

Список литературы

- Морозова З. А.* Морфогенетический анализ в селекции пшеницы. М. : МГУ, 1983. 77 с.
- Морозова З. А.* Основные закономерности морфогенеза пшеницы и их значение для селекции. М. : МГУ, 1986. 164 с.
- Морозова З. А.* Морфогенетический аспект проблемы продуктивности пшеницы // Морфогенез и продуктивность растений. М. : МГУ, 1994. С. 33–55.
- Ростовцева З. П.* Влияние фотопериодической реакции растения на функцию верхушечной меристемы в вегетативном и генеративном органогенезе // Свет и морфогенез растений. М., 1978. С. 85–113.
- Ростовцева З. П.* Рост и дифференцировка органов растения. М. : МГУ, 1984. 152 с.
- Степанов С. А., Мостовая Л. А.* Оценка продуктивности сорта по первичному органогенезу побега пшеницы // Продукционный процесс, его моделирование и полевой контроль. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 1990. С. 151–155.
- Степанов С. А.* Морфогенетические особенности реализации продукционного процесса у яровой пшеницы // Изв. СГУ. Сер., Химия, биология, экология. 2009. Т. 9, вып. 1. С. 50–54.
- Adams M.* Plant development and crop productivity // CRS Handbook Agr. Productivity. 1982. Vol.1. P. 151–183.

УДК 633.11: 581.19

СОСТАВ И СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ ФОТОСИНТЕЗА В ПЛАСТИНКЕ ЛИСТЬЕВ ПШЕНИЦЫ

Ю. В. Даштоян, С. А. Степанов, М. Ю. Касаткин

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012, г. Саратов, ул. Астраханская, 83
e-mail: hanin-hariton@yandex.ru*

Установлены особенности в содержании пигментов различных групп (хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов), как и соотношения между ними в листьях пшеницы, принадлежащих разным фитомерам побега. Минимальное или максимальное содержание хлорофиллов и каротиноидов может наблюдаться в различных листьях, что зависит от условий вегетации растений.

Ключевые слова: фитомер, хлорофилл, каротиноид, лист, пшеница.

STRUCTURE AND THE MAINTENANCE OF PIGMENTS OF PHOTOSYNTHESIS IN THE PLATE OF LEAVES OF WHEAT

Y. V. Dashtojan, S. A. Stepanov, M. Y. Kasatkin

Features in the maintenance of pigments of various groups (chlorophyll *a* and chlorophyll *b*, carotenoids), as well as parities between them in the leaves of wheat

belonging to different phytomerous of shoot are established. The minimum or maximum maintenance of chlorophyll and carotenoids can be observed in various leaves that depends on conditions of vegetation of plants.

Key words: phytomer, chlorophyll, carotenoid, leaf, wheat.

Одним из основных показателей потенциальной продуктивности растений является содержание пигментов фотосинтеза в их ассимилирующих органах (Тарчевский, Андрианова, 1980; Matile et al., 1999). В некоторых исследованиях отмечена положительная корреляция между количеством зеленых пигментов и фотохимической активностью хлоропластов листьев, в частности такая корреляция установлена у растений пшеницы разных сортов (Алиев и др., 1988). Имея сведения о содержании хлорофилла, можно оценить эффективность использования растениями фотосинтетически активной радиации, прогнозировать продуктивность посевов, сроки сбора урожая, установить необходимость дополнительно применения удобрений и т. д.

Количество пигментов фотосинтеза в листьях пшеницы, являясь наследуемым сортовым признаком, зависит от их возрастного состояния и фазы развития растения. От нижних к верхним ярусам листьев содержание хлорофилла, как правило, возрастает и максимально оно обычно у флагового листа пшеницы перед колошением (Кумаков, 1985).

Для различных сортов пшеницы саратовской селекции систематических исследований по определению содержания пигментов фотосинтеза в листьях разных метамеров побега, за небольшим исключением (Поздеев, 1999), не проводилось. В связи с этим представляло интерес проведение анализа по качественному составу и количественному содержанию пигментов фотосинтеза в пластинках листьев пшеницы различных сортов, выявление метамерной специфичности в их распределении.

