

## ИЗУЧЕНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ЛИСТЬЕВ У РАСТЕНИЙ АБРИКОСА И ПЕРСИКА В ПЕРИОД ОНТОГЕНЕЗА

*Георгий ШИШКАНУ, Нина ТИТОВА*

*Институт генетики и физиологии растений АН Молдовы*

În lucrare sunt prezentate rezultatele studierii particularităților creșterii frunzelor și lăstarilor pe parcursul vegetației, acumulării pigmentilor, activității enzimelor-cheie ale metabolismului: peroxidaza și polifenoloxidaza, precum și a fluorescenței clorofilei în frunze la plantele de cais și piersic de diferită vârstă și diferite soiuri.

The results of the peculiarity of the leaf and shoot growth during vegetation period, pigment accumulation and metabolism key enzyme peroxidase and polyphenoloxidase activity and chlorophyll fluorescence in the apricot and peach trees of different varieties and different age are presented.

Характеризуя общую концепцию интеграции функций фотосинтеза и роста на уровне ткани, листа и растения в целом, определяющую роль в детерминации фотосинтеза А.Т.Мокронос [1] отводит морфогенетическим процессам. Рост и функциональные способности листа являются важнейшими факторами регуляции фотосинтеза, которые, в свою очередь, зависят от сбалансированности обменных процессов в растении.

При возделывании растений необходимо знать особенности заложения и сроки формирования в онтогенезе отдельных органов, а также их физиологические показатели, четко иллюстрирующие закономерную изменчивость физиолого-биохимических процессов на разных этапах органогенеза [2]. Такая информация очень важна в практике плодоводства для активного воздействия на растение в соответствии с этими этапами. С фазами развития растений согласуются интенсивность и направленность метаболических процессов, а также формирование активного фотосинтетического аппарата и динамические характеристики фотосинтеза.

Для понимания закономерностей роста и продукционного процесса представляет интерес исследование их взаимосвязи в процессе онтогенеза растительного организма в разные сроки вегетации. Нами предпринято изучение морфологических и физиологических характеристик листьев, а также роста побегов у растений абрикоса и персика разных сортов и разного возраста.

### **Материалы и методы**

Двух- и четырехлетние растения сортов абрикоса Костюженский, Краснощекий и Надежда, а также персика сортов Коллинс, Молдавский желтый и Редхейвен, выращивали в условиях лизиметров ИГФР АН Молдовы. С появлением листьев на ростовом побеге до завершения их формирования определяли их длину и ширину, а также их площадь, по методу И.Г.Фулги [3], число листьев на побеге, а также длину и диаметр побегов. Активность оксидоредуктаз пероксидазы и полифенолоксидазы в листьях и содержание ассимиляционных пигментов определяли спектрофотометрически [4]. Для анализа функционального состояния фотосинтетического аппарата использовали метод регистрации флуоресценции хлорофилла фотосистемы II с помощью портативного прибора PAM – 2100 (Walz, Германия). Биологическая повторность – 3, аналитическая – 4. Математическую обработку данных с применением критерия Стьюдента проводили по Б.А.Доспехову [5], результаты достоверны при  $P \leq 0,05$ .

### **Результаты и обсуждение**

В течение вегетации по мере появления листьев на ростовых побегах измеряли их длину и ширину – важнейшие морфологические признаки, отражающие, по мнению Н. Tsukaya [6], адаптацию растения к окружающей среде, а также длину и диаметр побегов. В таблице 1 приведены результаты таких замеров у растений абрикоса среднерослого сорта Костюженский разного возраста с интервалом 7 – 10 дней.

Из данных таблицы следует, что в течение 10 дней в середине мая происходило самое активное нарастание количества листьев на побеге: в среднем с 16 до 29 листьев у двухлетних и с 13 до 26 у четырехлетних растений. К концу мая верхние, средние и нижние листья на ростовом побеге имели наибольшую площадь в сравнении с площадью в другие сроки определения. В условиях жесточайшей атмосферной засухи в последние дни мая и на протяжении всего июня число листьев на побеге у молодых растений снижалось на 22 – 25 %, у четырехлетних – почти вдвое, ростовые побеги оголялись. Листья становились мельче, уменьшался их прирост в длину и ширину и снижались наиболее информативные признаки пластичности листа [2]. Соответственно изменялась и площадь листьев: к концу мая она достигала максимума у всех листьев по побегу, в засуху значительно снижалась, в особенности у верхних и нижних листьев.

