показателями водного режима гибридных сеянцев яблони

	Потеря воды после высушивания, %	Степень восстановления оводненности после высушивания, %	Потеря воды после теплового шока, %	Степень восстановления оводненности после теплового шока, %	Оводненность тканей листа, %
Потеря воды после высушивания, %	1				
Степень восстановления оводненности после высушивания, %	0,49	1			
Потеря воды после теплового шока, %	0,61	0,56	1		
Степень восстановления оводненности после теплового шока, %	0,39	0,69	0,72	1	
Оводненность тканей листа, %	0,36	0,39	0,30	0,35	1
Ранг объекта	0,75	0,81	0,83	0,82	0,63

*критическое значение коэффициента ранговой корреляции Спирмена при  $p_{0,05} = 0,16$*

*критическое значение коэффициента ранговой корреляции Спирмена при  $p_{0,01} = 0,21$*

Максимальным выходом гибридов с высоким рангом характеризовались гибридные семьи Казачка кубанская х Кандиль орловский, Казачка кубанская х Былина, Скала х Имант, где значения среднего по комбинации ранга составили от 247 до 308 (таблица 54).

Таблица 54 – Средний по комбинации скрещивания ранг гибридных семян яблони по жаро- и засухоустойчивости в зависимости от исходных родительских форм, 2013-2016гг.)

♀ ♂	Казачка кубанская	Скала
Былина	285	645
Кандиль орловский	247	346
Имант	558	308
Ковровое	464	513

Низкими рангами, а, следовательно, и недостаточной степенью засухоустойчивости характеризовались гибридные семена из семей Скала х Былина, Казачка кубанская х Имант, Скала х Ковровое (513-645).

Для оценки донорских способностей исходных форм было проведено изучение их комбинационной способности по засухоустойчивости. При этом в качестве интегрального критерия устойчивости генотипа к недостатку влаги и гипертермии использовался его ранг, рассчитанный с учетом водоудерживающей способности листьев при моделировании засухи и теплового шока, степень восстановления оводненности при моделировании засухи и теплового шока, оводненность тканей листа на фоне естественной засухи. Результаты дисперсионного анализа полученных данных свидетельствуют о существенности и статистической достоверности различий между изученными гибридными комбинациями, т.к. фактическое значение критерия Фишера (16,3) значительно превысило теоретическое (2,50) при 99-процентной вероятности.

Выявленное преобладание среднего квадрата специфической комбинационной способности (СКС), по сравнению со средним квадратом общей комбинационной способности (ОКС), свидетельствует о преобладании

неаддитивных генных взаимодействий (эпистаз, доминирование, сверхдоминирование) и большей вероятности отбора генотипов с желательными признаками в комбинациях скрещивания с высокой СКС.

Вместе с тем аддитивное генное взаимодействие также имело место а неаддитивная вариация дисперсии по отцовским формам более чем в два раза превосходила аналогичный показатель у материнских сортов. В этой связи не исключается и вероятность выделения засухоустойчивых генотипов в комбинациях скрещивания с высокой ОКС, особенно в потомствах отцовских форм (таблица 55).

Таблица 55 – Комбинационная способность исходных форм яблони по жаро- и засухоустойчивости на основе ранговой оценки гибридных семян (2013-2016гг.)

♀ ♂	Эффекты СКС*		Эффекты ОКС*
	Казачка кубанская	Скала	
Былина	0,890	-0,890	-0,269
Кандиль орловский	0,104	-0,104	0,750
Имант	-0,664	0,664	0,209
Ковровое	0,330	-0,330	-0,690
-	Эффекты ОКС*		-
	0,194	-0,194	

\*различия достоверны при уровне значимости  $p_{0,01}$

Наибольший интерес для селекции на засухоустойчивость представляют гибридные семьи с высокой положительной СКС – Казачка кубанская х Былина (0,890), Скала х Имант (0,664), Казачка кубанская х Ковровое (0,330). Несколько ниже был показатель СКС в гибридной семье Казачка кубанская х Кандиль орловский – 0,104.

Менее перспективны в этом отношении комбинации скрещивания с низкими отрицательными значениями СКС Скала х Былина, Казачка кубанская х Имант, Скала х Ковровое.

Среди изученных отцовских генотипов высокими положительными эффектами ОКС по анализируемому признаку обладали сорта Кандиль орловский (0,750) и Имант (0,209). Менее перспективны в селекции на засухоустойчивость сорта Ковровое и Былина – эффект ОКС в этих случаях имел низкие отрицательные значения (-0,690 и -0,269, соответственно). Из материнских форм по указанному показателю необходимо отметить сорт Казачка кубанская, значение ОКС у которого составило 0,194. Отрицательным значением общей комбинационной способности по засухоустойчивости характеризовался сорт Скала.

Отмечено, что в комбинациях скрещивания с высокой СКС или в потомствах родителей с высокой ОКС, как правило, наблюдался и максимальный выход устойчивых сеянцев.

В селекции на засухоустойчивость зерновых культур широко используется метод ранней ее диагностики на семенах и проростках, основанный на выявленной тесной взаимосвязи между степенью полевой устойчивости генотипа к засухе и осмотическими показателями проростков (Олейникова, Осипов, 1976; Удовенко, 1988).

В работах, проведенных на плодовых культурах, данный метод также использовался при оценке их устойчивости к засолению и загрязнению почвы тяжелыми металлами (Леонченко и др., 2007; Кузнецова, 2008). В этой связи для оценки генетического потенциала материнского растения по устойчивости к абиотическим стрессорам проведено изучение степени прорастания семян и скорости роста первичного корешка яблони на осмотически активной среде. Селективным агентом для моделирования осмотического стресса служил 10% и 15% раствор полиэтиленгликоля, представляющего собой непроникающее в клетку осмотически активное вещество. Семена проращивались при

постоянной температуре +20°C в чашках Петри. Для каждого варианта объем выборки составлял 50 семян в 2-кратной повторности. Семена проращивали на фильтровальной бумаге в контрольном варианте смоченной дистиллированной водой, в опытных – раствором полиэтиленгликоля. Учеты проводили через 3 и 7 суток, учитывали число проросших семян, длину корешков, изменение массы проростков. Влияние высокоосмотического раствора существенно снизило прорастаемость семян. В среднем в дистиллированной воде проросло 87,2% семян, в 10% растворе полиэтиленгликоля – 74,2% от контроля, в 15% – 66,2%. Наиболее чувствительны к указанному стрессору были сорта и формы Богатырь, 20-88, Антоновка обыкновенная (23,9-38,5% от контроля проросших семян). Менее сказалось воздействие осмотического стресса на формах Алтайское нарядное, китайка 57-3, Алые паруса, Таежное, Кандиль орловский, у которых проросло более 80% семян от контроля (таблица 56).

Таблица 56 – Влияние полиэтиленгликоля (ПЭГ) на прорастаемость семян и длину корешков проростков у сортов и форм яблони, 7 суток

Сорт, форма	общая длина корешков в % от контроля, 15% раствор ПЭГ	количество проросших семян, в % от общего количества, контроль	количество проросших семян, в % от контроля, 15% раствор ПЭГ
1	2	3	4
Антоновка обыкновенная	2,4±0,3	52,0±1,2	38,5±0,6
Богатырь	12,8±0,4	67,0±0,9	23,9±0,8
Алтайское нарядное	15,4±0,3	88,0±1,2	86,4±1,2

Продолжение таблицы 56

1	2	3	4
Уральское наливное	15,5±0,1	78,0±0,9	46,2±0,8
Алтайское багряное	15,7±0,2	92,0±0,6	76,1±0,2
отборная форма 20-88	15,8±0,2	69,0 ±1,0	37,7±0,3
Алые паруса	16,5±0,3	92,0±1,0	87,0±1,2
элитная форма 17-20	18,8±0,4	74,0±2,3	70,3±1,7
Жигулевское	22,4±0,2	79,0±1,7	68,4±1,6
Таежное	22,8±0,4	96,0±0,9	95,8±0,4
Кандиль орловский	23,1±0,2	94,0±2,3	97,9±0,7
Керр	24,9±0,6	83,0±1,7	53,0±1,6
колонна 3-19	27,3±0,6	78,0±1,2	64,1±0,5
Китайка 57-3	34,6±2,0	56,0±0,9	82,1±2,3

Степень негативного влияния полиэтиленгликоля на скорость роста первичного корешка также существенно варьировала в зависимости от генотипа и концентрации реагента. В варианте опыта с 10% раствором средняя по сортам суммарная длина первичных корешков составила 42,8% от контроля. 15%-я концентрация полиэтиленгликоля вызывала более значительное ингибирование ростовых процессов – в среднем по изученным формам этот показатель составил 19,1% от контроля.

По скорости роста корешков в 15% растворе полиэтиленгликоля выделялись сорта и формы китайка 57-3, колонна 3-19, Керр, Кандиль орловский, Таежное, Жигулевское, суммарная длина корешков у которых колебалась от 22,4 до 34,6% от контроля. У сортов Антоновка обыкновенная, Богатырь, Алтайское нарядное, Уральское наливное, Алтайское багряное,

отборной формы 20-88 отмечалось более резкое снижение интенсивности роста корешков (2,4-15,7% от контроля).

При анализе изменения массы семян в процессе прорастания не отмечено каких-либо взаимосвязей динамики этого показателя со скоростью и степенью прорастания семян, генотипом или вариантом опыта. Также не выявлено корреляционных зависимостей показателей прорастаемости семян и скорости роста корешков в присутствии осмотического агента с полевой засухоустойчивостью (коэффициенты корреляции составили 0,18 и 0,24 соответственно).

Принимая во внимание возможность несовпадения генотипической и фенотипической оценок исходных форм, полученные результаты представляются вполне закономерными. На плодовых культурах, обладающих высокой степенью гетерозиготности, скорость прорастания семян в осмотических растворах, вероятно, в большей степени характеризует донорские свойства исходной материнской формы, чем устойчивость самого генотипа. Так, сорт Кандиль орловский, имея высокую устойчивость семян к осмотическому стрессу, одновременно характеризуется высокой ОКС по комплексу показателей водного режима, что было показано ранее. В этой связи необходимо продолжение исследований в этом направлении и экспериментальному выявлению зависимостей между осмотическими показателями проростков и донорскими способностями исходных форм по засухоустойчивости.

Таким образом, использование метода ранжирования позволило провести интегральную оценку засухо- и жароустойчивости гибридных сеянцев яблони и распределить их по степени убывания указанного признака. Данная методика может применяться в селекционной практике для ускорения оценки гибридного фонда и выделения ценных генотипов и комбинаций скрещивания. В результате проведенных исследований выявлено преобладающее влияние на формирование признака засухоустойчивости

неаддитивных взаимодействий генов при существенном вкладе аддитивных эффектов. В потомстве некоторых гибридных семей выщеплялось небольшое количество генотипов с отдельными показателями водного режима или их комплексом, значительно превосходящие родительские, что свидетельствует о перспективности дальнейшей селекции на этот признак.

Максимальный выход устойчивых генотипов отмечен в потомствах сортов Казачка кубанская, Кандиль орловский, Имант, что позволяет использовать их как доноры засухоустойчивости. Выделены перспективные для селекционного использования комбинации скрещивания – Казачка кубанская x Былина, Скала x Имант, Казачка кубанская x Ковровое и источники – 11-8, 11-12, 11-5, 11-4, 11-7, 11-9 (Казачка кубанская x Кандиль орловский), 7-4, 7-6 (Скала x Кандиль орловский), 10-5 (Казачка кубанская x Былина), 9-17 (Скала x Имант) и др.

## **5 ПОТЕНЦИАЛ УСТОЙЧИВОСТИ ПЛОДОВЫХ КУЛЬТУР К ЗАСОЛЕНИЮ**

### **5.1 Генетико-селекционная оценка родительских форм по солеустойчивости**

Серьезной проблемой для мирового сельского хозяйства, особенно в регионах с недостаточным увлажнением, где получение высоких урожаев трудноосуществимо без развития систем орошения является засоление почв. Так, из около 230 миллионов гектаров орошаемых земель в мире 45 миллионов (19,5 %) подвержены засолению. До 1,5 млн. гектаров орошаемых земель ежегодно исключается из производства в результате засоления, и лишь половина этих площадей возвращается в сельскохозяйственный оборот ([www.fao.org](http://www.fao.org)). По сходным оценкам группы экспертов Комитета по всемирной продовольственной безопасности (ГЭВУ, 2015) из-за засоления, вызванного ненадлежащими методами орошения, ежегодно теряется от 0,25 до 1,5 млн. гектаров орошаемых земель.

Исследования, проведенные в лабораторных условиях по оценке скорости и степени выцветания хлорофилла и повреждению листовой пластинки позволили выявить существенные различия по уровню устойчивости к засолению сортов и форм яблони. Первые признаки повреждения листовых пластинок в виде хлорозов появлялись у менее устойчивых форм на вторые сутки опыта. Начинаясь с периферической части листа постепенно хлорозы распространялись на всю листовую пластинку, местами переходя в некрозы. Через пять суток степень повреждения изученных генотипов колебалась от 0 (Якутская) до 4,3 баллов (Анис полосатый). Высокой устойчивостью характеризовались также формы: яблоня замечательная, Пурпуровое ЦГЛ, яблоня флорентийская, яблоня пурпуровая,

Делишес спур, Флагман, которые имели незначительные повреждения, не превышающие 0,5 балла (таблица 57).

Таблица 57 – Степень повреждения побегов различных форм яблони в 0,07М растворе хлорида натрия (5 суток, 2013-2016гг.)

Повреждения, балл			
0-0,5	0,6-1,5	1,6-2,5	Более 2,6
Якутская я. замечательная ( <i>M. spectabilis</i> ) Пурпуровое ЦГЛ я. флорентийская ( <i>M. florentina</i> ) я. пурпуровая ( <i>M. purpurea</i> ) Делишес спур Флагман	Болотовское Серебряное копытце Аленушкино Гранни Смит Коваленковское Солнце Кубани Фрегат отборная форма 20-88 ( <i>M. sieboldii</i> x <i>M. domestica</i> ) Красуля Имант Уральское наливное колонна 10-16 я. Саржента ( <i>M.</i> <i>sargentii</i> ) Белорусское малиновое Казачка кубанская Пасхальное Гала Персиковое	отборная форма 20-31 ( <i>M. sieboldii</i> x <i>M. domestica</i> ) я. робуста ( <i>M. robusta</i> ) Колонна 64-30 Коричное полосатое Орловское полосатое Антоновка обыкновенная Зарница Скала Память есаула	Красная гроздь Jay Darling клоновый подвой 54-118 Краса степи колонна 8-12 Пивденне Топаз я. вишнеплодная ( <i>M. cerasifera</i> ) я. ринго ( <i>M. ringo</i> ) Ковровое Мелба Ренет Черненко Мартовское Нимфа Талисман Красная гроздь Бреберн Анис полосатый

Относительно высокая устойчивость отмечена и у сортов и форм 20-88, Аленушкино, Белорусское малиновое, Болотовское, Гала, Гранни Смит, Имант, Казачка кубанская, Коваленковское, колонна 10-16, Красуля,

Уральское наливное, Пасхальное, Персиковое, Серебряное копытце, Солнце Кубани, Фрегат, я. Саржента (*M. sargentii*). При 0,07М концентрации раствора хлорида натрия повреждения этих генотипов не превышали 1,5 балла. Сорты и формы Краса степи, колонна 8-12, Пивденне, Топаз, яблоня вишнеплодная, яблоня ринго, Ковровое, Мелба, Ренет Черненко, Мартовское, Нимфа, Талисман, Красная гроздь, Бреберн, Анис полосатый характеризовались низкой устойчивостью к воздействию хлорида натрия – их повреждения превышали 3,0 балла.

Использование более высокой концентрации стрессорного агента (0,1М) или увеличение продолжительности опыта приводило к более сильным повреждениям, однако, как правило, не изменяло ранжирование генотипов по группам устойчивости.

Как известно, при диагностике солеустойчивости растений по скорости и степени выцветания хлорофилла и повреждению листовой пластинки используются однолетние побеги с листьями (Строгонов, 1970). В исследованиях проведенных нами ранее (Савельев, Юшков и др., 2011) установлено наличие зависимости между степенью повреждения листовых пластинок на отделенных от растения побегах и на целых растениях (коэффициент корреляции  $r = 0,93$ ). Этот факт подтверждает возможность оценки солеустойчивости плодовых культур на срезанных частях растения (таблица 58).

Таблица 58 – Сравнительная оценка повреждения побегов и растений яблони 0,4% раствором хлорида натрия (Савельев, Юшков и др., 2011)

Сорт, форма	Побеги, 0,4% раствор NaCl, средний балл повреждения		Двухлетние растения, (подвой 54-118), 0,4% раствор NaCl, средний балл повреждения	
	3 суток	5 суток	3 суток	5 суток
1	2	3	4	5
Скала	2,2±0,1	4,0±0,2	1,5±0,1	2,5±0,1
Орловское полосатое	2,0±0,1	4,3±0,1	2,3±0,1	4,5±0,1

1	2	3	4	5
Коричное полосатое	2,0±0,1	4,0±0,3	3,0±0,2	4,5±0,1
Кандиль Никитина	2,5±0,1	4,5±0,1	2,0±0,1	3,5±0,1
Антоновка обыкновенная	2,0±0,2	3,0±0,1	2,0±0,1	3,0±0,11
Мартовское	4,0±0,2	4,5±0,0	3,5±0,1	4,5±0,1
Успенское	3,5±0,2	4,5±0,1	2,5±0,1	3,2±0,1
Синап орловский	1,7±0,2	4,0±0,1	2,0±0,2	4,5±0,1
Мелба	3,5±0,1	5,0±0,0	3,2±0,2	4,5±0,1
Клоновый подвой 54-118	1,8±0,1	3,8±0,1	2,0±0,1	4,0±0,1

В исследованиях по оценке устойчивости садовых культур к засолению, как правило, используются облиственные побеги взрослых плодоносящих растений (Кириллов, 2008; Кузнецова, 2008; Савельева, 2008, 2015; Пимкин, 2013). При изучении гибридного фонда по данному признаку представляет интерес диагностика сеянцев и отбор ценных генотипов в раннем возрасте. Проведенные исследования позволили выявить взаимосвязь между степенью повреждения ряда сортов и форм яблони в питомнике (двухлетние растения на клоновом подвое 54-118) и коллекционных насаждениях (возраст растений 15-16 лет, подвой 54-118). Установлено, что степень повреждения изученных форм яблони определялась особенностями генотипа и мало зависела от возраста растения (рисунок 22). Проведенный дисперсионный анализ показал превышение критического значения F-критерия над фактическим как при 99-процентном ( $0,14 < 7,31$ ), так и при 95-процентном уровне значимости ( $0,14 < 4,08$ ), что подтверждает отсутствие достоверных различий между вариантами «питомник» и «сад». Выявлена тесная корреляционная взаимосвязь между солеустойчивостью яблони в раннем и плодоносящем

возрасте (коэффициент корреляции 0,88). Данный факт свидетельствует о возможности диагностики солеустойчивости яблони в селекционном питомнике, до вступления сеянцев в репродуктивный период.

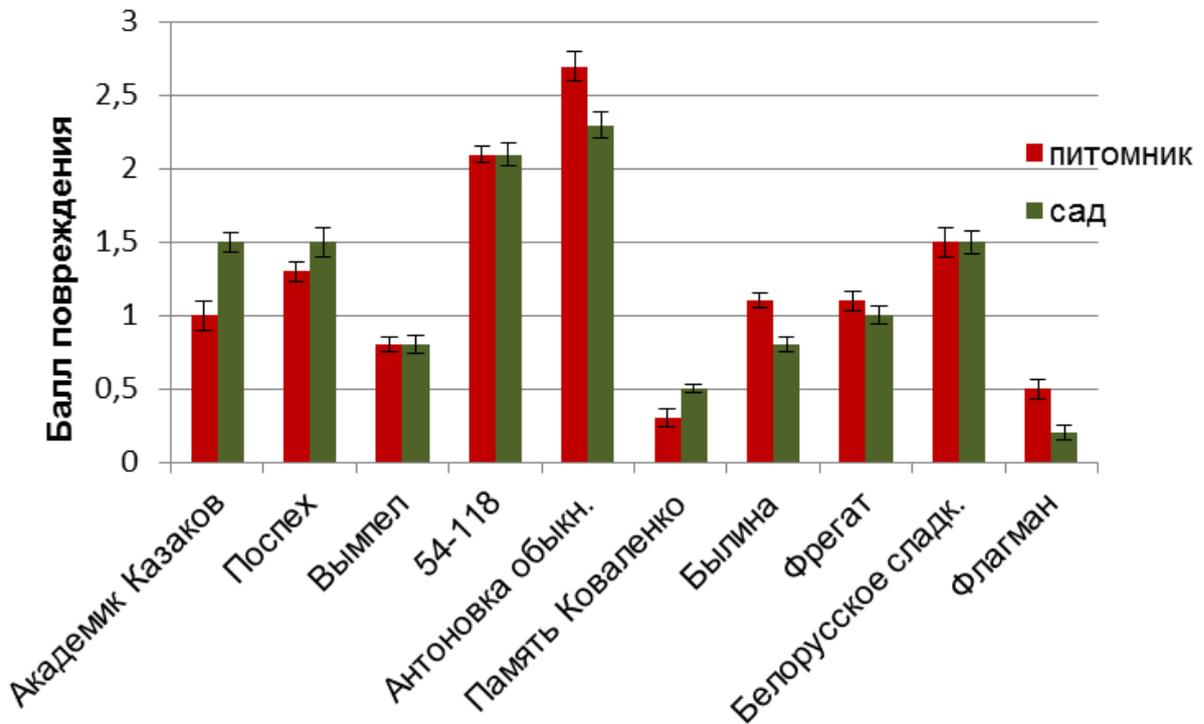


Рисунок 22 - Степень повреждения сортов и форм яблони в растворе хлорида натрия в зависимости от возраста растений (0,1М, 72 часа, возраст растений: питомник – 2 года; сад – 15-16 лет)

При диагностике гибридных сеянцев по солеустойчивости в раннем возрасте серьезной проблемой является отсутствие необходимого количества растительного материала (побегов) для закладки опыта в необходимом числе повторностей. В наших исследованиях при оценке гибридных генотипов однолетние побеги были заменены листовыми пластинками. Для подтверждения корректности такой замены проведена сравнительная оценка повреждения побегов и листьев яблони раствором хлорида натрия. Учет проводили по балльной шкале после 3 и 5 суток выдерживания побегов и листьев в 0,07 и 0,1М растворах хлорида натрия (таблица 59). Контролем служили побеги и листовые пластинки растений, культивируемые в дистиллированной воде.

Таблица 59 – Сравнительная оценка повреждения побегов и листовых пластинок яблони раствором хлорида натрия (3 суток, средний балл повреждения, 2013-2016гг.)

Сорт, форма	Побеги, балл повреждения		Листья, балл повреждения	
	концентрация		концентрация	
	0,07М	0,1М	0,07М	0,1М
Былина	0,3	0,4	0,0	0,1
Академик Казаков	0,3	0,8	0,4	2,2
Благовест	0,4	0,8	0,1	0,3
Красуля	0,4	1,1	0,5	1,1
Флагман	0,4	0,9	0,5	1,0
Чародейка	0,5	0,9	0,1	1,3
Фрегат	0,9	1,2	1,4	1,8
Вымпел	1,0	1,9	0,4	0,5
Свежесть	1,2	2,8	0,9	1,1
Гала	1,4	2,0	3,0	3,1
Антоновка обыкновенная	2,3	2,8	2,3	3,2
Бреберн	3,1	3,6	3,6	4,2
НСР <sub>0,05</sub>	0,58	0,78	0,75	0,82

Как следует из данных, представленных в таблице 59 через 3 суток опыта минимальные повреждения (не более 0,5 балла), в двух вариантах опыта отмечены у сорта Былина. Относительно высокую устойчивость с повреждением до 1 балла показали сорта Благовест (рисунок 23) и Флагман. Несколько сильнее повреждался листовой аппарат у сортов Академик Казаков, Красуля, Чародейка, Фрегат (0,8-1,8 балла в 1М растворе).



Рисунок 23 - Повреждение листовых пластинок сортов яблони Антоновка обыкновенная (слева) и Благовест в 0,07М растворе хлорида натрия (3 суток)

Наиболее сильно пострадали листья и побеги у сортов Антоновка обыкновенная (2,8-3,2 балла в 1М растворе) и Бреберн (3,1-4,2 балла в 1М растворе). Остальные изученные генотипы занимали промежуточное положение. Следует отметить, что в контрольных вариантах (дистиллированная вода), как у побегов, так и у отделенных листовых пластинок повреждений не зафиксировано. Высокие и достоверные коэффициенты корреляции (0,89 в растворе концентрацией 0,07М; 0,71 в растворе концентрацией 0,1М, при  $P < 0,01$ ) между степенью повреждения целых побегов и отдельных листьев свидетельствуют о возможности использования в экспериментах по изучению солеустойчивости гибридных сеянцев листовых пластинок вместо однолетних побегов. Это снижает количество необходимого растительного материала и трудоемкость работ.

### 5.1.1 Солеустойчивость исходных форм в зависимости от различных типов засоления

Содержание в почве анионов определяет тип засоления: хлоридное, сульфатное, хлоридно-сульфатное, сульфатно-хлоридное, карбонатное (Полевой, 1989). Наиболее токсичными солями являются хлориды ( $\text{NaCl}$ ,  $\text{CaCl}_2$ ,  $\text{MgCl}_2$ ), сульфаты ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{MgSO}_4$ ), карбонаты ( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ,  $\text{NaHCO}_3$ ) и нитраты ( $\text{NaNO}_3$ ,  $\text{KNO}_3$ ) (Муха и др., 2004). Из катионов в таких почвах чаще всего встречается натрий (поваренная соль ( $\text{NaCl}$ ), сода ( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ), глауберова соль ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ )), но известны также карбонатно-магниевое (кальциевое) и хлоридно-магниевое (кальциевое) засоление. При этом растения проявляют чувствительность к более растворимым солям (сульфат, бикарбонат, хлорид натрия, хлорид магния) (Ковда, 1966; Рубин, 1979; Полевой, 1989; Bischoff, Werner, 1999).

Для изучения влияния различных типов засоления на плодовые растения использовали растворы солей хлорида калия, хлорида натрия, сульфата натрия, хлорида кальция, гидрокарбоната натрия в изоосмотических концентрациях, соответствующих 0,1М концентрации раствора хлорида натрия и осмотическому давлению около 3,3 атм. (рисунок 24). Таким образом, различия в степени повреждения отдельного генотипа в каждом из вариантов были обусловлены токсическим действием раствора соли, влияние же осмотического компонента солевого стресса было нивелировано. В контрольном варианте листья растений находились в дистиллированной воде.



Рисунок 24 – Повреждение листовых пластинок сорта вишни Алмаз (слева) и  
Десертная Морозовой в 0,1М растворе хлорида натрия (3 суток)

Выявлены существенные различия по степени повреждения листовых пластинок в зависимости от генотипа и химической природы растворов (таблица 60).

Таблица 60 – Степень повреждения сортов плодовых культур растворами различных солей (3 суток, изотонические концентрации, соответствующие раствору хлорида натрия концентрацией 0,1М, 2013-2016гг.)

Сорт	Степень повреждения, средний балл				
	хлорид калия	хлорид натрия	сульфат натрия	хлорид кальция	гидро- карбонат натрия
1	2	3	4	5	6
яблоня					
Анис полосатый	4,0	4,3	4,3	4,0	4,2
Красная гроздь	4,5	4,1	4,0	4,2	4,5
Флагман	1,8	0,5	0,5	1,0	1,8
Топаз	3,5	3,2	3,0	2,8	3,5

Продолжение таблицы 60

1	2	3	4	5	6
Антоновка обыкновенная	4,5	3,5	4,3	3,8	4,8
Талисман	3,5	4,0	3,8	3,2	4,2
груша					
Феерия	3,2	2,8	2,0	2,3	2,3
Февральский сувенир	2,2	2,0	1,0	1,2	2,0
Аллегро	2,2	2	1,8	1,2	1,2
Памяти Яковлева	2,8	2,5	2,0	2,2	3,2
Августовская роса	1,8	1,5	1,8	1,2	1,2
Яковлевская	4,0	2,3	2,3	1,3	2,2
вишня					
Алмаз	2,0	0,5	1,5	0,5	3,2
Фея	1,3	1,2	2,8	2,0	2,2
Превосходная Веньяминова	2,5	2,2	3,4	0,5	3,5
Тургеневка	2,6	2,8	3,2	1,2	3,5
Десертная Морозовой	1,5	1,3	2,3	1,8	2,3
Харитоновская	1,2	1,5	2,2	0,8	2,3
НСР <sub>0,05</sub>	0,64	0,64	0,87	0,57	0,83

Наиболее сильное повреждающее действие оказал на листовые пластинки раствор гидрокарбоната натрия – через трое суток опыта средний балл повреждения составил по всем изученным генотипам 2,9 балла. Несколько слабее проявилось влияние хлорида калия, хлорида натрия, сульфата натрия – средний по генотипам балл повреждения колебался от 2,3 до 2,7 балла. Наименьшей из изученных солей токсичностью для растений характеризовался хлорид кальция, средний балл повреждения не превышал в этом случае 2,0 балла.

Различия в интенсивности повреждений растений в зависимости от химической природы и токсичности используемого реагента отмечались нами ранее в исследованиях, проведенных на яблоне (Юшков, Борзых, 2009).

Зафиксированы различия по характеру повреждения листа различными солями. Симптомы солевого отравления при действии хлорида калия, хлорида натрия, сульфата натрия, хлорида кальция первоначально наблюдались в виде хлорозов по краям листовой пластинки. Затем, расширяясь от периферии к центру и переходя в некрозы, они приобретали коричневато-бурый или светло-коричневый оттенок. Повреждающее действие гидрокарбоната натрия, прежде всего, выражалось в потемнении жилок и распространялось от центра к периферии (рисунок 25).

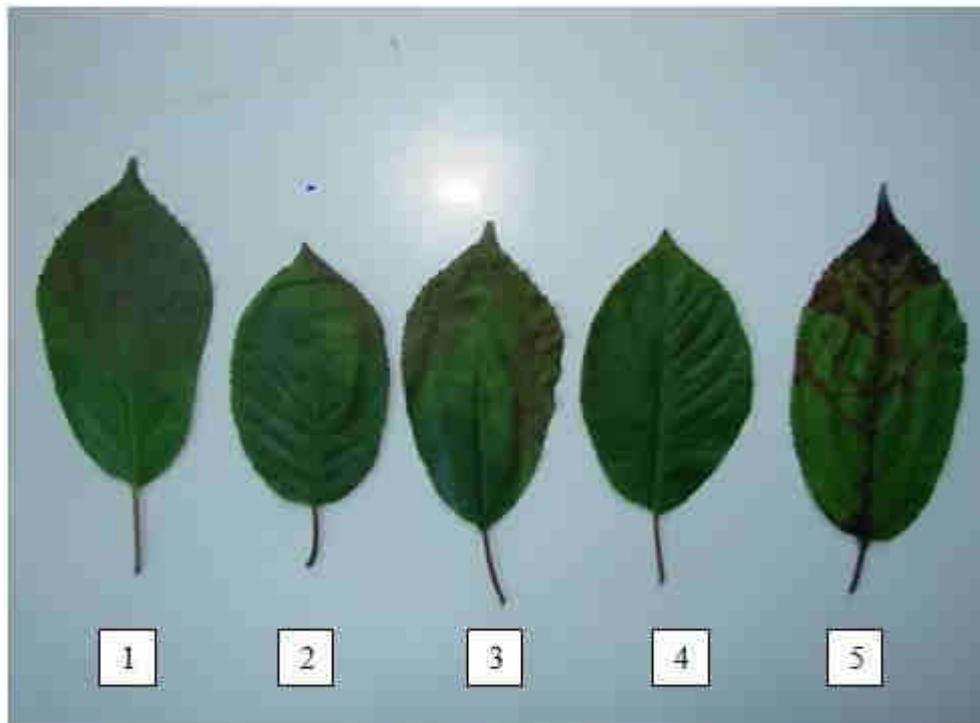


Рисунок 25 – Повреждение листовых пластинок сорта вишни Превосходная Веняминова в растворах различных солей: 1-хлорид калия; 2-хлорид натрия; 3-сульфат натрия; 4-хлорид кальция; 5-гидрокарбонат натрия (3 суток, осмоотические концентрации, соответствующие раствору хлорида натрия концентрацией 0,1М)

Выявлены также различия между изученными культурами по средней степени повреждения листовых пластинок в солевых растворах. Минимальной устойчивостью характеризовались изученные сорта яблони (средний балл

повреждения 3,4). Среди них низкая чувствительность к засолению с повреждением 0,5-1,8 балла в зависимости от реагента отмечена у сорта Флагман. Листовые пластинки сортов Топаз и Талисман характеризовались меньшей степенью устойчивости со средним повреждением 3,1 и 3,7 балла, соответственно. У сортов Анис полосатый, Антоновка обыкновенная, Красная гроздь повреждения были наиболее значительны и составляли в среднем по вариантам 4,2-4,3 балла.