Материал и методика

В качестве объекта изучения выбран сорт яровой мягкой пшеницы Саратовская 58. Для определения содержания пигментов фотосинтеза (хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов) использовали среднюю часть пластинок листьев массой 0,07–0,08 г ($n = 3-4$), тщательно растирали в фарфоровой ступке с небольшим количеством 100%-ного ацетона (2–3 мл), чистого кварцевого песка и мела. После настаивания (2–3 мин) экстракт переносили на стеклянный фильтр № 3 и фильтровали в колбу Бунзена, соединенную с вакуумным насосом KNF–UN 035.3 ТТР (США). Экстракцию пигментов небольшими порциями чистого растворителя повторяли на фильтре 3–4 раза до полного извлечения пигментов. Концентрацию пигментов рассчитывали по уравнениям, составленным на основании

экспериментально полученных с помощью спектрофотометра HEWLET PACKARD (США) удельных коэффициентов поглощения для 100%-ного ацетона (Гавриленко, Жигалова, 2003):

$$\begin{aligned} C_{\text{хл.}a} &= 9,784 \times E_{662} - 0,990 \times E_{644}, \\ C_{\text{хл.}b} &= 21,426 \times E_{644} - 4,650 \times E_{662}, \\ C_{\text{хл.}a + \text{хл.}b} &= 5,134 \times E_{662} + 20,436 \times E_{644}, \\ C_{\text{кар}} &= 4,695 \times E_{440,5} - 0,268 (C_{\text{хл.}a} + \text{хл.}b). \end{aligned}$$

Установив концентрацию пигмента в вытяжке, определяли его содержание в исследуемом материале с учетом объема вытяжки и веса пробы: $A = C \times V / P \times 1000$, где C – концентрация пигментов, мг/л; V – объем вытяжки пигментов в мл; P – навеска растительного материала в г; A – содержание пигмента в растительном материале, мг/г свежего веса. Количество пигментов выражали в миллиграммах на единицу сырого веса.

Статистическую обработку результатов исследований проводили с использованием пакета программы Excel Windows 2007.

Результаты и их обсуждение

Содержание хлорофилла a в 1-м листе мягкой пшеницы сорта Саратовская 58 в условиях 2004 г. составляло 1,32 мг/г. Во 2-м листе отмечено некоторое снижение количества хлорофилла a – 1,28 мг/г. В 3-м листе этого пигмента содержалось еще меньше – 0,89 мг/г, затем последовательно увеличивалось в 4-м и 5-м листьях – соответственно 1,19 и 1,28 мг/г. В 6-м и 7-м листьях отмечено снижение содержания хлорофилла a (рис. 1).

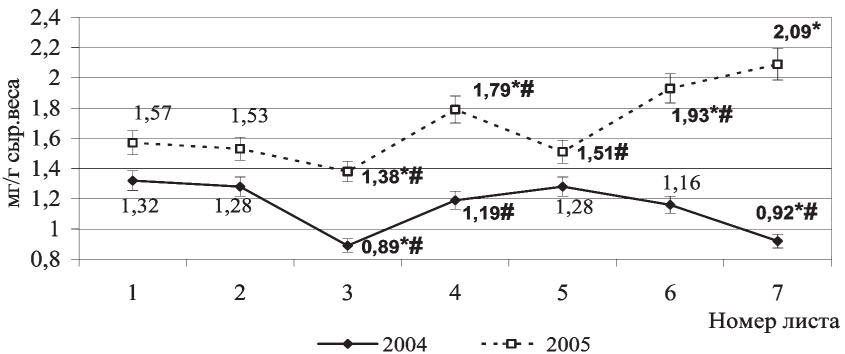


Рис. 1. Содержание хлорофилла a в листьях разных фитомеров побега пшеницы Саратовская 58, мг/г. Примечание: * – здесь и ниже $P \leq 0,05$ относительно первого листа; # – здесь и ниже $P \leq 0,05$ относительно предыдущего листа

Несколько иную тенденцию мы наблюдали при работе с растениями этого сорта в 2005 г. Так же как и годом ранее наблюдалось снижение в содержании этого пигмента от 1-го до 3-го листа. В 4-м листе количество пигмента возрастало до 1,79 мг/г, в 5-м, в отличие от предыдущего года, вновь уменьшалось – 1,51 мг/г, в 6-м и 7-м листьях содержание хлорофилла *a* увеличивалось – соответственно 1,93 и 2,09 мг/г.

