

УДК 581.131

ФОТОСИНТЕЗ И ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ОРГАНАМИ КАК СОСТАВЛЯЮЩИЕ ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА ПШЕНИЦЫ

Д.А. КИРИЗИЙ

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17
e-mail: kiriziy@ukrpost.net*

Обобщены литературные данные и результаты оригинального цикла работ по изучению динамики ассимиляционной активности листьев и колоса пшеницы в репродуктивный период развития, а также накопления и перераспределения ассимилятов между органами побега в контексте формирования зерновой продуктивности. Показано, что у растений пшеницы депонирующая функция стебля играет двойную роль — временного запасаания ассимилятов для их дальнейшего использования при наливе зерна, а также альтернативного акцептора, поддерживающего активность фотосинтетического аппарата еще до появления зерновок. Решающей для формирования зерновой продуктивности растений пшеницы является высокая аттрагирующая способность колоса, которая, в свою очередь, стимулирует активность фотосинтетического аппарата листьев и способствует формированию высокого индекса урожайности.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., пшеница, фотосинтез, ассимиляты, донорно-акцепторные отношения.

Потенциал продуктивности растений пшеницы в общем виде может быть представлен как результат поглощения света, эффективности его использования для образования органических веществ и распределения биомассы в зерно, или $K_{\text{хоз}}$ [1]. Поскольку у многих культур, в том числе и пшеницы, $K_{\text{хоз}}$ достиг теоретического предела, для повышения потенциальной урожайности предлагается увеличивать биомассу растений [34]. Этого можно достичь лишь усилением их фотосинтетической активности. Считается, что существуют значительные резервы повышения эффективности использования солнечной энергии в фотосинтезе [5, 20, 21]. Основными направлениями для этого являются улучшение усвоения солнечного излучения, фотосинтетического метаболизма и донорно-акцепторного баланса в растении [6, 36, 42].

Исходя из того что эффективность использования света косвенно определяется ограничениями со стороны акцептора ассимилятов, возможно увеличение биомассы через повышение количества зерен в колосьях. Эксперименты, проведенные с высокоурожайными линиями яровой пшеницы, выявили повышенное количество зерен на 1 м^2 (на 15 %), бóльшую урожайность (на 12 %) и биомассу (на 9 %) по сравнению с контрольными. У них была увеличена масса колосьев в период цветения (на 15 %), больше зерен в колосьях (на 10 %) и повышенная фотосин-

тетическая активность флагового листа на протяжении налива зерна (на 20 %) [37]. Гипотеза, что повышение фотосинтеза определялось большим количеством зерен в колосьях, была экспериментально проверена дополнительным освещением в фазу выхода в трубку. Этот прием привел к некоторому (на 5 %) увеличению массы колосьев в период цветения, что дало в среднем на 3 зерна в колосьях больше при полной спелости. Биомасса растений повысилась на 22 %, а урожайность — на 25 %, тогда как интенсивность ассимиляции CO_2 флаговым листом была больше на 10 % по сравнению с контролем. Эти результаты свидетельствуют, что эффективность использования света может быть косвенно повышена через усиление аттрагирующей способности акцептора, и что лимитирующим фактором урожайности пшеницы является количество зерен в колосьях. Авторы этих исследований предлагают повысить фертильность колосьев генетическим путем через интрогрессию признака многозавязевости, чтобы увеличить количество зерен в колоске.

Аналогичные результаты были получены в исследованиях, проведенных с испанскими сортами пшеницы, внедренными в производство с 1940-х по 1970-е годы [9]. Выявлено, что повышение урожайности состоялось преимущественно за счет увеличения $K_{\text{хоз}}$ одновременно со снижением высоты стебля. При этом увеличилось количество зерен на 1 м² посева, в первую очередь, в результате повышения количества зерен в колосьях, а не количества колосьев на единицу площади. В конечном итоге увеличение количества зерен на 1 м² было обусловлено как количеством завязей на единицу массы сухого вещества колосьев в период цветения, так и собственно повышением массы сухого вещества колосьев в эту фазу развития.

Исследованиями, проведенными в Иране на 15 сортах пшеницы, внедренных в производство с 1940 по 2000 гг., выявлено, что повышение урожайности было связано с увеличением $K_{\text{хоз}}$, количества зерен в колосе, интенсивности транспирации, устьичной проводимости и уменьшением высоты растений. Вместе с $K_{\text{хоз}}$ увеличилась и биомасса растений. Повысился также хлорофилльный индекс, но не найдены достоверные изменения интенсивности фотосинтеза [31]. Однако в опытах других авторов [12] на двух сортах мягкой яровой пшеницы, которые различались по зерновой продуктивности, показано, что более продуктивный сорт имел более высокую интенсивность фотосинтеза и устьичную проводимость перед и после цветения и соответственно большее количество зерен в колосьях и массу одной зерновки.

Итак, одним из ключевых периодов развития пшеницы является рост колоса перед цветением, поскольку его протекание влияет на образование зерновок. В свою очередь, накопление сухого вещества и азота в колосе, то есть его рост, определяется количеством фотосинтетически активной радиации и обеспечением азотом. Широкомасштабными экспериментами с озимой пшеницей, которые включали варианты с разными дозами азота и затенения в период роста колоса показано, что количество зерен коррелировало как с массой сухого вещества колоса, так и содержанием азота при цветении [17]. Это свидетельствует о взаимозависимости исследуемых показателей, а также о том, что повышение содержания азота само по себе, независимо от массы сухого вещества, не влияет на количество зерен.

Важная роль интенсификации фотосинтеза для повышения продуктивности пшеницы подтверждена китайскими учеными, которые ис-

следовали 18 сортов озимой пшеницы, внедренных в производство между 1945 и 1995 гг. [26]. Было выявлено генетическое повышение интенсивности фотосинтеза на единицу площади листа у новых сортов. При этом проводимость устьиц также была увеличена. Найдена положительная корреляция между интенсивностью фотосинтеза и устьичной проводимостью, а также зерновой продуктивностью (соответственно 0,61 и 0,67) на протяжении шести фаз развития растений. У новых сортов выявлено повышение $K_{\text{хоз}}$, уменьшение высоты растений и некоторое увеличение площади флаговых листьев, что хорошо согласуется с результатами многих других исследований.

С целью нахождения связи между фотосинтезом и урожайностью была изучена дневная динамика интенсивности фотосинтеза и транспирации в разные фазы роста у старых и новых сортов озимой пшеницы [29]. Показано, что высокопродуктивный новый сорт в период роста стебля имел более высокую интенсивность фотосинтеза и транспирации, но более низкую эффективность использования воды, чем менее урожайный старый сорт. Вместе с тем у старого сорта была меньше выражена полуденная депрессия фотосинтеза. Авторами сделан вывод, что фотосинтетический потенциал листьев пшеницы был увеличен в процессе селекции.

Урожайность и качество зерна пшеницы зависят от особенностей процесса накопления в нем крахмала. Исходя из общих представлений, накопление крахмала в отдельной зерновке определяется доступностью источника углерода в растении и способностью к синтезу крахмала в зерновке, которая зависит от таких факторов, как температура, водный и азотный статусы растения. Интенсивность синтеза крахмала в зерновке после цветения характеризуется начальным экспоненциальным увеличением, а потом линейным уменьшением [33]. Доступность углерода определяется его ассимиляцией после цветения, а также ремобилизацией углеводов из вегетативных органов в зерно. Очевидно, что максимальная интенсивность накопления крахмала в отдельной зерновке определяется генотипическими особенностями.

Ремобилизация углеводов, накопленных в стебле пшеницы до и во время цветения, играет важную роль в снабжении растущих зерновок ассимилятами. Особое значение этот процесс приобретает в случае наступления неблагоприятных условий после цветения. Так, австралийские ученые выяснили, что ассимиляты, депонированные в стебле перед началом налива зерна, имеют большое значение для формирования урожайности пшеницы при неблагоприятных условиях на протяжении дальнейших фаз ее роста и развития [13]. Показано, что при достаточном увлажнении в период налива зерна, когда фотосинтетическая активность листьев высокая, относительный вклад предварительно депонированных ассимилятов в урожайность уменьшается, и наоборот — в случае засухи после цветения их вклад увеличивается. В зависимости от условий водного режима и азотного питания в разные фазы роста пшеницы вклад депонированных до цветения и в его период ассимилятов в конечную зерновую продуктивность может колебаться от 5 до 90 %. Увеличение на 20 % способности к накоплению ассимилятов в вегетативных органах перед началом налива зерна для их дальнейшей ремобилизации повысило зерновую продуктивность на 12 % в условиях умеренной засухи, но в условиях хорошего увлажнения, либо наоборот — жесткого дефицита влаги или азота, этот эффект становится несущественным. На эффек-

тивность ремобилизации влияет также запрос со стороны акцептора, который слабеет с уменьшением количества зерен в колосе при неблагоприятных условиях в период его роста. Поэтому депонирование ассимилятов в вегетативных органах перед наливом зерна чаще всего рассматривается как один из механизмов стабилизации урожайности в изменчивых условиях окружающей среды.

Другими исследованиями, проведенными на 18 генотипах мягкой пшеницы, выявлено, что тепловой стресс после ее цветения уменьшает урожайность в среднем на 35 % вследствие снижения массы зерновок [45]. Однако между генотипами существовали значительные отличия по силе влияния повышенной температуры на этот показатель, а также на продолжительность налива зерна и $K_{\text{хоз}}$. Тепловой стресс значительно уменьшил эффективность ремобилизации азота, но увеличил этот показатель для углеводов. Эффективность ремобилизации азота и углеводов положительно коррелировала с урожаем зерна, его массой и $K_{\text{хоз}}$. Скорость потери хлорофилла флаговым листом положительно коррелировала с эффективностью ремобилизации азота и углеводов, что предполагает наличие связи между старением листьев и эффективностью ремобилизации.

Чтобы оценить ограничения урожайности, обусловленные донорно-акцепторными отношениями, и влияние селекции на них, испанские исследователи модифицировали отношение донор-акцептор у 24 сортов твердой пшеницы разных периодов внедрения в производство [11]. Модификация состояла в удалении флагового листа и удалении половины колосков на колосьях. Редукция колосьев увеличила массу зерен до 15 % у новых сортов, которые были больше лимитированы источником углерода и сильнее реагировали на модификацию донорно-акцепторных отношений. Ремобилизация ассимилятов, накопленных перед цветением, обеспечивала соответственно 25, 27 и 33 % массы зерна у старых, средних и новых сортов. Запрос со стороны акцептора определял ремобилизацию сухого вещества, которая регулировалась стеблем. Выдвинуто предположение, что дальнейшее улучшение урожайности может быть достигнуто усилением мощности донора углеводов (фотосинтеза) в растениях пшеницы.