Таблица 1

Динамика роста листьев на побеге и побегов у саженцев абрикоса сорта Костюженский разного возраста, 2007 г.

Вариант	Параметр	11.05	22.05	29.05	8.06	21.06	2.07	27.07
<b>Листья</b>	<b>Двухлетние растения</b>							
верхние	длина, см	4,0	4,5	5,2	6,5	5,7	5,0	5,0
	ширина, см	3,4	4,3	5,0	6,5		5,0	5,0
средние	длина	6,9	7,4	6,7	7,8	8,05	8,02	8,6
	ширина	6,6	7,4	7,6	7,5		7,5	7,8
нижние	длина	5,1	7,5	6,9	7,0	6,7	5,6	5,8
	ширина	4,1	5,8	6,9	6,7		5,6	5,7
<b>Число листьев</b>		16	29	37	36	27	30	32
Побеги	длина, см	35	63	86	85	74,5	82	80
	диаметр, мм		5,0	5,8	5,3	5,25	5,5	5,8
<b>Листья</b>	<b>Четырехлетние растения</b>							
верхние	длина, см	3,8	4,0	5,8	9,0		4,0	
	ширина, см	3,2	3,3	5,5	6,7			
средние	длина	7,8	8,5	9,4	9,0		6,1	
	ширина	6,7	7,6	8,4	7,9			
нижние	длина	5,5	7,6	6,4	7,5		5,2	
	ширина	4,5	5,5	6,5	5,2			
<b>Число листьев</b>		13	26	14	13			
Побеги	длина, см	18,2	42	27	27		70	68
	диаметр, мм		4,7	4,9	5,0		4,0	4,4

Листья в средней части прироста отличались от последних большими величинами длины, ширины и площади. У молодых растений происходило более позднее отмирание нижних листьев на побеге по сравнению с четырехлетними. Это наиболее свойственно молодым растениям абрикоса и может характеризовать их как более способных, по сравнению со взрослыми, к реализации жизненной стратегии в условиях сильной атмосферной засухи. В течение всего периода наблюдений двухлетние растения абрикоса сорта Костюженский, в отличие от четырехлетних, отличались наиболее активным ростом побегов в длину и ширину (табл. 1).

Динамика роста листьев и побегов четырехлетних растений абрикоса сильнорослого сорта Краснощекий и реакция на засуху в начале лета сходны с реакцией и динамикой среднерослого сорта Костюженский, однако абсолютные значения ростовых характеристик у сорта Краснощекий, как правило, выше.

Для сорта абрикоса Надежда, занимающего промежуточное положение между сильно- и среднерослым, характерны те же особенности онтогенеза листьев в верхней, средней и нижней части ростового побега, что и для других сортов: средние листья в течение периода вегетации отличались большими величинами длины, ширины и площади (рис. 1).

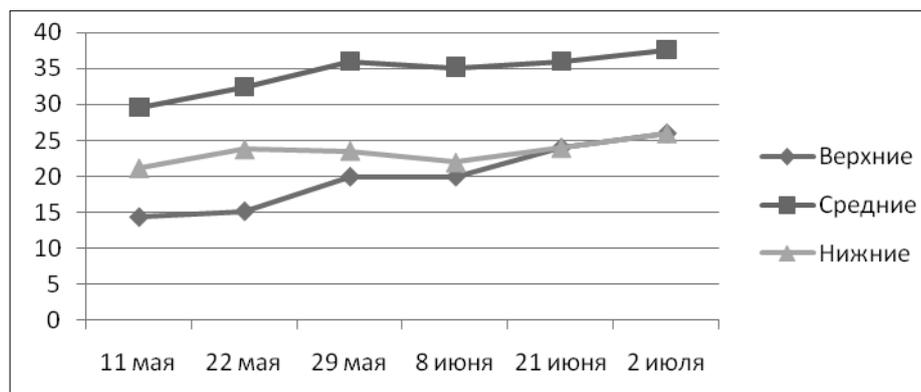


Рис.1. Динамика площади листьев в зависимости от расположения на ростовом побеге у растений абрикоса сорта Надежда (см²). 2007 г.

Площадь средних листьев на ростовом побеге у всех сортов и растений абрикоса разного возраста была максимальной, у нижних – меньше на 20–25% , у верхних – почти вдвое.