Определение количества хлорофилла *b* в пластинках листьев пшеницы сорта Саратовская 58 выявило иную закономерность по сравнению с содержанием хлорофилла *a* (рис. 2).

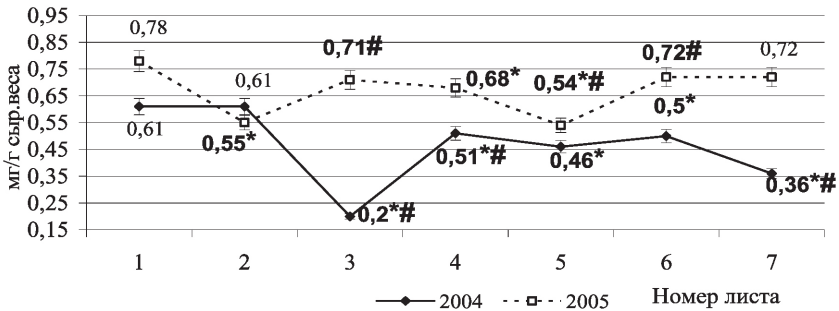


Рис. 2. Содержание хлорофилла *b* в листьях разных фитомеров побега пшеницы Саратовская 58, мг/г

В 2004 г. в 1-м и 2-м листьях пшеницы содержание хлорофилла *b* оказалось одинаковым и составляло 0,61 мг/г. В 3-м листе его количество значительно снижалось до 0,2 мг/г. В 2005 г. содержание хлорофилла *b* во 2-м листе было значительно меньше – 0,55 мг/г, чем в 1-м и 3-м листьях – 0,78 и 0,71 мг/г соответственно. В 4-м листе пшеницы количество этого пигмента существенно возросло по сравнению с 3-м листом, в 5-м листе его содержание незначительно снижалось. В 6-м листе снова наблюдалось небольшое возрастание по сравнению с предыдущим, 5-м листом, в 7-м листе вновь уменьшалось, составляя 0,36 мг/г (см.рис. 2).

В условиях 2005 г. после возрастания относительно предыдущего листа количества хлорофилла *b* в 3-м листе Саратовской 58 отмечено уменьшение его содержания в 4-м и 5-м листьях. В 6-м листе количество хлорофилла *b* вновь возросло, достигая 0,72 мг/г, аналогичное значение отмечалось и для 7-го листа (см. рис. 2).

Таким образом, в отношении содержания хлорофиллов *a* и *b* в пластинках листьев наблюдаются особенности, отражающие их положение в системе фитомеров побега, а также агроклиматические условия в мо-

мент синтеза пигментов. В одних условиях содержание пигментов может быть больше во флаговом и предфлаговом листьях относительно ниже-расположенных листьев, в других – меньше. Следует предположить, что в определенной степени это свидетельствует об относительной автономности фитомеров, обеспечивающих экологическую пластичность сорта (Степанов и др., 2005).

Исходя из полученных нами и представленных выше данных по содержанию хлорофиллов *a* и *b* в пластинках листьев было рассчитано соотношение между ними (рис. 3).

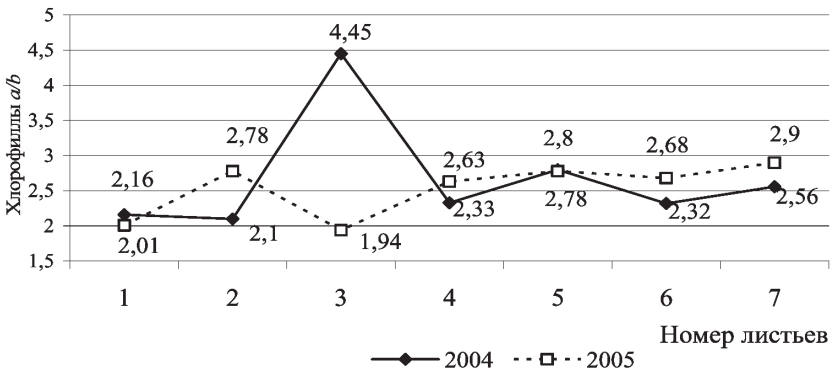


Рис. 3. Соотношение хлорофиллов *a/b* в пластинках листьев побега пшеницы Саратовская 58

