

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЛИСТЬЕВ ВИНОГРАДА В УСЛОВИЯХ РАЗНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ

ШТИРБУ А.В.¹, ДЕРЕНДОВСКАЯ А.И.², КИТАЕВ О.И.³, СЕКРИЕРУ С.А.²,
ГРИБКОВА А.⁴

¹Национальный Научный Центр «Институт виноградарства и виноделия им. В.Е. Таирова»
(г. Одесса, Украина)

²Государственный аграрный университет Молдовы (г. Кишинев, Молдова)

³Институт садоводства (г. Киев, Украина)

⁴Научно-практический институт садоводства, виноградарства и пищевых технологий

Abstract. The particularities of the functional activity of the leaves of grape plants (*Vitis vinifera* L.) depending on the lighting conditions were carried out. It is shown, that the grape plants during phylogeny, growing in forest communities, characterized by high adaptability to different lighting conditions. In low light leaves is intensified biosynthesis of plastid pigments, especially included in the light-harvesting complex that promotes the capture of photons scattered light and intensity of the photosynthetic apparatus.

Key words: grape plants, low-lighting leaves, lighting leaves, chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoids, fluorescence

ВВЕДЕНИЕ

При размещении листовой поверхности кустов на вертикальной одноплоскостной шпалере и размещении рядов в направлении восток-запад, создается неоднородность условий освещения листьев, связанная с суточным вращением Земли вокруг своей оси, что приводит к изменению параметров их фотосинтетической деятельности (Штирбу, 2012, Дерендовская, Штирбу, 2013) и др..

Для изучения адаптивных изменений в пластидах листьев используются современные спектрально-оптические методы, в т.ч. индукция флуоресценции хлорофилла (ИФХ). О.И. Китаевым (1985) установлено, что у плодовых растений при низкой освещенности листьев увеличивается содержание пластидных пигментов, возрастает интенсивность флуоресценции хлорофилла, а в ряде случаев обнаруживается медленная волна флуоресценции, свидетельствующая о характерных изменениях, происходящих не только в пигментном комплексе, но и в темновой фазе фотосинтеза.

В связи с этим, целью исследований явилось изучить особенности функциональной активности листьев у растений винограда и их адаптивных изменений к различным условиям интенсивности освещения. Анализ данных по накоплению в листьях пластидных пигментов, а также параметров кривых ИФХ, позволяет получить информацию о первичных процессах фотосинтеза, связанных с работой фотосистемы II (ФС-2).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на столовых сортах винограда Summer Muscat и Italia, привитых на подвой 44-53М, в период 2009-10 гг. Виноградные насаждения заложены в 2006 г. Схема посадки 3x1,5 м, форма кустов – веерная односторонняя. Ведение прироста кустов - на вертикальной одноплоскостной шпалере. Экспозиция склона – юго-западная. Размещение рядов восток-запад.

Определение интенсивности освещения северной и южной сторон шпалерных рядов проводили с помощью люксметра. В опыте использовали одновозрастные листья, расположенные в средней части побега (8-12-й лист от основания), в одном ярусе, как с северной, так и южной стороны шпалерных рядов (рис. 1).



Рис.1. Расположение световых и теневых листьев в кроне у растений винограда при шпалерно-рядовой посадке. Направление рядов восток-запад.

В фазу цветения в световых и теневых листьях определяли содержание пластидных пигментов (хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов) на спектрофотометре. Концентрацию пигментов рассчитывали по формуле Винтерманс, Де Мотс (Степанов, Недранко, 1988), выражали в мг/дм² листовой поверхности. Рассчитывали индексы хлорофиллов (хл. *a* / хл. *b*) и пигментов (хл. *a* + *b* / карот.). Регистрацию флуоресценции хлорофилла листьев проводили с помощью однолучевого хронофлуорометра «Флоратест» (при 3-х минутном режиме), который позволяет определить фоновый (F₀), «плато» (F_{pl}), максимальный (F_p) и стационарный (F_t) уровни ИФХ листьев (Байрак и др., 2008; Брайон и др., 2000; Романов и др., 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

