

ЗЕМЛЕДЕЛИЕ, АГРОХИМИЯ, ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

УДК 632.4:634.711

ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРИДЕРМЫ И КСИЛЕМЫ В ОДНОЛЕТНИХ ПОБЕГАХ МАЛИНЫ ОБЫЧНОГО И РЕМОНТАНТНОГО ТИПОВ ПЛОДОНОШЕНИЯ

А. А. Беляев, доктор сельскохозяйственных наук

Е. Н. Панина, аспирант

Н. С. Матченко, магистрант

Новосибирский государственный аграрный университет

E-mail: belyaev.an.ar@gmail.com

Ключевые слова: малина, ремонтантные сорта, перидерма, ксилема, галлицевый ожог, иммунологические барьеры

Реферат. Проведено многолетнее гистологическое изучение процессов формирования перидермы и ксилемы в побегах сортов малины разного типа плодоношения. У сорта обычного типа плодоношения установлено превышение относительно ремонтантных сортов по толщине перидермы на 31–46 %, по количеству слоев клеток перидермы – на 54–55, по количеству суберинизированных слоев – на 52–85 %, по толщине ксилемы – в 1,3–1,5 раза, по доле одревесневшей части ксилемы – в 1,6–2,0 раза. У ремонтантных сортов сроки начала и темпы созревания перидермы и ксилемы задерживались на 2–3 недели в сравнении с аналогичными процессами у сорта обычного типа плодоношения. Повышение суммы эффективных температур за период вегетации существенно усиливало вызревание перидермы в побегах всех сортов – формировалось в 1,6 раза большее количество суберинизированных слоев. Выявленные у ремонтантных сортов ослабление толщины, степени зрелости и задержка сроков созревания перидермы и ксилемы могут иметь следствием повышение восприимчивости побегов к инфекциям и повреждениям и потребовать дополнительных мер защиты насаждений

Выращивание ремонтантных сортов в настоящее время является одним из направлений развития культуры малины в Новосибирской области. Наиболее распространенные ремонтантные сорта Недосягаемая и Райское наслаждение здесь успешно зимуют и успевают во второй половине вегетации отдать большую часть урожая на однолетних побегах, продуктивность достигает 3,0–3,5 кг/куст [1]. Особенности биологии ремонтантной малины (плодоношение на однолетних побегах; более поздние сроки бутонизации, цветения и плодоношения, чем у сортов обычного типа плодоношения) существенно изменяют условия взаимодействия с фитопатогенами и фитофагами. Для обоснованной корректировки системы мер защиты требуется изучение измене-

ний в механизмах иммунитета ремонтантной малины, в частности, пассивных (гистологических) факторов – иммунологических барьеров, к числу которых относятся суберинизированная перидерма и одревесневшая ксилема. Тканевые иммунологические барьеры имеют большое значение в устойчивости к малинной побеговой галлице (*Resseliella theobaldi* Barn.) и галлицевому ожогу (midge blight) – комплексу микозов, сопряженных с повреждениями галлицей – наиболее вредоносным объектом культурной малины [2–4].

