

**ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ****ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЛИСТЬЕВ АБРИКОСА В УСЛОВИЯХ РАЗЛИЧНОЙ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ОБЕЗВОЖИВАНИЯ**

*Ю. В. ИВАЩЕНКО*, кандидат биологических наук,  
*В. М. ГОРИНА*, кандидат сельскохозяйственных наук  
Никитский ботанический сад – Национальный научный центр.

Распространение и агротехника высокоурожайных крупноплодных сортов абрикоса в значительной степени ограничивается влиянием засушливых условий. И хотя абрикос относят к засухоустойчивым культурам, однако, по некоторым данным [9], его корневая система в большинстве случаев залегает поверхностно, что усугубляет влияние стрессовой нагрузки на листовой аппарат в периоды летнего напряжения метеофакторов. Кроме того, листовой аппарат различных сортов абрикоса проявляет неодинаковую способность к обезвоживанию и поэтому выделяется группа со стабильно высокой водоудерживающей способностью, изначально высокой, но снижающейся в течение вегетации, а также группа со слабыми водоудерживающими характеристиками. Очевидно, что существует ряд вопросов засухоустойчивости, в том числе и методического характера, возникающих при отборе перспективных сортов абрикоса на основе свойств листового аппарата. В связи с этим, наряду с уже известными методами прямой оценки засухоустойчивости применяются более современные принципы оценки состояния фотосинтетического аппарата на основе показателей фотоиндукционной кривой флуоресценции листьев [2,4,7]. Однако они ещё редко применяются для диагностических целей на многолетних культурах, что даёт основание для более детального их изучения на такой перспективной культуре как абрикос.

Известно [5], что снижение фотосинтетической активности тканей в значительной степени зависит от их оводненности, и проявляется в подавлении интенсивности процессов на наиболее уязвимом участке передачи энергии к реакционным центрам.

В настоящее время считается установленным, что одной из лимитирующих функций фотосинтеза является наличие в реакционном центре фотосистемы 2 компонентов, способных быстро восстанавливать первичный акцептор электронов в электронно-транспортной цепи [8]. Чем больше таких компонентов или комплексов, тем продуктивнее функционирует система (в нашем случае – лист), а зондировать это позволяет измерение интенсивности флуоресценции по показателям и параметрам кривой индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ). Применение этих характеристик позволяет в дальнейшем рассматривать реакцию фотосинтетического аппарата сортов абрикоса не только на дефицит влаги, но и учитывать их принадлежность к различным эколого-географическим группам и экотипам.

Исходя из этого, цель работы заключалась в выявлении особенностей водоудерживающих характеристик листового аппарата различных сортов абрикоса на основе измерения эффективности первичных фотосинтетических процессов преобразования световой энергии по показателям кривой ИФХ.

**Материалы и методы**

Многолетние растения абрикоса обыкновенного (*Armeniaca vulgaris* Lam.) произрастали в одинаковых климатических, почвенных и агротехнических условиях на коллекционном участке НБС-ННЦ (Ялта). В качестве модельных сортов были привлечены два перспективных сорта: Олимп и Красный Крым. Сорт Олимп характеризуется крупными привлекательными плодами, высокой урожайностью, средней зимостойкостью и удовлетворительной устойчивостью к болезням. Сорт Красный Крым отличается повышенной зимостойкостью цветковых почек, высокой урожайностью, крупными плодами и относительной устойчивостью к монилиозу и клястероспориозу. Эти два сорта сочетают в своём происхождении черты европейской, среднеазиатской и ирано-кавказской экологогеографических групп, что повышает интерес к изучению их засухоустойчивости.

