

УДК 581.3:634.11:632.4

**О СОПРЯЖЁННОСТИ
ОРГАНОГЕНЕЗА
И ЭТАПОВ РАЗВИТИЯ
ОСНОВНЫХ БОЛЕЗНЕЙ ЯБЛОНИ**

Бунцевич Леонид Леонтьевич
канд. биол. наук
зав. лабораторией вирусологии

Костюк Марина Александровна
мл. научный сотрудник
лаборатории вирусологии

*Федеральное государственное
бюджетное научное учреждение
«Северо-Кавказский зональный
научно-исследовательский институт
садоводства и виноградарства»,
Краснодар, Россия*

Яблоня является лидером по валовому сбору и площади насаждений в садоводстве России. Разработка систем защиты от вредных организмов как способ повышения урожайности широко исследуется и внедряется в практику садоводства. В то же время, морфофизиологические особенности формирования генеративного потенциала и плодоношения в связи с патогенезом основных болезней яблони исследованы недостаточно. Цель исследований данной работы – изучить особенности органогенеза яблони в сопряжении с динамикой патогеноценоза (на примере парши и мучнистой росы яблони). Основной метод исследования – морфофизиологический анализ, сочетающий изучение внутрипочечного развития и морфометрию внепочечного развития побегов, листьев, цветков, завязи, плодов в связи с патогенезом изучаемых болезней яблони. Результаты исследования органогенеза яблони и анализа особенностей патогенеза парши яблони (*Venturia inaequalis*) и мучнистой росы яблони (*Podosphaera*

UDC 581.3:634.11:632.4

**OF THE CORRELATION
OF ORGANOGENESIS
AND STAGES OF DEVELOPMENT
OF MAIN APPLE DISEASES**

Buntsevich Leonid
Cand. Biol. Sci.
Head of Laboratory of Virology

Kostyuk Marina
Junior Research Associate
of Laboratory of Virology

*Federal State
Budgetary Scientific Institution
"North Caucasian Regional
Research Institute
of Horticulture and Viticulture",
Krasnodar, Russia*

Apple-tree is the leader in the harvesting and square of orchards in the horticulture of Russia. The development of protection systems from harmful organisms, as a way to increase in yield, is widely studied and put into practice of horticulture. At the same time, the morphological and physiological features of generative capacity and bearing in connection with pathogenesis of major apple diseases were not investigated enough. The aim of this research is to learn an apple organogenesis in the connection with the pathophytocenosis dynamics (for example, scab and powdery mildew of apple). The basic method of study is the morphological-physiological analysis, which combines the study of intra-buds development and the morphometry of the extra-buds development of shoots, leaves, flowers, ovary and fruits in the connection with the pathogenesis of the studied apple tree diseases. The results of studying of apple-tree organogenesis and analysis of the special features of the pathogenesis of the apple scab (*Venturia inaequalis*) and apple powdery mildew (*Podosphaera leucotricha*

leucotricha (Ell. et Ev.) Salm.) показывают, что оба процесса находятся в зависимости от климатических условий места расположения агрофитопатогеноза. Механизм управления органогенезом яблони и развитием патогеноза обусловлен климатическими условиями зоны возделывания насаждения (температурный режим, длина дня, количество осадков и пр.). При этом степень сопряжения носит довольно тесный характер. Как следствие, анализ хода генеративного развития растений яблони позволяет определить не только сроки съёма плодов, способы и степень обрезки, нормы и режимы орошения, внесения удобрений, но и способы и нормы применения пестицидов, которые могут быть скорректированы с учётом данных морфофизиологического анализа.

Ключевые слова: ПАТОФИТОЦЕНОЗ, ЯБЛОНЯ, ПАРША, МУЧНИСТАЯ РОСА, ОРГАНОГЕНЕЗ

(Ell. et Ev.) Salm.), show that both processes depend on the climatic conditions in the location of agrical phytopathocenosis. The mechanism of regulation of apple tree organogenesis and development of pathophytocenosis of cultivation zone of orchards, are the climatic conditions (temperature regime, duration of day, amount of precipitation and others) and the degree of joining is sufficiently close. As consequence, the analysis of the process of apple-tree generative development makes possible to determine not only the data of the harvesting, the methods and the degree of pruning, the norm and the regimes of irrigation, and the introduction of fertilizers, but also the norms and the regimes of the pesticides application, which can be corrected taking into account the data of morphological-physiological analysis.

