



НОРМИРОВАНИЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИНДЕКСОВ – ПРИЕМ, ПОВЫШАЮЩИЙ ИХ ИНФОРМАТИВНОСТЬ ПРИ ДИАГНОСТИКЕ ПРОДУКТИВНОСТИ ПЛОДОВЫХ КУЛЬТУР

В.В. АНТЮФЕЕВ

Аннотация. Для оценки и сравнения потенциальной продуктивности сортов и гибридов косточковых плодовых культур предложено использовать комплекс взаимосвязанных морфофизиологических и морфометрических показателей, отражающих архитектуру кроны, с одной стороны, и фотосинтетическую деятельность листового аппарата – с другой. Обоснована и описана вычислительная процедура, позволяющая формализовать вид (способ математического представления) сопоставляемых характеристик и повысить их информативность.

На микроуровне оценка дается с помощью критерия D , отражающего эффективность работы фотосинтетических систем. Этот показатель рассчитывается после измерения интенсивности индуцированного флуоресцентного свечения фотосистем I и II. Одновременно оценивается продуктивность работы листового аппарата по плодoобразованию на организменном уровне. В качестве оценочных критериев используются нормированные (т.е. отнесенные к единице объема кроны либо к единице площади листовой поверхности) значения следующих показателей: плотность упаковки генеративных элементов (ПУ), насыщенность кроны листовой поверхностью (НКЛ), фитомасса плодов и листьев, – и производные от них: индекс эффективности утилизации квантов света листьями (D_n), коэффициент продуктивной работы листовой поверхности на урожай (КПРЛ), индекс продуктивной работы объема кроны (ИПОК) и другие. Показано, что высокий урожай сортов достигается при оптимальных значениях предложенных критериев.

Ключевые слова: плодовые культуры, продуктивность, архитектура кроны, активность фотосинтетического аппарата, морфофизиологические индексы

Ялтинский отдел Географического общества Украины, Никитский сад, дом 5, пос. Никита, г. Ялта, АР Крым, 98648; vvaant@ukr.net

Введение

Изучение биологических процессов, формирующих потенциальную и реальную продуктивность плодовых культур – традиционное для Никитского ботанического сада (НБС) направление исследований. Основная цель работы – отбор растений на ранних стадиях развития для дальнейшей селекции высокоурожайных сортов (Смыков и Лищук 1999). Спектр применяемых методов достаточно широк (Смыков и др. 1991), одним из них является способ комплексной биолого-математической оценки, основанный на сопоставлении взаимозависимых количественных характеристик структуры

и функций фотосинтетического аппарата, репродуктивных органов, архитектуры кроны у разных по продуктивности сортов (Антюфеев и др. 1987).

Данный подход лег в основу научно-технических разработок, выполнявшихся в НБС начиная с 1986 г. под руководством профессоров В.К. Смыкова и А.И. Лищука комплексной группой, которую возглавила к.б.н. Н.М. Лукьянова, специализировавшаяся ранее в области изучения фотосинтеза декоративных растений. Результаты исследований многократно издавались и докладывались на конференциях в нашей стране и за рубежом (ГОРИНА и др. 2000; СМЫКОВ и др. 2001; АНТЮФЕЕВ & SHISHKINA 2004; АНТЮФЕЕВ *та ін.* 2007),

однако, как ни странно, некоторые основные моменты, на которых базируется предложенная методология – сочетание морфофизиологического анализа (КУПЕРМАН 1977; ПЕРФИЛЬЕВА и АХМАТОВА 1984) и формального математического, не нашли четко сформулированного отражения в этих публикациях.

Исследование проводили, исходя из нескольких, в разной степени очевидных, рабочих гипотез. Во-первых, результативность работы листа на урожай определяется, в конечном счете, активностью фотосинтетического аппарата. Во-вторых, процессы фотосинтеза происходят при вполне определенном режиме освещенности, который формируется в кроне под влиянием особенностей ее архитектоники. В-третьих, растения одних сортов плодовых культур формируют высокий урожай за счет больших размеров кроны (это можно назвать «экстенсивной тактикой» растения), а другие сорта предрасположены к интенсивной деятельности компактной кроны.

