

УДК 634.8: [581.132.1+581.5] (478)

Грибкова Анна Анатольевна¹, науч. сотр. отд. экологии и проектирования, agribcova@gmail.ru;

Дерендовская Антонина Игоревна², д-р с.-х. наук, проф., antoninad@rambler.ru;

Секриеру Сильвия Александровна², канд. биол. наук, доц., s.secrieru@uasm.md

¹ Научно-практический институт Садоводства Виноградарства и Пищевых технологий, ул. М. Когылничану 63, г. Кишинев, Республика Молдова;

² Государственный Аграрный Университет Молдовы, ул. Мирчешть, 44, г. Кишинев, Республика Молдова

Адаптивные особенности винограда сорта Бианка при произрастании на склонах

Исследования на сорте винограда Бианка проведены в Центральной зоне виноградарства РМ, в хозяйстве СП «Калараш-Дивин» АО, на склонах СВ и ЮЗ экспозиции, зеркально расположенных друг против друга. Контролем служил участок в экспозиции, расположенный на плато. В онтогенезе, в фазы цветения, роста ягод и их созревания, в листьях определяли содержание пластидных пигментов; с помощью прибора «Флоратест» – по параметрам индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ). Установлено, что при произрастании на склонах уровень хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов в листьях изменяется в зависимости от экспозиции склонов и расположения на них кустов. Возрастает на склоне ЮЗ экспозиции, по сравнению с СВ. Адаптивной особенностью сорта является увеличение содержания пластидных пигментов в листьях при произрастании кустов на нижних участках склонов, независимо от экспозиции, что сопровождается возрастанием ФХ. Проведен анализ индукционных кривых флуоресценции хлорофилла (ФХ), и индукционных переходов. Результаты позволяют заключить, что параметры первичных процессов фотосинтеза в хлоропластах, полученные с помощью метода индукции флуоресценции хлорофилла, могут быть использованы для мониторинга физиологического состояния растений винограда при их произрастании на склонах и их адаптации к условиям внешней среды.

Ключевые слова: виноград; экспозиция склонов; хлорофилл; каротиноиды; флуоресценция; флуорометр; экология.

Gribkova Anna Anatolieva¹, Derendovskaya Antonina Igorevna², Secrieru Silvia Alexandrovna²

¹ Scientific and practical Institute of Horticulture, Viticulture and Food Technologies, 63 Kogylnichanu str., Chisinau, Republic of Moldova;

² State Agrarian University of Moldova, 44 Mirchesht' str., Chisinau, Republic of Moldova

Adaptive characteristics of the ‘Bianca’ variety when growing on the slopes

Studies on the ‘Bianca’ variety were carried out in the Central Viticultural Zone of the Republic of Moldova, on the territory of JSC “Kalarash-Divin”, on the slopes of the North-East and South-West expositions, mirror-like opposite to each other. The control was an exposure close located on a plateau. In ontogenesis, in the phases of flowering, growth and ripening of berries, the content of plastidial pigments was determined in leaves; using the Floratest apparatus – by parameters of chlorophyll fluorescence induction (CFI). It was established that when growing on the slopes, the level of chlorophyll *a*, *b* and carotenoids in leaves varies depending on the exposure of the slopes and location of bushes. It increases on the slope of the South-West exposure, compared with the North-East. An adaptive feature of the variety is an increase in the content of plastidial pigments in leaves when bushes grow in the lower parts of the slopes, regardless of exposure, which is accompanied by an increase in the chlorophyll fluorescence (CF). Analysis of induction curves of chlorophyll fluorescence and induction transitions was undertaken. The results allow to conclude that the parameters of primary processes of photosynthesis in chloroplasts, obtained using the method of chlorophyll fluorescence induction, can be used to monitor the physiological state of grape plants when they grow on the slopes and their adaptation to environmental conditions.

Key words: grapes; slope exposition; chlorophyll; carotenoids; fluorescence; fluorometer; ecology.

Введение. При произрастании растений винограда на склонах, в зависимости от их экспозиции, месторасположения участков в пределах одного и того же склона, происходит изменение микроклиматических условий, которые оказывают существенное влияние на физиологико-биохимические процессы, рост и продуктивность растений [1].