В условиях вегетации 2004 г. соотношение между хлорофиллами *a* и *b* в 1-м и 2-м листьях было примерно одинаковым, а в 3-м – существенно возросло (до 4,45), вновь уменьшаясь в 4-м листе (2,33). В 5-м листе это соотношение вновь возросло, в 6-м – уменьшалось (до 2,32), в 7-м листе снова становилось больше – 2,56 (см. рис. 3). Несколько иная тенденция в соотношении хлорофиллов в пластинках листьев отмечена в условиях вегетации 2005 г. Если в 1-м листе соотношение хлорофиллов составляло 2,01, то во 2-м листе мы наблюдали некоторое увеличение этого показателя – 2,78. В 3-м листе, в отличие от предыдущего, 2004 г., когда мы наблюдали резкое возрастание величины соотношения пигментов, оно уменьшалось, составляя 1,94. В 4-м и 5-м листьях соотношение хлорофиллов последовательно возрастало, однако в 6-м листе достигало тех же значений, что и в 4-м, т.е. уменьшалось относительно предыдущего листа. В 7-м листе соотношение хлорофиллов *a* к *b* вновь возрастало (см. рис. 3).

Таким образом, как и в случае абсолютного содержания пигментов, отмечается специфичность каждого листа в соотношении между хлорофиллами *a* и *b*, опосредуемое агроклиматическими условиями и напряженностью донорно-акцепторных связей между метамерами побега.

Содержание каротиноидов в пластинках листьев побега пшеницы сорта Саратовская 58 также оказалось весьма лабильным показателем (рис. 4), значения которого существенно варьировали в зависимости от положения листа на побеге.

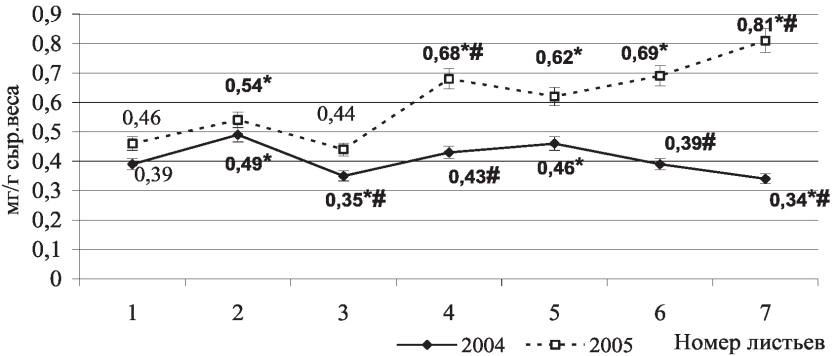


Рис. 4. Содержание каротиноидов в листьях разных метамеров побега пшеницы Саратовская 58, мг/г

В условиях 2004 г. содержание пигментов этой группы составляло от 0,34 мг/г (7-й лист) до 0,40 мг/г (2-й лист). Количество каротиноидов возрастало от 1-го листа ко 2-му, уменьшалось затем в 3-м листе, увеличивалось в 4-м и 5-м листьях, снова уменьшалось в 6-м и 7-м листьях (см. рис. 4).

В 2005 г. для первых трех листьев наблюдалась та же тенденция, что и годом ранее. В частности, в 1-м листе содержание каротиноидов составляло 0,46 мг/г сырого веса, во 2-м их количество возрастало и достигало 0,54 мг/г, а в 3-м – снижалось до 0,44 мг/г. В дальнейшем отмечалась иная тенденция по сравнению с 2004 г.: в 4-м листе количество каротиноидов существенно увеличивалось – 0,68 мг/г, в 5-м листе несколько уменьшалось – 0,62 мг/г, в 6-м и 7-м листьях последовательно возрастало – соответственно 0,69 и 0,81 мг/г (см. рис. 4).

Соотношение содержания хлорофиллов обеих групп к содержанию пигментов группы каротиноидов в пластинке листьев, принадлежащих различным фитомерам побега пшеницы Саратовская 58, показано на рис. 5. В условиях вегетации 2004 г. это соотношение уменьшалось от 1-го листа к 3-му, от 4-го к 5-му, от 6-го к 7-му листу и, наоборот, возрастало

тало – от 3-го к 4-му, от 5-го к 6-му листу. Примерно такая же закономерность отмечена в условиях 2005 г., исключая существенное возрастание этого соотношения от 2-го к 3-му листу и уменьшение – от 3-го к 4-му листу (см. рис. 5).

