

ДІАГНОСТИКА СЕЗОННИХ ЗМІН ФУНКЦІОНАЛЬНОГО СТАНУ ЛИСТКІВ СОРТІВ І ГІБРИДІВ ОЖИНИ

***В. О. Сіленко, О. В. Сердюк, кандидати сільськогосподарських наук
Національний університет біоресурсів
і природокористування України
О. І. Китаєв, кандидат біологічних наук,
В. А. Скрыга, кандидат сільськогосподарських наук,
Інститут садівництва НААН України***

Наведено результати аналізу діагностичних показників сезонних змін функціонального стану листків сортів і гібридів ожини.

Ожина, фотосинтез, флуоресценція хлорофілу, врожайність

Виробництво продуктів харчування безпосередньо залежить від інтенсивності фотосинтезу. Забезпечення продуктами харчування населення планети, яке постійно зростає, неможливо без збільшення виробництва ягід плодкових культур. У теперішній час продовольча проблема, в основному, вирішується за рахунок збільшення посівних площ та інтенсифікації агротехніки, в тому числі і вирощування високоврожайних сортів. Але обидва ці шляхи вже майже досягли своєї межі. Площа придатних с.-г. земель практично обмежена, вона скорочується у зв'язку з приростом населення, крім того, значний рівень розорюваності земель негативно впливає на екологію, як це відбувається і в Україні. Ускладнення агротехнічних прийомів при вирощуванні продукції веде до непропорційного дорожчання продукції, до того ж має негативний вплив на навколишнє середовище [1].

У той же час підвищення інтенсивності фотосинтезу може забезпечити 5–6-кратне підвищення врожаю. Цього можна досягти за рахунок оптимального розміщення с.-г. культур відповідно до їх індивідуальних потреб в освітленні у поєднанні з газовим режимом, зволоженням та температурою [2]. Відхилення згаданих природних чинників від оптимального рівня забезпечення до мінімуму, або у протилежний бік, негативно впливає на процес фотосинтезу, а отже і формування продуктивності, зокрема ожини. У фізіології такі чинники прийнято називати стресовими.

Мета досліджень – проаналізувати діагностичні показники сезонних змін функціонального стану листків сортів та гібридів ожини.

Матеріал і методика досліджень. Предметом дослідження були 5 сортів ожини зарубіжної та 5 гібридних форм вітчизняної (кафедри садівництва НУБіП України) селекції. Із них три за характером росту рослин та морфологічними ознаками відносяться до групи власне ожини (куманік) – це такі сорти як Агавам, Вільсонс Ерлі та форма 1. Сорти

Торнфрі, Орегон Торнлес та гібридні форми Г-0-3-5, Г-0-3-6, Г-0-1-13, Г-0-1-20 і Г-0-2-22 належать до групи росянок. За сорт-контроль для сортів групи росянок було взято Торнфрі, а для групи куманік – Агавам. Дослідження діагностичних показників сезонних змін функціонального стану листків сортів і гібридів ожини проводили у 2007–2008 рр. на базі наукових лабораторій сектору фізіології рослин Інституту садівництва НААН України.

Вміст хлорофілів в листках визначали на спектрофотометрі КФК-3. Для екстрагування хлорофілів зразки листя заливали етанолом та витримували у темряві, після чого на спектрофотометрі вимірювали коефіцієнти абсорбції розчину пігментів для хвиль довжиною 665 та 649 нм. Концентрацію хлорофілів у листках визначали у мг/100 г сирової маси, застосовуючи для обчислень формули Х. М. Починка [3].

Зміну інтенсивності флуоресценції хлорофілу листків сортів і форм ожини визначали на портативному приладі “Флоратест”, створеному співробітниками Інституту кібернетики НАН України та сектору фізіології рослин Інституту садівництва НААН України.