О большом значении для зерновой продуктивности пшеницы поддержания интенсивности фотосинтеза на высоком уровне свидетельствуют опыты с затенением растений в разные фазы развития [14]. Так, сильный отрицательный эффект затенения на урожай зерна с 1 м² посева был выявлен при затенении растений именно в период налива зерна. Снижение зерновой продуктивности в этих условиях было втрое большим, чем при затенении в фазу цветения или колошения. В последних двух вариантах несколько уменьшалось количество зерен в колосьях (на 3–5 шт.), но наблюдалось компенсационное увеличение массы отдельного зерна при дальнейшем нормальном освещении. Затенение в фазу налива зерна существенно (на 25–30 %) уменьшало массу 1000 зерен, что привело к соответствующему снижению урожайности с единицы площади посева.

Вообще удлинение продолжительности активного функционирования фотосинтетического аппарата растений пшеницы на протяжении налива зерна сегодня рассматривается как важный признак повышения их зерновой продуктивности. Так, китайские исследователи показали, что новый сорт пшеницы CN 17 с пшенично-ржаной транслокацией

имеет фенотип ремонтантного [30]. Анализ фотосинтетических показателей выявил, что согласованное повышение интенсивности фотосинтеза, устьичной проводимости и продолжительности жизни флагового листа от цветения до полной спелости является физиологической основой высокой потенциальной урожайности этого сорта. Предполагается, что соответствующее увеличение мощности донора, оптимизация распределения ассимилятов между донором и акцептором, а также сила спроса на ассимиляты со стороны акцептора обусловили его высокую урожайность.

Исследования генетической вариабельности интенсивности фотосинтеза у твердой пшеницы и ее связи с продуктивностью, которые были проведены на старых и новых сортах, показали, что отличия по этим показателям обусловлены преимущественно проводимостью мезофилла [28]. Самыми важными для зерновой продуктивности были такие параметры, как распределение сухого вещества в растении перед цветением и интегральный фотосинтез флагового листа, а также его продолжительность, особенно в засушливых условиях.

Исследовав 20 сортов итальянской твердой пшеницы, внедренных в производство на протяжении XX ст., ученые пришли к выводу, что генетическое повышение урожайности было достигнуто увеличением K_{xoz} и удлинением времени цветения [22]. Показано, что площадь листьев, удельное содержание в них азота и устьичное сопротивление отрицательно коррелировали с годом внедрения, тогда как температура листового покрова — положительно. Существенное уменьшение высоты растения, за счет которого достигнуто увеличение K_{xoz} , было частичной причиной повышения температуры листового покрова вследствие изменения его аэродинамического сопротивления. Старение после цветения у новых сортов замедлено.

Показана возможность получения новых форм пшеницы с задержкой старения листьев путем химического мутагенеза. Так, среди растений, выращенных из семян твердой пшеницы, обработанных мутагеном — этилметансульфонатом, было отобрано 4 мутанта с замедленным старением листьев [44]. Эти мутантные линии сохраняли способность к фотосинтезу дольше, чем родительские линии, и соответственно имели более высокую массу зерновок и зерновую продуктивность одного растения.

На 21 генотипе твердой пшеницы, которую выращивали в полузасушливых условиях Алжирского плато, показано, что высокое содержание углерода во флаговом листе в период цветения, а также торможение старения в период налива зерна положительно коррелировали с зерновой продуктивностью при засухе и высокотемпературном стрессе [24]. Выявлена отрицательная корреляция между дискриминацией изотопов углерода и содержанием углеводов в листьях. Это свидетельствует, что генотипы с высокой эффективностью транспирации имели большее содержание углерода в листьях.

При изучении характера наследования признака листовой проводимости выявлены как аддитивные, так и неаддитивные генетические эффекты [35]. К тому же воспроизводимость результатов и проявление генотипических отличий зависели от условий измерения и периода времени. И все же селекция на листовую проводимость считается перспективной для улучшения зерновой урожайности пшеницы как в засушливых, так и влажных условиях. Уровень ассимиляционной активности

также может быть использован как дополнительный инструмент селекции сортов пшеницы с повышенным потенциалом продуктивности [49].

Интересным является вопрос о роли фотосинтетического аппарата колоса в формировании зерновой продуктивности. Например, исследованиями на 26 генотипах пшеницы, которые различались размерами колосьев, показано, что растения с большим колосом характеризовались более высоким содержанием в нем хлорофилла, активностью ФС II, РБФК/О, интенсивностью фотосинтеза [47]. Площадь поверхности колоса и его фотосинтез в фазу цветения имели высокую положительную корреляцию с массой зерна в колосе. Высказывались предположения, что повышенная способность колосковых чешуек к фотосинтезу может привести к увеличению зерновой продуктивности у сортов с большим колосом.

Таким образом, анализ литературных данных свидетельствует о наличии важных регуляторных связей между интенсивностью функционирования фотосинтетического аппарата растений пшеницы и особенностями донорно-акцепторных отношений между органами побега, в частности аттрагирующей способностью главных акцепторов — стебля и колоса. Эти связи играют важную роль в продукционном процессе и формировании зерновой урожайности, но их характер остается малоизученным и дискуссионным.

Нами был проведен цикл работ по исследованию роли аттрагирующей способности разных органов побега в регуляции активности фотосинтетического аппарата и процессах реутилизации ассимилятов у контрастных по морфофизиологическим показателям сортов озимой пшеницы для количественной оценки их вклада в продукционный процесс этой важной продовольственной культуры. Сравнительное изучение новых высокоинтенсивных сортов со старыми менее продуктивными даст возможность выявить, какие физиологические показатели были улучшены в результате селекции и оценить возможности их дальнейшей оптимизации для повышения урожайности.

Методика

В эксперименте использовали растения озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сортов Фаворитка, Смуглянка, Володарка (современные высокоинтенсивные, селекции Института физиологии растений и генетики НАН Украины), линию УК 273В и сорт Мироновская 808 (был стандартом в 1960—1970 гг.). После перезимовки в полевых условиях весной растения в фазу кущения пересаживали в вегетационные сосуды Вагнера емкостью 10 кг почвы. Количество растений в сосуде составляло 15 шт. Растения выращивали на вегетационной площадке при естественных освещении и температуре на фоне основных элементов питания $N_{160}P_{160}K_{160}$ (мг действующего вещества на 1 кг почвы). Влажность почвы поддерживали на уровне 60—70 % ПВ.

Показатели газообмена регистрировали в контролируемых условиях на установке, смонтированной на базе оптико-акустического инфракрасного газоанализатора ГИАМ-5М, включенного по дифференциальной схеме. Неотделенные от растений флаговые листья размещали в термостатированной (+25 °С) камере и освещали лампой накаливания КГ-2000 через водяной теплофильтр для устранения инфракрасной радиации в спектре ее излучения. Плотность лучистого потока на уровне

листьев составляла 400 Вт/м² ФАР. Через камеру продували атмосферный воздух со скоростью 1 л/мин.

Интенсивность фотосинтеза регистрировали через 40–50 мин после начала освещения листьев в камере, когда показатели газообмена выходили на стационарный уровень. Интенсивность транспирации измеряли термоэлектрическим микропсихрометром по разнице влажности воздуха на входе и выходе из камеры, полученные данные использовали при расчете листовой проводимости для CO₂. Интенсивность фотодыхания оценивали по уровню выброса CO₂ листом в течение 1 мин после выключения света. Расчеты показателей газообмена проводили по стандартной методике [8].

Для определения содержания углеводов отобранные образцы немедленно фиксировали при температуре 105 °С в течение 30 мин и высушивали при 65 °С до постоянной массы. Содержание суммы растворимых сахаров определяли по Починку (1976), неструктурных углеводов — по модифицированной методике Ермакова (1985).

Повторность опытов шестикратная, аналитическая повторность определений трехкратная. Данные обрабатывали статистически с помощью электронных таблиц Microsoft Excel. На рисунках представлены величины среднеарифметических значений и их стандартные погрешности.

Результаты и обсуждение

Роль ассимилирующей и аттрагирующей функций колоса в продукционном процессе озимой пшеницы. Этот вопрос в литературе освещен значительно меньше, чем роль фотосинтетического аппарата листьев или реутилизации ассимилятов из стебля в формировании зерновой продуктивности пшеницы. По уточненным данным вклад колосьев в общую ассимиляцию углерода растением пшеницы оценивается около 15 % [25]. Исследованиями интенсивности фотосинтеза колосьев и флагового листа на протяжении налива зерна пшеницы при двух концентрациях CO₂ — естественной и повышенной на 200 ppm — выявлено, что интенсивность фотосинтеза колоса при повышенной концентрации CO₂ увеличивалась значительно сильнее (на 56 %), чем флагового листа (23 %) [50]. Более того, обогащение воздуха CO₂ сократило продолжительность фотосинтетической активности листа по сравнению с колосом. В результате отношение вклада колоса ко вкладу флагового листа в зерновую продуктивность увеличилось с 1,18 (при естественной концентрации CO₂) до 1,39 (при повышенной концентрации CO₂).

На 10 генотипах яровой пшеницы показано, что удаление остей с колосьев несколько снижало зерновую продуктивность, хотя и в меньшей степени, чем удаление флагового листа [27]. Одновременное удаление этих частей растения приводило к значительно более сильному эффекту, чем каждой отдельно. Площадь флагового листа положительно коррелировала с зерновой продуктивностью. Предложено использовать эти морфологические показатели как маркеры для селекции пшеницы на фотосинтетическую активность и высокую урожайность. В настоящее время в литературе активно обсуждаются возможности фенотипической селекции пшеницы на повышенную интенсивность фотосинтеза колоса [32].

Наличие у колоса значительной аттрагирующей силы, стимулирующей работу фотосинтетического аппарата, демонстрируют опыты с его

удалением. Эта операция приводит к уменьшению интенсивности фотосинтеза у растений пшеницы, причем эффект усиливается при повышении концентрации CO_2 в воздухе [46].

Показано, что в процессе селекции пшеницы с повышением количества зерен в колосе и на единицу площади посева ограничение продуктивности аттрагирующей силой акцептора было уменьшено в отличие от старых сортов, где оно играло заметную роль [10]. Современные сорта лучше сбалансированы по донорно-акцепторным отношениям и их урожайность определяется как мощностью донора, так и силой акцептора.

