

УДК 633.3:351.77.6

© 2016

С.Г. Корсун,
доктор сільсько-
господарських наук

Н.Г. Буслаєва,
кандидат сільсько-
господарських наук

Н.І. Довбаш
Національний науковий
центр «Інститут
землеробства НААН»

ОСОБЛИВОСТІ ФОТОСИНТЕТИЧНОЇ ДІЯЛЬНОСТІ ПОСІВІВ КУКУРУДЗИ НА ЗЕРНО В УМОВАХ ЗАБРУДНЕННЯ АГРОЕКОТОПІВ СВИНЦЕМ, КАДМІЄМ, ЦИНКОМ

Мета. Дослідити особливості формування асиміляційного апарату рослин кукурудзи на зерно за вирощування культури на ґрунтових фонах, забруднених свинцем, кадмієм, цинком. **Методи.** Площу листової поверхні, фотосинтетичний потенціал посіву (ФПП), кількість сухої речовини, чисту продуктивність фотосинтезу (ЧПФ), параметри флуоресценції хлорофілу визначали за основними фазами росту і розвитку рослин кукурудзи. **Результати.** Доведено, що за накопичення важких металів у верхньому 0–20-сантиметровому шарі сірого лісового ґрунту порушувалися процеси формування асиміляційного апарату рослин кукурудзи. ФПП знизився на 7,5–34,2%, ЧПФ — на 3,22–22,6%. Ефективність циклу Кальвіна, визначена за параметрами кривої Каутського, мала кореляційну залежність з ФПП посіву $r=0,588-0,923$ і з ЧПФ — $r=0,581-0,914$. Урожайність качанів кукурудзи знизилася на 6–22% порівняно з контролем. **Висновки.** Виявлено тісний позитивний кореляційний зв'язок між якісними і кількісними показниками стану асиміляційного апарату рослин кукурудзи та урожайністю культури ($r=0,978-0,995$).

Ключові слова: кукурудза, важкі метали, фотосинтез, площа листової поверхні, продуктивність фотосинтезу, фотосинтетичний потенціал, суха речовина.

Реалізація потенціалу сортів або гібридів сільськогосподарських культур є результатом фотосинтезу, у процесі якого з простих речовин утворюються енергоємні і різноманітні за хімічним складом органічні сполуки [9]. Інтенсивність накопичення органічних речовин залежить від потужності асиміляційного апарату, яка визначається біометричними параметрами рослин і ефективністю діяльності хлоропластів, а також значною мірою залежить від абіотичних умов, зокрема вмісту важких металів (ВМ) у ґрунті [8]. Потужність асиміляційного апарату і тривалість його роботи є вирішальними чинниками продуктивності фотосинтезу, який зумовлює кількісні та якісні показники врожаю.

Дослідженнями науковців виявлено тісний зв'язок процесів функціонування фотосинтетичного апарату і фізіологічного стану рослини

залежно від абіотичних чинників [5]. Нині недостатньо інформації щодо змін у формуванні фотосинтетичного апарату та його продуктивності за фазами розвитку сільськогосподарських культур в умовах полікомпонентного забруднення ґрунту ВМ.

Мета досліджень — визначити особливості формування асиміляційного апарату рослин кукурудзи на зерно за вирощування культури на ґрунтових фонах, забруднених свинцем, кадмієм, цинком.

Методика досліджень. Дослідження проводили у тривалому дрібноділянковому досліді «Вплив цинку, свинцю, кадмію на продуктивність сільськогосподарських культур та екотоксикологічні характеристики сірого лісового ґрунту», закладеному 1999 р. у дослідному господарстві «Чабани» ННЦ «Інститут землеробства НААН». ґрунт — сірий лісовий

легкосуглинковий. У досліді передбачено варіанти зі штучно створеними фонами свинцю, кадмію, цинку: 1 — природний фон свинцю, кадмію, цинку (контроль); 2 — перевищення природного фону ВМ у 10 разів; 3 — у 100 разів; 4 — у 5 разів. Об'єктом досліджень був беззмінний упродовж 2012–2014 рр. агроценоз кукурудзи (гібрид Здвиж МВ). Сівбу проводили ширококорядним способом, добрива на усіх ділянках вносили навесні під передпосівний обробіток у дозі $N_{120}P_{90}K_{120}$. Повторність досліді 4-разова.