Изученные сорта груши и вишни обладали более высокой устойчивостью к засолению – средний балл повреждения составил 2,1 и 2,0 балла, соответственно. После трехдневного воздействия засоления высокую степень устойчивости показали формы груши Августовская роса (средний балл повреждения 1,5) и вишни – Алмаз, Харитоновская (1,5 и 1,6 балла, соответственно). Меньшая степень солеустойчивости отмечена у сортов груши Памяти Яковлева, Феерия, Яковлевская (2,4–2,5 балла) и вишни Превосходная Веньяминова, Тургеневка (2,4 и 2,7 балла, соответственно).

Отмеченные различия по генотипам и вариантам, как правило, сохранялись и при более длительном воздействии указанных стрессоров (в течение 5 дней), при этом наблюдалось существенное увеличение степени повреждения листовых пластинок.

Выявлены сравнительно тесные корреляционные зависимости между степенью повреждения сортов плодовых культур изоосмотическими растворами различных солей (таблица 61).

Как следует из данных, представленных в таблице 61, изученные генотипы характеризовались сходной степенью устойчивости в различных растворах, использованных при моделировании засоления.

Таблица 61 - Матрица корреляций между степенью повреждения сортов плодовых культур растворами различных солей (3 суток, изоосмотические концентрации, соответствующие раствору хлорида натрия концентрацией 0,1М)

	хлорид калия	хлорид натрия	сульфат натрия	хлорид кальция	гидрокарбонат натрия
хлорид калия	1				
хлорид натрия	0,85*	1			
сульфат натрия	0,66*	0,81*	1		
хлорид кальция	0,76*	0,83*	0,73*	1	
гидрокарбонат натрия	0,71*	0,73*	0,82*	0,69*	1
средняя по солям степень повреждения	0,88*	0,94*	0,89*	0,90*	0,88*

\* достоверно при уровне значимости  $p_{0,01}$

Наиболее высокие коэффициенты корреляции отмечены между повреждениями в растворах хлорида натрия и хлорида калия, хлорида натрия и хлорида кальция, сульфата натрия и гидрокарбоната натрия (0,85; 0,83; 0,82, соответственно).

Тесная взаимосвязь выявлена и между средней по солям степенью повреждения листовых пластинок и повреждением в каждом из изученных растворов солей (коэффициенты корреляции составили 0,88-0,94). Во всех случаях достоверность корреляций подтверждалась при уровне значимости 0,01 ( $p_{0,01} = 0,62$ ).

### 5.1.2 Оценка солеустойчивости по показателям индукции флуоресценции хлорофилла

На фоне наблюдающейся общей тенденции к усилению нестабильности климата, участвовавших экстремальных колебаний температур важнейшим

фактором реализации биологического потенциала плодовых растений является эффективное и стабильное функционирование фотосинтетического аппарата в условиях стрессорной нагрузки. Оценка влияния засоления на эффективность функционирования фотосинтетического аппарата листьев на основе измерения параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла позволила определить наиболее информативные параметры выделить генотипы с повышенной их гомеостатичностью.

Установлено, что изученные генотипы яблони и вишни в контрольном варианте относительно слабо отличались по уровню максимального квантового выхода. Его значения колебались в пределах от 0,636 (сорт вишни Алмаз) до 0,398 (сорт яблони Анис полосатый). При этом коэффициент вариации этого показателя составлял 12,6%. Низкой вариабельностью характеризовался и коэффициент максимальной утилизации световой энергии (10,2%). При оценке относительной скорости электронного транспорта, насыщающей интенсивности света и максимальной скорости электронного транспорта в адаптированном к свету состоянии отмечены более выраженные различия по сортам (коэффициент вариации составил 20,4; 31,2; и 30,3%, соответственно).

Различия между изученными сортами яблони и вишни по показателям фотосинтетической активности (максимальный квантовый выход фотосистемы II ( $F_v/F_m$ ), относительная скорость электронного транспорта (ETR), коэффициент максимальной утилизации световой энергии ( $\alpha$ ), насыщающая интенсивность света ( $E_k$ ), максимальная скорость электронного транспорта (ETR<sub>max</sub>), нефотохимическое тушение флуоресценции ( $Y(NPQ)$ ) в контрольном варианте (дистиллированная вода) были минимальны и не превышали 10%. В опытном варианте параметры световых зависимостей флуоресценции хлорофилла оценивались на листовых пластинках, помещенных на 48 часов черешками в 0,1М раствор хлорида натрия. В этом случае отмечены более существенные различия по культурам – значения

показателей максимального квантового выхода фотосистемы II, относительной скорости электронного транспорта, коэффициента максимальной утилизации световой энергии, максимальной скорости электронного транспорта у изученных сортов вишни на 20,2-27,8% превышали аналогичные показатели у яблони. Соответственно, средний уровень нефотохимического тушения флуоресценции у яблони принимал более высокие значения (на 13,6%). Это, предположительно, свидетельствует о большей чувствительности изученных сортов яблони к засолению по сравнению с вишней.

Как следует из данных таблицы 62, в опытном варианте наиболее высокие значения показателя квантового выхода фотосистемы II наблюдались у сорта яблони Флагман (0,587) и вишни – Алмаз (0,592). Минимальными значениями этой переменной из изученных сортов яблони характеризовались Анис полосатый, Антоновка обыкновенная (0,220-0,390), вишни – Десертная Морозовой (0,491).

По максимальной относительной скорости транспорта электронов выделялись формы яблони Талисман, Красная гроздь (43,0-58,8 мкмоль/(м<sup>2</sup>с)).

Таблица 62 – Параметры индуцированной флуоресценции хлорофилла листьев яблони и вишни (48 часов, 0,1М раствор хлорида натрия)

Сорт, форма	Fv/Fm	ETR, мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	$\alpha$	ETRmax, мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	E <sub>к</sub> , мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	Y (NPQ)
1	2	3	4	5	6	7
яблоня						
Анис полосатый	0,220	31,6	0,092	47,2	616,9	0,230
Антоновка обыкновенная	0,390	38,1	0,103	58,5	501,1	0,300
Красная гроздь	0,431	43,0	0,142	38,4	609,7	0,177

Продолжение таблицы 62

1	2	3	4	5	6	7
Флагман	0,587	38,4	0,100	31,7	272,0	0,219
Топаз	0,493	37,7	0,110	66,1	302,6	0,162
Талисман	0,417	58,8	0,128	66,8	527,1	0,208
ВИШНЯ						
Алмаз	0,592	60,4	0,174	33,6	528,2	0,253
Превосходная Веньяминова	0,583	34,6	0,152	68,7	198,4	0,082
Тургеневка	0,505	55,6	0,155	65,1	454,0	0,142
Десертная Морозовой	0,491	50,9	0,145	79,8	450,6	0,238
Фея	0,518	57,9	0,128	70,7	559,8	0,191
Харитоновская	0,492	55,2	0,110	47,0	547,3	0,235
НСР <sub>0,05</sub>	0,03	1,76	0,03	2,8	4,8	0,05

Выявлено существенное влияние солевого стресса на изученные параметры фотосинтетического аппарата. Значения каждой переменной, характеризующей активность фотосистемы II, под воздействием солевого стресса отклонялись, как в сторону увеличения, так и уменьшения в зависимости от генотипа. Так, наиболее значительное снижение относительной скорости транспорта электронов при моделировании засоления отмечено у сортов яблони Анис полосатый, Топаз (57,6; 54,6% от контроля, соответственно) и вишни – Превосходная Веньяминова (64,8% от контроля) (рисунок 26). У сорта яблони Флагман и вишни Алмаз значения переменной ETR в опытном варианте достигали 124,7 и 145,5% от контроля соответственно.

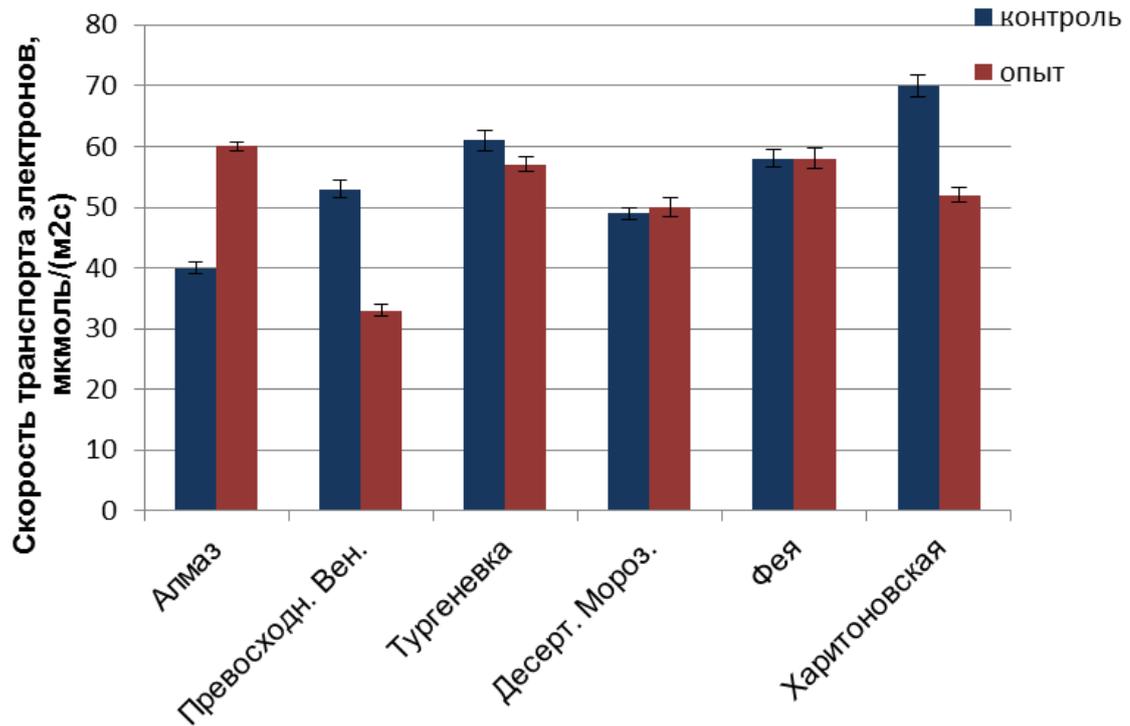


Рисунок 26 - Изменение величины относительной скорости транспорта электронов в листьях исходных форм вишни при воздействии засоления; опыт - 0,1М раствор хлорида натрия; контроль - дистиллированная вода; 48 часов

Динамика световых зависимостей флуоресценции хлорофилла листьев яблони после солевого стресса приведена в таблице 63.

Как видно из представленных данных, относительной стабильностью величины максимального квантового выхода отличались сорта яблони Флагман, Топаз (101,6; 94,8% соответственно) и вишни Превосходная Веньяминова, Харитоновская, Алмаз (107,8; 96,3; 93,1% соответственно). В листьях сорта яблони Анис полосатый наблюдалось максимальное снижение показателя  $F_v/F_m$  до 55,3% от контроля. Влияние засоления на уровень квантового выхода фотосистемы II у изученных генотипов вишни сказалось в меньшей степени – наибольшее его снижение отмечено у сорта Десертная Морозовой до 80,0% от контроля.

Таблица 63 – Динамика параметров флуоресценции хлорофилла (48 часов, 0,1М раствор хлорида натрия) и глазомерная оценка повреждений листьев яблони и вишни (72 часа, средний балл)

Сорт, форма	Параметры флуоресценции, изменения в % от контроля (дистиллированная вода)				Глазомерная оценка повреждений, балл
	Fv/Fm	ETR, мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	$\alpha$	ETRmax, мкмоль/(м <sup>2</sup> с)	
яблоня					
Анис полосатый	55,3	57,6	78,3	66,7	4,3
Антоновка обыкновенная	73,9	76,4	60,9	81,9	3,5
Красная гроздь	89,0	78,2	68,7	103,5	4,1
Флагман	101,6	124,7	106,0	117,4	0,5
Топаз	94,8	54,6	78,1	39,8	3,2
Талисман	80,8	95,6	78,6	101,7	4,0
вишня					
Алмаз	93,1	145,5	94,1	165,3	0,5
Превосходная Веняминова	107,8	64,8	119,2	37,3	2,2
Тургеневка	82,2	88,3	102,0	123,6	2,8
Десертная Морозовой	80,0	103,0	91,7	141,2	1,6
Фея	84,4	100,7	91,8	137,8	1,2
Харитоновская	96,3	78,4	97,7	75,4	1,5

Максимальное увеличение значений коэффициентов утилизации световой энергии ( $\alpha$ ) и максимальной скорости транспорта электронов (ETRmax) выявлено у сорта яблони Флагман (106,0 и 117,4% от контроля, соответственно). У изученных форм вишни наибольший рост коэффициента

утилизации световой энергии зафиксирован у сорта Превосходная Венямина (119,2% от контроля), максимальной скорости транспорта электронов – у сорта Десертная Морозовой (141,2% от контроля).

Конкурентным с фотохимическими реакциями фотосистемы II процессом, который связан с проявлением тепловой диссипации световой энергии является нефотохимическое тушение флуоресценции. Значения этой переменной при воздействии засоления менялись разнонаправленно: значительно они значительно выросли (106,7-208,6% от контроля) у форм яблони (Флагман, Антоновка обыкновенная, Анис полосатый) и вишни (Фея, Алмаз) и снизились (38,5-56,6) у сортов Топаз (яблоня), Превосходная Венямина (вишня).

Для выявления параметров флуоресценции хлорофилла, наиболее чувствительных к воздействию хлорида натрия, были рассчитаны коэффициенты корреляции между изменениями фотосинтетической активности и степенью повреждения листьев, оцениваемой в баллах по степени выцветания хлорофилла (Строгонов, 1970). В связи с тем, что балльная оценка принадлежит к порядковой шкале, каждому значению переменных, выраженных в баллах, были присвоены ранговые места, а вместо коэффициента Пирсона рассчитана ранговая корреляция по Спирману.

Как следует из данных таблицы 64, относительно высокая и достоверная связь выявлена между баллом повреждения листьев и относительной скоростью электронов по транспортной цепи, максимальным квантовым выходом фотохимических реакций, коэффициентом максимальной утилизации световой энергии (коэффициенты корреляции для указанных пар признаков составили соответственно 0,70; 0,60; 0,66). Данный факт свидетельствует о чувствительности этих переменных к влиянию засоления и возможности проведения приборной диагностики солеустойчивости по указанным признакам, исключив влияние субъективного компонента, присущего глазомерной оценке.

Таблица 64 – Матрица ранговых корреляций между динамикой параметров флуоресценции хлорофилла и повреждением листьев яблони под воздействием 0,1М раствора хлорида натрия

	ETR	Fv/Fm	Ek	$\alpha$	ETRmax	Y(NPQ)
ETR	1					
Fv/Fm	0,23	1				
Ek	0,65	-0,34	1			
$\alpha$	0,27	0,61	-0,24	1		
ETRmax	0,87	-0,09	0,87	0,06	1	
Y(NPQ)	0,72	-0,01	0,49	0,01	0,57	1
Балл повреждения (ранговые места)	0,70*	0,60*	0,16	0,66*	0,49	0,49

\*достоверно при уровне значимости  $p_{0,05}$

Коэффициенты корреляции между баллом повреждения, максимальной относительной скоростью транспорта электронов и нефотохимическим тушением флуоресценции были более низкими (0,49) и не подтверждались статистически.

### 5.1.3 Влияние засоления на спектральные особенности листьев и водных вытяжек из них

Как уже отмечалось, одним из перспективных неразрушающих методов диагностики функционального состояния растений в стрессовых условиях являются спектроскопические исследования. Установлено, что моделирование засоления приводит к существенным изменениям в спектрах отражения листьев сортов и форм яблони. Воздействие 0,1М раствора хлорида натрия в течение трех суток приводило к снижению отражательной способности листьев, измеренной в диапазоне от 400 до 700 нм с шагом 1 нм.

Максимальные различия наблюдали в зеленой (около 550 нм) области спектра. При этом в зависимости от генотипа степень смещения кривых отражения была неодинакова. На рисунках 27-29 представлены усредненные спектры отражения неустойчивого (Антоновка обыкновенная), среднеустойчивого (Гала) и относительно устойчивого к засолению (Имант) сортов яблони. Устойчивость данных сортов была определена на основе глазомерной оценки в предварительных исследованиях по скорости и степени выцветания хлорофилла листьев в 0,1М растворе хлорида натрия.

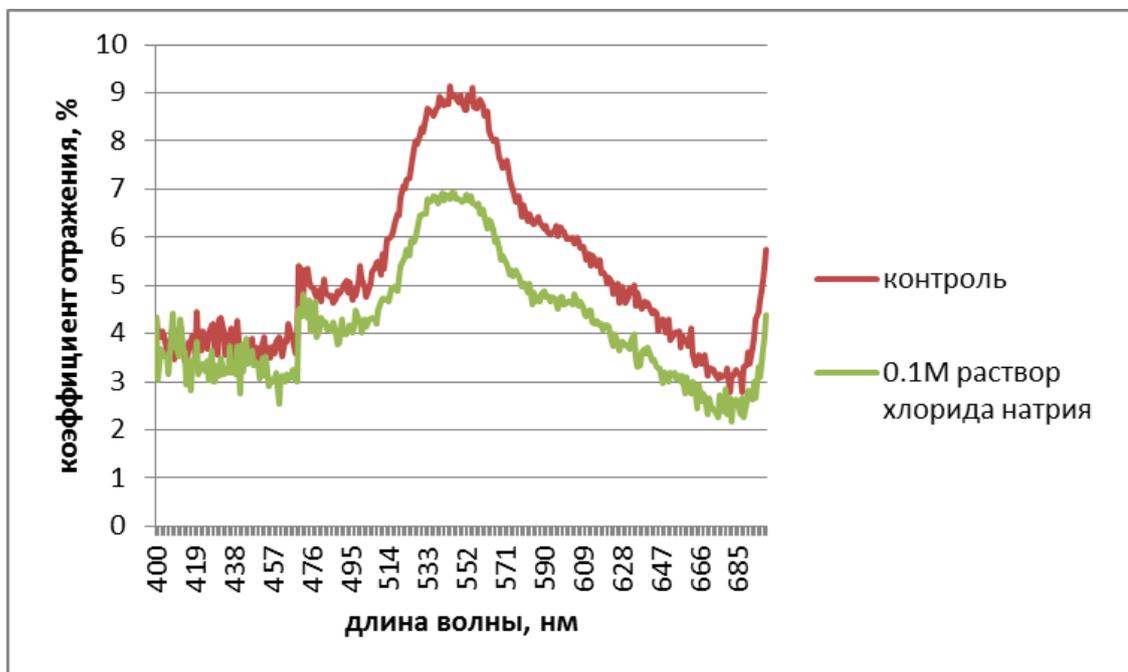


Рисунок 27 – Влияние раствора хлорида натрия на спектры отражения листьев яблони сорта Антоновка обыкновенная (2014-2016гг.)

- наблюдаемые различия между вариантами «контроль», «0,1М раствор хлорида натрия», статистически значимы при уровне значимости  $p_{0,05}$  (рассчитанное значение  $t$ -критерия Стьюдента (8,6) превосходит критическое (1,96))

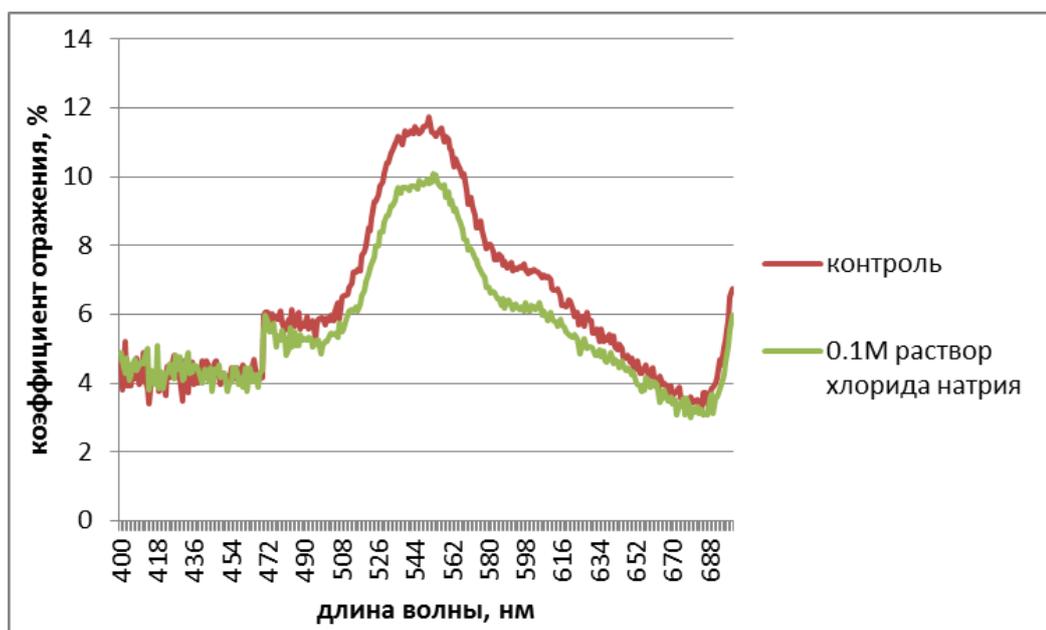


Рисунок 28 – Влияние раствора хлорида натрия на спектры отражения листьев яблоки сорта Гала (2014-2016гг.)

- наблюдаемые различия между вариантами «контроль», «0,1М раствор хлорида натрия», статистически значимы при уровне значимости  $p_{0,05}$  (рассчитанное значение  $t$ -критерия Стьюдента (3,7) превосходит критическое (1,96))

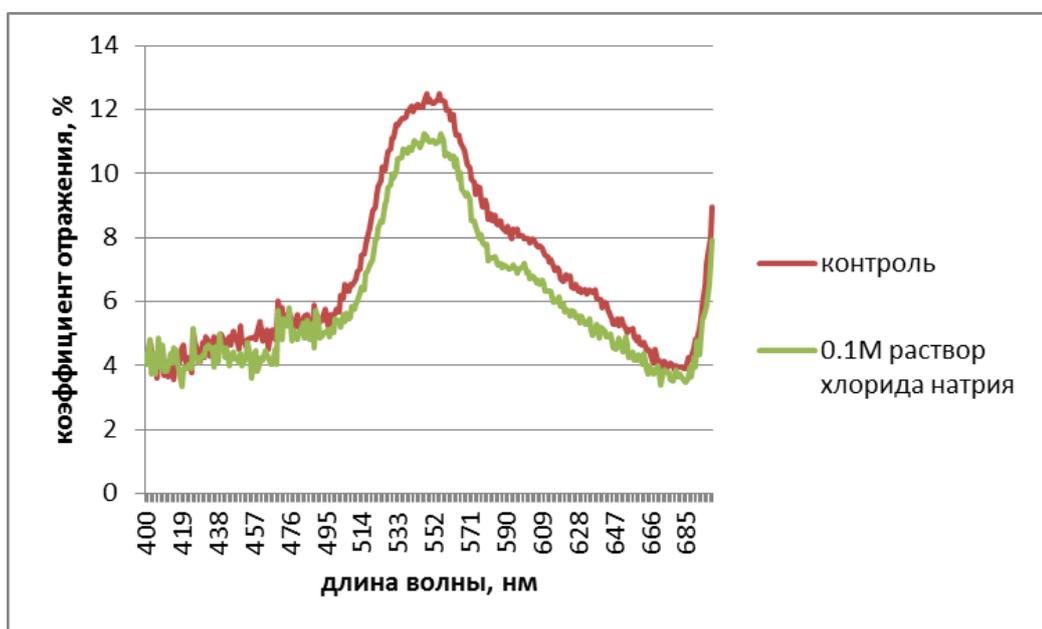


Рисунок 29 – Влияние раствора хлорида натрия на спектры отражения листьев яблоки сорта Имант (2014-2016гг.)

- наблюдаемые различия между вариантами «контроль», «0,1М раствор хлорида натрия», статистически значимы при уровне значимости  $p_{0,05}$  (рассчитанное значение  $t$ -критерия Стьюдента (3,7) превосходит критическое (1,96))

Как видно из представленных рисунков, спектральные кривые отражения листовых пластинок, подвергнутых неблагоприятному

воздействию, у менее устойчивых сортов визуально значительно сильнее смещались по сравнению с контролем, что дает основания для практического использования выявленной зависимости при оценке генотипов. В ранее проведенных исследованиях (Yushkov, Borzykh, Butenko, 2016) установлено, что засоление достоверно влияло на смещение кривых отражения у абрикоса обыкновенного, яблони домашней, сливы домашней, смородины черной, при этом степень отклонения спектральных коэффициентов от контрольных величин может выступать в качестве критерия толерантности генотипа.

Засоление существенно снижало значения коэффициентов пропускания водных вытяжек, полученных из листьев, помещенных черешками в стаканы с 25 мл 0,1М раствора хлорида натрия и выдержанных в течение трех суток (температура +20°C). Контрольным вариантом при этом служили листья, находящиеся в аналогичных условиях в растворе дистиллированной воды (рисунки 30, 31). Общая масса листьев одного сорта в каждом варианте опыта составляла  $5 \pm 1$  г.

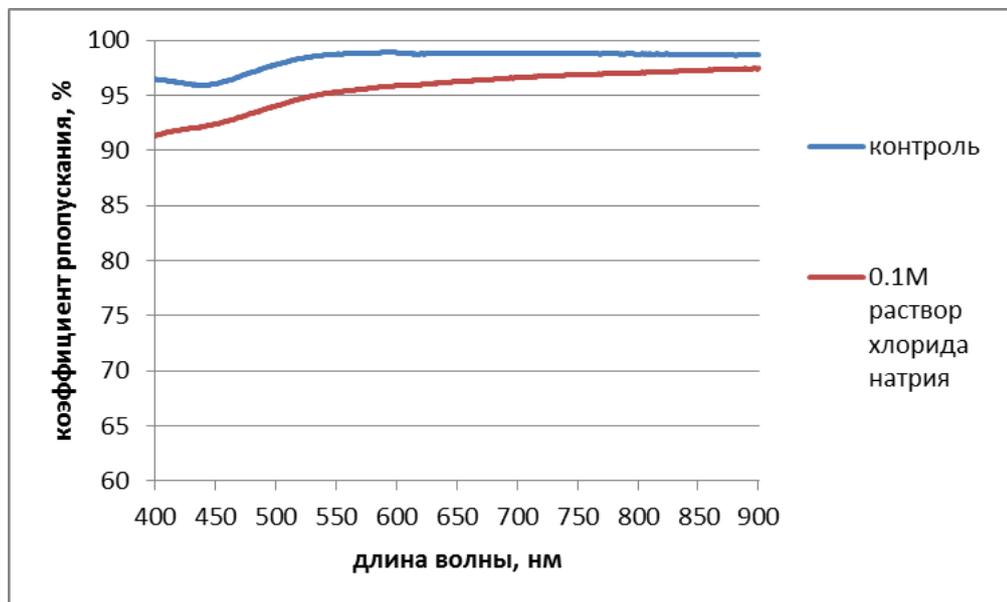


Рисунок 30 – Влияние засоления на спектры пропускания водных вытяжек листьев яблони сорта Антоновка обыкновенная (температура +20°C, 3 суток, 2014-2016гг.)

- наблюдаемые различия между вариантами «контроль», «0,1М раствор хлорида натрия», статистически значимы при уровне значимости  $p_{0,05}$ , (рассчитанное значение  $t$ -критерия Стьюдента (22,4) превосходит критическое (1,96))

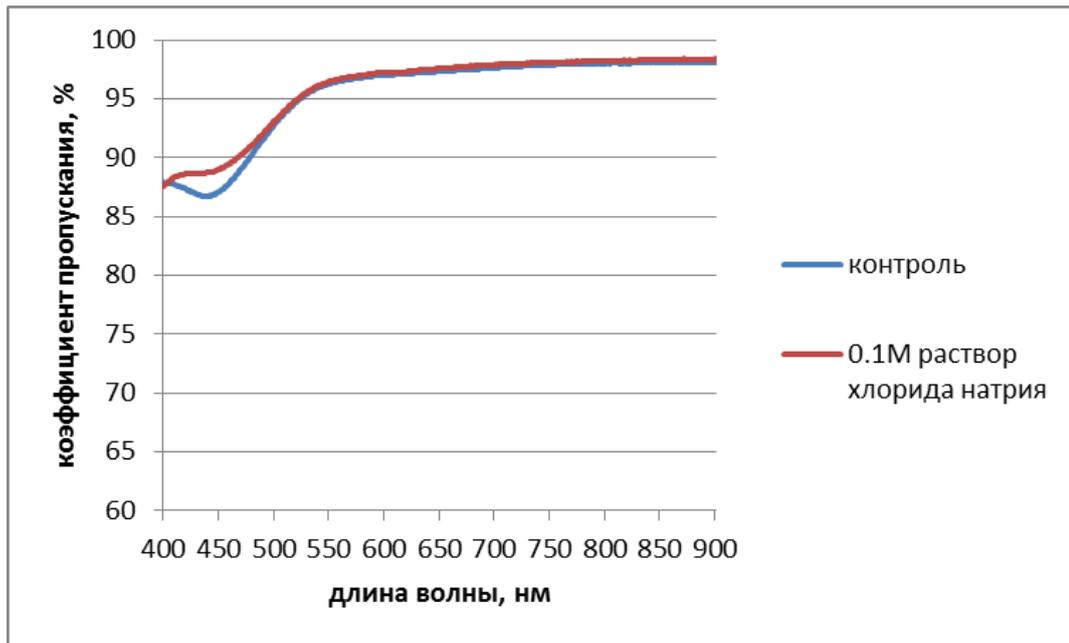


Рисунок 31 – Влияние засоления на спектры пропускания водных вытяжек листьев яблони сорта Иммант (температура +20°C, 3 суток, 2014-2016гг.) - наблюдаемые различия между вариантами «контроль», «0,1М раствор хлорида натрия», статистически значимы при уровне значимости  $p_{0,05}$ , (рассчитанное значение  $t$ -критерия Стьюдента (3,4) превосходит критическое (1,96))

Снижение пропускательной способности растворов существенно варьировало в зависимости от генотипа. Как видно из рисунков 30 и 31, спектральные кривые пропускания вытяжек листьев, подвергнутых воздействию раствора хлорида натрия, у сорта Антоновка обыкновенная (менее устойчивый сорт) значительно сильнее отличались от референтных значений, чем у сорта Иммант (более устойчивый сорт).

Таким образом, экспериментальные данные показывают, что физиологическое состояние изученных объектов относительно тесно связано со значениями коэффициентов пропускания водных вытяжек листовых пластинок в видимом диапазоне длин волн. Степень отклонения опытных вариантов от контрольных спектральных кривых, являющаяся результатом влияния стрессоров, может характеризовать толерантность генотипа. При сравнении данного метода с используемой методикой оценки солеустойчивости по степени выцветания хлорофилла листьев получены сходные результаты. Для математической характеристики различий между кривыми пропускания и ранжирования изученных генотипов по степени

устойчивости были рассчитаны величины евклидовых расстояний между спектрами контрольного и опытного вариантов (таблица 65). Предположительно, минимальное значение этого показателя свидетельствует о меньших различиях между контрольным и опытным вариантом и, следовательно, меньшей чувствительности генотипа к раствору хлорида натрия.

Таблица 65 - Матрица евклидовых расстояний между кривыми пропускания водных вытяжек листовых пластинок сортов яблони:

- контроль (к) – дистиллированная вода

- опыт (о) – 0,1М раствор хлорида натрия

	Лигол (к)	Лигол (о)	Антоновка обыкновенная (к)	Антоновка обыкновенная (о)	Гала(к)	Гала (о)	Бреберн (к)	Бреберн(о)	Имант (к)
Лигол (к)	0,0								
Лигол (о)	<b>21,7</b>	0,0							
Антоновка обыкновенная (к)	52,1	69,2	0,0						
Антоновка обыкновенная(о)	4,9	20,7	<b>56,4</b>	0,0					
Гала (к)	16,0	37,0	38,5	19,1	0,0				
Гала (о)	6,8	23,0	48,9	10,2	<b>14,9</b>	0,0			
Бреберн (к)	46,8	65,3	8,3	50,7	32,1	43,9	0,0		
Бреберн(о)	6,7	15,8	57,9	5,6	22,3	9,7	<b>52,8</b>	0,0	
Имант (к)	33,3	14,7	75,5	33,3	47,7	33,6	72,7	28,0	0,0
Имант(о)	45,0	24,2	87,5	44,4	59,8	45,9	85,0	39,4	<b>13,6</b>

Из данных таблицы 65 видно, что в меньшей степени влияние засоления сказалось на спектральных свойствах водных вытяжек листьев сорта Имант (евклидово расстояние между кривыми в двух вариантах опыта составило 13,6). У менее устойчивых сортов Антоновка обыкновенная и Бреберн этот показатель имел максимальные значения и составил соответственно 56,4 и 52,8.

