

ДИНАМИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗЕМЛЯНИКИ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ

Э.Н. Аникьева, Н.И. Федоряка, А.А. Аникьев

ФГОУ ВПО «Мичуринский государственный аграрный университет», г. Мичуринск

Рецензент А.И. Завражнов

Ключевые слова и фразы: вегетационный период; концентрация; продуктивность; спектры поглощения; спектры флуоресценции; урожайность; фотосинтез; хлорофилл.

Аннотация: Проведены исследования динамики накопления хлорофилла в листьях земляники различных сортов по относительной интенсивности пиков в спектрах флуоресценции листьев, полученных в различные периоды вегетации. Установлена взаимосвязь между темпами прироста концентрации хлорофилла и урожайностью сортов.

Изучение фотосинтеза, как одного из основных факторов урожайности, является важной задачей современной биологической науки. Для получения высоких урожаев необходимо искать пути оптимизации фотосинтетической деятельности и продуктивности растений, так как фотосинтез является источником создания энергетического потенциала растения.

Урожайность растения является сложным признаком, ее фенотипическое выражение зависит от многих показателей: скорости, эффективности удобрения и орошения, устойчивости к неблагоприятным факторам среды, болезням, вредителям, структуры растений, высокой активности фотосинтетического аппарата [1].

Фотосинтез связан с комплексом процессов жизнедеятельности. Характер этой связи непостоянен и зависит от различных факторов, включая генетически обусловленные свойства сорта и условия, в которых осуществляется его реализация [2].

Исследования А.С. Овсянникова показали, что чем выше продуктивность фотосинтеза и чем больше ассимилятов расходуется на урожай, тем соответственно меньше дней требуется для получения единицы веса хо-

Аникьева Э.Н. – старший преподаватель кафедры «Информатика» МичГАУ; Федоряка Н.И. – кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры «Информатика» МичГАУ; Аникьев А.А. – доктор физико-математических наук, профессор, заведующий кафедрой «Информатика» МичГАУ, г. Мичуринск.

зрелого урожая и тем более ценным, с точки зрения продуктивности, является сорт [3].

Большой интерес как в теоретическом, так и в практическом отношении представляют исследования по изучению интенсивности и продуктивности фотосинтеза у различных видов и сортов культурных растений, произрастающих в различных экологических условиях.

При изучении фотосинтеза у различных сортов сельскохозяйственных растений ряд авторов указывает на более высокую энергию фотосинтеза у скороспелых сортов по сравнению с позднеспелыми.

Исследования Л.Г. Поликарповой на сеянцах земляники в количестве 2000 шт. проводились по 6 признакам: количество цветоносов; количество цветков; количество ягод на растении; размер ягод; количество листьев; средний вес ягод. Эти данные заставляют предположить о существовании внутренней согласованности между некоторыми генетическими механизмами, и подтвердить наличие характерных связей компонента продуктивности через влияние на них фотосинтетической деятельности листа. Однако результат показывает, что простой механический рост площади листовой поверхности прямо не оказывает влияния на урожайность земляники и нужно искать ответ в качественных показателях продуктивности фотосинтеза – в его динамике и эффективности процесса [4].

Несколько иначе позволяют взглянуть на роль листьев земляники в составляющих урожайности исследования З.М. Пановой. Удобрения оказывают большое влияние на рост листьев земляники, а известно, что урожайность земляники находится в прямой зависимости от площади листьев как в предуборочный период, так и от площади листьев в предшествующую осень. Внесение азотных удобрений увеличивает площадь листьев растений в 3–4 раза, соответственно и урожайность земляники возрастает в 3 раза. Азот и формы аммиака являются основным строительным материалом для протопластид, развития хлоропласта и создания хлорофилла в процессе роста листа от эмбрионального, и далее во всех стадиях морфологического процесса вплоть до завершения роста листовой пластины [5].

Целью наших исследований явилось нахождение качественных показателей фотосинтетической деятельности растений земляники, непосредственно связанных с урожайностью, и определение сортовых различий, особенности фотосинтеза на основе спектров флуоресценции и параметров поляризованного излучения листовых пластин трех сортов земляники.

Нас интересовали спектры флуоресценции, полученные в различные периоды вегетации растений, чтобы проследить изменения, вызванные разной концентрацией хлорофилла, а следовательно – способностью растений к фотосинтезу.

