

Особенности биохимической и морфологической адаптации яблони сибирской (*Malus baccata* L. Borkh) к условиям недостаточного увлажнения в зоне контакта леса и сухой степи

А. В. РУДИКОВСКИЙ¹, Е. Г. РУДИКОВСКАЯ¹, Л. В. ДУДАРЕВА¹, О. Н. ПОТЕМКИН²

¹ Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
E-mail: prod@sifibr.irk.ru

² Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: 1964o@mail.ru

Статья поступила 12.06.2014

Принята к печати 14.10.2014

АННОТАЦИЯ

Изучены особенности адаптации деревьев яблони сибирской к недостатку увлажнения в зоне контакта леса и сухой степи. Выявлено значительное снижение скорости роста, что в конечном итоге приводит к образованию карликовых форм. В процессе такой адаптации происходит уменьшение фотосинтетической поверхности листьев и увеличение на оставшихся листьях плотности расположения устьиц. При этом размер устьиц уменьшается, что позволяет оптимизировать потери воды при транспирации. Установлено, что снижение скорости роста побегов карликовой яблони сопровождается трехкратным уменьшением содержания эндогенной ИУК в верхушечной части побегов карликовой формы сибирской яблони (116 ± 13 нг/г сухого веса у карликов против 350 ± 39 нг/г сухого веса у высокорослых форм). Содержание АБК в верхушках побегов в обеих изучаемых формах не имело достоверных различий (210 ± 18 и 213 ± 21 нг/г сухого веса у высокорослой и карликовой форм растений соответственно).

Ключевые слова: *Malus baccata* L. Borkh, яблоня сибирская, водообеспеченность, адаптация, карликовость, устьица, ИУК, абсцизовая кислота.

Растительные популяции находятся под влиянием постоянно действующего отбора, обусловленного изменяющимися условиями среды. Это приводит как к морфологической, так и к генетической их дифференциации. Такие процессы приводят к различиям в мор-

фологии, фенологии, физиологии и биохимии растений и выявляют особенности их устойчивости к биотическим и абиотическим воздействиям. Главными лимитирующими факторами являются увлажнение, температурные условия и уровень освещенности. Неболь-

шие дифференциации популяций под влиянием различий в водообеспеченности и почвенных условиях продемонстрированы для многих растительных организмов [Sletvold, Agren, 2012]. Сезонные и локальные различия в содержании влаги в почве являются наиболее значимыми факторами, определяющими распределение и численность растений в популяциях [Cornwell, Grubb, 2003]. Изучение устойчивости растений к засухе и ее повышение при помощи различных методов (в том числе и генно-инженерных), вероятно, станет более важным в будущем, так как сценарии изменения климата прогнозируют увеличение температуры и повышение аридности во многих частях мира [Angilletta, 2009].

Показано, что перенос яблони сибирской из условий, характерных для ее места обитания (приуроченность к берегам и островам рек) в условия контактной зоны степи и тайги (смена ниши) вызвал интенсивные процессы образования экологических форм. Основными трендами этих процессов являются уменьшение размеров деревьев (карликовость) и формирование кустовой формы.

Генетическая дифференциация яблони сибирской под влиянием экологических условий достоверно подтверждена нами на основе анализа быстро эволюционирующих микросателлитных маркеров [Kuznetsova et al., 2010; Rudikovskii et al., 2014]. Установлено, что, показатели F_{st} между карликовыми и высокорослыми группами значительны, а карликовые деревья имеют уменьшенный индекс молекулярного разнообразия. Отметим, что морфологические признаки и генетические данные (идентичность нуклеотидных последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсера ITS1 и наличие генных потоков между группами) свидетельствуют о том, что карликовые и высокорослые формы яблони все еще недостаточно репродуктивно изолированы друг от друга [Kuznetsova et al., 2010; Rudikovskii et al., 2014].