За основними фазами росту і розвитку рослин кукурудзи визначали площу листової поверхні, фотосинтетичний потенціал посіву (ФПП) [8], кількість сухої речовини, чисту продуктивність фотосинтезу (ЧПФ) [7].

Для вивчення функціональних характеристик фотосинтетичного апарату рослин кукурудзи використали метод індукції флуоресценції хлорофілу (ІФХ). Параметри флуоресценції хлорофілу визначали в польових умовах (*in vivo*) за допомогою портативного флуорометра «Флоратест», не порушуючи цілісності досліджуваних рослин. ІФП закономірно змінюється з віком листка рослини, тому для оцінювання впливу ВМ на стан фотосинтезувального апарату кукурудзи вимірювання проводили окремо у фазах 3–4-х листків, викидання волоті, молочної стиглості. Для отримання фізіологічно значущих результатів визначали основні кінетичні параметри: F_0 — фонові флуоресценція; F_m — максимальний вихід флуоресценції; F_{st} — стаціонарна флуоресценція. На їх основі розраховували коефіцієнт максимальної ефективності первинних процесів фотосинтезу — (F_v/F_m) і ефективність циклу Кальвіна — $((F_m - F_{st})/F_{st})$.

Статистичну обробку даних виконували з використанням стандартних комп'ютерних програм Microsoft Office Excel 2003 і Statistica.

Результати досліджень. Установлено, що за вирощування кукурудзи на ґрунтах, забруднених ВМ, у рослин зменшується площа листової поверхні (табл. 1). Варіювання показника залежно від варіантів забруднення і фаз розвитку змінювалось від середнього до значного ($V=16,8-24,7\%$). З підвищенням концентрації ВМ у ґрунтового середовищі інтенсивність наростання листової поверхні знижувалась. Так, у фазі максимального розвитку фотосинтетичного апарату — викидання волоті, наростання листової поверхні у рослин кукурудзи за 5-разового підвищення кількості ВМ у ґрунті знизилось на 7,1%, за 10-разового — 25, 100-разового — на 33,1% порівняно з контролем.

У період активної вегетації рослин (від початку генеративного періоду до наливу зерна, молочної стиглості) оптимальною вважається площа листової поверхні 40–60 тис. $m^2/га$. Такої площі досягнуто рослинами у фазі викидання волоті та цвітіння за природного фону ВМ. В агроєкоотопах з 5- та 10-разовим перевищенням природного фону ВМ лише у фазі цвітіння площа листової поверхні досягла 44,1–48,5 тис. $m^2/га$, а за 100-разового перевищення оптимального рівня досягнуто не було.

Важливим показником стану асиміляційного апарату сільськогосподарських культур є ФПП. Саме він визначає продуктивність посіву, оскільки тісно пов'язаний з площею листової поверхні рослин і тривалістю функціонування фотосинтетичного апарату. У наших дослідженнях коефіцієнт кореляції між площею листової поверхні, синтезованої рослинами у основні фази їх росту і розвитку, та ФПП становив 0,961–0,999.

1. Площа листової поверхні кукурудзи та фотосинтетичний потенціал посіву залежно від умісту важких металів у ґрунті (середнє за 2012–2014 рр.), тис. $m^2/га$

| Варіант досліді (ступінь забруднення) | Фаза росту і розвитку | | | | | ФПП, млн m^2 - днів/га |
|--|-----------------------|-------------------|---------------------|----------|----------------------|-----------------------------|
| | 3–4 листки | 10–12 листіків | викидання волоті | цвітіння | молочна стиглість | |
| 1 — природний фон ВМ (контроль) | 0,83 | 9,31 | 40,1 | 52,1 | 37,3 | 2,81 |
| 4 — перевищення природного фону ВМ у 5 разів | 0,71 | 9,01 | 37,6 | 48,5 | 32,6 | 2,60 |
| 2 — перевищення природного фону ВМ у 10 разів | 0,61 | 8,56 | 31,7 | 44,1 | 29,7 | 2,32 |
| 3 — перевищення природного фону ВМ у 100 разів | 0,45 | 6,25 | 26,8 | 34,8 | 22,4 | 1,85 |
| $\bar{X} \pm S_x$ | 0,65±0,08 | 8,28±0,69 | 34,1±3,0 | 4,8±83,7 | 30,5±3,1 | 2,40±0,21 |
| $V, \%$ | 24,7 | 16,8 | 17,6 | 16,6 | 20,5 | 17,3 |
| S | 0,16 | 1,39 | 5,9 | 7,5 | 6,2 | 0,42 |