Цель исследования – оценка различий в формировании перидермы и ксилемы как иммунологических барьеров у сортов малины обычного и ремонтантного типа плодоношения в условиях Западной Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования являлись: сорт малины обычного типа плодоношения Зоренька Алтая (селекции НИИ садоводства Сибири им. М. А. Лисавенко), формирующий урожай на двулетних побегах; ремонтантные сорта Недосыгаемая и Райское наслаждение (селекции Всероссийского селекционно-технологического института садоводства и питомниководства); заболевание – галлицевый ожог. Погодные условия периодов вегетации 2007–2009 гг. были теплыми, недостаточно увлажненными, сумма эффективных температур (СЭТ) выше $+5^{\circ}\text{C}$ составила $1499\text{--}1658^{\circ}\text{C}$, ГТК – $0,9\text{--}1,1$; в 2010 г. – теплыми, засушливыми (СЭТ – 1495°C , ГТК – $0,7$); в 2012 г. – жаркими, сухими (СЭТ – 1915°C , ГТК – $0,6$). Оценку поражения галлицевым ожогом проводили в насаждениях малины Новосибирской зональной плодово-ягодной опытной станции Сибирского НИИ растениеводства и селекции Россельхозакадемии по известным методикам с помощью 4-балльной шкалы [5, 6] на пяти учетных площадках, каждая по 1 м погонной длины технологической ленты ряда (всего по 70–100 побегов каждого сорта). Формирование тканей в однолетних стеблях малины изучали микроскопическим методом с помощью окрашивания тканей суданом-3 на гистологических срезах [7, 8], выборка по отдельному сорту составляла 3–5 нормально развитых побегов в каждый срок наблюдения.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В течение 5 лет наблюдений (2007–2010, 2012 гг.) толщина перидермы, сформированной в однолетних стеблях разных сортов малины в ярусе 50 см от основания побега (зона наибольшего растрескивания коры, внедрения личинок малинной побеговой галлицы и инфицирования фитопатогенными грибами), к концу вегетации варьировала от 46,3 до 92,7 мкм (таблица). При этом общей закономерностью было превышение в среднем на 31–46% толщины ткани у сорта обычного типа плодоношения Зоренька Алтая над ремонтантными сортами. По количеству слоев клеток перидермы аналогичное превышение было на 54–55%, по количеству опробковевших слоев – на 52–85%. Толщина ксилемы у сорта Зоренька Алтая в среднем за 5 лет составляла

1442 мкм, доля одревесневшей части ткани – 34,3%, что соответственно в 1,3–1,5 и 1,6–2,0 раза больше, чем у ремонтантных сортов.

Таким образом, у сорта Зоренька Алтая перидерма и ксилема были статистически достоверно ($P < 0,05$) мощнее по росту и вызреванию, что в общем соотносилось с ростом и развитием побегов данного сорта. В среднем за 5 лет длина однолетних побегов сорта Зоренька Алтая варьировала в интервале от 182 до 230 см (превышение относительно ремонтантных сортов на 53–78%), диаметр стебля – от 10,8 до 13,2 мм (больше на 21–33%). Сравнение показателей состояния перидермы ремонтантных сортов с полученными нами в более ранних исследованиях [3] данными о росте и развитии этих тканей у 15 сортов малины обычного типа плодоношения, также выявляет 2,1–2,5-кратное превосходство сортов обычного типа по всем параметрам.

Во влиянии погодных условий на процессы формирования тканей в однолетних стеблях малины в течение 5-летних наблюдений проявились следующие тенденции. Увеличение суммы эффективных температур выше $+5^{\circ}\text{C}$ за период вегетации с $1498,7^{\circ}\text{C}$ (в 2009 г.) и $1494,6^{\circ}\text{C}$ (в 2010 г.) до 1915°C в 2012 г. мало отражалось на толщине и общем количестве слоев перидермы, однако было связано с достоверным ($P < 0,05$) усилением её вызревания – количество окрашенных (суберинизированных) слоев ткани возрастало у сорта Зоренька Алтая с 2,2–3,3 в 2009 и 2010 гг. до 4,3 в 2012 г., у ремонтантных сортов в эти же годы – с 1,7–2,2 до 2,7–3,5 (в 1,6 раза).

Стимулирующее влияние повышения температуры на суберинизацию перидермы проявлялось также в виде сильной обратной корреляционной связи количества вызревших слоев с гидротермическим коэффициентом за период вегетации у ремонтантных сортов: $r = -0,90 \pm 0,25$ ($t_{\phi} > t_{0,5}$). У сорта обычного типа Зоренька Алтая данная связь была выражена слабо.

Для характеристики тканей как иммунологических барьеров имеют значение сроки их созревания в соотношении с периодами активности фитопатогенов и/или вредителей культуры. В этих целях была изучена динамика формирования перидермы и ксилемы в течение вегетации.