Наряду с этими принципиальными соображениями на выполнение исследования повлияли привходящие обстоятельства субъективного характера. Первоначально предполагалось, что в работе будут участвовать сотрудники отделов плодовых культур, физиологии растений и группы климата НБС. Однако климатологи были переключены на выполнение иных разделов темплана, поэтому не удалось организовать инструментальное измерение внутрикронового режима солнечной радиации. Агроклиматологическая часть исследований выполнялась автором этих строк по планам работы Ялтинского отдела Географического общества (ЯОГО), причём было предложено, во-первых, вместо абсолютных значений актинометрических величин внутри кроны использовать косвенный показатель, непосредственно влияющий на количество солнечной энергии, поступающей к плодам – густоту кроны (насыщенность ее листьями), а во-вторых, и морфофизиологические показатели

представить в виде относительных величин (нормированных индексов). Из сказанного вытекала необходимость изучить и сопоставить геометрические параметры крон у достаточно широкого набора сортов и гибридов основных плодовых культур Крыма.

Материалы и методы исследований

Исследования особенностей плодоношения сортов и гибридов персика (*Prunus persica* L.), абрикоса (*Prunus armeniaca* L.) и алычи (*Prunus cerasifera* Ehrh.) вели на коллекционных участках плодовых культур НБС в центральной части Южного берега Крыма на высоте около 200 м над уровнем моря. Погодные условия описаны по данным измерений метеостанции «Никитский Сад», расположенной на расстоянии около 700 м от участков на высоте 210 м.

От работ других авторов (Овсянников 1985; Седов и Огольцова 1999), которые заменяют некоторые абсолютные значения оценочных параметров относительными величинами, наш подход (Антюфеев и др. 1987; Смыков и Лищук 1999) отличается последовательным применением во всех случаях приема нормирования, то есть использованием только относительных значений (в пересчете на 1 м³ кроны или на 1 м² площади листовой поверхности) всех показателей, которые вовлекаются в процедуру оценивания сортов, включая характеристики на микроуровне, например, изменчивость интенсивности низкотемпературной индуцированной флуоресценции хлорофилла (Раскин и др. 1988; Лукьянова и др. 1989).

Определение геометрических размеров каждого модельного дерева, необходимых для дальнейших расчетов, не представляет трудности. Для определения объема кроны достаточно измерить ее высоту (без учета высоты штамба) и диаметр в наиболее широкой части (в горизонтальной плоскости). Объем вычисляется по формулам элементарной математики после аппроксимации формы кроны

соответствующими геометрическими телами. Например, чашевидную форму кроны деревьев персика можно представить как сочетание усеченного и неусеченного конусов, конфигурация кроны алычи может быть аппроксимирована в виде цилиндра, у большинства сортов абрикоса – в виде конуса (в отдельных случаях – полусферы).

Общая площадь листовой поверхности дерева определяется после измерения длины побегов и площадей отдельных листьев (как произведение длины и ширины листа) в каждой из шести групп побегов (длиной от 0,5 до 2 см, 2-5, 5-10, 10-20, 20-30 см и более 30 см) на одной скелетной ветви дерева. Затем полученная сумма площадей листьев умножается на количество скелетных ветвей и на коэффициент, полученный экспериментально для листьев каждого из сортов. Последняя операция необходима для поправки на степень отклонения формы листа от правильного прямоугольника.

Чтобы определить накопление ассимилятов в растении по изменению содержания сухого вещества, ежедекадно брались высежки из одних и тех же маркированных листьев в нескольких биологических повторностях, для которых определялся (после высушивания) удельный вес листа (сухой вес его единичной поверхности), затем делался пересчет для общей площади листовой поверхности модельного дерева. Интегрированный показатель «накопление сухого вещества в листьях» (НСВ), образованный путем суммирования декадных данных (либо представленный в виде среднего из декадных значений), характеризует хозяйственно непродуктивную работу листового аппарата на накопление собственной массы. Его нельзя отождествлять с реальной сухой массой в конце сезона, зато он отражает условия всего периода вегетации.

После этого легко определяются описанные ниже показатели – внешне формальные, а по существу глубоко биологически обоснованные.