Таким образом, установлено, что спектры отражения листьев и спектры пропускания водных вытяжек из листьев плодовых растений претерпевают существенные изменения под действием засоления, при этом степень различия спектральных кривых в оптимальных и стрессовых условиях может служить в качестве количественной характеристики степени устойчивости растения.

## **5.2 Наследование солеустойчивости гибридным потомством**

Физиологические процессы в растении, вызванные засолением, описаны в литературных источниках достаточно подробно (Munns, Tester, 2008; Roy, Negrao, Tester, 2014 и др.), однако сведения о генетической детерминации данного признака и закономерностях его наследования, особенно по плодовым культурам, ограничены. Как отмечает А.А. Жученко (2001), селекция на получение устойчивых генотипов имеет два ограничения: недостаток гендоноров этого признака и отсутствие методов быстрой и точной оценки селекционного материала. Он указывает на необходимость более широкого использования в селекции диких видов и их производных так как, у большинства культур выявлен низкий уровень внутрисортовой вариабельности по солеустойчивости.

В связи с этим проведено изучение закономерностей наследования солеустойчивости в потомствах сортов яблони, различающихся по анализируемому признаку, выявлены статистически значимые различия между гибридными семьями по устойчивости побегов к засолению (таблица

66). Максимальное количество устойчивых генотипов (степень повреждения не более 1,0 балла) выявлено в гибридных комбинациях Свежесть х *M. floribunda* (54,2%), Свежесть х Сочи 26/3 (46,7%). Меньший выход сеянцев с аналогичной устойчивостью зафиксирован в гибридной семье Веняминовское х Сочи 26/3 (16,7%). Комбинации Веняминовское х Лигол, Свежесть х Лигол, Былина х Сочи 26/3 характеризовалась низким выходом относительно устойчивых генотипов 4,5-6,3%, в семьях Былина х *M. floribunda*, Былина х Лигол, Веняминовское х *M. floribunda* таких сеянцев не выявлено.

Таблица 66 - Устойчивость гибридных форм яблони к засолению и комбинационная способность родительских форм (2014-2016гг.)

♀ ♂	Выход устойчивых сеянцев с повреждением не более 1,0 балла, %			Эффекты ОКС*
	Сочи 26/3	Лигол	<i>M. floribunda</i>	
Свежесть	46,7	6,3	54,2	0,425
Веняминовское	16,7	6,3	0	-0,073
Былина	4,5	0	0	-0,353
Эффекты ОКС*	0,229	-0,434	0,205	-

\*различия достоверны при уровне значимости  $p_{0,01}$

Солеустойчивость родительских генотипов не всегда детерминировала уровень этого признака гибридных сеянцев. Так, в гибридной семье Свежесть х Сочи 26/3 выявлено в несколько раз больше генотипов с повреждением до 1,0 балла, чем в комбинации скрещивания Былина х Сочи 26/3, при этом сорт Былина существенно превосходил Свежесть по устойчивости. В этой связи проведена оценка общей и специфической комбинационной способности исходных форм на основе анализа потомств от топкросс-скрещиваний. При проверке существенности различий методом дисперсионного анализа выявлено значительное превышение  $F_{\text{факт.}}$  над  $F_{\text{табл.}}$  (8,1 и 1,5 соответственно), что подтверждает высокую статистическую достоверность различий между

гибридами. Установлено некоторое преобладание в данном наборе исходных генотипов аддитивного компонента дисперсии и существенность различий по ОКС и СКС. Данный факт свидетельствует о большем вкладе в наследовании этого признака аддитивных генных взаимодействий и перспективности для селекции форм с высокой общей комбинационной способностью.

Преобладающее влияние аддитивных генных взаимодействий в наследовании устойчивости яблони к засолению отмечалось нами и ранее при изучении другого набора исходных форм (Юшков, Борзых, Земисов, 2015а).

Из изученных материнских форм высоким показателем ОКС характеризовался сорт Свежесть (0,425). Отрицательные значения этого показателя отмечены у форм Былина (-0,353), Веняминовское (-0,073). Среди отцовских генотипов относительно высокие положительные эффекты ОКС зафиксированы у форм Сочи 26/3 (0,229) и *M. floribunda* (0,205), менее перспективен для селекции на анализируемый признак сорт Лигол с низким отрицательным эффектом ОКС. Следует отметить, что больший выход устойчивых гибридов, как правило, отмечался в семьях, полученных с участием родительских форм с высоким эффектом ОКС.

В изученных комбинациях скрещивания отмечено влияние и неаддитивных генных эффектов на формирование признака устойчивости к засолению. В связи с этим отбор устойчивых генотипов возможен и в отдельных семьях с высокими значениями эффектов СКС (Былина x Лигол, Свежесть x *M. floribunda*). Выделены генотипы, существенно превосходящие по устойчивости исходные родительские формы 6-11, 6-14 (Свежесть x Сочи 26/3), 9-7, 9-11, 9-16, 9-17, 9-19 (Свежесть x *M. floribunda*).

Как уже отмечалось, в качестве одного из методов диагностики солеустойчивости предложен метод проростков, разработанный и широко используемый для полевых культур и адаптированный для плодовых (Олейникова, Осипов, 1976; Удовенко, 1988; Леонченко и др., 2007). Проведены исследования по оценке степени прорастания семян и скорости

роста первичного корешка яблони в растворах хлорида натрия. Проращивание семян осуществлялось при постоянной температуре  $+20^{\circ}\text{C}$  в чашках Петри. Для каждого варианта объем выборки составлял по 50 семян в 2-кратной повторности. Семена проращивали на фильтровальной бумаге в контрольном варианте смоченной дистиллированной водой, в опытных – раствором соли с концентрацией 0,6 и 1,0%. Учеты проводили через 3 и 7 суток, учитывали прорастаемость семян, длину корешков, изменение массы проростков (рисунок 32).



Рисунок 32 – Влияние раствора хлорида натрия на прорастаемость семян и длину корешков проростков у сорта яблони Богатырь (экспозиция 7 суток, раствор хлорида натрия 0,6%)

В результате установлено, что влияние раствора хлорида натрия существенно угнетало прорастаемость и скорость роста корешков у семян. В среднем в дистиллированной воде проросло 87,2% семян, в 0,6% растворе соли – 63,0% от контроля, в 1% – 51,3%. Минимальным количеством проросших семян характеризовался сорт Уральское наливное (5,1% проросших семян по сравнению с контролем). Чувствительны к влиянию засоления были и семена форм Антоновка обыкновенная, 17-20, Богатырь

(15,4-17,9% проросших семян). Близки к контролю по этому показателю были сорта и формы Кандиль орловский, китайка 57-3, Алтайское нарядное, Таежное, Алые паруса, колонна 3-19, у которых проросло более 76,9% семян от контроля (таблица 67).

Таблица 67 – Влияние раствора хлорида натрия на прорастаемость семян и длину корешков проростков у сортов и форм яблони (7 суток, раствор хлорида натрия 0,6%)

Сорт, форма	Общая длина корешков в % от контроля, 1% раствор хлорида натрия	Количество проросших семян, в % от общего количества, контроль	Количество проросших семян, в % от контроля, 1% раствор хлорида натрия
Антоновка обыкновенная	1,2±0,2	52,0±1,2	15,4±0,3
Элитная форма 17-20	2,6±0,4	74,0±1,7	16,2±0,4
Отборная форма 20-88	2,9±0,2	69,0±0,6	23,2±0,7
Уральское наливное	3,1±0,3	78,0±1,2	5,1±0,2
Богатырь	3,4±0,2	67,0±1,2	17,9±0,5
Жигулевское	11,5±0,29	79,0±2,03	30,4±0,29
Керр	11,5±0,2	83,0±1,7	53,0±0,6
Алтайское багряное	11,7±0,2	92,0±0,6	60,9±0,9
Алые паруса	15,3±0,4	92,0±1,2	78,3±0,4
колонна 3-19	17,3±0,3	78,0±1,3	76,9±0,5
Кандиль орловский	20,8±0,2	94,0±1,4	93,6±0,9
Таежное	22,5±0,3	96,0±0,6	79,2±1,2
Алтайское нарядное	27,6±0,2	88,0±1,4	81,8±0,8
Китайка 57-3	30,9±0,6	56,0±0,5	85,7±0,2

В зависимости от генотипа при воздействии 1% раствора хлорида натрия длина первичных корешков варьировала от 1,2 (Антоновка обыкновенная) до 30,9% (китайка 57-3) от контроля. Угнетающее действие на рост корешков раствора концентрацией 0,6% было существенно меньшим – длина корешков колебалась в пределах от 10,4 (Антоновка обыкновенная) до 84,3% от контроля (Алтайское багряное). Высокой интенсивностью роста корешков в 1% растворе хлорида натрия характеризовались также сорта и формы яблони Алтайское нарядное, Таежное, Кандиль орловский суммарная длина корешков у которых составила 20,8-27,6% до 34,6% от контроля. У сортов и форм Богатырь, Уральское наливное, Алтайское багряное, отборной формы 20-88, элитной формы 17-20 отмечалась низкая скорость роста корешков (2,6-3,4% от контроля).

При анализе изменения массы семян в процессе прорастания отмечена разнонаправленная динамика этого показателя. Через 7 суток масса семян составляла от 95,2 (китайка 57-3) до 110,1% Алтайское багряное от первоначальных значений. Отмечена зависимость средней силы (коэффициент корреляции составил 0,59) между изменением массы и скоростью прорастания семян в 0,6% растворе соли, однако ее достоверность недостаточна для однозначных выводов ( $P_{0,05}=0,58$ ). Корреляционные зависимости между показателями прорастаемости семян и скорости роста корешков в присутствии хлорида натрия с солеустойчивостью, определенной визуально по скорости и степени выцветания хлорофилла были низкими или средней силы и не подтверждались статистически.

Для оценки взаимосвязи солеустойчивости проростков с устойчивостью растений исходных форм яблони проведено изучение гибридного потомства (более 350 сеянцев) от свободного опыления (таблица 68). Для этого двухлетние сеянцы от свободного опыления в конце вегетационного периода помещались корнями в сосуды с 0,4% раствором хлорида натрия, оценка

степени их повреждения производилась через 3 суток по скорости и степени выцветания хлорофилла.

Таблица 68 - Устойчивость гибридных семян и проростков семян яблони к засолению (2012-2014гг.)

Родительская форма	Выход устойчивых семян с повреждением не более 1 балла, %, 3 суток, раствор хлорида натрия 0,4%	Общая длина корешков проростков в % от контроля, 7 суток, раствор хлорида натрия 1%
Алтайское багряное (св.оп.)	38,9	11,7
Керр (св.оп.)	32,2	11,5
Алые паруса (св.оп.)	45,9	15,3
Антоновка обыкновенная (св.оп.)	21,4	1,2
Таежное (св.оп.)	37,9	22,5
китайка 57-3 (св.оп.)	77,4	30,9
Звездочка (св.оп.)	40,6	16,3
Алтайское нарядное (св.оп.)	40,0	27,6
Богатырь (св.оп.)	27,6	3,4
отборная форма 32-27 (св.оп.)	40,0	13,4
Коэффициент корреляции	0,79	

После трехдневного воздействия 0,4%-го раствора хлорида натрия большинство изученных семян имели повреждения от 1 до 3 баллов. Средняя по гибридной семье степень повреждения колебалась в зависимости от материнской формы от 0,9 (китайка 57-3) до 2,5 (Антоновка обыкновенная) баллов. Максимальный выход семян с повреждением до 1 балла отмечен в гибридных семьях, полученных с участием сортов и форм китайка 57-3

(77,4%), Алые паруса (45,9%). Семьи, где материнскими формами являлись сорта Богатырь и Антоновка обыкновенная характеризовались низким выходом сеянцев с аналогичной устойчивостью (27,6 и 21,4% соответственно). В комбинациях, полученных от свободного опыления сортов Алтайское багряное, Керр, Таежное, Звездочка, Алтайское нарядное выход относительно устойчивых к засолению сеянцев составлял от 32,3 до 40,6%. Выявлена тесная взаимосвязь между повреждением гибридных сеянцев в растворе хлорида натрия и скоростью роста корешков у проростков семян в присутствии указанного реагента (коэффициент корреляции 0,79). Указанная закономерность, а также отсутствие взаимосвязи между особенностями прорастания семян и степенью повреждения побегов в растворе хлорида натрия свидетельствует, что метод проростков на плодовых растениях более применим для характеристики донорских свойств исходных материнских форм, чем толерантности самого генотипа.

Таким образом, на основании проведенных исследований выявлено преобладание аддитивных генных взаимодействий в наследовании устойчивости яблони к засолению. В качестве доноров этого признака можно использовать сорта и формы с высокой ОКС – Свежесть, Сочи 26/3, *M. floribunda*. Выделены перспективные для селекции комбинации скрещивания с высокой СКС – Былина х Лигол, Свежесть х *M. floribunda*, генисточники – 6-11, 6-14 (Свежесть х Сочи 26/3), 9-7, 9-11, 9-16, 9-17, 9-19 (Свежесть х *M. floribunda*).

Выявлена взаимосвязь между повреждением гибридных сеянцев в растворе хлорида натрия и скоростью роста корешков у проростков семян в присутствии указанного реагента и отсутствие взаимосвязи между особенностями прорастания семян и степенью повреждения побегов в растворе хлорида натрия.

## **6 НОВЫЕ ГЕНОТИПЫ ДЛЯ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В СЕЛЕКЦИИ И ПРОИЗВОДСТВЕ**

### **6.1 Экономическая эффективность возделывания новых сортов яблони**

Одним из решающих факторов устойчивого функционирования сельскохозяйственного производства является экономический эффект, выражающийся в увеличении количества и качества урожая при относительно низких затратах. Как отмечает Е.А. Егоров с сотрудниками (2011) целеполаганием структурной оптимизации системы ведения плодоводства является максимизация дохода и рентабельности производства. В рыночной экономике среди ряда показателей оценки эффективности приоритет отдается конкурентоспособности производства – многокритериальному оценочному показателю, охватывающему практически все отраслевые и производственные аспекты в технолого-экономической взаимосвязи. В отношении производства плодовой продукции конкурентоспособность необходимо рассматривать применительно, в том числе и применяемым технологиям, которые должны быть основаны на соответствующих уровню развития способах интенсификации, среди которых приоритетное значение принадлежит сорту, обладающему превосходными, относительно предшественника, качествами (Егоров и др. 2011а, 2015). В этой связи для повышения экономической эффективности плодоводства представляется перспективным использование сортов с повышенной продуктивностью и генетической устойчивостью к болезням.

Проведенная нами ранее (Савельев, Савельева, Юшков, 2009) оценка продуктивности у ряда новых сортов яблони позволила выделить наиболее выделяющиеся по этому признаку генотипы. Наибольшая урожайность (более 27

т/га) зафиксирована у иммунных к парше сортов Кандиль орловский, Скала, Былина, Флагман, Успенское. При этом из сортов зимнего срока потребления максимальная экономическая эффективность (прибыль с 1 га более 287 тыс.руб., рентабельность более 264%) также отмечена у сортов Кандиль орловский, Былина, Флагман. Иммунные к парше сорта зарубежной селекции Флорина и Либерти характеризовались недостаточной экономической эффективностью в связи со слабым адаптационным потенциалом, недостаточной в условиях Центрально-Черноземного региона продуктивностью и качеством плодов.

В наших исследованиях (Савельев, Савельева, Юшков, 2009) установлено, что при возделывании яблони максимальную долю производственных затрат составляют расходы на уборку урожая и обрезку (39,0% и 26,8%, соответственно). Значительная доля средств расходуется и на защитные мероприятия против болезней и вредителей. Так, на обработки ядохимикатами используется 22,0% средств от общих затрат, причем 15,9% приходится на обработки против парши, а стоимость фунгицидов превышает половину всех расходов.

В результате проведенных исследований установлены существенные различия между созданными в соавторстве сортами яблони с генетической устойчивостью к парше и контрольными формами по продуктивности и экономической эффективности (таблица 69).

Таблица 69 – Экономическая эффективность выращивания новых сортов яблони (схема посадки 6х3 м, возраст 9-11 лет, 2013-2015 гг.)

Сорт	Урожайность (т/га)	Полные затраты на 1га (тыс.руб.)	Стоимость валовой продукции на 1га (тыс.руб.)	Прибыль на 1га (тыс.руб.)	Рентабельность (%)
1	2	3	4	5	6
Красуля	19,5	121,1	332,0	210,9	174,2
Мелба (к)	17,8	138,6	303,1	164,5	118,7

Продолжение таблицы 69

1	2	3	4	5	6
Фрегат	24,7	146,7	419,2	272,5	185,8
Жигулевское (к)	18,3	134,1	310,3	176,2	131,4
Академик Казаков	24,0	133,2	408,2	275,0	206,4
Благовест	22,3	126,4	379,4	253,0	200,2
Былина	25,3	142,1	430,8	280,7	203,2
Вымпел	24,1	137,9	410,0	272,1	197,3
Флагман	27,9	151,5	473,8	314,3	207,5
Чародейка	21,6	125,4	367,7	242,3	193,2
Богатырь (к)	20,7	148,5	352,6	204,1	137,4

Из представленной таблицы 69 видно, что урожайность новых сортов колебалась от 19,5 до 27,9 т/га, при этом она превышала значения контрольных сортов в среднем на 8,7% – по летним, 26,0% – по осенним и 14,4% – по зимним формам. Сорт летнего срока потребления Красуля превосходит контроль (Мелба) по уровню рентабельности на 31,8% и по прибыли с 1 га на 46,4 тыс. руб. Аналогичные показатели у осеннего сорта Фрегат превысили значения у контрольной формы Жигулевское на 29,3% и 96,4 тыс. руб., соответственно. Новые иммунные к парше сорта зимнего срока потребления в среднем на 31,7% превосходили контрольный сорт Богатырь по уровню рентабельности и на 70,1 тыс. руб. по прибыли с 1 га.

Максимальный экономический эффект (прибыль 314,0 тыс. рублей с 1 га, рентабельность 207,5%) получен от сорта Флагман. Высокие показатели эффективности возделывания отмечены и у сортов Академик Казаков, Былина и Благовест (прибыль более 253,0 тыс. руб. с 1 га, рентабельность более 200%). Несколько уступают этим генотипам по уровню рентабельности сорта Вымпел, Чародейка, Фрегат (185,8-197,3%). Более высокие по сравнению с контрольными формами прибыль с 1 га и уровень рентабельности новых

сортов яблони складываются как из-за увеличения стоимости валовой продукции за счет их повышенной продуктивности и качества плодов, так и снижения затрат из-за экономии фунгицидов и исключения работ по их применению.

## **6.2 Новые сорта яблони с повышенным потенциалом адаптации (краткая характеристика)**

В результате проведенных исследований в соавторстве создано 8 новых иммунных к парше сортов яблони.

**АКАДЕМИК КАЗАКОВ** (Карповское х Releika). Авторы сорта: Савельев Н.И., Савельева Н.Н., Савельева И.Н., Земисов А.С., Юшков А.Н.

Обладает моногенной устойчивостью к парше на базе гена *Vf*. После суровой зимы 2005/06 года степень повреждения древесины составляла около 1 балла. Искусственно промораживание в середине зимовки при  $-40^{\circ}\text{C}$  не вызвало подмерзаний коры и камбия, степень повреждения древесины составила 1,2 балла, почек – 1,7 балла.

Деревья среднего размера, быстрорастущие с округло-овальной кроной средней густоты. Кора на штамбе и основных сучьях гладкая, серовато-бурая. Тип плодоношения смешанный – на кольчатках и копьецах.

Сорт вступает в плодоношение на 3-4 год (подвой 54-118), обладает высокой и ежегодной урожайностью. Урожайность деревьев в среднем за 2013-2015 гг. составила 24,0 т/га.

Плоды (рисунок 33) зимнего срока потребления, среднего размера или крупные (средней массой 165г, максимальной 205 г), одномерные, приплюснутые. Основная окраска желтовато-зеленая, покровная – оранжево-красная, занимающая большую часть плода.

Мякоть мелкозернистая, плотная, сочная, кисло-сладкая. Дегустационная оценка вкуса 4,5 балла. Химический состав плодов: сумма

сахаров – 11,6 мг/100 г, титруемых кислот – 0,67%, содержание аскорбиновой кислоты – 13,2 мг/100г, Р-активных веществ – 136 мг/100г. На сорт получен патент РФ № 6693 от 17.12.2012 г. Включен с 2012 года в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию.



Рисунок 33 – Плоды сорта яблони Академик Казаков

**БЛАГОВЕСТ** (Прима х Бессемянка мичуринская). Авторы сорта: Савельев Н.И., Савельева Н.Н., Юшков А.Н., Земисов А.С.

Обладает моногенной устойчивостью к парше на базе гена *Vf*. После суровой зимы 2005/06 года степень повреждения древесины составляла около 0,5 балла, после промораживания при  $-40^{\circ}\text{C}$  не превышала 1,3 балла, почек – 1,0 балла. Кора и камбий не имели подмерзаний.

Деревья небольшого размера, быстрорастущие с удлинено-округлой кроной средней густоты. Кора на штамбе и основных сучьях гладкая, серая. Тип плодоношения смешанный – на кольчатках и копьецах.

Сорт вступает в плодоношение на 3-4 год (подвой 54-118), обладает высокой и ежегодной урожайностью. Урожайность деревьев в среднем за 2013-2015 гг. составила 22,3 т/га.

Плоды (рисунок 34) раннезимнего срока потребления, среднего размера (массой 165г), одномерные, округлые слабоуплощенные. Основная окраска желтовато-зеленая, покровная – красная, занимающая большую часть плода.

Мякоть мелкозернистая, нежная, сочная, кисло-сладкая. Дегустационная оценка вкуса 4,5 балла. Химический состав плодов: сумма сахаров – 10,1 мг/100 г, титруемых кислот – 0,61%, содержание аскорбиновой кислоты – 13,9 мг/100г, Р-активных веществ – 161 мг/100г. Включен с 2010 года в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию.



Рисунок 34 – Плоды сорта яблони Благовест

**БЫЛИНА** (Прима х Бессемянка мичуринская). Авторы сорта: Савельев Н.И., Юшков А.Н.

Обладает моногенной устойчивостью к парше на базе гена *Vf*. После суровой зимы 2005/06 года степень повреждения древесины составляла около 1,7 балла, после промораживания при  $-40^{\circ}\text{C}$  не превышала 1,6 балла, почек – 2,0 балла. Кора и камбий не имели подмерзаний.

Деревья среднего размера, быстрорастущие с округлой густой кроной. Кора на штамбе и основных сучьях гладкая, серая. Тип плодоношения смешанный – на кольчатках и копьецах (рисунок 35).



Рисунок 35 – Плодоношение сорта Былина

Сорт вступает в плодоношение на 4-5 год (подвой 54-118), обладает высокой и ежегодной урожайностью. Урожайность деревьев в среднем за 2013-2015 гг. составила 25,3 т/га.

Плоды (рисунок 36) зимнего срока потребления, среднего размера или крупные (средняя масса 160 г, максимальная масса 190 г), одномерные, округло-овальные. Основная окраска желтовато-зеленая, покровная – красная, занимающая большую часть плода.

Мякоть мелкозернистая, сочная, кисло-сладкая. Дегустационная оценка вкуса 4,4 балла. Химический состав плодов: сумма сахаров – 11,4 мг/100 г, титруемых кислот – 0,7%, содержание аскорбиновой кислоты – 22,9 мг/100г, Р-активных веществ – 136 мг/100г. Включен с 2008 года в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию.



Рисунок 36 – Плоды сорта яблони Былина

**ВЫМПЕЛ** (Скала х Карповское). Авторы сорта: Савельев Н.И., Савельева Н.Н., Юшков А.Н., Земисов А.С.

Обладает моногенной устойчивостью к парше на базе гена *Vf*. После суровой зимы 2005/06 года степень повреждения древесины составляла 1,2 балла, после промораживания при  $-40^{\circ}\text{C}$  не превышала 1,8 балла, почек – 0,8 балла. Кора и камбий не имели подмерзаний.

Деревья среднего размера, быстрорастущие с округлой кроной средней густоты. Кора на штамбе и основных сучьях гладкая, серая. Тип плодоношения смешанный – на кольчатках и копьецах.

Сорт вступает в плодоношение на 3-4 год (подвой 54-118), обладает высокой и ежегодной урожайностью. Урожайность деревьев в среднем за 2013-2015 гг. составила 24,1 т/га.

Плоды (рисунок 37) зимнего срока потребления, крупные (средняя масса 170г, максимальная масса 210г), одномерные, округлые уплощенные. Основная окраска зеленовато-желтая, покровная – красная, интенсивно выраженная и занимающая большую часть плода.

Мякоть мелкозернистая, сочная, кисловато-сладкого вкуса. Дегустационная оценка 4,5 баллов. Химический состав плодов: сумма сахаров – 13,5 мг/100 г, титруемых кислот – 0,88%, содержание аскорбиновой кислоты – 14,5 мг/100г, Р-активных веществ – 196 мг/100г. На сорт получен патент РФ № 5698 от 16.12.2010 г. Включен с 2010 года в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию.



Рисунок 37 – Плоды сорта яблони Вымпел

**КРАСУЛЯ** (сеянец Присциллы). Авторы сорта: Ищенко Л.А., Савельев Н.И., Земисов А.С., Юшков А.Н.

Обладает моногенной устойчивостью к парше на базе гена *Vf*. После суровой зимы 2005/06 года степень повреждения древесины составляла около 0,7 балла, после промораживания при  $-40^{\circ}\text{C}$  – около 2,0 балла. Кора и камбий не имели подмерзаний. Относительно солеустойчив, жаро- и засухоустойчив.

Деревья небольшого размера, быстрорастущие с раскидистой кроной средней густоты. Кора на штамбе и основных сучьях гладкая, серая. Тип плодоношения смешанный – на кольчатках и копыцах.

Сорт вступает в плодоношение на 2-3 год (подвой 54-118), обладает высокой и ежегодной урожайностью. Урожайность деревьев в среднем за 2013-2015 гг. составила 19,5 т/га.

Плоды (рисунок 38) летнего срока потребления, среднего размера или крупные (массой 140 г), одномерные, плоско-округлые. Основная окраска зеленоватая, покровная – красная, занимающая большую часть плода.



Рисунок 38 – Плоды сорта яблони Красуля

Мякоть мелкозернистая, нежная, сочная, кисло-сладкая. Дегустационная оценка вкуса 4,6 балла. Химический состав плодов: сумма сахаров – 11,5 мг/100 г, титруемых кислот – 0,43%, содержание аскорбиновой кислоты – 11,5 мг/100г, Р-активных веществ – 266 мг/100г. Включен с 2009 года в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию

**ФЛАГМАН** (Богатырь х Скала). Авторы сорта: Савельев Н.И., Савельева Н.Н., Юшков А.Н.

Обладает моногенной устойчивостью к парше на базе гена *Vf*. После суровой зимы 2005/06 года степень повреждения древесины составляла 1,0 балла, после промораживания при  $-40^{\circ}\text{C}$  – около 2,0 баллов, почек – 1,3 балла. Кора и камбий не имели подмерзаний.

Деревья сильнорослые, быстрорастущие с удлинено-овальной кроной средней густоты. Кора на штамбе и основных сучьях гладкая, серая. Тип плодоношения смешанный – на кольчатках и копьецах.

Сорт вступает в плодоношение на 4-5 год (подвой 54-118), обладает высокой и ежегодной урожайностью. Урожайность деревьев в среднем за 2013-2015 гг. составила 27,9 т/га.

Плоды (рисунок 39) зимнего срока потребления, крупные (средняя масса 170 г, максимальная масса 220 г), одномерные, приплюснутые. Основная окраска зеленовато-желтая, покровная – буровато-красная на меньшей части плода.

Мякоть мелкозернистая, сочная, плотная, кисло-сладкого вкуса. Дегустационная оценка 4,4 балла. Химический состав плодов: сумма сахаров – 13,7 мг/100 г, титруемых кислот – 0,51%, содержание аскорбиновой кислоты – 15,7 мг/100г, Р-активных веществ – 188 мг/100г. На сорт получен патент РФ № 4920 от 22.10.2009 г. Включен с 2009 года в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию.



Рисунок 39 – Плоды сорта яблони Флагман

**ФРЕГАТ** (Скала х Карповское). Авторы сорта: Савельев Н.И., Савельева Н.Н., Юшков А.Н.

Обладает моногенной устойчивостью к парше на базе гена *Vf*. После суровой зимы 2005/06 года степень повреждения древесины составляла не более 1,0 балла, после промораживания при  $-40^{\circ}\text{C}$  не превышала 1,5 балла, почек – 0,7 балла. Кора и камбий не имели подмерзаний.

Деревья среднерослые, быстрорастущие с овальной кроной средней густоты. Кора на штамбе и основных сучьях гладкая, коричневая. Тип плодоношения смешанный – на кольчатках и копыцах.

Сорт вступает в плодоношение на 4-5 год (подвой 54-118), обладает высокой и ежегодной урожайностью. Урожайность деревьев в среднем за 2013-2015 гг. составила 24,7 т/га.

Плоды (рисунок 40) позднеосеннего или раннезимнего срока потребления, средние или крупные (средняя масса 160г, максимальная масса 190г), одномерные, округлые. Основная окраска зеленовато-желтая, покровная – буровато-красная на боковой части плода.



Рисунок 40 – Плоды сорта яблони Фрегат

Мякоть мелкозернистая, сочная, средней плотности, кисловато-сладкого вкуса. Дегустационная оценка 4,5 балла. Химический состав плодов: сумма сахаров – 11,9 мг/100 г, титруемых кислот – 0,59%, содержание аскорбиновой кислоты – 12,7 мг/100г, Р-активных веществ – 122 мг/100г. На сорт получен патент РФ № 4919 от 22.10.2009 г. Включен с 2009 года в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию

**ЧАРОДЕЙКА** (элита 12-59 x Важак). Авторы сорта: Савельев Н.И., Земисов А.С., Юшков А.Н.

Обладает моногенной устойчивостью к парше на базе гена *Vf*. После суровой зимы 2005/06 года степень повреждения древесины составляла около 0,5 балла, после промораживания при -40°C не превышала 1,3 балла, почек – 0,8 балла. Кора и камбий не имели подмерзаний.

Деревья сильнорослые, быстрорастущие с удлинено-округлой кроной средней густоты. Кора на штамбе и основных сучьях гладкая, серая. Тип плодоношения смешанный – на кольчатках и копьецах.

Сорт вступает в плодоношение на 3-4 год (подвой 54-118), обладает высокой и ежегодной урожайностью. Урожайность деревьев в среднем за 2013-2015 гг. составила 21,6 т/га.

Плоды (рисунок 41) зимнего срока потребления, среднего размера (средней массой 145г, максимальной 165г), одномерные, плоско-округлые. Основная окраска зеленовато-желтая, покровная – красная, занимающая большую часть плода.



Рисунок 41 – Плоды сорта яблони Чародейка.

Мякоть мелкозернистая, нежная, сочная, кисло-сладкая. Дегустационная оценка вкуса 4,4 балла. Химический состав плодов: сумма сахаров – 11,5 мг/100 г, титруемых кислот – 0,46%, содержание аскорбиновой кислоты – 11,4 мг/100г, Р-активных веществ – 103 мг/100г. Включен с 2010 года в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию.

### **6.3 Генисточники и доноры селекционно-значимых признаков**

На основе выполненных генетико-селекционных исследований исходных форм и гибридных сеянцев плодовых культур выделены и созданы новые генисточники и доноры важнейших признаков устойчивости к абиотическим стрессорам (таблица 70).

