

ВОПРОСЫ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ

РЕПОЗИТОРИЙ ИСЭНТУ

Печатается по решению редакционно-издательского совета БГПУ

Редакционная коллегия:

доктор геолого-минералогических наук, профессор, декан факультета естествознания БГПУ М. Г. Ясовеев (отв. ред.);
кандидат биологических наук, доцент, зам. декана факультета естествознания по научной работе БГПУ Г. А. Писарчик (отв. ред.);
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, заведующий кафедрой ботаники БГПУ И. Э. Бученков

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор, зам. директора Института генетики и цитологии НАН Беларуси А. И. Гордей;
кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Института генетики и цитологии НАН Беларуси В. И. Лемеш

В748 **Вопросы естествознания** : сб. науч. ст. студ., магистров, асп. и мол. ученых фак. естествознания / отв. ред.: М. Г. Ясовеев, Г. А. Писарчик. – Мн. : БГПУ, 2005. – 132 с.
ISBN 985-435-940-9.

В сборнике излагаются экспериментальные данные исследований студентов, магистров, аспирантов и молодых ученых факультета естествознания по актуальным проблемам биологии, географии, химии и психологии.

Адресован научным сотрудникам, аспирантам, магистрам и студентам, занимающимся вопросами естествознания.

УДК 50
ББК 20

ISBN 985-435-940-9

© УИЦ БГПУ, 2005

ПРЕДИСЛОВИЕ

Век научно-технической революции удваивает объем информации каждые 5 лет. В связи с этим современная высшая школа требует качественно нового подхода к учению, в основе которого лежат методы научного овладения знаниями, высокая культура их закрепления, хранения и воспроизведения. Это значит, что учебный процесс в вузе должен сочетаться с активной научной работой самих студентов.

Теория и практика обучения убедительно доказывают, что знания, усвоенные в процессе активной работы, развиваясь, переходят в убеждения и становятся основой творческого мышления и практической деятельности. Совмещение учебной, воспитательной и научно-исследовательской работы плодотворно влияет на подготовку специалистов с высшим образованием.

Научные исследования на факультете естествознания БГПУ им. М. Танка осуществляются по разнообразным направлениям под руководством педагогов кафедр. Большинство экспериментальных работ выполняются совместно с институтами Национальной Академии наук Беларуси, другими НИИ и вузами Республики. Многие студенты, магистры, аспиранты проводят исследования на протяжении ряда лет, получают интересные экспериментальные данные, которые затем оформляются в виде курсовых и дипломных работ, магистерских и кандидатских диссертаций, а для некоторых выбранное в студенческие годы научное направление становится делом жизни.

Отдельные аспекты научной работы студентов, магистров, аспирантов и молодых ученых факультета естествознания отражены в статьях настоящего сборника.

М.Г. Ясовеев

ХАРАКТЕРИСТИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЯБЛОНИ С РАЗНЫМ УРОВНЕМ ПОТЕНЦИАЛА ПРОДУКТИВНОСТИ

ДЕРЕВИНСКИЙ А.В.

Процессы формирования и реализации потенциала продуктивности яблони в многом связаны не только с генотипическими особенностями растений, но и со структурно-функциональной организацией вегетативных органов. Исследование закономерности изменчивости комплекса составляющих ее показателей, как в онтогенезе, так и в процессе вегетации, может служить методологической основой для построения оптимальной схемы изучения различий в продуктивности плодовых культур [4]. Вместе с этим, такой подход способствует получению ценных экспериментальных данных о взаимосвязи морфо-анатомических и физиологических показателей с формированием продуктивности растений [4].

Среди всех фотосинтезирующих органов яблони, принимающих участие в создании органических веществ, необходимых для реализации потенциала продуктивности, ведущая роль принадлежит листьям. Особо следует сказать о листьях вегетативных побегов. Фотосинтезирующая поверхность этого типа листьев формируется в течение самого длительного промежутка времени по сравнению с листьями других побегов. В связи с этим их фотосинтезирующая активность и способность к транспорту ассимилятов сохраняются в течение наиболее продолжительного периода вегетации [3].

Транспорт ассимилятов листьями вегетативных побегов начинается с середины лета — периода, когда происходит активный рост плодов, дифференциация плодовых почек, а деятельность листьев других побегов заметно снижается ввиду начала процессов их старения. Важным обстоятельством является и то, что листья, преимущественно из средней части вегетативных побегов, обеспечивают заложение цветочных зачатков [3].

Согласно имеющимся в литературе сведениям, специфика строения кутикулярной поверхности листьев может определять некоторые функциональные свойства растений: водоотдачу, эффективность процессов фотосинтеза [8]. К настоящему времени публикации по изучению ультратонкого строения кутикулы листьев однолетних побегов яблони в связи с решением проблемы ранней диагностики продуктивности отсутствуют.