Варіабельність ФПП у межах досліді не перевищувала середнього рівня ($V = 17,3\%$), а абсолютна величина змінювалася від 1,85 до 2,81 млн $\text{м}^2 \cdot \text{днів/га}$. За А.О. Ничипоровичем, посіви вважаються добрими, якщо ФПП становить 2,2–3,0 млн $\text{м}^2 \cdot \text{днів/га}$. До таких належали лише посіви, сформовані на ділянках контролю та за 5- і 10-разового перевищення фону ВМ. Найгіршим у досліді був стан посівів за максимального вмісту ВМ у ґрунті (варіант 3).

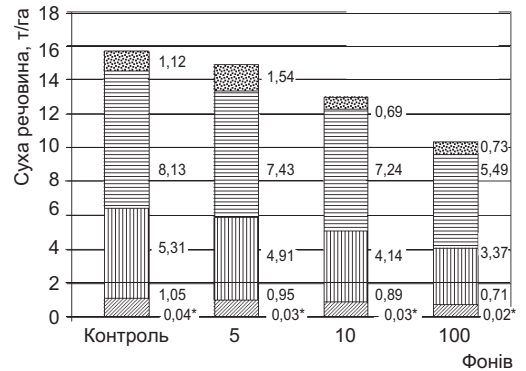
Важливим показником, який характеризує продуктивність фотосинтезу, є накопичення сухої речовини посівом сільськогосподарської культури. Для умов України цей показник вважається добрим за 7–8 т/га; високим — 10–12; дуже високим — за 14–16 т/га сухої речовини.

Кількість сухої речовини, накопиченої рослинами кукурудзи за вегетаційний період, змінювалася відповідно до площі листової поверхні (рисунок). Коефіцієнт кореляції між цими показниками становив 0,898–0,989, а варіабельність накопичення сухої речовини у варіантах досліді за фазами росту і розвитку рослин була середньою та значною ($V=15,9\text{--}38,9\%$). Найменшу кількість сухої речовини синтезували рослини варіанта зі 100-разовим перевищенням фону. Тут у фазі молочної стиглості було досягнуто 10,3 т/га сухої речовини, що на 34% нижче, ніж на ділянках природного фону.

Про оптимальність проходження фотосинтетичних процесів свідчить кількість пластичних речовин, створена одиницею листової поверхні посіву. Загалом, ЧПФ посівів кукурудзи в середньому за роки досліджень становила 6,55–8,46 г/м^2 за добу, залежно від вмісту ВМ у ґрунті (табл. 2). Відомо, що впродовж вегетації ЧПФ може змінюватися від 2 до 25 г/м^2 на добу [8, 13]. У рослин кукурудзи поступове наростання продуктивності фотосинтезу спостерігалось з початку вегетації і досягло максимуму в фазі викидання волоті — 11,18–14,33 г/м^2 на добу. Потім відбулося стрімке зниження цього показника.

Дослідниками встановлено, що продуктивність фотосинтезу рослин кукурудзи найвища впродовж 25 днів (50–70-й день після появи сходів) [2, 3]. У цей самий період відбувається найбільше наростання сухої маси рослин [8]. За результатами наших досліджень, кореляція між накопиченням сухої речовини і ЧПФ була тісною позитивною, про це свідчать коефіцієнти кореляції, які становили 0,747–0,998.