Key words: PATHOPHYTOCENOSIS, APPLE-TREE, SCAB, POWDERY MILDEW, ORGANOGENESIS

Введение. В садоводстве России яблоня является лидером по валовому производству плодов и площади насаждений. Производство плодов яблони с урожайностью менее 250-320 ц/га нерентабельно [1], в то время как средняя величина урожаев этой культуры в хозяйствах Краснодарского края, по последним данным, составляет 156 ц/га. Интенсивные системы защиты от болезней и вредителей как резерв повышения урожайности широко исследуются и внедряются в практику плодоводства. В то же время, морфофизиологические особенности формирования генеративного потенциала и плодоношения в связи с патогенозом основных болезней яблони исследованы недостаточно.

Проследить процесс формирования урожайности от дифференциации генеративной меристемы до созревания плодов и выявить критические этапы, факторы и морфофизиологические

особенности, присущие этому процессу, в том числе сопряжённость этапов органообразовательного процесса и развития основных болезней яблони позволяет методика морфофизиологического анализа плодовых культур [2], являющаяся основой нашего исследования. Знание базового процесса – генеративного побегообразования и его морфофизиологических особенностей в связи с патогенезом основных болезней яблони открывает путь к воздействию на сопряжённые механизмы формирования урожайности и развития болезней для эффективного контроля последних.

Исходя из вышеизложенного, сформулирована цель исследований изучить особенности органогенеза яблони в сопряжении с динамикой патофитоценоза. Для решения поставленной цели проведён системный поэтапный морфофизиологический анализ формирования и реализации генеративного потенциала яблони, изучено развитие основных болезней яблони и установлен механизм взаимодействия процессов органогенеза и развития патоценоза.

Объекты и методы исследований. Как следует из поставленной цели, предметом исследования явилась морфофизиологическая организация генеративного побегообразования и плодоношения яблони домашней (*Malus domestica* Borkh.) и патогенез основных болезней яблони. Объектом исследований послужила яблоня сорта Гала Куб на подвое М9, выращиваемая в центральной зоне Краснодарского края. Особенности патогенеза изучены на примере парши яблони (*Venturia inaequalis*) и мучнистой росы яблони (*Podosphaera leucotricha* (Ell. et Ev.) Salm.).

Основным методом исследования является морфофизиологический анализ [2], сочетающий изучение внутрипочечного развития и морфометрию внепочечного развития побегов, листьев, цветков, завязи, плодов в связи с патогенезом парши яблони (*Venturia inaequalis*) и мучнистой росы яблони (*Podosphaera leucotricha* (Ell. et Ev.) Salm.).

Обсуждение результатов. Известно, что центр регуляции роста и развития растения располагается в его апексе. В нём собираются вещества, вырабатываемые в листьях, корнях, стебле, и происходят те конечные кардинальные процессы, которые определяют дальнейший путь морфо- и органогенеза [3-9]. В данном аспекте изучение дифференциации верхушечных меристем представляет большой интерес для понимания процессов, происходящих в растении при формировании генеративного потенциала, в том числе в связи с патогенезом болезней яблони.

В цикле органогенеза генеративных побегов яблони выделено, согласно существующей теории [2, 9], 12 основных этапов.

На первом (I) этапе сформировался недифференцированный конус нарастания побега внутри вегетативной или генеративной почки.

Второй этап состоит из подэтапов II_A и II_B. На подэтапе II_A внутрипочечно сформировались зачаточные вегетативные органы побега. На подэтапе II_B осуществился внепочечный рост побега.

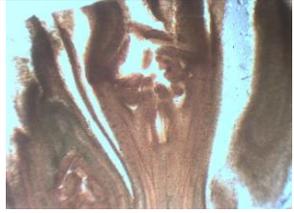
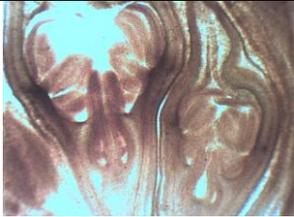
Генеративное развитие началось с III-го этапа органогенеза, также подразделяемого на два подэтапа. На подэтапе III_A меристема конуса нарастания сформировала две зоны. Наружная зона состоит из слоёв мелких клеток, делящихся в разных направлениях. Внутренняя зона конуса нарастания состоит из крупных паренхимных клеток. При переходе к генеративному развитию увеличилась общая масса меристемы, усилилась слоистость клеток наружной зоны. На подэтапе III_B конус нарастания сформировал зачаточную ось соцветия. IV этап органогенеза – дифференциация и ветвление оси соцветия – состоит из подэтапов IV_A (образование боковых осей) и IV_B (дифференциация цветковых бугорков на осях зачаточного соцветия).