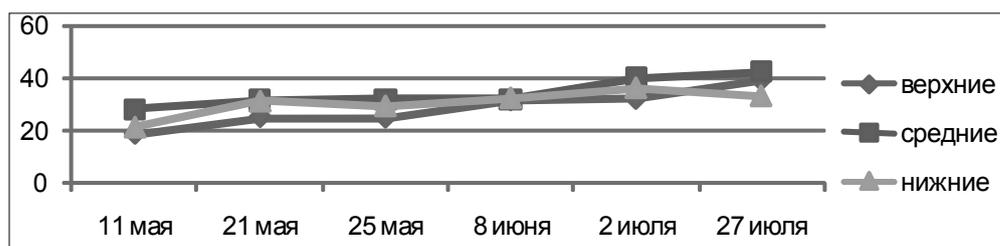
Рост побегов в длину и в диаметре у сортов Краснощекий и Надежда, как и у сорта Костюженский, наиболее активный в мае, во время засухи в июне наблюдался спад в росте побегов и только в конце июля побеги восстанавливали ростовые функции. Мониторинг роста побегов является весьма инфор-

мативным, поскольку длина побегов и в особенности их диаметр коррелируют, по данным литературы [7], с фотосинтетической продуктивностью растений.

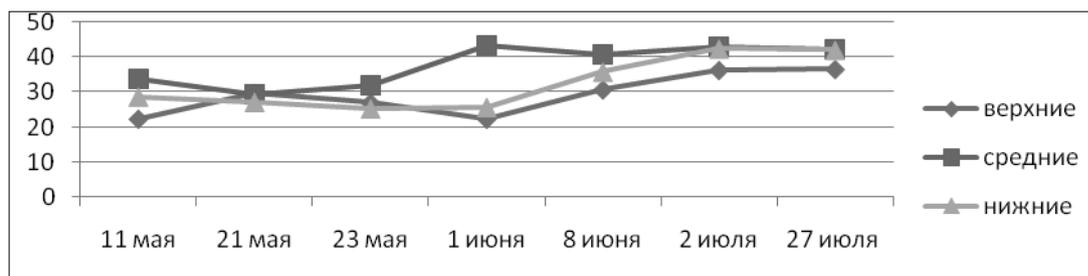
Динамика роста листьев у персика сходна с динамикой у абрикоса, однако в период засухи спад ростовой активности у персика был менее выражен. Листовые параметры в засушливый период оставались, как правило, на одном уровне и только в июле усилился рост листьев в длину, в особенности в верхней части побега. Обращает на себя внимание тот факт, что мощные четырехлетние растения персика сорта Коллинс отличались более интенсивными ростовыми процессами в начале вегетации в сравнении с двухлетними. Длина, ширина и площадь листьев у последних в 1,2 – 1,3 раза меньше, чем у более взрослых саженцев. Затем у молодых растений рост листьев не уступает четырехлетним растениям.

Такое же явление наблюдалось и у четырехлетних растений персика сорта Молдавский желтый. Уже к 10 мая верхние листья ростовых побегов достигали 8 см в длину, 2,4 см в ширину и 20,45 см<sup>2</sup> площади. К этому времени у сорта Редхейвен двухлетнего возраста эти показатели составляли, соответственно, 6,0 см; 1,85 см и 15,34 см<sup>2</sup>. Эти расхождения обусловлены различным возрастом растений, поскольку по силе роста эти сорта мало чем отличаются. Однако молодые саженцы персика характеризовались более продолжительным периодом активного роста листьев, у них, как и у абрикоса, отмирание листьев происходило позднее, чем у четырехлетних. Так, к концу июля средняя площадь верхних листьев на ростовом побеге у сорта персика Молдавский желтый в возрасте 4-х составляла около 30 см<sup>2</sup>, средних – 34,5 и нижних – 24,8 см<sup>2</sup>, а у двухлетних саженцев сорта Редхейвен, соответственно, 39,1; 42,4 и 35,8 см<sup>2</sup>. Как и у абрикоса, у последних число листьев на побеге к концу июля больше, чем у более взрослых саженцев, в 1,4 – 1,5 раза. Прирост молодых деревьев более облиственен, что создаёт благоприятные возможности для фотосинтетической деятельности растений. Развертывание листовой поверхности в онтогенезе у саженцев персика сорта Коллинс разного возраста показано на рисунке 2.

#### Двухлетние растения



#### Четырехлетние растения



**Рис.2.** Динамика площади листьев в зависимости от расположения на ростовом побеге у растений персика сорта Коллинс (см<sup>2</sup>). 2007 г.