По нашему мнению, дивергентным фактором, приводящим к появлению генетических различий внутри группы яблони сибирской, является недостаток воды в почве и воздухе в ранневесенний период на фоне повышенного уровня инсоляции, высокой температуры, характерных для климата Селенгинского района Бурятии. Известно, что

адаптация к недостатку воды вызывает не только генетические, но и морфологические, физиологические и биохимические изменения в растительных тканях, в первую очередь, замедление роста [Chaves et al., 2003]. Особенно важны при этом преобразования в удельной плотности и размерах листьев, проводимости устьиц, осмотическом потенциале тканей и функционировании антиоксидантной защиты клеток [Yang, Nliao, 2010]. Не меньшее значение имеют изменения в гормональном статусе растений. Регуляция размеров растений и их органов, а также развитие устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды обеспечиваются взаимным влиянием фитогормонов. Наличие большого, часто избыточного количества сигнальных интермедиатов облегчает такое взаимодействие. Обычно регуляторы роста гормональной природы (ауксин, гибберелин и цитокинин) являются основными игроками в коррекции ростовых процессов при стрессе [Peleg, Blumwald, 2011]. Если растения переносятся в условия, лимитирующие рост, стрессовые гормоны (абсцизовая кислота и этилен) могут подавлять рост, модулируя действия вышеупомянутых гормонов [Acharid et al., 2006].

Установлено, что в ответе растений на водный стресс важно взаимное влияние ауксина и АБК [Popko et al., 2010]. Для этих гормонов чаще всего характерны антагонистические взаимоотношения. Их содержание в тканях, гомеостаз и взаимное влияние как на уровне биосинтеза, так и сигналинга в клетке очень важно для реализации механизмов адаптации к неблагоприятным условиям. В то же время сведения о влиянии этих гормонов на рост растений в зависимости от их содержания и типа ткани нередко противоречивы.

Поскольку полученные нами результаты позволяют предполагать, что именно засуха в весенне-летний период в Селенгинской Даурии является основным драйвером дифференциации популяции яблони сибирской, логично ожидать у деревьев, растущих в этих условиях, характерных изменений в физиолого-биохимических и морфологических параметрах.

Таким образом, цель работы – сравнительный анализ ростовых характеристик, структуры и функции листьев, а также гор-

монального статуса тканей двух экологических форм яблони сибирской (*Malus baccata* L. Borkh), произрастающих в условиях разного водообеспечения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужили карликовые и высокорослые формы яблони сибирской (*Malus baccata* L. Borkh). При изучении морфологии деревьев (высота и диаметр, высота кроны и окружность штамба) сравнивали высокорослые растения из контрольной популяции, растущей рядом с деревней Югово (Прибайкальский район, республика Бурятия), и популяции карликовых деревьев, находящейся вблизи с. Ягодное в 12,5 км от г. Гусинозерска (Селенгинский район, республика Бурятия) в зоне контакта леса и сухой степи. В остальных случаях для исследований брали растения из упомянутой карликовой популяции и контрольные высокорослые деревья, растущие неподалеку от карликовой популяции вблизи протекающего горного ручья.

Для биохимических исследований использованы верхушечные части скелетных ветвей побегов (длиной 1 см без распускающихся листьев), расположенные вертикально. Растительный материал собирали между 10 и 11 часами утра, замораживали в жидком азоте и хранили до анализа при температуре $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Экстракция фитогормонов. Растительный материал (1 г) гомогенизировали в жидком азоте с добавлением внутреннего стандарта 4-метоксибензойной кислоты (Fluka, США). Экстракцию фитогормонов проводили 80%-ным метанолом с антиоксидантом диэтилтиокарбонатом натрия, в течение 10 мин в ультразвуковой бане при температуре $4\text{ }^{\circ}\text{C}$. Центрифугировали (AllgraTM 64R centrifuge, Beckman Coulter) 20 мин при 20 000 г и температуре $4\text{ }^{\circ}\text{C}$. Супернатант подкисляли муравьиной кислотой (до концентрации 0,5 %). Далее очищали образец от пигментов с использованием картриджей для твердофазной экстракции Sep-Pak C18 (Waters Associates, Ireland). Метанол выпаривали на ротаторном испарителе при $30\text{ }^{\circ}\text{C}$, затем объем пробы доводили до 5 мл деионизованной водой, под-

кисляли муравьиной кислотой (0,5 %) и наносили на патрон Oasis Max (Waters Associates, Ireland). Патрон последовательно промывали 5%-ной NH_4OH и 100%-ным метанолом. Целевые компоненты элюировали 2%-ной муравьиной кислотой в метаноле, выпаривали на ротаторном испарителе досуха и получали триметилсилильные производные, нагревая 30 мин при $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ с *N,O*-bis (trimethylsilyl) trifluoroacetamide (BSTFA, Sigma, США). В качестве стандартных образцов использованы ИУК и АБК (Sigma, США).