Методика исследований

Измерения спектров флуоресценции были проведены на зеленых и желтых листьях земляники садовой *F. Ananassa* трех сортов: Зенга-Зенгана, Кама, Марышка. Спектры возбуждались аргоновым лазером на длине волны $\lambda = 488,0$ нм и регистрировались на двойном монохроматоре

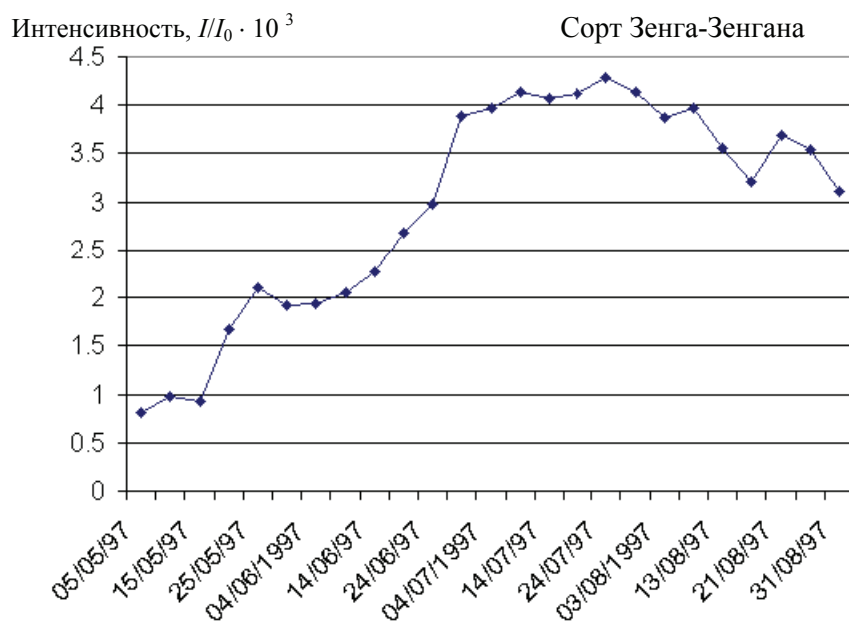


Рис. 1. Изменение интенсивности в максимуме полосы флуоресценции хлорофилла у весенних листьев земляники сорта Зенга-Зенгана за неполный период вегетации

U-1000 производства фирмы Jobin Yvon. Система сбора света и настройки анализируемого объекта оснащена микроскопом с максимальным увеличением $\times 200$.

Возбуждающий луч фокусировался в пятно $\sim 40 \dots 50$ мкм, а разрешение $\approx 0,7$ мкм позволяло локально измерять спектры флуоресценции от областей листа различной окраски и структуры.

Чтобы установить связь между параметром формы KS, KL и урожайностью нами были изучены спектры флуоресценции земляники трех сортов: Зенга-Зенгана, Кама, Марышка, взятыми в различные периоды с июля по октябрь. При этом листья от разных сортов были отобраны в одно и то же время. В каждый период через одинаковые промежутки времени отбирались по 12 листьев каждого сорта, из которых брали пробы в виде высечек диаметром 8–12 мм. На каждой высечке регистрировалось по 10 спектров флуоресценции в нескольких местах. В качестве иллюстрации на рис. 1 представлены зависимости интенсивности I/I_0 от времени за период вегетации для сорта земляники Зенга-Зенгана, где I – значение в максимуме излучения хлорофилла и I_0 максимум интенсивности возбуждающей линии.

Результаты и обсуждение

Все сорта отличаются своей собственной динамикой изменения содержания хлорофилла. Наивысшей скоростью изменения концентрации обладает сорт Зенга-Зенгана, и он же отличается наивысшей урожайностью, средней массой ягод и количеством цветков на куст. Однако динамика накопления хлорофилла и урожайность сортов варьируют по годам.

Наихудшей динамикой обладает сорт Марышка, что коррелирует с урожайностью. Структура хлоропласта проявляется в положении максимумов полос излучения каротиноидов и хлорофилла и динамикой сдвига длины волны излучения. В табл. 1 показаны значения максимумов полос излучения в спектрах флуоресценции листьев земляники всех изучаемых сортов.

На рис. 2–4 в качестве иллюстрации показаны спектры флуоресценции листьев земляники трех сортов, взятые во втором периоде.

Спектры флуоресценции являются зеркальным отражением спектров поглощения вещества, смещенными в длинноволновую область. Как видно из приведенных спектров и предварительного анализа спектров поглощения листьев растений, широкая полоса с максимумом в интервале 550... 570 нм (зеленой области спектра) вызвана в основном излучением каротиноидов и частично антоцианов. Длинноволновое крыло широкой полосы на частотах 580 – 610 нм показывает излучение антоцианов. Более широкое длинноволновое крыло и сдвиг максимума этой полосы в область длинных волн (564 нм) у листьев сорта Зенга-Зенгана свидетельствует о более высокой концентрации антоцианов в сравнении с другими сортами. За данным сортом следует сорт Кама, с максимумом широкой полосы

Таблица 1

Максимумы полос в спектрах флуоресценции листьев земляники

Сорт	Длина волны в максимуме излучения каротиноидов, нм	Длина волны в максимуме полосы хлорофилла, нм
Зенга-Зенгана	563	674
Кама	557	686
Марышка	554	683