Таблица 70 – Генисточники и доноры селекционно-значимых признаков

Признак	Генисточник, донор
<p>высокий уровень зимостойкости по четырем компонентам</p>	<p>яблоня: Уральское наливное, Бердское, Юбиляр, Имрус, Скала, Успенское, Антоновка обыкновенная, Былина, Таежное*, яблоня робуста (<i>M. robusta</i>), яблоня ягодная (<i>M. baccata</i>), 18–2 (КВ-5 х Якутская), 12-13 (Казачка кубанская х Ковровое), 24-16, 24-33, 24-36, 24-59 (Таежное х Былина), 23-50 (Таежное х Ковровое)</p> <p>груша: Августовская роса</p> <p>вишня: Фея, Харитоновская</p>
<p>повышенная устойчивость генеративных образований к поздневесенним заморозкам</p>	<p>яблоня: Успенское, Антоновка обыкновенная, Рождественское</p> <p>груша: Северянка краснощекая</p> <p>вишня: вишня магалебская (<i>S. mahaleb</i>)</p> <p>слива: Светлячок</p>
<p>высокая жаро- и засухоустойчивость</p>	<p>яблоня: Казачка кубанская*, Кандиль орловский*, Имант*, Солнце Кубани, Уральское наливное, Богатырь, Былина, Памяти есаула, Кубань спур, Дин Арт, Гренни Смит, Пивденне, Гала, 20-88, Персиковое, Коваленковское, Флагман, 11-8, 11-12, 11-5, 11-4, 11-7, 11-9 (Казачка кубанская х Кандиль орловский), 7-4,</p>

	<p>7-6 (Скала х Кандиль орловский), 10-5 (Казачка кубанская х Былина), 9-17 (Скала х Имант)</p> <p>вишня: Владимирская, Вечерняя заря, Харитоновская</p> <p>слива: Этюд</p>
<p>высокая солеустойчивость</p>	<p>яблоня: Свежесть*, Сочи 26/3*, я. обильноцветущая (<i>M. floribunda</i>*), Якутская, я. замечательная (<i>M. spectabilis</i>), Пурпуровое ЦГЛ, я. флорентийская (<i>M. florentina</i>), я. пурпуровая (<i>M. purpurea</i>), Делишес спур, Флагман, 6-11, 6-14 (Свежесть х Сочи 26/3), 9-7, 9-11, 9-16, 9-17, 9-19 (Свежесть х <i>M. floribunda</i>)</p> <p>груша: Августовская роса, Аллегро, Февральский сувенир</p> <p>вишня: Алмаз, Харитоновская</p>

\*- доноры выделены на основе анализа гибридного потомства

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Разработаны новые методы комплексной оценки генетического потенциала устойчивости исходных форм и гибридных семян плодовых культур, выделены и созданы новые высокоадаптивные генотипы наиболее перспективные для использования в селекционной работе и внедрения в производство.

2. Разработана методика интегральной оценки зимостойкости плодовых растений по четырем компонентам, основанная на отличии изучаемых генотипов от модели идеального сорта и учитывающая физиологическую ценность отдельных тканей и почек. Ее эффективность подтверждается выявленной взаимосвязью с полевой зимостойкостью тканей побегов ( $r = 0,80 \dots 0,87$ ) и почек ( $r = 0,61 \dots 0,68$ ).

3. Выделены сорта и формы яблони с наиболее близкой к разработанной модели сорта морозостойкостью тканей и почек – яблоня робуста (*M. robusta*), яблоня ягодная (*M. baccata*), отборная форма 18–2 (КВ-5 x Якутская), Уральское наливное, Бердское, Юбиляр, Имрус, Скала, Успенское, Антоновка обыкновенная, Былина.

4. На формирование зимостойкости у яблони в изученных наборах исходных форм преобладающее влияние оказывают неаддитивные генные взаимодействия. Выделены перспективные в селекции на зимостойкость комбинации скрещивания Таежное x Былина, Таежное x Кандиль орловский, Казачка кубанская x Ковровое, Таежное x Ковровое. Сорт Таежное, обладающий высокими значениями ОКС, является донором устойчивости по четырем компонентам зимостойкости. Для селекционного использования перспективны выделенные гибридные семена 12-13 (Казачка кубанская x

Ковровое), 24-16, 24-33, 24-36, 24-59 (Таежное х Былина), 23-50 (Таежное х Ковровое) и др.

5. Выявленные зависимости между уровнем повреждения тканей в однолетних побегах яблони и вишни морозом и относительной скоростью транспорта электронов фотосистемой II ( $r = 0,71 \dots 0,91$ ) позволяют для более объективной оценки повреждений использовать метод индуцированной флуоресценции хлорофилла.

6. Методом искусственного промораживания выделены сорта и формы яблони (Успенское, Антоновка обыкновенная, Рождественское); груши (Северянка краснощекая); вишни (*C. mahaleb*) и сливы (Светлячок) с повышенной устойчивостью цветков и бутонов к поздневесенним заморозкам. Не выявлено взаимосвязей между устойчивостью цветков к заморозкам и морозостойкостью тканей побегов по I-IV компонентам ( $r = 0,05 \dots 0,48$ ).

7. Выявленные корреляционные зависимости позволяют проводить отбор гибридных сеянцев в одно-, двухлетнем возрасте по признакам:

- устойчивости к заморозкам цветков и бутонов у яблони – корреляция со степенью снижения относительной скорости переноса электронов фотосистемой II в листьях ( $r = 0,91$ );

- морозостойкости плодовых (генеративных) почек у яблони, груши, вишни и абрикоса – корреляция с уровнем устойчивости вегетативных почек ( $r = 0,61$ );

- солеустойчивости яблони – корреляция с устойчивостью к засолению в репродуктивном периоде ( $r = 0,88$ ).

8. Методика, основанная на анализе динамики оптических (спектральных) характеристик листьев и их водных вытяжек позволяет успешно проводить оценку устойчивости растений к обезвоживанию, перегреву и засолению. Спектральные характеристики водных вытяжек из

однолетних побегов также зависят от степени повреждения растений морозом. Количественным критерием засухо-, соле- или морозоустойчивости при этом является показатель евклидова расстояния между спектрами отражения или пропускания контрольного и опытных вариантов.

9. На формирование признака засухоустойчивости преобладающее влияние оказывают неаддитивные взаимодействия генов. Сорта и формы яблони Солнце Кубани, Уральское наливное, Богатырь, Былина, Памяти есаула, Кубань спур, Дин Арт, Гренни Смит, Пивденне, Гала, 20-88, Персиковое, Коваленковское, Флагман, 11-8, 11-12, 11-5, 11-4, 11-7, 11-9 (Казачка кубанская х Кандиль орловский), 7-4, 7-6 (Скала х Кандиль орловский), 10-5 (Казачка кубанская х Былина), 9-17 (Скала х Имант) являются источниками высокой засухоустойчивости. Выделены доноры засухоустойчивости – сорта Казачка кубанская, Кандиль орловский, Имант и перспективные для селекции на засухоустойчивость комбинации скрещивания – Казачка кубанская х Былина, Скала х Имант, Казачка кубанская х Ковровое.

10. У сортов и форм яблони, вишни и сливы выявлена зависимость между показателями водного обмена и степенью снижения скорости электронного транспорта под действием засухи ( $r = -0,66 \dots -0,71$ ), что позволяет отбирать засухоустойчивые генотипы методом индукции флуоресценции хлорофилла.

11. Высокой солеустойчивостью характеризуются формы и сорта яблони Якутская, я. замечательная (*M. spectabilis*), Пурпуровое ЦГЛ, я. флорентийская (*M. florentina*), я. пурпуровая (*M. purpurea*), Делишес спур, Флагман. Выявлено преобладание аддитивных генных взаимодействий в наследовании устойчивости яблони к засолению. Донорами этого признака являются сорта и формы с высокой ОКС: Свежесть, Сочи 26/3, *M. floribunda*. Выделены перспективные для селекции комбинации скрещивания с высокой СКС Былина х Лигол, Свежесть х *M. floribunda*, генисточники 6-11, 6-14 (Свежесть х Сочи 26/3), 9-7, 9-11, 9-16, 9-17, 9-19 (Свежесть х *M. floribunda*).

12. При моделировании засоления использование растворов хлорида калия, хлорида натрия, сульфата натрия, хлорида кальция, гидрокарбоната натрия в изоосмотических концентрациях дало сходные результаты ( $r = 0,66 \dots 0,85$ ), что подтверждает корректность использования хлорида натрия для тестирования устойчивости к различным типам засоления.

13. Наиболее чувствительными к воздействию хлорида натрия показателями индуцированной флуоресценции хлорофилла являются относительная скорость электронов по транспортной цепи, максимальный квантовый выход фотохимических реакций и коэффициент максимальной утилизации световой энергии ( $r = 0,60 \dots 0,70$ ).

14. Выявленная взаимосвязь между скоростью роста корешков в присутствии хлорида натрия у проростков семян сортов яблони и выходом солеустойчивых гибридных сеянцев в потомстве сорта дает возможность ускоренной оценки донорских способностей исходных форм по солеустойчивости ( $r = 0,79$ ).

15. Выделено и создано более 50 генисточников и доноров устойчивости плодовых растений к абиотическим стрессорам. Созданы и внесены (в соавторстве) в Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию, новые высокопродуктивные иммунные к парше сорта яблони (Академик Казаков, Благовест, Былина, Вымпел, Красуля, Чародейка, Флагман, Фрегат), которые характеризуются высокой экономической эффективностью (прибыль с 1 га более 210 тыс. руб., при уровне рентабельности более 174%).

## РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ ПРОИЗВОДСТВА И СЕЛЕКЦИИ

1. Для возделывания в садоводческих хозяйствах Центрально-Черноземного региона РФ рекомендуются созданные (в соавторстве) новые высокоадаптивные продуктивные сорта яблони (Академик Казаков, Благовест, Былина, Вымпел, Красуля, Чародейка, Флагман, Фрегат), которые характеризуются высокой экономической эффективностью (прибыль с 1 га более 210 тыс. руб., при уровне рентабельности более 174%).

2. В качестве источников высокого адаптивного потенциала рекомендуются сорта и формы:

- зимостойкости яблони по четырем компонентам – Уральское наливное, Бердское, Юбиляр, Имрус, Скала, Успенское, Антоновка обыкновенная, Былина, 18-2 (КВ-5 x Якутская), 12-13 (Казачка кубанская x Ковровое), 24-16, 24-33, 24-36, 24-59 (Таежное x Былина), 23-50 (Таежное x Ковровое);

- устойчивости генеративных образований к поздневесенним заморозкам: яблони – Успенское, Антоновка обыкновенная, Рождественское; груши – Северянка краснощекая; вишни – вишня магалебская (*C. mahaleb*); сливы – Светлячок;

- засухо- и жаростойкости: яблони – Солнце Кубани, Уральское наливное, Богатырь, Былина, Памяти есаула, Кубань спур, Дин Арт, Гренни Смит, Пивденне, Гала, 20-88, Персиковое, Коваленковское, Флагман, 11-8, 11-12, 11-5, 11-4, 11-7, 11-9 (Казачка кубанская x Кандиль орловский), 7-4, 7-6 (Скала x Кандиль орловский), 10-5 (Казачка кубанская x Былина), 9-17 (Скала x Имант); вишни – Владимирская, Вечерняя заря, Харитоновская; сливы – Этюд;

- устойчивости к засолению почвы: яблони – Якутская, яблоня замечательная (*M. spectabilis*), Пурпуровое ЦГЛ, яблоня флорентийская (*M. florentina*), яблоня пурпуровая (*M. purpurea*), Делишес спур, Флагман, 6-11, 6-14 (Свежесть x Сочи 26/3), 9-7, 9-11, 9-16, 9-17, 9-19 (Свежесть x *M.*

*floribunda*); груши – Августовская роса, Аллегро, Февральский сувенир; вишни – Алмаз, Харитоновская.

3. Для селекционного использования рекомендуются разработанные и оптимизированные методы и предложенные диагностические показатели оценки адаптивного потенциала плодовых растений, базирующиеся на изучении физиологических процессов и позволяющие эффективно выделять наиболее устойчивые генотипы при подборе родительских пар и изучении гибридного материала.

### **ПЕРСПЕКТИВЫ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ ТЕМЫ ДИССЕРТАЦИИ**

1. Использование выделенных и созданных источников высокого адаптивного потенциала, новых сортов в качестве исходного материала в селекции плодовых культур на устойчивость к абиотическим стрессорам.

2. Расширение генетико-селекционных исследований по частной генетике признаков устойчивости к абиотическим стрессорам, выявлению закономерностей их наследования гибридным потомством плодовых культур.

3. Выявление и использование в селекционной практике корреляционных зависимостей между признаками адаптивности и физиологическими показателями, характеризующими функциональное состояние растений в оптимальных и экстремальных условиях.

4. Использование разработанных и оптимизированных методов и предложенных диагностических показателей для оценки адаптивного потенциала плодовых растений и выделения наиболее устойчивых генотипов при подборе родительских пар и изучении гибридного материала.

**СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Агапкина, С.Ф. Наследование высокого уровня зимостойкости в гибридном потомстве яблони: дис. ...канд. с.-х. наук / С.Ф. Агапкина. – М., 1988. – 139 с.
2. Агроклиматические ресурсы Тамбовской области. – Л.: Гидрометеиздат, 1974. – 103 с.
3. Акимов, М.Ю. Оценка генофонда груши и выделения форм с ценными хозяйственно-биологическими признаками: автореф. дис. канд. с.-х. наук / М. Ю. Акимов // 06.01.05: Мичуринск, 2001. – 24с.
4. Алексеев, В. П. Компоненты зимостойкости у сортов и форм яблони домашней (*Malus domestica* Borkh.): автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – М., 1983. – 24 с.
5. Алехина, Н.Д. Физиология растений: учебник для студ. вузов / Н. Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко, Т.В. Жигалова, Н.Р. Мейчик, А.М. Носов, О.Г. Полеская, Е.В. Харитонашвили, В.В. Чуб; под общ. ред. И. П. Ермакова – М.: Издательский центр «Академия», 2005. – 640 с.
6. Алехина, Е.М. Влияние генотипа и погодных факторов зимне-весеннего периода на реализацию продуктивного потенциала сортов черешни / Е.М. Алехина, Ю.А. Доля // Плодоводство и виноградарство Юга России, 2014. – № 26(02). – 11с.
7. Альтергот, В.Ф. О причинах гибели растений при высоких температурах / В.Ф. Альтергот. – Изв. АН СССР, сер. биол., 1936, № I. – С. 79-87.
8. Андреева, А.В. Экспресс-оценка экологического состояния окружающей среды с помощью спектров отражения растительности / А.В. Андреева, А.А. Бузников // Известия ГЭТУ, 2005. – №1. – С. 43-51.

9. Артюх, С. Н. Формирование генофонда яблони на основе метода мутационной селекции / С.Н. Артюх // Основные итоги научных исследований СКЗНИИСиВ за 2004 год: сб. отчетов. – Краснодар, 2005. – С. 11-16.

10. Артюх, С.Н. Динамика белков и пролина в побегах сортов яблони по разным компонентам зимостойкости / С.Н. Артюх, Н.И. Ненько, Н. Г. Красова // Плодоводство и виноградарство Юга России, 2014. – №25 (01). – 9с.

11. А. с. СССР, кл. А 01 G 7/00 А 01 Н 1/04. Способ диагностирования зимостойкости генотипов яблони / Г.М. Иванченко, Л. И. Фисенко, К. В. Мигин – № 697095; заявл. 18.10.77. № 2535781, опубл. 15.11.79.

12. А. с. 1042672СССР кл. А 01 G 7/00. Способ оценки морозостойкости древесных растений / В. Г. Леонченко, Н. П. Ханина –№ 3395859/30-15; заявл. 04.02.82, опубл. 23.09.83.

13. А. с.1570674 СССР МКИ А01С 7/00. Способ определения зимостойкости плодовых растений / Денисов В. Ф.– №4380330/30-13; заявл.07.01.88; опубл. 16.06.90, Бюл. №22. – 45-64 с.

14. Бандурко, И. А. Груша (*Pyrus L.*). Генофонд и его использование в селекции / И. А. Бандурко. – Майкоп, 2007. – 175с.

15. Белоус, О. Г. Диагностика устойчивости растений чая к стресс-факторам / О.Г. Белоус // Вестник РАСХН, № 6, –2008. –С. 41-43.

16. Белоус, О. Г. Ферментативная активность листьев чая во влажных субтропиках России / О.Г. Белоус // Сб. трудов ВНИИ ЦиСК. – Сочи, 2010. – Т.43. – С. 70-75.

17. Белоус, О. Г. Активность каталазы в листьях чая в зоне влажных субтропиков России / -Saatbrucken: LAP Lambert Academic Publishing, 2012. – 68 с.

18. Богданов, Р. Е. Биологические особенности и хозяйственная ценность сортов и форм сливы для производства и селекции: дис. ... канд. с.-х. наук / Р. Е. Богданов // 06.01.05 – Мичуринск, 2003. – 175 с.

19. Богданов, Р. Е. Слива / Р. Е. Богданов // Совершенствование исходного материала и создание новых сортов косточковых культур. – Мичуринск-наукоград РФ, 2008. – Гл. 2. – С. 31–54.

20. Браун, А. Дж. Яблоня / А. Дж. Браун // в кн.: Селекция плодовых растений. – М., 1981. – С.3-61.

21. Будаговский, В. И. Зимостойкость корневой системы у карликовых и полукарликовых подвоев яблони / В. И. Будаговский // Изв. АН СССР. – Серия Биология. 1954. – № 6. – С. 11–25.

22. Будаговский, А. В. Новый методический подход к оценке жаростойкости плодовых растений / А. В. Будаговский, М. Л. Дубровский, М. Ю. Пимкин, О. Н. Будаговская, А. И. Миляев // Агрэкологические аспекты устойчивого развития АПК: материалы VIII междунар. науч. конф. – Брянск, 2011. – С. 317-319.

23. Бутенко, А. И. Интегральная оценка морозостойкости сортов яблони методом анализа иерархий / А. И. Бутенко, Н. В. Жукова, Н. И. Савельев // Вестник РАСХН, 2010. – № 4. – С. 36 - 38.

24. Бутенко, А. И. Автоматизация оценивания степени повреждения тканей и почек сортов яблони при искусственном промораживании / А.И. Бутенко, Н. И. Савельев, А. Н. Юшков, Н. В. Жукова // Вопросы современной науки и практики. Университет им. В.И. Вернадского. Сер. Технические науки. – 2008. – Т. 2, № 2 (12). – С. 43 – 49.

25. Вавилова, Л. В. Зимостойкость восточноазиатских груш в условиях предгорий Республики Адыгея: дис. канд. биол.: 03.02.08 / Вавилова Л. В. – Краснодар, 2014 – 217с.

26. Венедиктов, П. С. Использование флуоресценции хлорофилла а для контроля физиологического состояния зеленых насаждений в городских экосистемах / П. С. Венедиктов, С. Л. Волгин, Ю. В. Казимирко, Т. Е.

Кренделева, Г. П. Кукарских, В. В. Макарова, О. Г. Лаврухина, С. И. Погосян, О. В. Яковлева, А. Б. Рубин // Биофизика. 1999. – Т. 44. – № 6. – С. 1037-1047.

27. Веняминов, А. Н. Размер повреждений садов в зимы 1939/40 и 1941/42 гг. / А. Н. Веняминов, В. К. Заец // Повреждение садов морозами и мероприятия по их восстановлению.– М.: Сельхозизд, 1944. – С. 10-15.

28. Веселов, А. П. Мембранные системы клеток как клеточные сенсоры в адаптивных реакциях растений на действие малых доз ионизирующего излучения / А. П. Веселов, Л. Н. Курганова, О. В. Орлова, Ю. В. Сеницына, О. Е. Половинкина // Современная физиология растений: от молекул до экосистем: Материалы докладов Международной конференции (в трех частях). Часть 2. (Сыктывкар, 18-24 июня 2007 г.). – Сыктывкар, 2007. – С. 64-65.

29. Веселова, Т. В. Стресс у растений / Т. В. Веселова, В. А. Веселовский, Д. С. Чернавский – М.: Изд-во МГУ, 1993. – 145 с.

30. Веселовский, В. А. Стресс у растений (биофизический подход) / В. А. Веселовский, Т. В. Веселова // Генетико-селекционные проблемы устойчивости плодовых растений к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам: Сб. докл. и сообщ. XVII Мичуринских чтений (29-30 октября 1996 г.). – Тамбов, 1998. – С.8-12.

31. Веселовский, В. А. Люминисценция растений. Теоретические и практические аспекты / В. А. Веселовский, Т. В. Веселова – М.: Наука, 1990. – 200с.

32. Владимиров, Ю. А. Свободные радикалы в биологических системах / Ю. А. Владимиров // Биологические мембраны, 2000. – № 12. – С. 13 – 19.

33. Водные ресурсы и обеспечение продовольственной безопасности и питания. Доклад Группы экспертов высокого уровня по вопросам продовольственной безопасности и питания Комитета по всемирной продовольственной безопасности (ГЭВУ), Рим, 2015. – 163с.

34. Волгушева А. А. Изучение параметров флуоресценции хлорофиллаа хлоропластов коры деревьев тополя, растущих в разных районах города Улан-Батор / А. А. Волгушева, О. В. Яковлева, И. В. Конюхов, Г. Ю. Ризниченко, Т. Е. Кренделева, Т. Гун-Аажав, О. С. Борданова, С. Баттулга, А. Б. Рубин // МКО 2009. – т. 2. – с. 180-197.

35. Галашева, А. М. Особенности роста и плодоношения сортов яблони в интенсивном саду: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / А. М. Галашева. – Орел, 2007. – 23 с.

36. Галашева, А. М. Физиолого-биохимические подходы в изучении зимостойкости у сортов яблони из коллекции ВНИИСПК / А. М. Галашева // Сб: Параметры адаптивности многолетних культур в современных условиях развития садоводства и виноградарства. Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 62-71.

37. Галашева, А. М. Водный режим сортов яблони различной зимостойкости / А. М. Галашева, Н. Г. Красова // Современное садоводство [Электронный ресурс]: электронный журнал, 2013. – № 4. – С. 1-8.

38. Генкель, П. А. Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы её повышения (методические указания) / П. А. Генкель. – АН СССР. М., 1956. – 71 с.

39. Генкель, П. А. Некоторые аспекты засухоустойчивости и регуляции роста растений абрикоса при действии засухи / П. А. Генкель, Т. Н. Пустовойтова // VI Международный симпозиум по культуре абрикоса 4 - 18 июля 1977г. – Ереван, 1981. – Ч. I. – С. 98-101.

40. Генкель, П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений / П. А. Генкель. – М.: Наука, 1982. – 282 с.

41. Голдовский, А. М. Промежуточные состояния растений между анабиозом и жизнедеятельностью (мезабиоз) / А. М. Голдовский // Физиол. Раст, 1984. – Т.31. – № 4. – С. 758 – 763.

42. Голышкина, Л. В. О характере изменений содержания антоцианов – цианидинов в побегах сортов яблони для диагностики зимостойкости / Л. В. Голышкина, А. М. Галашева, Н. Г. Красова // Плодоводство и ягодоводство России, 2011 – Т. XXVIII – Ч. 1. – С.129-130.

43. Гончарова, Э. А. Оценка устойчивости к разным стрессам плодовых и овощных (сочноплодных) культур / Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям (Методическое руководство) / Э. А. Гончарова . Л., 1988. – С. 46- 62.

44. Гончарова, Э. А. Результаты выявления источников высокой засухоустойчивости из генофонда сочноплодных культур / Э. А. Гончарова // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. ВИР, 1989. – Т.130. – С.24-33.

45. Гончарова, Э. А. Водный статус культурных растений и его диагностика/ Э. А. Гончарова // под ред. В. А. Драгавцева. – СПб., 2005. – 112 с.

46. Гончарова, Э. А. Стратегия диагностики и прогноза устойчивости сельскохозяйственных растений к погодно–климатическим аномалиям / Э. А. Гончарова // Сельскохозяйственная биология, 2011. – №1. – С. 24-31.

47. Гончарова, Э. А. Особенности водообмена разных по засухоустойчивости сортов сливы и алычи в период формирования урожая / Э. А. Гончарова, Р. А. Магомедова, Г. В. Еремин // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции ВИР, 1979. – Т.64. – вып.3. – С. 52-71.

48. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Том 1. Сорты растений / Министерство сельского хозяйства Российской Федерации. М, 2015. – 462 с.

49. Грюнер, А. М. О наследовании морозостойкости у яблони/ Труды Краснодарского пед. ин-та. Краснодар, 1969. – вып. 122. – с. 146-153.

50. Грюнер, А. М. Изучение морозостойкости яблони с применением искусственного замораживания: автореф. дис. ...канд.с.-х. наук / А. М. Грюнер – Л., 1970. – 24 с.

51. Гудковский, В. А. Окислительный стресс плодовых культур (факторы, механизмы, диагностика, повышение устойчивости) / В. А. Гудковский // Тез. докл. межрегион. науч.-практ. конф. «Научные основы устойчивого садоводства в России», 11 – 12 марта 1999 г. – Мичуринск: ВНИИС им. И. В. Мичурина, 1999. – С. 2 – 7.

52. Гудковский, В. А. Стресс плодовых растений / В. А. Гудковский, Н. Я. Каширская, Е. М. Цуканова // Воронеж: Кварта, 2005. – 128 с.

53. Гурьев Б. П. К разработке генетической модели сортов сельскохозяйственных культур / Б. П. Гурьев, П. П. Литун, Л. В. Бондаренко // Применение физиологических методов при оценке селекционного материала и моделирование новых сортов сельскохозяйственных культур: Мат. I Всесоюз. конф. по применению физиологических методов в селекции растений; г. Жодино Минской обл., 18-19дек.1981г. Москва, 1983. – С.16-19.

54. Данилова, А. А. Особенности компонентов зимостойкости у новых сортов яблони: диссертация ... кандидата сельскохозяйственных наук: 06.01.05 / А. А. Данилова - Москва, 2011 - 162 с.

55. Денисов, В. Ф. Методика лабораторного промораживания корней и побегов плодовых культур / В. Ф. Денисов // Бюллетень ЦГЛ им. И.В. Мичурина. – 1961. Вып. 11–12. – С. 79–81.

56. Денисов, В. Ф. Использование физиологических методов прогнозирования и диагностики морозоустойчивости растений при селекции яблони / В. Ф. Денисов // Наука – производству: Краткие тезисы докладов к предстоящей конференции, посвященной 125 годовщине со дня рождения И. В. Мичурина. – М., 1981. – С. 17-18.

57. Денисов, В. Ф. Использование нового метода прогнозирования морозоустойчивости растений при сортоизучении яблони / В. Ф. Денисов // Бюл. науч. инф. ЦГЛ., 1986.–№43.–С.39-43.

58. Джигадло, Е. Н. Косточковые культуры / Е. Н. Джигадло, А. Ф. Колесникова, Г. В. Еремин, Т. В. Морозова, С. Ю. Дебискаева, М. В. Каньшина, Н. И. Медведева, В. С. Симагин // Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур; под ред. Е. Н. Седова, Г. П. Огольцовой – Орел: ВНИИСПК, 1999. – С.300-350.

59. Джигадло, Е. Н. Использование низкочастотного сопротивления в работе с косточковыми культурами / Е. Н. Джигадло, М. И. Джигадло // Сб. НИИСиСПК. – Тула, 1992. – С. 86-93.

60. Джигадло, Е. Н. Основные направления в селекционной работе с косточковыми культурами / Е. Н. Джигадло, А. А. Гуляева, А. Ф. Колесникова // Достижения науки и техники АПК, 2010. – №4. – С.16-18.

61. Долматов, Е. А. Особенности и методы селекции груши в Центральном регионе России / Е.А. Долматов // Дисс. в виде научного доклада на соискание уч. степени доктора с.-х. наук. – М. 1999. – 80с.

62. Долматов, Е. А. Устойчивость некоторых сортов и форм груши к повреждению цветков заморозками / Е. А. Долматов, Н. И. Панова // Селекция и сорторазведение садовых культур. – Орел: Всероссийский научно-исследовательский институт селекции плодовых культур, 1996. – С.124 –129.

63. Долматов, Е. А. Оценка донорских качеств форм груши при селекции на высокую зимостойкость / Е. А. Долматов, С. В. Резвякова, А. Г. Кузнецова // Основные направления и методы селекции семечковых культур [Текст] : (материалы к международной научно-методической конференции, г. Орел, июль 2001 г.). – Орел : ВНИИСПК, 2001. – С. 25-27.

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

65. Дорошенко, Т. Н. Физиолого-экологические аспекты южного пловодства / Т. Н. Дорошенко – Краснодар, 1999. – 234 с.

66. Дорошенко, Т. Н. Физиологические аспекты южного плодоводства / Т. Н. Дорошенко. – Краснодар: Кубанский ГАУ, 2000. – 152 с.

67. Дорошенко, Т. Н. Солеустойчивость плодовых растений и ее диагностика / Т. Н. Дорошенко // Системообразующие экологические факторы и критерии зон устойчивого развития плодоводства на Северном Кавказе. – Краснодар, 2001. – С. 54-60.

68. Дорошенко, Т. Н. Плодоводство с основами экологии: учебник / Т. Н. Дорошенко. – Краснодар: КубГАУ, 2002. – 274с.

69. Дорошенко, Т. Н. Биологические аспекты плодоводства на современном этапе // Научный журнал КубГАУ – Scientific Journal of KubSAU, 2004. – №03. Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2011/03/pdf/03.pdf> (дата обращения: 09.01.2016)

70. Дорошенко, Т. Н. Способ диагностики засухоустойчивости плодовых культур / Т. Н. Дорошенко, Е. П. Алешин, М. Э. Максимцова // Описание изобретения к патенту, кл. А01Н1/04, А01G1/00, А01G7/00. – заявл. №99117091/13, 04.08.1999, опубл. 20.01.2001.

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

72. Дорошенко, Т. Н. Подбор сортов и подвоев для садов юга России / Т. Н. Дорошенко, Н. И. Кондратенко – Краснодар, 1998. – 215 с.

73. Дорошенко, Т. Н. Оценка устойчивости яблони к критическим температурам зимнего и летнего периода / Т. Н. Дорошенко, Э. В. Макарова, Л. Н. Щербакова, Л. Д. Бадь // Селекционно-генетическое совершенствование породно-сортового состава садовых культур на Северном Кавказе: темат. сб. науч. тр. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2005. – С. 107-114.

74. Дорошенко, Т. Н. Устойчивость плодовых и декоративных растений к температурным стрессорам: диагностика и пути повышения: монография /

Т. Н.Дорошенко, Н. В.Захарчук, Д. В. Максимцов – Краснодар: Куб ГАУ, 2014. – 174 с.

75. Дорошенко, Т. Н. Влияние погодных факторов на развитие плодовых растений в южном регионе России / Т. Н. Дорошенко, С. С. Чумаков, А. Н. Ройбул // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета (Научный журнал КубГАУ) [Электронный ресурс]. – Краснодар: КубГАУ, 2011. – №03 (067). С. 30-39. Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2011/03/pdf/03.pdf> (дата обращения: 09.01.2016).

76. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б. А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.

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

78. Дубравина, И. В. Актуализация использования математических аппаратов в селекции яблони на заданные признаки / И. В. Дубравина, С. В. Пермякова // Научный журнал КубГАУ - Scientific Journal of KubSAU. 2013. №90. Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2013/90/pdf/90.pdf> (дата обращения: 09.01.2016).

79. Европейская экономическая комиссия ООН. Руководство по водным ресурсам и адаптации к изменению климата. Женева, ЕЭК ООН, 2009. – 143 с.

80. Егоров, Е. А. Зависимость продуктивности многолетних насаждений от метеорологических факторов / Е. А. Егоров // Прогноз развития метеоситуаций на ближайшие десятилетия XXI века и реакция на них сельскохозяйственных культур. – Краснодар, 1999 – С. 3-6.

81. Егоров, Е. А. Экономика промышленного садоводства / Е. А. Егоров // Законодательное обеспечение развития садоводства в Российской Федерации: Сб. статей. – М.: ВСТИСП, 2006. – С.40-55.

82. Егоров, Е.А. Экономические условия устойчивого развития промышленного плодородства и виноградарства / Е.А. Егоров, Ж.А. Шадрина, Г.А. Кочьян // Плодородство и виноградарство Юга России. – 2011. № 12. – С. 150-159.

83. Егоров, Е.А. Роль агроэкономических исследований в формировании содержательного облика промышленного плодородства России / Е.А. Егоров, Ж.А. Шадрина, Г.А. Кочьян // Разработки, формирующие современный облик садоводства. Монография. – Краснодар: СКЗНИИСиВ. – 2011а. – С. 7-21

84. Егоров, Е.А. Технологическо-экономические аспекты повышения конкурентоспособности промышленного плодородства/ Е.А. Егоров, Ж.А. Шадрина, Г.А. Кочьян // Селекция и сортоведение садовых культур Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 170-летию ВНИИСПК. – 2015. – С. 66-69

85. Еремеев, Г. Н. Лабораторно-полевой метод оценки засухоустойчивости плодовых и других растений и краткие результаты его применения // Труды Гос. Никитского бот. Сада, 1964. – Т. 37. – С. 472–489.