Главным фактором, определяющим аттрагирующую способность колоса, считают количество в нем зерен и их способность к накоплению ассимилятов в виде запасных веществ — крахмала и белка. Количество зерен в зрелом колосе, в свою очередь, зависит от количества фертильных цветков. Была найдена положительная связь между количеством фертильных цветков в колосе и массой его сухого вещества в период цветения [41]. Вместе с тем среди исследованных генотипов пшеницы выявлено различие в эффективности распределения ассимилятов, в частности по количеству фертильных цветков на единицу массы колоса. Показано, что повышение урожайности пшеницы в процессе селекции сопровождалось увеличением озерненности колоса [16], и что имеются резервы оптимизации этого показателя [19].

В условиях вегетационного опыта мы исследовали роль ассимилирующей и аттрагирующей функций колоса в формировании зерновой продуктивности растений озимой пшеницы разных генотипов по сравнению с фотосинтетической активностью главного донора ассимилятов при наливе зерна — флагового листа.

Результаты измерений углекислотного газообмена показали, что интенсивность видимого фотосинтеза флаговых листьев в фазу восковой спелости была самой большой у растений сорта Смуглянка (рис. 1, *a*). Наименьшим этот показатель был у сорта Мироновская 808 на протяжении всего периода исследований. Интенсивность фотосинтеза листьев растений сорта Фаворитка и линии УК 273В была довольно высокой и на протяжении периода колошение—конец молочно-восковой спелости находилась на уровне или выше этого показателя у сорта Смуглянка, несколько уступая последнему в конце вегетации в фазу восковой спелости. Интенсивность фотосинтеза флаговых листьев сорта Володарка была выше, чем у сорта Мироновская 808, но ниже по сравнению со Смуглянкой, Фавориткой и УК 273В, несколько превышая этот показатель у последнего генотипа при восковой спелости.

Интенсивность фотодыхания была самой низкой у сорта Мироновская 808 (как и фотосинтеза), а у флаговых листьев растений других генотипов этот показатель на протяжении периода колошение—конец молочно-восковой спелости почти не различался (см. рис. 1, *b*). Лишь в фазу восковой спелости наблюдалась более четкая дифференциация генотипов: самым большим фотодыхание было у Володарки, наименьшим — у УК 273В (газообмен листьев у сорта Мироновская 808 в этот период уже не измеряли вследствие их быстрого старения), а Фаворитка и Смуглянка занимали промежуточное положение.

Общая тенденция изменения обсуждаемых показателей углекислотного газообмена флаговых листьев состояла в их постепенном уменьшении на протяжении исследованного периода (колошение—восковая

спелость). Однако у растений одних генотипов (Смуглянка, Володарка) этот процесс происходил медленно, у других (УК 273В, Мироновская 808) ускорялся, особенно в конце периода налива зерна.

Расчеты листовой проводимости для CO_2 (которая определяется преимущественно проводимостью устьиц) и проводимости мезофилла (главной составляющей которой является интенсивность включения CO_2 в органические соединения в хлоропластах, то есть скорость карбоксилирования рибулозобисфосфата) показали, что повышенная интенсивность фотосинтеза листьев растений сортов Смуглянка и Фаворитка в фазу восковой спелости обеспечивалась именно высокой листовой проводимостью, тогда как по проводимости мезофилла в этот период различия между исследованными генотипами не наблюдались (рис. 2). В период колошения—молочно-восковая спелость наиболее низкая проводимость мезофилла была у листьев растений сорта Мироновская 808. То же касается и листовой проводимости у этого сорта в фазу молочно-восковой спелости. У сорта Володарка наблюдалась самая высокая среди исследованных генотипов проводимость мезофилла в фазу колошения, однако с началом цветения она уменьшалась. Листовая же проводимость у этого сорта в период колошения—молочно-восковая спелость была хотя и ниже таковой у Фаворитки и Смуглянки (однако выше листовой проводимости у растений сорта Мироновская 808), но стабильной с тенденцией к повышению в фазу восковой спелости.

Общая для флаговых листьев растений всех исследованных генотипов динамика проводимости мезофилла в период от колошения к восковой спелости характеризуется постепенным уменьшением этого показателя, особенно в период налива зерна. Можно предположить, что это обусловлено реутилизацией азотсодержащих соединений из листьев (большую часть которых представляют белки фотосинтетического аппарата хлоропластов) в зерновки. При этом активность устьиц затрагивается значительно меньше, что в определенной степени компенсирует уменьшение проводимости мезофилла и способствует поддержанию ассимилирующей активности листьев на довольно высоком уровне в период восковой спелости. Интересно, что по литературным данным и результатам наших опытов недостаток азотного питания также меньше

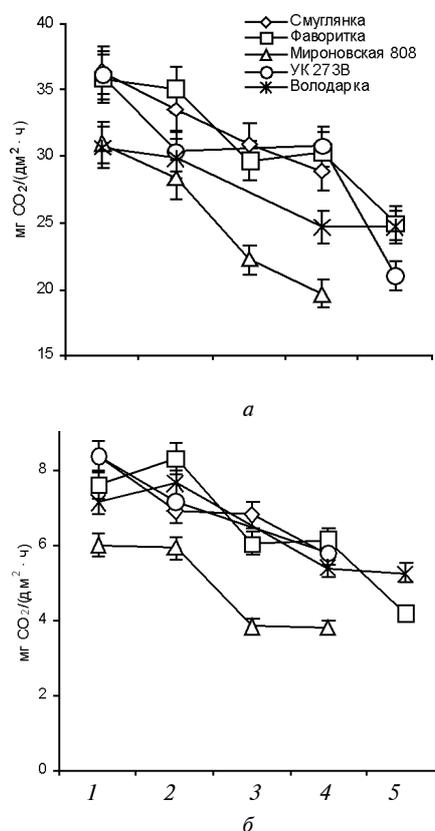


Рис. 1. Динамика интенсивности фотосинтеза (а) и фотодыхания (б) флаговых листьев растений озимой пшеницы разных генотипов. Здесь и на рис. 2:

1 — колошение; 2 — цветение; 3 — начало молочно-восковой спелости; 4 — конец молочно-восковой спелости; 5 — восковая спелость

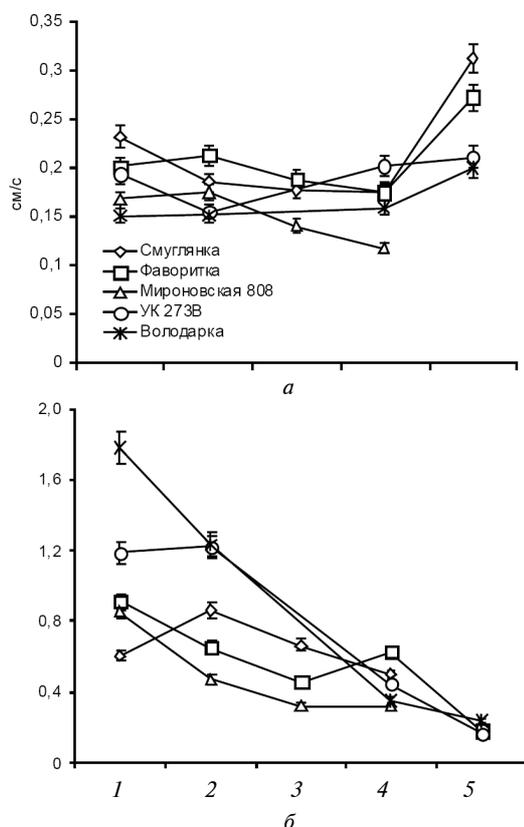


Рис. 2. Динамика проводимости (листовая — а, мезофилла — б) флаговых листьев растений озимой пшеницы разных генотипов

влияет на устьичную активность, чем на ассимиляционный аппарат мезофилла [2].

Удельная (в расчете на единицу массы) интенсивность поглощения углекислого газа колосом на свету была самой большой у растений остистого сорта Смуглянка, а наименьшей — у безостого сорта Фаворитка (рис. 3). Следует отметить, что в условиях проведения наших опытов колос в измерительной камере освещался лишь с одной стороны. Можно предположить, что при освещении рассеянным светом со всех сторон, как это происходит в естественных условиях, удельная интенсивность поглощения будет несколько выше.

Удельная интенсивность темнового дыхания колоса в фазу цветения также была наибольшей у Смуглянки, а самой низкой — у Фаворитки. Поскольку во время измерений весь колос находился в темноте, вели-

чину этого показателя можно считать ближе к естественной. Интенсивность истинного фотосинтеза (сумма поглощения на свету и темнового дыхания) соответственно также была наиболее высокой у Смуглянки.

Если же рассчитать газообмен целого колоса, то кроме содержания фотосинтетических пигментов определенную роль начинает играть и их валовое количество, составляющей которого является размер (масса) колоса. Благодаря этому по показателю поглощения CO_2 на свету целым колосом в период цветения Фаворитка сравнялась с Мироновской 808 (масса колоса которой была в 1,7 раза меньше), а по истинному фотосинтезу существенно ее превысила. Однако самыми большими эти показатели все равно оставались у растений сорта Смуглянка.

Итак, в период цветения растений пшеницы по активности фотосинтетического аппарата преимущество имел остистый колос, однако его размеры также играют определенную роль в формировании ассимиляционного потенциала целого органа.

В период после цветения с увеличением массы зерновок (в основном чем счет накопления относительно инертных в физиологическом плане запасных соединений) интенсивность углекислотного газообмена колоса в расчете на единицу массы уменьшается. Так, в фазу молочно-восковой спелости интенсивность темнового дыхания в расчете на единицу массы колоса в среднем была почти вдвое меньше, чем в фазу цве-

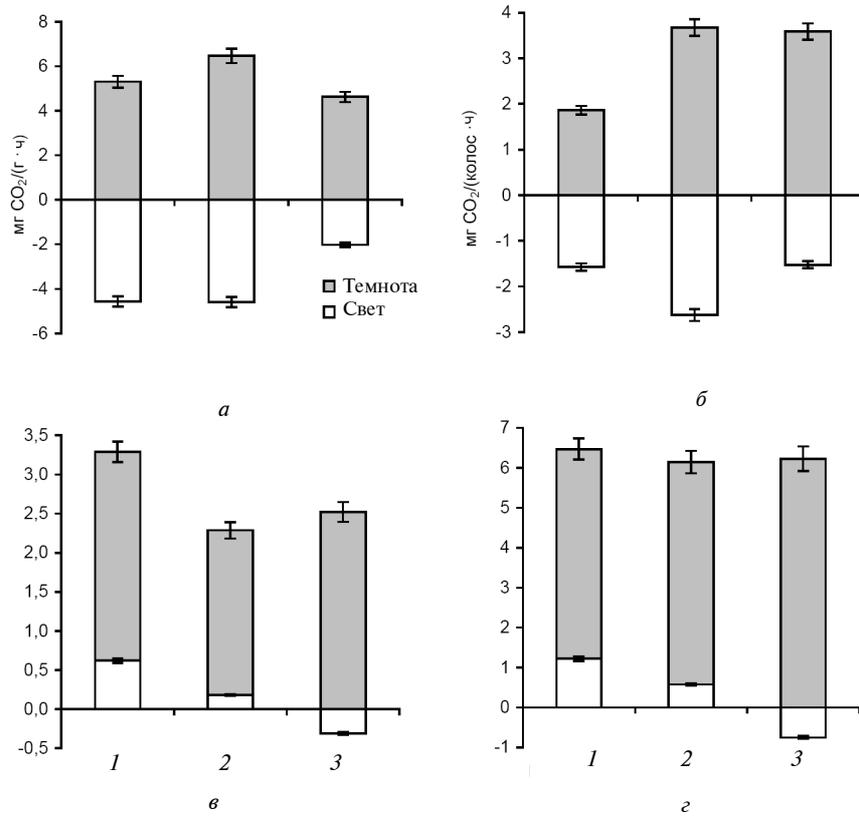


Рис. 3. Показатели газообмена колоса озимой пшеницы разных сортов в расчете на 1 г сухого вещества (удельный газообмен) (а, в) и целый колос (б, г) в фазы цветения (а, б) и молочно-восковой спелости (в, г); ниже оси абсцисс — поглощение, выше — выделение: 1 — Мироновская 808; 2 — Смуглянка; 3 — Фаворитка