V этап – дифференциация зачаточных органов цветка – состоит из четырех подэтапов: V_A – дифференциация зачаточных чашелистиков, V_B – лепестковых и тычиночных бугорков, V_B – дифференциация пестичных бугорков, V_Г – образование археспориальной ткани. V этап органогенеза – это этап ухода растений яблони в период зимнего покоя, что подтверждает

ют выполненные исследования. В условиях центральной плодовой зоны края цветковые почки изученных растений в состоянии покоя находятся на разных подэтапах пятого этапа органогенеза. Известно, что выход растений из периода покоя и начало вегетации зависят от температуры воздуха (суммы температур) и интенсивности инсоляции. На весеннее развитие приходится VI-IX этапы органогенеза.

VI этап органогенеза – микро- и макроспорогенез. Этап соответствует фазе выдвижения соцветий и обособления бутонов: в плодовой почке органы цветков увеличиваются в размере, она набухает, в мужских и женских генеративных органах происходят качественные изменения – мейоз, затем митоз. Из одной материнской клетки микроспор возникают четыре дочерние клетки с половинным набором хромосом – тетрады. Тетрады распадаются на отдельные клетки, образующие пыльцу. Отмечается усиленный рост чашелистиков и ещё незначительный, но уже заметный рост лепестков венчика. Тычиночные нити ещё укороченные. Плодолистики удлиняются и формируются рыльца. Формируются семенные камеры. На плаценте появляются зачатки семязачек. VII этап – формирование гаметофита, усиленный рост органов цветка и соцветия в целом. VIII этап – завершение гаметогенеза (табл.). Интенсивность прохождения яблоней фаз «выдвижение соцветий», «обособление бутонов», «появление венчиков» (бутонизация) и «расхождение лепестков» (VI-VIII этапы органогенеза) регулируется прежде всего климатическими условиями. При температуре ниже 15 °C прохождение этапов задерживается, повышение температуры способствует ускорению роста и развития генеративных побегов. IX этап – цветение и оплодотворение, X этап – рост и формирование завязи [7-10] (см. табл.). Исходя из поставленной цели и задач, морфофизиологический анализ развития яблони на V-X этапах органогенеза сопряжён с изучением динамики патосистемы плодового агроценоза. Особенную актуальность проблема приобретает на фоне растущей вредоносности основных болезней яблони.

Синхронизация органогенеза и патогенеза яблони

Этапы органогенеза	Даты	Этапы патогенеза
 <p>V – дифференцированы зачаточные чашелистики, лепестковые и тычиночные бугорки, пестичные бугорки</p>	<p>Январь-февраль 2016г., вынужденный покой</p>	<p>Парша: сумчатая стадия – плодовые тела (псевдотеции). Мучнистая роса: зимующий мицелий.</p>
 <p>VI – микро- и макроспорогенез</p>	<p>Март 2016, фенофаза «выдвижение соцветий»</p>	<p>Парша: созревание псевдотециев и выход аскоспор, начало лета спор. Мучнистая роса: образование конидий и начало инфицирования растений.</p>
 <p>VII – формирование мужского и женского гаметофита, усиленный рост цветка</p>	<p>Апрель 2016, фенофаза «обособление бутонов».</p>	<p>Парша. Сумчатая стадия: созревание псевдотециев и распространение аскоспорами. Конидиальная стадия – распространение конидиями (Наличие обеих стадий зависит от погодных условий). Мучнистая роса: распространение конидиями.</p>
 <p>VIII – сформирована пыльца (мужской гаметофит), формирование женского гаметофита</p>	<p>Апрель-Май 2016, фенофаза «бутонизация».</p>	<p>Парша. Сумчатая стадия: созревание псевдотециев и распространение аскоспорами. Конидиальная стадия – распространение конидиями (Наличие обеих стадий зависит от погодных условий). Мучнистая роса: распространение конидиями.</p>
 <p>IX – цветение и опыление</p>	<p>Май 2016, фенофаза «полное цветение»</p>	<p>Парша. Конидиальная стадия – распространение конидиями Мучнистая роса: распространение конидиями.</p>
 <p>X – оплодотворение и завязывание</p>	<p>Май 2016, фенофаза «конец цветения, развитие завязи»</p>	<p>Парша. Конидиальная стадия – распространение конидиями (Наличие обеих стадий зависит от погодных условий). Мучнистая роса: распространение конидиями.</p>