Перидерма закладывалась вблизи основания отрастающих однолетних побегов малины в первичной коре вокруг перицикла с конца второй или с третьей декады мая, сначала появлялся феллоген, затем слои феллемы и феллоида. В первой де-

Состояние перидермы и ксилемы в однолетних стеблях сортов малины в ярусе 50 см от основания побега в конце вегетации

Сорт	Год					Средние за 5 лет
	2007	2008	2009	2010	2012	
Толщина перидермы, мкм						
Зоренька Алтая	90,3	76,1	92,7	64,0	91,3	82,9
Недосыгаемая	49,7	61,8	59,3	46,3	71,0	57,6
Райское наслаждение	61,0	56,0	72,3	59,7	68,3	63,5
НСР ₀₅ по сортам 4,5						
НСР ₀₅ по годам 5,8						
Общее количество слоев клеток перидермы, шт.						
Зоренька Алтая	11,0	6,7	16,3	10,0	10,7	10,9
Недосыгаемая	4,7	6,3	7,7	8,0	8,7	7,1
Райское наслаждение	5,0	6,0	7,0	9,0	8,7	7,1
НСР ₀₅ по сортам 0,4						
НСР ₀₅ по годам 0,5						
Количество зрелых слоев клеток перидермы, шт.						
Зоренька Алтая	3,0	3,1	3,3	2,2	4,3	3,2
Недосыгаемая	1,7	2,0	1,7	2,2	3,5	2,2
Райское наслаждение	1,0	2,0	1,8	1,8	2,7	2,3
НСР ₀₅ по сортам 0,1						
НСР ₀₅ по годам 0,2						
Толщина ксилемы, мкм						
Зоренька Алтая	1233,3	1248,0	1646,7	1666,7	1416,7	1442,3
Недосыгаемая	949,3	1100,0	1044,3	1150,0	1293,3	1107,4
Райское наслаждение	848,0	866,7	1133,0	936,7	1200,0	996,9
НСР ₀₅ по сортам 61,6						
НСР05 по годам 79,5						
Доля вызревшей ксилемы, %						
Зоренька Алтая	18,3	33,3	41,7	46,7	31,7	34,3
Недосыгаемая	6,7	23,3	31,7	36,7	21,7	24,0
Райское наслаждение	5,0	21,7	28,3	28,3	20,0	20,7
НСР ₀₅ по сортам 1,4						
НСР ₀₅ по годам 1,8						

каде июня в отдельных клетках перидермы в зоне 0–5 см от основания побега начиналась откладка суберина. Со второй декады июня процесс опробковения охватывал участки и целые слои перидермы у основания побега и распространялся вверх по стеблю до высоты 50 см (а также вглубь – в центростремительном направлении). В течение вегетации перидерма распространялась до верхней трети побега, приобретала многослойную структуру и могла превращаться в полидерму – многоярусную перидерму с перемежающимися пробковыми и неопробковевшими слоями (до 3–4 ярусов в отдельных стеблях изучаемых сортов).

В среднем за 5 лет наблюдений закладка первого слоя перидермы на высоте 50 см от основания

побега начиналась в первой декаде июня. В третьей декаде июня толщина ткани у сортов почти не различалась (22–25 мкм), однако по количеству слоев клеток сорт Зоренька Алтая (2 слоя) в 2,2 раза превосходил ($P < 0,05$) оба ремонтантных сорта. Далее до конца вегетации перидерма у сорта Зоренька Алтая росла интенсивно и в конце вегетации по толщине и общему количеству слоев клеток достоверно (в 1,3–1,6 раза) превышала показатели ремонтантных сортов.

Созревание перидермы (откладка суберина) в начале июня в ярусе стеблей 50 см от основания ещё не проявлялось (рис. 1). В начале третьей декады июня откладка суберина отмечена только у сорта Зоренька Алтая. К середине июля пери-