тения (см. рис. 3). Поглощение CO₂ колосом на свету наблюдалось лишь у растений сорта Фаворитка. Однако интенсивность этого процесса была в 4 раза меньше, чем в фазу цветения. У Смуглянки и, особенно, Мироновской 808 даже при освещении колосьев происходило выделение CO₂, хотя и с меньшей интенсивностью, чем в темноте. Последний эффект свидетельствует о наличии у колоса определенной ассимиляционной активности и в период молочно-восковой спелости, однако дыхательные процессы в растущих зерновках протекают интенсивнее, чем ассимиляционные в чешуйках. Ости быстро теряют фотосинтетические пигменты, поэтому остистость колоса уже не имеет такого значения, как в фазу цветения. Ости становятся инертной тканью, что сказывается при расчетах показателей удельного газообмена (на единицу массы), которые у Смуглянки в молочно-восковую спелость были наименьшими.

Однако при расчетах показателей газообмена целого колоса растения сорта Смуглянка с большим колосом опережали Мироновскую 808 по истинному фотосинтезу (с учетом интенсивности дыхания). Наиболее активная ассимиляционная и дыхательная деятельность колосьев в фазу молочно-восковой спелости была присуща растениям сорта Фаворитка.

Таким образом, можно сделать вывод, что большой остистый колос имеет преимущество по ассимиляционной деятельности в фазу цветения, однако во время налива зерна это преимущество постепенно те-

ряется и на первый план выходит собственно размер колоса и, вероятно, активность фотосинтетического аппарата колосковых чешуек. С ростом зерновок дыхательная активность колоса начинает преобладать над ассимиляционной, при этом показатели удельного углекислотного газообмена уменьшаются, а целого колоса — возрастают.

Аналогичную направленность демонстрируют изменения транспирации колоса от фазы цветения до молочно-восковой спелости — удельная уменьшается, общая возрастает (рис. 4). Однако соотношение между исследованными сортами по этому показателю было несколько другим, чем по углекислотному газообмену. Так, в фазу цветения удельная транспирация колоса была самой большой у Мироновской 808, а наименьшей — у Фаворитки. В фазу молочно-восковой спелости на фоне общего уменьшения этого показателя различия между растениями исследованных сортов практически нивелировались. Если же рассматривать транспирацию целого колоса, то в фазу цветения, наоборот, различия между сортами были практически недостоверными. В молочно-восковую спелость этот показатель был наименьшим у Мироновской 808, а у Смуглянки и Фаворитки более высоким и почти одинаковым.

Итак, в условиях проведения наших опытов остистость колоса никак не влияла на его транспирацию (очевидно, вследствие ксероморфности колосковых чешуек и остей).

Можно лишь заметить, что высокопродуктивные сорта нового типа — Смуглянка и Фаворитка тратят воду на транспирацию колоса намного экономнее, чем более старый сорт Мироновская 808.

Масса колоса в фазу цветения была наименьшей у Мироновской 808, а самой большой — у Смуглянки (рис. 5). Фаворитка незначительно отличалась по этому показателю от последней, у Володарки и УК 273В масса колоса была несколько меньше, чем у Фаворитки, но больше, чем у Мироновской 808. По массе стебля различия были менее существенными. Наименьшим этот показатель был у Володарки, а у растений других генотипов отличался мало, несмотря на их разницу по высоте. Частично это объясняется тем, что у средне- и особенно у короткостебельных растений стенки стебля более толстые, чем у высокорослого сорта Мироновская 808. Однако необходимо

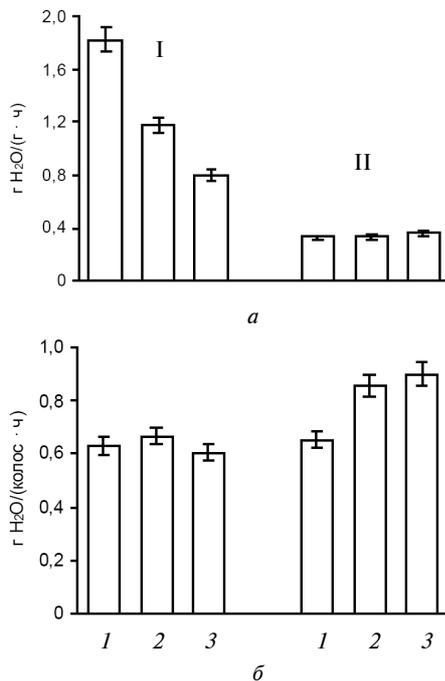


Рис. 4. Показатели транспирации колоса озимой пшеницы разных сортов в расчете на 1 г сухого вещества:

a — удельная транспирация; *б* — весь колос; 1 — Мироновская 808; 2 — Смуглянка; 3 — Фаворитка; I — цветение; II — восковая спелость

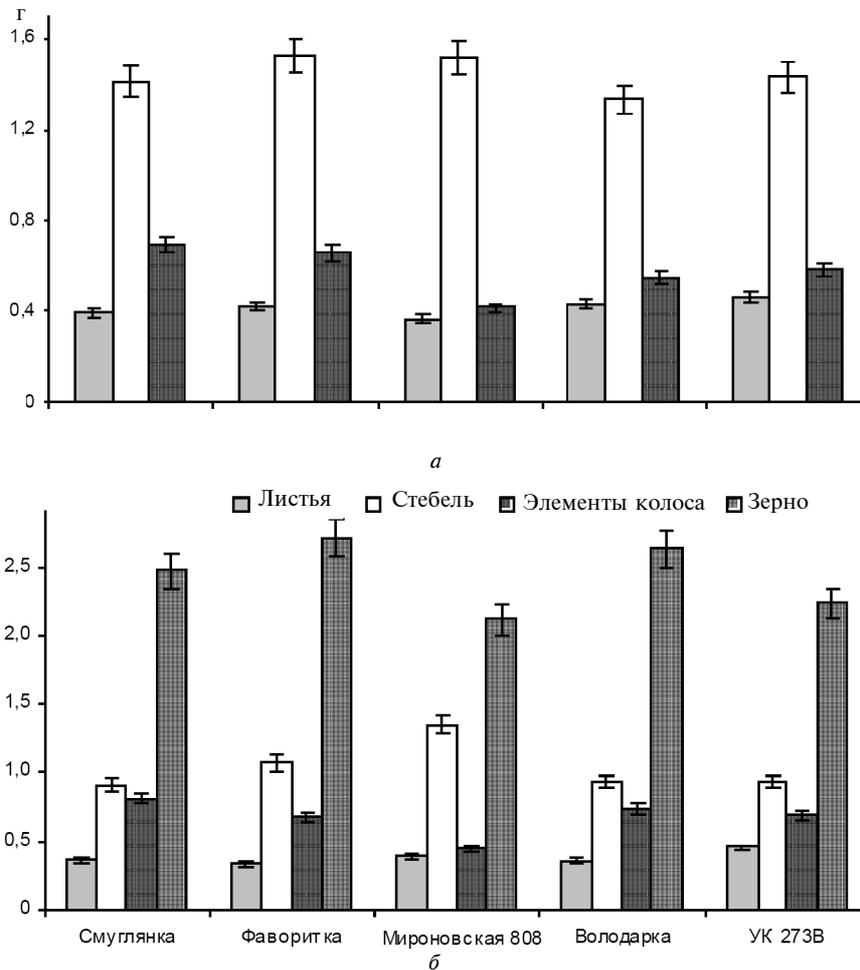


Рис. 5. Масса сухого вещества (г) частей главного побега растений озимой пшеницы разных генотипов в фазу цветения (а) и при полной спелости (б)

учитывать и то, что у современных высокоинтенсивных сортов пшеницы в период цветения усиливается депонирующая функция стебля, в котором скапливаются резервные ассимиляты.

Зерновая продуктивность главного побега была самой большой у Фаворитки, а наименьшей — у Мироновской 808. У Смуглянки и Володарки масса зерна с колоса существенно не различалась и была немного меньше, чем у Фаворитки, а продуктивность УК 273В была несколько выше, чем Мироновской 808.

Масса целых растений при полной спелости различалась менее существенно, чем их зерновая продуктивность, а по суммарной массе листьев, стеблей и колосковых чешуек различий практически не было, несмотря на разную высоту растений. Итак, растения исследованных генотипов различались в первую очередь по активности фотосинтетического аппарата листьев в течение периода налива зерна и $K_{\text{ХОЗ}}$, то есть способности распределять ассимиляты в донорно-акцепторной системе растений в пользу колоса. По этому показателю растения исследованных генотипов можно условно разделить на две группы, к первой из которых относятся высокопродуктивные сорта Фаворитка, Смуглянка и Володар-

ТАБЛИЦА 1. Показатели продуктивности главного побега растений пшеницы разных сортов в контроле (к) и с половиной колоса (о)

Сорт, вариант	Масса, г				Масса 1000 зерен, г	Прибавка к контролю, %	Количество зерен, шт.
	Листья	Стебель	Элементы колоса	Зерно			
Фаворитка (к)	0,300	0,800	0,547	2,117	40,5	-	52
Фаворитка (о)	0,263	0,723	0,340	1,437	50,0	23	29
Смуглянка (к)	0,197	0,690	0,630	1,903	41,8	-	46
Смуглянка (о)	0,217	0,623	0,340	1,207	46,7	12	26
Мироновская 808 (к)	0,273	1,160	0,380	1,627	44,8	-	36
Мироновская 808 (о)	0,337	1,560	0,254	1,054	47,6	6	22
Володарка (к)	0,220	0,627	0,503	1,933	37,7	-	51
Володарка (о)	0,221	0,688	0,333	1,187	47,0	27	25
НСР ₀₅	0,031	0,076	0,044	0,156	3,8	-	3

ка с $K_{\text{хоз}}$ 0,54—0,57, а ко второй — менее продуктивные Мироновская 808 и УК 273В с $K_{\text{хоз}}$ 0,49—0,52. При этом Мироновская 808 — высокорослая пшеница, а УК 273В — короткостебельная, однако масса целого побега (с зерном включительно) у них была практически одинаковой. Заметим лишь, что у УК 273В при полной спелости масса стебля все же была меньше, однако масса колосковых чешуек — больше.