Коэффициент продуктивной работы сухой массы листа на урожай (КПРА) –

отношение веса плодов с дерева к НСВ. Очень важно, что КПРА – величина безразмерная.

Плотность распределения генеративных почек в кроне, или плотность их упаковки в ней (ПУ) – отношение общего их количества к объему кроны; этот морфобиологический индекс имеет размерность м^{-3} .

Показатель насыщенности кроны листьями, а точнее листовой поверхностью (НКА), определяется их суммарной площадью, заключенной в единице объема кроны. Размерность индекса – $\text{м}^{-1} (\text{м}^2 : \text{м}^3)$.

Урожай на единицу объема кроны, или индекс продуктивной работы кроны на урожай (ИПОК) – отношение урожая с модельного дерева к объему его кроны. Измеряется в $\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$. Аналогичен ему показатель продуктивности работы на урожай листовой поверхности ПРАП, говорящий о массе плодов, производимой единицей площади листового аппарата и имеющий размерность $\text{кг} \cdot \text{м}^{-2}$.

Удельной плотностью листа (УПЛА) мы именуем сезонное накопление сухого вещества листьями, отнесенное к единице поверхности, измеряется в $\text{г} \cdot \text{см}^{-2}$.

Получение перечисленных выше оценок, которые делаются на организменном уровне, составляли первый раздел исследовательских работ. Эти оценочные индексы сопоставлялись с результатами, полученными во втором разделе исследований – при анализе продукционного процесса на клеточном уровне через параметры низкотемпературной флуоресценции хлорофилла в листьях плодовых культур (Раскин и др. 1988; Лукьянова и др. 1989).

Данная работа выполнена Н.М. Лукьяновой совместно с сотрудниками Института фотобиологии АН Белоруссии на его оборудовании. Для анализа фрагмент завершившего рост листа, зафиксированный в жидком азоте, облучали слабым светом с длиной волны 350-450 нм, вызывая тем самым флуоресценцию хлорофилловых пигментов, включенных в хлорофилл-белковые комплексы фотосистем I и II (ФС I и ФС II). У персика максимум интенсивности свечения

(обозначим ее буквой J) ФС I отмечается в области 728 нм; ФС II дает максимум на волне 692 нм.

Как доказано в результате работы по изучению флюоресценции листьев (РАСКИН и др. 1988), характеристикой активности и функционального состояния фотосинтетического аппарата может служить разница D между значением отношения (J_{728}/J_{692}), которое получено до облучения, и значением (J_{728}/J_{692}) после облучения. Величина D – показатель возможностей поверхности листа утилизировать солнечную энергию. Большое либо малое значение говорит о высокой либо низкой способности к миграции энергии между пигментами ФС I и ФС II, то есть об эффективности утилизации солнечной радиации фотосинтетическим аппаратом различных сортов плодовой культуры.

Подчеркнем, что первоначально первый и второй разделы работы выполнялись независимо один от другого. Однако затем было выдвинуто предположение, что показатель D также можно подвергнуть процедуре нормирования – преобразовав его в индекс D_n , привязанный к показателям архитектуры кроны. Безразмерное нормированное значение

$$D_n = D \cdot S_{\text{сеч.}} / S_{\text{пов.}} \dots\dots\dots (1),$$

где D_n – условное количество квантов света, утилизированных в фотосинтетическом аппарате на единице поверхности листа;

D – описанный выше безразмерный показатель: изменчивость интенсивности флуоресценции фотосистем листа в лабораторных условиях;

$S_{\text{сеч.}}$ – площадь сечения кроны в плоскости, перпендикулярной солнечным лучам;

$S_{\text{пов.}}$ – общая площадь листовой поверхности дерева.

Результаты и их обсуждение

За 17 лет изучения названных выше культур наблюдались разные и даже

контрастные условия погоды как в холодный период года, так и в сезон вегетации. Сумма активных температур выше 10°C колебалась между 3400° и 4050° при климатической норме 3660°. Наиболее изменчивым был режим атмосферного увлажнения: от 165% обычной годовой суммы осадков за 1997 год до 26-месячной засухи 1992-1994 гг.