Даний метод ґрунтується на здатності листків змінювати інтенсивність флуоресценції хлорофілу в часі при їх освітленні після адаптації у темряві [4]. Процес зміни фіксується приладом і передається на монітор у вигляді характерної кривої з одним або декількома максимумами і має назву кривої індукції флуоресценції хлорофілу (ІФХ), індукційної кривої або кривої Каутського (рис. 1). Дана крива відображує фізіологічний стан усього ланцюжка фотосинтезу і кінетику його різних елементів. Усі зміни в будь-якому елементі фотосинтезу приводять до зміни зовнішнього вигляду кривої ІФХ. За виглядом даної кривої і окремих її ділянок можна оцінювати ступінь впливу на рослину як основних факторів навколишнього середовища, так і ендогенних факторів.

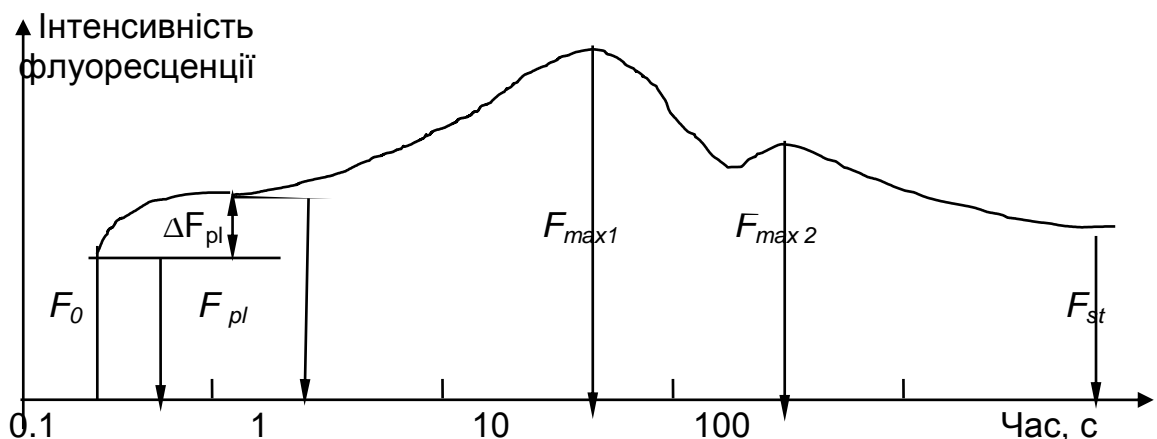


Рис. 1 Типова крива індукції флуоресценції хлорофілу (ІФХ).

Значення показників флуоресценції хлорофілу:

F_0 – “фоновий” рівень флуоресценції, який залежить від втрат енергії збудження під час міграції по пігментній матриці, а також від вмісту

молекул хлорофілу, які не мають функціонального зв'язку з реакційними центрами;

F_{pl} – рівень флуоресценції хлорофілу, зумовлений швидким відновленням первинного акцептору електронів в комплексах реакційних центрів фотосистеми 2 (QA), які не беруть участі у транспорті електронів на пул пластохінонів;

F_{max1} – перший максимальний рівень флуоресценції хлорофілу, зумовлений відновленням QA в комплексах ФС2, які беруть участь у транспорті електронів на пул пластохінонів;

F_{max2} – другий максимальний рівень флуоресценції хлорофілу, зумовлений сповільненням відтоку електронів з електрон-транспортного ланцюга до ферредоксин-НАДФ-редуктази, викликаний зменшенням пулу НАДФ⁺ за умов затримки фіксації вуглекислого газу, а також зменшення градієнта протонів за рахунок активності АТФ-синтетази;

F_{st} – стаціонарний рівень, який характеризується динамічною рівновагою між процесами, що обумовлюють збільшення флуоресценції та процесами, що призводять до її зменшення;

$\Delta F_{pl} = F_{pl} - F_0$ зміни флуоресценції пропорційні кількості реакційних центрів ФС2, що не беруть участі у транспорті електронів на пул пластохінонів;

$F_v = F_{max1} - F_0$ – варіабельна флуоресценція, пропорційна кількості реакційних центрів ФС 2, що беруть участь у транспорті електронів;

$K_i = F_v / F_{max1}$ – коефіцієнт індукції флуоресценції, що залежить від ефективності фотохімічних реакцій ФС2;

$K_{ab}\% = (\Delta F_{pl} / F_v) \times 100\%$ – доля реакційних центрів, що не передають енергію в електронно-транспортну систему хлоропластів.