Хромато-масс-спектрометрия. Анализ подготовленных образцов проводили методом газожидкостной хроматографии с использованием хромато-масс-спектрометра 5973/6890N MSD/DS (Agilent Technologies, USA). Объем вводимой пробы 2 мкл; температура испарителя – $250\text{ }^{\circ}\text{C}$, источника ионов – $230\text{ }^{\circ}\text{C}$, детектора – $150\text{ }^{\circ}\text{C}$, линии, соединяющей хроматограф с масс-спектрометром, – $280\text{ }^{\circ}\text{C}$. Диапазон сканирования 41–450 а.е.м. Капиллярная колонка HP-5MS (30 м × 0,250 мм – 0,50 мкм), неподвижная фаза – 5%-ный фенил-метил-полисилоксан, градиент температуры: от 70 до $280\text{ }^{\circ}\text{C}$ со скоростью $5\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{мин}$, затем от 280 до $300\text{ }^{\circ}\text{C}$ со скоростью $20\text{ }^{\circ}\text{C}/\text{мин}$. Подвижная фаза – гелий, скорость потока газа 1 мл/мин. Разделение потоков 5 : 1. Масс-спектрометр – квадруполь, способ ионизации – электронный удар (EI) (энергия ионизации 70 эВ). Анализ проводили в режиме поиска отдельных ионов (SIM). Характерные ионы TMS-производных: 4-метоксибензойная кислота (внутренний стандарт) – 267, 223, 193, 282, 73; ИУК – 202, 319, 203, 304; АБК – 190, 183, 134, 162. Для идентификации фитогормонов использовали сравнение времени их удерживания с временем удерживания стандартов, а также библиотеки масс-спектров NIST05 и WILEY7.

Эпидермальные отпечатки для изучения размеров и плотности устьиц получали на основе метода В. А. Давыдова [1991] с использованием жидкого органического стекла и клейкой ленты. Для определения площади фотосинтезирующей поверхности листа и ветви со средней части кроны срезали побеги длиной 30 см, считали количество листьев и их поверхность. Определение площади листьев проводили с помощью программы

“AreaS” 2.1 (А. Н. Пермяков, www.ssaa.ru). Скорость транспирации определяли по методу В. Б. Иванова с соавт. [2004].

Определение полевой влажности почвы и полной полевой влагоемкости (ППВ) проводили согласно общепринятой методике [Вадюнина, Корчагина, 1986].

Каждый эксперимент выполнен в 3–5 биологических повторностях. Статистическую обработку результатов проводили с помощью программы Excel из пакета MS Office 2007. Для всех полученных результатов приведены средние значения и их стандартные отклонения. Достоверность различий между вариантами определяли с помощью *t*-критерия Стьюдента ($p \leq 0,5$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основной особенностью климата района исследований, Селенгинской Даурии, является резкая континентальность: короткий вегетационный период – 100–130 дней, резкие колебания суточных и среднемесячных температур воздуха, майско-июньская засуха, снижающая урожай растений, высокая интенсивность солнечной радиации, недостаточное увлажнение и неравномерное выпадение осадков. В табл. 1 представлены значения влажности воздуха, количества осадков и температуры воздуха за июнь – июль 2010–2012 гг. в исследуемом регионе.

Исследование агрофизических свойств почвы показало, что в местах произрастания карликовой формы яблони плодородный

слой занимал всего 10 см, затем следовала дресва (продукт выветривания горных пород), которая, как известно, характеризуется слабой водоудерживающей способностью. Влажность почвы в местах произрастания карликовой яблони составляла – $62,9 \pm 4,4$ % от полной полевой влагоемкости почвы (ППВ), а в местах произрастания высокорослой – $77,0 \pm 4,2$ %. Очевидно, что популяция карликовых растений существует в условиях меньшей влагообеспеченности по сравнению с высокорослыми деревьями.

При сравнительном анализе особенностей роста и морфологических параметров растений яблони, обитающих недалеко от с. Ягодное и контрольной популяции, выявлены следующие закономерности. Для карликовых деревьев характерен низкий рост, ветвистость, невысокий штамб. В отличие от них, деревья, растущие в Прибайкальском районе, рядом с р. Селенгой, имели обычный для этого вида рост с более широкой, чем у карликовой формы, кроной и окружностью штамба (табл. 2).