Продуктивність асиміляційної роботи листків характеризувала реакцію рослин на ґрунтові



Накопичення сухої речовини рослинами кукурудзи у міжфазний період, залежно від забрудненості агроєкотопу ВМ (середнє за 2012–2014 рр.), т/га; фаза: □ — молочна; ▨ — цвітіння; ▩ — викидання волоті; ▤ — 11–12 листків; * 3–4 листки

умови. Чиста продуктивність фотосинтезу є оптимальною за асиміляції 4–6 г органічних речовин на 1 м^2 за добу [8]. Попри високі значення ЧПФ посівів у нашому досліді підвищення вмісту ВМ у ґрунті знижувало цей показник на 3,2–22,6% (порівняно з контролем) за найнижчої продуктивності ЧПФ у варіанті зі 100-разовим перевищенням природного фону ВМ. Аналіз ЧПФ за фазами росту і розвитку рослин свідчить про середній рівень варіабельності показника залежно від забрудненості агроєкотопу ВМ. Лише після досягнення фази викидання волоті різниця між варіантами зменшилася до низької варіабельності. Виявлені під час досліджень негативні зміни розвитку фотосинтетичного апарату посівів кукурудзи за підвищення вмісту ВМ у ґрунті пов'язані з порушенням перебігу біохімічних процесів під впливом кадмію, цинку, свинцю. Відомо, що хлорофіл має здатність до концентрування кадмію, хоча кадмій пригнічує процес утворення пігментів хлорофілу і антоціану листків. Наявність у 1 кг листя близько 96 мг цього елемента знижує інтенсивність фотосинтезу на 50% [1, 11]. Свинець спричиняє порушення реакції переносу електронів, що знижує активність перебігу фотосинтетичних процесів. Стимулювальний вплив свинцю щодо надходження до рослин кадмію є додатковим важелем зниження ефективності фотосинтезу у кукурудзи [10, 12, 14]. Слід зазначити про антагоністичну взаємодію цинку і міді, що полягає у їх конкуренції за надходження до кореневої системи і може спричиняти порушення біохімічних процесів у рослинному організмі [4].

2. Чиста продуктивність фотосинтезу рослин кукурудзи за різного накопичення важких металів ґрунтом (середнє за 2012–2014 рр.), г/м² за добу

| Варіант дослідження (ступінь забруднення) | Фаза росту і розвитку | | | | ЧПФ |
|--|-----------------------|---------------|------------------|-----------|-----------|
| | 3–4 листки | 10–12 листків | викидання волоті | цвітіння | |
| 1 — природний фон ВМ (контроль) | 3,61 | 9,81 | 14,33 | 6,08 | 8,46 |
| 4 — перевищення природного фону ВМ у 5 разів | 3,43 | 9,32 | 14,05 | 5,95 | 8,19 |
| 2 — перевищення природного фону ВМ у 10 разів | 3,18 | 8,69 | 11,84 | 5,80 | 7,38 |
| 3 — перевищення природного фону ВМ у 100 разів | 2,71 | 7,33 | 11,18 | 4,99 | 6,55 |
| $\bar{X} \pm S\bar{x}$ | 3,23±0,20 | 8,79±0,54 | 12,85±0,79 | 5,71±0,25 | 7,65±0,43 |
| V, % | 12,1 | 12,2 | 12,3 | 8,6 | 11,3 |
| S | 0,39 | 1,07 | 1,57 | 0,49 | 0,86 |

Наведене вище підтверджується результатами наших попередніх досліджень щодо якісних показників діяльності хлоропластів — зміни параметрів флуоресценції хлорофілу листків кукурудзи в умовах забруднення ґрунту ВМ [6]. Основні параметри індукційної кривої Каутського характеризують фотосинтетичні процеси у хлоропластах, зумовлені впливом середовища на перебіг як світлових, так і темнових фаз, і свідчать про стійкість рослин до дії несприятливих чинників у техногенно сформованих едафотопях. Вищий від природного вміст у ґрунті свинцю, цинку, кадмію спричинив зміну ключових параметрів: фонові флуоресценції (F_0), максимального виходу флуоресценції (F_m), стаціонарної флуоресценції (F_{st}). А за їх значенням розраховували коефіцієнти ефективності первинних процесів фотосинтезу (F_v/F_m) та ефективності циклу Кальвіна ($(F_m - F_{st})/F_{st}$). На забруднених ділянках індукція флуоресценції, визначена за настання фаз 3–4-го листка, викидання волоті, молочної стиглості, засвідчила зниження ефективності первинних процесів фотосинтезу у кукурудзи на 12–50%, а ефективності циклу Кальвіна — на 13–43% порівняно з контролем.