Обращает внимание более активное нарастание листовой поверхности у четырехлетних растений по сравнению с двухлетними в самом начале вегетации. Несмотря на длительную засуху, в течение всего периода вегетации происходит постепенное увеличение площади листьев по всему ростовому побегу, независимо от возраста растений.

Как и у абрикоса, темпы роста побегов растений персика разного возраста значительно отличаются: у двухлетних растений длина и диаметр однолетних побегов превосходят, в среднем, в 1,35 – 1,50 раза эти параметры у четырехлетних растений, независимо от ростовых характеристик сортов. Динамика роста побегов растений персика сорта Коллинс посадки 2004 и 2006 гг. в период вегетации засушливого 2007 года приведена в таблице 2.

Таблица 2

Динамика роста побегов у растений персика. 2007 г.

Показатель	11 мая	21 мая	25 мая	1 июня	8 июня	2 июля	27 июля
	<b>Сорт Коллинс (двухлетние)</b>						
Длина, см	11	35	77		77,6	80,6	66
Диаметр, мм		4,7	4,6		4,5	4,3	5,0
<b>Сорт Коллинс (четырёхлетние)</b>							
Длина	7,0	26	50	50	58	63	63
Диаметр		3,5	4,0	4,0	4,7	4,9	5,0

Как видно из приведенных данных, за период с 11 мая по 21 мая длина побегов увеличилась более чем втрое у всех растений, но у молодых саженцев в начале мая длина побегов была больше значений четырехлетних примерно на 50%. Еще через неделю длина прироста увеличилась вдвое, приближаясь к максимальной величине. Рост в диаметре не происходил так стремительно, а постепенно, в течение всего периода вегетации.

Индикатором состояния листьев и их фотосинтетической способности служит содержание пигментов. В начале вегетации на ранних стадиях развития листа при активном делении клеток, в том числе и мезофилла, происходит более значительный синтез хлорофилла *a* по сравнению с хлорофиллом *b* и отмечается высокое содержание каротиноидов. Так, у двухлетних растений абрикоса сорта Костюженский концентрация хлорофилла *a* в листьях возрастала по побегу сверху вниз, составив к середине мая 1,27; 2,16 и 2,57 мг·дм<sup>-2</sup>, и хлорофилла *b*, соответственно, 0,26; 0,42 и 0,63 мг·дм<sup>-2</sup>. В фазе интенсивного роста соотношение хлорофиллов высокое, что отражало активно протекающие синтетические процессы хлорофиллообразования.

Через 3,5 недели от начала вегетации происходило активное накопление пигментов и к концу мая обнаруживались наиболее четкие различия между листьями вдоль побега. Несмотря на некоторые специфические сортовые особенности, у всех растений абрикоса листья на побеге по содержанию пигментов располагались в такой убывающей последовательности: нижние > средние > верхние. Ранее сформировавшиеся листья на побеге характеризовались более высоким содержанием ассимиляционных пигментов в течение вегетации.

В июне пигментный фонд средних и нижних листьев на побеге был полностью сформирован, несмотря на сильную атмосферную засуху в это время. В фазе умеренного роста становится четко выраженной у всех исследуемых растений картина накопления пигментов в таком возрастающем порядке по расположению листьев на побеге: верхние < средние < нижние (рис.3).