Таким образом, особенностью яблони сибирской, растущей в условиях контакта леса и степи является уменьшение размеров (карликовость) и формирование кустовой формы.

Одной из основных реакций на недостаток влаги у растений является уменьшение роста побегов. Это позволяет уменьшать площади листьев, которые являются основными потребителями воды. Связанное с этим уменьшение роста клеток во время засухи наблюдали во время водного стресса у ара-

Т а б л и ц а 1

Влажность воздуха, количество осадков и средняя температура в июне – июле в 2010–2012 гг.

Год	Влажность воздуха		Осадки			Температура, °С
	среднее значение, %	минимальная	количество, мм	максимальное за один день, мм	число дней с осадками	
			Июнь			
2010	49	15	20	11	8	19,1
2011	46	10	18	6	10	20,6
2012	57	14	38	8	15	18,1
			Июль			
2010	56	9	51	16	10	22,2
2011	55	14	38	5	10	20,1
2012	64	24	49	15	12	20,3

Особенности роста и морфологические признаки деревьев *M. baccata*, $n = 30$

Признак	Карлики (с. Ягодное)	Высокорослые (с. Югово)
Высота дерева, м	1,6 ± 0,5	6,5 ± 2,4
Диаметр кроны, м	1,1 ± 0,3	5,1 ± 1,1
Высота кроны, м	1,3 ± 0,4	5,3 ± 2,1
Длина окружности штамба, см	9,2 ± 1,5	43,7 ± 4,1

бидопсиса, сои, картофеля, петрушки [Arve et al., 2011]. У тополя подавление роста приводило к уменьшению площади листьев и снижению транспирации. В некоторых случаях водный стресс может стать причиной опадения листьев, например у тополя и березы японской (*Betula papyrifera*) [Arve et al., 2011].

Карликовые растения, обитающие в зоне контакта леса и степи, имеют более узкие листья в сравнении с высокорослыми формами (табл. 3), что может быть проявлением адаптации к недостатку воды путем уменьшения площади фотосинтезирующих листьев. Для подтверждения этой гипотезы измерена площадь листьев на побегах длиной 30 см у разных форм яблонь. Оказалось, что по площади листа карликовая форма достоверно не отличалась от высокорослой (см. табл. 3). Однако при этом происходило уменьшение общей фотосинтетической площади листьев, обусловленное уменьшением их количества на побегах карликовой формы (см. табл. 3), что можно рассматривать как часть страте-

гии по сохранению влаги. Известно, что устойчивость к водному стрессу растений может обеспечиваться с помощью стратегии ухода от засухи, избегания засухи и толерантности к ней. В большинстве случаев растения успешно комбинируют эти стратегии [Chaves et al., 2003]. В нашем случае, по всей вероятности, реализуется вариант снижения потерь воды за счет оптимизации размера и количества устьиц, снижение абсорбции света за счет уменьшения полого листьев [Chaves et al., 2003].

Показано (табл. 4), что у карликовой и высокорослой яблонь количество устьиц на единицу площади листа и их размер различались (рис. 1, 2). У листьев карликовой формы устьица меньше по размеру и расположены плотнее.

Дефицит воды в почве на фоне уменьшенной влажности воздуха, характерной для района исследований [Атлас..., 1967], определяет водный статус растений. В наших исследованиях водный дефицит в солнечный день при температуре 29 °С и влажности воз-

Характеристики листьев разных форм ягодной яблони из Гусиноозерского района республики Бурятия, $n = 30$

Экологическая форма яблони	Площадь одного листа, см	Количество листьев на побеге длиной 30 см	Площадь листьев на побеге 30 см	Ширина листа/длина листа	Длина черешка/длина листа
Карликовая	14,4 ± 1,5	22,4 ± 1,2	322,3 ± 27,5	0,47	0,35
Высокорослая	16,5 ± 3,1	29,2 ± 0,7	482,0 ± 54,1	0,64	0,46

Количество устьиц на единицу площади листа, длина и ширина

	Количество устьиц на 1 мм ² листа	Длина устьиц, мкм	Ширина устьиц, мкм
Высокорослая (с. Ягодное)	153,2 ± 5,3	2,51 ± 0,10	2,12 ± 0,07
Карликовая (с. Ягодное)	253,4 ± 3,5	2,01 ± 0,10	1,43 ± 0,08