Анализ структурной организации внешней поверхности листьев как одного из барьеров, преодолеваемых светом на пути к фотосинтезирующей ткани [8], позволили выявить следующие особенности изученных нами сортов и гибридов F_1 яблони. Микрорельеф второго порядка кутикулы верхнего эпидермиса листьев может быть представлен мелкими пластинками зернистой, палочковидной формы, либо является отчетливо морщинистым, с соединенными друг с другом кутикулярными образованиями извилистой формы, а иногда — мелкоячеистым. Характерно, что все отмеченные варианты структуры микрорельефа кутикулы имеются как среди высокопродуктивных растений, так и низкопродуктивных. Исключение составляет гибрид 86-56/107, у которого кутикулярные образования формируют мелкоячеистый рельеф кутикулы. Полученные результаты позволяют сделать предположение, что морфологическая структура кутикулы верхнего эпидермиса листьев однолетних приростов яблони не может служить объективным критерием отбора сеянцев на продуктивность.

Сканирование нижней поверхности листьев с помощью электронного микроскопа позволило установить, что волоски на нижней поверхности листьев изученных растений имели нитевидную форму и характеризовались высокой степенью переплетенности между собой.

Данное обстоятельство сделало невозможным проведение анализа количества волосков в единице поверхности листа при сравнении разных по продуктивности сеянцев яблони. Тем не менее, было выявлено, что характер опушения нижней поверхности листьев сортов и их гибридов F_1 во всех комбинациях скрещиваний в основном сходный. Аналогичная закономерность распространяется и на растения, имеющие разный потенциал продуктивности. Например, сильная опушенность встречается у высокопродуктивного гибрида 86-56/107 и низкопродуктивного гибрида 87-12/59. Средний уровень опушенности отмечен как у высокопродуктивных гибридов 86-53/55, 91-2/82, сортов Антей, Вербное, так и низкопродуктивных гибридов 86-43/75, 86-53/59, 86-56/131, 87-12/54, 91-2/77, сорта BM 41497. Из этого следует, что ни строение волосков, ни общий характер опушения листьев у яблони так же не могут использоваться в ранней диагностике на продуктивность.

В период окончания роста побегов (вторая половина июля) было проведено изучение количества устьиц, а также их морфологического строения в структуре микрорельефа первого порядка кутикулы нижнего эпидермиса листьев. Полученные данные свидетельствуют о том, что количество устьиц в поле зрения микроскопа у высокопродуктивных сортов и гибридов F_1 находилось в пределах $5,73 \pm 0,384 - 14,0 \pm 0,90$ штук. У низкопродуктивных форм этот показатель варьировал в пределах $5,29 \pm 0,286 - 11,8 \pm 1,020$ штук. Результаты дисперсионного анализа показали отсутствие достоверных отличий между изученными вариантами, о чем свидетельствуют более низкие, практически полученные значения критерия Фишера, по сравнению с теоретическими: $F_0 = 0,30$, ($F_{0,05} = 4,28$). Так, количество устьиц в листе у высокопродуктивных форм варьировало в пределах $0,94 \times 10^6 \pm 0,129 \times 10^6 - 4,21 \times 10^6 \pm 1,146 \times 10^6$ штук. Низкопродуктивные растения имели следующие значения этого показателя: $1,14 \times 10^6 \pm 0,207 \times 10^6 - 3,82 \times 10^6 \pm 0,682 \times 10^6$ штук. По результатам дисперсионного анализа критерий Фишера имеет следующие значения: $F_0 = 0,27$, ($F_{0,05} = 4,28$). Из этого можно сделать вывод, что количественное распределение устьиц на единице площади листа и всей площади листа однолетнего побега также не является основанием для отбора сеянцев яблони на продуктивность.

У растений каждого сорта и всех их гибридов F_1 определили длину и ширину устьиц, длину и ширину устьичной щели, ширину замыкающих клеток устьиц, площадь одного устьица, площадь одной устьичной щели. Учитывая количество устьиц на единице площади листа и целом листе, определили суммарную площадь устьиц на листе и суммарную площадь устьичных щелей на листе. В дальнейшем был произведен расчет относительных величин: индекса устьица, индекса устьичной щели, отношения длины устьица к длине устьичной щели, отношения ширины устьица к ширине устьичной щели, отношения площади устьица к площади устьичной щели. Анализ полученных данных позволяет утверждать, что большинство изученных морфометрических показателей, отражающих особенности строения устьиц, выраженных в абсолютных и относительных величинах не может быть использовано для прогнозирования продуктивности сеянцев яблони, о чем свидетельствуют низкие, практически полученные, значения критерия Фишера. В этой ситуации не приходится вести речь о применении рассматриваемых показателей в качестве критерия ранней диагностики. По-видимому, отмеченные особенности организации устьичного аппарата яблони являются факторами, лимитирующими интенсивность ассимиляции углекислого газа растениями на начальных этапах фотосинтеза.

Исключение составляют значения индекса устьичной щели. Результаты дисперсионного анализа показали высокий уровень достоверности отличий между сеянцами с высоким и низким уровнем потенциала продуктивности по этому показателю.

Из этого следует, что данный признак может найти применение в практике ранней диагностики наиболее продуктивных форм яблони.

При исследовании микрорельефа второго порядка кутикулы нижнего эпидермиса листьев показано, что восковой налет на эпидермальных клетках сортов Антей, Верное, ВМ 41497 и гибридов F_1 имел хорошо выраженную морщинистую поверхность. Отмеченная особенность этой дополнительной оптической системы листа, способной влиять на отражение и преломление, поглощение и рассеивание падающего на лист света [10], была характерна как для высокопродуктивных, так и для низкопродуктивных сеянцев яблони. Это обстоятельство свидетельствует об отсутствии различий между анализируемыми вариантами растений и невозможности его использования в качестве критерия ранней диагностики на продуктивность.