Результати досліджень. За період досліджень спостерігалася певна залежність формування врожайності ожини від фотосинтетичної активності листків, яку контролювали за змінами індукції флуоресценції хлорофілу (ефект Каутського), та впливу стресових факторів довкілля за допомогою приладу “Флоратест”. Вплив останніх на фотосинтетичну активність листків є одним з елементів вивчення адаптивності культури до вирощування за нових агрокліматичних умов. Зміни будь-якого елемента фотосинтетичного ланцюга фіксуються приладом і передаються на персональний комп'ютер. За характером розміщення кривої, яка відображає фізіологічний стан фотосинтезу в листках ожини та кінетики різних елементів, зроблено аналіз його інтенсивності залежно від віку листків та впливу факторів навколишнього середовища (рис. 2–8). За сезонною динамікою зміни параметрів “фонового” рівня флуоресценції хлорофілу (F_0), який корелює з кількістю резервних хлорофілів, що взагалі не передають енергію на фотосинтез, спостерігається залежність зростання значення даного показника з віком листя (рис. 2).

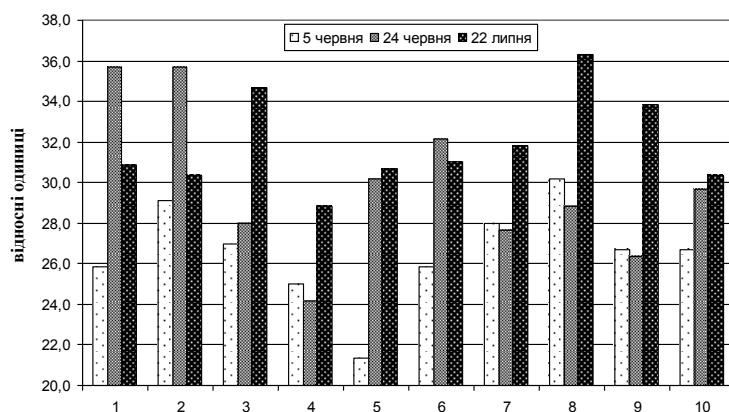


Рис. 2. Зміни показника “фонового” рівня флуоресценції хлорофілу (F_0) залежно від сезону та погодних умов (2008 р.):
1-Торнфрі (к); 2-Орегон Торнлес; 3-Агавам (к); 4-Вільсонс Ерлі;
5-форма 1; 6-Г-0-3-5; 7-Г-0-3-6; 8-Г-0-1-13; 9-Г-0-1-20; 10-Г-0-2-22.

На початку червня 2008 р., коли листки були наймолодшими, рівень F_0 був значно меншим, а найвищого рівня він досяг наприкінці липня, вже майже через два місяці. Значення F_0 24 червня, тобто через 20 днів після першого виміру у більшості варіантів були на рівні 5 червня. У деяких форм і гібридів різниця значень цього показника відмічалася наприкінці липня, що можна пояснити варіюванням ознак у результаті гетерозису.

Найнижчі значення показника кількості реакційних центрів FC_2 , що не беруть участі у транспорті електронів на пул пластохінонів (ΔF_{pl}), який складається із різниці F_{pl} і F_0 , відмічалися 22 липня 2008 р. (рис. 3). Але 5 червня ΔF_{pl} має середнє значення, тоді як 24 червня, у більшості варіантів, цей показник набуває більшого значення. Це пояснюється впливом жаркої та сухої погоди, яка відмічалася протягом деякого періоду перед вимірами. За рахунок високих температур, вочевидь, відбулись зміни у структурі реакційних центрів, що зумовило зростання частки реакційних центрів, які не передають енергію на фотосинтетичні процеси.