Кореляційний аналіз виявив тісний позитивний зв'язок між ефективністю первинних процесів фотосинтезу в листі рослин кукурудзи та показниками стану фотосинтетичного апарату, а саме: площею листової поверхні за коефіцієнтів 0,805–0,985; ФПП — 0,753–0,971; ЧПФ — за коефіцієнтів 0,777–0,963 відповідно до фаз розвитку. Ефективність циклу Кальвіна, визначена за параметрами кривої Каутського, мала дещо менш тісний зв'язок з показниками стану асиміляційного апарату. Коефіцієнт кореляції з площею листової поверхні відповідав 0,672–0,940; ФПП — 0,588–0,923; ЧПФ — 0,581–0,914. Зв'язок був тіснішим з переходом до фаз, які характеризуються максимальним розвитком фотосинтетичного апарату у рослин — викидання волоті, молочно стиглість.

Розвиток асиміляційного апарату та продуктивність його діяльності впродовж усіх етапів росту і розвитку рослин визначають успішність процесів формування урожаю та його якості. У наших дослідженнях доведено, що кукурудза має виражену стійкість до забруднення верхнього 0–20-сантиметрового шару ґрунту свинцем, кадмієм і цинком, забезпечуючи урожайність

3. Кореляційна залежність між продуктивністю і параметрами флуоресценції хлорофілу листків, показниками стану асиміляційного апарату рослин кукурудзи (середнє за 2012–2014 рр.)

| Показник | Фото-синтетичний потенціал посіву | Чиста продуктивність фотосинтезу | Параметри флуоресценції хлорофілу листків за фазами розвитку | | | | | |
|-----------------|-----------------------------------|----------------------------------|--|------------------|-------------------|---|------------------|-------------------|
| | | | ефективність первинних процесів фотосинтезу (F_v/F_m) | | | ефективність циклу Кальвіна ($(F_m - F_{st})/F_{st}$) | | |
| | | | 3–4 листки | викидання волоті | молочна стиглість | 3–4 листки | викидання волоті | молочна стиглість |
| Урожайність | 0,995 | 0,978 | 0,737 | 0,977 | 0,979 | 0,604 | 0,850 | 0,928 |
| Маса 1000 зерен | 0,801 | 0,913 | 0,964 | 0,962 | 0,951 | 0,852 | 0,918 | 0,983 |

6,15–7,93 т/га. Проте на усіх ділянках з 5–100-разовим перевищенням фону ВМ спостерігали зниження врожаю качанів кукурудзи на 0,52–1,78 т/га (порівняно з контролем), тобто втрати урожаю становили 6–22% (табл. 3).

Результати кореляційного аналізу підтвердили тісну позитивну залежність урожайності кукурудзи та маси 1000 зерен від стану

асиміляційного апарату рослин, визначеного ФПП і ЧПФ. Важливо, що ефективність первинних процесів фотосинтезу та ефективність циклу Кальвіна також мали позитивний зв'язок з урожайністю кукурудзи. Найтіснішу залежність між параметрами флуоресценції і величини урожаю виявлено у фазах викидання волоті та молочної стиглості.

Висновки

Підвищення вмісту ВМ у ґрунті призвело до негативних змін розвитку фотосинтетичного апарату посівів кукурудзи, що пов'язано з порушенням перебігу біохімічних процесів під впливом свинцю, кадмію, цинку. За вмісту у верхньому 0–20-сантиметровому шарі сірого лісового ґрунту свинцю до 1000 мг/кг, цинку — до 500, кадмію — до 20 мг/кг ґрунту ФПП знижувався на 7,5–34,2%, ЧПФ — на 3,22–22,6%.