Таким образом, результаты проведенных нами исследований свидетельствуют, что среди изученного комплекса признаков, характеризующих особенности морфологического строения кутикулы верхнего и нижнего эпидермиса листьев однолетних приростов сеянцев яблони в качестве диагностического критерия продуктивности растений может выступать индекс устьичной щели в фазе окончания роста побегов (вторая половина июля).

Наряду с изучением эпидермиса листьев яблони, определенный интерес представляло выявление различий в их мезоструктурной организации. Сравнительное изучение высоты палисадного мезофилла и губчатого мезофилла листьев на стадии окончания роста побегов (июль) позволило выявить отсутствие достоверных отличий по этим показателям между высокопродуктивными и низкопродуктивными сеянцами яблони. По высоте палисадного мезофилла критерий Фишера принимал значения: $F_\phi = 0,06$ ($F_{0,05} = 4,32$), по высоте губчатого мезофилла — $F_\phi = 1,84$ ($F_{0,05} = 4,32$). Нами также отмечено, что в пределах одного растения, в большинстве случаев высота каждого вида мезофилла была также приблизительно одинаковой.

Дальнейшее исследование особенностей мезофилла проводили в период начала созревания плодов (август). Анализ полученных результатов показал, что среди всех изученных сеянцев наиболее крупные клетки палисадного мезофилла встречались у гибридов F_1 Орловская гирлянда х ВМ 41497. Их высота могла в некоторых случаях превышать 60 мкм, а ширина — 10 мкм. Более узкие и короткие клетки имели гибриды F_1 остальных комбинаций скрещивания. Вместе с тем, нами не было выявлено достоверных отличий между высокопродуктивными и низкопродуктивными растениями по высоте клеток данного типа мезофилла ($F_\phi = 0,01$, $F_{0,05} = 4,38$) и по ширине клеток ($F_\phi = 1,87$, $F_{0,05} = 4,38$).

Во многом такая же закономерность наблюдалась при изучении клеток губчатого мезофилла листьев яблони. Наиболее длинные и широкие клетки могли иметь гибриды F_1 Орловская гирлянда х ВМ 41497. Их длина была в определенных случаях больше 25 мкм, а ширина — более 15 мкм. У гибридов F_1 Антей х ВМ 41497 клетки были более узкие: их ширина могла быть менее 10 мкм. Результаты исследований также показали, что гибриды F_1 Кортланд х ВМ 41497 характеризовались по сравнению с гибридами остальных комбинаций скрещивания наличием клеток губчатого мезофилла с наименьшими значениями длины и ширины. Например, их длина была в среднем в 1,6 раза меньше, а ширина — в 1,5 раза меньше, чем у сеянцев Орловская гирлянда х ВМ 41497.

Полученные результаты были подвергнуты однофакторному дисперсионному анализу, который позволил выявить отсутствие достоверных отличий между высокопродуктивными и низкопродуктивными растениями разных комбинаций скрещивания

по длине клеток губчатого мезофилла ($F_\phi = 0,03$, $F_{0,05} = 4,38$), а затем их ширине ($F_\phi = 3,96$, $F_{0,05} = 4,38$).

Изучение количества клеток палисадного мезофилла на единицу площади листа также показала отсутствие достоверных отличий между высокопродуктивными и низкопродуктивными сеянцами разных комбинаций скрещивания ($F_\phi = 1,27$, $F_{0,05} = 4,38$). К аналогичному выводу мы пришли и в том случае, когда сравнили данные о количестве клеток губчатого мезофилла в расчете на единицу площади листа ($F_\phi = 0,64$, $F_{0,05} = 4,38$). На основании этих данных можно сделать предположение, что статистически одинаковое количество клеток палисадного и губчатого мезофилла на единицу площади листа у гибридов с крупными клетками по сравнению с гибридами, имеющими небольшие размеры клеток, достигается благодаря наличию относительно крупных межклетников или уменьшению количества слоев мезофилла в листьях.

Помимо изучения размеров и количества клеток мезофилла листьев представляло интерес оценить соответствующие параметры хлоропластов этих клеток, т. к. распределение количества хлоропластов на единицу площади листа в клетке и морфометрические показатели пластид оказывают существенное влияние на оптические свойства листьев и их фотосинтетическую активность. Линейные размеры хлоропластов клеток палисадного и губчатого мезофилла у высокопродуктивных и низкопродуктивных сеянцев характеризовались отсутствием достоверных отличий. Отсутствие существенных отличий между высокопродуктивными и низкопродуктивными сеянцами яблони по величине линейных параметров хлоропластов клеток мезофилла листьев приводит к выводу об отсутствии достоверной разницы и по величине объемов их хлоропластов. Об этом также свидетельствуют и результаты дисперсионного анализа.