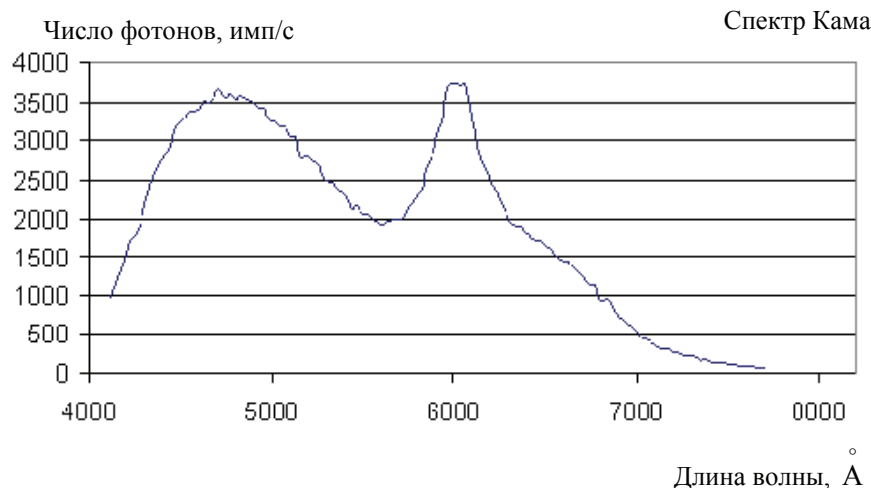


Рис. 2. Спектры флуоресценции листа земляники сорта Кама:
полоса в области 686,0 нм соответствует свечению агрегированного хлорофилла

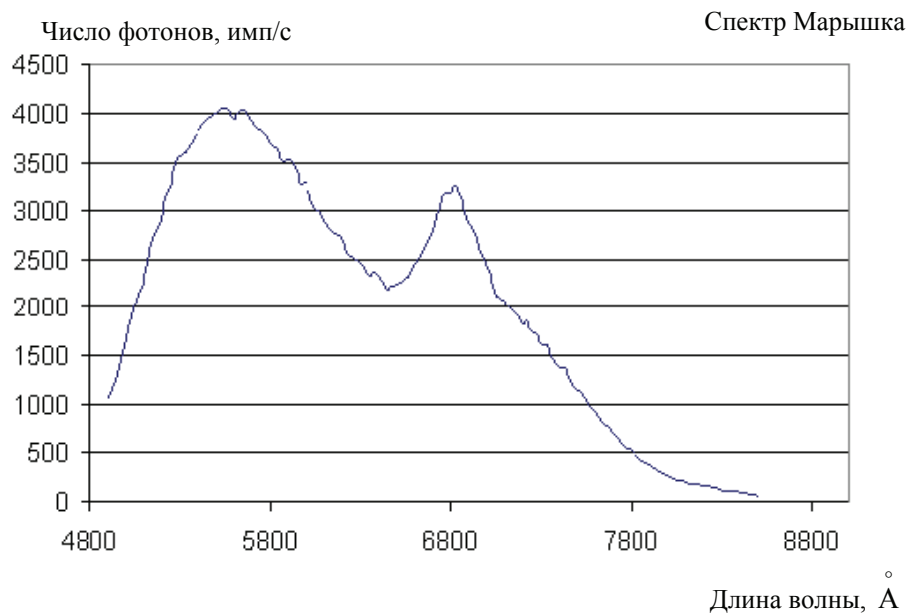


Рис. 3. Спектры флуоресценции листа земляники сорта Марышка:
полоса в области 680,0 нм соответствует свечению хлорофилла

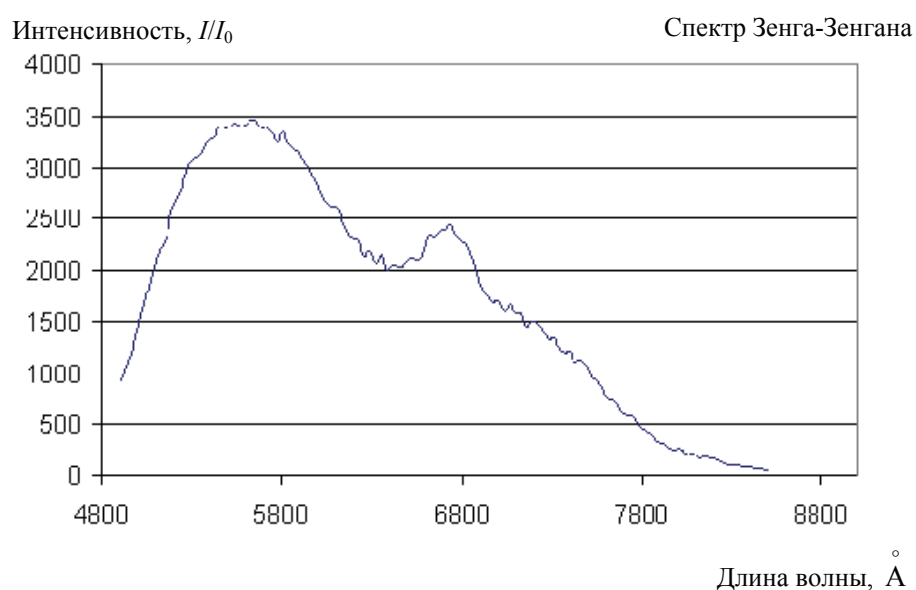


Рис. 4. Спектр флуоресценции листа земляники сорта Зенга-Зенгана:
полоса в области 674,0 нм соответствует свечению хлорофилла

557 нм и последним – сорт Марышка. Полученные результаты коррелируют с результатами биохимического анализа листьев данных сортов на содержание пигментов [6].

