

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ И ПРОДУКТИВНОСТЬ АМАРАНТА – C₄ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ

Слонов Л. Х., Шугушева Л. Х., Слонов Т. Л.

ФГБОУ ВПО «Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова», Нальчик, e-mail:bsk@kbsu.ru; shugusheva61@mail.ru

Проведены опыты для установления влияния основных элементов минерального и органоминерального питания на продуктивность амаранта, на изменение разных параметров фотосинтетического аппарата: площадь листьев, содержание хлорофилла «а» и «б» в листьях, число хлоропластов в клетках листьев и на единицу площади листьев, интенсивность фотосинтеза и чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ). Установлено, что при внесении в почву азота, фосфора и калия по 90 кг действующего вещества на гектар посева величина зеленой биомассы возрастает до 1345 ц/га, семян – до 19,16 ц/га, а при сочетании внесения в почву минеральных (N₄₅P₆₅K₃₀) удобрений с органическим (навоз 20т/га) урожай биомассы увеличивается еще выше и достигает 1673 ц/га, а семян – до 22,4 ц/га. Это достигается путем улучшения активности работы вышеперечисленных параметров фотосинтетического аппарата исследуемого образца амаранта.

Ключевые слова: амарант, биомасса, семена, площадь листьев, хлорофилл, хлоропласты, интенсивность и чистая продуктивность фотосинтеза.

PHOTOSYNTHETIC APPARATUS AND PRODUCTIVITY OF AMARANTH C₄ OF GROUP OF PLANTS

Slonov L. K., Shugusheva L. K., Slonov T. L.

FGBOU VPO, Kabardino-Balkarian State University named after H. M. Berbecov, Nalchik, e-mail:bsk@kbsu.ru; shugusheva61@mail.ru

The experiments for establishing of influencing on the main elements of mineral or organomineral feeding on the productivity of amaranth on changing of different parameters of photosynthetic apparatus: the area of leaves the content of chlorophyll «a» и «b» in the leaves, the amount of chloroplasts in the cells of leaves, the intensity of photosynthesis and pure productivity of photosynthesis are set. It is stated that when we add into the soil nitrogen, phosphorus and potassium 90 kg of acting matter (substance) per hectare of seeding, the amount of green biomasses is increaser while adding into the soil of mineral (N₄₅P₆₅K₃₀) fertilizers with organic 20t/hectare the harvest of biomasses is increasing more higher and reaches 1673 centner /hectare, seeds – up to 22,4 centner /hectare. This is reached by improving the activity of work of aboved inumerated sample of amaranth.

Keywords: amaranth, biomass, seeds, the area of leaves, chlorophyll, chloroplast, productivity of photosynthesis.

В настоящее время известны так называемые C₃-путь и C₄-путь фиксации CO₂, фотосинтез по типу толстянковых (САМ-метаболизм) и фотодыхание (гликолатный цикл). C₃-путь фотосинтеза (цикл Кальвина) – основной и присущий всем растениям, химизм расшифрован М. Кальвином и его сотрудниками в 1946–1956 гг. Первичным продуктом ассимиляции углерода является фосфоглицериновая кислота (CH₂O(P)-CHОН-СООН). В ее молекуле содержится 3 атома углерода. Поэтому такой способ связывания углекислоты называли C₃-путем фотосинтеза.

В результате дальнейших исследований был открыт еще один цикл фотосинтеза

(1966), названный циклом М. Д. Хетча – К. Р. Слэка, или C_4 -циклом. Последнее название связано с тем, что в первичном продукте – оксалоацетате содержится в своей молекуле 4 атома углерода. К группе растений с C_4 -путем фотосинтеза относятся сахарный тростник, кукуруза, сорго, амарант, лебеда и многие другие виды Poaceae (мятликовые – злаки) и др. Для листьев C_4 -растений характерно анатомическое строение кранц-типа. Хлоропласты клеток обкладки содержат много зерен крахмала и не имеют гран. В клетках мезофилла хлоропласты имеют обычную гранальную структуру и так далее. Фотосинтез по типу толстянковых (С_{АМ}-метаболизм) был обнаружен впервые у растений семейства Crassulaceae (толстянковых), и поэтому данный тип обмена углерода был назван метаболизмом кислот по типу толстянковых (Crassulaceae acid metabolism). Сокращено – С_{АМ}-метаболизм. Выявлено около 20000 видов растений, для которых характерен С_{АМ}-тип углеродного обмена.