Проведенные нами учеты количества хлоропластов в одной клетке палисадного и губчатого мезофилла, а затем статистическая обработка полученных данных выявили отсутствие достоверных отличий по этим показателям между сеянцами с высоким и низким показателями продуктивности. По количеству хлоропластов палисадного мезофилла в одной клетке критерий Фишера принимал значения: $F_\phi = 1,47$, ($F_{0,05} = 4,38$), для губчатого мезофилла — $F_\phi = 0,47$, ($F_{0,05} = 4,38$). На основании данных о количестве клеток палисадного и губчатого мезофилла на единицу площади листовой поверхности, а также количестве хлоропластов в них, был произведен учет суммарного количества хлоропластов на единицу площади листа и площади всего листа однолетнего побега. Результаты дисперсионного анализа позволяют констатировать, что эти параметры не могут быть использованы в отборе сеянцев с высоким и низким уровнем продуктивности. В первом случае критерий Фишера принимал значения: $F_\phi = 1,2$, ($F_{0,05} = 4,38$), во втором — $F_\phi = 1,39$, ($F_{0,05} = 4,38$) соответственно.

Одним из показателей, дающих представления о степени развития наружных мембран хлоропластов и общей фотосинтетически активной поверхности листьев, является объем хлоропластов на единицу площади листа и площади всего листа. По величине суммарного объема хлоропластов в клетках палисадного мезофилла на единицу площади листовой поверхности среди высокопродуктивных и низкопродуктивных форм яблони достоверных отличий нами также не выявлено: $F_\phi = 0,72$, ($F_{0,05} = 4,38$). Варианты опыта не отличались также и по величине суммарного объема хлоропластов в клетках губчатого мезофилла на единицу площади листьев однолетних приростов: $F_\phi = 1,12$, ($F_{0,05} = 4,38$), а также по показателю суммарного объема всех хлоропластов, приходящихся на единицу площади листьев с учетом их количества в клетках палисадной и губчатой паренхимы ($F_\phi = 0,91$, $F_{0,05} = 4,38$). Отсутствие существенных отличий между вариантами опыта по величине объемов хлоропластов на единицу площади листовой поверхности и величине площади листьев в фазу начала созревания плодов

должно закономерно привести к отсутствию достоверной разницы суммарного объема хлоропластов на площади всего листа. Результаты, полученные в ходе проведенных работ и их статистическая обработка подтвердили это предположение ($F_0 = 0,11$, $F_{0,05} = 4,38$). Коэффициенты корреляции между показателями, отражающими количество хлоропластов в клетках, листе, их размеры, размеры клеток мезофилла, и уровнем потенциальной продуктивности принимали низкие значения: $r = -0,30 \dots +0,20$ ($p < 0,05$).

Опираясь на результаты собственных исследований, мы можем утверждать, что сеянцы яблони с высоким и низким потенциалом продуктивности характеризуются отсутствием достоверных отличий по величине ассимилирующей поверхности фотосинтетического аппарата листьев однолетних приростов, о которой можно судить по величине объемов хлоропластов. Таким образом, применение в диагностических целях особенностей структурной организации мезофилла листьев однолетних приростов яблони не представляется возможным ввиду отсутствия тесной связи с уровнем продуктивности растений.

В настоящее время известно, что характер изменения площади листьев однодольных и двудольных растений отражается кривой, имеющей S – образный вид [2, 7]. Это означает, что на начальных этапах развития листовая поверхность увеличивается медленными темпами, затем этот процесс ускоряется и, наконец, кривая выходит на плато, означающее замедление темпов прироста. Проведенные исследования формирования листовой поверхности сеянцев яблони в процессе вегетации во многом подтверждают эти представления. Вместе с тем, анализ полученных результатов показал, что в большинстве случаев прослеживается лишь тенденция к достижению листьями однолетних приростов максимальной площади в июле – августе. Данные свидетельствуют о том, что, по-видимому, оптимальная площадь листьев у однолетних побегов сеянцев формируется уже во второй половине июня и поддерживается приблизительно на этом уровне до момента созревания плодов. Данное обстоятельство свидетельствует о достаточно высокой скорости формирования листовой поверхности однолетних приростов яблони и наличии широких возможностей у растений при поглощении и усвоении солнечной радиации в процессе фотосинтеза.

В процессе изучения динамики листовой поверхности растений было важно определить степень влияния площади листьев однолетних приростов на процессы дифференциации и закладки плодовых почек яблони. Необходимо отметить, что мы не наблюдали достоверных отличий в листовой поверхности в июне, июле, августе у разновозрастных групп сеянцев, имеющих высокий, средний и низкий потенциал продуктивности. Так, в июне критерий Фишера принимал значения: $F_0 = 0,01$, ($F_{0,05} = 4,28$), в июле – $F_0 = 0,09$, ($F_{0,05} = 4,28$) в августе – $F_0 = 0,07$, ($F_{0,05} = 4,28$). Можно сделать вывод, что площадь листьев однолетних приростов яблони не является фактором, определяющим формирование потенциала продуктивности. Поэтому данный признак, по-видимому, нельзя использовать в диагностических целях.