Максимум полосы излучения хлорофилла связан с его концентрацией в агрегированной форме. Понятие «остаточная концентрация хлорофилла» относится к той его разновидности, которая связывается с водой и является прямо фотосинтетически не активной. Активной является мономерная форма хлорофилла, но агрегированная форма, по-видимому, также участвует в фотосинтезе посредством передачи возбуждения активной форме. Именно по концентрации агрегированной формы можно судить о степени продуктивности фотосинтеза – чем меньше ее концентрация, тем больше хлорофилла в активной форме участвовало в процессе фотосинтеза.

В целях соотнесения интенсивности полосы флуоресценции хлорофилла с его концентрацией нами были проведены измерения оптической плотности вытяжки листьев земляники в этилированном растворе различной концентрации. Измерения были проведены по методу Годнева на фотоэлектрокалориметре ФЭК–М. Растворы были приготовлены для трех изученных сортов при 12–15 различных концентрациях. Оптическая плотность менялась линейно с ростом концентрации хлорофилла у всех трех сортов, однако наклон кривой зависимости у каждого сорта был индивидуален, что свидетельствует о различных размерах и форме хлоропластов. На рис. 5 приведены результаты измерений оптической плотности.

Графики ясно показывают, что при одинаковой концентрации растворов, оптическая плотность различна для разных сортов земляники. Соответственно получены зависимости изменения плотности от концентрации, приближающие эмпирические значения с коэффициентами наклона кривых, индивидуальных для каждого сорта. Одновременно для всех приготовленных растворов были зарегистрированы спектры флуоресценции полосы излучения хлорофилла, и установлены коэффициенты пересчета ин-

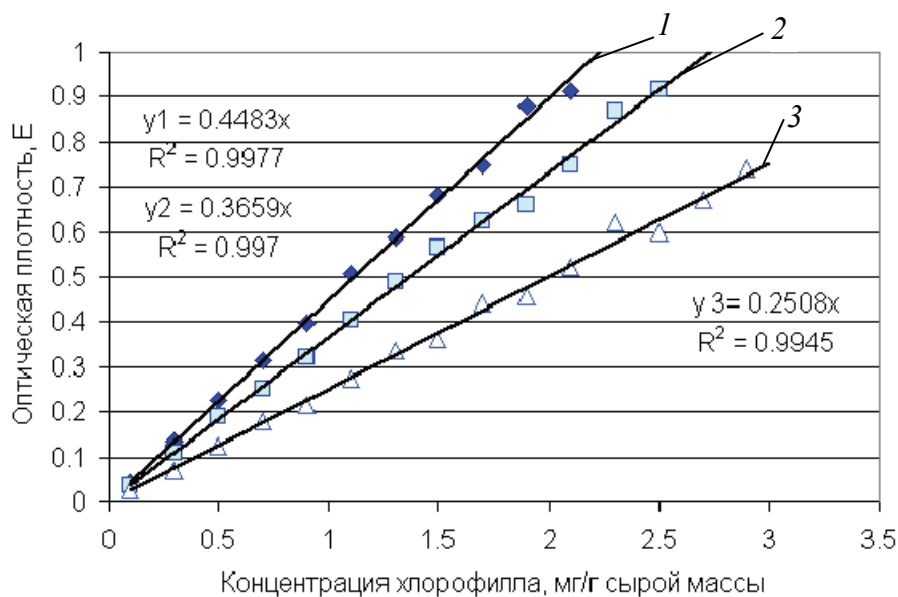


Рис. 5. Зависимость оптической плотности от концентрации хлорофилла (мг/г сырой массы) в листьях земляники:
 1 – сорт Зенга-Зенгана; 2 – сорт Кама; 3 – сорт Марышка

тенсивности в максимуме к оптической плотности при данной концентрации, а от оптической плотности по соотношениям, приведенным на рис. 5 – к концентрации хлорофилла. Таким образом, была получена калибровочная таблица, связывающая приведенную интенсивность в максимуме излучения хлорофилла с его концентрацией. Приведенная интенсивность означает, что берется отношение истинного значения спектральной интенсивности в максимуме полосы к максимуму возбуждающей линии, погашенной одним и тем же светофильтром для всех измерений. Эта вынужденная мера позволяет устранить влияние возможных колебаний мощности самого возбуждающего флуоресценцию лазерного луча. При случайном возрастании мощности, интенсивность возбуждающего лазерного света возрастет и, соответственно, увеличится интенсивность в максимуме полосы излучения, что может быть воспринято как увеличение концентрации пигмента, хотя на самом деле никак не связано с влиянием изучаемой среды. Приведенная интенсивность уже не зависит от случайных факторов и целиком определяется свойствами среды.