В растительных клетках, содержащих хлоропласты, помимо вышеуказанных путей фотосинтеза, осуществляется также фотодыхание, т.е. активируемый светом процесс высвобождения CO_2 и поглощения O_2 , который значительно отличается от «темнового» дыхания митохондрий. При этом первичным продуктом является гликолевая кислота, и поэтому путь получил название гликолатного.

В течение гликолатного цикла (фотодыхания) происходит потеря CO_2 , поглощенного в C_3 -цикле. В результате у C_3 -растений потери сухой массы составляют от 15 до 50 %. Было доказано, что фотодыхание осуществляется и у С_{АМ}-растений, но не так активно, как у C_3 -растений. Однозначного ответа на вопрос о наличии гликолатного цикла (фотодыхания) у C_4 -растений пока нет [2,3].

Из изложенного видно, что мировое обеспечение продовольствием может быть улучшено не только с помощью традиционной селекции и методов генной инженерии, но и освоения новых культур, принадлежащих в особенности к группе растений с C_4 путем фотосинтеза как наиболее продуктивные.

Одним из них является амарант – однолетнее травянистое растение рода *Amaranthus*, семейства Амарантовые (Amaranthaceae). В мире известно 65 родов и 850 видов, распространенных в основном в тропических и субтропических областях земного шара. На территории Российской Федерации встречается 16–17 видов, из которых 12 видов распространены как культурные [6,11]. В условиях Кабардино-Балкарской Республики все изученные коллекционные образцы (78) различного географического происхождения (в том числе из Германии, Ямайки, Камеруна, Венгрии, Танзании, Узбекистана, Румынии и других

стран) проходили полный вегетационный период с получением полноценных семян и высокой биомассы (900–3000 ц/га) с более высоким содержанием в белках незаменимых аминокислот, в том числе лизина, по сравнению с другими кормовыми и пищевыми растениями [11].

Установленные авторами закономерности жизнедеятельности амаранта и разработанные на этой основе способы получения высокого урожая семян и зеленой биомассы можно использовать не только для целей кормопроизводства и пищевой промышленности, но и как источник тепловой энергии. Нынешние разведанные и доступные энергетические ресурсы (нефть, газ, уголь, торф, горючие сланцы) – продукты разложения наземных и морских растений, микроорганизмов и животных, оцениваются в 10^{19} – 10^{20} ккал, а годовое потребление энергии человечеством составляет более 10^{17} ккал и ежегодно возрастает. Нетрудно подсчитать, что эти запасы могут закончиться в течение XXI столетия [3]. Как отмечает автор, реальной и неисчерпаемой альтернативой существующим ныне видам энергии (помимо термоядерного синтеза) может служить только солнечная энергетика, которая основана на превращении энергии Солнца в электрическую (фотоэлементы, солнечные батареи). С другой стороны, в качестве топлива также эффективно могут использоваться и продукты фотосинтеза, как целлюлоза, интенсивно растущих видов древесных растений, кустарников и трав, в том числе, как отмечено выше, и биомасса амаранта.

Цель исследования – установить особенности изменения основных параметров фотосинтетической деятельности: площадь листьев, интенсивность и чистую продуктивность фотосинтеза, содержание пигментов и число хлоропластов в клетках листьев и их влияние на продуктивность растений при разных агроэкологических условиях выращивания амаранта.

Методы исследования

Опытные участки посевов амаранта располагались в предгорной зоне Кабардино-Балкарской Республики на территории ботанического сада КБГУ. Объектами исследований служили 78 образцов различного географического происхождения. В данной работе приводятся результаты, полученные в 1992–1994 гг. на примере одного из перспективных для КБР образцов – Амаранта метельчатого (*A. cruentus*) при оптимальных условиях проведения опытов по схеме:

1. Без внесения в почву удобрений (контроль),
2. $N_{90} P_{90} K_{90}$,
3. $N_{45} P_{65} K_{30+}$ навоз 20 т/га.

Почвы – выщелоченные малогумусные среднемощные черноземы. Площадь делянки 120 м², повторность опыта трехкратная. Густота посева семян 70х35 см.

Изучение мезоструктуры листьев проводили по методике [4]. Фотосинтетическую деятельность изучали, определяя площадь листьев методом высечек [7], интенсивность фотосинтеза (ИФ) – с помощью прибора газоанализатора в аппарате Варбурга, чистую продуктивность (ЧПФ) методом А. А. Ничипоровича и др. [8], содержание хлорофилла «а» и «б» в листьях с использованием спектрофотометра СФ-4. Результаты исследований обрабатывали методом математической статистики [1].