Важным свойством всех биологических систем является структурно-функциональная саморегуляция, которая определяет их устойчивость и способность адаптироваться к изменяющимся условиям внешней среды [2]. Современные методы диагностики функционального состояния растений винограда как биологической системы основываются на изучении прохождения фотосинтетических процессов в хлоропластах листьев с использованием анализа содержания хлорофиллов, а также параметров индукции их флуоресценции [3, 4].

Флуоресцентный метод фитодиагностики состояния растений является экспрессивным, не требует предварительной подготовки проб и может быть использован для определения физиологического состояния рас-

тений. В связи с этим, целью исследований явилось изучение изменения параметров фотосинтетической деятельности листьев сорта Бианка в зависимости от экологических условий, неадекватно складывающихся при произрастании растений на склонах разной экспозиции.

Объекты и методы исследований. Сорт – Бианка (Венгрия) – винный сорт винограда раннего срока созревания. Исследования на данном сорте проведены в 2014–16 гг. в хозяйстве СП «Калараш-Дивин» АО, района Калараш, расположенным в Центральной зоне виноградарства РМ на склонах различных экспозиций. Выбранные опытные участки: Мэтэсэрица 1 (СВ экспозиции, с крутизной склона 5°–8°, высотой над уровнем моря – *h* = 300–335 м); Мэтэсэрица 2 (ЮЗ экспозиции, с крутизной склона 5°–8°, высотой над уровнем моря – *h* = 300–335 м). Склоны зеркально расположены друг против друга и ЛЭП (в экспозиции) – плато.

Параметры фотосинтетической деятельности листьев определяли в онтогенезе, в фазы цветения, роста ягод и их созревания. Листья отбирали со средней