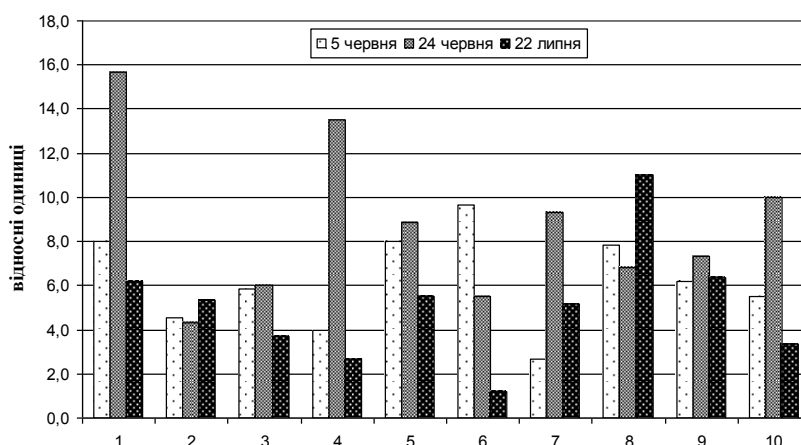


Рис. 3. Зміни показника ΔF_{pl} флуоресценції хлорофілу залежно від сезону та погодних умов (2008 р.):
1-Торнфрі (к); 2-Орегон Торнлес; 3-Агавам (к); 4-Вільсонс Ерлі;
5-форма 1; 6-Г-0-3-5; 7-Г-0-3-6; 8-Г-0-1-13; 9-Г-0-1-20; 10-Г-0-2-22.

Значення першого максимального рівня флуоресценції хлорофілу, що зумовлений відновленням QA в комплексах ФС2, які беруть участь у транспорті електронів на пул пластохінонів (F_{max1}), як правило, істотно залежить від погодних умов, і затінення підвищує його рівень (рис. 4).

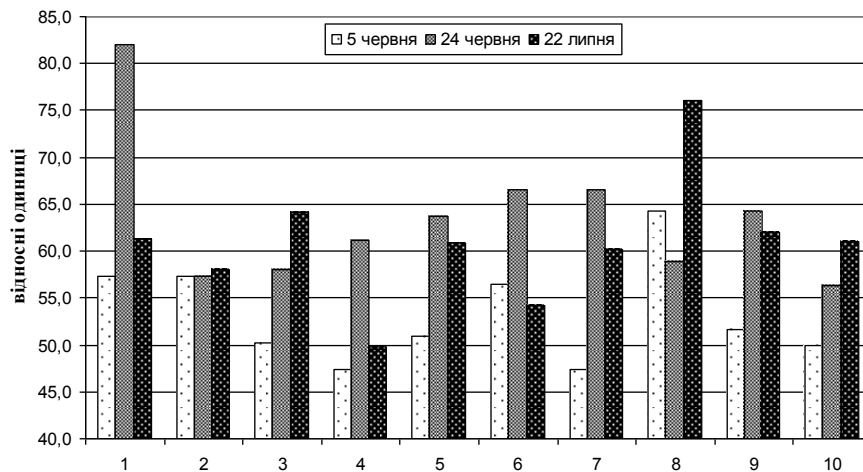


Рис. 4. Зміни показника першого максимального рівня флуоресценції хлорофілу (F_{max1}) залежно від сезону та погодних умов (2008 р.): 1-Торнфрі (к); 2-Орегон Торнлес; 3-Агавам (к); 4-Вільсонс Ерлі; 5-форма 1; 6-Г-0-3-5; 7-Г-0-3-6; 8-Г-0-1-13; 9-Г-0-1-20; 10-Г-0-2-22.