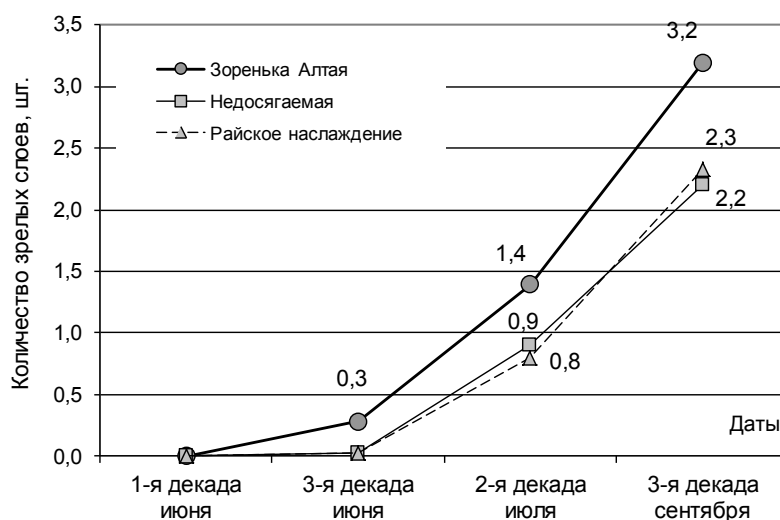


Рис. 1. Формирование перидермы по количеству зрелых (окрашенных) слоев ткани в стеблях ремонтантной малины в ярусе 50 см от основания побега (среднее за 5 лет); НСР₀₅ по сортам 0,1 слоя, НСР₀₅ по срокам 0,2

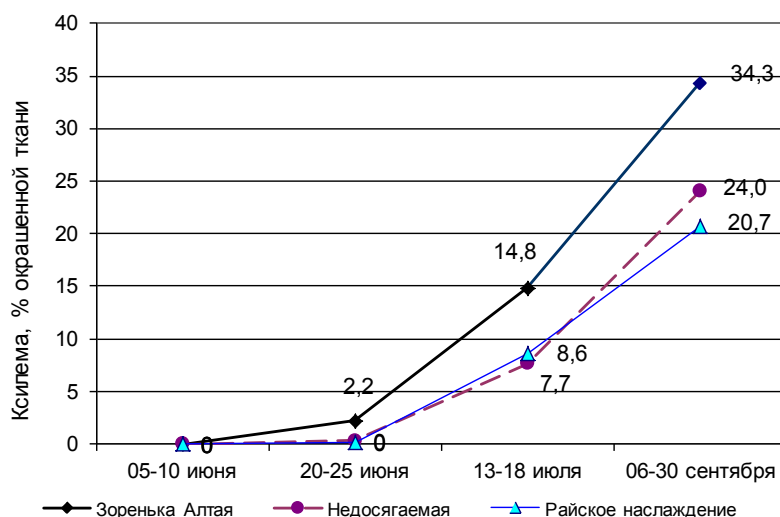


Рис. 2. Одревеснение ксилемы в стеблях малины в ярусе 50 см от основания побега (среднее за 5 лет); НСР₀₅ по сортам 1,4%; НСР₀₅ по срокам 1,6

дерма окрашивалась у всех сортов, причем у сорта Зоренька Алтая вызревало 1,4 слоя ткани, у ремонтантных сортов Недосыгаемая (0,9 слоя) и Райское наслаждение (0,8) – достоверно (в 1,5–1,7 раза) меньше. К концу вегетации сорт Зоренька Алтая имел 3,2 вызревших слоя, Недосыгаемая – 2,2, Райское наслаждение – 2,3. Таким образом, сорт Зоренька Алтая превосходил ремонтантные сорта по степени зрелости перидермы в течение всей вегетации. Начало формирования зрелой перидермы у ремонтантных сортов задерживалось на 2–3 недели в сравнении с сортом обычного типа плодоношения.

Рост ксилемы в ярусе 50 см от основания побега до третьей декады июня у всех изучаемых со-

ртов происходил схожими темпами. Однако затем выявлялось существенное ($P < 0,05$) превышение по общей толщине ткани сорта Зоренька Алтая (551 мкм) относительно ремонтантных сортов – в 1,7–1,9 раза, которое в основном сохранялось до конца вегетации.

Первые признаки окрашивания (одревеснения) ксилемы в гистологических анализах отмечены к началу третьей декады июня только у сорта Зоренька Алтая. К середине июля наблюдалось окрашивание ксилемы у всех сортообразцов (рис. 2), при этом у сорта Зоренька Алтая одревеснело 14,8% ткани – в 1,7–1,9 раза достоверно больше, чем у ремонтантных сортов.

В конце вегетации сорт Зоренька Алтая имел 34,3% одревесневшей ксилемы, Недосягаемая – 24,0, Райское наслаждение – 20,7%. Можно констатировать, что побеги у ремонтантных сортов начинали одревеснение позднее, чем у сорта обычного типа плодоношения, примерно на 2 недели и до конца вегетации имели в 1,3–1,7 раза меньшую степень созревания ксилемы.

