

**ФОТОСИНТЕЗ, ТРАНСПОРТ АССИМИЛЯТОВ
И ПРОДУКТИВНОСТЬ У РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ,
ВЫРАЩЕННЫХ ПРИ РАЗНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ**

В.И. ЧИКОВ¹, Г.А. САЛЯХОВА¹, Г.Ф. САФИУЛЛИНА², Ф.Ф. ЗАМАЛИЕВА²

Исследовали влияние разной освещенности при выращивании (25, 50 и 95 % от полной инсоляции) на ассимиляцию $^{14}\text{CO}_2$ и распределение ^{14}C -продуктов фотосинтеза по органам растения у картофеля сорта Невский. Показано, что карбоксилирующая активность в листьях (поглощение $^{14}\text{CO}_2$) была повышенной только в варианте с максимальной освещенностью (95 %), тогда как в двух других (25 и 50 %) достоверных различий не обнаружили. Интенсивность экспорта меченых ассимилятов из листовой пластинки — донора ^{14}C оказалась максимальной при средней освещенности и минимальной — при насыщающей. Распределение ^{14}C по органам растения в условиях высокой светообеспеченности характеризовалось усилением транспорта ассимилятов в верхушку побега и относительно меньшим поступлением ^{14}C в клубни. Эффективность функционирования фотосинтетического аппарата растения (масса образовавшихся клубней на единицу массы ботвы) в вариантах 50 и 95 % была соответственно наибольшей и наименьшей.

Ключевые слова: фотосинтез, транспорт ассимилятов, *Solanum tuberosum*, продуктивность фотосинтеза, интенсивность света.

Keywords: photosynthesis, assimilate transport, *Solanum tuberosum*, photosynthetic productivity, radiation intensity.

В регуляции производственных процессов у растений важное место занимают донорно-акцепторные отношения (ДАО) между фотосинтезирующими и потребляющими ассимиляты органами. Считается (1), что формирование урожая (запасание продуктов фотосинтеза в хозяйственно важных органах-акцепторах) определяется интенсивностью фотосинтеза в листьях-донорах, которая, в свою очередь, обусловлена потребностями акцептирующих частей растения. Участники ДАО несут различную функциональную нагрузку (2). Донорами обычно служат листья, функция которых — образование продуктов фотосинтеза и их экспорт в потребляющие органы (хотя молодые листья акцептируют часть ассимилятов).

В большинстве публикаций, посвященных ДАО, экспериментальные данные получены в опытах с растениями, у которых искусственно нарушалось соотношение между массой донорных и акцепторных органов при сохранении, как правило, оптимальных условий собственно процесса фотосинтеза в листьях. Например, изменялась площадь листовой поверхности относительно массы акцептирующих органов или масса последних относительно листового аппарата.

В то же время в природе фотосинтетический аппарат вынужден функционировать при разной степени затенения. Исследования фотосинтеза в зависимости от освещенности обычно проводились при ее кратковременном изменении, однако в этих условиях включаются быстродействующие регуляторные механизмы (например, изменение апертуры устьиц, заполненность пулов цикла Кальвина, активности фотодыхания и др.).

Как регулируются производственные процессы у растений при постоянно лимитируемом свете, пока не известно. Эта проблема особенно актуальна для картофеля, поскольку продукты фотосинтеза у этого растения в основном накапливаются в подземной части, где действуют два конкурирующих между собой акцептора — клубни и всасывающая зона корней.

Для выяснения того, как используются ассимиляты при их дефиците, мы провели эксперименты на оздоровленных (размноженных *in vitro*) растениях, выращенных при разной освещенности.