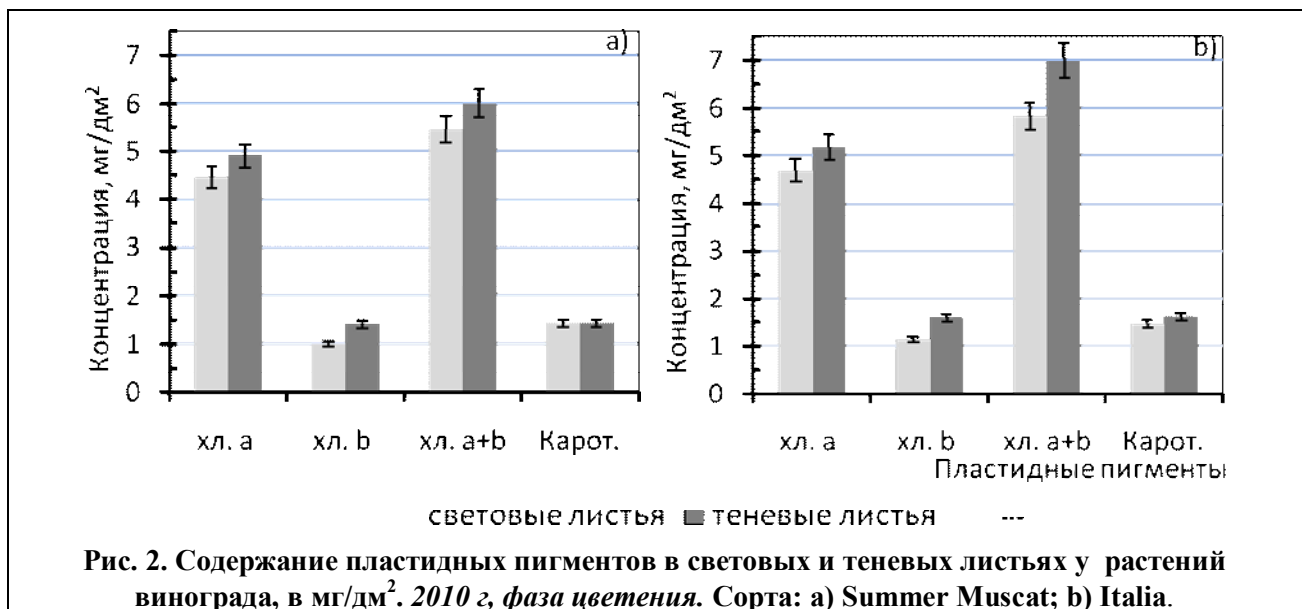
Установлено, что при выращивании растений винограда на вертикальной одноплоскостной шпалере и размещении рядов в направлении восток-запад, интенсивность освещения листьев с южной стороны варьирует от 40 до 75 тыс. лк., в зависимости от состояния облачности. В то же время, с северной – теневой стороны, интенсивность солнечной радиации снижается до 10 раз (4-12 тыс. лк.).

А.Г. Амирджановым (1980) показано, что у растений винограда, при их выращивании на вертикальной одноплоскостной шпалере, доля затененных листьев на кустах в среднем составляет 30-50 % от общей площади. В условиях летнего периода на широте Крыма освещенность листьев со световой стороны куста достигает 60 тыс. лк., с затененной – значительно ниже (3-4 тыс. лк.); внутри кроны освещенность не превышает 400 лк.

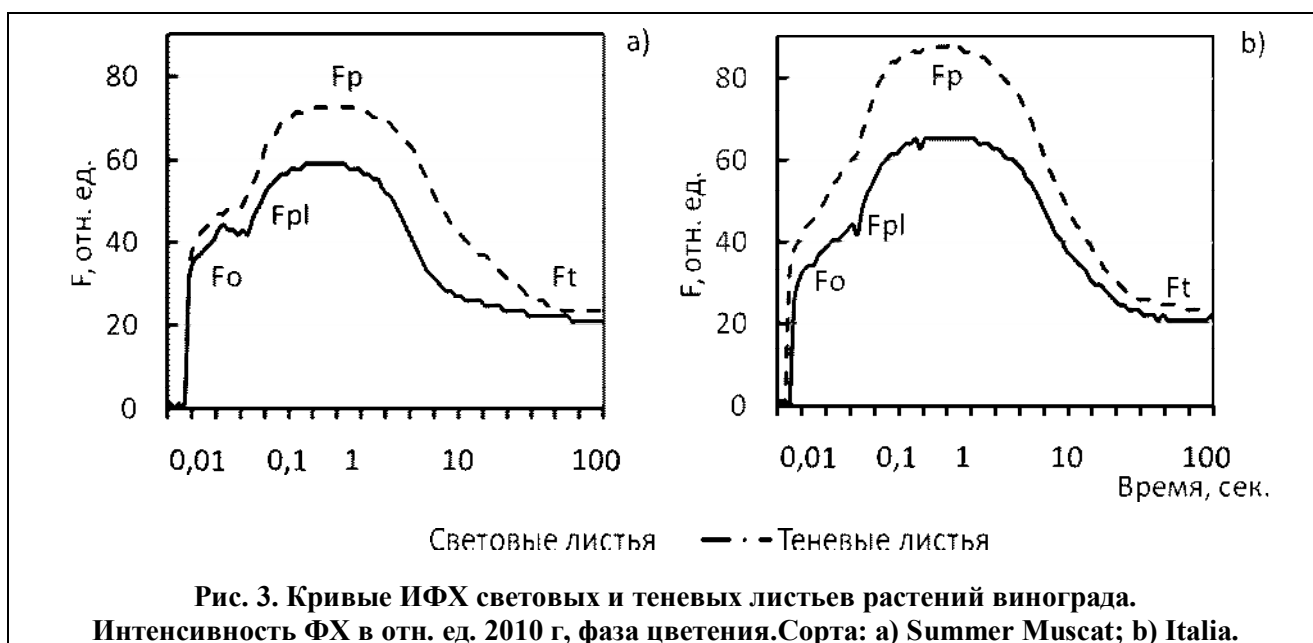
Проведенный нами анализ накопления в листьях пластидных пигментов показал значительные изменения в их концентрации, в зависимости от продолжительности и интенсивности солнечного освещения. Так, у сортов Summer Muscat и Italia содержание хлорофилла *a* в световых листьях составляет 4,46 и 4,70 мг/дм², хлорофилла *b* – 1,01 и 1,13 мг/дм², суммы хлорофиллов (*a*+*b*) – 5,75 и 5,83 мг/дм², соответственно. В то же время, при затенении листьев, у исследуемых сортов происходит увеличение содержания хлорофилла *a* (в 1,1 раза), *b* (в 1,4 раза), и их суммы в 1,1-1,2 раза (рис. 2, *a*, *b*). Индекс хлорофиллов (хл. *a*/хл. *b*) теневых листьев снижается в 1,3 раза, в основном за счет роста уровня хлорофилла *b*.