Регистрация спектров флуоресценции на высечках листьев земляники трех изучаемых сортов в течение всего периода вегетации позволила установить динамику нарастания пигмента в листьях и определить три периода, по крайней мере, на весенних листьях растений, различающихся между собой и близких к основным фенодатам. На рис. 1 приведены измерения приведенной интенсивности флуоресценции в максимуме полосы излучения хлорофилла, усредненные по листьям и пробам для сорта Зенга-Зенгана. Мы выделили три периода, характерных по скорости нарастания концентрации хлорофилла. Первый период от конца апреля до 25 – 30 мая (естественно, эти сроки варьируют по годам) характерен максимальной скоростью нарастания хлорофилла в весенних листьях растений, и окончание срока близко к фенодате начала цветения. Вторым периодом от 30 мая до 29 июня – 4 июля характерен меньшей скоростью нарастания концентрации хлорофилла, а конец периода близок к фенодате начала созревания. Третий период – с 4 июля по 1–5 сентября характерен практически неизменным содержанием этого пигмента, с плавным понижением к концу периода вегетации. Надо отметить, что и в первом, и во втором периодах имеются участки, в которых концентрация хлорофилла не меняется. Эти участки соответствуют периодам бурного нарастания площади листовой поверхности растений. Три периода наблюдаются у растений всех трех изученных сортов, но скорости нарастания хлорофилла индивидуальны.

На интервалах первого и второго периодов была рассчитана скорость нарастания концентрации хлорофилла у всех трех сортов. Скорость нарастания определялась как среднее отношение разностей концентрации хлорофилла в начале и конце периода к интервалу периода, что означает средний прирост концентрации за день. На рис. 6 и 7 представлены графики динамики прироста хлорофилла у сортов Кама и Марышка.

У земляники сорта Кама три периода близки фенодатам ее сроков начала цветения и начала созревания, как для раноцветущего и раносозревающего сорта. Первый период соответствует концу апреля – 15 мая, второй период – 16 мая – 19 июня и третий период – 20 июня – конец срока

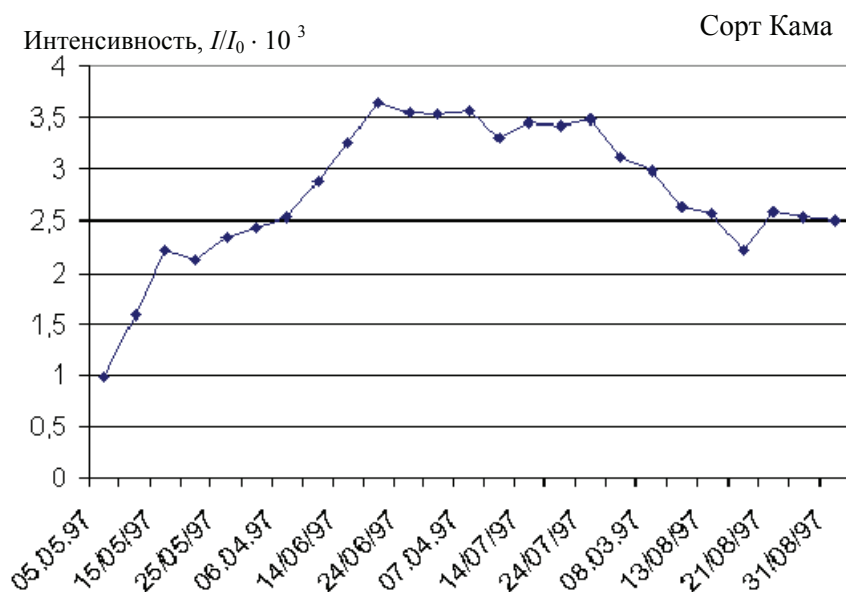


Рис. 6. Изменение интенсивности в максимуме полосы флуоресценции хлорофилла у весенних листьев земляники сорта Кама за неполный период вегетации