Методика. Объектом исследования служили растения картофе-

ля сорта Невский, выращиваемые по оригинальной технологии Татарского НИИ сельского хозяйства, которая разработана для получения мини-клубней растений, размноженных *in vitro* и высаженных в марлевый изолятор. Изолятором служил каркас теплицы (без стекол), общий марлей (марлевое покрытие обеспечивает нормальный воздухообмен и препятствует переносу вирусов крылатыми тлями). На поверхность почвы в изоляторе насыпали речной песок для улучшения дренажа и ограничения переноса других фитопатогенов. Пробирочные растения картофеля высаживали в защищенный грунт в первых числах июня, используя полиэтиленовые ящики размером 70×30 см, на дно которых помещали агрил (нетканый материал). В состав грунта входил торф, речной песок (в соотношении 2:1) и биогумус (из расчета 2 кг/м²). На одно растение в ящике приходилось около 1,5 кг грунта. Высаженные растения выращивались при трех вариантах освещенности — 25, 50 и 95 % от полной инсоляции. Основную часть плантации в марлевом изоляторе затенял один слой марли (вариант 50 %), в которой имелась секция, покрытая москитной сеткой из синтетического материала (вариант 95 %); отдельный участок на высоте 30-40 см от растений и с боков дополнительно покрывали вторым слоем марли (вариант 25 %; полив растений осуществляли поверх второго слоя марли). Для оценки эффективности использования энергии света в фотосинтезе в день опытов с ¹⁴CO₂ с помощью актинометра М-3 (Россия) и светофильтров измеряли интенсивность фотосинтетически активной солнечной радиации (ФАР) во всех вариантах опыта. Без затенения она составила 400 Вт/м², при 95, 50 и 25 % инсоляции — соответственно 380, 200 и 100 Вт/м².

В fazu массового цветения измеряли интенсивность ассимиляции ¹⁴CO₂. Для этого в ясный день (24 июля) в период с 10⁰⁰ до 12⁰⁰ на растения в каждом варианте (25, 50 и 95 % освещенности) на концевую листовую пластинку листа среднего яруса помещали фотосинтетическую камеру-прищепку, через которую в течение 2,5 мин прокачивали из газгольдера ¹⁴CO₂ согласно описанию (3). Концентрация углекислоты в газгольдере составляла 0,03 об.%. Через 3 мин эту листовую пластинку срезали и фиксировали кипящим 80 % этианолом для определения интенсивности поглощения ¹⁴CO₂. После введения меченого углерода в концевую листовую пластинку часть растений продолжали выращивать в течение 1 сут в естественных условиях для определения характера распределения меченых продуктов фотосинтеза по органам. Лист, через который поступал ¹⁴CO₂, помечали для последующей идентификации листа и растения. На следующий день эти растения разделяли на части (листовая пластинка — донор ¹⁴C-ассимилятов, оставшаяся часть листа-донора, верхушка с ювенильными листьями, стебель с листьями выше донорного листа, стебель с листьями ниже донорного листа, корни и клубни). Все части одновременно фиксировали кипящим 80 % этианолом. Зафиксированные пробы растирали с 60 % этианолом и определяли их общую радиоактивность с помощью сцинтилляционного счетчика Delta-300 («Tracor Analytic», США). Опыты с ¹⁴C проводили в 5-кратной биологической и 2-кратной аналитической повторности.

Показатели продуктивности определяли 14 сентября, взвешивая массу ботвы и клубней, а также подсчитывая число клубней (для каждого варианта — в шести посадочных ящиках по 10-12 растений).

На диаграммах представлены средние значения в пересчете на одно растение (или лист) со стандартной ошибкой.

Результаты. Поскольку фотосинтез у растений картофеля при естественной концентрации CO₂ насыщается при освещенности чуть более половины естественной солнечной радиации (4), условия в опыте соответствовали значительному световому ограничению фотосинтеза (25 %), оптималь-

ной (близкой к насыщению) (50 %) и выражено избыточной (95 %) освещенности.