Результаты и обсуждение

Основным критерием оптимизации физиологических процессов и влияния агроэкологических факторов на растение является величина и качество урожая [9].

Наши исследования показали, что в варианте опыта без дополнительного внесения в почву основных элементов минерального питания (контроль) сырая надземная биомасса в среднем за 1992-1994 гг. достигает 830,5 ц/га, а воздушно-сухой вес семян – 15,09 ц/га. При внесении в почву азота, фосфора и калия по 90 кг действующего вещества на 1 гектар величина зеленой биомассы возрастает до 1345 ц/га, а семян – до 19,16 ц/га, а при сочетании внесения в почву минеральных удобрений (N₄₅P₆₅K₃₀) с органическими (навоз 20 т/га) соответственно биомасса до 1673 ц/га и семян до 22,41 ц/га при динамике роста амаранта в процессе онтогенеза в указанных условиях корневого питания [таблица 1]. Такая закономерность свидетельствует о высокой отзывчивости амаранта к плодородию почвы.

Продуктивность растений определяется за счет фотосинтетической деятельности растений в посевах [8]. В этой связи занимались изучением разных параметров фотосинтетического аппарата исследуемого образца амаранта [таблица 2]. Так, из данных таблицы видно, что внесение в почву минеральных и в особенности органических удобрений в сочетании с минеральными способствует увеличению площади листьев до 53,8 – 58,6 тыс.м²/га. При таких величинах площади листьев наблюдается увеличение интенсивности фотосинтеза до 46,5- 50,8 мг СО₂/дм² в фазах массовой бутонизации и цветения. Из данных таблицы также видно, что при улучшении условий корневого питания возрастает также величина чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ) от 14,20 до 19,02 г/м² за сутки. Приведенные данные свидетельствуют о том, что повышение площади листьев, мощности фотосинтетического аппарата, под действием элементов питания приводит к возрастанию как интенсивности фотосинтеза, так и чистой продуктивности данного процесса, уникального явления природы.

Таблица 1

Динамика роста амаранта метельчатого в процессе онтогенеза в зависимости от условий
корневого питания в см (среднее за 1992–1994 гг.)

Варианты опыта	От всходов				
	до образования 10 листа	фазы массовой бутонизации	фазы массового цветения	фазы созревания семян	Общая высота растений перед уборкой
Без удобрений (контроль)	19,7± 0,24	66,2±0,15	148,8±0,21	167,2±0,16	171,6±0,47
N ₉₀ P ₉₀ K ₉₀	26,6±0,61	98,5±0,42	224,7±0,51	247,6±0,34	256,2±0,28
N ₄₅ P ₆₅ K ₃₀ + навоз 20 т/га	34,2±0,17	126,2±0,19	265,5±0,32	286,2±0,56	289,4±0,63

Среди многочисленных факторов, влияющих на интенсивность и продуктивность фотосинтеза, важное значение имеют число хлоропластов в клетках и на единицу площади листа, общее содержание хлорофилла («а»+ «в») в листьях [5]. С количественными характеристиками пластидного аппарата тесно связана фотосинтетическая «работоспособность», а, следовательно, и продуктивность растений. Вместе с тем именно на этом структурном уровне фотосинтетический аппарат растений обладает большими возможностями экологической пластичности, поскольку здесь существует целый спектр параметров, которые могут меняться в зависимости от условий среды. Выяснено, что в клетках опытных растений, выращенных в условиях минерального и особенно органо-минерального питания, увеличивается количество хлоропластов в клетке и на единицу площади листа, содержание общей суммы хлорофилла («а»+ «в») в листьях.