Установлено, что достоверная, хотя и не очень тесная связь между содержанием сухого вещества в листьях (выраженным через НСВ или УПА) и урожаем плодов отмечается во все годы независимо от типа погоды во время периода вегетации.

Среди метеорологических факторов наибольшее влияние на НСВ оказывают температура и дефицит влажности воздуха, а также продолжительность солнечного сияния (ЧЧСС); влажность почвы менее важна; сумма осадков существенного значения не имеет. Больше других сортов персика от прихода солнечной радиации зависят Гагаринский и Великолепный, которые имеют свойство скидывать листву при экологическом стрессе. Это особенно заметно в засушливые жаркие годы: в 1986 и 1993 гг., когда выпало, соответственно, 32 и 85 мм осадков с июня по сентябрь при норме 133 мм, коэффициенты корреляции между НКЛ и ЧЧСС для названных сортов (0,84 и 0,82) были почти вдвое выше, чем в 1987 и 1992 гг., характеризующихся как нормально увлажненные. Такое явление связано, по-видимому, со степенью насыщенности кроны листовой поверхностью: густые кроны (большое значение НКЛ) в 1987 и 1992 гг., разреженная листва и, следовательно, повышенный уровень внутрикороновой радиации в 1986 и 1993 гг.

Закономерности формирования биологических особенностей продуктивности, оцениваемые через КПРА и D, совпадают (Табл. 1).

Помещенные в таблице данные показывают, что наблюдается тенденция повышения урожайности у сортов с более высокими значениями D (Крымский Фейерверк, Ветеран). Но эта закономерность недостаточно стабильна: сорт Золотая

Табл. 1. Некоторые параметры архитектоники кроны и морфофизиологические показатели модельных деревьев разных по урожайности сортов персика.

Tab. 1. Some parameters of the crown's architectonics and morpho-physiological characteristics of model trees of peach varieties, different in yield.

Название сорта	Урожай с дерева, кг	Объем кроны, м ³	КПРА	D	D _n	НКЛ
Крымский Фейерверк	123,9	16,1	1,52	0,96	0,10	4,68
Санхейвен	21,7	10,6	0,46	0,60	0,07	4,52
Гагаринский	69,1	12,2	0,79	0,68	0,06	6,49
Сочный	9,1	6,6	0,17	0,34	0,03	7,06
Краснощекий	3,4	6,3	0,04	0,39	0,02	10,83
Великолепный	56,8	26,4	0,41	0,59	0,05	5,39
Золотая Москва	30,8	11,7	0,48	0,69	0,07	4,91
Ветеран	124,7	24,7	1,54	0,66	0,09	3,08

Москва с большим значением D не очень урожаен. Коэффициент корреляции для 16 изучавшихся сортов персика равен $0,66 \pm 0,19$. После операции нормирования обсуждаемая закономерность стала более четкой, коэффициент корреляции между D_n и урожайностью равен $0,81 \pm 0,12$. Физический смысл этого становится ясным при рассмотрении уравнения (1). Чем больше D и S_{сеч.}, тем больше квантов утилизируется листьями. Чем больше S_{нов.} при одних и тех же D и S_{сеч.}, то есть чем гуще крона, тем меньше квантов попадает на единицу поверхности листа.

С биологической точки зрения, увеличение показателя D_n свидетельствует, что в единице поверхности листа повышается эффективность световой стадии фотосинтеза благодаря увеличению электронного потока, и это приводит к соответствующему повышению скорости образования органических веществ в последующих темновых фотосинтетических реакциях (GORINA *et al.* 2000).

Абсолютные числовые значения КПРА не являются константой для определенного сорта, поскольку сама методика их получения подразумевает именно такое свойство этого индекса. Однако неизменной остается его суть (сорта, у которых лист «работает на себя», а не на формирование урожая, отличаются

низким КПРА), что дает возможность сопоставлять разные по урожайности сорта даже в неодинаковые по погодным условиям годы.