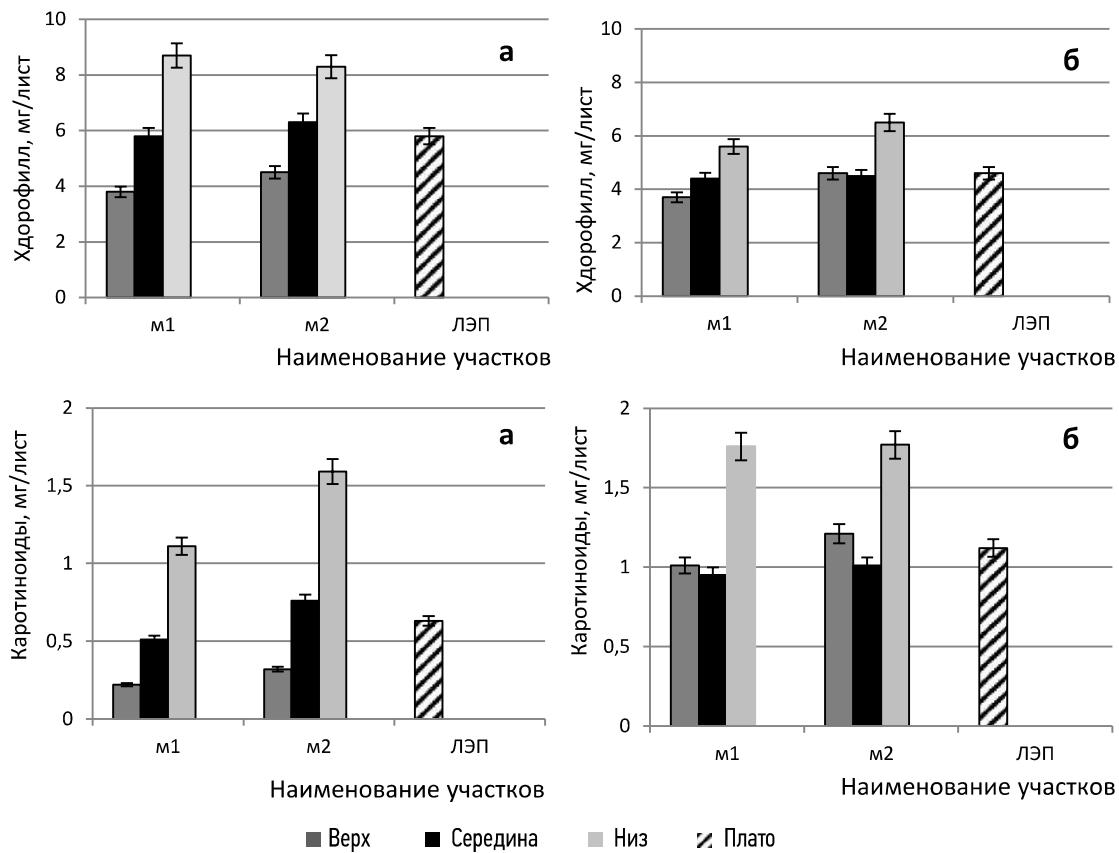


Рис. 1. Изменение содержания пластидных пигментов в листьях сорта Бианка, в зависимости от фаз вегетации, экспозиции склонов и расположения на них кустов, в мг/лист. СП «Калараш-Дивин», а - 2015 г., б - 2016 г.

части побегов, с одной стороны шпалерных рядов; с одинаковой освещенностью кустов, расположенных в верхних (в), средних (с) и нижних (н) участках склонов.

Лабораторные анализы были выполнены на кафедре биологии растений ГАУМ. В листьях определяли содержание пластидных пигментов (хлорофилла а, в и каротиноидов) на СФ-26, выражали в мг/дм² листовой поверхности, мг/лист [5]. Регистрацию флуоресценции хлорофилла листьев проводили с помощью однолучевого хроно-флуорометра «Флоратест», разработанного Украинским институтом кибернетики им. В.М. Глушко-ва, при 3-минутном режиме, который позволяет определить изменения в работе хлоропластов по комплексу параметров индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ) листьев: фоновый (F_0), «плато» (F_p), максимальный (F_m) и стационарный (F_t) уровни. Рассчитывали показатели: квантового выхода ФС-2 – (F_v/F_p), а также тушения флуоресценции ($F_p - F_t$)/ F_t [6, 7].

Все показатели фотониндукции флуоресценции представлены в относительных единицах эталона флуоресценции (стекло ОС-14) с эмиссией в том же спектральном диапазоне, что и флуоресценция хлорофилла. Одновременно определяли морфологические параметры листьев. Статистическую обработку результатов исследований проводили по Доспехову [8], с применением персонального компьютера, программ AGROSTAT и MS Office Excel.

Обсуждение результатов исследований. Фотосинтетическая деятельность растений винограда зависит от размеров ассимиляционной поверхности, характера ее размещения в пространстве и хода формирования на протяжении вегетации. В процессе фотосинтеза,

благодаря наличию пластидных пигментов, происходит трансформация солнечной энергии в химическую энергию органических соединений.

У высших растений, в т.ч. винограда, пластидные пигменты представлены двумя классами веществ – хлорофиллами (а и б) и каротиноидами. Более 90% хлорофилла а, хлорофилла б и каротиноидов входят в состав светособирающих комплексов (ССК), которые выполняют роль антенн, поглощают кванты света и передают поглощенную энергию на реакционные центры ФС-1 и ФС-2 [9].

Установлено, что концентрация пластидных пигментов в листьях растений сорта Бианка изменяется в онтогенезе, возрастает в фазы цветения и роста ягод и незначительно снижается в фазу созревания. При произрастании на склонах уровень хлорофиллов а, в и каротиноидов в листьях изменяется в зависимости от экспозиции склона и расположения на нем кустов (в, с, н). Возрастает на склоне ЮЗ экспозиции, по сравнению с СВ (рис.1).

Адаптивной особенностью сорта является увеличение уровня пластидных пигментов в листьях при произрастании кустов на нижних (н), по сравнению со средними (с) и верхними (в) участками.

При недостаточном режиме освещения в листьях возрастает концентрация хлорофиллов а, в и каротиноидов. За счет увеличения концентрации хлорофилла в и каротиноидов наблюдается некоторое снижение индекса хлорофиллов (а/б) и индекса пигментов (хл.а + б/карот.).