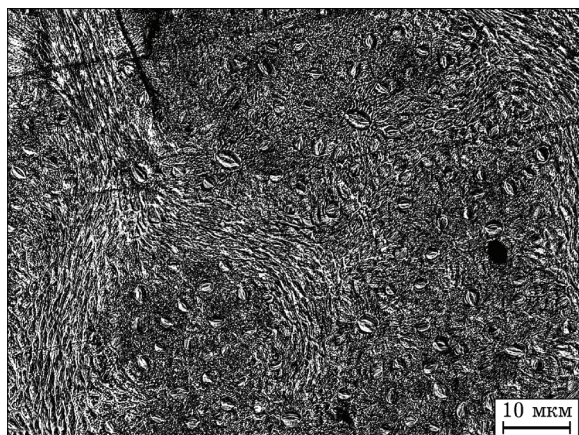


Рис. 1. Устьица высокорослой формы яблони ягодной

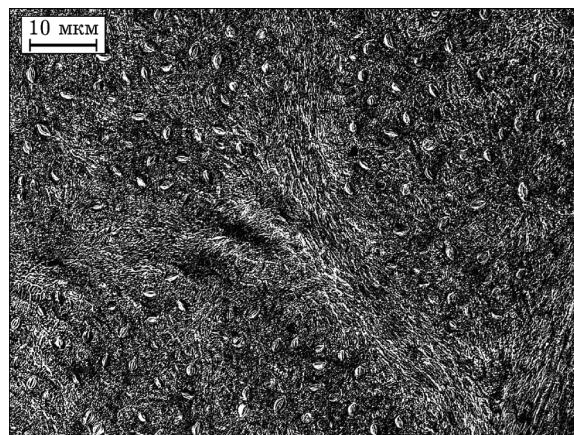


Рис. 2. Устьица карликовой формы яблони ягодной (с. Ягодное)

духа 21 % в листьях карликовой яблони составлял $10,7 \pm 2,02$ %, в то же время у высокорослой яблони, в тех же условиях, но при лучшей водообеспеченности, он составлял $4,7 \pm 1,8$ %. Это прямое свидетельство того, что карликовые деревья в весенне-летний период находятся в условиях недостатка воды и вынуждены к нему приспосабливаться. Известно, что почвенный водный дефицит и сухой воздух инициируют закрытие устьиц для уменьшения потерь воды. Проведенные исследования показали, что уровень транспирации на фоне высоких температур в листьях высокорослых растений оказался в 3 раза выше ($126,7 \pm 13,9$ г/м² · ч), чем в листьях карликовых ($36,7 \pm 4,5$ г/м² · ч).

Таким образом, яблоня использует изогидрическую стратегию адаптации к недостатку влаги. Подобная стратегия выгодна растениям при непродолжительной засухе. Именно такая ситуация характерна для района исследований, где весенне-летняя засуха заканчивается в июне, а затем в июле увлажненность увеличивается (см. табл. 1).

Большое значение для процессов адаптации растений к недостатку влаги имеют фитогормоны, в первую очередь, ауксины и АБК. Ауксин является регулятором практически всех аспектов роста и развития растения. Баланс его содержания в клетке находится под оперативным контролем всех регуляторных систем [Mockaitis, Estelle, 2008]. Показано, что при обезвоживании изменяются профили экспрессии многих ауксин-зависимых генов [Jain, Khurana, 2009]. Напри-

мер, у растений риса в условиях засухи активируется ген, кодирующий фермент связывания ИУК с аминокислотами. Это приводит к уменьшению содержания ауксинов в месте сочленения листовых пластинок, основания побегов и узлах, вызывая соответствующие изменения в архитектуре растения и формировании тканей, сопровождаемые увеличением устойчивости к водному стрессу. Регуляция, понижающая уровень ИУК, облегчает аккумуляцию белков позднего эмбриогенеза (LEA), способствующих адаптации растений к водному стрессу.