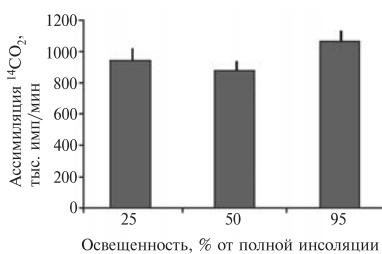


Рис. 1. Ассимиляция $^{14}\text{CO}_2$ в листьях у растений картофеля сорта Невский в зависимости от освещенности при выращивании.

шшей освещенности, поскольку над такими растениями был дополнительно натянут слой марли. Этим создавались условия повышенной влажности, и устьица максимально открывались. Напротив, при повышенной освещенности растения сильно нагревались и часть устьиц, вероятно, закрывались.

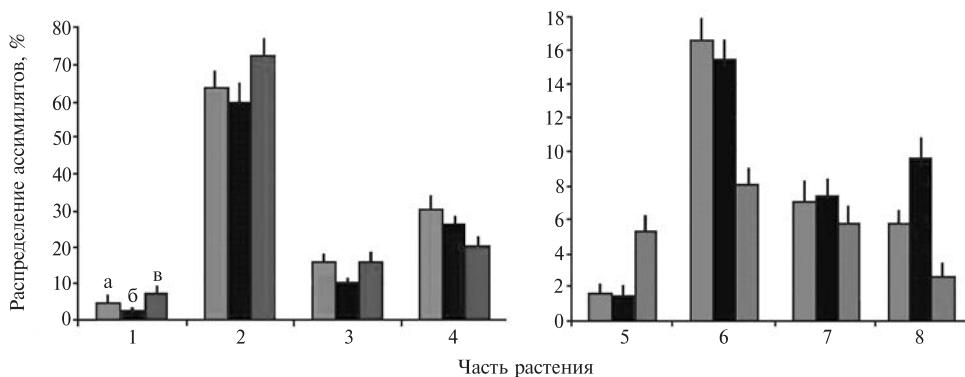


Рис. 2. Распределение ^{14}C -продуктов через 24 ч после ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ концевой пластинкой листа среднего яруса у растений картофеля сорта Невский в зависимости от освещенности при выращивании: а, б, в — соответственно 25, 50 и 95 % от полной инсоляции; 1 — часть побега выше ^{14}C -донорного листа, 2 — поглощавшая $^{14}\text{CO}_2$ доля ^{14}C -донорного листа, 3 — оставшаяся часть ^{14}C -донорного листа, 4 — надземная часть побега ниже ^{14}C -донорного листа, 5 — верхушка побега, 6 — клубни, 7 — корни, 8 — соотношение радиоактивности частей растения ниже и выше листа-донара.

Следует отметить, что при кратковременном поглощении $^{14}\text{CO}_2$ радиоактивность отражает только величину поступления метки в лист. Количество меченого углерода, ассимилированного в конечных продуктах фотосинтеза, будет ниже, так как значительная доля ^{14}C (30-50 %) метаболизируется в фотодыхательном гликолатном цикле (5), при этом третья его часть от содержащегося в ассимилятах может выделяться из листа в виде $^{14}\text{CO}_2$ (6). Окончательное содержание связанного ^{14}C обусловлено также количеством $^{14}\text{CO}_2$, которое сохраняется в листе в течение времени с момента удаления фотосинтетической камеры до фиксации кипящим спиртом, причем эта составляющая зависит от степени открытия устьиц.

^{14}C -углерод, включенный в сахарозу как конечный продукт фотосинтеза, в последующие 24 ч экспорттировался из листа-донара и распределялся по разным органам растения. Характер этого распределения также зависел от условий выращивания (рис. 2). Из листьев-доноров в наибольшей степени ^{14}C -ассимиляты экспорттировались у растений при средней освещенности, в наименьшей — при высокой. Экспорт продуктов фотосинтеза из листа хо-