Для оценки резервов аттрагирующей способности зерновок нами был проведен эксперимент, в котором сразу после цветения у части растений удаляли половину колосков. Зерновая продуктивность побега с таким колосом, конечно, снизилась, но меньше, чем вдвое (табл. 1). С одной стороны, это связано с тем, что количество зерновок на экспериментальном колосе было немного больше, чем половина от контрольного (например, у Смуглянки соответственно — 26 и 46, у Мироновской 808 — 22 и 36), очевидно вследствие лучшей выживаемости завязей благодаря улучшению обеспечения ассимилятами. С другой стороны, у растений всех исследованных генотипов возросла масса отдельной зерновки, хотя и по-разному. Так, у Фаворитки и Володарки масса 1000 зерен у растений с половиной колоса увеличилась на 23—27 % относительно контроля, у Смуглянки — на 12, а у Мироновской 808 — лишь на 6 %.

Этот эффект обусловлен снижением конкуренции за ассимиляты при уменьшении количества зерен в колосе. Он косвенно характеризует аттрагирующую способность зерновок, поскольку при одинаковом обеспечении ассимилятами чем выше аттрагирующая способность, тем больше конкуренция за ассимиляты между зерновками. Можно предположить, что аттрагирующая способность зерновок у растений сортов Фаворитка и Володарка больше, чем у других исследованных генотипов.

Однако и аттрагирующая способность зерновок имеет свой предел, поскольку у растений с частично удаленными колосками проявились признаки избытка ассимилятов, в первую очередь в стебле. В вегетативных органах опытных растений наблюдалось значительное накопление

сахаров, что свидетельствует о существенном торможении запроса на ассимиляты со стороны колосьев и их использования для налива зерна (рис. 6). Следовательно, зерновки, оставшиеся после удаления части колосков, были неспособны утилизировать все ассимиляты, поступавшие из листьев, и стебель исполнял роль депо излишка ассимилятов.

Вместе с тем следует отметить, что на фоне этих общих тенденций у сорта Мироновская 808 наблюдалось значительно большее накопление углеводов в листьях и стеблях опытных растений, чем у Фаворитки и Смуглянки. Особенно это проявилось у побегов, которые вообще остались без колоса после измерений его углекислотного газообмена (поскольку необходимо было определить массу его сухого вещества для дальнейших расчетов), но продолжали вегетировать вместе с другими.

О наличии у колосьев значительной аттрагирующей силы, которая стимулирует работу фотосинтетического аппарата, свидетельствуют результаты измерения углекислотного газообмена флаговых листьев растений с удаленным колосом. Для усиления эффекта одновременно с декапитацией главного побега в начале молочной спелости зерновок были удалены все боковые побеги, которые могли служить альтернативными акцепторами ассимилятов. У растений обоих вовлеченных в этот опыт контрастных по продуктивности и интенсивности фотосинтеза сортов — Володарки и Мироновской 808 — наблюдалось уменьшение интенсивности фотосинтеза, причем у Мироновской 808 оно было выражено сильнее (рис. 7). Одновременно увеличилась интенсивность фотодыхания, что обычно наблюдается при снижении спроса на ассимиляты со стороны акцептора вследствие накопления избытка ассимилятов в листе из-за торможения их оттока. Это сопровождается ингибированием активности ферментов цикла Кальвина, замедлением использования АТФ и восстановительных эквивалентов, которые являются продуктами функционирования электронтранспортной цепи (ЭТЦ), и, таким образом, торможением потока электронов в последней. Все это может приводить к повреждению компонентов ЭТЦ и образованию активных форм кислорода. В таких условиях фотодыхание играет защитную роль как двойной альтернативный акцептор: с одной стороны — электронов ЭТЦ, с другой — избыточных ассимилятов [7].

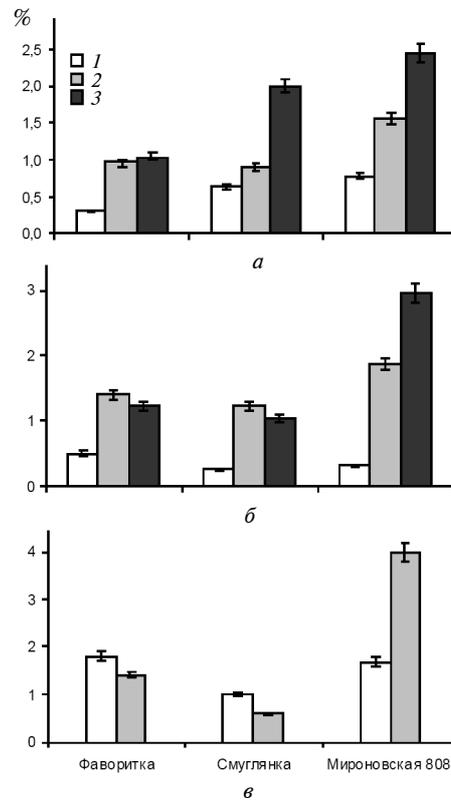


Рис. 6. Содержание суммы сахаров в сухом веществе частей главного побега растений пшеницы разных сортов при полной спелости, у которых были удалены половина колосков в колосе или весь колос:

а — листья; б — стебли; в — элементы колоса; 1 — контроль; 2 — половинки колоса; 3 — без колоса

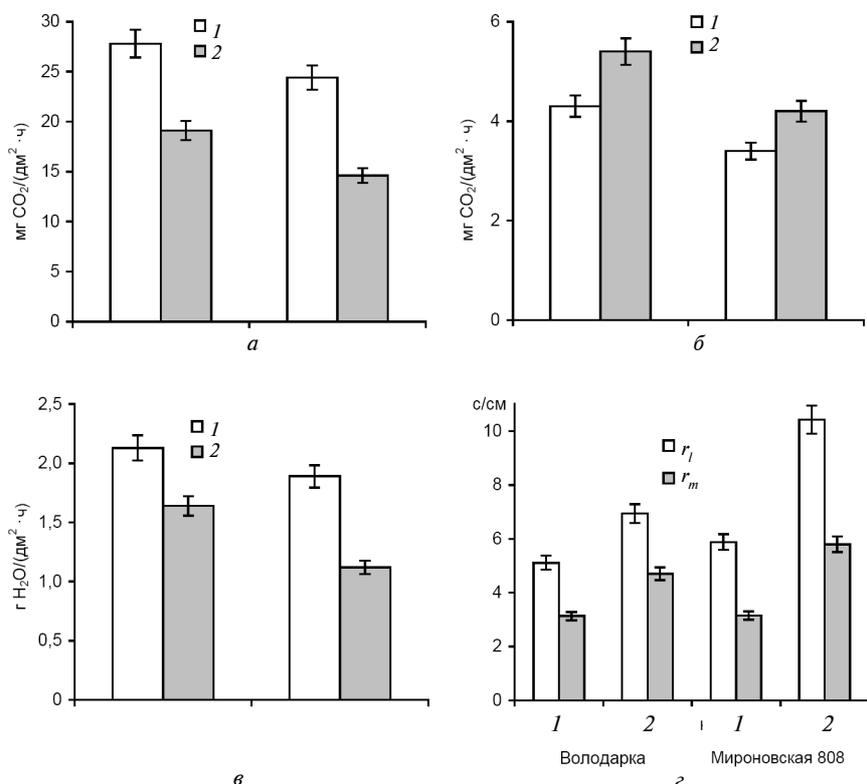


Рис. 7. Влияние удаления колоса в фазу молочной спелости на фотосинтез (а), фотодыхание (б), транспирацию (в) и сопротивление диффузии CO_2 (г) флагового листа пшеницы: r_l — листовое сопротивление; r_m — сопротивление мезофилла; 1 — контроль; 2 — опыт

У растений с удаленными колосьями снижалась также интенсивность транспирации и повышалось листовое сопротивление диффузии CO_2 (см. рис. 7). Это свидетельствует о частичном закрытии устьиц. Вместе с тем повышалось сопротивление диффузии CO_2 мезофилла, что, очевидно, связано с упомянутым выше торможением реакций фотосинтетической фиксации CO_2 . Интересно, что концентрация CO_2 в межклетниках листа (C_i) у контрольных и опытных растений практически не отличалась и составляла у Володарки 0,33—0,34, у Мироновской 808 — 0,29—0,31 мг/л. Это свидетельствует, что закрытие устьиц, очевидно, было вторичной реакцией на торможение фотосинтетических процессов в клетках мезофилла.

Таким образом, можно сделать вывод, что у растений сортов Фаворитка, Володарка и Смуглянка аттрагирующая способность зерновок выше, чем у Мироновской 808. Не исключено, что повышенная интенсивность фотосинтеза у первых трех сортов обусловлена именно запросом на ассимиляты со стороны колоса, тогда как у Мироновской 808 такая стимуляция активности фотосинтетического аппарата выражена значительно слабее.

Растения пшеницы с повышенной аттрагирующей способностью колоса характеризуются активным функционированием фотосинтетического аппарата на протяжении периода налива зерна и высокой зерновой продуктивностью. При этом у высокопродуктивных сортов Фаворитка и Смуглянка ассимиляционная активность самого колоса также

была выше, чем у менее продуктивного сорта Мироновская 808. Остистый колос Смуглянки проявлял высокую интенсивность поглощения CO_2 в период цветения, тогда как в фазу молочно-восковой спелости преимущество по этому показателю приобретала Фаворитка, фотосинтетический аппарат колоса которой дольше сохранял свою активность. Однако удельная интенсивность фотосинтеза колоса в среднем составляла лишь около 10 % таковой флагового листа. Поэтому решающей для формирования зерновой продуктивности растений пшеницы является высокая аттрагирующая способность колоса, которая, в свою очередь, стимулирует активность фотосинтетического аппарата листьев и способствует формированию высокого индекса урожайности.