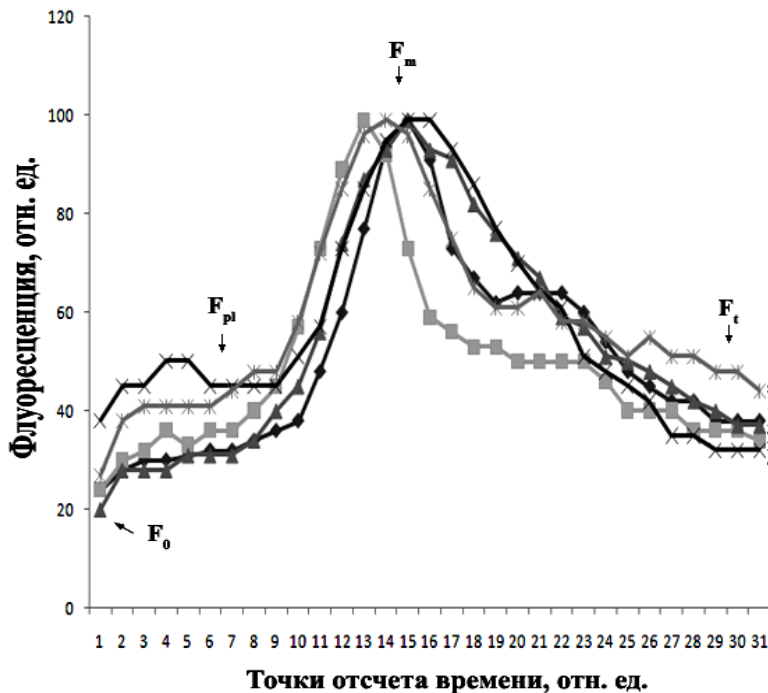


Рис. 1. Изменение кинетики ИФХ у листьев абрикоса сорта Олимп в условиях различной продолжительности обезвоживания; контроль, до обезвоживания (1); обезвоживание – 4 часа (2); 8 часов (3); 24 часа (4); 48 часов (5). Показатели пиков ИФХ в тексте.

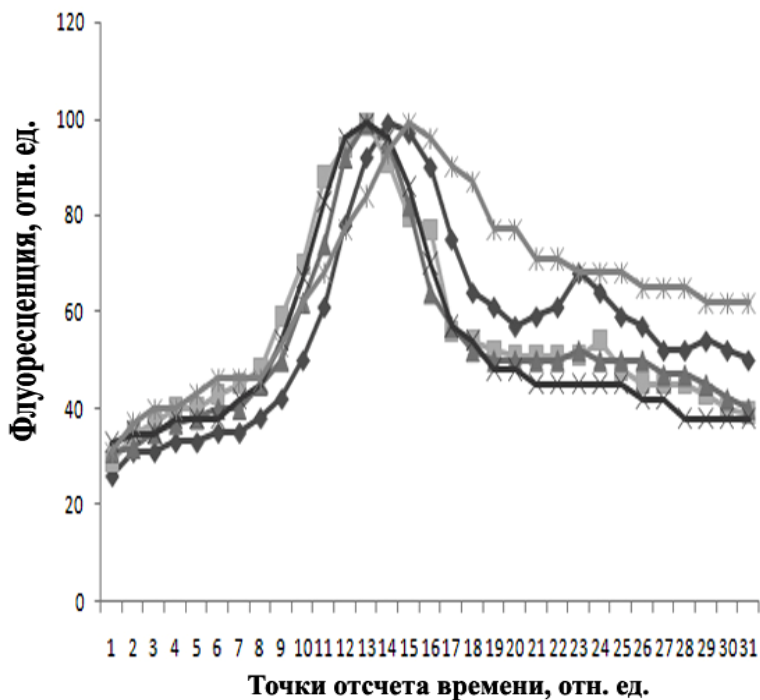


Рис. 2. Изменение кинетики ИФХ у листьев абрикоса сорта Красный Крым в условиях различной продолжительности обезвоживания; контроль, до обезвоживания (1); обезвоживание – 4 часа (2); 8 часов (3); 24 часа (4); 48 часов (5).

Для измерений использовали листья, расположенные на наиболее распространённых у этой культуры однолетних смешанных веточках, как правило, в наиболее стабильной, средней части побега (10-14 лист от основания побега).