Виявлено тісну позитивну залежність між якісними і кількісними показниками стану асиміляційного апарату рослин кукурудзи в умовах забруднення ґрунту ВМ. Коефіцієнти кореляції між ефективністю первинних процесів фотосинтезу, визначену методом ІФХ і ФПП,

становили 0,753–0,971, ЧПФ — 0,777–0,963. Ефективність циклу Кальвіна, визначена за параметрами кривої Каутського, мала кореляційну залежність з ФПП — (0,588–0,923) і з ЧПФ — (0,581–0,914).

За накопичення у верхньому 0–20-сантиметровому шарі ґрунту свинцю — до 1000 мг/кг, цинку — до 500, кадмію — до 20 мг/кг ґрунту врожайність качанів кукурудзи знизилася на 6–22% порівняно з контролем. Ефективність процесів формування урожаю зумовлена розвитком і продуктивністю асиміляційного апарату за умови забруднення ґрунту ВМ. Коефіцієнти кореляційного зв'язку між урожайністю і цими показниками становили $r=0,978–0,995$.

Бібліографія

1. Артомонов В.И. Растения и чистота природной среды/В.И. Артомонов. — М., 1986. — С. 27–31.
2. Золотов В.И. Продуктивность кукурузы в связи с фотосинтетической деятельностью растений/В.И. Золотов, А.К. Пономаренко//Бюл. ВНИИ кукурузы. — Днепропетровск, 1978. — № 2. — С. 13–15.
3. Интенсивность и продуктивность фотосинтеза и использование солнечной энергии кукурузой при различных густоте посева и уровне питания/Х.Н. Починок, Б.И. Гуляева, А.С. Оканенко и др.//Респ. межвед. сб. — К., 1965. — С. 21–24.
4. Кабата-Пендиас А. Микроэлементы в почвах и растениях/А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас. — М.: Мир, 1989. — 440 с.
5. Карапетян Н.В. Переменная флуоресценция хлорофилла как показатель физиологического состояния растений/Н.В. Карапетян, Н.Г. Бухов//Физиология растений. — 1986. — Т. 33, № 5. — С. 1013–1026.
6. Корсун С.Г. Индукция флуоресценции хлорофилла в листьях кукурузы за умов забруднення важкими металами/С.Г. Корсун, В.В. Груша, Н.І. Довбаш//Агроєколог. журн. — 2015. — № 2. — С. 36–41.
7. Методи біологічних та агрохімічних досліджень рослин і ґрунтів/З.М. Грицаєнко, А.О. Грицаєнко, В.П. Карпенко та ін. — К.: ЗАТ «НІЧЛАВА», 2003. — 320 с.
8. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах/А.А. Ничипорович, Л.Е. Строганова, М.П. Власова. — М.: АН СССР, 1961. — 137 с.
9. Ясониди О.Е. Фотосинтез с элементами математического программирования урожайности сельскохозяйственных культур; под ред. О.Е. Ясониди. — Новочеркасск, 2007. — 52 с.
10. Cunningham L.M. Physiological and biochemical aspects of cadmium toxicity in soybean/L.M. Cunningham, F.W. Collins, T.C. Hutchinson//Conf. on Heavy Metals in the Environment (Toronto, 1975, October 27). — Toronto, 1975. — P. 97.
11. Küpper H. Cadmium-induced inhibition of photosynthesis and long-term acclimation to cadmium stress in the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*/H. Küpper, A. Parameswaran, B. Leitenmaier et al.//New Phytologist. — 2007. — V. 175 (4). — P. 655–674.
12. Photosynthetic activities of cadmium-treated tomato plants/T. Baszynski, L. Wajda, A.T. Krol et al.//Physiol. Plant. — 1980. — V. 4. — P. 365.
13. Photosynthetic activity of *Lolium perenne* as a function of endophyte status and zinc nutrition/F. Monnet, N. Vaillant, A. Hitmi, H. Sallanon//Functional Plant Biology. — 2005. — V. 32. — № 2. — P. 131–139.
14. Sharma S. Cd phytotoxicity to barley (*Hordeum vulgare*) as affected by varying Fe nutritional status/S. Sharma, S. Kaul, A. Metwally et al.//Plant Science. — 2004. — V. 166. — № 5. — P. 1287–1295.

Надійшла 28.09.2015.