Ауксин считается стимулятором роста растений. Хотя он может синтезироваться в большинстве растительных тканей, основная часть его синтезируется в молодых листьях и семядолях. Высокое содержание ауксина в верхушечных меристемах сопровождается более интенсивным ростом у древесных растений [Noda et al., 2000, Sorce et al., 2002]. Из верхушечных побегов ИУК транспортируется базипетально и может подавлять рост боковых побегов (апикальное доминирование). Следует отметить, что одним из характерных признаков карликовых форм яблони сибирской, исследуемых нами, была сильно загущенная крона деревьев [Рудиковский и др., 2008]. Возможно, это указывает на измененный метаболизм фитогормонов.

В свою очередь, недостаточное количество ИУК, синтезируемое в апексах и молодых листьях и транспортируемое вниз к корням базипетально, приводит к уменьшению синтеза цитокининов в корне, уменьшению их

транспорта в побеги и, следовательно, уменьшению роста дерева [Lockard, Schneider, 1981].

Более сложным является вопрос о влиянии на рост эндогенного АБК. Значительное число публикаций свидетельствуют о роли АБК как ингибитора роста в условиях стресса. С другой стороны, абсцизовая кислота описана так же, как элемент, поддерживающий рост в различных тканях некоторых видов растений, когда последние находятся в условиях засоленности, холода, жары, засухи и уплотнения грунта. В ряде работ продемонстрировано, что карликовость у яблони и цитрусовых может быть связана с повышенным уровнем АБК [Noda et al., 2000]. Наиболее показателен тот факт, что введение АБК в ствол яблони может уменьшать размеры побегов, при этом карликовые подвои более чувствительны к ее действию. Предполагалось, что высокая концентрация АБК в карликовых деревьях яблони может влиять на транспорт других гормонов, в том числе ИУК [Kamboj et al., 1999].

В ходе исследований выявлено, что содержание эндогенной ИУК в верхушечной части побегов карликовой и высокорослой форм дикой сибирской яблони значительно различалось. Так, содержание ауксина в карликовых деревьях достигало 116 ± 13 нг/г сухого веса, в высокорослой же форме оно оказалось втрое выше (350 ± 39 нг/г сухого веса) (рис. 3). Содержание АБК в верхушках побегов не различалось в обеих изучаемых формах (210 ± 18 и 213 ± 21 нг/г сухого веса у

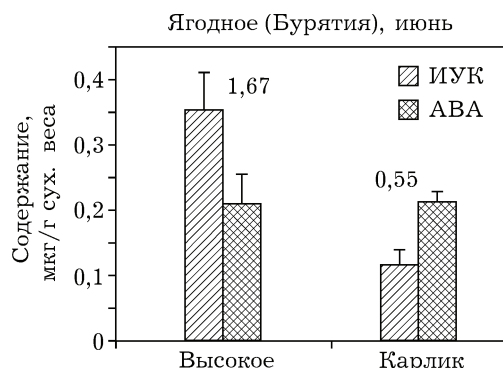


Рис. 3. Содержание ИУК и АБК в верхушечной части наземных побегов яблони сибирской, произрастающей в природных условиях. Соотношения ИУК/АБК для разных форм яблони – 1,67; 0,55

высокорослой и карликовой соответственно). Примечательно, что соотношение ИУК/АБК для высокорослых растений больше единицы и составляет 1,67, а для карликовых – меньше единицы, 0,55. При этом содержание свободной ИУК в верхушечных меристемах оказалось в 3 раза больше у высокорослой яблони сибирской в сравнении с карликовой.

Согласно литературным данным, для яблони домашней содержание свободной АБК в верхушечных частях побегов, наоборот, превышало содержание свободной ИУК [Tworkoski, Miller, 2007]. Та же закономерность наблюдается и для цитрусовых [Noda et al., 2000, 2001]. При этом не выявлено тесной связи между соотношением ИУК/АБК и степенью карликовости яблони домашней [Noiton et al., 1992]. В отличие от яблони домашней, отношение ИУК/АБК > 1 у яблони сибирской сопровождается высокорослостью. Можно с определенной долей уверенности утверждать, что карликовость яблони сибирской не связана увеличенным содержанием АБК. Скорее, формирование карликового габитуса у яблони сибирской связано с пониженным содержанием свободной ИУК в верхушечной части ее побегов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что в отличие от высокорослых растений яблони сибирской, находящихся в условиях лучшей водообеспеченности, карликовые растения этого вида находятся в условиях значительного водного дефицита. Он достигает 10,7 % и сопровождается трехкратным уменьшением скорости транспирации у растений карликовой формы. Влияние засушливых условий контактной зоны на растения яблони сибирской проявляется, в первую очередь, на росте наземной части растений. Эти условия приводят к уменьшению размера кроны, высоты растений, диаметра штамба. Этот процесс можно рассматривать как адаптивную стратегию, так как уменьшение кроны дерева сопровождается снижением количества поглощенной солнечной энергии. Дальнейшее снижение поглощаемой энергии обеспечивается также путем уменьшения поверхности листьев на побегах карликовой яблони (уменьшение полого листь-