Содержание каротиноидов в световых листьях у исследуемых сортов винограда составляет 1,43-1,46, в теневых – 1,43-1,61 мг/дм². При относительно стабильном уровне каротиноидов, за счет уменьшения концентрации хлорофиллов, в световых листьях происходит снижение индекса пигментов (хл. *a*+*b*/карот.). Увеличение доли каротиноидов в общей сумме пластидных пигментов, по-видимому, связано с их фотопротекторной функцией, проявляющейся в условиях интенсивного освещения листьев.

Метод индукции флуоресценции хлорофилла позволил выявить функциональные различия в активности ФСА листьев, в зависимости от условий их освещения. Так, у исследуемых сортов винограда «фоновый» уровень (F_0) флуоресценции хлорофилла (ФХ) световых листьев составляет 28,6 (Summer Muscat) и 26,9 отн. ед. (Italia) (рис.3, a, b).



В теневых листьях наблюдается рост уровня F_0 в 1,1-1,2 раза, что, по-видимому, связано с повышенным содержанием хлорофилла в листьях.



По данным Д.Ю. Корнеева (2002) «фоновый» уровень ФХ, излучаемый комплексами ФС-2 с «открытыми» реакционными центрами, у которых Q-a находится в окисленном состоянии, зависит от потерь энергии возбуждения при ее миграции по пигментной матрице свето-собирающего комплекса (ССК). В листьях с повышенным содержанием хлорофилла возрастает и «фоновый» уровень ФХ. Поэтому, на основе измерений F_0 производят оценку концентрации хлорофилла в различных фотосинтезирующих организмах.

На участке кривой F_0 - F_{pl} происходит повышение квантового выхода ФХ обусловленное восстановлением Q-a в комплексах ФС-2, которые не способны осуществлять

электронный транспорт между Q-a и Q-b, так называемых Q_b-невосстанавливающих ФС-2. Эти комплексы не связаны функционально с пулом переносчиков электронов, поэтому фотоиндуцированное окисление Q-a в них происходит быстрее, чем в Q-b восстанавливающих ФС-2 и представляет собой реакцию первого порядка (Корнеев, 2002).

Установлено, что квантовый выход ФХ на участке Fo-Fp1 увеличивается в 1,4-1,5 раза (Summer Muscat) и 1,6-1,7 (Italia) и составляет в световых листьях 42,4 и 43,8 отн. ед., соответственно. Следует отметить, что в теневых листьях, по сравнению со световыми, уровень «плато» Fp1 повышается в 1,2 раза (51,7-53,0 отн. ед.), независимо от биологических особенностей сортов винограда.

На участке кривой Fp1-Fp происходит сигмоидальное увеличение интенсивности ФХ, которое вызвано постепенным восстановлением компонентов электрон-транспортной цепи. В результате отсутствия оттока электронов к пулу подвижных переносчиков происходит окисление Q-a в Q-b восстанавливающих ФС-2, сопровождающееся повышением квантового выхода ФХ. Если Q-a всех комплексов ФС-2 восстановлены, тогда флуоресценция достигает максимального уровня (Корнеев, 2002).