По данным Штирбу А.В. [3], пигментный аппарат приспосабливается к световому режиму местооби-

тания. Теневые листья всегда содержат больше хлорофилла, чем световые, кроме того отношение хлорофиллов а/b у световых листьев сдвинуто в сторону хлорофилла а.

Основным органом фотосинтеза является лист. Установлено, что при произрастании в нижних частях склонов, независимо от экспозиции, возрастают морфологические параметры (длина, ширина и площадь) листовых пластинок, увеличивается содержание хлорофиллов и каротиноидов, по сравнению со средними и верхними участками склонов.

Следует отметить, что в зависимости от метеорологических условий, содержание и соотношение пластидных пигментов в листьях меняется. Так, аномально высокие температуры в период роста ягод в 2016 г. (конец июня, июль), сопровождающиеся резким недобором осадков, способствовали возникновению почвенно-воздушной засухи. В стрессовой ситуации в листьях, по сравнению с 2015 г., уменьшается содержание хлорофиллов, но возрастает уровень каротиноидов, что приводит к изменению состава и соотношения пигментов в ССК хлоропластов. Каротиноиды являются обязательными компонентами всех пигментных систем фотосинтезирующих организмов. Наряду с поглощением света в качестве дополнительных пигментов, они выполняют протекторную функцию – защищают молекулы хлорофилла от необратимого фотоокисления [9].

Хлорофилл – основной пигмент пластид, служит «природным датчиком» состояния клеток водорослей и высших растений. Одним из свойств хлорофилла является его способность флуоресцировать. Флуоресценция интактных листьев генерируется почти исключительно хлорофиллом а, входящим в состав реакционного центра фотосистемы 2 (ФС2), непосредственно связанной с фотолизом воды и выделением кислорода [10].

В листьях растений изменение интенсивности флуоресценции во времени при их освещении после адаптации в темноте (с использованием однолучевого флуорометра), имеет характерный вид кривой с одним или несколькими максимумами (кривая Каутского), которая отображает физиологическое состояние всей цепочки фотосинтеза и кинетику его различных звеньев. Все изменения в каждом из них приводят к

Таблица. Показатели ИФХ листьев сорта Бианка, в зависимости от экспозиции и расположения кустов на склонах, СП «Калараш-Дивин», фаза роста ягод, 2016 г.

Участок/ экспозиция	Размещение на склоне	F_0	F_{pl}	F_p	F_t
M 1/ СВ	в	31,0 ±1,1	68,8 ±1,4	83,6 ±0,8	20,2 ±0,7
	с	33,5 ±1,4	68,8 ±1,4	90,4 ±1,1	24,3 ±0,3
	н	34,9 ±2,0	72,8 ±2,0	98,5 ±0,7	28,3 ±0,3
M 2/ ЮЗ	в	32,2 ±1,2	68,8 ±1,6	94,4 ±1,7	25,6 ±0,7
	с	33,9 ±1,3	64,7 ±2,4	95,1 ±1,0	25,6 ±0,7
	н	34,9 ±1,2	83,6 ±1,5	109,2 ±2,1	27,0 ±0,3

Примечание: в - верх; с - середина; н - низ склона

изменению внешнего вида кривой индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ). По виду кривой Каутского и отдельных ее участков можно оценить степень влияния на растение как внутренних эндогенных факторов, так и условий окружающей среды [7].

Учитывая, что ФХ является высокочувствительным показателем состояния фотосинтетического аппарата (ФСА), нами использован метод регистрации индукционных переходов флуоресценции с целью изучения адаптивных реакций, происходящих в хлоропластах листьев сорта Бианка при произрастании на склонах, различающихся микроклиматическими условиями. Проведен анализ изменений параметров ИФХ, обозначаемых точками F на полученных кривых, на участках: F_0 ... F_p (известной как первая волна или быстрая индукция флуоресценции – БИФ) и F_p ... F_t (известной как вторая волна, или медленная индукция флуоресценции – МИФ), изменения которых протекают от нескольких секунд до нескольких минут, в зависимости от объекта (рис. 2, табл.).