ев). Более частое расположение меньших по размеру устьиц на нижней стороне листа также помогает экономнее расходовать воду, более эффективно регулировать обмен воды растениями. Все эти морфологические изменения позволяют деревьям более успешно приспособиться к вегетации в условиях недостаточного увлажнения.

Сказанное выше подтверждает наше предположение о том, что карликовые деревья находятся под воздействием недостаточного увлажнения, и их карликовость является одним из путей адаптации к водному дефициту. Почвенный водный дефицит и сухой воздух приводят к реализации двух путей по уменьшению потерь воды: закрытие устьиц (кратковременный ответ), а также более плотное расположение устьиц меньшего размера (стратегия долговременной адаптации). При этом у карликов в сравнении с высокорослыми деревьями отмечено трехкратное уменьшение содержания одного из главных регуляторов роста растений – ауксина. В то же время содержание абсцизовой кислоты у карликовых и высокорослых растений не имело существенных различий.

Таким образом, совокупность полученных данных позволяет предположить, что основным фактором окружающей среды, приводящим к генетической и морфологической дифференциации популяции яблони сибирской, растущей в условиях контактной зоны, является обеспеченность влагой.

Исследования выполнены при финансовой поддержке СО РАН, интеграционный проект № 105.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас Забайкалья. Иркутск: Изд-во АН СССР, 1967. 176 с.
- Вадонина А. Ф., Корчагина З. А. Методы исследования физических свойств почв. М.: Агропромиздат, 1986. 416 с.
- Давыдов В. А. Простой метод получения эпидермальных отпечатков с помощью органического стекла и клейкой ленты // Физиология растений 1991. Т. 38, вып. 3. С. 605–609.
- Иванов В. Б., Плотникова И. В., Живухина Е. А. и др. Практикум по физиологии растений: учеб. пособие для студ. высших пед. учеб. заведений. М.: Академия, 2004. 144 с.
- Рудиковский А. В., Рудиковская Е. Г., Дударева Л. В., Кузнецова Е. В. Уникальные и редкие формы яблони сибирской Селенгинского района Бурятии // Сиб. экол. журн. 2008. № 2. С. 327–333.
- Achard P., Cheng H., De Grauwe L., Dekat J., Schouteten H., Moritz T., Van Der Straeten D., Peng J., Harberd N. P. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signal // Science. 2006. Vol. 311, N 5757. P. 91–94.
- Angilletta M. J. Looking for answers to questions about heat stress: researchers are getting warmer // Funct. Ecol. 2009. Vol. 23. P. 231–232.
- Arve L. E., Torre S., Olsen J. E., Tanino K. K. Stomatal responses to drought stress and air humidity // Abiotic stress in plants – mechanisms and adaptations edited by Shanker and Venkateswarlu. Publisher: In Tech, 2011. 428 p.
- Chaves M. M., Maroco J. P., Pereira J. S. Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant // Functional Plant Biol. 2003. Vol. 30. P. 239–264.
- Cornwell W. K., Grubb P. J. Regional and local patterns of plant species richness with respect to resource availability // Oikos. 2003. Vol. 100. P. 417–428.
- Kuznetsova E. V., Peretolchina T. E., Rudikovskii A. V., Sherbakov D. Yu. Speciation in *status nascendi* in Siberian crabapple *Malus baccata* (L.) Borkh // Moscow Univ. Biol. Sci. Bul. 2010. Vol. 65, N 4. P. 196–199.
- Jain M., Khurana J.P. An expression compendium of auxin-responsive genes during reproductive development and abiotic stress in rice // FEBS J. 2009. Vol. 276. P. 3148–3162.
- Kamboj J. S., Browning G., Blake P. S., Quinlan J. D., Baker D. A. GC-MS-SIM of abscisic acid and indole-3-acetic acid in shoot bark of apple rootstocks // Plant Growth Regulation. 1999. Vol. 28. P. 21–27.
- Lockard R. G., Schneider G. W. Stock and scion relationships and the dwarfing mechanism in apple // Horticultural Reviews. 1981. Vol. 3. P. 315–375.
- Mockaitis K., Estelle M. Auxin receptors and plant development: a new signaling paradigm // Ann. Rev. Cell. Dev. Biol. 2008. Vol. 24. P. 55–80.
- Noda K., Okuda H., Iwagaki I. Indole acetic and abscisic acid levels in new shoots and fibrous root of Citrus scion-rootstock combination // Scientia Horticulture. 2000. Vol. 84. P. 245–254.
- Noda K., Okuda H., Iwagaki I. Relationship between growth and IAA and ABA levels in Citrus rootstock seedlings // J. Japan. Soc. Horticult. Sci. 2001. Vol. 70. P. 258–260.
- Noiton D., Vine J. H., Mullins M. G. Effects of serial subculture in vitro on the endogenous levels of indole-3-acetic acid and abscisic acid and rootability in microcuttings of Jonathan apple // Plant Growth Regulation. 1992. Vol. 11. P. 377–383.
- Peleg Z., Blumwald E. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants // Current Opinion in Plant Biol. 2011. Vol. 14. N 3. P. 290–295.
- Popko J., Hänsch R., Mendel R.-R., Polle A., Teichmann T. The role of abscisic acid and auxin in the response of poplar to abiotic stress // Plant Biol. 2010. Vol. 12. P. 242–258.