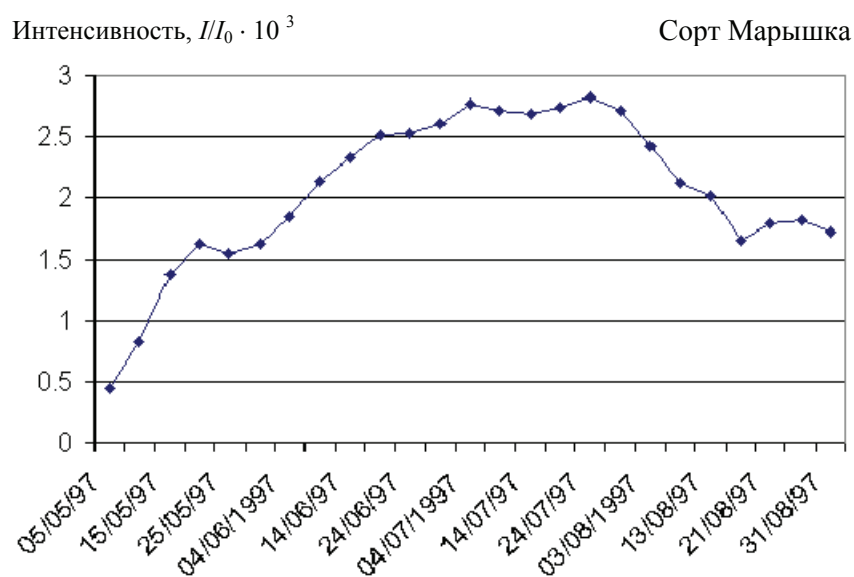


Рис. 7. Изменение интенсивности в максимуме полосы флуоресценции хлорофилла у весенних листьев земляники сорта Марышка за неполный период вегетации

вегетации. У сорта Марышка первый период – конец апреля – 20 мая, второй период – 21 мая – 24 июня и третий период – 25 июня – конец срока вегетации также близки основным фенодатам данного сорта.

Скорость прироста хлорофилла у каждого сорта своя, и так же как продуктивность фотосинтеза генетически обусловлена [7]. Поскольку изу-

чаемые сорта относятся к сортам различного срока созревания и имеют различные феноинтервалы, то сопоставление между сортами по скорости нарастания хлорофилла в листьях является затруднительным.

Такое сравнение можно провести, если изменение концентрации хлорофилла в каждый из двух периодов для трех сортов рассчитывать приведенными к одному, наибольшему для каждого периода, феноинтервалу. В табл. 2 приведены значения скоростей прироста хлорофилла трех сортов земляники для двух периодов, полученных аппроксимацией эмпирических точек линейным законом в соответствующем интервале периода.

Данные в таблице показывают, что скорость прироста в первый период наивысшая у сорта Кама, у которого интервал первого периода составляет всего 10 дней. На втором месте скорость прироста у сорта Марышка (интервал периода составляет 15 дней) и скорость прироста сорта Зенга-Зенгана близка к скорости сорта Марышка, хотя интервал составляет 20 дней. Однако по скорости нарастания во втором периоде, на первом месте сорт Зенга-Зенгана, на втором – сорт Кама и на третьем – сорт Марышка. Приведенные к одному максимальному интервалу скорости прироста составляют те же пропорции.

На следующем этапе мы провели сравнение скоростей прироста с урожайностью сортов. Урожайность оценивалась по выборке кустов земляники объемом 40 единиц как среднее значение по выборке в единицах г/куст. Данные регистрировались с 1997 по 2002 год в основном для двухлетних растений. У однолетних растений всех трех сортов наблюдались значительные колебания урожайности по годам (в 2 – 6 раз). Наименее благоприятным для развития растений и фотосинтетической деятельности можно считать 2000 год, когда наблюдалась холодная весна и значительное переувлажнение почвы в связи с большим количеством выпавших осадков в июне и июле месяце.

В табл. 3–5 представлены результаты прироста концентрации хлорофилла за два изучаемых периода вегетации и урожайность сортов.

Как видно из рис. 8 наблюдается хорошо выраженная корреляция между скоростью нарастания концентрации остаточного хлорофилла и урожайностью практически за весь изучаемый период. В табл. 4 приведены такие же признаки для сорта Кама.

Таблица 2

Прирост хлорофилла у листьев земляники трех сортов

Сорт	Скорость нарастания, I/d		Приведенная скорость, I/d	
	в I период	во II период	в I период	во II период
Зенга-Зенгана	0,4139	0,3061	0,0206	0,0102
Кама	0,6160	0,2449	0,0308	0,0080
Марышка	0,4241	0,2070	0,0212	0,0069

Таблица 3

Скорость прироста хлорофилла и урожайность сорта Зенга-Зенгана

Годы	Прирост		Урожайность, г/куст
	за I период	за II период	
1997	0,0202	0,0102	273,4
1998	0,0364	0,0164	481,6
1999	0,0247	0,0084	293,5
2000	0,0321	0,0127	369,6
2001	0,0296	0,0093	316,1
2002	0,0254	0,0076	298,3
2003	0,0289	0,0089	333,2

Таблица 4

Скорость прироста хлорофилла и урожайность сорта Кама

Годы	Прирост		Урожайность, г/куст
	за I период	за II период	
1997	0,0616	0,0102	181,4
1998	0,056	0,0094	176,1
1999	0,0514	0,0071	161,8
2000	0,027	0,0042	112,7
2001	0,0383	0,0081	123,8
2002	0,0211	0,0034	101
2003	0,0498	0,0076	134,5

Таблица 5

Скорость накопления хлорофилла и урожайность сорта Марышка

Годы	Прирост		Урожайность, г/куст
	за I период	за II период	
1997	0,0283	0,0086	171
1998	0,0255	0,0084	156
1999	0,0296	0,0091	184
2000	0,0232	0,0062	113
2001	0,0323	0,0112	219
2002	0,0278	0,0082	165
2003	0,0224	0,0077	148

Результаты из табл. 4 наиболее наглядно представлены на рис. 9.