Через зменшене надходження сонячної радіації F_{max1} зростає. Відмічено тенденцію до збільшення рівня F_{max1} до 24 червня. Надалі рівень флуоресценції починає зменшуватись. На нашу думку, це зумовлено структурними змінами в хлоропластах у зв'язку з адаптацією до умов освітлення та онтогенетичними процесами.

Як правило, хлорофіл накопичується протягом росту листка. А з його припиненням, накопичення хлорофілу продовжується ще певний час. Надалі спостерігається повільне зменшення його вмісту до осені. Під час похмурої погоди, як відомо, відбувається збільшення вмісту хлорофілу, тому у більш дощовитий 2008 рік вміст хлорофілу був вищим, ніж у 2007 році (табл. 1).

Величина показника другого максимального рівня флуоресценції хлорофілу (F_{max2}) тісно корелює зі значеннями основного максимуму індукційної кривої (F_{max1}) і залежить від структурних змін в хлоропластах, зумовлених адаптацією до умов освітлення (рис. 5).

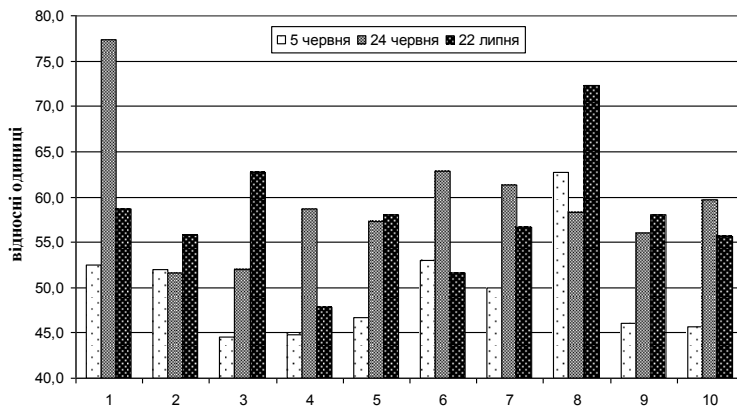


Рис. 5. Зміни показника другого максимального рівня флуоресценції хлорофілу ($F_{\max 2}$) залежно від сезону та погодних умов (2008 р.):
1-Торнфрі (к); 2-Орегон Торнлес; 3-Агавама (к); 4-Вільсонс Ерлі;
5-форма 1; 6-Г-0-3-5; 7-Г-0-3-6; 8-Г-0-1-13; 9-Г-0-1-20; 10-Г-0-2-22.

Варіабельна флуоресценція (F_v) пропорційна кількості хлорофілів, що беруть участь у процесах фотосинтезу, а отже, забезпечують фотоенергетичний потенціал продуктивності фотосинтезу (рис. 6). Із багатьох досліджень відомо, що існує кореляція між значенням K_i (коефіцієнта індукції флуоресценції) з фотохімічною продуктивністю процесів фотосинтезу.

За період вегетації спостерігається залежність збільшення значення показника коефіцієнта індукції флуоресценції K_i (рис. 7) та зростання значення F_v . Це пояснюється тим, що саме в цей час іде інтенсивне накопичення органічних елементів, а отже, і формування продуктивності врожаю ягід ожини.

За показниками швидких змін інтенсивності флуоресценції хлорофілу можна розрахувати частку реакційних центрів, що не відновлюють первинний акцептор електронів фотосистеми 2 – Q_b . Цей показник ($K_{ab}, \%$) у більшості варіантів найвищого значення набуває у кінці червня (рис. 8).