Показатель НКЛ связан с урожайностью довольно сложным образом. Нежелательны как низкие, так и слишком высокие его значения. Оптимум заключен между 3,0 и 6,0 м⁻¹ для персика, 2,0 и 2,5 м⁻¹ для абрикоса и между 0,5 и 2,0 м⁻¹ для алычи. При очень низкой НКЛ попытки увеличить урожайность лишь путем увеличения объема кроны не дадут эффекта и приведут к снижению единичной продуктивности работы последней (к уменьшению ИПОК), ибо из уравнения (1) вытекает, что D_n изменяется обратно пропорционально линейным размерам кроны. Действительно, в числитель (1) эти размеры входят во второй степени (S_{сеч.}), а значение знаменателя зависит от их третьей степени, так как при НКЛ = const величина S_{нов.} определяется только объемом кроны. Это становится особенно наглядным, если аппроксимировать форму кроны сферой, для которой подобран такой виртуальный радиус, что ее объем равен истинному объему реальной кроны.

У алычи прослеживается зависимость между площадью листьев, питающих один плод, и продуктивностью сорта: у

продуктивных и непродуктивных сортов независимо от погодных условий четко сохраняются различия по этому показателю. У абрикоса и персика явных различий не отмечено (Антюфеев и др. 2006).

Как следует из результатов нашей работы, одни сорта формируют высокий урожай благодаря крупным размерам дерева (Табл. 1, сорт Великолепный), у других же хорошая продуктивность обусловлена интенсивной работой единицы объема кроны и единицы листовой поверхности на урожай. У Крымского Фейерверка коэффициент ПРАП 1,65 кг · м⁻², у Ветерана 1,64 кг · м⁻², достаточно высок у них и индекс ИПОК: соответственно, 7,7 кг · м⁻³ и 5,1 кг · м⁻³.

Пользуясь такого рода индексами, селекционер имеет возможность выбрать направление работы: делать упор на интенсивный путь (отдавать предпочтение сортам с высокими значениями ИПОК и ПРАП) либо на экстенсивный (создавать сорта с крупной кроной и большой листовой поверхностью).

Заключение

На протяжении всего периода исследований нормированные индексы сохраняли высокий уровень информативности о сравнительной продуктивности сортов косточковых плодовых культур. Значениями индексов, близкими к оптимальным, характеризовались персик Ветеран, Крымский Фейерверк, Золотая Москва, абрикос Спутник, Лунник, Родник, алыча Обильная, которые, учитывая их способность реализовать потенциальную продуктивность в урожай, признаны ценными для дальнейшей селекционной работы. Использование этих индексов поможет выделить сильные и слабые свойства каждого сорта, сохранение и развитие – либо, напротив, изменение и устранение которых даст возможность повысить урожайность в процессе селекционной работы.

Цитируемые источники

- АНТЮФЕЕВ В.В., ЛУКЬЯНОВА Н.М., ПЕРФИЛЬЕВА З.Н. 1987.** Некоторые формализованные подходы к оценке продуктивности плодовых культур. *Бюл. Гос. Никит. ботан. сада* **64**: 40–44.
- АНТЮФЕЕВ В.В., ШИШКИНА Е.А., ЛУКЬЯНОВА Н.М., ГОРИНА В.М. 2006.** Архитектоника кроны и погодные условия как факторы, формирующие продуктивность сортов алычи. *Вісник аграрної науки південного регіону* **7**: 52–58.
- АНТЮФЕЕВ В.В., ШИШКИНА О.А., ЛУКЬЯНОВА Н.М. 2007.** Інформативність морфологічних індексів продуктивності плодкових культур при стресових умовах погоди. *Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі (тези доп. III Міжнар. конф., Львів, 2007 р.)*: 106–107.
- ГОРИНА В.М., ЛУКЬЯНОВА Н.М., ИВАЩЕНКО Ю.В., АНТЮФЕЕВ В.В. 2000.** Комплексная оценка продуктивности сортов и гибридов абрикоса на основе морфо-биофизических показателей. *Плодоводство на рубеже XXI века (матер. междунар. научн. конф., Минск, 2000 г.)*: 72–73.
- КУПЕРМАН Ф.М. 1977.** Морфофизиология растений. Высшая школа, Москва.
- ЛУКЬЯНОВА Н.М., АНТЮФЕЕВ В.В., ПЕРФИЛЬЕВА З.Н. 1989.** Морфофизиологические характеристики потенциальной продуктивности персика. *Труды Гос. Никит. ботан. сада* **108**: 118–127.
- ОВСЯНИКОВ А.С. 1985.** Оценка фотосинтетической деятельности плодовых и ягодных культур в связи с формированием урожая. Методические рекомендации. Мичуринск.
- ПЕРФИЛЬЕВА З.Н., АХМАТОВА З.Н. 1984.** О морфофизиологическом анализе формирования потенциальной и реальной продуктивности сортов персика. *Субтропические культуры* **6 (194)**: 101–105.
- РАСКИН В.И., ЛЕГЕНЧЕНКО Б.И., ЛУКЬЯНОВА Н.М., СМЫКОВ В.К., ЯБЛОНСКИЙ Е.А., ПЕРФИЛЬЕВА З.Н., ПАУЛЬ Э.Э. 1988.** Способ определения потенциальной продуктивности персика. А.С. 1375184 (СССР). *Открытия и изобретения* **7**: 11.
- СЕДОВ Е.Н., ОГОЛЬЦОВА Т.П. 1999.** Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. Изд-во ВНИИСПК, Орёл.
- СМЫКОВ В.К., ЛУКЬЯНОВА Н.М., АНТЮФЕЕВ В.В., СМЫКОВ А.В. 2001.** Оценка формирования потенциальной продуктивности плодовых растений. *Основные направления и методы селекции семечковых культур (матер. к междунар. научно-методич. конф., Орёл, 2001 г.)*: 92–93.