Причинами повышения вредоносности заболеваний, в том числе парши и мучнистой росы яблони, исследователи называют неблагоприятные климатические изменения: аномально низкие температуры зимой, длительное отсутствие осадков при высоких температурах во второй половине лета, увеличение температурных максимумов (выше 30 °С). При этом мицелий мучнистой росы способен выдерживать зимние температуры до минус 25-28 °С в течение 3-4-х суток. А те же условия зимнего периода, а также длительная засуха во второй половине вегетации не оказывают значительного влияния на формирование псевдотециев парши [11-13].

Одним из факторов, влияющих на развитие болезни, является продолжительность весеннего выброса аскоспор: чем короче период освобождения зимующей инфекции, тем больше вероятность эпифитотии парши.

На юге России продолжительность периода разлета аскоспор в зависимости от зоны садоводства колеблется минимум от 10-20 дней, максимум – до 2-2,5 месяцев. Оптимальными условиями для развития парши является наличие капельно-жидкой влаги и температура воздуха – для аскоспор +14 ...+25 °С, для конидий – +18...+26 °С. Заражение начинается еще до цветения (во 2-ой декаде апреля), поражая листья, черешки, побеги и далее по мере развития органов яблони. В последние годы распространение и интенсивность развития парши наблюдается в июле-августе при температуре выше 32 °С, которая является максимально возможной для прорастания конидий [11-13].

Для мучнистой росы яблони (возбудитель *Podosphaera leucotricha* (Ell. et Gr.) важными условиями являются высокая относительная влажность воздуха, отсутствие ливневых осадков и температура воздуха для конидий: в весенний период +18...+ 22 °С в летний период +25 ... +28 °С. Наиболее ранним сроком появления первичной инфекции является 3-я декада марта, вторичной – период цветения. Появление и закрепление у па-

тогена адаптаций направлено на приспособление к погодным стрессам и изменяющемуся состоянию растения хозяина [11-13].

Заключение. Результаты изучения органогенеза яблони и анализа особенностей патогенеза парши яблони (*Venturia inaequalis*) и мучнистой росы яблони (*Podosphaera leucotricha* (Ell. et Ev.) Salm.) показывают, что оба процесса находятся в зависимости от климатических условий в месте расположения агрофитоценоза.

То есть механизм сопряжения (синхронизации) двух процессов не носит прямого характера – общим основанием, управляющим органогенезом яблони и развитием пато- фитоценоза являются климатические условия (температурный режим, длина дня, количество осадков и пр.), при этом степень сопряжения носит довольно тесный характер.

Как следствие, анализ хода генеративного развития позволяет определить не только сроки съёма плодов, способы и степень обрезки, нормы и режимы орошения, внесение удобрений, но и способы и нормы применения пестицидов, которые могут быть скорректированы с учётом данных морфофизиологического анализа.

Литература

1. Система земледелия в садоводстве и виноградарстве Краснодарского края // Под общ. ред. чл. кор. РАН Егорова Е.А. – Краснодар, 2015. – 250 с.
2. Исаева, И.С. Продуктивность яблони / И.С. Исаева. – М.: МГУ им. М.В. Ломоносова, 1989. – 149 с.
3. Баврина, Т.В. Механизмы регуляции генеративного развития/ Т.В. Баврина, Т.Н. Константинова, Н.П. Аксёнова // Биология развития растений. – М.: Наука, 1975. – 230 с.
4. Huala, E. Determination and cell interactions in reproductive meristems / E. Huala, I.M. Sussex // Plant cell. - 1993. - № 5. - P. 1157-1165.
5. Medford J.I. Molecular cloning and characterization of genes expressed in shoot apical meristems/ Medford J.I., Elmer J.S., Klee H.J.// Plant cell. - 1991. - № 3. - P. 359-370.
6. Kinet J.-M. Environmental, chemical and genetic control of flowering// Horticultural Reviews. - 1993. - № 15. - P. 279-334.
7. Fransis D. The cell cycle in plant development// New Phytologist: Tansley Review. - 1992. - № 122. - P. 1-20.
8. Bernier G. Physiological signals that induce flowering// Plant Cell. - 1993. - № 5. - P. 1147-1155.