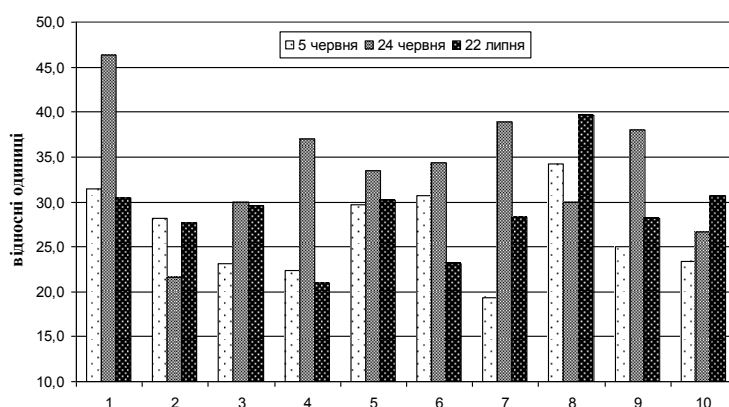


Рис. 6. Зміни показника варіабельної флуоресценції хлорофілу (F_v) залежно від сезону та погодних умов (2008 р.):
1-Торнфрі (к); 2-Орегон Торнлес; 3-Агавама (к); 4-Вільсонс Ерлі;
5-форма 1; 6-Г-0-3-5; 7-Г-0-3-6; 8-Г-0-1-13; 9-Г-0-1-20; 10-Г-0-2-22.

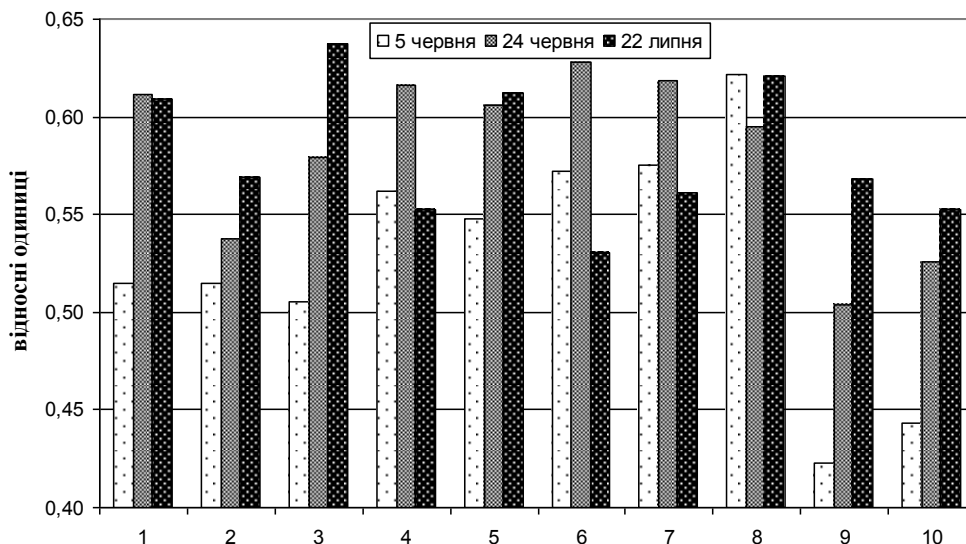


Рис. 7. Зміни показника коефіцієнта індукції флуоресценції хлорофілу (K_f) залежно від сезону та погодних умов (2008 р.): 1-Торнфрі (к); 2-Орегон Торнлес; 3-Агавам (к); 4-Вільсонс Ерлі; 5-форма 1; 6-Г-0-3-5; 7-Г-0-3-6; 8-Г-0-1-13; 9-Г-0-1-20; 10-Г-0-2-22.