Установлено, что «фоновый уровень» (F_0) ФХ листьев у исследуемого сорта возрастает на склоне ЮЗ экспозиции, по сравнению с СВ, независимо от склона увеличивается в нижней его части. Наблюдается увеличение градиента данного показателя вниз по склону, что коррелирует с содержанием хлорофилла в листьях. Поэтому на основе измерений F_0 производят оценку концентрации хлорофилла в различных фотосинтезирующих организмах [10].

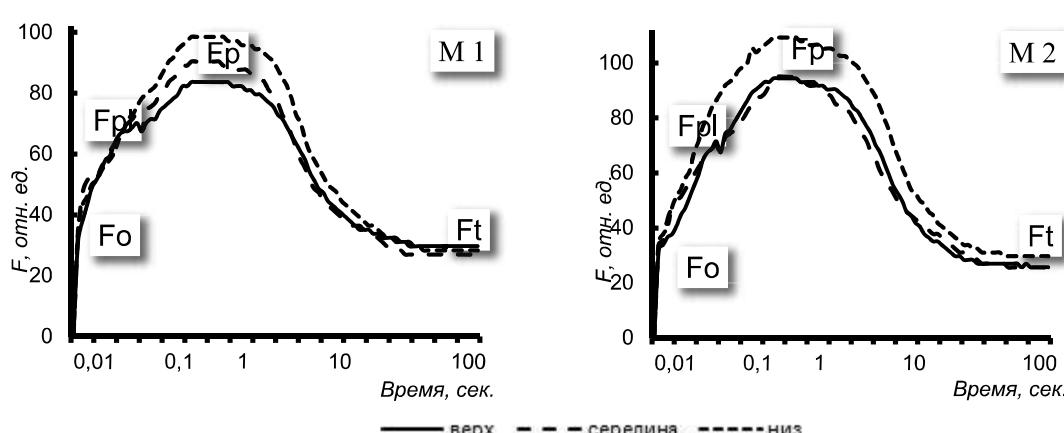


Рис. 2. Кривые ИФХ листьев сорта Бианка при произрастании на склонах СВ (М 1) и ЮЗ (М 2) экспозиции, фаза роста ягод, СП «Калараш-Дивин», 2016 г.

От начального уровня флуоресценции хлорофилла F_0 , через промежуточный уровень F_{pl} флуоресценция возрастает до максимального значения F_p . Он изменяется в зависимости от фаз вегетации и расположения кустов по склону. Возрастает в фазы роста ягод и их созревания. Максимальный уровень ФХ увеличивается в 1,1–1,2 раза на склоне ЮЗ экспозиции, по сравнению с СВ. Независимо от экспозиции склонов, показатель F_p возрастает на средней и нижней частях склонов и отрицательно коррелирует со степенью их освещенности.

Показатель F_p характеризует max. уровень флуоресценции хлорофилла при «закрытых» реакционных центрах ФС2, а F_0 – min. уровень флуоресценции, при «открытых» РЦ, когда поглощенные хлорофиллом кванты света используются в первичных процессах фотосинтеза. Разницу ($F_p - F_0$) называют *переменной флуоресценции* и обозначают (F_v). Она соответствует той части энергии света, которая используется открытыми реакционными центрами в фотосинтезе, т.е может характеризовать активность начальных стадий фосинтеза.

Однако на практике оценивают отношение F_v/F_p , величина которого тесно коррелирует с квантовым выходом фотосинтеза (отношение числа испущенных квантов к числу поглощенных), что позволяет использовать этот параметр для характеристики процесса фотосинтеза даже на целых растениях [10].

В условиях опыта, в листьях сорта Бианка показатель F_v/F_p в фазу роста ягод на склоне СВ экспозиции варьирует в пределах 0,63–0,65, на склоне ЮЗ экспозиции он возрастает до 0,66–0,68 относительных единиц, увеличиваясь при произрастании в нижней части склонов.

Изменение интенсивности ФХ от максимального уровня F_p до стационарного F_t ($F_p \dots F_t$) характерно для медленной индукции флуоресценции хлорофилла (МИФ). Уровень F_t характеризует глубину спада флуоресценции и одновременно определяет возрастание активности темновых фотосинтетических процессов, прежде всего, цикла Кальвина [11]. Установлено, что на участке кривой ИФХ ($F_p \dots F_t$) уровень ФХ снижается в 3,5–4,1 раза.