Несмотря на то, что оптимальная площадь листьев у сеянцев формируется преимущественно уже в июне, в них происходит постоянное увеличение биомассы сухого вещества в процессе вегетации. У большинства изученных сеянцев этот показатель принимал наибольшее значение в августе, когда начинают созревать плоды. Вместе с тем, необходимо отметить, что у гибридов ВМ 41497, 91-2/110, 91-2/77 наблюдалось уменьшение массы сухого вещества в листьях в период окончания роста побегов, а затем этот показатель вновь возрастал. Гибриды F_1 86-53/54, 92-11/49, 87-12/22 характеризовались уменьшением содержания в листьях массы сухих веществ в августе, по сравнению с предыдущими периодами вегетации. К аналогичным выводам мы приходим и в том случае, когда предметом исследований является относительный

прирост сухой биомассы листьев однолетних приростов. Анализ данных показал, что на всех изученных этапах вегетации по величине массы сухого вещества и ее отношению к приросту между высокопродуктивными и низкопродуктивными гибридными сеянцами достоверные отличия отсутствовали. Нами не было также обнаружено существенной разницы между вариантами опыта по суммарному приросту сухой биомассы листьев за весь период вегетации.

В последние годы в селекции растений на продуктивность широко используют показатель удельной поверхностной площади листьев (УППЛ), показывающей отношение сухой биомассы листьев к их площади [7]. Полученные данные свидетельствуют о том, что у большинства сеянцев величина УППЛ закономерно увеличивалась в течение вегетации с возрастанием массы сухого вещества в листьях на относительно постоянной их площади. По-видимому, это является косвенным свидетельством увеличения толщины листовой пластинки деревьев. Наибольших значений УППЛ достигала в период начала созревания плодов (август). Данное обстоятельство имеет особое значение, так как созревающие плоды и дифференцирующиеся плодовые почки являются сильными акцепторами органических веществ, поступающих в основном из листьев однолетних приростов на фоне снижения фотосинтетической активности листьев других побегов.

Обращает на себя внимание и тот факт, что между высокопродуктивными и низкопродуктивными гибридами наблюдается очень высокая тенденция к появлению достоверных различий по этому показателю в августе: $F_0 = 4,21$, ($F_{0,05} = 4,28$). На остальных фазах вегетации отличия между вариантами опыта были выражены значительно в меньшей степени: в июне – $F_0 = 0,08$, ($F_{0,05} = 4,28$), в июле – $F_0 = 0,68$, ($F_{0,05} = 4,28$). В работах, проведенных на яблоне, отмечалось, что наиболее продуктивные сорта растений характеризовались наибольшими значениями УППЛ по сравнению с низкопродуктивными сортами [9].

Эффективность функционирования фотосинтетического аппарата растений во многом определяется количеством, состоянием, активностью фотосинтетических пигментов [6]. Среди них особую роль играют хлорофиллы, принимающие участие в преобразовании энергии квантов света в электрохимическую энергию связей в молекулах органических соединений. Руководствуясь данными о количестве хлорофилла, экспериментатор может судить о потенциальных возможностях растений ассимилировать углекислый газ и формировать биологический урожай [6]. Расчет содержания хлорофилла и каротиноидов проводили на разных уровнях организации фотосинтетического аппарата яблони: на единицу сырой массы, на единицу сухой массы, на единицу площади листа в основных пигмент-белковых комплексах, на площадь всего листа, в единичном хлоропласте. Большинство этих параметров изучались в динамике с целью выявления этапа вегетации, на котором различия между вариантами опыта были бы наиболее существенными.

Количество фотосинтетических пигментов на единицу площади листовой поверхности, по мнению некоторых ученых, является интегральным показателем эффективности усвоения листьями солнечной энергии [1, 4]. Приведенные в нашей работе данные, отражающие динамику накопления зеленых пигментов показали, что на протяжении вегетации у всех проанализированных форм яблони происходит постоянное увеличение содержания ХЛ (а+в) на единицу площади листьев. Максимальных значений этот показатель достигает в период дифференциации плодовых почек и начала созревания плодов, что согласуется с результатами других исследователей. Отмеченные максимумы суммарного количества хлорофиллов во многом определяются постоянным увеличением в процессе развития растений содержания на единицу площади

листьев ХЛ а, значительная часть которого входит в состав реакционных центров фотосинтетических мембран тилакоидов хлоропластов и положительно коррелирует с интенсивностью фотосинтеза и продуктивностью растений [4, 7]. В результате происходило закономерное увеличение показателя ХЛ а/ХЛ в (см²). Наблюдаемый рост содержания ХЛ а, максимум которого приходится на июль и август свидетельствует об активном формировании деревьями аппарата фотосинтеза в энергетически напряженные для растений периоды. Нами также отмечено, что наибольшее количество ХЛ а на единицу площади листьев приходилось на те же фазы вегетации, что и для суммарного содержания ХЛ (а+в). Вместе с тем, результаты дисперсионного анализа показывают, что показатель содержания ХЛ а на единицу площади листьев не может быть использован в раннем отборе наиболее продуктивных форм яблони.