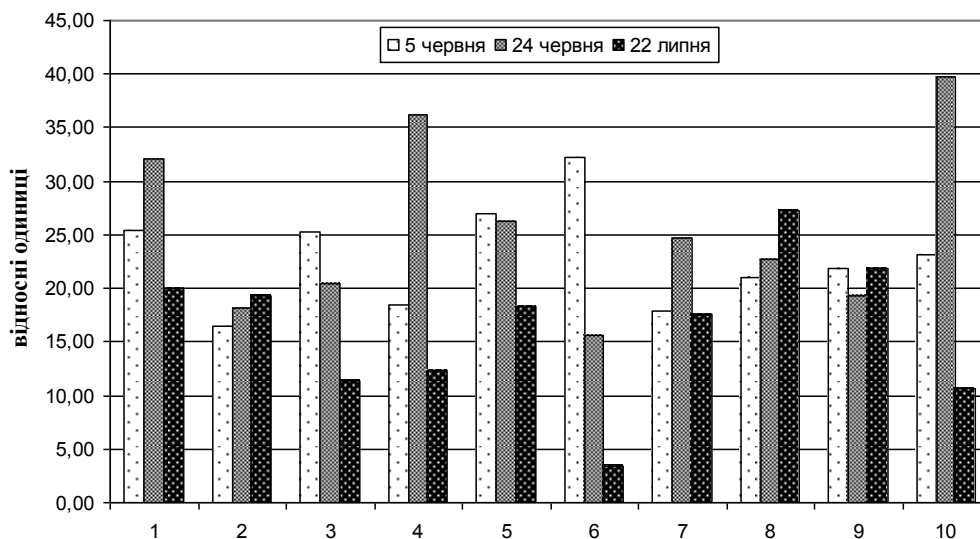


Рис. 8. Зміни показника K_{ab} , % флуоресценції хлорофілу залежно від сезону та погодних умов (2008 р.): 1-Торнфрі (к); 2-Орегон Торнлес; 3-Агавам (к); 4-Вільсонс Ерлі; 5-форма 1; 6-Г-0-3-5; 7-Г-0-3-6; 8-Г-0-1-13; 9-Г-0-1-20; 10-Г-0-2-22.

1. Вміст зелених пігментів у листках сортів і гібридів ожини, 2007–2008 рр.

Сорт, гібрид	Хлорофіл а, мг/100 г сирої маси		Хлорофіл b, мг/100 г сирої маси		а+b, мг/100 г сирої маси	
	18.07.2007 р.	24.06.2008 р.	18.07.2007 р.	24.06.2008 р.	18.07.2007 р.	24.06.2008 р.
	Росянки					
Торнфрі (к)	135,2	178,4	98,3	127,2	233,6	305,6
Орегон						
Торнлес	102,9	151,2	47,4	67,0	150,2	218,2
Г-0-3-5	145,1	183,7	87,1	115,7	232,2	299,5
Г-0-3-6	105,3	179,8	70,2	89,9	175,5	269,8
Г-1-1-13	111,7	177,4	60,6	97,8	172,3	275,3
Г-0-1-20	118,5	150,4	54,2	69,8	172,7	220,2
Г-0-2-22	148,3	160,3	87,4	73,2	235,7	233,5
<i>HIP₀₅</i>	15,32	24,18	5,86	12,64	18,27	35,61
	Куманіки					
Агавам (к)	135,0	209,6	56,9	87,4	191,9	297,0
Вільсонс Ерлі	119,5	206,4	46,8	76,7	166,3	283,2
Форма 1	145,3	198,9	63,7	82,9	209,0	281,8
<i>HIP₀₅</i>	17,21	26,49	6,83	12,92	28,13	45,82

Останнє пояснюється тим, що в період закінчення накопичення хлорофілів у листках значна їх доля ще не бере участі у фотосинтетичній передачі електронів і вказує на відставання формування електрон-транспортної системи від сумарного синтезу зелених пігментів. Спад значень даного показника у кінці липня зумовлений завершенням розбудови електрон-транспортної системи хлоропластів листків, а отже і підвищення ефективності роботи хлоропластів, які переважно працюють на формування продуктивності ягід.