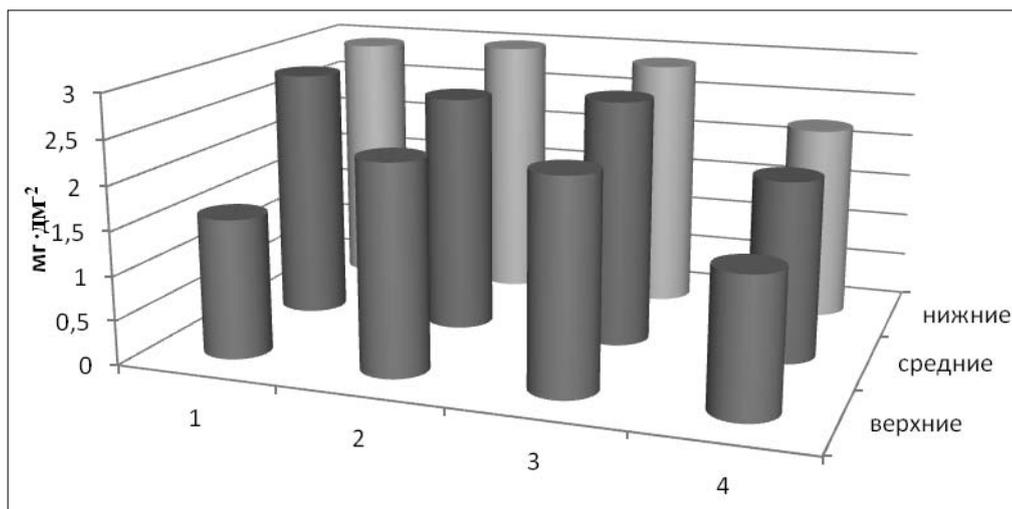


Рис.3. Содержание хлорофилла в листьях двухлетних (1) и четырехлетних (2) растений персика с. Коллинс, двухлетних растений с.Редхейвен (3) и четырехлетних с. Молдавский желтый (4)

В отношении каротиноидов зависимость такая же. Соотношение хлорофиллов *a* и *b* отражает сформировавшийся пигментный фонд листьев, составляя 2,9 – 3,7мг/дм<sup>2</sup>.

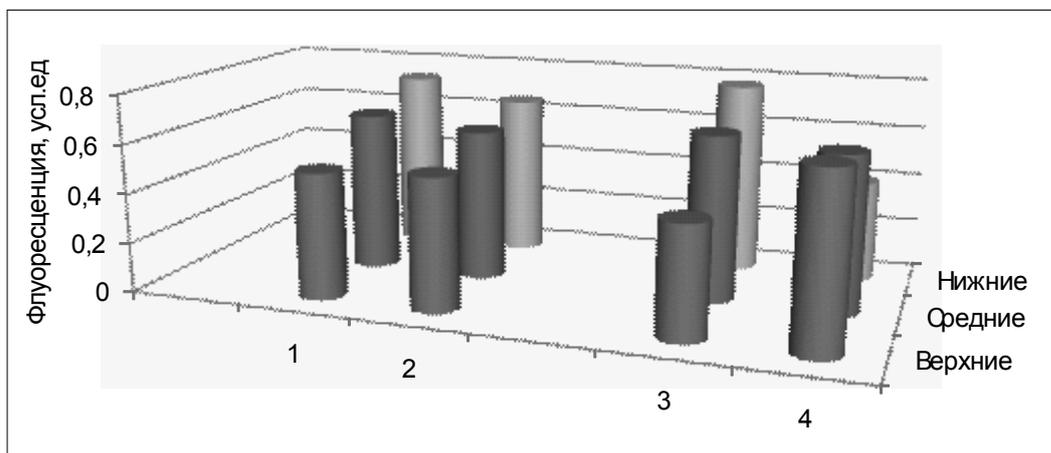
В отличие от пигментов, активность ключевых ферментов метаболизма пероксидазы и полифенолоксидазы, относящихся к так называемым показателям быстрого реагирования на внешние воздействия, у всех растений увеличивались по побегу от нижних листьев к верхним. Это связано с активными про-

цессами окисления - восстановления в молодых растущих листьях, где пероксидаза является необходимым компонентом первичных клеточных стенок.

У интенсивно растущих листьев верхушки побегов площадь в начале вегетации увеличивается ежедневно на 10 – 13%, фотосинтетические процессы только набирают силу, и активность оксидоредуктаз особенно высокая. С середины мая преобладали дни без осадков, с температурой воздуха до +35°C. Растения в лизиметрах регулярно поливали, но сильная атмосферная засуха с относительной влажностью воздуха 18 -20% сказалась на разворачивании листовой поверхности и метаболизме листьев. В особенно жаркий период активность пероксидазы снижалась, но активизировалась полифенолоксидаза до значений 0,53 в верхних, 0,40 в средних и 0,29 усл. единиц в нижних листьях побега в сравнении со следовыми значениями в начале вегетации. Это подтверждает их взаимозаменяемость при определенных условиях произрастания [8]. Данные показывают, что постепенная смена акцепторной функции листа в начале его развития на донорную в зрелом листе, происходящая в онтогенезе листа [1], сопровождается адекватными изменениями метаболизма с ферментными функциями, дыхания и фотосинтеза.

Использование флуоресценции хлорофилла фотосистемы II широко известно для оценки состояния фотосинтетического аппарата растений и влияния на него различных факторов [9].