хорошо коррелировал с интенсивностью исходящего тока ассимилятов. Соотношение радиоактивности в частях растения ниже и выше листа-донора было максимальным при средней освещенности и минимальным — при высокой (различие между вариантами — более чем в 3 раза); у растений, выращенных при низкой освещенности, показатели занимали промежуточное положение. В то же время в условиях низкой и высокой освещенности (на фоне в целом усиленного восходящего транспорта ассимилятов) поступление меченых продуктов фотосинтеза в верхушку побега и клубни значительно различалось. В верхушку в первом варианте поступало практически столько же ^{14}C , сколько при средней освещенности, тогда как во втором — в 2-3 раза больше. В клубни при высокой освещенности транспортировалось почти в 2 раза меньше ^{14}C -продуктов фотосинтеза, чем в двух других вариантах опыта (см. рис. 2). Столь существенное несходство в распределении ^{14}C по органам у растений, которые были выращены при высокой или низкой освещенности, по сравнению с содержащимися в условиях средней освещенности обусловлено, по-видимому, несколькими причинами. Так, при высокой освещенности энергообеспеченность фотосинтеза и процессов транспорта достаточна, образовавшиеся продукты фотосинтеза поступают во флоэму и передаются из листа к потребляющим органам. В то же время высокая освещенность и перегрев растений способствуют усилению транспирации.

Ранее мы показали, что в растении происходит циркуляция ассимилятов (7). Из листьев они транспортируются вниз по флоэме стебля. Часть сахарозы попадает из флоэмы в апопласт и уносится восходящим потоком транспирационной воды (8). Достигая верхних листьев, сахароза повторно поступает во флоэму и реэкспортируется вниз. В апопласте она частично гидролизуется инвертазой, а продукты гидролиза (глюкоза и фруктоза) утилизируются клетками. Описанный процесс особенно активен в ювенильных листьях, не экспортирующих ассимиляты из-за неразвитости проводящей системы флоэмы, поэтому в таких листьях накапливается меченный углерод. В нашем опыте при высокой освещенности возросший транспирационный поток воды усиливал восходящий перенос ^{14}C -сахарозы, поступившей в апопласт из флоэмы стебля. На это указывал рост содержания ^{14}C -углерода не только в ювенильных листьях верхушки побега, утилизирующих сахарозу, но и в листовых пластинках листа-донора, не поглощавших $^{14}\text{CO}_2$. Поскольку с помощью фотосинтетической камеры ^{14}C поступал только в часть листа, при движении по флоэме его черешка ^{14}C -сахароза выходила в апопласт и увлекалась обратно встречным током транспирационной воды. В результате меченные ассимиляты частично возвращались как в листовую пластинку — донор ^{14}C , так и в другие листовые пластинки сложного листа картофеля.

Поступление меченых продуктов фотосинтеза в другие (не ассимилировавшие $^{14}\text{CO}_2$) доли ^{14}C -донорного листа было практически одинаковым как при высокой, так и при низкой освещенности. При средней освещенности накопление метки оказалось существенно ниже. Очевидно, что у растений, закрытых от солнца двумя слоями марли, транспирация была минимальной, что уменьшало перенос меченых продуктов фотосинтеза с восходящим током воды. Такой вывод подтверждается низким содержанием ^{14}C в верхушке побега. Однако количество метки в соседних листовых пластинках ^{14}C -донорного листа не отличалось от регистрируемого при высокой освещенности. Из этого можно заключить, что при низкой освещенности метка из ^{14}C -донорной доли листа попадала в соседние листовые пластинки симпластически.