86. Еремеев, Г. Н. Методы оценки засухоустойчивости плодовых культур / Г. Н. Еремеев // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. – Л.: Колос, 1976. – С. 101-115.

87. Еремин, Г. В. Перспективы использования мирового генофонда плодовых культур в селекции / Г. В. Еремин // Материалы к науч.-практ. конф. «Садоводство и виноградарство 21-го века». – Краснодар, 1999. – Ч.1. – С.86-96.

88. Еремин, Г. В. Разработка программ исследований и принципы подбора комбинаций скрещиваний / Г. В. Еремин // Современные методологические

аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве.– Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 97-106.

89. Еремин, Г. В. Слива / Г. В. Еремин, В. Л. Витковский. – М.: Колос, 1980. – 255 с.

90. Еремин, Г.В. Слива и алыча / Г.В. Еремин. - М.:Изд-во АСТ, 2003.- 302 с.

91. Еремин, Г. В. Оценка устойчивости плодовых культур к зимним оттепелям и возвратным морозам / Г. В. Еремин, Т. А. Гасанова // Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям: методическое руководство – Л., 1988. – С.170-174.

92. Еремин, Г. В. Изучение жаростойкости и засухоустойчивости сортов / Г. В. Еремин, Т. А. Гасанова // Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур; под ред. Е.Н. Седова, Г.П. Огольцовой – Орел: ВНИИСПК, 1999. – С.80-85.

93. Еремин, Г. В. Ранняя диагностика устойчивости косточковых культур к возвратным морозам / Г. В. Еремин, Т. Н. Дорошенко, Э. В. Макарова // Доклады РАСХН, 1995. – №4. – С. 9-11.

94. Еремин, Г. В. Селекция и сортоведение плодовых культур / Г. В. Еремин, А. В. Исачкин, Е. Н. Седов и др.; под ред. проф. Г. В. Еремина – М.: Колос, 1993. – 288 с.

95. Еремин, Г. В. Физиологические особенности формирования адаптивности, продуктивности и качества плодов у косточковых культур в предгорной зоне Северо-Западного Кавказа / Г. В. Еремин, Л. Г. Семенова, Т. А. Гасанова; под ред. Г. В. Еремина – Майкоп, 2008. – 210 с.

96. Ефимова, И. Л. Устойчивость сортов яблони к заморозкам / И. Л. Ефимова // Основные итоги научных исследований СКЗНИИСиВ за 2004 год: сб. отчетов. – Краснодар, 2005. – С. 57-59.

97. Ефимова, И. Л. Сортовые особенности повреждений яблони заморозками / И. Л. Ефимова // Плодоводство и виноградарство Юга России, 2010. – №3(2) – 5с.

98. Ефимова, Н. В. Ранняя диагностика зимостойкости в селекции яблони: автореф. дис. ...канд. с.-х. наук / Н. В. Ефимова – М., 1984. –26 с.

99. Ефимова, Н. В. Оценка точности ранней диагностики зимостойкости в селекции яблони / Н. В. Ефимова // Селекция на зимостойкость плодовых и ягодных культур. – М., 1993. – С. 37-42.

100. Ефимова, Н. В. Диагностика адаптации яблони к зимним условиям средней полосы России / Н. В. Ефимова // В сб.: «Проблемы и перспективы адаптивного садоводства России». – М., 1994. – С. 97-101.

101. Ефимова, Н. В. Некоторые результаты сортоизучения яблони и груши во ВСТИСП / Н. В. Ефимова // Плодоводство и ягодоводство России. М., 1995. –Т.II. – С.24-31.

102. Ефимова, Н. В. Некоторые дискуссионные вопросы определения зимостойкости плодовых культур / Н. В.Ефимова // Генетико-селекционные проблемы устойчивости плодовых растений к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам: Сб.докл. и сообщ. XVII Мичуринских чтений (29-30 октября 1996 г.). – Тамбов, 1998. – С.101-103.

103. Ефимова, Н. В. Сортовая реакция груши на поздневесенние заморозки / Н. В.Ефимова, А. В. Сидоров // Плодоводство и ягодоводство России: Сб науч. работ / ВСТИСП. – М., 2000. – Т.VII. – С.21-24.

104. Жуков, О. С. Селекционно-генетические основы и получение высококачественных сортов вишни : диссертация ... доктора сельскохозяйственных наук в форме науч. докл. : 06.01.05. - Мичуринск, 2000. - 38 с.

105. Жуков, О. С. Вишня и черешня / О. С.Жуков, Г. Г. Никифорова // Создание новых сортов и доноров ценных признаков на основе

идентификации генов плодовых растений. – Мичуринск: Изд-во ВНИИГИСПР им. И.В. Мичурина, 2002. – С.44-57.

106. Жуков, О. С. Селекция вишни / О. С. Жуков, Е. Н. Харитоновна. – М.: Агропромиздат, 1988. – 141 с.

107. Жукова, Н. В. Совершенствование методики оценки морозостойкости сортов яблони: Дис. канд. с.-х. наук. / Н.В.Жукова // 06.01.05: Мичуринск, 2011. – 147с.

108. Жумарь, А. Ю. Использование первых производных кривой отражения растительных покровов в области 0.69-0.74 мкм для оценки индекса листовой поверхности / А. Ю. Жумарь, Е. А. Яновская // Журнал прикладной спектроскопии, 1994. – Т.60. – №1-2 – с. 158-163.

109. Жученко, А. А. Экологическая генетика культурных растений (адаптация, рекомбинация, агробиоценоз). – Кишинев, 1980. – 588 с.

110. Жученко, А. А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы) / А. А. Жученко. – М.: Изд-во РУДН «Агрорус», 2001. – Т. II. – 708 с.

111. Жученко, А. А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. В трех томах / А. А. Жученко – М.: Изд-во Агрорус, 2008. – Том I. – 816 с.

112. Жученко, А. А. Адаптивное растениеводство (эколого-географические основы). Теория и практика. В трех томах. – М.: Изд-во Агрорус, 2009. – Т. II. – 863 с.

113. Жученко, А. А. Экологическая генетика культурных растений как самостоятельная научная дисциплина. Теория и практика / А. А. Жученко. Краснодар: Просвещение-Юг, 2010. – 485 с.

114. Земисов, А. С. Хозяйственно-биологическая и селекционная оценка генофонда яблони / А. С. Земисов // автореф. дис. ...канд. с.-х. наук. – Мичуринск, 2008. – 24с.

115. Земисов, А. С. Оценка устойчивости исходных форм яблони к зимним повреждениям / А. С. Земисов, А. Н. Юшков, Н. В. Борзых // Актуальные проблемы интенсификации плодового хозяйства в современных условиях. РУП "Институт плодового хозяйства" – Самохваловичи, 2013. – С. 50-54.

116. Изменение климата и водные ресурсы. Технический документ Межправительственной группы экспертов по изменению климата / Б. К. Бэйтс, З. В. Кундцевич, С. У, Ж. П. Палютикоф (ред.) // Секретариат МГЭИК, Женева, 2008. – 228 стр.

117. Иванов, А. А. Функциональные изменения фотосинтетического аппарата у растений пшеницы при водном стрессе на фоне NaCl / А. А. Иванов // Сельскохозяйственная биология. – 2010. – №3. – С.88-93.

118. Иванов, Ю. М. Технологическая модификация проростков и анализ его пригодности для оценки солеустойчивости растений / Ю. М. Иванов, Г. В. Удовенко // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1970. – т. 43. – Вып. 1. – С. 160-168.

119. Иванченко, Г. М. Коррелятивные связи между зимостойкостью и интенсивностью метаболизма у яблони в зимний период / Г. М. Иванченко // Физиология, экология и агротехника садовых культур: Сб. науч. тр. – Новосибирск, 1985. – С. 34-39.

120. Исаев, С. И. Селекционная эффективность семей гибридов от разных типов скрещивания яблони / С. И. Исаев // Биология и селекция яблони. – М.: МГУ, 1976. – С.5-53.

121. Казакова Л. А. Комплексная мелиорация орошаемых солонцовых и засоленных почв Нижнего Поволжья: дис. ... д-ра биол. наук / Л. А. Казакова. – Волгоград, 2007. – 319 с.

122. Калинина, И. П. Селекция яблони на Алтае / И. П. Калинина. – Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1976. – 352 с.

123. Калинина, И.П. Селекция яблони на Алтае / И.П. Калинина – Рос-сельхозакадемия. Сиб. Отделение. НИИС им.М.А. Лисавенко. Барнаул:Изд-во «АзБука», 2008. – 251 с.

124. Канаш, Е. В. Диагностика физиологического состояния и устойчивости растений к действию стрессовых факторов среды (на примере УФ-радиации). / Е. В. Канаш, Ю. А. Осипов // Методические рекомендации – Санкт-Петербург, 2008. – 36с.

125. Карапетян, Н. В. Переменная флуоресценция хлорофилла как показатель физиологического состояния растений / Н. В. Карапетян, Н. Г. Бухов // Физиол. раст., 1986. – Т. 33. – Вып. 5. – С. 1013-1026.

126. Кашин, В. И. Научные основы развития современного садоводства / В. И. Кашин // Сб. научных трудов: Плодоводство и ягодоводство России. М., 1994. – с.3-15.

127. Кашин, В. И. Научные основы адаптивного садоводства / В. И. Кашин – М.: Колос, 1995. – 335 с.

128. Кашин, В. И. Устойчивость растений плодовых и ягодных культур к весенним заморозкам / В. И. Кашин // Плодоводство и ягодоводство России: Сб.науч. работВСТИСП. – М., 1999. – Т.VI. – С.3-11.

129. Кашин, В. И. Проявление биологического потенциала садовых растений / В. И. Кашин // Биол. потенциал. садовых растений и пути его реализации: Материал. Междунар. конф. (19-22 июня 1999г.). – М., 2000. – С.3-14.

130. Кашин В. И. Достижения научно-исследовательских учреждений России в области садоводства в 1996-2000 гг. // Плодоводство и ягодоводство России: Сб. науч. работ / ВСТИСП. - М., 2001. - Т.VIII.- С.3-22.

131. Кеммер, Э. Проблема морозоустойчивости плодовых культур (перевод снем.) / Э. Кеммер, Ф. Шульц.– М.: Иностранная литература, 1958 – 155с.

132. Кизеев, А. Н. Применение спектроскопии отражения для неdestructивного анализа пигментов в растительных тканях / А. Н. Кизеев, М. Н. Мерзляк, А. Е. Соловченко // Молодой ученый, 2010 – №6. – С.90-97.

133. Кичина, В. В. Методические указания по селекции яблони / В. В. Кичина. – М., 1988. – 61 с.

134. Кичина, В. В. Особенности зимостойкости яблони на северной границе ее товарного производства / В. В. Кичина // Агротехника, защита от вредителей и болезней, механизация в производстве в НЗ РСФСР: сб. науч. тр. НИЗИСНП. – М., 1992. – С. 1-13.

135. Кичина, В. В. Современные представления о зимостойкости плодовых культур (концепция и генетические аспекты) / В. В. Кичина // Селекция на зимостойкость плодовых и ягодных культур. М., 1993. – С. 3-16.

136. Кичина, В. В. Селекция плодовых и ягодных культур на высокий уровень зимостойкости (концепция, приемы и методы) / В. В. Кичина – М., 1999. – 126с.

137. Кичина, В. В. Принципы улучшения садовых растений / В. В. Кичина. – М.: ГНУ ВСТИСП Россельхозакадемии, 2011. – 528 с.

138. Кичина, В. В. Колоннообразность и зимостойкость в селекции яблони / В. В. Кичина, Н. Г. Морозова, Г. И. Соболев // Садоводство и виноградарство, 1992. – № 11. – С.19-21.

139. Коваль, С. Ф. Что такое модель сорта: монография / С. Ф. Коваль, В. С. Коваль, В. М. Чернаков, Р. А. Цильке, Е. Д. Богданова.- Омск: ОмГАУ, 2005. - 277с.

140. Ковда, В.А. Почвенная карта мира / В.А. Ковда // Сер. биол. – 1966. - №2. – С. 266-286.

141. Козловская, З. А. Совершенствование сортимента яблони в Беларуси /З. А. Козловская. – Минск, 2003. – 168 с.

142. Козловская, З. А. Методика ускоренной оценки зимостойкости яблони с использованием прямого промораживания / З. А. Козловская // Плодоводство. Самохваловичи, 2008. – Т. 20. – С 265-276.

143. Козловская З.А. Селекция яблони в Беларуси / З.А. Козловская. – Минск: Беларуская навука, 2015. – 457 с.

144. Козловская, З. А. Методика ускоренной оценки зимостойкости яблони с использованием изоферментного анализа пероксидазы / З. А. Козловская, О. И. Камзолова, Е. Н. Бирюк // Плодоводство. п. Самохваловичи, 2005. – Т. 17. – ч. 1. – С.265-274.

145. Кожушко, Н. Н. Оценка засухоустойчивости полевых культур // Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям (Методическое руководство).- Л., 1988.- С. 10-24.

146. Колесников, В. А. Плодоводство / В. А. Колесников, В. В. Фаустов, Н. В. Агафонов, Т. Д. Никиточкина, Ф. Н. Пильщиков; под ред. В. А. Колесникова. – М.: Колос, 1979. – 415с.

147. Колесникова, А. Ф. Использование методов промораживания проросших семян для отбора зимостойких сеянцев вишни / А. Ф. Колесникова, Г. В. Зубарева // Сб. ОЗПЯОС. – Тула, 1979. – Т. IX. – ч. I. – С. 45-61.

148. Комплексная программа по селекции семечковых культур в России на 2001-2020 гг. – Орел: ВНИИСПК, 2003. – 32 с.

149. Концепция федеральной целевой программы «Развитие мелиорации сельскохозяйственных земель России на 2013-2020 годы». Проект / Минсельхоз РФ, РАСХН. М., 2010. – 76с.

150. Корнеев, Д. Ю. Информационные возможности метода индукции флюоресценции хлорофилла / Д. Ю. Корнеев, К.: Альтапрес, 2002. - 188с.

151. Корнеев, Д. Ю. Особенности индукции флюоресценции хлорофилла листьев пшеницы в условиях засухи / Д. Ю. Корнеев, О. О. Стасик,

О. Г. Соколовская // Физиология и биохимия культ., растений, 1998. – Т. 30. №3. – С. 170-174.

152. Косякин, А. С. Морозоопасность территории Нечерноземной зоны РСФСР для промышленного садоводства / А. С. Косякин // Зимостойкость плодовых и ягодных культур. – М., 1983. – С. 3-10.

153. Котов, Л. А. Инновационные результаты создания уральских сортов плодовых семечковых культур на основе модернизации плодового садоводства на Урале / Л.А. Котов // Научное обеспечение адаптивного садоводства Уральского региона: сб. науч. тр. ГНУ Свердловская ССС ВСТИСП. – Екатеринбург, 2010. – С. 38-45.

154. Кошелев, В. К. Зимние повреждения плодовых растений в Центрально-черноземной зоне и повышение их зимостойкости / В. К. Кошелев // Зимостойкость плодовых, ягодных культур и их восстановление в связи с повреждением морозами: Сборник научных трудов Всесоюзный НИИ садоводства им. И.В. Мичурина. – Мичуринск, 1982. – С. 19-23.

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

156. Красавцев, О. А. Микроскопические данные о распределении воды в замерзших клетках / О. А. Красавцев // Физиология растений, 1973. – Т.20. – вып.2. – С. 239-244.

157. Красавцев, О. А. Переохлаждение как способ адаптации растений к отрицательным температурам / О. А. Красавцев // Успехи современной биологии, 1985. – вып.3(6) – т.100. – С.450-463.

158. Красова, Н. Г. Сорты и формы яблони ценные для селекции / Н. Г. Красова // Селекция яблони в СССР (сборник статей) – Орел, 1981. – С.28-32.

159. Красова, Н. Г. Сортовой фонд яблони и груши и его использование в селекции и производстве / Н. Г. Красова: дисс. ... д-ра с.-х. наук в виде науч. докл. – М., 1996. – 48 с.

160. Красова, Н. Г. Оценка зимостойкости сортов яблони по биохимическим показателям в условиях Краснодарского края / Н. Г. Красова, С. Н. Артюх, Н. И. Ненько // Плодоводство и виноградарство Юга России, 2012. – №15(3) – 9с.

161. Красова, Н. Г. Зимостойкость сортов яблони / Н. Г. Красова, Е. Н. Седов // Вестник Саратовского ГАУ, 2010. – № 2. – С. 20-23.

162. Красова, Н. Г. Некоторые физиолого-биохимические особенности устойчивости сортов яблони к зимним неблагоприятным условиям / Н. Г. Красова, А. М. Галашева, М. А. Макаркина, Т. В. Янчук // Достижения науки и техники АПК. 2010. №4. URL: <http://cyberleninka.ru> (дата обращения: 03.02.2016).

163. Красова, Н. Г. Определение морозостойкости яблони по сопротивлению тканей однолетних ветвей переменному электрическому току / Н. Г. Красова, А. М. Галашева, З. Е. Ожерельева, Н. М. Глазова // Создание адаптивных интенсивных яблоневых садов на слаборослых вставочных подвоях (матер. межд. науч.-практ. конф. 21-24 июля 2009, Орел), Орел: ВНИИСПК, 2009. – С. 76-82.

164. Красова, Н. Г. Об устойчивости яблони к неблагоприятным условиям зимнего периода / Н. Г. Красова, А. М. Галашева, З. Е. Ожерельева, Л. В. Голышкина, М. А. Макаркина // Сельскохозяйственная биология, 2014. – № 1. – С. 42-49.

165. Красова, Н. Г. Устойчивость цветков яблони к весенним заморозкам / Н. Г. Красова, З. Е. Ожерельева, А. М. Галашева, Н. М. Глазова // Вестник ОрелГАУ, 2009. – № 6. – С. 50-53.

166. Красова, Н. Г. Зимостойкость сортов яблони. / Н. Г. Красова, З. Е. Ожерельева, Л. В. Голышкина, М. А. Макаркина, А. М. Галашева – Орел: ВНИИСПК, 2014. – 184 с.

167. Кружков, Ан. В. Устойчивость сортов и форм абрикоса к неблагоприятным абиотическим факторам в 2010 г. в условиях Тамбовской области / Ан. В. Кружков // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ. – М., 2011. – Т. XXVIII. – Ч. 2. – С. 3.

168. Кудрявец, Р. П. Повышение зимостойкости плодоносящих насаждений яблони / Р. П. Кудрявец, В. В. Хроменко, К. И. Кириллов // Зимостойкость плодовых, ягодных культур и их восстановление в связи с повреждением морозами: сб. научн. трудов. Всесоюзный НИИ садоводства им. И.В. Мичурина. – Мичуринск, 1982. – Вып.35. – С. 81-86.

169. Кудрявкин, В. С. Комплексный лабораторный метод оценки морозостойкости яблони в селекционном процессе / В. С. Кудрявкин, В. Г. Леонченко, В. А. Суздальцева и др. //Задачи и современные методы селекции плодовых и ягодных культур: Тез. докл.–Ереван, 1987. – С.39-42.

170. Кузнецов, Вл. В. Общие системы устойчивости и трансдукция стрессорного сигнала при адаптации растений к абиотическим факторам/ Вл. В. Кузнецов // Вестник Нижегородского ун-та. Сер. Биология, 2001. – С. 64-68.

171. Кузнецов, Вл. В. Физиология растений / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева // Издание второе переработанное и дополненное. – М.: «Высшая школа», 2006. –742 с.

172. Кузнецова, Н. В. Устойчивость семечковых культур к абиотическим стрессорам: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.05 / Н. В. Кузнецова. – Мичуринск, 2008. – 203с.

173. Кузьмин, Г. А. Электрофизиологические показатели однолетних побегов некоторых косточковых пород и гибридов / Г. А. Кузьмин // Бюллетень ЦГЛ им. И.В. Мичурина, 1982. – №39. – С. 40-44.

174. Кумаков, В. А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М.: Колос, 1985. – 270с.

175. Кушниренко, М. Д. Водный режим и засухоустойчивость плодовых растений / М. Д. Кушниренко. – Кишинев: Картя Молдовеняскэ, 1967. – 330 с.

176. Кушниренко, М. Д. Водный режим и засухоустойчивость плодовых растений / М. Д. Кушниренко // Физиология с.-х. растений., 1968. – Т.10. – С.100-128.

177. Кушниренко, М. Д. Физиология водообмена и засухоустойчивости плодовых растений / М. Д. Кушниренко. – Кишинев: Штиинца, 1975. – 215 с.

178. Кушниренко, М. Д. Состояние вопроса об адаптации и устойчивости к засухе и экстремальным температурам плодовых и винограда. Плодовые культуры / М. Д. Кушниренко // Физиологические основы адаптации многолетних культур к неблагоприятным факторам среды. – Кишинев: Штиинца, 1984. – С.5-38.

179. Кушниренко, М. Д. Водный режим и продуктивность различных сортов яблони при поливе / М. Д. Кушниренко, Р. А. Батыр, В. Н. Сыли // Физиология адаптации и устойчивость сельскохозяйственных растений к засухе и пониженным температурам. – Кишинев: Штиинца, 1987. – С. 28-44.

180. Кушниренко, М. Д. Методы сравнительного определения засухоустойчивости плодовых растений / М. Д. Кушниренко, Э. А. Гончарова, Г. П. Курчатова, Е. В. Крюкова // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. – Л.: Колос, Ленинградское отделение, 1976. – С. 87 – 101.

181. Кушниренко, М. Д. Методы диагностики засухо- и жароустойчивости плодовых культур / М. Д. Кушниренко, Г. П. Курчатова // Физиологические

адаптации многолетних культур к неблагоприятным факторам среды. – Кишинев: Штиинца, 1984. – С. 241-245.

182. Лапина, Л. П. Влияние NaCl на фотосинтетический аппарат томатов / Л. П. Лапина, Б. А. Попов // Физиол. Растений, 1970. – Т. 17. – вып. 3. – С. 580-583.

183. Леонченко, В. Г. Динамика содержания нуклеиновых кислот в побегах яблони в период подготовки и вхождения растений в перезимовку / В. Г. Леонченко // Бюлл. ЦГЛ им. И.В. Мичурина. – Мичуринск, 1986. – Вып. 43. – С. 35-38.

184. Леонченко, В. Г. Оценка термоадаптивности и засухоустойчивости генотипов плодовых культур / В. Г. Леонченко // Материалы I-го съезда ВОГиС.- М., 1994.- С. 89.

185. Леонченко, В. Г. Разработка методов прогнозирования устойчивости плодовых растений к засолению / В. Г. Леонченко, Р. П. Евсева // Экологические аспекты интенсификации сельскохозяйственного производства: материалы международной научно-практ. конференции. – Пенза: РИО ПГСХА, 2002. – Т. I. – С. 46-48.

186. Леонченко, В. Г. Оценка устойчивости сортов и форм яблони к весенним заморозкам / В. Г. Леонченко, Р. П. Евсева // Проблемы экологизации современного садоводства и пути их решения: Материалы международной конференции 7 – 10 сентября 2004. – Краснодар: КубГАУ, 2004. – С. 196-202.

187. Леонченко, В. Г. Предварительный отбор перспективных генотипов плодовых растений на эколого-генетическую устойчивость и биохимическую ценность плодов: метод.рек. / В. Г. Леонченко, Р. П. Евсева, Е. В. Жбанова – Мичуринск-наукоград РФ, 2007. – 72 с.

188. Леонченко, В. Г. Диагностика цианидов в коре однолетних ветвей яблони в связи с морозостойкостью/ В. Г. Леонченко, Н. П. Ханина // Бюл. науч.-техн. инф. ЦГЛ им. И.В. Мичурина, 1985. – Вып.42 – С.15-19.

189. Лобанов, Г. А. Сравнительная устойчивость сортов плодовых культур к низким температурам в условиях ЦЧО / Г. А. Лобанов, Л. С. Шадрина // Зимостойкость плодовых, ягодных культур и их восстановление в связи с повреждением морозами: Сб. научн. трудов. Всесоюзный НИИ садоводства им. И.В. Мичурина. – Мичуринск, 1982. – Вып.35. – С. 24-30.

190. Лопатовская, О. Г. Мелиорация почв. Засоленные почвы: учеб.пособие /О.Г. Лопатовская, А. А. Сугаченко. – Иркутск: Изд-во Иркут.гос. ун-та, 2010. – 101 с.

191. Луговской, А. П. Технология комбинационной и клоновой селекции сортов плодовых культур / А. П. Луговской, С. Н. Артюх, Е. М. Алехина, С. Н. Щеглов, Т. Н. Дорошенко, Т. Г. Причко, Е. В. Ульяновская, Л. Л. Бунцевич // Интенсивные технологии возделывания плодовых культур. Краснодар, 2004. – С.127-203.

192. Лукин, Е. С. Стабилизация плодоношения вишни / Е. С. Лукин // Садоводство и виноградарство, 2001. – №3. – С.16-18.

193. Макеева, Т. И. Компоненты зимостойкости в селекции яблони / Т. И. Макеева // Автореф. дис... канд. с.-х. наук – М., 1991. – 24с.

194. Максимов, Н. А. О вымерзании и холодостойкости растений / Н. А. Максимов // Изв. Лесного ин-та., 1913. – № 25. – С. 330.

195. Максимов, Н. А. Растения и низкие температуры / Н. А. Максимов – Тр. по с.-х. метеорологии., 1914. – Т. 13. – С.8-35.

196. Максимов, Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений / Н. А. Максимов // Водный режим и засухоустойчивость растений. – М.: АН СССР, 1952. – Т.1. – 576 с.

197. Максимов, Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений / Н. А. Максимов // Зимостойкость растений. – М., 1952. – Т. II. – 294 с.
198. Максимов, С. А. Погода и сельское хозяйство / С. А. Максимов – Л.: Гидрометеиздат, 1965. – 204 с.
199. Малиновский, В. И. Физиология растений / В. И. Малиновский – Владивосток: Изд-во ДВГУ, 2004. – 106 с.
200. Масюкова, О. В. Математический анализ в селекции и частной генетике плодовых пород / О. В. Масюкова – Кишинев: Штиинца, 1979. – 192 с.
201. Мацков, Ф. Ф. Распознавание живых, мёртвых и повреждённых хлорофиллосных тканей растений по реакции образования феофитина при оценке устойчивости к экстремальным воздействиям / Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. под редакцией Г. В. Удовенко. – Л.: Колос, 1976. – С. 54-60.
202. Медведев, С. С. Физиология растений / С. С. Медведев – СПб.: БХВ-Петербург, 2012. – 512 с.
203. Мерзляк, М. Н. Пигменты, оптика листа и состояние растений / М. Н. Мерзляк // Соросовский образовательный журнал., 1998. – №4. – С.19-24.
204. Мерзляк, М. Н. Активированный кислород и жизнедеятельность растений / М. Н. Мерзляк // Соросовский образовательный журнал. 1999. – №9. – С. 20-26.
205. Мерзляк, М. Н., Использование спектроскопии отражения в анализе пигментов высших растений / М. Н. Мерзляк, А. А. Гительсон, О. Б. Чивкунова, А. Е. Соловченко, С. И. Погосян // Физиология растений., 2003. – № 50. – С. 785–792.
206. Метлицкий, З. А. Зимние повреждения плодовых деревьев / З. А. Метлицкий – М.: Сельхозгиз, 1956. – 89с.
207. Метлицкий, З. А. Зимние и весенние повреждения плодовых деревьев / З. А. Метлицкий – М.: Сельхозгиз, 1960. – 112с.

208. Методические указания по проведению комплексного мониторинга плодородия почв земель сельскохозяйственного назначения / утв. Минсельхозом РФ 24.09.2003, Россельхозакадемией 17.09.2003. М.: Минсельхоз России, – 2003.

209. Методы биохимического исследования растений: под ред. А. И. Ермакова. – Л.: Колос, 1987. – 430 с.

210. Мичурин, И. В. Сочинения. – М., 1948. – I-IV. – 709 с.

211. Можар, Н. В. Груша / Н. В. Можар, И. А. Бандурко, Г. Н. Киселева // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 268-283.

212. Мокроносов, А. Т. Физиология растений на рубеже XXI века / А. Т. Мокроносов // Физиология растений. – М., Наука, 2000. – Т. 47. – № 3. – С. 341-342.

213. Морозова, Н.Г. Селекция косточковых культур во ВСТИСП / Н.Г. Морозова, А.М. Михеев, В.С. Симонов // Стратегия научного обеспечения АПК в отраслях земледелия: Мат. науч. конф. (2-4 июня 2004), Каз. НАУ. Алма-Ата, 2004. - С.31-35.

214. Морозова, Н. Г. Особенности зимостойкости сортов вишни и черешни в условиях Подмосковья / Н. Г. Морозова, О. Н. Карташова, А. Е. Харин // Плодоводство и ягодоводство России. – М., 2006. – том XVI. – С.177-178.

215. Муха В. Д. Агрочвоведение / В. Д. Муха, Н. И. Картамышев, Д. В. Муха. – М.: Колос, 2004. – 528 с.

216. Ненько, Н. И. Физиологические методы в адаптивной селекции плодовых культур / Н. И. Ненько, Т. Н. Дорошенко, Т. А. Гасанова // Современные методологические аспекты организации селекционного

процесса в садоводстве и виноградарстве. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 189-198.

217. Ненько, Н. И. Виноград. Физиолого-биохимические методы изучения исходного и селекционного материала / Н. И. Ненько, И. А. Ильина, В. С. Петров, М. А. Сундырева // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 530-539.

218. Ненько, Н. И. Морозоустойчивость побегов яблони по гистохимическим и физиологическим параметрам / Н. И. Ненько, Г. К. Киселева, А. В. Караваева // Новое слово в науке и практике: гипотезы и апробация результатов исследований . 2013. – №3. URL: <http://cyberleninka.ru/article/n/> (дата обращения: 02.02.2016).

219. Нестеренко, Т. В. Индукция флуоресценции хлорофилла и оценка устойчивости растений к неблагоприятным воздействиям / Т. В. Нестеренко, А. А. Тихомиров, В. Н. Шихов // Журн. общ. биологии, 2007. – Т. 68. – № 6. – С. 444-458.

220. Нестеров, Я. С. Генофонд яблони и его использование в селекции / Я. С. Нестеров // Селекция яблони в СССР. – Орел, 1981. – С. 3-13.

221. Нестеров, Я. С. Исходные формы для селекции яблони на зимостойкость/ Я. С. Нестеров//Зимостойкость плодовых и ягодных культур. – М., 1983. – С.44-50.

222. Нестеров, Я. С. Изучение коллекции семечковых культур и выявление сортов интенсивного типа: методические указания / Я. С. Нестеров – Л., 1986. – 164 с.

223. Нестеров, Я. С. Каталог мировой коллекции ВИР. Яблоня (источники хозяйственно ценных признаков для использования в селекции) / Я. С. Нестеров. Ленинград, 1989. – 164 с.

224. Николаевский, В. С. Биомониторинг, его значение и роль в системе

экологического мониторинга и охране окружающей среды // Методологические и философские проблемы биологии. – Новосибирск: Наука, 1981. – С. 341-354.

225. Ожерельева, З. Е. Изучение водного режима сортов яблони в летний период в связи с их засухоустойчивостью и жаростойкостью / З. Е. Ожерельева, Н. Г. Красова, А. М. Галашева // Достижения науки и техники АПК, 2013. – №1. – С. 17-19.

226. Олейникова Т. В. Определение засухоустойчивости сортов пшеницы и ячменя, линий и гибридов кукурузы по прорастанию семян на растворах сахарозы с высоким осмотическим давлением / Т. В. Олейникова, Ю. Ф. Осипов // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос. 1976. – С. 23-32.

227. Оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации, 2008. – т.2 – 291с.

228. Панкова, Е. И. Засоленные почвы России / Е. И. Панкова, Л. А. Воробьева, И. М. Гаджиев, И. Н. Горохова и др.: под ред. Л. Л. Шишов, Е. И. Панкова – М.: Академ-книга, 2006. – 854 с.

229. Панфилова, О. В. Оценка адаптивности красной смородины к абиотическим факторам Северо-Запада Центрально-Черноземного региона: 06.01.05 – селекция и семеноводство: автореф. дис. на соиск. учен. степ. канд. с.-х. наук / О. В. Панфилова. – Орел, 2014. – 23с.

230. Пат. **2352104** Российская Федерация МПК<sup>7</sup> **A01G7/00**. Способ оценки фотосинтетической активности растительных организмов / О. Н. Будаговская, А. В. Будаговский, И. А. Будаговский – № 2007121425/12 заявл. 07.06.2007; опубл. 20.04.2009, Бюл. № 11.