Оценку водоудерживающих свойств листового аппарата производили в лабораторных условиях гравиметрическим методом [3], предварительно обводнив весь материал до 100% влажности. Последующие измерения производили в процессе спонтанного обезвоживания тканей дискретно, через 4, 8, 24, 48 ч. Синхронно измеряли тургесцентность тканей по относительным показателям портативного тургоромера («Тургоромер - 1»), а также флуоресценцию интактных листьев с помощью прибора ИФХ – I (разработка центра микро-электроники, института кибернетики НАНУ). На основе программы «Флора» прибор позволял регистрировать несколько уровней фотоиндукционной кривой ИФХ, которые детально описаны в ряде работ [4,6,8]. Следует отметить, что в задачу работы не входил анализ истинного значения уровней  $F_0$ ,  $F_{pl}$ ,  $F_m$  и  $F_t$ , поэтому их обозначение приводится в соответствии с «пиками», полученными при регистрации фотоиндукционной кривой (рис. 1; 31 точка). Условия регистрации кривой и обозначение «пиков» интенсивности флуоресценции – общеприняты. Для диагностических целей использовали их соотношение, а исходное значение компонентов определяли частично из показателей флуориметра и на основании кинетики фотоиндукционной кривой. Устойчивость к обезвоживанию определяли по снижению оводнённости тканей в сравнении с изначальным содержанием влаги в листе. Повторность опытов флуориметрического анализа 6-8-кратная, для показателей потери влаги и снижения тургесцентности приведены средние значения 10-ти измерений.

### Результаты и обсуждение

Изменение уровня  $F_{pl}$  кривой ИФХ соответствует, как правило, нарушению передачи поглощённой световой энергии к реакционным центрам фотосистем, а увеличение параметра  $(F_{pl} - F_o) / \Delta F$ , где  $\Delta F$  вычисляют как разницу между значениями уровней  $F_m$  и  $F_t$ , и связывают с нарастанием относительного количества комплексов, не участвующих в этих процессах [6]. Известно, что соотношение этих параметров является показателем уровня репарационных процессов, происходящих на уровне фотосинтетического аппарата, и определяет долю комплексов, стабильно участвующих в ассимиляционных процессах листового аппарата растений. Что касается параметра  $(F_m - F_o) / F_m$ , то его изменение позволяет диагностировать состояние комплексов, участвующих в поглощении энергии на уровне светособирающих антенн, а  $(F_m - F_t) / F_t$  – соотношении комплексов, которые определяют эффективность темновых процессов фотосинтеза.

Следует отметить, что на рис. 1,2 изображены кривые ИФХ, нормированные по максимальному уровню свечения  $F_m$ , что позволяет детально анализировать относительно него динамику других уровней. Непродолжительное обезвоживание (4-8 часов) на обоих сортах абрикоса приводит к изменениям кинетики кривой ИФХ. У сорта Олимп эти изменения уровня ИФХ проходят в пределах кинетики кривой до обезвоживания, а у сорта Красный Крым отмечено уменьшение уровней  $F_o$ ,  $F_m$  и  $F_t$ , которое статистически отображено в динамике показателей табл. 1. У сорта Олимп в течение непродолжительного обезвоживания (4-8 часов) значение показателей  $F_o$ ,  $F_{pl}$  и  $F_t$  относительно максимального уровня  $F_m$  не существенны. И хотя потери влаги в этот период уже составляют 14-23 % (табл. 2), и перманентно нарастают показатели тургесцентности тканей по сравнению с периодом до обезвоживания, показатели ИФХ листа за этот промежуток времени остаются более консервативными. Данный факт может свидетельствовать о том, что при непродолжительном обезвоживании у листьев сорта Олимп водоудерживающие силы задействованы слабо и существенной поддержки со стороны процессов фотосинтеза еще не требуется.

Таблица 1

#### Изменение параметров кривой ИФХ листьев абрикоса при различной продолжительности обезвоживания

Вариант обезвоживания	Сорта и показатели ИФХ, отн. ед.							
	Олимп				Красный Крым			
	$F_m$	$\frac{F_m - F_o}{F_m}$	$\frac{F_m - F_t}{F_m}$	$\frac{F_{pl} - F_o}{\Delta F}$	$F_m$	$\frac{F_m - F_o}{F_m}$	$\frac{F_m - F_t}{F_m}$	$\frac{F_{pl} - F_o}{\Delta F}$
контроль	33	76	59	0,24	40	75	53	0,15
4 ч	29	75	60	0,19	35	43	56	0,21
8 ч	34	75	61	0,17	38	73	59	0,29
24 ч	29	66	66	0,15	29	59	59	0,20
48 ч	29	71	56	0,43	34	74	22	0,75
НСР 0,5	8	3	5	0,23	5	8	13	0,03

У листьев сорта Красный Крым за аналогичный период непродолжительного обезвоживания (табл. 2, А) потери влаги и изменения тургесцентности происходили на одном и том же уровне, что и у сорта Олимп, но в кинетике кривой ИФХ это всё же отразилось в преимущественном нарастании уровня  $F_{pl}$ , по сравнению с остальными характеристиками уровней.