Для сорта Марышка параметры динамики накопления хлорофилла и урожайность представлены в табл. 5 и на рис. 10.

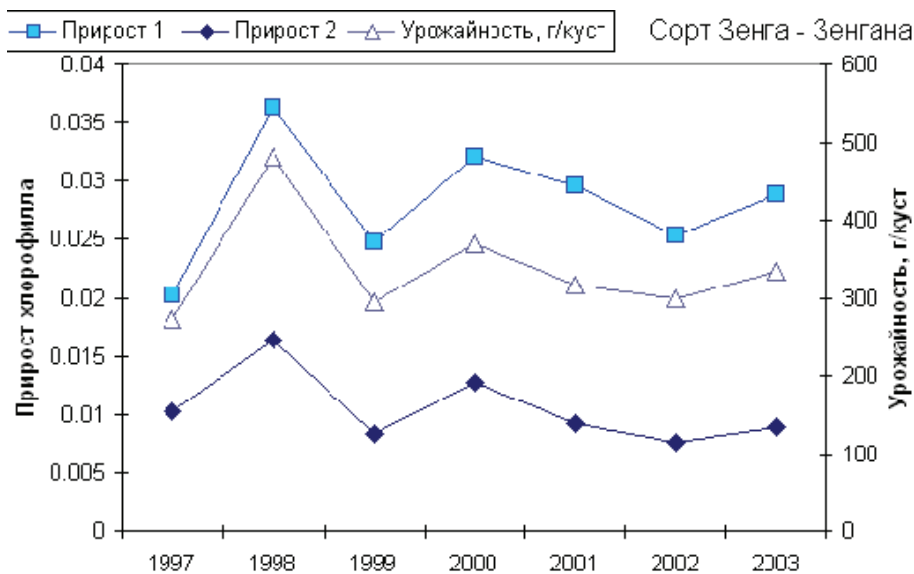


Рис. 8. Динамика нарастания концентрации хлорофилла и урожайность сорта Зенга-Зенгана

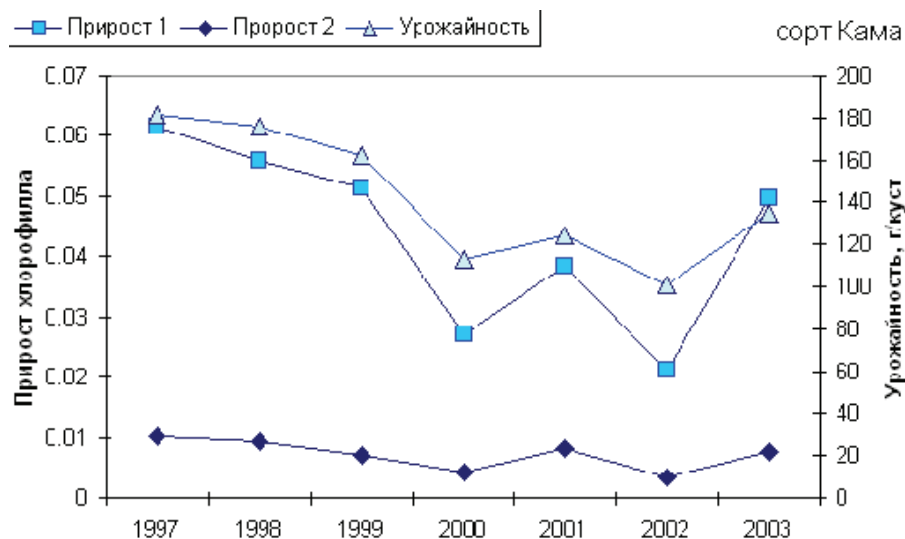


Рис. 9. Динамика нарастания концентрации хлорофилла и урожайность сорта Кама

Скорость нарастания концентрации остаточного хлорофилла в первый период гораздо выше, чем во второй период. Поскольку первый период близок по срокам к фенодате начала цветения, можно сделать вывод о том, что эффективность фотосинтетической деятельности в начальный период связана с потенциально возможной урожайностью сорта при прочих благоприятных условиях жизнедеятельности растения (почвенных, климатических и т.д.) в оставшийся период вегетации. Второй исследованный период характерен уменьшением скорости фотосинтетической активности и приведением ее к реальным условиям окружения в период начало – конец созревания плодов.