Значение аттрагирующей функции стебля в поддержании активности фотосинтетического аппарата и формировании зерновой продуктивности. По оценкам многих исследователей водорастворимые углеводы, которые в пшенице накапливаются в стеблях до и во время цветения и состоят преимущественно из фруктанов, сахарозы, фруктозы и глюкозы, являются важным источником углерода для налива зерна. В литературе есть свидетельства, что различия по концентрации водорастворимых углеводов в стебле между генотипами пшеницы являются одним из генетических факторов, влияющих на зерновую продуктивность, особенно в неблагоприятных условиях. Молекулярными исследованиями ферментов углеводного метаболизма показано, что уровни мРНК двух семейств ферментов синтеза фруктанов в стебле (фруктозилтрансфераз) положительно коррелировали с концентрацией водорастворимых углеводов, тогда как уровни мРНК ферментов, вовлеченных в их гидролиз, коррелировали отрицательно [48]. Дифференцированная регуляция мРНК этих гидролитических ферментов обуславливает генотипические различия по их активности. У линий с высоким содержанием водорастворимых углеводов была угнетена экспрессия генов ферментов, относящихся к путям катаболизма сахаров и включения их в клеточные стенки. Поэтому в клеточных стенках стебля растений таких генотипов содержалось меньше гемицеллюлоз. Эти результаты свидетельствуют, что разнонаправленное распределение углерода между его пулами в стебле пшеницы является одним из механизмов, определяющих генотипические различия по содержанию водорастворимых углеводов.

Транскриптомным анализом показано, что накопление фруктанов в стебле пшеницы сопровождалось повышением количества транскриптов комплекса фруктозилтрансфераз и фруктан-6-экзогидролазы на низком фоне азотного питания по сравнению с высоким. Кластерный анализ выявил группу, которая включала несколько фруктозилтрансфераз и несколько генов, предположительно вовлеченных в регуляцию запасания углерода или старение [40].

С помощью лазерной масс-спектрометрии выявлено, что в пшенице водорастворимые олигосахариды локализованы преимущественно в паренхиме стебля, размещенной вокруг внутренней стенки [39].

Многочисленными исследованиями показано, что у растений пшеницы на стадии налива зерна стебель служит дополнительным донором ассимилятов. Однако, как уже отмечалось, сила запроса на ассимиляты также играет заметную роль в формировании продуктивности главного акцептора — колоса. Это хорошо иллюстрируют результаты исследования китайскими учеными гибридной озимой пшеницы (XN 901), которая имела сильный эффект гетерозиса по потенциалу продуктивности, а

ее листья и стебли оставались зелеными даже при полной спелости семян [23]. Изучением фотосинтеза и транспорта ассимилятов показано, что в период налива зерна экспорт ассимилятов из листьев у этого гибрида был более медленным, чем у обычного сорта. Кроме того, гибрид имел более длинный (на 6 сут) период налива зерна. Его зерновая продуктивность была на 15 % больше, а $K_{хоз}$ — на 19 % меньше. Много неиспользованных ассимилятов у этого гибрида оставалось в соломе. Авторы сделали вывод, что для лучшей реализации его потенциала продуктивности необходимо повышение $K_{хоз}$, то есть массы и количества зерен в колосе, что, собственно, и определяет его запрос на ассимилянты или аттрагирующую силу акцептора.

Распространено мнение, что зерновая продуктивность у современных сортов пшеницы ограничивается силой акцептора после цветения, и выяснение того, чем определяется количество зерен, будет полезным для дальнейшего повышения урожайности [18]. Количество зерен тесно связано с содержанием сухого вещества в колосе в период цветения, которое определяется событиями за 20—30 сут перед цветением. Вместе с тем некоторые современные сорта имеют повышенное количество зерен на единицу массы колоса. Интенсивность фотосинтеза после цветения и накопление массы сухого вещества растением увеличились в процессе селекции вместе с повышением количества зерен в колосе. Нет доказательств прямого влияния азота на количество зерен, кроме как вследствие накопления массы сухого вещества или лимитирования фотосинтеза после цветения. Сообщалось об увеличении в процессе селекции количества запасных углеводов перед цветением у новых сортов пшеницы, однако это не отбрасывает предположения о необходимости повышения потенциала акцептора через увеличение количества зерен в колосе.

Вместе с тем существует и другая точка зрения, ставящая под сомнение утверждение, что после цветения ключевую роль в формировании урожая играет количество зерен. Ее приверженцы приводят экспериментальные доказательства того, что урожай определяется ассимиляцией углерода и азота растениями независимо от количества зерен в колосе [43].

Очевидно, истина, как всегда, находится где-то посредине и не сводится к извечному вопросу: что важнее — донор или акцептор? По нашему мнению, здесь нет никакого противоречия. Обе эти составляющие одинаково важны в продукционном процессе растения, но их удельное значение может варьировать в зависимости от конкретных условий выращивания.

Следует отметить, что способность стебля к временному депонированию ассимилятов перед цветением кроме дальнейшего их использования для налива зерна имеет еще один, по нашему мнению не менее важный, аспект, который в литературе практически не освещен. Ведь в период колошение—цветение, когда фотосинтетический аппарат уже полностью сформирован и активно функционирует, но главный акцептор ассимилятов — зерно, еще не образовался, стебель может играть роль альтернативного акцептора. Это способствует разгрузке листьев от ассимилятов и позволяет избежать торможения фотосинтеза их избытком. Таким образом, когда начинается налив зерна, фотосинтетический аппарат, сохранив свою полную мощность, переключается на главный акцептор. Ассимилянты, депонированные в стебле, служат дополнительным донором, роль которого, как уже отмечалось, варьирует в зависимости от условий окружающей среды в период созревания.

Для проверки этой гипотезы нами было изучено влияние депонирующей способности стебля на поддержание активности фотосинтетического аппарата и формирование зерновой продуктивности у разных сортов озимой пшеницы.

В период цветения самая большая масса сухого вещества главного побега растений озимой пшеницы была у сорта Мироновская 808 (рис. 8). В основном это обусловлено большей массой стебля, хотя масса колоса была меньше по сравнению с другими исследованными сортами. При полной спелости массы стебля и листьев растений всех сортов уменьшились относительно периода цветения, но масса целого побега значительно возросла за счет зерна, которое составляло половину и больше массы целого побега. Самая большая зерновая продуктивность была у растений сорта Фаворитка, а наименьшая — у Мироновской 808. Растения сортов Смуглянка и Володарка различались мало по этому показателю и несущественно отставали от Фаворитки.

Уменьшение масс вегетативных частей побега пшеницы в период между цветением и полной спелостью объясняется ремобилизацией пластических веществ, и в первую очередь углеводов, в процессе налива зерна. Из данных, приведенных в табл. 2, хорошо видно, что содержание неструктурных углеводов в сухом веществе стебля в конце вегетации уменьшается в несколько раз.

Под неструктурными углеводами мы подразумеваем все углеводы клетки включительно с теми, которые легко подвергаются гидролизу. В

ТАБЛИЦА 2. Содержание неструктурных углеводов в частях побега растений озимой пшеницы разных сортов, % сухого вещества

Сорт	Листья	Стебель	Колос*
Цветение			
Фаворитка	14,60	20,75	24,40
Смуглянка	12,24	20,80	21,22
Мироновская 808	12,60	15,56	20,70
Володарка	12,56	22,30	22,50
Полная спелость			
Фаворитка	4,56	3,23	5,88
Смуглянка	5,52	3,25	6,38
Мироновская 808	6,40	5,04	6,36
Володарка	6,56	3,16	5,76
НСР _{0,05}	1,21	1,52	1,32

*При полной спелости содержание неструктурных углеводов определяли в колосковых чешуйках.

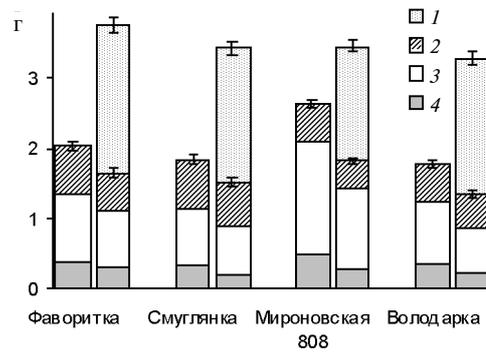


Рис. 8. Масса сухого вещества (г) частей побега растений озимой пшеницы разных сортов в период цветения и при полной спелости:

1 — зерно; 2 — элементы колоса; 3 — стебель; 4 — листья

основном — это моно- и олигосахариды, фруктаны (полимеры фруктозы, которые в вегетативных органах пшеницы являются основной формой временного запасаания углеводов, аналогично крахмалу у других растений), а также частично гемицеллюлозы. Есть свидетельства, что последний класс полисахаридов, входящих в состав клеточных стенок, может подвергаться гидролизу и ремобилизации, особенно в случае возникновения сильного запроса на ассимилянты в донорно-акцепторной системе растений [15].

В период цветения содержание неструктурных углеводов в сухом веществе стебля и колоса главного побега составляло около 20–22 %, а в листьях этот показатель был почти вдвое меньше. Последний факт объясняется тем, что избыточное накопление ассимилятов в листьях, как уже обсуждалось, тормозит фотосинтез. В связи с этим эффективная эвакуация ассимилятов из листьев является одним из условий поддержания ассимиляции CO_2 на высоком уровне. Стебель, наоборот, выполняет функцию временного запасаания ассимилятов, а колос является их главным потребителем.

На фоне этих общих для растений пшеницы тенденций были выявлены некоторые сортовые различия рассматриваемых показателей. Так, наименьшее содержание углеводов в сухом веществе стебля наблюдалось у растений сорта Мироновская 808, а самое большое — у сорта Володарка. В тканях колоса наиболее высокое содержание углеводов было у растений сорта Фаворитка, а самое низкое — у Мироновской 808.

В литературе есть свидетельства, что обеспеченность колоса ассимилятами является важным фактором, определяющим дальнейшее количество жизнеспособных завязей, а следовательно и зерновок, в спелом колосе [18, 38]. Наши данные подтверждают эту закономерность. Так, у растений сорта Фаворитка количество зерен в колосе главного побега при полной спелости было самым большим (52 шт.), а у Мироновской 808 — наименьшим (36 шт.). Содержание неструктурных углеводов в колосковых чешуйках в конце вегетации уменьшалось в 3–4 раза по сравнению с периодом цветения, при этом генотипические различия нивелировались. Для стебля наблюдалось еще более сильное (в 5–6 раз) уменьшение содержания неструктурных углеводов в его сухом веществе. Однако у растений сорта Мироновская 808 этот остаток был самым большим. В листьях количество неструктурных углеводов уменьшилось лишь в 2 раза, поскольку, как уже отмечалось, в период цветения этот показатель был вдвое меньше такового для стебля и колоса.