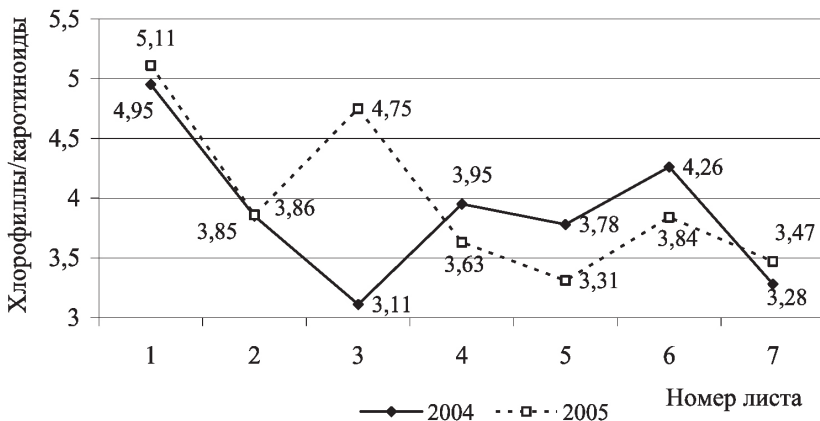


Рис. 5. Соотношение содержания хлорофиллов к каротиноидам в листьях побега пшеницы Саратовская 58

Таким образом, исходя из приведенных выше данных мы можем сделать вывод, что существуют определенные, специфические особенности соотношения пигментов различных групп в листьях, принадлежащих разным фитомерам побега.

Учитывая, как показали проведенные нами расчёты, различия между абсолютным и относительным содержанием пигментов, правомочно было оценить фитомерные различия листьев и по такому признаку, как содержание пигментов, хлорофиллов и каротиноидов в % от их общего содержания. Кривая относительного содержания хлорофилла *a* (в % от суммарного содержания всех пигментов фотосинтеза) в листьях пшеницы различных фитомеров представлена на рис. 6.

В условиях вегетации 2004 г. доля хлорофилла *a* варьировала от 53,7% (2-й лист) до 61,7% в 3-м листе. В 2005 г. относительное содержание хлорофилла *a* составляло от 54,5% в 3-м листе до 58,4% во 2-м листе побега пшеницы (рис. 6). Относительное содержание хлорофилла *b* в пластинке листьев также различалась по годам вегетации. Содержание хлорофилла *b* составляло: в условиях 2004 г. от 14,1% в 3-м листе до 26,1% в 1-м листе, в 2005 г. – от 19,9% в 7-м листе до 28,1% в 3-м листе (рис. 7).

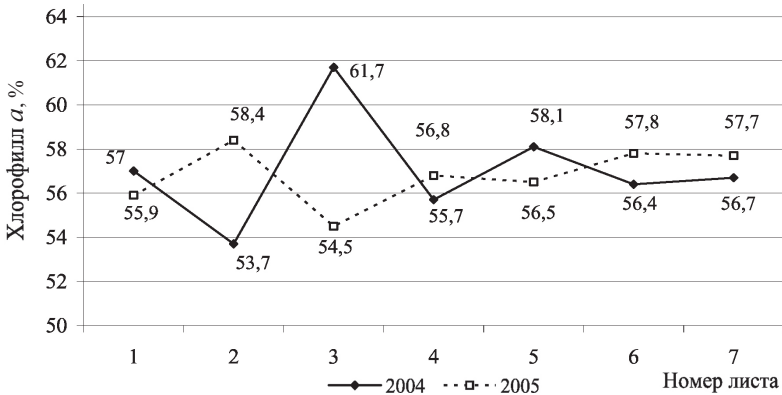


Рис. 6. Относительное содержание хлорофилла *a* в пластинке листьев пшеницы Саратовская 58, %

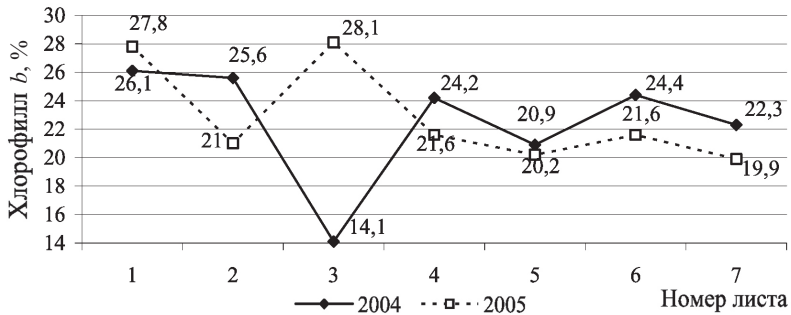


Рис.7. Относительное содержание хлорофилла *b* в пластинке листьев пшеницы Саратовская 58, %