В настоящее время известно, что наибольшее количество ХЛ в, принадлежащего фотосинтетическим мембранам тилакоидов, содержится в ССК ФС I и ССК ФС II [4]. В литературе существует мнение, что ХЛ в, выполняющий антенную функцию, не оказывает столь существенного влияния на процессы накопления биомассы, как ХЛ а ограниченный содержание которого может лимитировать интенсивность процессов [7]. Проведенные нами исследования показали, что в процессе развития однолетних приростов происходит постоянное изменение количества ХЛ в, содержащегося в их листьях. У большинства изученных форм яблони, в том числе, имеющих различия в потенциале продуктивности, максимум концентрации ХЛ в отмечен в июне, когда происходит интенсивный рост побегов. По мере затухания ростовых процессов содержание ХЛ в на единицу площади листьев заметно снижается. Примечательно, что на этом этапе вегетации происходит дифференциация плодовых почек. К моменту начала созревания плодов (август) количество ХЛ в на единицу площади листьев вновь увеличивается и достигает того же уровня, который наблюдался в июне. В этой ситуации можно предположить, что в энергетическом отношении процессы роста побегов и плодов во многом сходны. Тем не менее, необходимо отметить, что содержание ХЛ в в августе может оставаться таким же, как и в июле, или увеличивается по сравнению с июлем, но не достигает тех значений, которые наблюдались в июне. Важно подчеркнуть, что, несмотря на выявленные особенности, трудно провести четкую грань между формами яблони с высоким, средним и низким уровнем потенциала продуктивности по исследуемому показателю. Таким образом, можно сделать вывод, что прирост сухой биомассы в листьях однолетних приростов яблони связан в большей степени с увеличением содержания ХЛ а на единицу площади листьев, чем ХЛ в, о чем свидетельствует сопряженность динамики этих показателей, а также ХЛ (а+в) и ХЛ а / ХЛ в на единицу площади листовой поверхности.

Изучение динамики показателя отношения содержания ХЛ а/ХЛ в позволило установить, что по сравнению с июнем этот показатель увеличивается к июлю в среднем в 2,94 раза и остается преимущественно на этом же уровне и в августе. Этот факт может свидетельствовать о значительном смещении баланса структур ФСА в сторону ФС, включающих основную массу ХЛ а. В ходе анализа полученных данных мы не смогли выявить достоверных отличий между высокопродуктивными и низкопродуктивными сеянцами яблони по этому показателю. Принимая во внимание данное обстоятельство, нет смысла искать отличия в распределении хлорофилла между ССК и комплексами реакционных центров фотосистем у сеянцев с разными потенциальными возможностями. Уменьшение количества ХЛ в на единицу площади листовой поверхности, наблюдаемое в июле, в фазе окончания роста побегов и начала дифференциации плодовых почек, по сравнению с июнем, периодом активного роста побегов, а за-

тем его увеличение к августу, началу созревания плодов вызывает аналогичную закономерность изменения количества антенных пигментов в ССК.

Анализ данных о характере изменения содержания ХЛ (а+в) в реакционных центрах фотосистем тилакоидных мембран хлоропластов также показал отсутствие существенной разницы между изученными сеянцами в июле и августе. В ходе проведенных исследований мы не смогли выявить достоверных отличий среди сортов и гибридов яблони и по соотношению ХЛ ССК / ХЛ ФС I + ФС II в период окончания роста побегов (июль) и начала созревания плодов (август). Результаты проведенного однофакторного дисперсионного анализа позволили установить, что в распределении пигментов основных пигмент-белковых комплексов у сеянцев с высоким и низким потенциалом продуктивности достоверные отличия отсутствуют.

Нами выявлено, что у большинства изученных сеянцев яблони минимум содержания каротиноидов наблюдался в июне, когда активно растут молодые завязи и побеги. В июле этот показатель существенно увеличивается и остается на этом же уровне к моменту созревания плодов (август). Анализ данных показал, что на всех изученных этапах вегетации достоверная разница между высокопродуктивными и низкопродуктивными сеянцами по содержанию каротиноидов на единицу площади листа однолетнего прироста отсутствовало.

Таким образом, обнаруженное отсутствие достоверных отличий между высокопродуктивными и низкопродуктивными сеянцами по содержанию на единицу площади листьев однолетних приростов ХЛ а, ХЛ в, ХЛ (а+в), ХЛ а/ХЛ в, каротиноидов, а также содержания пигментов в основных пигмент-белковых комплексах фотосинтетической мембраны свидетельствует о невозможности использования этих показателей в диагностических целях.

Следующий этап наших исследований был посвящен изучению динамики содержания фотосинтетических пигментов, рассчитанных на площадь всего листа однолетнего прироста. Данные свидетельствуют о высокой степени сходства процессов накопления фотосинтетических пигментов листьями однолетних приростов на уровне единицы площади листа и целого листа. Показано, что в процессе вегетации у большинства изученных форм яблони наблюдается тенденция к постоянному увеличению суммарного количества ХЛ (а+в) в июле — августе. В этой ситуации исключение составил сорт Антей и гибрид ВМ 41497, у которых прослеживалась тенденция к снижению данного показателя к периоду начала созревания плодов. Во многом это было обусловлено снижением ХЛ а и ХЛ в. У растений сорта Антей при этом к июлю значение суммы ХЛ (а+в) несколько увеличилось за счет роста количества ХЛ а.