9. Бунцевич, Л.Л. Морфофизиологические особенности формирования урожайности яблони домашней (*Malus domestica* Borkh.) / Л.Л. Бунцевич. – Краснодар: Просвещение-Юг, 2012. – 106 с.

10. Коломиец, И.А. Преодоление периодичности плодоношения яблони / И.А. Коломиец. – Киев: Урожай, 1976. – 238 с.

11. Якуба, Г.В. Оптимизация защиты яблони от основных микозов / Г.В. Якуба // Разработки, формирующие современный облик садоводства. – Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ, 2001. – С. 205-218.

12. Якуба, Г.В. Адаптивные изменения возбудителя парши яблони в условиях погодных стрессов / Г.В. Якуба // Защита и карантин растений. – № 4. – 2014. – С. 26-29.

13. Якуба, Г.В. Особенности развития грибных болезней плодовых культур на юге России в изменившихся экологических условиях и принципы построения систем защиты от них (Часть 1) [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://asprus.ru/blog/met/parsha/>.

References

1. Sistema zemledelija v sadovodstve i vinogradarstve Krasnodarskogo kraja // Pod obshh. red. chl. kor. RAN Egorova E.A. – Krasnodar, 2015. – 250 с.

2. Isaeva, I.S. Produktivnost' jabloni / I.S. Isaeva. – M.: MGU im. M.V. Lomonosova, 1989. – 149 s.

3. Bavrina, T.V. Mehanizmy reguljicii generativnogo razvitija/ T.V. Bavrina, T.N. Konstantinova, N.P. Aksjonova // Biologija razvitija rastenij. – M.: Nauka, 1975. – 230 s.

4. Huala, E. Determination and cell interactions in reproductive meristems / E. Huala, I.M. Sussex // Plant cell. - 1993. - № 5. - R. 1157-1165.

5. Medford J.I. Molecular cloning and characterization of genes expressed in shoot apical meristems/ Medford J.I., Elmer J.S., Klee H.J.// Plant cell. - 1991. - № 3. - P. 359-370.

6. Kinet J.-M. Environmental, chemical and genetic control of flowering// Horticultural Reviews. - 1993. - № 15. - R. 279-334.

7. Fransis D. The cell cycle in plant development// New Phytologist: Tansley Review. - 1992. - № 122. - P. 1-20.

8. Bernier G. Physiological signals that induce flowering// Plant Cell. - 1993. - № 5. - R. 1147-1155.

9. Buncevic, L.L. Morfofiziologicheskie osobennosti formirovanija urozhajnosti jabloni domashnej (*Malus domestica* Borkh.) / L.L. Buncevic. – Краснодар: Prosveshhenie-Jug, 2012. – 106 s.

10. Kolomiec, I.A. Preodolenie periodichnosti plodonoshenija jabloni / I.A. Kolomiec. – Kiev: Urozhaj, 1976. – 238 s.

11. Jakuba, G.V. Optimizacija zashhity jabloni ot osnovnyh mikofov / G.V. Jakuba // Razrabotki, formirujushhie sovremennyj oblik sadovodstva. – Krasnodar: GНU SKZNIISiV, 2001. – S. 205-218.

12. Jakuba, G.V. Adaptivnye izmenenija vozбудitelja parshi jabloni v uslovijah pogodnyh stressov / G.V. Jakuba // Zashhita i karantin rastenij. – № 4. – 2014. – S. 26-29.

13. Jakuba, G.V. Osobennosti razvitija gribnyh boleznej plodovyh kul'tur na jуге Rossii v izmenivshisja jekologicheskikh uslovijah i principy postroenija sistem zashhity ot nih (Chast' 1) [Elektronnyj resurs]. – Rezhim dostupa: <http://asprus.ru/blog/met/parsha/>.