Таблица 2

#### Процент потерь влаги листьями (А) и снижение тургесцентности тканей (В) у абрикоса в условиях различной продолжительности обезвоживания

Вариант обезвоживания	Сорт Олимп		Сорт Красный Крым	
	Показатель, %			
	А	В	А	В
4 ч	14	14	8	8
8 ч	23	14	20	15
24 ч	36	29	40	31
48 ч	50	43	60	39

Примечание: материал эксперимента состоял из 6-8 биологических повторностей

Вероятно в период непродолжительного обезвоживания у листьев сорта Красный Крым ещё существенно не затрагиваются процессы поддержания водоудерживающих сил, но ощутимо влияние потерь влаги на состояние эффективности прохождения первичных реакций фотосинтеза.

В соответствии с данными литературы [1,5], обезвоживание тканей приводит к угнетению фотосинтеза и ассимиляционных процессов, что усугубляет водный режим растений и ослабляет их водоудерживающую способность. Когда потери влаги в течение 24 ч достигают более 35%, по сравнению с контролем, кинетические характеристики ИФХ у обоих исследуемых сортов развиваются аналогично. В этот период заметно ухудшается эффективность передачи поглощённой световой энергии, что проявляется в виде повышения уровня «плато» на участке кривой ИФХ от  $F_0$  до  $F_{p1}$ . Увеличение водоотдачи сказывается в смещении уровня  $F_t$ , по сравнению с контролем, свидетельствующее о более благоприятных тенденциях в осуществлении процессов темного этапа фотосинтеза. Таким образом, хотя потери влаги листом за период суточного обезвоживания (24 ч) для обоих сортов еще не являются стрессовыми, однако уже зафиксировано проявление адаптационных процессов в начальных стадиях передачи энергии между фотосистемами листа. По данным табл. 1, существенные изменения при потере влаги листьями сорта Олимп затрагивают лишь положение уровня  $F_0$ . Его значение увеличилось по сравнению с уровнем до обезвоживания на 14-18%, но с учётом неизменности других уровней кривой ИФХ состояние первичных процессов фотосинтеза остаётся стабильным, и не отражается на снижении общей активности фотосинтетического аппарата. Большая часть структур, обеспечивающих протекание фотосинтеза, при нарастающем обезвоживании у сорта Олимп, функционирует в пределах близких к оптимальным, то есть контрольным. Наличие повышения «плато» уровня  $F_{p1}$  на кривой (рис. 1, кривая 4) ИФХ вероятно свидетельствует о задействовании приспособительных механизмов в виде перераспределения фотосинтетической активности в сторону более лабильных структур фотосистемы 1. Возможно также, что участие фотосинтетических структур листового аппарата сорта Олимп в реперационных процессах, происходящих при нарастании обезвоживания, осуществляется достаточно быстро и эффективно в сравнении с листьями сорта Красный Крым. И хотя потери влаги тканями и снижение тургесцентности этого сорта за период 24-часового обезвоживания происходят примерно на одном уровне с сортом Олимп (40 и соответственно 31%), но превалирующее увеличение параметра  $(F_{p1} - F_0) / \Delta F$  в это время все же свидетельствует о приспособительном сдвиге, происходящем в ассимиляционном аппарате в сторону накопления фотосинтетически неактивных комплексов.

Более существенное обезвоживание (48 ч) приводит к увеличению стрессовой нагрузки на фотосинтетические структуры листа. Реакция фотосинтетического аппарата сорта Олимп при этом проявляется в виде подъёма «плато»  $F_0 - F_{p1}$  и соответствующим повышением среднего значения параметра  $(F_{p1} - F_0) / \Delta F$  в 1,8 раза. по сравнению с контролем. Однако, из-за сильного колебания значений указанного параметра эти различия нивелируются и соответственно фотосинтетический аппарат сорта Олимп реагирует на снижение оводнённости листьев (50%) и тургесцентности (43%) более широким разнообразием приспособительных механизмов, затрагивающих работу комплексов, поглощающих и транспортирующих световую энергию. У сорта Красный Крым при более продолжительном периоде обезвоживания в кинетике кривой ИФХ также зафиксирован подъём «плато»  $F_0 - F_{p1}$  и значительное повышение уровня  $F_t$  по сравнению с контролем и его значением в варианте с 24-часовым обезвоживанием. Соответственно увеличилось соотношение параметров  $(F_{p1} - F_0) / \Delta F$  в 5 раз и  $(F_m - F_t) / F_m$  - в 2,4 раза. по сравнению с контролем. Реакция фотосинтетического аппарата сорта Красный Крым в этот период обезвоживания заключается в подавлении функций, способствующих поддержанию стабильности фотосинтеза и накоплению комплексов, пребывающих в неактивном состоянии (увеличение в 5 раз). Вероятно, образование этих комплексов отражается на дальнейшем подавлении