231. Пат.**2514400** Российская Федерация, мпк **A 01G 7/00, A01H 1/04, G01N 21/64**. Способ оценки зимостойкости плодовых растений / А. Н. Юшков,

Н. И. Савельев, В. В. Чивилев, Н. В. Борzych, А. С. Земисов // заявл. 25.05.2012; опубл. 27.04.2014, Бюл. № 12.

232. Полевой, В. В. Физиология растений / В. В. Полевой – М. Высш. шк., 1989. – 464 с.

233. Половникова, М. Г. Активность компонентов антиоксидантной защиты и полифенолоксидазы у газонных растений в онтогенезе в условиях городской среды / М. Г. Половникова, О. Л. Воскресенская // Физиология растений, 2008. – Т. 55. – № 5. – С. 777-785.

234. Плотникова, И. В. Практикум по физиологии растений: Учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений / И. В. Плотникова, Е. А. Живухина, О. Б. Михалевская и др.; Под ред. В.Б. Иванова. – М.: Издательский центр «Академия», 2001. – 144 с.

235. Принева, Л. А. Сады цвели века: истории садоводства России / Л. А. Принева – М., Воронеж: «Кварта», 2005. – 704с.

236. Причко, Т. Г. Состояние садовых насаждений в южном регионе РФ после зимы 2005/2006 г. / Т. Г. Причко // Плодоводство и ягодоводство России. М., 2006. – том XVI. – С.41-47.

237. Программа и методика изучения сортов плодовых и ягодных культур: под ред. Я. С. Нестерова, Мичуринск. – 1970. – 239 с.

238. Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур: под ред. Е. Н. Седова. Орел: ВНИИСПК, 1995. – 502 с.

239. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур: под ред. Седова Е. Н. и Огольцовой Г. П. – Орел: ВНИИСПК, 1999. – 608 с.

240. Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН (ФАО): [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.fao.org/climate-change/en>. Дата обращения: 10.06.2015.

241. Пронин, С. Н. О восстановлении поврежденных морозами садов в РСФСР / С. Н. Пронин // Зимостойкость плодовых, ягодных культур и их восстановление в связи с повреждением морозами. Мичуринск: Изд-во ВНИИС, 1982. – С. 14-18.

242. Прусс, А. Г. Засухоустойчивость сортов груши отечественной и зарубежной селекции / А. Г. Прусс, Г. Н. Еремеев // Вестник сельскохозяйственной науки, 1971. – № 8. – С. 77-81.

243. Радугин, Н. П. Радикальная экономическая реформа в Российской Федерации и продовольственная безопасность страны / Н. П. Радугин. – М., 1996. – 203 с.

244. Радюкина, Н. Л. Функционирование компонентов антиоксидантной системы дикорастущих видов растений при кратковременном действии стрессоров: автореф. дисс. ... доктора биол. наук: 03.01.05. – Москва, 2015.

245. Резвякова, С. В. Использование метода искусственного промораживания на разных этапах селекционного процесса яблони / С. В. Резвякова: автореф. дис... канд. с.-х. наук – М., 1996. – 24с.

246. Резвякова, С. В. Изучение устойчивости бутонов, цветков и завязей к заморозкам / С. В. Резвякова, Е. А. Долматов, С. Д. Князев // Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур.– Орел, 1999. – С.74-79.

247. Резвякова, С. В. Оценка сеянцев яблони по зимостойкости / С. В. Резвякова // Роль сортов и новых технологий в интенсивном садоводстве: материалы междунар. науч.-метод. конф. – Орел: ВНИИСПК, 2003. – С.298-299.

248. Резвякова, С. В. Моделирование искусственных оттепелей при исследовании сортов груши на зимостойкость / С. В. Резвякова // Вестник Российской академии наук, 2006. – №6. – С.50-51.

249. Резвякова, С. В. Отбор зимостойких гибридных сеянцев яблони в раннем возрасте / С. В. Резвякова // Вестник Орел ГАУ., – 2010. – N 3. – С. 39-42.

250. Резвякова, С. В. Теоретические и практические основы повышения биоресурсного потенциала устойчивости садовых культур к температурным факторам: Дис. докт. с.-х. наук. / С. В. Резвякова // 03.02.14: Орел, 2015. – 385с.

251. Резвякова, С. В. Использование низкочастотного сопротивления для определения морозостойкости яблони / С. В. Резвякова, Е. Н. Джигадло // Селекция и семеноводство., 1994. – №2. – С.9-11.

252. Рибейро, Р. В. Фотохимическая реакция листьев фасоли на тепловой стресс после предварительного водного дефицита / Р. В. Рибейро, М. Г. Сантос, Е. С. Мачадо, Р. Ф. Оливейра // Физиология растений. 2008. – Т.55. – №3. – С.387-396.

253. Рокицкий, П. Ф. Введение в статистическую генетику / П. Ф. Рокицкий – Минск, 1978. – 448 с.

254. Российский национальный комитет содействия Программе ООН по окружающей среде (ЮНЕПКОМ): [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://www.unepcom.ru/globenv/water-news/120-water-a.html>. Дата обращения: 10.06.2015.

255. Россия и сопредельные страны: природоохранные, экономические и социальные последствия изменения климата. WWF России, Oxfam. – М., 2008. – 64 с.

256. Рубин, Л. Б. Биофизические методы в экологическом мониторинге / Л. Б. Рубин // Соросовский образовательный журнал., 2000. – № 2. – С. 7–13.

257. Рудыка, И. В. Диагностика устойчивости плодовых растений к стрессам / И. В. Рудыка, А. И. Лищук // Современные проблемы пловодства: Тез. докладов междунар. науч. конференции, посвященной 70-летию Белорусского научно-

исследовательского института плодовоговодства, 9 – 13 октября 1995. – Самохваловичи, 1995. – С. 34.

258. Рылов, Г. П. Генофонд яблони Беларуси и его использование в селекции и производстве / Г. П. Рылов, М. И. Сухоцкий, С. Г. Петрашевская // Новые сорта и технологии возделывания плодовых и ягодных культур для садов интенсивного типа: Тез. докл. и выступл. на междунар. науч.-метод. конф. Орел, 18-21 июля 2000 г. – Орел.: Изд. ВНИИСПК, 2000. – С.188-189.

259. Рындин, А. В. Использование физиолого-биохимических методов для выявления механизмов адаптации субтропических, южных плодовых и декоративных культур в условиях субтропиков России / А. В. Рындин, О. Г. Белоус, В. И. Маляровская, З. В. Притула, Ю. С. Абильфазова, А. М. Кожевникова // Сельскохозяйственная биология, 2014. – №3. – С.40-48.

260. Савельев, Н. И. Наследование устойчивости яблони к низким температурам и возможности получения трансгрессивных генотипов / Н. И. Савельев // Селекция на зимостойкость плодовых и ягодных культур: Материалы совещ. – М., 1993. – С.30-35.

261. Савельев, Н. И. Селекционно-генетическая оценка яблони в средней полосе России: дис. ...д-ра с.-х. наук / Н. И. Савельев // 06.01.05 – Мичуринск, 1997. – 447 с.

262. Савельев, Н. И. Генетические основы селекции яблони / Н. И. Савельев. – Мичуринск, 1998. – 304 с.

263. Савельев, Н. И. Яблоня / Н. И. Савельев // Создание новых сортов и доноров ценных признаков на основе идентификации генов плодовых растений. – Мичуринск: Изд-во ВНИИГИСПР им. И.В. Мичурина, 2002. –С. 4-24.

264. Савельев, Н. И. Исходный материал и генетические основы селекции яблони на устойчивость к действию абиотических стрессов в период перезимовки / Н. И. Савельев // Доклады РАСХН., 2003. – №6. – С. 8-10.

265. Савельев, Н. И. Генетика селекционно-ценных признаков плодовых растений / Н. И. Савельев // Идентифицированный генофонд растений в селекции. Спб.: ВИР, 2005. – С. 342-361.

266. Савельев, Н. И. Груша. Исходный материал, генетика, селекция / Н. И. Савельев, В. Н. Макаров, В. В. Чивилев, М. Ю. Акимов. – Мичуринск-Наукоград РФ: ВНИИГиСПР; Воронеж: Кварта, 2006. – 160 с.

267. Савельев, Н. И. Наследование устойчивости к резким перепадам температуры после оттепелей в потомствах яблони отдаленных пар / Н. И. Савельев, Н. Н. Савельева, А. С. Земисов, С. Н. Артюх // Вестник РАСХН., 2013. – № 3. – С. 24-26.

268. Савельев, Н. И. Перспективные иммунные к парше сорта яблони / Н. И. Савельев, Н. Н. Савельева, А. Н. Юшков. Научное издание. – Мичуринск-наукоград РФ, 2009. – 128 с.

269. Савельев, Н. И. Устойчивость сортов и форм яблони к засолению / Н. И. Савельев, А. Н. Юшков, Н. В. Борзых, А. С. Земисов, Н. Н. Савельева, А. В. Хожайнов // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ. – М., 2011. – Т. XXVIII. – Ч. 2. – С. 197 – 204.

270. Савельев, Н. И. Анализ метеофакторов, дестабилизирующих реализацию биопотенциала плодовых в условиях Тамбовской области / Н. И. Савельев, А. Н. Юшков, А. В. Кружков // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета, 2011. – №68. – С. 383-395.

271. Савельев, Н. И. Генетический потенциал устойчивости плодовых культур к абиотическим стрессорам / Н. И. Савельев, А. Н. Юшков, Н. Н. Савельева, А. С. Земисов, В. В. Чивилев, Р. Е. Кириллов, М. Ю. Акимов, М. Б. Гладышева, Ал. В. Кружков, А. А. Конюхова, Р. А. Чмир, Р. Е. Богданов, Ан. В. Кружков. – Мичуринск-наукоград РФ, 2010. – 212 с.

272. Савельев, Н. И. Генотипическая изменчивость и комбинационная способность некоторых сортов яблони по зимостойкости / Н. И. Савельев, С. П. Яковлев // Селекция яблони в СССР: сб. ст. – Орел, 1981. – С.45-50.

273. Савельев, Н. И. Генетика яблони: Обзор / Н. И. Савельев, С. П. Яковлев, Е. Н. Луткова, Т. В. Пушкарева // Центр. генет. лаб. им. И.В. Мичурина. Деп. во ВНИИТЭИСХ 24.04.80. № 101. – Мичуринск, 1980. – 70 с.

274. Савельева, Н. Н. Биологические и генетические особенности яблони и селекция иммунных к парше и колонновидных сортов / Н.Н. Савельева. – Мичуринск, 2016. – 280с.

275. Савченко, В. К. Генетический анализ в сетевых пробных скрещиваниях / В. К. Савченко – Минск, 1984. – 223 с.

276. Сагалович, В. Н. Оптимальное оценивание содержания хлорофилла в листьях и растительном покрове по гиперспектральным вегетационным индексам / В. Н. Сагалович, Э. Я. Фальков, Т. И. Царева // Исследование земли из космоса, 2002. – № 6. – С. 81-84.

277. Сазонов, Ф.Ф. Оценка зимостойкости исходных форм и гибридов черной смородины / Ф.Ф. Сазонов // Плодоводство и ягодоводство России. – М., 2006. – Т. XVI. – С. 192-195.

278. Сазонов, Ф.Ф. Устойчивость смородины чёрной к морозам и весенним заморозкам / Ф.Ф. Сазонов // Международный юбилейный сборник научных трудов, посвященный 50-летию образования Оренбургской опытной станции садоводства и виноградарства: «Состояние, перспективы садоводства и виноградарства Урало-Волжского региона и сопредельных территорий». – Оренбург, 2013. – С. 238-241.

279. Сазонов, Ф.Ф. Селекционный потенциал смородины чёрной и возможности его реализации: Дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.01.05 / Ф.Ф. Сазонов; Брянск, 2014. – 384 с.

280. Сазонов, Ф.Ф. Адаптивные технологии выращивания плодово-ягодных культур / Ф.Ф. Сазонов, С.Н. Евдокименко, В.Л. Кулагина // Учебно-методическое пособие для подготовки магистров по направлению 110200.68 «Агрономия». – Брянск: Изд-во Брянской ГСХА, 2012. – 54 с.
281. Самыгин, Д. А. Причины вымерзания растений / Д. А. Самыгин – М.: Наука, 1974. – 192 с.
282. Седов, Е. Н. Селекция яблони в средней полосе РСФСР / Е. Н. Седов – Орел, 1973. – 351 с.
283. Седов, Е. Н. Селекция яблони / Е. Н. Седов, В. В. Жданов, З. А. Седова и др. – М.: Агропромиздат, 1989. – С. 256.
284. Седов, Е. Н. Селекция и сортимент яблони для центральных регионов России / Е. Н. Седов – Орел: ВНИИСПК, 2005. – 312 с.
285. Седов, Е. Н. Селекция и новые сорта яблони / Е. Н. Седов. – Орел, 2011. – 624 с.
286. Седов, Е. Н. Программы, методы, приемы селекции яблони, их развитие и совершенствование/ Е. Н. Седов // Вавиловский журнал генетики и селекции, 2013. – том 17. – С.487-498.
287. Селье, Г. Стресс без дистресса. / Г. Селье – М: Прогресс, 1979. – 123 с.
288. Сиротенко, О. Д. Современные климатические изменения теплообеспеченности, увлажненности и продуктивности агросферы России. О. Д. Сиротенко, Г. В. Груза, Э. Я. Ранькова, Е. В. Абашина, В. Н. Павлова – Метеорология и гидрология, 2007. – № 8. – с. 90-103.
289. Скрипников, В. Ю. Устойчивость сортов яблони средней зоны РФ к заморозкам / В. Ю. Скрипников, М. К. Скрипникова // Основные итоги и перспективы научных исследований ВНИИС им. И.В. Мичурина (1931-2001 гг.): сб. науч. тр. – Тамбов: Изд-во ТГТУ, 2001. – С. 31-37.

290. Смагина, В. П. Характеристика зимостойких сортов яблони полевым методом и с помощью моделирования повреждающих факторов зимнего периода: дис. ...канд. с.-х. наук / В. П. Смагина – М., 1977. – 168 с.

291. Смагина, В. П. Характеристика зимостойкости сортов яблони полевым методом и с помощью моделирования повреждающих факторов зимнего периода: автореф. дис. канд. с.-х. наук. М., 1978, – 21 с.

292. Смагина, В. П. Испытания сортов яблони на зимостойкость в полевых и в контролируемых условиях / В. П. Смагина, М. М. Тюрина // Селекция и сортоизучение плодовых и ягодных культур сб. науч. работ М., 1981. – С. 103-113.

293. Смирнов, Ю. А. Слива / Ю. А. Смирнов, Г. С. Смирнова, Р. Е. Богданов // Создание новых сортов и доноров ценных признаков на основе идентификации генов плодовых растений. – Мичуринск: Изд-во ВНИИГИСПР им. И.В. Мичурина, 2002. – С.58-70.

294. Соловьева, М. А. Зимостойкость плодовых культур при различных условиях выращивания. – М.: Колос, 1967. – 239 с.

295. Соловьева, М. А. Атлас повреждений плодовых и ягодных культур морозами / М. А. Соловьева. – Киев: Урожай, 1988. – 48 с.

296. Соловьева, М. А. Сезонные изменения содержания антоцианов и использование спектральных плотностей их для характеристики зимостойкости яблони и абрикоса / М. А. Соловьева, Х. Н. Починок // Садоводство, № 29. – 1981. – С. 57.

297. Строгонов, Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 365 с.

298. Строгонов, Б. П. Солеустойчивость растений / Б. П. Строгонов // Методика диагностики устойчивости растений (засухо-, жаро-, соле- и морозоустойчивости). – Л., 1970. – С. 47-58.

299. Строгонов, Б. П. Метаболизм растений в условиях засоления / Б. П. Строгонов. – М.: Наука, 1976. – 646 с.

300. Суздальцева, В. А. Состояние воды в листьях и однолетних побегах молодых саженцев различных по зимостойкости сортов яблони / В. А. Суздальцева // Тр. ЦГЛ им. И.В. Мичурина. – Мичуринск, 1969. – Т. 10. – С.185-189.

301. Суздальцева, В. А. Изучение белкового обмена при лабораторном промораживании у различных по зимостойкости генотипов яблони в начальный период зимовки / В. А. Суздальцева // Бюл. науч. информ. ЦГЛ им. И.В. Мичурина. – Мичуринск, 1983. – Вып.40. – С.7-10.

302. Сюзбаров, А. Е. Яблоня / А. Е. Сюзбаров. – Минск, 1968. – 300 с.

303. Сюзбаров, А. Е. Селекция зимостойких сортов яблони / А. Е. Сюзбаров, Э. П. Сюзбарова // Пути повышения урожайности плодовых и ягодных культур (Межведомственный тематический сб.), 1971. – Вып. I. – С.3-6.

304. Таланова, В. В. Фитогормоны как регуляторы устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды: дис... д-ра биол. наук: 03.00.04 : 03.00.12 / В. В. Таланова – Петрозаводск, 2009. – 377 с.

305. Титов, А. Ф. О роли специфических и неспецифических реакций в процессах термоадаптации активно вегетирующих растений / А. Ф. Титов, С. Н. Дроздов, С. П. Критенко, В. В. Таланова // Физиология растений, 1983. – Т. 30. – вып. 3. – С. 544-551.

306. Трунов, Ю. В. Плодоводство / Ю. В. Трунов, Е. Г. Самощенко, Т. Н. Дорошенко и др.; под ред. Ю. В. Трунова и Е. Г. Самощенко. – М.: Колосс, 2012. – 415 с.

307. Трунова, В. А. Итоги работы лаборатории зимостойкости / В. А. Трунова, С. В. Резвякова // Селекция и сорторазведение садовых культур. – Орел, 1995. – С.240-247.

308. Туз, А. С. Наследование свойства позднего цветения у яблони домашней / А. С. Туз, О. И. Барсукова, А. А. Шаова // Науч. тр. Майкопской оп. ст. ВИР, 1980. – Вып. 2 (14). – С.20-27.

309. Туманов, И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений / И. И. Туманов // Сельхозгиз., 1940. – 366 с.

310. Туманов, И. И. Ускоренные методы оценки зимостойкости растений. Теоретические основы селекции / И. И. Туманов. – Сельхозгиз., 1935. – Т.1. – С. 753-782.

311. Туманов, И. И. Причины зимней гибели садов / И. И. Туманов // Сад и огород., 1947. – № 7. – С. 45-52.

312. Туманов, И. И. Причины гибели растений в холодное время года и меры предупреждения / И. И. Туманов. – М., 1955. – 40 с.

313. Туманов, И. И. Морозостойкость древесных растений / И. И. Туманов // Известия АН СССР, серия биологическая, 1963. – № 3. – С. 459-465.

314. Туманов, И. И. Физиология закаливания и морозостойкость растений / И. И. Туманов – М.: Наука., 1979. – 352с.

315. Туровцев, Н. И. Селекция черешни / Н. И. Туровцев, Т. В. Морозова // Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур. – Орел:ВНИИСПК, 1995. – С. 257-271.

316. Тюрина, М. М. Морозоустойчивость растений в состоянии вегетации и покоя / М. М. Тюрина: дис. ... докт. биол. наук. – Л., 1975. – 417 с.

317. Тюрина, М. М. Комплексная оценка растений на зимостойкость / М. М. Тюрина // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. – Л., 1976. – С. 171-183.

318. Тюрина, М. М. Комплексная оценка яблони на зимостойкость / М. М. Тюрина // Селекция яблони в СССР. – Орел, 1981. – С. 34-39.

319. Тюрина, М. М. Использование метода моделирования зимних повреждений плодовых и ягодных растений при сортоиспытании и селекции на зимостойкость / М. М. Тюрина // Устойчивость к неблагоприятным факторам среды и продуктивность растений: Тр. Всесоюзн. конф., 17-21 сент. 1984 – г. Иркутск, 1985. – Ч.2. – С.15-25.

320. Тюрина, М. М. Итоги 30-летних исследований физиологии зимостойкости плодовых и ягодных растений и разработка методов её диагностики / М. М. Тюрина // Достижения в плодоводстве Нечернозёмной зоны РСФСР. – М., 1991. – С.5-17.

321. Тюрина, М. М. Научные основы селекции на зимостойкость / М. М. Тюрина // Селекция на зимостойкость плодовых и ягодных культур. – М., 1993. – С. 17-29.

322. Тюрина, М. М. Перспективы повышения зимостойкости плодовых и ягодных растений / М. М. Тюрина // Проблемы и перспективы адаптивного садоводства России: Тез. докл. Всерос. науч. метод. совещ. 14-17 сент. 1994 г. – М., 1994. – С. 102-104.

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

324. Тюрина, М. М. Ускоренная оценка зимостойкости плодовых и ягодных растений / М. М. Тюрина, Г. А. Гоголева / Методические рекомендации. – М., 1978.–38с.

325. Тюрина, М. М. Определение устойчивости плодовых и ягодных культур к стрессорам холодного времени года в полевых и контролируемых условиях / М. М. Тюрина, Г. А. Гоголева, Н. В. Ефимова, Л. К. Голоулина, Н. Г. Морозова, Й. Й. Эчеди, Ф. А. Волков, А. П. Арсентьев, Н. А. Матяш. – М., 2002. – 120 с.

326. Тюрина, М. М. Метод прямого промораживания / М. М. Тюрина, Г. А. Гоголева, В. А. Трунова // Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур: под ред. Е. Н. Седова. Орел: ВНИИСПК, 1995. – С.40-46.

327. Удовенко, Г. В. Солеустойчивость культурных растений / Г. В. Удовенко. – Л.: Колос, Ленинградское отделение, 1977. – 216 с.

328. Удовенко, Г. В. Механизмы адаптации растений к стрессам / Г. В. Удовенко // Физиол. и биохим. культ. растений, 1979. – 11(2). – С. 99-107.

329. Удовенко, Г. В. Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям / Г. В. Удовенко // Методическое руководство. ВИР. Ленинград, 1988. - 226 с.

330. Удовенко, Г. В. Влияние экстремальных условий среды на структуру урожая сельскохозяйственных растений / Г. В. Удовенко, Э. А. Гончарова // Л.: Гидроиздат, 1982. – 144 с.

331. Удовенко, Г. В. Структурно-морфологические изменения у растений при засолении и их физиологическое значение / Г. В. Удовенко, О. Д. Градчанинова, Г. Н. Гудкова, Л. А. Семушина, А. Г. Морозова // Физиология и биохимия культурных растений, 1976. – Вып. 8. – №3. – С. 288-291.

332. Удовенко, Г. В. Методика диагностики устойчивости растений (засухо-, жаро-, соле-, и морозоустойчивости) / Г. В. Удовенко, Т. В. Олейникова, Н. Н. Кожушко, Э. А. Барашкова, В. В. Виноградова, Е. Н. Алексеева – Л.: ВАСХНИЛ, 1970. – 74 с.

333. Удовенко, Г. В. Особенности различных методов оценки солеустойчивости растений / Г. В. Удовенко, Л. А. Семушина, В. Н. Синельникова // Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. – Л.: Колос, Ленинградское отделение, 1976. – С. 228-238.

334. Ульянищев, М. М. Селекционная работа с яблоней / М. М. Ульянищев // Садоводство., 1971. – №6. – С.26-27.

335. Ульяновская, Е. В. Формирование адаптивного сортифта яблони на основе устойчивых и иммунных к парше сортов: автореф. дис. ... докт. с.-х. наук / Е. В. Ульяновская. – Краснодар, 2009. – 50 с.

336. Ульяновская, Е. В. Яблоня / Е. В. Ульяновская, С. Н. Артюх, И. Л. Ефимова // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 268-283.

337. Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (Росгидромет). Официальный сайт: [Электронный ресурс]. - Режим доступа: <http://www.meteorf.ru/product/climat>. Дата обращения: 10.02.2015.

338. Федеральная целевая программа "Развитие мелиорации земель сельскохозяйственного назначения России на 2014 - 2020 годы" (утв. постановлением Правительства РФ от 12 октября 2013 г. N 922) С изменениями и дополнениями от: 5 июля 2014 г., 15 января, 18 июля 2015 г. [Электронный ресурс]. - Режим доступа: <http://www.base.garant.ru/> Дата обращения: 10.02.2015.

339. Федулов, Ю. П. Методы определения устойчивости растений: курс лекций. – Краснодар: КубГАУ, 2015. – 39 с.

340. Халин, Г. А. Засухо- и жароустойчивость сортов черешни и вишни в Крыму / Г. А. Халин // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – Л.: Изд. ВИР, 1977. – Т.59. – вып. 2. – С. 118-124.

341. Халин, Г. А. Засухо- и жароустойчивость интродуцированных сортов яблони и груши / Г. А. Халин // Научно-техн. Бюл. ВИР., 1989. – Вып.196. – С. 42-45.

342. Хангильдин В. В. Проблемы теории селекционного процесса растений. // Сб.: Селекция овощных культур. М.: ВНИИСиС овощных культур. – 1986. – С.14-23.

343. Хвостов, Д. С. К вопросу о водном режиме иммунных сортов яблони / Д. С. Хвостов, И. В. Хвостова, Е. И. Крицкий // Сельскохозяйственная биология, 2003. – №1. – С. 118-119.

344. Цуканова, Е. М. Экспресс-диагностика состояния растений и повышение эффективности технологии производства плодов и ягод: автореф. дис. ... докт. сел.-хоз. наук: 06.01.07. – М, 2010. – 48 с.

345. Цуканова, Е.М. Физиологические и морфологические показатели в диагностике состояния плодовых растений/ Е.М. Цуканова, Е.Н. Ткачев// Инновационные основы развития садоводства в России: Сб. науч. трудов. / ВНИИС им. И.В.Мичурина – Воронеж: Кварта, 2011. С.152-157.

346. Черненко, С. Ф. Полвека работы в саду / С. Ф. Черненко. – М., 1957.– 504 с.

347. Чивилев, В. В. Оценка исходного материала и наследование хозяйственно-ценных признаков груши: дис. ...канд. с.-х. наук / В. В. Чивилев – Мичуринск, 2002. – 160с.

348. Чиркова, Т. В. Физиологические основы устойчивости растений / Т. В. Чиркова – СПб. Изд-во С.-Пб. ун-та., 2002. – 244 с.

349. Чупахина, Г. Н. Система аскорбиновой кислоты растений: Монография. – Калинингр. ун-т. – Калининград, 1997. – 120 с.

350. Шакирова, Ф. М. Неспецифическая устойчивость растений к стрессовым факторам и ее регуляция / Ф. М. Шакирова. – Уфа: Гилем, 2001. – 160 с.

351. Шаова, А. А. Роль коллекции МОСВИР в селекции яблони / А. А. Шаова // Селекция и сортоизучение семечковых культур на Северном Кавказе: сб. науч. тр. – Новочеркасск, 1989. – С.42-52.

352. Шарипова, Г. Д. Ростовая реакция на засоление растений разных сортов ячменя и ее связь с водным обменом / Г. Д. Шарипова, Д. С. Веселов // Физиология и биохимия культ. растений, 2011. – Т. 43. – №2. – С. 129-135.

353. Шевякова, Н. И. Метаболизм и физиологическая роль пролина в растениях при водном и солевом стрессе / Н. И. Шевякова // Физиология растений, 1983. – Т. 30. – Вып. 4 – С.768-781.

354. Шидаков, Р. С. Использование североамериканских красноплодных сортов яблони в селекции на зимостойкость / Р. С. Шидаков // Сельскохозяйственная биология, 1985. – № 2. – С. 48-51.

355. Шидакова, А. С. Биоэкологические аспекты использования адаптационного потенциала яблони при освоении под сады предгорий Северного Кавказа: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / А. С. Шидакова – Краснодар, 2006. – 46 с.

356. Шихмуратов, А. З. Биоресурсный потенциал и эколого-генетические аспекты устойчивости представителей рода *Triticum* L. к солевому стрессу: автореф. дис. ... доктора биологических наук: 03.02.14 – Владикавказ, 2014. – 37 с.

357. Щеглов, Н. И. Выявление закономерностей изменчивости комплекса биохимических признаков морозоустойчивых образцов плодовых культур / Н. И. Щеглов, С. Н. Щеглов, А. П. Кузнецова, А. С. Романенко // Научный журнал КубГАУ - Scientific Journal of KubSAU. 2013. №91. URL: <http://http://ej.kubagro.ru/2013/07/pdf/61.pdf> (дата обращения: 03.02.2016).

358. Эчеди, Й. Й. Итоги и особенности перезимовки садовых растений в суровую зиму 2005/2006г. в Московском регионе / Й. Й. Эчеди // Плодоводство и ягодоводство России. – М., 2006. – т. XVII. – С. 185-190.

359. Юшков, А. Н. Донорские свойства яблони: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.01.05 / А.Н. Юшков – Мичуринск, 2002. – 201с.

360. Юшков, А. Н. Солеустойчивость исходных форм яблони в зависимости от типа засоления / А. Н. Юшков, Н. В. Борзых // Достижения науки и инновации в садоводстве : материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию со дня рожд. лауреата Гос. премии РФ, заслуженного деятеля науки, проф. В. А. Потапова. – Мичуринск-наукоград РФ, 2009. – С. 122-124.

361. Юшков, А. Н. Сравнительная оценка засухоустойчивости исходных форм яблони и вишни в природных и моделируемых условиях [Электронный ресурс] / А. Н. Юшков, Н. В. Борзых // Современное садоводство: электронный журнал, 2013. – № 2. – С. 1-6.

362. Юшков, А. Н. Влияние водного дефицита, высоких температур и засоления на фотосинтетическую активность листьев яблони / А. Н. Юшков, Н. В. Борзых // Плодоводство: науч. тр. / РУП «Ин-т плодоводства». – Самохваловичи, 2015. – Т. 27. – С. 223-227.

363. Юшков, А. Н. Определение устойчивости исходных форм яблони к абиотическим стрессорам на основе параметров фотосинтетической активности и биохимического состава листьев: метод. рекомендации / А. Н. Юшков, Н. В. Борзых; ФГБНУ ВНИИГиСПР им. И. В. Мичурина. – Мичуринск-наукоград РФ, 2015а. – 110 с.

364. Юшков, А. Н. Влияние весенних заморозков на генеративные и вегетативные органы яблони / А. Н. Юшков, Н. В. Борзых, А. С. Земисов // Теоретические и прикладные аспекты современной науки : сб. науч. трудов по материалам VII Междунар. науч.-практ. конф. 31 января 2015 г. – Белгород, 2015. – Часть II. – С. 116-118.

365. Юшков, А.Н. Наследование гибридными сеянцами яблони устойчивости к засолению / А.Н. Юшков, Н.В. Борзых, А.С. Земисов // Плодоводство Беларуси: традиции и современность : материалы междунар. науч. конф., посвящ. 90-летию образования РУП «Институт плодоводства», аг.

Самохваловичи, 13-16 октября 2015 г. / РУП «Ин-т плодоводства». – Самохваловичи, 2015а. – С. 118-121.

366. Юшков, А. Н. Состояние и продуктивность насаждений яблони и груши после суровой зимы 2005-2006 годов / А. Н. Юшков, В. В. Чивилев, Н. И. Савельев, А. С. Земисов, Н. Н. Савельева // Современные проблемы и перспективы отечественного садоводства: материалы Межрегион. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию со дня рожд. проф. Е.С. Черненко. – Мичуринск, 2009. – С. 183-188.

367. Юшков, А. Н. Устойчивость плодовых и ягодных растений к обезвоживанию и перегреву / А. Н. Юшков, В. В. Чивилев, Н. В. Борзых, В. В. Абызов, А. В. Хожайнов // Адаптивный потенциал и качество продукции сортов и сорто-подвойных комбинаций плодовых культур: материалы междунар. науч.– практ. конф. (24-27 июля 2012г., Орел). – Орел: ВНИИСПК, 2012. – С. 287-291.

368. Юшков, А. Н. Оценка степени повреждения плодовых растений морозом с использованием метода определения интенсивности флуоресценции хлорофилла / А. Н. Юшков, В. В. Чивилёв, Н. В. Борзых, А. С. Земисов // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ / ГНУ ВСТИСП – М., 2012. - Том XXXIV. – Ч. 2. – С. 406-411.

369. Яковец, О. Г. Фитофизиология стресса: курс лекций / О. Г. Яковец. – Минск БГУ, 2010. – 103 с.

370. Яковлев, С. П. Генетические основы и методы селекции груши / С. П. Яковлев // Методические указания по подбору исходного материала и селекция семечковых культур: Тез. докл.. – Ялта, 1990. – С.26-28.

371. Яковлев, С. П. Селекция и новые сорта груши / С. П. Яковлев – М.: Колос, 1992. – 160 с.

372. Яковлев, С. П. Селекция груши / С. П. Яковлев // Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур. – Орел: ВНИИСПК, 1995. – С. 201-224.