Это подтверждается линейной корреляцией квантового выхода фотохимических процессов ФС II и квантового выхода фиксации CO<sub>2</sub> [10]. Нами в 2006г. было предпринято изучение переменной флуоресценции у хорошо сформировавшихся листьев разного расположения на побеге на раннем этапе вегетации и при благоприятных погодных условиях. В начале июня флуоресценция хлорофилла увеличивалась, как правило, от верхних листьев к нижним (рис.4).



**Рис.4.** Флуоресценция хлорофилла у разных листьев на побеге у растений абрикоса (1-с.Костюженский, 2-с.Краснощекий) и персика (3-с.Коллинс, 4-с.Молдавский желтый). 01.06.2006.

У молодых растений абрикоса и персика (соответственно сорта Костюженский и Коллинс) эти различия выражены сильнее, чем у четырехлетних растений. Эти данные во многом согласуются с данными по площади листьев разного возраста. К примеру, площадь листьев у молодых растений абрикоса с.Костюженский в средней и нижней части побега составила 133 и 143% от площади верхних, и флуоресценция ФСII этих листьев равнялась 127 и 143% от значений у верхних.

Определение индукции флуоресценции хлорофилла у этих же сортов после продолжительной засухи в июле 2007 года не выявило значительных различий в листьях по длине побега, значения были намного ниже, чем в благоприятных условиях, и колебались в пределах 0,16 – 0,26 усл. ед. Далее флуоресценция увеличивалась до значений 0,53 – 0,72, различия между сформировавшимися листьями вверху, в средней части и у основания побега составляли 3 – 8 %. Полученные данные свидетельствуют о целесообразности использования флуоресцентного анализа, определяющего эффективность утилизации световой энергии в ходе фотосинтеза, для характеристики особенностей фотосинтетической способности листьев разных ярусов растений в различных условиях произрастания и под действием различных факторов среды.

#### Заключение

Проведенные исследования позволили выявить особенности роста и развития листовой поверхности и однолетних побегов, метаболических и фотосинтетических процессов в листьях разных ярусов вдоль ростового побега у растений абрикоса и персика. Эти процессы в значительной мере определялись сортовыми свойствами, возрастом растений, а также погодными условиями вегетационного пе-

риода. Однако для всех растений характерно увеличение концентрации ассимиляционных пигментов и флуоресценции хлорофилла от верхних листьев на ростовом побеге к нижним и, напротив, бóльшая активность оксидоредуктаз у верхних листьев в сравнении со средними и нижними. Исследования показали тесную связь реализации фотосинтетической функции с эпигенетическими процессами развития, сменой донорной и акцепторной функций листа. Данные об особенностях развития фотосинтетического аппарата абрикоса и персика в период формообразовательных процессов в онтогенезе могут служить одним из нетрадиционных подходов, позволяющих выявить потенциальные возможности растений в довольно короткие сроки. Знание особенностей этих процессов у разных видов и сортов плодовых растений необходимо для выбора путей оптимизации их фотосинтетической деятельности.

#### Литература:

1. Мокроносов А.Е. Интеграция функций роста и фотосинтеза // Рост растений и его регуляция. - Кишинев: Штиинца, 1985, с.183-198.
2. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. – Москва: Высшая школа, 1968. – 240 с.
3. Фулга И.Г. Определение площади листьев у плодовых культур // Физиология растений. –1965. – Т.12. – Вып.6.– С.1104-1107.
4. Ермаков Л.И., Арасимович В.В. и др. Методы биохимического исследования растений. - Москва: Агропромиздат, 1987.– 436 с.
5. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – Москва: Колос, 1979. – 304 с.
6. Tsukaya H. The leaf index. Heteroblasty, natural variation and the genetic of polar processes of leaf expansion // Plant and Cell Physiol.– 2002. – V 43. – No4. – P.372-378.
7. Isembrande J.G., Ceulemans R., Wiard B/ Genetic variation in photosynthetic traits among Populus clones in relation to yield // Plant Physiol. Biochem. – 1988. – No26(4). – P.427-437.
8. Семихатова С.А. Смена дыхательных систем. Критический анализ методов исследования.- Москва: Наука, 1965. – 200 с.
9. Веселовский В.А., Веселова Е.В. Люминесценция растений. – Москва: Наука, 1990. – 175 с.
10. Корнеев Д.Ю. Информационная возможность метода индукции флуоресценции хлорофилла. – Киев: Альтерпрес, 2002.

*Prezentat la 12.05.2009*