- Rudikovskii A. V., Kuznetsova E. V., Potemkin O. N. Characteristics of formation of introduced populations of crabapples in the area around lake Baikal // Contemporary Problems of Ecology. 2014. Vol. 7, N 1. P. 97–103.
- Sletvold N., Agren J. Variation in tolerance to drought among Scandinavian populations of *Arabidopsis lyrata* // Evol. Ecol. 2012. Vol. 26. P. 559–77.
- Sorce C., Massai R., Picciarelli P., Lorenzi R. Hormonal relationships in xylem sap of grafted and ungrafted *Prunus* rootstocks // Scientia Hort. 2002. Vol. 93. P. 333–342.
- Tworzoski T., Miller S. Endogenous hormone concentrations and bud-break response to exogenous benzyl adenine in shoots of apple trees with two growth habits grown on three rootstocks // J. Horticult. Sci. and Biotech. 2007. Vol. 82. P. 960–966.
- Yang F., Nliao L.-F. Adaptive responses to progressive drought stress in two poplar species originating from different altitudes // Silva Fennica. 2010. Vol. 44, N 1. P. 23–37.

The Peculiarities of Biochemical and Morphological Adaptation of Siberian Crabapple (*Malus baccata* L. Borkh) to the Conditions of Insufficient Humidity on the Boundary Between Forest Zone and Dry Steppe

A. V. RUDIKOVSKIY¹, E. G. RUDIKOVSKAYA¹, L. V. DUDAREVA¹, O. N. POTEKIN²

¹ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS
664033, Irkutsk, Lermontov str., 132
E-mail: prod@sifibr.irk.ru

² Central Siberian Botanical Garden SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: 1964o@mail.ru

The peculiarities of adaptation of Siberian crabapple (*Malus baccata*) to the lack of humidity on the boundary between forest zone and dry steppe were studied. A significant decrease in the growth rate, eventually leading to dwarfing, was found out. In the course of such adaptation, there was reduction in the photosynthetic surface of the leaves and increase in the stomatal density. At the same time, the size of the stomata decreased. It helped to optimize the loss of water during transpiration. It was found that the decrease in the growth rate of Siberian crabapple cuttings was accompanied by a three-fold decrease in the content of endogenous indoleacetic acid in the tips (116 ± 13 ng/g of dry weight for the dwarf forms vs. 350 ± 39 ng/g of dry weight for the tall-growing forms). There was no significant difference in the content of ABA in the tips of both the forms studied (210 ± 18 and 213 ± 21 ng/g of dry weight for the tall-growing and dwarf plants respectively).

Key words: *Malus baccata* L. Borkh, Siberian crabapple, water availability, adaptation, dwarfing, stomata, IAA, ABA.