Проведенное исследование тканей показывает, что ремонтантные сорта формируют более слабые по толщине, степени зрелости, а также созревающие с задержкой на 2–3 недели ткани – перидерму и ксилему в сравнении сортом обычного типа плодоношения. По-видимому, это связано с ускоренными темпами прохождения фаз и перераспределением пластических веществ и энергии на генеративные процессы, происходящие в первый год жизни побегов в отличие от сортов обычного типа плодоношения.

Зрелые перидерма и ксилема у ремонтантных сортов отсутствуют в июне и начинают формирование только в первой декаде июля. По мере созревания они могут защищать побеги от инфицирования внутренних тканей. Однако в июне ремонтантные сорта не имеют анатомических защитных барьеров. Особую опасность в этой ситуации представляют заселение трещин коры личинками первого поколения побеговой галлицы и сопряженная грибная инфекция – галлицевый ожог.

Наблюдения за поражаемостью галлицевым ожогом в полевых условиях в годы гистологических исследований показали, что развитие болезни в среднем за 5 лет у сорта Зоренька Алтая составляло 14,8% ($\lim = 2,5 \div 20,8\%$), у сорта Недосягаемая – 30,8 ($\lim = 18,9 \div 46,0$), у со-

рта Райское наслаждение – 25,8% ($\lim = 11,9 \div 42,1\%$). Таким образом, уровень поражения ремонтантных сортов был статистически достоверно ($\text{НСР}_{05} 5,1\%$) выше (в 1,7–2,1 раза), чем у сорта обычного типа плодоношения Зоренька Алтая и превышал уровень экономического порога вредоносности (ЭПВ – 25% [9]) данного заболевания. Это является косвенным подтверждением того, что следствием ослабленного вызревания перидермы и ксилемы может быть иммунологическая недостаточность этих барьеров у ремонтантных сортов, повышение восприимчивости к инфекциям и повреждениям стеблей, что, возможно, потребует дополнительных мер защиты насаждений при выращивании ремонтантной малины.

ВЫВОДЫ

1. Ремонтантные сорта малины Недосягаемая и Райское наслаждение в условиях Новосибирской области формируют более слабые по толщине и степени зрелости (в 1,3–2,0 раза), созревающие с задержкой на 2–3 недели ткани – перидерму и ксилему в сравнении сортом обычного типа плодоношения Зоренька Алтая.
2. В побегах ремонтантных сортов до первой декады июля отсутствуют иммунологические тканевые барьеры в виде суберинизированных слоев перидермы и одревесневшей ксилемы, что может иметь следствием повышение восприимчивости к инфекциям и повреждениям стеблей и потребует дополнительных мер защиты насаждений.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Бакланова Г. И. Продуктивность ремонтантных и крупноплодных сортов малины в условиях лесостепи Приобья // Актуальные вопросы технологии выращивания овощных, плодово-ягодных и декоративных культур: материалы междунар. науч.-практ. конф. (июль 2011 г.) / Новосиб. гос. аграр. ун-т. – Новосибирск, 2011. – С. 158–161.
2. Rühl K., Stösser R. Peridermausbildung und Wundreaktion an Ruten verschiedener Himbeersorten (*Rubus idaeus* L.) // Mitt. Klosterneuburg. – 1988. – В. 38. – S. 21–29.
3. Беляев А. А., Шпатов Т. В. Сортосовые особенности взаимодействия малины с этиологическими факторами галлицевого ожога // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 2004. – № 1. – С. 43–48.
4. Перидерма как сортовой иммунологический фактор в побегах малины / А. А. Беляев, Е. Н. Панина, Н. С. Матченко, Г. И. Бакланова // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 2014. – № 4. – С. 54–61.
5. Методика выявления и учета болезней плодовых и ягодных культур / ВНИИЗР (ВИЗР); И. И. Минкевич, Т. М. Хохрякова; под ред. А. Е. Чумакова, П. С. Удинцова. – М.: Колос, 1971. – 23 с.
6. Белых А. М., Бакланова Г. И., Беляев А. А. Малина красная в лесостепи Приобья: монография / РАСХН. Сиб. отд-ние, НЗПЯОС им. И. В. Мичурина. – Новосибирск, 2004. – 128 с.