темновых реакций (увеличение в 2,4 раза). Следствием снижения общей фотосинтетической активности может являться и ослабление водоудерживающих сил, в результате чего у сорта Красный Крым увеличилась водоотдача листьями на 10% сильнее, чем у сорта Олимп.

Направление ответных реакций на обезвоживание у исследуемых сортов абрикоса Олимп и Красный Крым заключается в поддержании фотосинтетических процессов, но с использованием различных механизмов. По-видимому, у сорта Олимп, обладающего высоким потенциалом засухоустойчивости (9) и стоящему по своим биологическим особенностям ближе к сортам, относящимся по происхождению к ирано–кавказской группе, большей части ассимиляционного аппарата присуща функциональная активность, которая и в стрессовых условиях обезвоживания поддерживается на высоком уровне.

В отличие от этого, ассимиляционный аппарат у сорта Красный Крым, приближающегося по биологическим характеристикам к сортам, занимающим по своему происхождению промежуточное положение между европейской и среднеазиатской группами, в период экстремального обезвоживания противостоит ему не преобладанием количества фотосинтетически активных листьев, а включением репарационных процессов, которые способствуют сохранению функциональности ассимиляционного аппарата, но при этом снижается водоудерживающая способность листьев.

#### Выводы

Использование в качестве информационных показателей кинетики и параметров кривой ИФХ позволяет расширить представление о механизмах поддержания и сохранения водоудерживающей способности и продолжить разработку объективного способа диагностики засухоустойчивости абрикоса, основанного на процессах фотосинтетической активности листового аппарата.

#### Список литературы

1. Барабаш О. И., Китаев О. И., Дубровский В. И. Оцінка посухо- та жаростійкості однорічних сорто – підщепних комбіновань яблуні за функціональним станом їх листового апарату // Садівництво: між. тематич. наук. зб. – К.: Нора-Прінт. – 2000. – Вып. 51. – С. 246-251.
2. Бухов Н. Г. Применение измерений кинетики фотоиндуцированных изменений флуоресценции хлорофилла в физиологии растений // Спектроскопические методы исследования в физиологии и биохимии. – Л.: Наука, 1987. – С. 29-33.
3. Еремеев Г. Н. Лабораторно – полевой метод оценки засухоустойчивости плодовых и других растений и результаты его применения // Труды Никитского ботанического сада. – 1964. – Т. 37. – С. 472-489
4. Карапетян Н. В., Бухов Н. Г. Переменная флуоресценция хлорофилла как показатель физио-логического состояния растений // Физиология растений. – 1986. – Т. 33. – Вып. 5. – С. 1013-1026.
5. Корнеев Д. Ю., Стасик О. О., Соколовская О. Г. Особенности индукции флуоресценции хлорофилла листьев пшеницы в условиях засухи // Физиология и биохимия культурных растений. – 1998. – Вып. 30. – №3. – С. 170-174.
6. Корнеев Д. Ю. Гетерогенность акценторной стороны фотосистемы // Физиология и биохимия культурных растений. – 2000. – Т. 32. – С. 96-105.
7. Кукушкин А. К., Тихонов А. Н. Лекции по биофизике фотосинтеза растений. – М.: Изд-во МГУ, 1988. – 320 с.
8. Рубин А. Б., Венедиктов П. С., Кренделёва Т. Э., Пашенко В. З. Регуляция первичных стадий фотосинтеза при изменениях физиологического состояния растений // Фотосинтез и продукционный процесс / Под ред. Ничипорович А. А. – М.: Наука, 1988. – С. 29-39.
9. Смыков В. К. Абрикос. – М.: Агропромиздат, 1989. – 240 с.

*Рекомендовано к печати д.б.н. Шоферистовым Е.П.*