373. Яковлев, С. П. Оценка комбинационной способности родительских форм гибридов плодовых и ягодных культур / С. П. Яковлев, В. Н. Болдырихина // Методические рекомендации по применению статистических методов в генетике и селекции плодовых растений: под ред. В. Е. Перфильева. – Мичуринск, 1980. – С.72-93.

374. Яковлева, С. С. Донорские способности некоторых сортов груши и их использование в селекции: автореф. дис. ...канд. с.-х. наук. – Мичуринск, 1995. – 24с.

375. Яковлева, С. С. Использование доноров и источников ценных хозяйственно биологических признаков груши при подборе исходных форм для скрещивания / С. С. Яковлева // Состояние сортимента плодовых и ягодных культур и задачи селекции: Тез. докл. и выступл. на междунар. научно-метод. конф. 2-5 июля 1996 г. Орел, 1996. – С.298-300.

376. Якушев, В. П. Оптические критерии при контактной и дистанционной диагностике состояния посевов пшеницы и эффективности фотосинтеза на фоне дефицита минерального питания / В. П. Якушев, Е. В. Канащ, Ю. А. Осипов, В. В. Якушев, П. В. Лекомцев, В. В. Воропаев // Сельскохозяйственная биология, 2010. – № 3. – с. 94-101.

377. Якушкина, Н. И. Физиология растений: учеб. пособие для студентов биол. спец. пед. ин-тов. – М., Просвещение, 1980. – 303 с.

378. Ярмолич, С. А. Использование прямого и косвенного методов оценки исходных форм яблони на зимостойкость / С. А. Ярмолич, З. А. Козловская, Е. Н. Бирюк // Плодоводство пос. Самохваловичи, 2008. – Т. 20 – С. 25-33.

379. Яшин, А. Я. Определение содержания природных антиоксидантов в пищевых продуктах и БАДах / А. Я. Яшин, Н. И. Черноусова // Пищевая промышленность, 2007. – N 5. – С. 2830.

380. Яшин, А. Я. Применение жидкостных хроматографов «ЦветЯуза» с электрохимическими детекторами в медицине, экологии и для контроля пищевых продуктов / А. Я. Яшин, Я. И. Яшин // Приборы, 2009. – № 9. – С. 14-17.

381. Abogadallah, G. M. Antioxidative defense under salt stress / G. M. Abogadallah // Plant Signal Behav., 2010. – Vol. 5. – P. 369-74.

382. Agarwal, S. Stimulation of antioxidant system and lipid peroxidation by abiotic stresses in leaves of *Momordica charantia* / S. Agarwal, R. Shaheen // Brazilian Journal of Plant Physiology, 2007. – vol. 19 – № 2. – P. 149-161.

383. Agricultural Research Service United States Department of Agriculture: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: [www.ars.usda.gov](http://www.ars.usda.gov) Дата обращения: 27.04.2015.

384. Alston, F. N. A *Malus* gene list / Proc. EUCARPIA Symp.on Fruit Breed. and Cenetics / F. N. Alston, K. L. Phillips, K. M. Evans // Acta Hort., 2000. – V.2. – №538. – P. 561-565.

385. Ameglio, T. A New Tool for Testing Frost Hardiness by Stem Diameter Variations on Walnut / T. Ameglio, H. Cochard, F. W. Ewers // Proc. XXVI IHC – Environmental Stress: Eds. K. K. Tanino Acta Hort. 618, ISHS, 200. – P. 509-514.

386. Arfan, M. Does exogenous application of salicylic acid through the rooting medium modulate growth and photosynthetic capacity in two differently adapted spring wheat cultivars under salt stress / M. Arfan, H. Atharb, M. Ashraf // Journal of Plant Physiology., 2007. – № 164. – P. 685-694.

387. Arora, R. Cold acclimation in genetically related (Sibling) deciduous and evergreen peach (*Prunus persica* L Batsch) / R. Arora, M. Wisniewski // Plant Physiol., 1994. – Vol. 105. – P. 95-101.

388. Artlip, T. S. Field evaluation of apple overexpressing a peach CBF gene confirms its effect on coldhardiness, dormancy, and growth / T. S. Artlip, M. Wisniewski, J. N. Norelli, // *Environmental and Experimental Botany*, 2014. – Vol.106. – P.79-86.

389. Asada, K. Formation and scavenging of superoxide in chloroplasts, with relation to injury by sulfur dioxide / K. Asada – *Res. Rep. Natl. Inst. Environ.Stud.*, 1980. – Vol. 11. – 165 p.

390. Ashworth, E. N. Freezing injury in horticultural crops - research opportunities / E. N. Ashworth // *Hort. Science*, 1986. – Vol.21(6). – P. 1325-1328.

391. Atkinson, C. J. Declining chilling and its impact on temperate perennial crops / C. J. Atkinson, R. M. Brennan, H. G. Jones // *Environ. Exp. Bot.*, 2013. – Vol.91. – P. 48-62.

392. Attaway, J. A History of Florida Citrus Freezes / J. Attaway – Lake Alfred, Florida Science Source, Inc., 1997. – 36 p.

393. Baker, N. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities / N. Baker, E. Rosenqvist // *Journal of Experimental Botany*. 2004. – Vol.55(403). – P. 1607-1621.

394. Baker, N. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo / N. Baker // *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2008. – Vol. 59. – P. 89–113.

395. Barr, H. A reexamination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves / H. Barr, P. Weatherley // *Aust. J. Biol. Sci.*, 1962. – №15. – P. 413-428.

396. Bartels, D. Drought and Salt Tolerance in Plants / D. Bartels, R. Sunkar // *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2005. – №24. – P. 23-58.

397. Bassett, C. L. Water Use and Drought Response in Cultivated and Wild Apples / C. L. Bassett // *Abiotic Stress - Plant Responses and Applications in Agriculture*: Edited by K. Vahdati and C. Leslie, 2013. – P. 249-275.

398. Bischoff, J. Salt salinity tolerance of common horticultural crops in South Dakota: garden and vegetable / woody fruit crops J. Bischoff, H. Werner // [Электронный ресурс] (1999). – Режим доступа: [http:// www2.gtz.de](http://www2.gtz.de) (дата обращения: 03.02.2015)

399. Björkman, O. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins / O. Björkman, B. Demmig // *Planta*, 1987. – №170. – P. 489-504.

400. Blum, A. Breeding methods for drought resistance / *Plants under stress: edited by H. Jones, T. Flowers, M. Jones. Society for Experimental Biology seminar series: 39. Cambridge University Press.*, 1989. – P. 197-216.

401. Blum, A. Infrared thermal sensing of plant canopies as a screening technique for dehydration avoidance in wheat / A. Blum, J. Mayer, G. Golan // *Plant Breeding for Stress Environments*. 1982. – №57. – P. 137-146.

402. Blum, A. Yield stability and canopy temperature of wheat genotypes under drought-stress / A. Blum, L. Shpiler, G. Golan, J. Maye // *Field Crops Res.*, 1989. – № 22. – P. 289-296.

403. Boyer, J. *Measuring the Water Status of Plants and Soils* / Academic Press, San Diego. Also available at the University of Delaware., 1995. – 180 p.

404. Boyer, J. S. *Plant productivity and the environment* / J. S. Boyer // *Science.*, 1982. – Vol.218. – P. 443–448.

405. Boyer, J. S. *Water transport* / J. S. Boyer // *Annual Review of Plant Physiology*, 1985. – Vol.36 –473-516 p.

406. Bray, E. A. Genes commonly regulated by water deficient stress in *Arabidopsis thaliana* / E. A. Bray // *J. Exp. Bot.*, 2004. – Vol.55. – P. 2331-2341.

407. Bray, E. Responses to abiotic stresses / E. Bray, J. Bailey-Serres, E. Weretilnyk // *In Biochemistry and Molecular Biology of Plants* (B. Buchanan, W. Gruissem and R. Jones)., 2000. – P. 1158-1203.

408. Brierly, W. G. The winter hardiness complex in deciduous woody plants / W. G. Brierly // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 1947. – Vol. 50. – P. 10-16.

409. Brown, S. Apple/ S. Brown // Fruit Breeding, eds M. L. Badenes and D. H. Byrne. Springer, New York, USA, 2012. – P. 329-367.

410. Bukhov, N. Effects of water stress on the photosynthetic efficiency of plants / N. Bukhov, R. Carpentier // Chlorophyll a fluorescence a signature of photosynthesis. – edited by G. Papaqeorgiou, Govindjee, published by Springer, 2004. – PO Box 17. – P. 627-628.

411. Burke, J. Evaluation of source leaf responses to water-deficit stresses in cotton using a novel stress bioassay / J. Burke // Plant Physiology, 2007. – Vol. 143. –P. 108-121.

412. Burke, M. J. Freezing and injuring in plants / M. J. Burke, L. V. Gusta, H. A. Quamme, C. J. Weiser, P. H. Li // Ann. Rev. Plant Physiol., 1976. – Vol. 27. – P.507-528.

413. Burquez, A. Leaf thickness and water deficits in plants: a tool for field studies. Journal of Experimental Botany., 1987. – №38 – P. 109-114.

414. Butler, W. L. Energy Distribution in the photochemical apparatus of photosynthesis / W. L. Butler // Annual Review of Plant Physiology, 1978. – Vol.29. – P. 345-378.

415. Carter, G. Early detection of plant stress by digital imaging within narrow stress-sensitive wavebands / G. Carter, R. Miller // Remote Sensing of Environment., 1994. – № 50. – P. 295–302.

416. Charrier, G. Frost acclimation in different organs of walnut trees *Juglans regia* L.: how to link physiology and modelling / G. Charrier, M. Poirier, M. Bonhomme, A. Lacoïnte, T. Améglio // Tree Physiol., 2013. – № 33. – P. 1229-1241.

417. Chevreau, E. Pear biotechnology: Resent progresses and future breeding applications / E. Chevreau // Acta Hort., 2002. – № 596. – P. 133-140.

418. Ciarmiello, L. F. Plant Genes for Abiotic Stress / L. F. Ciarmiello, P. Woodrow, A. Fuggi, G. Pontecorvo, P. Carillo In: in A. Shanker, B. Venkateswarlu. Abiotic Stress in Plants-Mechanisms and Adaptations. Janeza Tridne Rijeka, Croatia., 2011. – P. 283-308.

419. Clarke, J.M. Evaluation of techniques for screening for drought resistance in wheat/ J.M. Clarke, T.N. McCaig // Crop. Sci., 1982. – V.22. – N 3. – 503 p.

420. Cline, J. A. Cold Hardiness of New Apple Cultivars of Commercial Importance in Canada / J. A. Cline, D. Neilsen, G. Neilsen, R. Brownlee, D. Norton, H. Quamme // J. Am. Pom. Soc. (APS), 2012. – № 66. – P.174-182.

421. Close, T. J. Dehydrins: a commonality in the response of plants to dehydration and low temperature / T. J. Close // Physiol. Plant, 1997. – №100. – P.291-296.

422. Coleman, W. K. Variations in cold resistance among apple cultivars during deacclimation / W. K. Coleman, E. N. Easterbrooks // J. Exp. Bot., 1985. – № 36. –P. 1159-1171.

423. Coleman, W. K. Electrical impedance and freezing injury in apple shoots. Journal of Horticultural Science, 1989. – № 64. – P. 249-257.

424. Crafts-Brandner, S. Effects of heat stress on the inhibition and recovery of ribulase-1, 5-biphosphate carboxylase/oxygenase activation state / S. Crafts-Brandner, R. Law // Planta, 2000. – № 212. – P. 67-74.

425. Curran, P. Remote sensing the biochemical composition of a slash pine canopy / P. Curran, J. Kupiec, G. Smith // Smith Institute of Electrical and Electronics Engineers Transactions of Geoscience and Remote Science., 1997. – №35. – P. 415-420.

426. De Souza, M. Breeding for heat-stress tolerance / M. A. de Souza, A. J. Pimentel, G. Ribeiro // Plant breeding for abiotic stress tolerance. Springer., 2012. – P. 137-156.

427. Embree, C. G. An Assessment and Illustration of Winter Injury to Selected Apple Cultivars in Nova Scotia 1980-81 / C. G. Embree // *Fruit Varieties J.*, 1984. – Vol. 38. – № 1. – P. 8-13.

428. Epron, D. Effects of drought on photosynthesis and on the thermotolerance of photosystem II in seedlings of cedar / D. Epron // *Cedrus atlantica and C. libani Journal of Experimental Botany*, 1997. – Vol. 48. – №. 315. – P. 1835-1841.

429. Eyodogan, F. Effect of salinity on antioxidant responses of chickpea seedlings / F. Eyodogan, M. Oz // *Acta Physiol Plant.*, 2007. – № 29. – P. 485-493.

430. FAO Statistical yearbook 2013. World Food and Agriculture / Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, 2013  
<http://www.fao.org/economic/ess/esspublications/essyearbook/en>

431. Farrant, J. Mechanisms of desiccation tolerance in angiosperm resurrection plants. In *Plant Desiccation Tolerance* / M. Jenks, A. Wood eds. / Blackwell Publishing, Iowa, USA., 2002. – P. 51–90.

432. Flexas, J. Steady-state and maximum chlorophyll fluorescence responses to water stress in grape vine leaves: a new remote sensing system / J. Flexas, M. J. Briantais, Z. Cerovic, H. Medrano, I. Moya // *Remote Sensing Environment*, 2000. – № 73. – P. 283-270.

433. Flowers T. Metabolic engineering for increased salt tolerancethe next stepresponse / T. Flowers, A. Yeo // *Australian Journal of Plant Physiology*, 1996. – № 23. – P. 667-667.

434. Flowers, T. Improving crop salt tolerance. *J Exp Bot.*, 2004. – № 55. – P. 307-319.

435. Fuchigami, L. H. A degree growth stage model and cold acclimation in temperate woody plants / L. H. Fuchigami, C. J. Weiser, K. Kobayashi, R. Timmins, L. V. Gusta In: Li, P. H., Sakai, A. (eds.). // *Plant cold hardiness and freezing stress*. New York – Academic Press, 1982. – Vol. 2. – P. 93-116.

436. Gates, D. Spectral properties of plants / D. Gates, H. Keegan, J. Schleter, V. Weidner // *Applied Optics.*, 1965. – № 4. – P. 11-20.

437. Gausman, H. Age effects of cotton leaves on light reflectance, transmittance, and absorptance and on water content and thickness / H. Gausman, W. Allen, D. Escobar, Z. Rodriguez, R. Cardenas // *Agron. J.*, 1971. – № 63. – P. 465-469.

438. Gechev, T. S. Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death / T. S. Gechev, F. van Breusegem, J. M. Stone, I. Denev, C. Laloi // *Bio Essays – Wiley Periodicals Inc.*, 2006. – Vol. 28. – P.1091-1101.

439. Genty, B. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence / B. Genty, J. Briantais, N. Baker // *Biochimica et Biophysica Acta.*, 1989. – № 990. – P. 87-92.

440. Gitelson, A. Assessing carotenoid content in plant leaves with reflectance spectroscopy / A. Gitelson, O. Chivkunova, Y. Zur, M. Merzlyak // *Photochemistry and Photobiology.*, 2002. – 75(3). – P. 272-281.

441. Gitelson, A. A. Remote estimation of chlorophyll content in higher plant leaves / A. A. Gitelson, M. N. Merzlyak // *International Journal of Remote Sensing.*, 1998. – vol. 18. – P. 2691-2697.

442. Gómez, L. Molecular responses to thermal stress in woody plants / L. Gómez, I. Allona, A. Ramos, P. Núñez, C. Ibáñez, R. Casado, C. Aragoncillo // *Invest Agrar: Sist Recur For.*, 2005. – 14(3). – P. 307-317.

443. Gray, S. Spectral reflectance from a soybean canopy exposed to elevated CO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> / S. Gray, O. Dermody, E. De Lucia // *Journal of Experimental Botany.*, 2010. – №61. – P. 4413-4422.

444. Greenway, H. Plant response to saline substrates. I. Growth and ion uptake of several varieties of *Hordeum* during and after sodium chloride treatment / H. Greenway // *Australian Journal of Biology Science.*, 1962. – 15. – P. 16-38.

445. Grime, J. P. *Plant Strategies and Vegetation Processes* / J. P. Grime – Chichester: John Wiley., 1979. – 222 p.

446. Gucci, R. Analysis of leaf water relations of two olive (*Olea europaea*) cultivars differing in tolerance to salinity / R. Gucci, L. Lombardini and Tattini. M. Tree // *Physiol.*, 1997. – V. 17. – P. 13-21.

447. Gupta, B. Mechanism of Salinity Tolerance in Plants: Physiological, Biochemical, and Molecular Characterization / B. Gupta, B. Huang // Hindawi Publishing Corporation *International Journal of Genomics.*, 2014. – 18 p.

448. Gusta, L. V. Understanding plant cold hardiness: an opinion / L. V. Gusta, M. Wisniewski // *Physiologia Plantarum.*, 2013. – vol. 147. – P. 4-14.

449. Hall, A. Breeding for heat tolerance – an approach based on whole-plant physiology / A. Hall // *Hort Science.*, 1990. – №25. – P. 17-19.

450. Hasanuzzaman, M, Plant response and tolerance to abiotic oxidative stress: antioxidant defense is a key factor. / M Hasanuzzaman, M. A Hossain, J. A. Teixeira da Silva, M. Fujita // In: Venkateswarlu B, Shanker SC, Maheswari M (eds) *Crop stress and its management: perspectives and strategies*. Springer, New York. 2012. – P. 261-315.

451. Hasegawa, P. M. Plant cellular and molecular responses to high salinity / P. M. Hasegawa, R. A. Bressan, J.-K. Zhu, H. J. Bohnert // *Annual Review of Plant Biology.*, 2000. – vol. 51. – P. 463-499.

452. Hasegawa, P. M. Sodium (Na<sup>+</sup>) homeostasis and salt tolerance of plants / P. M. Hasegawa // *Environmental and Experimental Botany*, 2013. – vol. 92. – P. 19-31.

453. Havaux, M. Effects of dehydration on the photochemical function of thylakoids in bean leaves / M. Havaux, R. Lannoye // *Photosynthetica*, 1985. – vol. 19. – P. 388-396.

454. Hendrickson, L. A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence / L. Hendrickson, R. Furbank, Chow // *Photosynthesis Research.*, 2004. – vol. 82. – P.73-81.

455. Hirayama, T. Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: past, present and future / T. Hirayama, K. Shinozaki // *The Plant Journal.*, 2010. – №61. – P. 1041-1052.

456. Hu, C. G. Putative PIP1 genes isolated from apple: expression analyses during fruit development and under osmotic stress / C. G. Hu, Y. J. Hao, C. Honda, M. Kita, T. Moriguchi // *J. Exp. Bot.*, 2003. – vol. 54. – P. 2193-2194.

457. Hummer, K. Cold hardiness in *Rubus* / K. Hummer, L. H. Fuchigami, V. Peters, N. Bell // *Fruit Varieties Journal*, 1995. – № 49. – P. 52-58.

458. International Institute for Geo-Information Science and Earth Observation: [Электронный ресурс]. - Режим доступа: [www.itc.nl/library/Papers\\_2003](http://www.itc.nl/library/Papers_2003) Дата обращения: 20.01.2015.

459. James, R. A. Major genes for Na<sup>+</sup> exclusion, *Nax1* and *Nax2* (wheat *HKT1;4* and *HKT1;5*), decrease Na<sup>+</sup> accumulation in bread wheat leaves under saline and waterlogged conditions / R. A. James, C. Blake, C. S. Byrt, R. Munns // *J. Exp. Bot.*, 2011. – vol. 62. – № 8. – P. 2939-2947.

460. Jamil, M. Response of Growth, PS II Photochemistry, and Chlorophyll Content to Salt Stress in four Brassica Species. / M. Jamil, R. Shafiq, E. S. Rha // *Life Sci J.*, – 2014. – 11(3). – P. 139-145.

461. Jamil, M. Salinity effect on plant growth, PS II photochemistry and chlorophyll content in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) and cabbage (*Brassica oleracea capitata* L.) / M. Jamil, R. Shafiq, E. S. Rha / *Pak. J. Bot.*, 2007. – 39 (3). – P. 753-760.

462. Janick, J. Apples / J. Janick, J. N. Cummins, S. K. Brown, M. Hemmat // In: *Fruit Breeding.* (Eds.: J. Janick and J. N. Moore) – New-York, 1996. – P. 1-77.

463. Jaspers, P. Reactive oxygen species in abiotic stress signaling / P. Jaspers, J. Kangasjärvi // *Physiol. plant.*, 2010. – vol. 138. – №. 4. – P. 405-413.
464. Jones, H. G. Introduction: some terminology and common mechanisms / H. G. Jones, M. B. Jones // *Plants under stress*: edited by H. Jones, T. Flowers, M. Jones. Society for Experimental Biology seminar series: 39. Cambridge University Press., 1989. – P. 1-11.
465. Khan, M. A. *Panicum turgidum*: a sustainable feed alternative for cattle in saline areas / M. A. Khan, R. Ansari, H. Ali, B. Gul, B. L. Nielsen // *Agric. Ecosys. Environ.*, 2009. – vol. 129. – P. 542-546.
466. Kitajima, M. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone / M. Kitajima, W. Butler // *Biochim. biophys. Acta.*, 1975. – vol. 376. – P. 105-115.
467. Klughammer, C. Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the saturation pulse method / C. Klughammer, U. Schreiber // *PAM Application Notes.*, 2008. – №1. – P. 27-35.
468. Knipling, E. B. Physical and physiological basis for the reflectance of visible and near-infrared radiation for vegetation / E. B. Knipling // *Remote Sensing of Environment.*, 1970. – vol. 1. – P. 155-160.
469. Kolb, K. A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems / K. J. Kolb, J. S. Sperry, B. B. Lamont // *Journal of Experimental Botany.*, 1996. – № 47. – P. 1805-1810.
470. Kramer, D. New fluorescence parameters for determination of QA redox state and excitation energy fluxes. / D. Kramer, G. Johnson, O. Kiirats, G. Edwards // *Photosynthesis Research.*, 2004. – vol. 79. – P. 209-218.
471. Krause, G. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics / G. Krause, E. Weis // *Annu Rev. Plant Physiol. Plant Mol Biol.*, 1991. – vol. 42. – P. 313-349.

472. Lang, G. Endo-, para- and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research / G. Lang, J. Early, G. Martin, R. Darnell // Hort Science, 1987. – vol. 22. – P. 371-377

473. Lapina, L. P. Effect of sodium chloride on photosynthetic apparatus of tomatoes / L. P. Lapina, B. A. Popov // Fiziologia Rastanii., 1970. – №17 – P. 580-584.

474. Lapins, K. Artificial freezing as a routine test of cold hardiness of young apple seedlings / K. Lapins // Proceedings of the American Society for Horticultural Science, 1962. – № 81. – P. 26-34.

475. Larkindale, J. Plant Responses to High Temperature / J. Larkindale, M. Mishkind, E. Vierling // Plant Abiotic Stress., 2005. – P. 100-144.

476. Layne, R. Pears. Advances in Fruit Breeding / R. Layne, H. Quamme // Purdue University Press West Lafayette. – Indiana, 1975. – P.38-70.

477. Lazar, D. The O-K-J-I-P Chlorophyll a Fluorescence Transient: Theory and Experiments. Habilitation Thesis. – Olomouc, 2004.

478. Leinonen, I. A. Simulation Model for the annual frost hardiness and freezing damage of Scots pine / I. A. Leinonen // Ann. Bot., 1996. – vol. 78 – P. 687-693.

479. Levitt, J. Responses of plants to environmental stresses. Chilling, freezing, and high temperature stress / J. Levitt // Academic Press, New York, 1980. – vol. 1. – 497 p.

480. Lichtenthaler, H. K. Non-destructive determination of chlorophyll content of leaves of a green and an aurea mutant of tobacco by reflectance measurements / H. K. Lichtenthaler, A. A. Gitelson, M. Lang // J. Plant Physiol., 1996. – vol. 148. – P. 483-493.

481. Lim, C. C. Comparing Gompertz and Richards functions to estimate freezing injury in Rhododendron using electrolyte leakage / C. C. Lim, R. Arora,

E. C. Townsend // *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1998. – vol. 123 – P. 246-252.

482. Linden, L. Measuring cold hardiness in woody plants / L. Linden // PhD thesis, Univ Helsinki, Dept Applied Biology. – 2002. – 58 p.

483. Maas, E. V. Testing Crops for Salinity Tolerance [Электронный ресурс].–Режим доступа: [http:// www.ars.usda.gov](http://www.ars.usda.gov). Дата обращения: 20.01.2015.

484. Mancuso, S. Electrical resistance changes during exposure to low temperature measure chilling and freezing tolerance in olive tree (*Olea europaea* L.) plants / S. Mancuso // *Plant Cell Environ*, 2000. – 23. – P. 291-299.

485. Martinez-Beltran, J. Overview of salinity problems in the world and FAO strategies to address the problem / J. Martinez-Beltran C. Manzur // In: *Proceedings of the International Salinity Forum, Riverside, California, April 2005*, – P. 311-313.

486. Maxwell, K. Chlorophyll fluorescence -practical guide / K. Maxwell, G. Johnson // *J. Exp. Bot.*, 2000. – Vol. 51. – P. 659-668.

487. Mehlenbacher, S. A. Relationship of flowering time, rate of seed germination, and time of leaf budbreak and usefulness in selecting for late-flowering apples / S. A. Mehlenbacher, A. M. Uoordeckers // *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 1991. – Vol.116. – № 3. – P. 565-568.

488. Minocha, R. Polyamines and abiotic stress in plants: a complex relationship/ R. Minocha, R. Majumbar, S. Minocha // *Frontiers in plant science.*, 2014. – Vol. 5. – P. 1-17.

489. Miyamoto, S. Photo guide: Landscape plant response to soil salinity / S. Miyamoto, I. Martinez, M. Padilla, A. Portillo, D. Ornelas // *Texas A&M Univ. Research Center and El Paso Water Utilities.*, 2004. – 15 p.

490. Mohammed, G. Natural and stress-induced effects on leaf spectral reflectance in Ontario species / G. Mohammed, T. Noland, D. Irving, P. Sampson, P. Zarco-Tejada, J. Miller // *Ontario Ministry of Natural Resources, Ontario Forest*

Research Institute, Sault Ste. Marie, Ontario. Forest Research Report. – 2000. – № 156.

491. Moradi, F. Responses of Photosynthesis, Chlorophyll Fluorescence and ROS-Scavenging Systems to Salt Stress During Seedling and Reproductive Stages in Rice / F. Moradi, A. Ismail // *Annals of Botany*. - 2007. – 99(6) – P.1161-1173.

492. Munns, R. Comparative physiology of salt and water stress / R.Munns // *Plant, Cell & Environment*, 25. – 2002. – P. 239–250.

493. Munns, R. James Screening methods for salinity tolerance: a case study with tetraploid wheat / R. Munns, R.A. James // *Plant and Soil*, 253, – 2003. – P. 201-218.

494. Munns, R., Salinity stress and its mitigation / R. Munns, S.Goyal, J.Passoura // [Электронныйресурс]. *Plant Stress Website*. – 2004. Режим доступа: [http:// www.plantstress.com/Articles/index.asp](http://www.plantstress.com/Articles/index.asp) (дата обращения: 08.02.2014).

495. Munns, R. Genes and salt tolerance: bringing them together / R. Munns // *New Phytol*. – 2005. – Vol 167. – P. 645-663.

496. Munns, R. Mechanisms of salinity tolerance / R. Munns, M. Tester // *Annu Rev Plant Biol*. – 2008. – № 59. – P. 651–681.

497. Munns, R. New phenotyping methods for screening wheat and barley for beneficial responses to water deficit / R. Munns, R. James, X. Sirault, R. Furbank, H.Jones // *Journal of Experimental Botany*. 2010. – P. 1-9.

498. Munns, R. Physiological processes limiting plant growth in saline soil: some dogmas and hypotheses / R. Munns // *Plant, Cell and Environment*. 1993. – №16. – P.15- 24.

499. Munns, R. The Impact of Salinity Stress / R. Munns // [Электронный ресурс] - Режим доступа: <http://www.plantstress.com/Articles/index.asp>. Дата обращения: 20.02.2016.

500. Munns, R. Waterrelations / R. Munns // [Электронный ресурс]. - Режим доступа: <http://www.publish.csiro.au>. – 2011. Дата обращения: 20.01.2015

501. Munns, R. Water content and RWC / R .Munns // Prometheus Wiki, 20 Aug 2010, Режим доступа:<http://www.publish.csiro.au/prometheuswiki/tiki-pagehistory>. Water content and RWC& preview. (дата обращения: 20.05.2016)

502. Murray, M. Critical Temperatures for Frost Damage on Fruit Trees / M.Murray // Published by Utah State University Extension and Utah Plant Pest Diagnostic Laboratory. – IPM-012-11. 2011. –2p.

503. Netondo, G. Sorghum and salinity response of growth, water relations, and ion accumulation to NaCl salinity / G. Netondo, J. Onyango, E. Beck. 2004. – №44 – P.797-805.

504. Oukarroum, A. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and rewatering / A. Oukarroum, S. E. Madidi, G. Schansker, R. J. Strasser // Environ. Exp. Bot. 2007. – №60. –P.438–446.

505. Palonen, P. Current state of cold hardiness research on fruit crops /P. Palonen, D. Buszard // Can. J. Plant Sci. 1997. – №77. – P.399-420.

506. Papageorgiou, G. Chlorophyll Fluorescence: an intrinsic probe of photosynthesis // Biogenetics of Photosynthetics. - New York: Acad. Press. - 1975. P.319-371.

507. Passioura, J.B. The drought environment: physical, biological and agricultural perspectives / J.B. Passioura // J. Exp. Bot. 2007. – V. 58. – P. 113–117.

508. Penuelas, J. Assessing community type, plant biomass, pigment composition, and photosynthetic efficiency of aquatic vegetation from spectral reflectance / J. Peñuelas, J. Gamon, K. Griffinand, C. Field // Remote Sensing of Environment. 1993. – №46. – P. 110-118.

509. Peñuelas, J. Reflectance assessment of plant mite attack on apple trees / J. Peñuelas, I. Filella, P. Lloret, F. Muñoz, M. Vilajeliu // *International Journal of Remote Sensing*. 1995. – №16. – P. 2727-2733.

510. Peñuelas, J. Semi-empirical indices to assess carotenoids/chlorophyll a ratio from leaf spectral reflectance / J. Peñuelas, F. Barret, I. Filella // *Photosynthetica*. 1995. – № 31(2) – P. 221–230.

511. Pereira-Lorenzo, S. Breeding Apple (*Malus Domestica* Borkh) / S. Pereira-Lorenzo, A. M. Ramos-Cabrera, M. Fischer Breeding Plantation Tree Crops: Temperate Species. Jain, P. M. Priyadarshan (eds.), Springer Science. 2009. –294p.

512. Petkova, V. Field screening for heat tolerant common bean cultivars (*Phaseolus vulgaris* L.) by measuring of chlorophyll fluorescence induction parameters / V. Petkova, I. Denev, D. Cholakov, I. Porjazov // *Hortic Sci*, 2007. – № 111. – P. 101–106

513. Pinheiro, C. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data / C. Pinheiro, M. Chaves // *J. Exp. Bot.* 2011. – № 62 (3). – P. 869-882.

514. Plantstress: [Электронный ресурс]. - Режим доступа: <http://www.plantstress.com/Articles/index.asp>. Дата обращения: 01.09.2015.

515. Proebsting, E. L. A synoptic analysis of peach and cherry flower bud hardiness / E. L. Proebsting, H. H. Mills, // *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 1978. – №103. – P. 842–845.

516. Quamme, H. A. Relationship of the low temperature exotherm to apple and pear production in North America / H. A. Quamme // *Canad. J. Plant. Sc.* 1976. – V.56. – № 3.-P. 493-500.

517. Quamme, H. A. Breeding and selecting temperate fruit crops for cold hardiness / H. A. Quamme // *Plant cold Hardiness and freezing stress*. - New-York: Acad. Press, 1978. – P. 313-332.

518. Quamme, H. A. Low-temperature stress in Canadian horticultural production - an overview/ H. A. Quamme // *Canad. J. Plant Sc.* 1987. – T. 67. – N 4. – P. 1135-1149.

519. Quamme, H. A. Winter Hardiness Measurements on 15 New Apple Cultivars / H. A. Quamme, C. R. Hampson. // *J. Am. Pom. Soc. (APS)* 2004. – №58. – P.98-107.

520. Quamme, H. A. Resistance to Environmental Stress. / H. A. Quamme, C. Stushnoff // In J.N. Moore and J. Janick (eds.) *Methods in fruit breeding*. W. Lafayette, Ind.: Purdue Univ. Press, 1983. – P.242-266.