Большинство сеянцев характеризовалось наличием одновершинной кривой, отражающей содержание ХЛ а в листьях. Ее максимум отмечен в фазу начала созревания плодов. Однако и в этом случае мы вправе свидетельствовать лишь о тенденции в изменении признака. Количество ХЛ в в листьях по аналогии с величиной этого показателя на уровне единицы площади листьев, было максимальным в период активного роста побегов. В июле, когда рост побегов постепенно прекращается, наблюдалось уменьшение содержания этого вида пигмента, а в августе — вновь увеличивалось. Вместе с тем, достоверных отличий между изученными формами, обладающими наибольшими отличиями по уровню продуктивности нами выявлено не было.

Анализ данных о динамике содержания каротиноидов в расчете на лист однолетнего побега показал, что величина этого показателя достигала максимума у большинства изученных форм в июле или августе. Минимум количества каротиноидов наблюдался в июне, когда интенсивно растут молодые завязи, побеги и листья. Необходимо отметить, что сеянцы яблони с высоким и низким потенциалом продуктивности

характеризовались отсутствием достоверных отличий по данному признаку на всех этапах вегетации. Статистическая обработка полученных данных о динамике содержания пигментов в листьях однолетнего прироста показала, что совокупность этих признаков не может использоваться в отборе сеянцев на продуктивность.

В ходе экспериментов было показано, что наибольшее количество суммы фотосинтетических пигментов на единицу площади листьев и на площади всего листа однолетних приростов яблони соответствует фазе начала созревания плодов. В связи с этим представляло большой интерес изучить на данной стадии развития сеянцев количество фотосинтетических пигментов в единичном хлоропласте листьев однолетних приростов. В опытах на зерновых культурах было показано, что по содержанию ФСП в единичном хлоропласте отличия между высокопигментированными и низкопигментированными формами по данному признаку могут достигать 25 %.

Согласно полученным данным, прослеживается тенденция к увеличению содержания ХЛ а, ХЛ в, ХЛ (а+в) в хлоропластах листьев сорта Орловская гирлянда Вербное, а также гибридов F₁ Орловская гирлянда x BM 41497, Вербное x BM 41497 по сравнению с другими формами. Наименее пигментированными в этом отношении являлись сорта Антей, BM 41497, а также гибриды F₁ Антей x BM 41497, Кортланд x BM 41497. Количество изученных видов фотосинтетических пигментов у различных по продуктивности форм яблони в целом сильно варьировало. Нами не было выявлено достоверных отличий между высокопродуктивными и низкопродуктивными формами по содержанию в единичном хлоропласте ХЛ а ($F_{\phi} = 0,89$, $F_{0,05} = 4,38$), ХЛ в ($F_{\phi} = 0,90$, $F_{0,05} = 4,38$), ХЛ (а+в) ($F_{\phi} = 0,90$, $F_{0,05} = 4,38$). Об отсутствии тесной связи между изученными показателями и продуктивностью свидетельствуют низкие значения коэффициентов корреляции. Между системами признаков ХЛ а / хлоропласт – продуктивность ХЛ в / хлоропласт – продуктивность $r = 0,26$ ($p < 0,05$), системой ХЛ (а+в) / хлоропласт – продуктивность $r = -0,29$ ($p < 0,05$). Таким образом, отсутствие тесной связи содержания фотосинтетических пигментов в единичном хлоропласте листьев однолетних приростов яблони с уровнем продуктивности затрудняет использование этих показателей в диагностических целях.

Изучая распределение ФСП на единицу массы сухой биомассы саженцев, отличающихся продуктивностью и сроками посадки, некоторые исследователи пришли к выводу о невозможности использования этих признаков для оценки потенциальной продуктивности сорто-подвойных комбинаций [2]. Проведя исследование динамики ФСП на уровне единицы сухой биомассы, а затем и сырой биомассы у разных по продуктивности и срокам посадки сеянцев яблони, мы получили аналогичные результаты. Обработка экспериментальных данных методом дисперсионного анализа позволила выявить отсутствие достоверных отличий между формами с высоким и низким потенциалом продуктивности. Можно также сделать вывод об отсутствии четкой зависимости между содержанием ФСП на единицу сухой и сырой биомассы и уровнем продуктивности сеянцев, о чем свидетельствуют низкие значения коэффициентов корреляции. Таким образом, использование содержания ФСП, рассчитанных на единицу сухой и сырой биомассы, в диагностике наиболее продуктивных форм яблони может оказаться весьма рискованным.

В литературе существует мнение, что высокий уровень продуктивности растения может быть достигнут не только при условии формирования ими оптимальной площади листовой поверхности, но и осуществлении фотосинтеза высокой продуктивности [2]. В связи с этим особое внимание следует уделять чистой продуктивности фотосинтеза. Считают, что ее повышение – один из резервов создания высокоурожайных культур [5].

Величина интегрального показателя – чистой продуктивности фотосинтеза, была рассчитана как на единицу площади листа (ЧПФп), так и на содержание хлорофилла (ЧПФхл). В процессе исследований было выявлено, что у всех изученных форм яблони наибольшие значения чистой продуктивности фотосинтеза были отмечены в период активного роста побегов. Резкое снижение значения этого показателя происходит в июле, когда не только прекращается рост побегов, но и начинается дифференциация плодовых почек. В августе этот показатель может оставаться на том же уровне или даже снижаться. Аналогичная закономерность была отмечена также и работах других исследователей [2]. Анализ данных показал, что динамика ЧПФп подчиняется той же закономерности, что и для биомассы сухого вещества. Вместе с тем, результаты дисперсионного анализа показали отсутствие достоверных отличий между сеянцами с высоким и низким уровнем потенциала продуктивности по данному признаку на всех периодах вегетации и ее суммарному выражению.