В целом остаточное содержание неструктурных углеводов в сухом веществе листьев и колосковых чешуек составляло 5–6 %, а стебля — около 3 % (лишь у Мироновской 808 — 5 %). Очевидно, меньшее остаточное содержание углеводов в стебле связано именно с его депонирующей функцией. Подавляющее большинство неструктурных углеводов в этом органе в период цветения накапливается в формах, которые легко гидролизуются, а сама запасающая паренхима стебля является метаболически более инертной, чем фотосинтезирующие клетки листьев или колосковых чешуек.

Депонирующая функция стебля наглядно проявляется при расчете валового количества неструктурных углеводов в целом органе по формуле:

ФОТОСИНТЕЗ И ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ

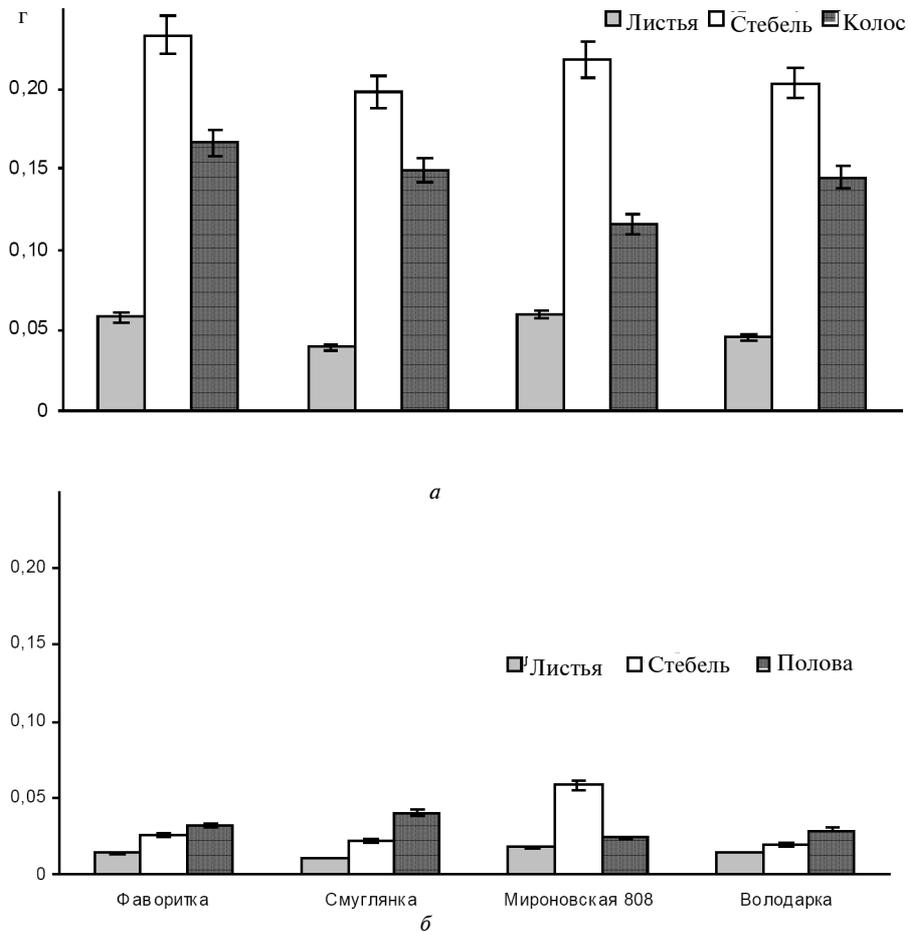


Рис. 9. Валовое количество (г) неструктурных углеводов в частях главного побега растений озимой пшеницы разных сортов в период цветения (а) и полной спелости (б)

$$A = C \cdot m/100,$$

где A — валовое количество неструктурных углеводов в целом органе (г), C — содержание неструктурных углеводов в сухом веществе органа (%), m — масса сухого вещества целого органа (г).

Из рис. 9 видно, что в период цветения самое большое количество углеводов побега сосредоточено именно в стебле. Это обусловлено его большей массой (а следовательно — и объемом для размещения запасных форм ассимилятов) по сравнению с колосом и, особенно, с листьями. Именно большой массой стебля (несмотря на самое низкое среди исследованных сортов содержание углеводов) обусловлено то, что растения сорта Мироновская 808 по количеству неструктурных углеводов во всем стебле практически сравнялись с другими сортами. Однако в колосе количество углеводов у растений этого сорта все же было наименьшим (вследствие его наименьшей массы). При полной спелости самое большое количество углеводов осталось в стебле растений сорта Мироновская 808, тогда как у других сортов этот показатель был наибольшим в колосковых чешуйках.

Исходя из валового количества неструктурных углеводов в органах и целом побеге растений пшеницы в период цветения и при полной спелости были рассчитаны коэффициенты ремобилизации по формулам:

$$K_p = (A_{цв} - A_{пс})/A_{цв};$$

и

$$K_{рз} = (A_{цв} - A_{пс})/m_з,$$

где K_p — коэффициент эффективности ремобилизации, характеризующий полноту использования углеводов, накопленных в побеге в период цветения, $K_{рз}$ — коэффициент, отражающий вклад углеводов, накопленных в побеге в период цветения, в формирование зерновой продуктивности, $A_{цв}$ — валовое количество углеводов в целом побеге в период цветения (г), $A_{пс}$ — валовое количество углеводов в целом побеге (за исключением зерна) при полной спелости (г), $m_з$ — масса зерна с целого колоса (г).

Согласно полученным результатам, эффективность ремобилизации углеводов у высокоинтенсивных сортов составляла 0,81—0,84, тогда как у Мироновской 808 этот показатель был меньше (0,75). В первую очередь это обусловлено большим остатком ассимилятов в стебле растений этого сорта после созревания зерна (см. рис. 9). Вклад углеводов, содержащихся в побеге в период цветения, в формирование массы зерна составлял 16—18 %. Существенных генотипических различий по этому показателю не выявлено. Хотя у растений сорта Мироновская 808 эффективность ремобилизации была ниже, ее зерновая продуктивность также была наименьшей среди исследованных сортов.

Если при расчете $K_{рз}$ вместо количества углеводов в целом побеге взять их количество в стебле в период цветения и при полной спелости, можно оценить вклад временно депонированных в стебле углеводов в зерновую продуктивность. По нашим данным, он составлял около 10 %. Следовательно, 80—90 % массы зерна образовалось благодаря текущему фотосинтезу на протяжении его налива.

Полученные в наших опытах результаты отвечают нижней границе для этого показателя по литературным данным [13], наблюдающейся при оптимальных условиях выращивания. С отклонением их от оптимума в период налива зерна (в первую очередь водного и температурного режимов) вклад предварительно депонированных в стебле ассимилятов в зерновую продуктивность повышается до 30 % и больше. Это обусловлено торможением фотосинтетической активности листьев и ускорением их отмирания, а следовательно — уменьшением количества новообразовавшихся ассимилятов, что, конечно, сопровождается общим снижением массы зерна с колоса, в первую очередь вследствие уменьшения выполненности зерновок (массы 1000 зерен). В оптимальных же условиях выращивания, при которых проводился наш эксперимент, депонирующая функция стебля может выполнять другую важную роль, а именно — разгрузку листьев от избытка ассимилятов.

Количественно оценить потенциальную депонирующую способность стебля лишь по содержанию углеводов в его сухом веществе, или даже по их валовому количеству во всем стебле, на наш взгляд, нельзя. В первом случае не учитывается такая важная составляющая, как масса целого органа, которая определяет его общую емкость. Во втором — нет уверенности, что емкость стебля достигла своего насыщения. Ведь в

стебле кроме углеводов содержатся и другие вещества, которые образовались из ассимилятов, поступивших из листьев, и способные в дальнейшем к гидролизу и ремобилизации в зерновки. В первую очередь это азотсодержащие соединения, играющие важную роль в формировании белковости зерна.

Поэтому в качестве показателя потенциальной емкости стебля мы приняли разницу масс сухого вещества стебля в период цветения и при полной спелости. Этот параметр, как правило, на 25–30 % больше, чем валовое количество неструктурных углеводов, содержащихся в целом стебле. Такое превышение обусловлено ремобилизацией из стебля в зерно веществ неуглеводной природы. По нашим данным [2], содержание общего азота в сухом веществе стебля пшеницы колеблется в пределах 1–2 %, что с учетом углеродной части органических соединений, в состав которых входит подавляющее большинство этого элемента, целиком вписывается в указанное различие между уменьшением массы стебля в период налива зерна и количеством неструктурных углеводов.

Оказалось, что между потенциальной емкостью стебля для ассимилятов и интенсивностью фотосинтеза флаговых листьев в фазу цветения существует прямая зависимость (рис. 10, а). Она иллюстрирует важный аспект депонирующей функции стебля, а именно — его роль как альтернативного акцептора. Это способствует разгрузке листьев от ассимилятов, когда зерновки еще не появились, предотвращая таким образом ингибирование активности уже полностью сформированного фотосинтетического аппарата растения. К тому же не теряется продуктивное время в период цветения, когда ростовые процессы в вегетативных органах побега уже завершились, и возникает определенный избыток ассимилятов, которые и депонируются в стебле. После цветения с появлением главного акцептора — зерновок и началом их налива активно функционирующий фотосинтетический аппарат переключается на их непосредственное снабжение, а стебель из акцептора ассимилятов также превращается в донор и вносит свой вклад в формирование зерновой продуктивности, что иллюстрируется также полученной в наших опытах прямой зависимостью между потенциальной емкостью стебля и зерновой продуктивностью главного побега (см. рис. 10, б).

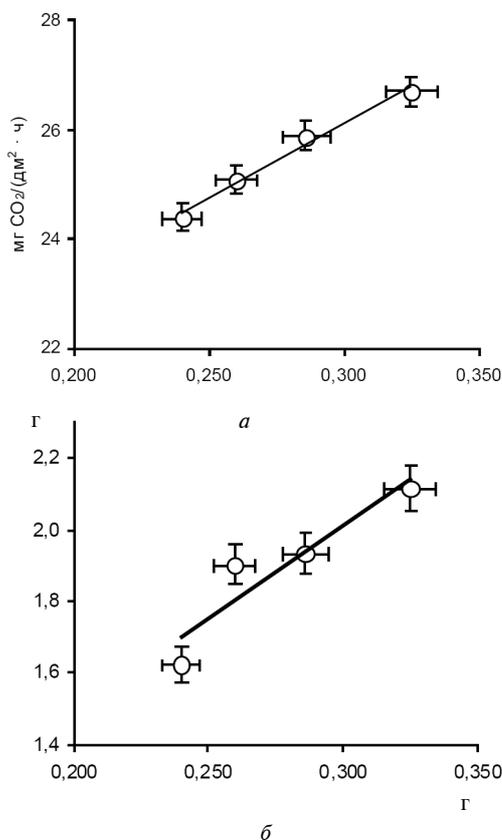


Рис. 10. Связь между потенциальной емкостью стебля для ассимилятов и интенсивностью фотосинтеза флагового листа в период цветения (а) и между потенциальной емкостью и зерновой продуктивностью главного побега (б)

Таким образом, у растений пшеницы депонирующая функция стебля играет двойную роль — временного запасаания ассимилятов для их дальнейшего использования при наливе зерна, а также альтернативного акцептора, чья аттрагирующая способность стимулирует активность фотосинтетического аппарата еще до появления зерновок. Аттрагирующую способность стебля можно оценить по его потенциальной емкости, увеличение которой способствует повышению зерновой продуктивности. Выявлено, что у новых высокопродуктивных сортов пшеницы эффективность ремобилизации неструктурных углеводов из стебля в зерно выше, чем у старого менее продуктивного высокорослого сорта.