521. Quamme, H. A. The relationship of exotherms to cold injury in apple stem tissues / H. A. Quamme, C. Stushnoff, C. J. Weiser // *J.Amer. Soc. Hort. Sci.*", 1972. – vol. 97. – №5. – P. 608-613.

522. Rajendran, K. Quantifying the three main components of salinity tolerance in cereals / K. Rajendran, M. Tester, S. Roy // *J .Plant Cell Environ.* 2009. – №32. – P. 237–249.

523. Rengasamy, P. Transient salinity and subsoil constraints to dryland farming in Australian sodic soils: an overview / P. Rengasamy // *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 2002.– №42. – P. 351-361.

524. Rengasamy, P. Soil processes affecting crop production in salt-affected soils *Funct Plant*. 2010. – № 37. – P. 613–620.

525. Repo, T. The electrical impedance spectroscopy of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) shoots in relation to cold acclimation / T. Repo, G. Zhang, A. Ryyppö, R. Rikala // *J. Exp. Bot.*, 2000.– № 51. – P. 2095–2107.

526. Rios, G. Epigenetic regulation of bud dormancy events in perennial plants / G. Rios, C. Leida, A. Conejero, M. L. Badenes // *Front. Plant. Sci.* 2014. – № 5. – P. 247.

527. Rock, B. Comparison of in situ and airborne spectral measurements of the blue shift associated with forest decline / B. Rock, T. Hoshizaki, J. Miller // *Remote Sensing of Environment*. 1988. – № 24. – P. 109–127.

528. Rodrigo, J. Spring frosts in deciduous fruit trees –morphological damage and flower hardiness / J. Rodrigo // *Scientia Horticulturae*, 2000. – № 85. – P. 155-173.

529. Roháček, K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships *Photosynthetica*. 2002. – № 40(1). – P. 13-29.

530. Roy, S. Salt resistant crop plants / S. Roy, S. Negrão, M. Tester // *Current Opinion in Biotechnology*. 2014. № 26. – P. 115-124.

531. Rozema, J. Ecology: crops for a salinized world / J. Rozema, T. Flowers // *Science.*, 2008. – vol. 322. – P.1478-1480.

532. Ryyppö, A. Development of frost hardiness in roots and shoots of Scots pine seedlings at non-freezing temperatures / A. Ryyppö, T. Repo, E. Vapaavuori // *Canadian Journal of Forest Research*, 1998. – №28. – P. 557-565.

533. Saadalla, M. Heat tolerance in winter wheat: II Membrane thermostability and field performance / M. Saadalla, J. Quick, J. Shanahan // *Crop Sci*, 1990. – №30 (6). – P.1248-1251.

534. Sakai, A. Frost survival of plants / A. Sakai, W. Larcher // Springer-Verlag, Series Ecological Studies, 1987. – 321 p.

535. Salazar-Gutiérrez, M. R. Freezing tolerance of apple flower buds / M. R. Salazar-Gutiérrez, B. Chaves, G. Hoogenboom // *Scientia Horticulturae*, 198. – 2016. – P. 344–351.

536. Sampson, P. The bioindicators of forest condition project: a physiological, remote sensing approach / P. Sampson, G. Mohammed, P. Zarco-Tejada, J. Miller, T. Noland, D. Irving, P. Treitz, S. Colombo, J. Freemantle // *The Forestry Chronicle*, 2000. – №76. – P. 941-952.

537. Sasaki, R. Functional and expression analyses of PmDAM genes associated with endodormancy in Japanese apricot / R. Sasaki, H. Yamane, T. Ooka, H. Jotatsu, Y. Kitamura, T. Akagi // *Plant Physiol.*, 2011. – №157. – P. 485-497.

538. Saxena, S. C. Osmoprotectants: potential for crop improvement under adverse conditions / S. C. Saxena, H. Kaur, P. Verma, B. Petla, V. Andugula, M. Majee // in *Plant Acclimation to Environmental Stress*, Springer, New York, NY, USA, 2013. – P. 197-232.

539. Schreiber, U. Detection of rapid induction kinetics with a new type of high-frequency modulated chlorophyll fluorometer / U. Schreiber // *Photosynth. Res.*, 1986. – № 9. – P. 261-272.

540. Seemann, J. Effects of salt stress on the growth, ion content, stomatal behavior and photosynthetic capacity of a salt-sensitive species *Phaseolus vulgaris* / J. Seemann, C. Critchley // *L. Planta*, 1985. – №164. – P.151-162.

541. Seki, M. Monitoring the expression profiles of 7000 Arabidopsis genes under drought, cold and high-salinity stresses using a full-length cDNA microarray / M. Seki, M. Narusaka, J. Ishida, T. Nanjo, M. Fujita, Y. Oono // *The Plant Journal*, 2002. – vol. 31. – P. 279-292.

542. Selye, H. A Syndrome Produced by Diverse Nocuous Agents. *Nature.*, 1936. – vol. 138. – P. 32.

543. Shabala, S. Learning from halophytes: physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops / S. Shabala // *Ann Bot.*, 2013. – №112. (7). – P. 1209-1221.

544. Shanker, A. Abiotic Stress in Plants-Mechanisms and Adaptations / A. Shanker, B. Venkateswarlu // *Janeza Tridne Rijeka, Croatia*, 2011. – 428p.

545. Sharma, D. Wheat cultivars selected for high Fv/Fm under heat stress maintain high photosynthesis, total chlorophyll, stomatal conductance, transpiration and dry matter / D. Sharma, S. Andersen, C. Ottosen, E. Rosenqvist // *Plant Physiol.*, 2014. – Vol. 153. – P. 298-298.

546. Sims, D. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages / D. Sims, J. Gamon // *Remote Sensing of Environment*, 2002. – №81. – P. 337-354.

547. Singh, M. P. Photosynthesis, transpiration, stomatal conductance and leaf chlorophyll content in mustard genotypes grown under sodic conditions / M. Singh, S. Pandey, M. Singh, P. Ram, B. Singh // *Photosynthetica*, 1990. – №24. – P. 623-627.

548. Šircelj, H. Detecting different levels of drought stress in apple trees (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameter / H. Šircelj, M. Tausz, D. Grill, F. Batič // *Scientia Horticulturae*, 2007. – Vol. 113. (4) – P. 362-369.

549. Smillie, R. Heat injury in leaves of alpine, temperate and tropical plants. / R. Smillie, R. Nott // *Australian Journal of Plant Physiology*, 1979. – №6. – P. 135-141.

550. Stepulaitienė I. Frost resistance is associated with development of sour cherry (*Prunus cerasus* L.) generative buds / I. Stepulaitienė, A. Žebrauskienė, V. Stanys // *Zemdirbyste-Agriculture*, vol. 100, No. 2. – 2013. – P. 175-178.

551. Stone, C. Spectral reflectance characteristics of eucalypt foliage damaged by insects / C. Stone, L. Chisholm, N. Coops // *Australian Journal of Botany*, 2001. – №49. – P. 687-698.

552. Strasser, R. Analysis of Chlorophyll a Fluorescence Transient. From Chapter 12 / R. Strasser, J. M. Tsimilli-Michael, A. Srivastava // *Chlorophyll a Fluorescence a Signature of Photosynthesis*: edited by G. Papaqeorgiou, Govindjee, published by Springer, 2004. – 340 p.

553. Strimbeck, G. Extreme low temperature tolerance in woody plants / G. Strimbeck, P. Schaberg, C. Fossdal, W. Schröder, T. Kjellsen // *Frontiers in Plant Science*, 2015. – Vol. 6. – P.1-13.

554. Stuart, N. W. Comparative cold hardiness of scion roots from fifty apple varieties / N. W. Stuart // Proceedings of the American Society for Horticultural Science, 1939. – №37. – P. 330-334.

555. Stushnoff, C. Breeding and selection methods for cold hardiness in deciduous fruit crops/ C. Stushnoff // HortScience, 1972. – Vol. 7. – P.10-13.

556. Stushnoff, C. Breeding for cold hardiness / C. Stushnoff // Horticulture, 1973. – V. 51. – № 10. – P. 30-31

557. Suárez, L. Assessing canopy PRI for water stress detection with diurnal airborne imagery / L. Suárez, P. J. Zarco-Tejada, G. Sepulcre-Cantó, O. Pérez-Priego, J. R. Miller, J. C. Jiménez-Muñoz, J. Sobrino // Remote Sensing of Environment, 2008. – Vol.112. – P. 560-575.

558. Sunkar, R. MicroRNAs with macro-effects on plant stress responses / R. Sunkar // Semin. Cell Dev. Biol., 2010. – № 21. – P. 805-811.

559. Tang, Y. Heat stress induces an aggregation of the light-harvesting complex of photosystem II in spinach plants / Y. Tang, X. Wen, Q. Lu, Z. Yang, Z. Cheng, C. Lu // Plant Physiology, 2007. – Vol. 143. – P. 629-638.

560. Tartarini, S. The use of molecular markers in pome fruit breeding / S.Tartarini, S.Sanasavini // Acta Hort., 2003. – №622. – P. 129–140.

561. Ugarov, G.S. Temperature on the border between heat and cold /G.S. Ugarov // 49 th Annual Meeting of the Society for Cryobiology, Rosario, 2012. – 36 p.

562. Ukaji, N. Accumulation of small heat-shock protein homologs in the endoplasmic reticulum of cortical parenchyma cells in mulberry in association with seasonal cold acclimation / N. Ukaji, C. Kuwabara, D. Takezawa, K. Arakawa, S. Yoshida, S. Fujikawa // Plant Physiol., 1999. – №120. – P. 481-489.

563. Vaahtera, L. More than the sum of its parts How to achieve a specific transcriptional responses to abiotic stress / L. Vaahtera, M. Brosche // Plant Sci., 2011. – Vol. 180. – P. 421–430.

564. Velasco, R. The genome of the domesticated apple (*Malus x domestica* (Borkh.) / R. Velasco, A. Zharkikh, J. Affourtit et al. // *Nature genetics*, 2010. – V. 42. – № 10. – P. 833-841.

565. Warner, J. Winter injury to apple trees, 1980-1981 / J. Warner // *Fruit varieties J.*, 1982. – Vol. 36. – N 4. – P. 99-103.

566. Warner, J. Winter Injury to Apple Trees in 1993-1994 /J. Warner, C. Nickerson // *Fruit Varieties J.*, 1996. – Vol. 50. – №2. – P. 114-117.

567. Watkins, R. Components of genetic variance for plant survival and vigor of apple trees / R. Watkins, L. P.S. Spangelo // *Theoret. appl. genet*, 1970. – Vol.40. –№5. – P. 195-293.

568. Weiser, C. J. Cold resistance and acclimation in woody plants / C. J. Weiser // *Cold hardiness, dormancy and freeze protection of fruit crops.* – Pullman, WA, 1970. – P. 403–410.

569. Westwood, M. N. Temperate-zone pomology, physiology and culture / M. N. Westwood // Third edition, Timber Press, Portland, Oregon, 1993. – 523 p.

570. Wisniewski, M. The biology of cold hardiness: Adaptive strategies / M. Wisniewski // *Env. and Exp. Botany*, 2014. – 106. – P.1-3.

571. Wisniewski, M. Expressed sequence tag analysis of the response of apple (*Malus x domestica*) to low temperature and water deficit / M. Wisniewski, C. Bassett, J. Norelli, D. Macarisin, T. Artlip, K. Gasic, S. Korban // *Physiologia Plantarum*, 2008. – № 133. – P. 298-317.

572. Wisniewski, M. Seasonal patterns of dehydrins and 70-kD heat-shock proteins in bark tissues of eight species of woody plants / M. Wisniewski, T. J. Close, T. Artlip, R. Arora // *Physiol. Plant*, 1996. – № 96. – P.496-505.

573. Wisniewski, M. Overexpression of a peach CBF gene in apple: a model for understanding the integration of growth, dormancy, and cold hardiness in woody plants / M. Wisniewski, J. Norelli, T. Artlip // *Front. Plant Sci.*, 2015. –v.6. – №.85. – P. 1-13.

574. Wisniewski, M. Purification, immunolocalization, cryoprotective, and antifreeze activity of PCA60: a dehydrin from peach (*Prunus persica*) / M. Wisniewski, R. Webb, R. Balsamo, T. J. Close, X-M. Yu, M. Griffith // *Physiol. Plant*, 1999. – 105. – P. 600–608.

575. Witcombe, J. Breeding for abiotic stresses for sustainable agriculture / J. Witcombe, P. Hollington, C. Howarth, S. Reader, K. Steele // *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 2008. – № 363. – P. 703-716.

576. Woo, N. S. A rapid, non-invasive procedure for quantitative assessment of drought survival using chlorophyll fluorescence. / N. S. Woo, M. R. Badger, B. J. Pogson, // *Plant Methods*. 2008. – №4. 27. – P.1746-4811.

577. Wood, A. Eco-physiological adaptations to limited water environments / *Plant abiotic stress* // edited by M. Jenks, P. Hasegawa., 2005. – P. 21-33.

578. Yubero-Serrano, E. Identification of a strawberry gene encoding a non-specific lipid transfer protein that responds to ABA, wounding and cold stress / E. Yubero-Serrano, E. Moyano, N. Medina-Escobar, J. Munoz-Blanco, J. Caballero // *J. Exp. Bot.*, 2003. – № 54. – P. 1865-1877.

579. Yushkov, A. N. Evaluation of Resistance of Horticultural Plants to Destabilizing Effects Based on Analysis of Leaf Reflection Spectra / A. N. Yushkov, N. V. Borzykh, A. I. Butenko // *Journal of Applied Spectroscopy*. May. 2016. – V. 83. – Issue 2. – pp 302-306.

580. Zhu, L. The effect of temperature on flower-budformation in apple including some morphological aspects / L. Zhu, O. Borsboom, J. Tromp // *Sci. Hortic.*, 1997. – № 70(1). – P. 1–8.

581. Zhu, J.-K. *Plant Salt Stress* / J.-K. Zhu // – 2007. [Электронный ресурс] DOI: 10.1002/97804 70015902.a0001300.pub2.

582. Zhou, Y. The relationship between CO<sub>2</sub> assimilation, photosynthetic electron transport and water-water cycle in chill-exposed cucumber leaves under low

light and subsequent recovery / Y. Zhou, J. Yu, L. Huang, S. Nogues // *Plant Cell Environ.*, 2004. – № 27(12). – P. 1503–1514.

583. Zygielbaum, A. Nondestructive detection of water stress and estimation of relative water content in maize / A. Zygielbaum, A. Gitelson, T. Arkebauer, D. Rundquist // *Geophysical Research Letters*, 2009. – 36 p.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1



РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

(19) **RU** (11) **2 514 400** (13) **C2**

(51) МПК  
*A01G 7/00* (2006.01)  
*A01H 1/04* (2006.01)  
*G01N 21/64* (2006.01)

ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА  
 ПО ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНОЙ СОБСТВЕННОСТИ

## (12) ОПИСАНИЕ ИЗОБРЕТЕНИЯ К ПАТЕНТУ

(21)(22) Заявка: 2012121618/13, 25.05.2012  
 (24) Дата начала отсчета срока действия патента:  
 25.05.2012  
 Приоритет(ы):  
 (22) Дата подачи заявки: 25.05.2012  
 (43) Дата публикации заявки: 27.11.2013 Бюл. № 33  
 (45) Опубликовано: 27.04.2014 Бюл. № 12  
 (56) Список документов, цитированных в отчете о  
 поиске: RU 2128423 C1, 10.04.1999. SU 1254360  
 A1, 30.08.1986. SU 357927 A1, 03.11.1972; . RU  
 2049385 C1, 10.12.1995; . ЛЫСЕНКО Н.Н. и  
 др. Влияние фунгицида пропиконазол на  
 растения яровых зерновых культур в  
 условиях засухи и патогенеза// Вестник  
 ОрелГАУ N3 (30), июнь 2011, Научное  
 обеспечение развития растениеводства, с.58-  
 64. CSAPO B. et al. Fluorescence (см. прод.)

Адрес для переписки:  
 393770, Тамбовская обл., г. Мичуринск, ул. ЦГЛ,  
 ГНУ ВНИИГиСПР им. И.В. Мичурина  
 Россельхозакадемии

(72) Автор(ы):  
 Юшков Андрей Николаевич (RU),  
 Савельев Николай Иванович (RU),  
 Чивилев Владислав Вячеславович (RU),  
 Борzych Надежда Вячеславовна (RU),  
 Земисов Александр Сергеевич (RU)  
 (73) Патентообладатель(и):  
 Государственное научное учреждение  
 Всероссийский научно-исследовательский  
 институт генетики и селекции плодовых  
 растений имени И.В. Мичурина  
 Россельхозакадемии (RU)

RU 2 514 400 C 2

RU 2 514 400 C 2

## (54) СПОСОБ ОЦЕНКИ ЗИМОСТОЙКОСТИ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ

(57) Реферат:  
 Способ относится к области сельского  
 хозяйства, в частности к плодоводству и селекции.  
 Способ включает промораживание однолетних  
 побегов в период покоя в камере искусственного  
 климата. При этом оценку поврежденных побегов  
 производят не визуально, а по величине  
 максимального квантового выхода  
 фотохимических реакций фотосистемы II и  
 относительной скорости транспорта электронов

фотосистемой II в тканях камбия и почек, которые  
 определяют РАМ-флуориметром. Регистрируют  
 минимальный уровень флуоресценции и изменения  
 этого показателя под действием актиничного  
 света плотностью 190  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$  и после  
 воздействия на объект импульса света высокой  
 интенсивности (10000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\text{s})$ , 450 нм). Способ  
 позволяет ускорить оценку повреждений  
 плодовых растений морозом. 2 табл., 2 пр.

(56) (продолжение):  
 induction characteristics of maize inbred lines after long-term chilling treatment during the early phase  
 of development //Photosynthetica, Vol.25, N 4, 1991, P.575-582



РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ



ФЕДЕРАЛЬНАЯ СЛУЖБА  
ПО ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНОЙ СОБСТВЕННОСТИ

(19) **RU** <sup>(11)</sup> **2 608 811** <sup>(13)</sup> **C1**

(51) МПК  
A01G 700 (2006.01)  
A01G 100 (2006.01)  
G01N 3352 (2006.01)

**(12) ФОРМУЛА ИЗОБРЕТЕНИЯ К ПАТЕНТУ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

(21)(22) Заявка: 2015128850, 15.07.2015

(24) Дата начала отсчета срока действия патента:  
15.07.2015

Приоритет(ы):

(22) Дата подачи заявки: 15.07.2015

(45) Опубликовано: 24.01.2017. Бюл. № 3

(56) Список документов, цитированных в отчете о  
поиске: КРИВОРУЧКО В.П. и др.  
Морозостойчивость яблони //Биология  
деревьев, кустарников и плодовых растений  
Сев. Киргизии, 1987, с. 23-25. SU 1045862 A1,  
07.10.1983. SU 1042672 A1, 23.09.1983. FILIPPI N.,  
RIZZETTO M. Tissue response of pear to cold  
injury //Agrometeorology, 1987, p. 251-356.

Адрес для переписки:

393770, Тамбовская обл., г. Мичуринск, ул. ЦГЛ,  
ФГБНУ ВНИИГиСПР

(72) Автор(ы):

Юшков Андрей Николаевич (RU),  
Савельев Николай Иванович (RU),  
Богданов Роман Евгеньевич (RU),  
Борных Надежда Вячеславовна (RU),  
Земисов Александр Сергеевич (RU)

(73) Патентообладатель(и):

Федеральное государственное бюджетное  
научное учреждение "Федеральный научный  
центр имени И.В. Мичурина" (ФГБНУ  
"ФНЦ им. И.В. Мичурина") (RU)

**(54) СПОСОБ ОЦЕНКИ СТЕПЕНИ ПОВРЕЖДЕНИЙ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ МОРОЗАМИ****(57) Формула изобретения**

Способ оценки степени повреждений плодовых растений морозами, включающий промораживание однолетних побегов в период покоя в камере искусственного климата, отличающийся тем, что в осенне-зимний период заготавливают побеги текущего года - 2 варианта по 3 побега, первый вариант является контрольным, а второй промораживают в камере искусственного климата, затем черенки выдерживают при комнатной температуре в течение трех суток, на сканирующем спектрофотометре определяют коэффициенты пропускания водных вытяжек, выделенных из здоровых (контрольных) и поврежденных побегов, в диапазоне 300-900 нм с шагом 1 нм, а степень повреждения оценивают по величине евклидова расстояния между взятыми попарно значениями коэффициентов пропускания - чем ниже данный показатель, тем меньше степень подмерзания растений.

RU 2 608 811 C1

RU 2 608 811 C1

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
 Федеральное государственное бюджетное учреждение  
 «Государственная комиссия Российской Федерации  
 по испытанию и охране селекционных достижений»

**ПАТЕНТ**  
**НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ**  
 № 6693

Яблоня  
 Malus domestica Borkh.

**АКАДЕМИК КАЗАКОВ**

Патентообладатель  
 ГНУ ВНИИ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ  
 ИМ.И.В.МИЧУРИНА

**Авторы -**

ЗЕМИСОВ АЛЕКСАНДР СЕРГЕЕВИЧ  
 САВЕЛЬЕВ НИКОЛАЙ ИВАНОВИЧ  
 САВЕЛЬЕВА ПРИНА НИКОЛАЕВНА  
 САВЕЛЬЕВА ПАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА  
 ЮШКОВ АНДРЕЙ НИКОЛАЕВИЧ



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 8853557 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 17.11.2011  
 ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ ПРИЛАГАЕТСЯ  
 ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ  
 ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 17.12.2012

Председатель  В.В. Шмаль

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений

**ПАТЕНТ**  
**НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ**  
**№ 5698**

**Яблоня**  
Malus domestica Borkh.

**ВЫМПЕЛ**

**Патентообладатель**  
ГНУ ВНИИ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ  
ИМ.И.В.МИЧУРИНА

**Авторы -**  
ЗЕМИСОВ АЛЕКСАНДР СЕРГЕЕВИЧ  
САВЕЛЬЕВ НИКОЛАЙ ИВАНОВИЧ  
САВЕЛЬЕВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА  
ЮШКОВ АНДРЕЙ НИКОЛАЕВИЧ

ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 9052409 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 16.11.2009 г.  
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ  
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ  
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 16.12.2010 г.

Председатель  В.В. Шмаль



Зак. 99-61/20. МТ Госзнак.

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений

**ПАТЕНТ**  
**НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ**  
**№ 4920**

**Яблоня**  
Malus domestica Borkh.

**ФЛАГМАН**

Патентообладатель  
ГНУ ВНИИ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ  
ИМ.И.В.МИЧУРИНА

Авторы -  
САВЕЛЬЕВ НИКОЛАЙ ИВАНОВИЧ  
САВЕЛЬЕВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА  
ЮШКОВ АНДРЕЙ НИКОЛАЕВИЧ

ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 9553442 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 25.11.2004 г.  
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ  
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ  
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 22.10.2009 г.

Председатель  
 В.В. Шмаль

Зак. 99-6120. МТ Госзнак

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений

**ПАТЕНТ**  
**НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ**  
**№ 4919**

**Яблоня**  
Malus domestica Borkh.

**ФРЕГАТ**

Патентообладатель  
**ГНУ ВНИИ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ  
ИМ.И.В.МИЧУРИНА**

Авторы -  
САВЕЛЬЕВ НИКОЛАЙ ИВАНОВИЧ  
САВЕЛЬЕВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА  
ЮШКОВ АНДРЕЙ НИКОЛАЕВИЧ

ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № **9463765** С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА **28.11.2005** г.  
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ  
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ  
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 22.10.2009 г.

Председатель  **В.В. Шмаль**

Заяв. 99-6120. МП Госзнак

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
«Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений»

## АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 58148

Яблоня

### АКАДЕМИК КАЗАКОВ

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 17.12.2012

ПО ЗАЯВКЕ № 8853557 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 17.11.2011

Патентообладатель(и)

ФГУ НИИ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ ИМ.С.М.ЧИСУРИНА

Автор(ы):

**САВЕЛЬЕВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА**

И.М.И.ДВ.А.С., САВЕЛЬЕВ В.Л., САВЕЛЬЕВА И.Л., ЮШКОВ А.Л.

*Зарегистрировано в Государственном реестре  
охраняемых селекционных достижений*

Председатель



*В.В. Шмаль*

Федеральное государственное учреждение  
«Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений»

## АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 40345

Яблоня

### БЫЛИНА

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 14.01.2008

ПО ЗАЯВКЕ № 9610155 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 25.11.2003

Заявитель(и)

ГНУ ВНИИ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ ИМ.Н.В.МИЧУРИНА

Автор(ы):

**САВЕЛЬЕВ НИКОЛАЙ ИВАНОВИЧ**  
ЮНКОВ А.Н.

*Зарегистрировано в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию*

Председатель



**В.В. Шмаль**

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
Федеральное государственное учреждение  
«Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений»

## АВТОРСКОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО

№ 53583

Яблоня

### ВЫМПЕЛ

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 16.12.2010

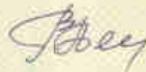
ПО ЗАЯВКЕ № 9052409 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 16.11.2009

Патентообладатель(и)  
ГНУ ВНИИ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ ИМ.И.В.МИЧУРИНА

Автор(ы) : **ЮШКОВ АНДРЕЙ НИКОЛАЕВИЧ**  
ЗЕМЦОВ А.С., САВЕЛЬЕВ И.И., САВЕЛЬЕВА И.Е.

*Зарегистрировано в Государственном реестре  
охраняемых селекционных достижений*

Председатель



*В.В. Шмаль*

**РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ**

**Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений**

**СВИДЕТЕЛЬСТВО**

**№ 37266**

**Яблоня**

**КРАСУЛЯ**

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от **12.01.2009**

ПО ЗАЯВКЕ № **9811530** С ДАТОЙ РЕГИСТРАЦИИ **20.11.2001**

Заявитель(и)  
**ГНУ ВНИИ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ ПЛОДОВЫХ  
РАСТЕНИЙ ИМ.И.В.МИЧУРИНА**

Автор(ы) : **ЗЕМИСОВ А.С., ИЩЕНКО Л.А., САВЕЛЬЕВ Н.И., ЮШКОВ А.Н.**

*Зарегистрировано в Государственном  
реестре селекционных достижений,  
допущенных к использованию*

Председатель  **В.В. Шмаль**



Зак. 99-6120. МТ Голтва.

**РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ**

**Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений**

**СВИДЕТЕЛЬСТВО**

**№ 41966**

**Яблоня**

**ФЛАГМАН**

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от **12.01.2009**

ПО ЗАЯВКЕ № **9553442** С ДАТОЙ РЕГИСТРАЦИИ **25.11.2004**

Заявитель(и)  
**ГНУ ВНИИ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ ПЛОДОВЫХ  
РАСТЕНИЙ ИМ.И.В.МИЧУРИНА**

Автор(ы) : **САВЕЛЬЕВ Н.И., САВЕЛЬЕВА Н.Н., ЮШКОВ А.Н.**

*Зарегистрировано в Государственном  
реестре селекционных достижений,  
допущенных к использованию*

*Председатель*  **В.В. Шмаль**



Зан. 99-6130. МТ. Госзнак.

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ

Государственная комиссия Российской Федерации  
по испытанию и охране селекционных достижений

**СВИДЕТЕЛЬСТВО**

№ 43775

Яблоня

**ФРЕГАТ**

выдано в соответствии с решением Государственной комиссии Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений от 12.01.2009

ПО ЗАЯВКЕ № 9463765 С ДАТОЙ РЕГИСТРАЦИИ 28.11.2005

Заявитель(и)  
Заявитель(и)  
ГНУ ВНИИ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ ИМ.И.В.МИЧУРИНА

Автор(ы) : САВЕЛЬЕВ Н.И., САВЕЛЬЕВА Н.И., ЮШКОВ А.Н.

*Зарегистрировано в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию*

Председатель  В.В. Шмаль



Зак. 99-4/20. ИТ Госстанд.

## АКТ

о внедрении результатов исследований по докторской диссертационной работе заведующего лабораторией физиологии и биохимии растений ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений им. И.В. Мичурина»

Юшкова Андрея Николаевича

Настоящий акт составлен в том, что на основе рекомендаций диссертанта в экспериментальном хозяйстве ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений им. И.В. Мичурина» был заложен сад созданными им иммунными к парше сортами яблони Былина, Академик Казаков, Благовест, Вымпел, Флагман, Фрегат на площади 50га. Данные сорта характеризовались высокой продуктивностью (22-28 т/га) и экономической эффективностью (уровень рентабельности 180-210%).

Зам. директора по инновационной  
и производственной деятельности  
ФГБНУ «ВНИИГ и СПР»

  
Н.А. Гречушкина

Зав. отделом генофонда

  
В.В. Чивилев

Начальник цеха растениеводства

  
Р.Н. Летыгин

14 июня 2016 года

## АКТ

о внедрении результатов исследований по докторской диссертационной работе заведующего лабораторией физиологии и биохимии растений ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений им. И.В. Мичурина»

Юшкова Андрея Николаевича

Настоящий акт составлен в том, что созданные диссертантом зимостойкие, высокопродуктивные иммунные к парше сорта яблони Академик Казаков, Былина, Благовест, Флагман, Фрегат переданы в ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт садоводства им. И.В.Мичурина» для дальнейшего изучения и селекционного использования.

Директор

ФГБНУ «ВНИИС им. И.В. Мичурина»

доктор с.-х. наук, профессор



*Ю.В. Трунов* Ю.В. Трунов

Зам. директора по инновациям

и производству

кандидат с.-х. наук

*А.В. Соловьев*

А.В. Соловьев

Заведующий отделом агротехники

семечковых культур

кандидат с.-х. наук

*Р.Д. Исаев*

Р.Д. Исаев

23 июня 2016 года

## АКТ

о внедрении результатов исследований по докторской диссертационной работе заведующего лабораторией физиологии и биохимии растений ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений им. И.В. Мичурина»

Юшкова Андрея Николаевича

Настоящий акт составлен в том, что на основе рекомендаций диссертанта в специализированном садоводческом хозяйстве АО «Дубовое» Петровского района Тамбовской области в 2012 году на площади 11,3 га был заложен интенсивный сад созданными им в соавторстве иммунными к парше сортами яблони Вымпел, Флагман, Былина.

Генеральный директор  
АО «Дубовое»



*[Handwritten signature]*

В.П. Черкашин

Управляющий центральным  
отделением

*[Handwritten signature]*

А.В. Кириллов

16 июня 2016 года

## АКТ

о внедрении результатов исследований по докторской диссертационной работе заведующего лабораторией физиологии и биохимии растений ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и селекции плодовых растений им. И.В. Мичурина»

Юшкова Андрея Николаевича

Настоящий акт составлен в том, что на основе рекомендаций диссертанта в специализированном садоводческом хозяйстве ООО "Планета садов плюс" Мичуринского района Тамбовской области в 2009 году на площади 25 га был заложен интенсивный сад созданными им в соавторстве иммунными к парше сортами яблони Благовест, Вымпел, Флагман, Фрегат, Былина.

Генеральный директор

ООО "Планета садов плюс"  Г.А. Мацнев

Управляющий сада

 А.Н. Кириллов

Бригадир садоводческой бригады  Н.В. Кольцова



2016 года

Утверждаю:  
И.о. директора Плодоовощного института  
им. И.В. Мичурина  
ФГБОУ ВО Мичуринский ГАУ



И.П. Заволока

22.02.2017 г

АКТ

о передачи научно-технической информации

В Плодоовощной институт им. И.В. Мичурина передана для применения в научно-исследовательской работе и образовательном процессе методика «Определение устойчивости исходных форм яблони к абиотическим стрессорам на основе параметров фотосинтетической активности и биохимического состава листьев», разработанные канд. с.-х. наук А.Н. Юшковым, канд. с.-х. наук Н.В. Борзых, объемом 6,4 печатных листа, включающая 4 главы, 11 рисунков.

В методике представлены рекомендации по оценке сортов и форм яблони к абиотическим стрессорам на основе кинетики параметров фотосинтетической активности и биохимического состава листьев. Оптимизированы и модифицированы применительно к плодовым культурам методы моделирования повреждающих факторов и регистрации параметров флуоресценции хлорофилла. Результаты исследований свидетельствуют, что метод оценки флуоресцентных показателей листьев может успешно использоваться для диагностики засухо-, солеустойчивости и зимостойкости яблони.

Методика рассчитана на селекционеров, работающих в области генетики и селекции плодовых культур, а также преподавателей и студентов высших учебных заведений биологического и сельскохозяйственного профиля.

Заведующий Селекционно-генетическим центром –  
ВНИИГиСПР им И.В. Мичурина  
ФГБНУ «ФНЦ им. И.В. Мичурина»

А.Н. Юшков

Зам. директора по учебно-методической работе  
Плодоовощного института  
им. И.В. Мичурина  
ФГБОУ ВО Мичуринский ГАУ

О.Е. Богданов