Недостаток энергетического обеспечения в условиях низкой освещенности замедляет транспорт по флоэме, что создает предпосылки для по-

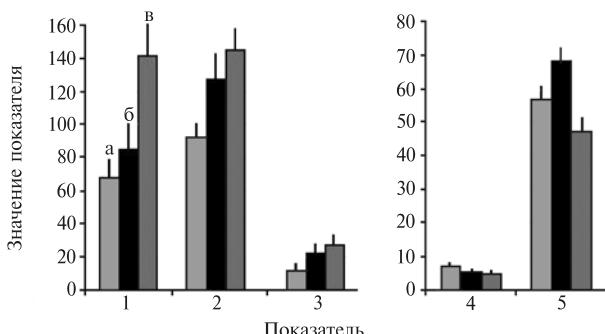


Рис. 3. Показатели продуктивности у растений картофеля сорта Невский в зависимости от освещенности при выращивании: а, б, в — соответственно 25, 50 и 95 % от полной инсоляции; 1 и 2 — соответственно масса ботвы и масса клубней, г/растение, 3 — средняя масса одного клубня, г, 4 — число клубней, шт., 5 — $K_{хоз.}$, % (доля клубней в биомассе растения).

составляет торможению оттока ассимилятов из листьев за счет снижения проводимости флюэмы (9). В результате больше ^{14}C -ассимилятов задерживалось в листьях побега (как выше, так и ниже донорного листа). Показано (10), что при усилении нитратного питания в апопласте гидролиз сахарозы происходит значительно интенсивнее, чем в клетках мезофилла. Образующиеся гексозы уже не могут загружаться во флюэму и вынуждены возвращаться в клетки мезофилла, где утилизируются. Отсутствие активной циркуляции ассимилятов по растению при пониженной транспирации в конечном итоге приводит к их меньшему использованию в надземной части и относительно более успешному (но медленному) симпластному транспорту продуктов фотосинтеза в клубни. При низкой проводимости флюэмы это достаточно энергоемкий процесс, и на его осуществление дополнительно расходуются продукты фотосинтеза, что и отразилось на конечных показателях продуктивности.

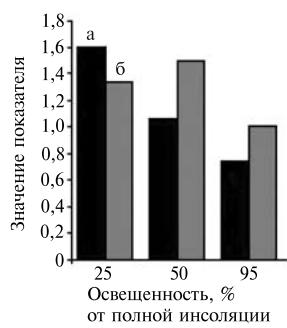


Рис. 4. Эффективность использования ФАР, г/Вт (а) и функционирования фотосинтетического аппарата (ФСА) в образовании клубней, г/г ботвы (б) у растений картофеля сорта Невский в зависимости от выращивания.

Хотя первичное поглощение $^{14}\text{CO}_2$ листом при разных вариантах светообеспеченности различалось незначительно, конечная продуктивность при дефиците освещенности оказалась наименьшей. Общая масса растения (рис. 3) в целом коррелировала с величиной освещенности. При этом надземная масса при высокой светообеспеченности была значительно выше, чем в двух других вариантах опыта, в которых растения, в свою очередь, мало различались по этому показателю продуктивности. В то же время масса клубней у растений, выращенных при средней и высокой освещенности, была практически одинаковой. В конечном итоге эффективность функционирования фотосинтетического аппарата (масса образовавшихся клубней в расчете на единицу массы надземной, то есть фотосинтезирующей, части растения) оказалась максимальной при средней освещенности и минимальной при высокой. Растения, выращенные при низкой освещенности, занимали по эффективности фотосинтеза промежуточное положение. Подобная закономерность отразилась и на величине $K_{хоз.}$ (доля хозяйственно важной части урожая — клубней в общей биомассе растения, %) (см. рис. 3). При уменьшении $K_{хоз.}$ эффективность

степенного диффузационного переноса меченых ассимилятов по симпласту из поглощающей $^{14}\text{CO}_2$ листовой пластинки в соседние доли листа-донора. Меченым продуктам фотосинтеза транспортироваться таким способом до верхушки значительно труднее из-за дальности расстояния. Кроме того, при общем энергетическом дефиците в условиях низкой освещенности в корнях растений подавляется восстановление нитратов и большее их количество поступает в листья. Это спо-

использования ФАР в фотосинтезе (образование сухого вещества в расчете на 1 Вт поглощенной энергии света) снижалась (рис. 4), хотя урожай клубней благодаря экстенсификации продукционного процесса был достаточно высок. Существует оптимальное сочетание всех трех механизмов транспорта ассимилятов для образования хозяйствственно важной части урожая. В нашем опыте масса клубней в расчете на единицу поглощенной энергии света была наибольшей при средней освещенности (см. рис. 4).