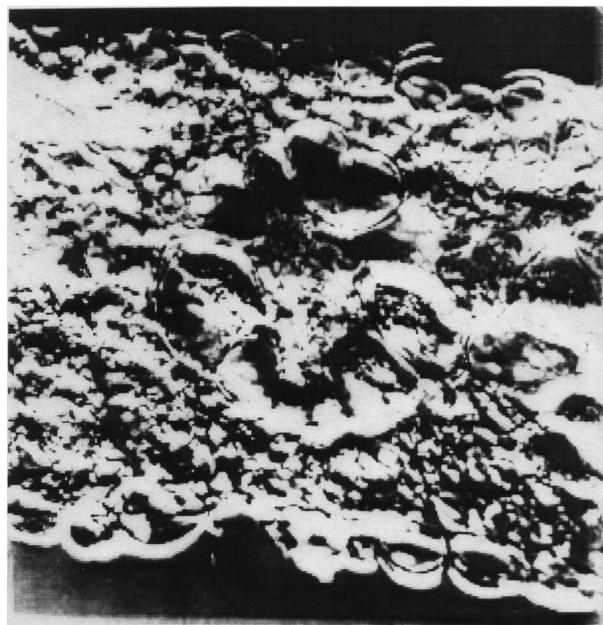
Таблица 2

Параметры фотосинтетического аппарата амаранта метельчатого при разных условиях
корневого питания. Среднее за 1992–1994 гг.

Варианты опыта	Интенсивность фотосинтеза(мгСО ₂ /дм ² · час) ЧПФ (г/м ² · сутки)	Площадь листьев , тыс м ² /га	Общее содержание хлорофилла «а» + «в», мг/дм ²	Число хлоропластов на единицу площади листа среднего яруса, млн/см ²
	ФЦ			

	Фаза массовой бутонизации (ФМБ)	Фаза цветения (ФЦ)	ФМБ	ФЦ	ФМБ	ФЦ	Палисад- ная ткань	Губча- тая ткань
Без удобрений (контроль)	$24,8 \pm 0,15$ $9,00 \pm 0,17$	$26,4 \pm 0,13$ $11,02 \pm 0,19$	34,5	36,2	2,00	2,32	1,545	1,475
N ₉₀ P ₉₀ K ₉₀	$46,5 \pm 0,14$ $14,2 \pm 0,20$	$48,4 \pm 0,11$ $16,03 \pm 0,04$	53,8	54,5	3,54	4,62	2,676	2,094
N ₄₅ P ₆₅ K ₃₀ + навоз 20 т/га	$48,7 \pm 0,12$ $18,7 \pm 0,11$	$50,08 \pm 0,61$ $19,02 \pm 0,07$	56,4	58,6	3,86	4,98	3,264	2,856

По нашим данным, структура мезофилла и толщина листа мезофитного растения амаранта изменяются также в зависимости от образцов, условий корневого питания, расположения листьев по ярусам. Установлено, что у опытных растений воздействию различного минерального питания в основном подвергаются губчатая паренхима, клетки обкладки и толщина листа. Столбчатая паренхима изменяется реже (рисунок). Наибольшее увеличение указанных параметров, как было сказано выше, наблюдается при внесении минеральных и органо-минеральных удобрений. Таким образом, с внесением питательных веществ общая толщина листа, в том числе и мезофилла, увеличивается.



*Анатомическое строение листа A. caudatus L. (кранц-типа)
амаранта хвостатого К-27153, ув.10х40*

Таким образом, можно сделать вывод, что элементы минерального и особенно органо-минерального питания, изменяя в лучшую сторону основные параметры фотосинтетического аппарата амаранта – С₄-группы растений способствуют значительному повышению продуктивности растений, т.е. урожая зеленой биомассы и семян с 1 гектара посева. Увеличение продукционного процесса может происходить и за счет отсутствия у амаранта полуденной депрессии фотосинтеза и фотодыхания [2,3, 11].

Работа выполнена в свете научно-технической программы «Амарант», созданной в России при Санкт-Петербургском университете.

Список литературы

1. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
2. Кузнецов Вл. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. – М.: Высшая школа, 2006. – 742 с.
3. Медведев С. С. Физиология растений: учебник. – СПб.: БХВ-Петербург, 2013. – 512с.
4. Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1978. – Т. 61. – Вып. 3. – С. 119-133.
5. Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. – М.: Наука, 1981. – 196 с.
6. Магомедов И. М. Амарант – новая перспективная культура // Земледелие. – 1990. – № 4. – С. 54–61.
7. Ничипорович А. А. Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). – М.: Изд-во АН СССР, 1955. – 288 с.
8. Ничипорович А. А., Строгонова Л. Е., Чмора С. Н., Власова М. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 136с.
9. Слонов Л. Х. Физиологические основы оптимизации водного режима и питания конопля: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Киев, 1985. – 44 с.
10. Слонов Л. Х. Адаптация экологических групп растений к разным условиям среды обитания. – Нальчик: Эльбрус, 1997. – 128 с.
11. Слонов Л. Х., Шугушева Л. Х. Экология, физиология и продуктивность амаранта. – Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых, 2015. – 132с.