Аналогичную закономерность в изменении признака, а также отсутствие достоверных отличий между формами яблони с высоким и низким уровнем потенциала продуктивности мы смогли выявить и по показателю ЧПФхл (мг / мг ХЛ (а+в) x сут). Анализ данных также показал сопряженность процессов изменения величины ЧПФхл в процессе вегетации и количества ХЛ (а+в), ХЛ а рассчитанного на единицу площади листа и на площадь всего листа однолетнего прироста яблони. Выявленные особенности динамики ЧПФп и ЧПФхл в процессе вегетации позволяют сделать вывод, что рассматриваемые показатели ЧПФ не могут быть использованы в ранней диагностике потенциальной продуктивности яблони. Это положение во много согласуется с уже имеющимся в литературе мнением по данному вопросу [2, 5].

Синтезируемые в процессе фотосинтеза органические вещества по проводящей системе листа, а затем и побега поступают к растущим и созревающим плодам, дифференцирующимся плодовым почкам и, таким образом, принимают активное участие в метаболических процессах всего растительного организма. В настоящее время известно, что совокупность проводящих элементов листа формирует три пучка у основания черешка листьев [11]. Вместе с тем, остается не выясненным вопрос, можно ли использовать особенности их строения в диагностических целях. До настоящего времени работы, посвященные сравнительному изучению количественных признаков проводящих пучков в связи с поиском критериев раннего отбора наиболее продуктивных форм яблони не проводились.

Как показали данные, линейные параметры (длина и ширина наиболее крупного, медиального, проводящего пучка, расположенного в центральной части основания черешка) не являются объективным основанием для отбора наиболее продуктивных форм яблони. Об этом свидетельствуют низкие значения практически полученных критериев Фишера по сравнению с теоретическими. К аналогичному выводу мы приходим и в том случае, когда речь идет о линейных параметрах в среднем для латеральных пучков, расположенных по бокам от медиального пучка, ближе к адаксиальной стороне черешка листьев. Полученные данные о линейных параметрах каждого вида пучков позволили рассчитать их площадь, а затем суммарную площадь трех проводящих пучков у основания одного черешка. Результаты дисперсионного анализа позволяют сделать вывод, что по этим критериям высокопродуктивные и низкопродуктивные формы яблони достоверно не отличаются друг от друга. Таким образом, применение морфометрических показателей проводящих пучков листьев однолетних приростов яблони в диагностических целях не представляется возможным в виду отсутствия достоверных отличий между формами с разным уровнем продуктивности. В качестве одного из кри-

териев продуктивности гибридов яблони может выступать величина индекса устьичной щели листьев однолетних приростов в период окончания роста побегов.

Литература

1. Андрианова Ю.Е. Пигментная система и фотосинтетическая продуктивность сельскохозяйственных растений // Сб.: Фотосинтез и продукционный процесс. – М., 1988. – С. 199 – 203.
2. Дорошенко Т.Н. Биологические основы ранней диагностики сорто-подвойных комбинаций плодовых культур для создания высокоурожайных промышленных садов: Дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.01.07. – Краснодар, 1991. – 345 с.
3. Исаева И.С. Продуктивность яблони (процесс формирования). – М., 1989. – 149 с.
4. Кабанова С.Н. Характеристика пигментного фонда фотосинтетического аппарата у различных форм тритикале и их гибридов: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12. – Минск, 1996. – 157 с.
5. Кабашникова Л.Ф. Особенности организации фотосинтетического аппарата ячменя разной продуктивности: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12. – Минск, 1988. – 186 с.
6. Кабашнікова Л.Ф., Кабанова С.Н., Грыб С.І., Чайка М.Ц. Характарыстыка пігментнага апарату ў азімых формаў трыцікале // Весці Акад. аграрных навук Беларусі. – 1995. – № 1. – С. 21 – 24.
7. Калитухо Л.Н. Взаимосвязь процессов роста и формирования фотосинтетического аппарата и роста на ранних этапах развития растений: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.12. – Минск, 1997. – 120 с.
8. Кочетова Н.И., Кочетов Ю.В. Адаптивные свойства поверхности растений. М., 1982. – 176 с.
9. Нестеров Я.С., Шипота С.Е. Листовая поверхность и количество хлорофилла у сортов яблони типа СПУР // Фотосинтез, развитие и продуктивность с.-х. культур: Сб. науч. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. – Л., 1988. – Т. 121. – С. 41 – 45.
10. Снигиревская Н.С. Применение сканирующего электронного микроскопа в ботанике // Ботанический журнал. – 1971. – № 4. – С. 549-558.
11. Царенко В.П., Соколова Е.А. Морфологические и анатомические особенности листа восточноазиатских видов рода *Cerasus* (Rosaceae) // Ботанический журнал. – 1987. – Т. 72. – № 11. – С. 1514 – 1522.