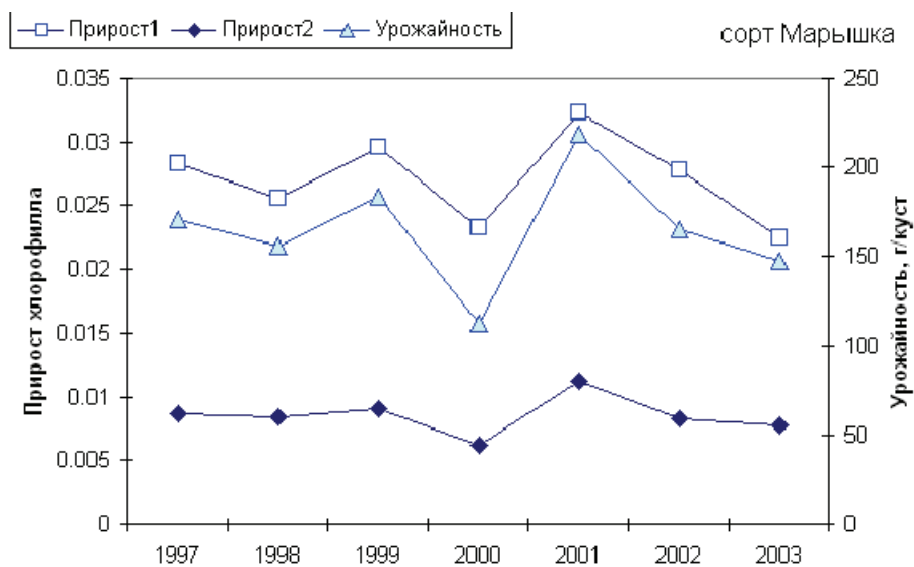


Рис. 10. Динамика нарастания концентрации хлорофилла в листьях и урожайность сорта Марышка

Именно этот признак связан с реальной урожайностью сорта, поскольку за начальный период растение адаптировалось к усредненным условиям среды и выработало оптимальную скорость проведения фотосинтетических реакций, заложенных в нее генотипом и скорректированную внешними условиями данного вегетационного периода. При этом растение имеет биохимическую память об условиях прошлого вегетационного периода, заложенную в перезимовавших листьях и почках, сформированных из летних листьев сорта.

Таким образом, нами установлена связь между признаком «динамика накопления хлорофилла» в листьях земляники и урожайностью, которая позволяет по спектрам флуоресценции листьев, зарегистрированных в определенный период начала срока вегетации, прогнозировать потенциальную и реальную урожайность земляники разных сортов на примере трех изученных. Следует добавить, что указанный признак требует более детального изучения на разных сортах как можно большего разнообразия фенотипа и фенотипов, а также на индивидуальных растениях, подверженных стрессам различной силы и длительности.

Список литературы

1. Жученко, А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы) / А.А. Жученко. – Кишинев : Штиинца, 1988.
2. Жидехина, Т.В. Фотосинтетическая и хозяйственная продуктивность черной смородины в связи с селекцией на высокую урожайность / Т.В. Жидехина // Сб. науч. трудов ВНИИС им. И.В. Мичурина. – Мичуринск, 1990. – С. 52–56.
3. Овсянников, А.С. Изучение зависимости между морфофизиологическими признаками и урожайностью земляники в агроценозе / А.С. Ов-

сянников // Сб. науч. работ ВНИИС им. И.В. Мичурина. – Вып. 27. – Мичуринск, 1978. – С. 94–98.

4. Поликарпова, Л.И. Наследование количественных признаков определяющих урожайность : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / Л.И. Поликарпова. – Мичуринск, 1971. – 16 с.

5. Панова, З.М. Применение удобрений на землянике в ЦЧР : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / З.М. Панова. – Мичуринск, 1975. – 16 с.

6. Брюхина, С.А. Сортовая адаптивность земляники в условиях ЦЧР : автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / С.А. Брюхина. – Мичуринск, 2003. – 16 с.

7. Овсянников, А.С. Изучение фотосинтетической деятельности новых сортов яблони и их исходных форм в связи с селекцией на высокую продуктивность / А.С. Овсянников // Arch. Fur Gartenbau. В. 31. Н.1, 1983.

Dynamics of Photosynthetic Activity and Productivity of Different Kinds of Wild Strawberries

E.N. Anikieva, N.I. Fedoryaka, A.A. Anikiev

Michurinsk State Agricultural University, Michurinsk

Key words and phrases: spectrums of fluorescence, chlorophyll, photosynthesis, absorbing spectrums, concentration, efficiency, productivity, vegetation period.

Abstract: The research into dynamics of chlorophyll accumulation in the leaves of different kinds of wild strawberries according to comparative intensity of peaks in spectrums of leaves fluorescence produced in different vegetation periods has been carried out. The interrelation between rate of chlorophyll concentration accretion and productivity of different kinds wild strawberry is established.

© Э.Н. Аникьева, Н.И. Федоряка, А.А. Аникьев, 2007