Відомо, що ожина належить до рослин, які еволюційно пристосовані до низького рівня освітленості, тому адаптивним механізмом до змін умов освітленості у таких рослин, є зміни в концентрації зелених пігментів. Таким чином, вміст зелених пігментів за змін освітленості у тіневитривалих рослин може бути в 1,5 – 2 рази більший за більшої освітленості, аніж у добре освітлених рослин [5]. Тому значні відмінності вмісту хлорофілу за роки у більшості сортів та форм можна пояснити змінами погодних умов під час росту рослин, що зумовлює більше накопичення зелених пігментів за більш напруженого світлового режиму.

Відмітимо, що за динамікою показників інтенсивності флуоресценції хлорофілу, які характеризують фотохімічну продуктивність фотосинтезу (K_f і F_v) виділяються сорти Торнфрі та гібридна форма Г-0-2-22. У них відмічено стабільне зростання згаданих параметрів у період формування врожаю (табл. 2).

2. Урожайність сортів і форм ожини, 2007–2009 рр.

Сорт, гібрид	Урожайність з куща (метра погонного смуги), кг				Урожайність, т/га			
	2007	2008	2009	середня	2007	2008	2009	середня
Росянки								
Торнфрі (к)	2,14	11,22	3,03	5,46	3,56	18,68	5,04	9,09
Орегон Торнлес	0,70	6,43	2,39	3,17	1,16	10,71	3,97	5,28
Г-0-1-13	0,04	4,47	0,29	1,60	0,06	7,44	0,47	2,66
Г-0-2-22	0,36	7,51	1,87	3,25	0,6	12,51	3,11	5,41
<i>HIP₀₅</i>	0,096	1,032	0,424	0,928	0,193	1,462	0,554	1,590
Куманіки								
Агавам (к)	0,13	2,87	6,42	3,14	0,44	9,58	21,39	10,47
Форма 1	0,16	3,47	7,12	3,58	0,53	11,57	23,71	11,94
<i>HIP₀₅</i>	0,024	0,385	$F_\phi < F_{05}$	$F_\phi < F_{05}$	0,072	1,629	$F_\phi < F_{05}$	$F_\phi < F_{05}$

Водночас, для сорту Агавам та гібридної форми Г-0-2-22 відмічено стабільне зменшення параметру K_{ab} , %, що вказує на підвищення ефективності роботи реакційних центрів хлоропластів у період формування продуктивності ягід.

Висновки

За результатами дослідження зелених пігментів встановлено залежність їх кількості від погодних умов та фази росту і розвитку рослин ожини. Дослідження варіабельної індукованої флуоресценції хлорофілу листків віддзеркалює потенційну продуктивність сортів і гібридів ожини.

Список літератури

1. Кочубей С. М. Организация фотосинтетического аппарата высших растений / С. М. Кочубей. – К., 2001. – 214 с.
2. Кашин В. И. Научные основы адаптивного садоводства / В. И. Кашин. – М.: Колос, 1995. – 335 с.
3. Починок Х. М. Методы биохимического анализа растений / Х. Н. Починок. – К.: Наукова думка, 1976. – С. 192–218.
4. Брайон О. В. Інструментальне вивчення фотосинтетичного апарату за допомогою вивчення індукції флуоресценції хлорофілу / О. В. Брайон, Д. Ю Корнеєв, О. О. Снегур, О. В. Китаєв. – К.: Київський університет, 2000. – 13 с.
5. Murchie E. H. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference / E. H. Murchie, P. Horton // Plant Cell Environ. – 1997. – Vol. 20 (2). – P. 438 – 448.

Представлены результаты анализа диагностических показателей сезонных изменений функционального состояния листьев сортов и гибридов ежевики.

Ежевика, фотосинтез, флуоресценция хлорофилла, урожайность

The results of diagnostical qualities analyze of season changes in functional conditions of blackberry varieties and hybrids leaves have been represented.

Blackberry, photosynthesis, fluorescence of chlorophyll, yielding