- СМЫКОВ В.К., ЛИЩУК А.И. (ред.) 1999. Интенсификация селекции плодовых культур. Труды Гос. Никит. ботан. сада 118: 1–217.
- СМЫКОВ В.К., СЕМИН В.С., АНТЮФЕЕВ В.В. и др. 1991. Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур. Методические рекомендации. Изд-во ВАСХНИЛ, Москва.
- ANTYUFEEV V., SHISHKINA E. 2004. Normalised morpho-physiologic indices of a fruit tree productivity in reasonable and marginal weather conditions. *Growth and development of plants (Int. Scient. Conf, Babtai, 2004)*: 21–22.
- GORINA V., LUKIANOVA N., ANTYUFEEV V. 2000. Evaluation of harvest formation process in a fruit tree by its morphophysiological characteristics. Sodininkyste ir darzininkyste. *Scientific works of the Lithuanian institute of horticulture and Lithuanian university of agriculture* 19 (3): 185–194.

NORMALIZING OF MORPHO-PHYSIOLOGICAL INDEXES AS THE MODE, IMPROVING THEIR INFORMATIONAL VALUE IN THE DIAGNOSIS OF PRODUCTIVITY OF FRUIT CULTURES

VICTOR V. ANTYUFEEV

Abstract. The set of interrelated morphological and morphometric indexes connected with crown architectonics, on the one hand, and the photosynthetic activity of leaf apparatus on the other, are suggested to assess and compare the potential productivity of varieties of stone fruit cultures. The computational procedure to formalize a kind (method of mathematical representations) of features, which are comparing, are substantiated and described. This procedure makes it possible to improve informational value of these features. The evaluation was conducted on the micro-level by using the criterion D , which reflects the efficiency of photosynthesis systems. This index is calculated after measuring fluorescence irradiation intensity induced by photosystems I and II. At the same time, the work productivity of leaf apparatus is evaluated on the organism level (by assessing fruit-bearing). The following normalized (related to the crown volume unit or the leaf square unit) indexes are used as evaluative criteria: the density of pacing by generative elements, the saturation of a crown by leaf surfaces, the biomass of fruits and leaves and, also, some derivatives of these: the index of efficiency of utilization of solar radiation quanta by leaves (D_n), the coefficient of the productive work of leaf surfaces on harvest formation (КПРА in Russian transcription), the index of productive work of the crown volume (ИПОК in Russian transcription), etc. It has been shown that high harvests of the studied cultivars are obtained when optimal values of offered are achieved.

Key words: fruit cultures, productivity, the crown architectonics, the activity of photosynthetic apparatus, morpho-physiological indices

Yalta department of the Geographical society of the Ukraine, Nikita, bldg N5, 98648, Yalta, Crimea; vivaant@ukr.net