В стадии Fp1-Fp квантовый выход ФХ световых и теневых листьев увеличивается у исследуемых сортов в 1,4-1,6 раза. В световых листьях максимальное значение ФХ (Fp) составляет 57,1 (Summer Muscat) и 65,3 отн. ед. (Italia). В теневых листьях, по сравнению со световыми, показатель Fp возрастает в 1,2 раза.

Изменение интенсивности ФХ от максимального уровня Fp до стационарного значения Ft характерно для медленной индукции флуоресценции хлорофилла (МИФ). Кинетика медленной фазы ИФХ зависит как от окислительно-восстановительного состояния Q-a (фотохимическое тушение), так и от уровня тепловой диссипации (нефотохимическое тушение). В рамках медленной индукции флуоресценции хлорофилла (МИФ), нами проанализирован стационарный уровень флуоресценции (Ft), который характеризуется динамическим состоянием между процессами вызывающими как увеличение ФХ, так и ее снижение. Установлено, что на участке кривой ИФХ Fp-Ft квантовый выход ФХ снижается у сорта Summer Muscat в 2,9-3,2 раза, у Italia в 3,2-3,5 раза, в зависимости от условий освещения листьев. В световых листьях показатель Ft составляет 20,9 отн. ед., в теневых листьях возрастает в 1,1 раза.

Наблюдаемая тенденция увеличения параметров ИФХ в теневых листьях, по сравнению со световыми, по-видимому, связана с возрастанием концентрации хл. *a*. Так, по данным О.И. Китаева (1985) в условиях, характеризующихся малым приходом солнечной радиации, биосинтез зеленых пигментов в листьях плодовых растений усиливается. Одновременно в этих же листьях наблюдался повышенный уровень ФХ, который нельзя объяснить только изменением содержания пластидных пигментов. Автор полагает, что недостаток освещенности приводит к изменению плотности реакционных центров на единицу площади листа и возрастанию доли светособирающих и антенных форм хлорофилла. Следствием этого и является увеличение интенсивности ФХ при насыщающих интенсивностях возбуждающего света.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Функциональная активность листьев у растений винограда (*Vitis vinifera* L.), при их выращивании на вертикальной одноплоскостной шпалере, изменяется в зависимости от условий освещенности, варьирующих в течение дня. Неодинаковые условия освещения кустов, связанные с суточным вращением Земли вокруг своей оси, приводят к изменению в листьях структуры фотосинтетического аппарата и функциональным его пере-стройкам. При затенении в листьях происходит увеличение содержания пластидных пигментов - хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов; снижение индекса хлорофиллов (хл. *a*/хл. *b*) и увеличение индекса пигментов (хл. *a+b*/карот.). Использование метода индукции флуоресценции хлорофилла позволило выявить функциональные различия в активности ФСА листьев, в зависимости от условий их освещения. Показано, что в теневых листьях, по сравнению со световыми, наблюдается тенденция увеличения параметров индукции флуоресценции хлорофилла.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. АМИРДЖАНОВ, А.Г. Солнечная радиация и продуктивность виноградника. Ленинград: Гидрометеиздат, 1980. 207 с.
2. БАЙРАК, Н.В., ЗУЗА, В.А., ПОГРОМСКАЯ, Я.А. Применение метода индукции флуоресценции хлорофилла для изучения неоднородности системы фотосинтеза растений. В: Вісник Харківського національного університету. Серія: біологія. 2008, вип. 7, № 814, с. 181-186.
3. БРАЙОН, О.В., КОРНЕЄВ, Д.Ю., СНЕГУР, О.О., КИТАЄВ, О.І. Інструментальне вивчення фотосинтетичного апарату за допомогою індукції флюоресценції хлорофілу: метод. вказівки для студ. біологічного факультету. Київ, 2000. 15 с.
4. ДЕРЕНДОВСКАЯ, А.И., ШТИРБУ, А.В. Физиологические особенности привитых растений винограда. Saarbrücken, 2013. 140 с.
5. КИТАЕВ, О.И. Флуоресцентные микроспектральные исследования физиологических особенностей плодовых и ягодных растений в связи с их зимостойкостью: дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1985. 155 с.
6. КОРНЕЕВ, Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. Киев: Альтерпрес, 2002. 188 с.
7. РОМАНОВ, В.А., ГАЛЕЛЮКА, И.Б., САРАХАН, Е.В. Портативный флуорометр Флоратест и особенности его применения. In: Sensor Electronics and Microsystem Technologies. 2010, vol. 1(7), pp. 39-44.
8. СТЕПАНОВ, К.И., НЕДРАНКО, Л.В. Физиология и биохимия растений: метод. указ. по определению элементов фотосинтетической продуктивности растений. Кишинев, 1988, 36с.
9. ШТИРБУ, А. Особенности функциональной активности листьев у растений винограда (*Vitis vinifera* L.) в зависимости от условий освещения. В: Садівництво, 2012, № 66, с. 274-285.