Таким образом, в условиях разной освещенности важное место в продукционном процессе у растений картофеля занимает восходящий транспорт ассимилятов с транспирационным током воды и их циркуляция по растению. Активизация восходящего транспорта приводит к усиленному использованию продуктов фотосинтеза на образование надземной массы, уменьшению $K_{хоз.}$, снижению относительной эффективности фотосинтеза, однако урожай клубней при этом остается достаточно высоким.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М., 1983.
- Чико В.И. Роль донорно-акцепторных отношений в регуляции продукционных процессов у растений. В сб.: Фотосинтез: физиология, онтогенез, экология /Под ред. Е.С. Роньжиной. Калининград, 2009: 206-234.
- Мокроносов А.Т. Фотосинтез картофеля. Т. 12. Физиология сельскохозяйственных растений. М., 1971: 99-128.
- Чико В.И., Чемиковская С.А., Нестерова Т.Н., Зернова О.В. Особенности фотосинтеза и экспортной функции листа при усилении азотного питания растений. В сб.: Фотосинтез и продукционный процесс /Под ред. А.Т. Мокроносова. Свердловск, 1988: 145-154.
- Чико В.И. Фотодыхание. Соросовский образовательный журнал, 1996, 11: 2-8.
- Лайск А.Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений. М., 1977.
- Чико В.И. Эволюция представлений о связи фотосинтеза с продуктивностью растений. Физиология растений, 2008, 55(1): 140-154.
- Minchin P.E.H., Mughetto G.S. Xylem transport of recently fixed carbon within lupin. Aust. J. Plant Physiol., 1987, 14: 325-329.
- Баташева С.Н., Абрекимов Г.Г., Бакирова Г.Г., Чико В.И. Влияние нитратов, вводимых с транспирационным током воды, на транспорт ассимилятов. Физиология растений, 2007, 56(3): 421-431.
- Chikov V.I., Avvakumova N.Y., Bakirova G.G. e.a. Apoplastic transport of ^{14}C -photosynthates measured under drought and nitrogen supply. Biol. Plantarum, 2001, 44: 517-521.

¹Учреждение Российской академии наук Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН,
420111 г. Казань ул. Лобачевского, 2/31,
e-mail: chikov@kzn.ru;

²Татарский НИИ сельского хозяйства Россельхозакадемии,
420059 г. Казань, ул. Оренбургский тракт, 48,
e-mail: tatniva@mail.ru

Поступила в редакцию
5 мая 2010 года

PHOTOSYNTHESIS, ASSIMILATES TRANSPORT AND PRODUCTIVITY IN POTATO PLANTS OF THE NEVSKII VARIETY GROWN UNDER DIFFERENT INSOLATION

V.I. Chikov¹, G.A. Salyakhova¹, G.F. Safullina², F.F. Zamalieva²

S u m m a r y

The authors investigated the effect of 25, 50 и 95 % insolation on $^{14}CO_2$ assimilation and the distribution of photosynthetic ^{14}C -products in potato plant's organs. It was shown, that carboxylating activity in leaves ($^{14}CO_2$ absorption) was increased only in the conditions of 95 % insolation, but under 25 и 50 % insolation the significant differences were not revealed. The intensity of labeled assimilate export from the ^{14}C -donor lamina was maximal during medium lighting and minimal — during saturated one. The ^{14}C distribution in plant organs in the conditions of high-level lighting was characterized by rise of assimilates transport to crown of stem and by reduced entry of ^{14}C to tubers. The efficiency of photosynthetic apparatus (the mass of tubers per mass unit of potato tops) in 50 and 95 % variants was the greatest and the least, respectively.