7. *Анатомические методы исследований культурных растений: метод. указания* / ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР). – Л., 1989. – 40 с.
8. *Справочник по ботанической микротехнике: Основы и методы* / Р. П. Барыкина [и др.]. – М., 2004. – 312 с.
9. *Беляев А. А. Защита малины от малинной побеговой галлицы и стеблевых микозов: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук.* – Новосибирск, 2010. – 38 с.
1. Baklanova G. I. *Produktivnost' remontantnykh i krupnoplodnykh sortov maliny v usloviyakh lesostepi Priob'ya*. Aktual'nye voprosy tekhnologii vyrashchivaniya ovoshchnykh, plodovo-yagodnykh i dekorativnykh kul'tur: materialy mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (iyul' 2011 g.). Novosib. gos. agrar. un-t. Novosibirsk, 2011. pp. 158–161.
2. Rühl K., Stösser R. *Peridermausbildung und Wundreaktion an Ruten verschiedener Himbeersorten (Rubus idaeus L.)*. Mitt. Klosterneuburg. 1988. B. 38. pp. 21–29.
3. Belyaev A. A., Shpatova T. V. *Sortovye osobennosti vzaimodeystviya maliny s etiologicheskimi faktorami gallitseвого ozhoga*. Sib. vestn. s.-kh. nauki. 2004. № 1. pp. 43–48.
4. *Periderma kak sortovoy immunologicheskiy faktor v pobegakh maliny*. A. A. Belyaev, E. N. Panina, N. S. Matchenko, G. I. Baklanova. Sib. vestn. s.-kh. nauki. 2014. № 4. pp. 54–61.
5. *Metodika vyyavleniya i ucheta bolezney plodovykh i yagodnykh kul'tur*. VNIIZR (VIZR); I. I. Minkevich, T. M. Khokhryakova; pod red. A. E. Chumakova, P. S. Udintsova. M.: Kolos, 1971. 23 p.
6. Belykh A. M., Baklanova G. I., Belyaev A. A. *Malina krasnaya v lesostepi Priob'ya: monografiya*. RASKhN. Sib. otd-nie, NZPYaOS im. I. V. Michurina. Novosibirsk, 2004. 128 p.
7. *Anatomicheskie metody issledovaniy kul'turnykh rasteniy: metod. ukazaniya*. VNII rastenievodstva im. N. I. Vavilova (VIR). L., 1989. 40 p.
8. *Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike: Osnovy i metody*. R. P. Barykina [i dr.]. M., 2004. 312 p.
9. Belyaev A. A. *Zashchita maliny ot malinnoy pobegovoy gallitsy i steblevykh mikofov: avtoref. dis. ... d-ra s.-kh. nauk*. Novosibirsk, 2010. 38 p.

PERIDERM AND XYLEM FORMATION IN ANNUAL RASPBERRY TILLERS OF TYPICAL AND EVERBEARING TYPES

A. A. Belyaev, E. N. Panina, N. S. Matchenko

Key words: raspberry, everbearing varieties, periderm, xylem, gall midge burn, immunological barriers

Summary. Multiyear histological study was conducted in the processes of periderm and xylem formation in the tillers of raspberry varieties of different bearing types. Versus everbearing varieties, the variety of the typical bearing type is established to have a relative 31-46% increase for the thickness of periderm. The typical bearing type variety has the number of periderm cell layers and suberized layers by 54-55 and 52-85 higher, respectively. As for xylem thickness and lignified part, they are 1.3-1.5 and 1.6-2.0 times as much, respectively, as those in the everbearing. The everbearing varieties had a 2-3 week delay in the dates of periderm and xylem maturation start and rates as compared to analogous processes in the typical fruit-bearing type variety. The increased sum of effective temperatures for the vegetation period considerably intensified periderm maturation in the tillers of all the varieties, suberized layers forming 1.6 times as much in number. Everbearing varieties were revealed to have smaller thickness, weaker degree of ripening and delayed periderm and xylem maturation dates result in possibly increased susceptibility of tillers to infections and lesions. All these require additional measures in plantations protection.