Наиболее чувствительным показателем, который характеризует медленные фазы фотосинтетических процессов, считают $(F_p - F_t)/F_t$ или Rfd. Его также называют «коэффициентом адаптации», в связи с тем, что он контролирует активность наиболее чувствительного к факторам среды фермента цикла Кальвина, РДФ-карбоксилазы. Отмечено возрастание данного показателя на склоне ЮЗ экспозиции, особенно на нижней и средней частях склона, в зависимости от фаз вегетации, что говорит об активности фотохимических процессов и о возрастании адаптивности растений к стрессовым условиям.

Выводы. При размещении сорта Бианка на склонах различных экспозиций в условиях Центральной зоны виноградарства Республики Молдова, в связи с адаптацией к условиям произрастания, наблюдается изменение параметров фотосинтетической деятельности листьев.

Установлено, что содержание пластидных пигментов в листьях изменяется в онтогенезе в зависимости от экспозиции склонов и расположения на них кустов. Возрастает на склоне ЮЗ экспозиции, по сравнению с СВ и В (плато).

Адаптивной особенностью сорта является увеличение содержания хлорофиллов а, б и каротиноидов в листьях при расположении кустов на нижних участках склонов, независимо от экспозиции. При недостаточном режиме освещения в листьях увеличивается концентрация пластидных пигментов, изменяется их соотношение и возрастает ИФХ.

Показано, что параметры первичных процессов фотосинтеза в хлоропластах, полученные с помощью метода индукции флуоресценции хлорофилла, могут быть использованы для мониторинга физиологического состояния растений винограда при их произрастании на склонах различных экспозиций и их адаптации к условиям внешней среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кисиль М.Ф. Основы ампелэкологии. – Кишинев: Ch.Tipogr., 2005. – 336 с.
2. Полякова И.Б. Фотосинтез и его регуляция. [On-Line] – режим доступа: https://bio.1sept.ru/view_article.php?ID=200203305
3. Штирбу А. Особенности функциональной активности листьев у растений винограда (*Vitis vinifera* L.) в зависимости от условий освещения // Садівництво, 2012. – №66. – С. 274–285.
4. Грибкова А.А., Дерендовская А.И., Китаев О.И., Штирбу А.В. Флуоресцентный мониторинг функциональной активности листьев винограда при произрастании на склонах // Виноградарство і виноробство: Міжвідомчий тематичний науковий збірник; присвячений 160-річчю від дня народження В.Є.Таїрова / НАН, ННЦ «Інститут виноградарства і виноробства ім. В. Є. Таїрова» // Одеса, 2019. – Вип. 56, С. 48–56.
5. Степанов К.И., Недранко Л.В. Физиология и биохимия растений: Методические указания по определению элементов фотосинтетической продуктивности растений. – Кишинев, 1988. – 36 с.
6. Брайон О.В., Корнеев Д.Ю., Снегур О.О., Китаев О.І. Інструментальне вивчення фотосинтетичного апарату за допомогою індукції флюоресценції хлорофілу. Методичні вказівки для студентів біологічного факультету. – Київ: Видавничо-поліграфічний центр Київського університету, 2000. – 15 с.
7. Корнеев Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. – Киев: Альтерпрес, 2002. – 188 с.
8. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. – М.: Колос, 1979. – 416 с.
9. Полевой В.В. Физиология растений. – М.: Высшая школа, 1989. – 464 с.
10. Рубин А.Б. Биофизика фотосинтеза и методы экологического мониторинга. [On-Line] / А.Б. Рубин. – режим доступа: <http://library.biophys.msu.ru/PDF/3362.pdf>
11. Винчковская Ю., Китаев О. Влияние антитранспиранта вапор гард на содержание пигментов и функциональное состояние листового аппарата яблони (*Malus domestica* Borkh.) // *Ştiinţă agricolă*. – 2017.– № 1. – С. 39–43.

Поступила 17.03.2020 г.
© Авторы, 2020