Выявлено, что как и в случае абсолютного содержания хлорофиллов *a* и *b* в пластинке листьев, так и в случае их относительного содержания проявляются фитомерные особенности. Отмечено, что относительное содержание хлорофиллов *a* и *b* в пластинке каждого листа имеет противоположную тенденцию, как правило, большему содержанию хлорофилла *a* соответствует меньшее содержание хлорофилла *b* и наоборот. Очевидно, что подобная закономерность есть результат координации путей синтеза этих пигментов из общего их пула (Литвин и др., 1963; Matile et al., 1999).

Относительное содержание каротиноидов в пластинках листьев пшеницы, так же как и содержание хлорофиллов, изменялось в зависи-

мости от принадлежности листа тому или иному фитомеру побега и года вегетации. Содержание каротиноидов составляло: в условиях вегетации 2004 г. от 16,9% в 1-м листе до 24,2% в 3-м листе, в 2005 г. – от 16,3 в 1-м листе до 23,3% в 5- листе. Минимальное относительное содержание каротиноидов наблюдалось в 1-м листе Саратовской 58 в каждом из годов исследования (рис. 8).

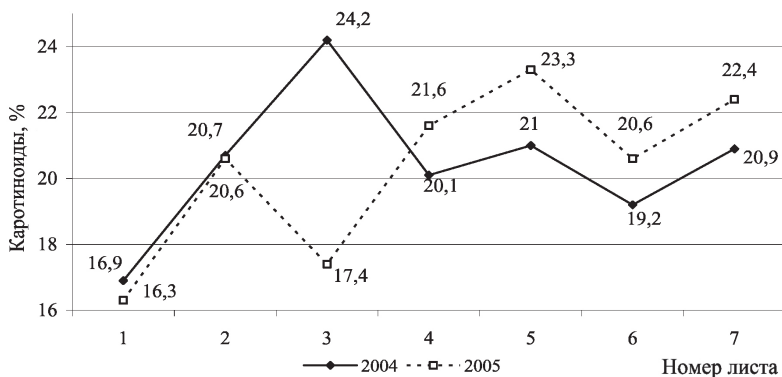


Рис. 8. Относительное содержание каротиноидов в пластинке листьев пшеницы Саратовская 58, %

Выводы

Таким образом, существуют определенные особенности в содержании пигментов различных групп, как и соотношения между ними в листьях пшеницы, принадлежащих разным фитомерам побега. Отмеченные особенности могут свидетельствовать о наличии свойств автономности каждого из фитомеров, выступающих в качестве самостоятельных донорно-акцепторной единиц в процессе онтогенеза растений.

Список литературы

- Алиев Д. А., Азизов И. В., Казибекова Э. Г. Фотосинтетическая способность и развитие хлоропластов в онтогенезе пшеницы. Баку : Элм., 1988. 116 с.
- Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Большой практикум по фотосинтезу. М. : Изд. центр «Академия», 2003. 256 с.
- Кумаков В. А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М. : Агропромиздат, 1985. 270 с.
- Литвин Ф. Ф., Гуляев Б. А., Синищев В. А. Хлорофилл. Его строение и образование в растении. М. : Наука, 1963. 114 с.
- Поздеев А. И. Мезоструктура и фотосинтетическая активность листьев яровой пшеницы в связи с внешними условиями в период их формирования и засухоустойчивостью сортов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 24 с.

Степанов С. А., Коробко В. В., Дацтоян Ю. В. Трансформация межметамерных отношений в онтогенезе побега пшеницы // Изв. СГУ. Сер. Химия, биология, экология. 2005. Т. 5, вып. 2. С. 33–36.

Тарчевский И. А., Андрианова Ю. Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиология растений. М. : Наука, 1980. Т. 27, вып. 2. С. 341–348.

Matile P., Hörtensteiner S., Thomas H. Chlorophyll degradation // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1999. Vol. 50. P. 67–95.