1. Гуляев Б.И. Фотосинтез и продуктивность растений: проблемы, достижения, перспективы исследований // Физиология и биохимия культ. растений. — 1996. — **28**, № 1—2. — С. 15—35.
2. Кірізій Д.А., Починок В.М. Вміст азоту та функціональна активність листків і стебел озимої пшениці різних генотипів // Физиология и биохимия культ. растений. — 2008. — **40**, № 5. — С. 403—410.
3. Кірізій Д.А., Шадчина Т.М., Стасик О.О. та ін. Особливості фотосинтезу і продукційного процесу у високоінтенсивних генотипів озимої пшениці. — К.: Основа, 2011. — 416 с.
4. Моргун В.В., Кірізій Д.А. Перспективи та сучасні стратегії поліпшення фізіологічних ознак пшениці для підвищення продуктивності // Физиология и биохимия культ. растений. — 2012. — **44**, № 6. — С. 463—483.
5. Моргун В.В., Прядкина Г.А. Эффективность фотосинтеза и перспективы повышения продуктивности озимой пшеницы // Физиология растений и генетика. — 2014. — **46**, № 4. — С. 279—301.
6. Моргун В.В., Швартау В.В., Киризий Д.А. Физиологические основы формирования высокой продуктивности зерновых злаков // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — **42**, № 5. — С. 371—392.
7. Стасик О.О. Фотодыхание: метаболизм и физиологическая роль // Фотосинтез: открытые вопросы и что мы знаем сегодня / Под ред. С.И. Аллахвердиева, А.Б. Рубина, В.А. Шувалова. — М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2013. — С. 795—825.
8. Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения / Под ред. А.Т. Мокроносова, А.Г. Ковалева. — М.: Агропромиздат, 1989. — 460 с.
9. Acreche M.M., Briceno-Felix G., Sanchez J.A.M., Slafer G.A. Physiological bases genetic gains in Mediterranean bread wheat yield in Spain // Eur. J. Agr. — 2008. — **28**, N 3. — P. 162—170.
10. Acreche M.M., Slafer G.A. Grain weight, radiation interception and use efficiency as affected by sink-strength in Mediterranean wheats released from 1940 to 2005 // Field Crops Res. — 2009. — **110**, N 2. — P. 98—105.
11. Alvaro F., Royo C., del Moral L.F., Villegas D. Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in a historical series of durum wheat // Crop Sci. — 2008. — **48**, N 4. — P. 1523—1531.
12. Ashraf M., Bashir A. Relationship of photosynthetic capacity at the vegetative stage and during grain development with grain yield of two hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars differing in yield // Eur. J. Agr. — 2003. — **19**, N 2. — P. 277—287.
13. Asseng S., van Herwaarden A.F. Analysis of the benefits to wheat yield from assimilates stored prior to grain filling in a range of environments // Plant Soil. — 2003. — **256**, N 1. — P. 217—229.
14. Beed F.D., Paveley N.D., Sylvester-Bradley R. Predictability of wheat growth and yield in light-limited conditions // J. Agr. Sci. — 2007. — **145**. — P. 63—79.
15. Buckeridge M.S., Hutcheon I.S., Grant Reid J.S. The role of exo-(1—4)- β -galactanase in the mobilization of polysaccharides from the cotyledon cell walls of *Lupinus angustifolius* following germination // Ann. Bot. — 2005. — **96**, N 3. — P. 435—444.
16. Calderini D., Quintero A., Hasan A. et al. Improving grain filling and potential grain size // Proceedings of the 3rd International Workshop of the Wheat Yield Consortium. CENEB, CIMMYT, Cd. Obregon, Sonora, Mexico, 5—7 March 2013. — P. 39—44.
17. Demotes-Mainard S., Jeuffroy M.N. Effects of nitrogen and radiation on dry matter and nitrogen accumulation in the spike of winter wheat // Field Crops Res. — 2004. — **87**, N 2—3. — P. 221—233.

18. *Fischer R.A.* The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson // *Field Crops Res.* — 2008. — **105**, N 1–2. — P. 15–21.
19. *Foulkes M.J., Rivera C., Trujillo E. et al.* Optimizing harvest index through increasing partitioning to spike growth and maximizing grain number // *Proceedings of the 3rd International Workshop of the Wheat Yield Consortium. CENEB, CIMMYT, Cd. Obregon, Sonora, Mexico, 5–7 March 2013.* — P. 26–31.
20. *Furbank B., Lopez-Castaneda C., Condon T. et al.* Phenotypic selection for photosynthetic capacity and efficiency // *Proceedings of the 3rd International Workshop of the Wheat Yield Consortium. CENEB, CIMMYT, Cd. Obregon, Sonora, Mexico, 5–7 March 2013.* — P. 4–8.
21. *Furbank B., Parry M., Reynolds M.* Increasing photosynthetic capacity and efficiency of wheat // *Proceedings of the 3rd International Workshop of the Wheat Yield Consortium. CENEB, CIMMYT, Cd. Obregon, Sonora, Mexico, 5–7 March 2013.* — P. 1–3.
22. *Giunta F., Motzo R., Pruneddu G.* Has long-term selection for yield in durum wheat also induced changes in leaf and canopy traits? // *Field Crops Res.* — 2008. — **106**, N 1. — P. 68–76.
23. *Gong Y.H., Zhang J., Gao J.F. et al.* Slow export of photoassimilate from stay-green leaves during late grain-filling stage in hybrid winter wheat (*Triticum aestivum* L.) // *J. Agr. Crop Sci.* — 2005. — **191**, N 4. — P. 292–299.
24. *Hafsi M., Pfeiffer W.H., Monneveux P.* Flag leaf senescence, carbon content and carbon isotope discrimination in durum wheat grown under semi-arid conditions // *Cereal Res. Communic.* — 2003. — **31**, N 1–2. — P. 161–168.
25. *Hoyaux J., Moureaux C., Tourneur D. et al.* Extrapolating gross primary productivity from leaf to canopy scale in a winter wheat crop // *Agr. Forest Meteorol.* — 2008. — **148**, N 4. — P. 668–679.
26. *Jiang G.M., Sun J.Z., Liu H.Q. et al.* Changes in the rate of photosynthesis accompanying the yield increase in wheat cultivars released in the past 50 years // *J. Plant Res.* — 2003. — **116**, N 5. — P. 347–354.
27. *Khaliq I., Irshad A., Ahsan M.* Awns and flag leaf contribution towards grain yield in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Cereal Res. Communic.* — 2008. — **36**, N 1. — P. 65–76.
28. *Koc M., Barutcular C., Genc I.* Photosynthesis and productivity of old and modern durum wheats in a Mediterranean environment // *Crop. Sci.* — 2003. — **43**, N 6. — P. 2089–2098.
29. *Liu H.Q., Jiang G.M., Zhang Q.D. et al.* Changes of gas exchanges in leaves of different cultivars of winter wheat released in different years // *Acta Bot. Sin.* — 2002. — **44**, N 8. — P. 913–919.
30. *Luo P.G., Zhang H.Y., Shu K. et al.* The physiological genetic effects of 1BL/1RS translocated chromosome in «stay green» wheat cultivar CN17 // *Can. J. Plant Sci.* — 2009. — **89**, N 1. — P. 1–10.
31. *Miri H.R.* Grain yield and morpho-physiological changes from 60 years of genetic improvement of wheat in Iran // *Exp. Agr.* — 2009. — **45**, N 2. — P. 149–163.
32. *Molero G., Sanchez-Bragado R., Araus J.L., Reynolds M.* Phenotypic selection for spike photosynthesis // *Proceedings of the 3rd International Workshop of the Wheat Yield Consortium. CENEB, CIMMYT, Cd. Obregon, Sonora, Mexico, 5–7 March 2013.* — P. 9–11.
33. *Pan J., Zhu Y., Cao W.X.* Modeling plant carbon flow and grain starch accumulation in wheat // *Field Crops Res.* — 2007. — **101**, N 3. — P. 276–284.
34. *Parry M.A., Reynolds M., Salvecci M.E. et al.* Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency // *J. Exp. Bot.* — 2011. — **62**, N 2. — P. 453–467.
35. *Rebetzke G.J., Condon A.G., Richards R.A., Farquhar G.D.* Gene action for leaf conductance in three wheat crosses // *Aust. J. Agr. Res.* — 2003. — **54**, N 4. — P. 381–387.
36. *Reynolds M., Berry P., Calderini D. et al.* Optimizing partitioning to grain while maintaining physiological and structural integrity // *Proceedings of the 3rd International Workshop of the Wheat Yield Consortium. CENEB, CIMMYT, Cd. Obregon, Sonora, Mexico, 5–7 March 2013.* — P. 24–25.
37. *Reynolds M., Pellegrineschi A., Skovmand B.* Sink-limitation to yield and biomass: a summary of some investigations in spring wheat // *Ann. Appl. Biol.* — 2005. — **146**, N 1. — P. 39–49.
38. *Richards R.A.* Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops // *J. Exp. Bot.* — 2000. — **51**, Spec. Iss. — P. 447–458.

39. *Robinson S., Warburton K., Seymour M. et al.* Localization of water-soluble carbohydrates in wheat stems using imaging matrix-assisted laser desorption ionization mass spectrometry // *New Phytol.* — 2007. — **173**, N 2. — P. 438–444.
40. *Ruuska S.A., Lewis D.C., Kennedy G.* Large scale transcriptome analysis of the effects of nitrogen nutrition on accumulation of stem carbohydrate reserves in reproductive stage wheat // *Plant Mol. Biol.* — 2008. — **66**, N 1–2. — P. 15–32.
41. *Serrago R.A., Miralles D.J., Slafer G.A.* Floret fertility in wheat as affected by photoperiod during stem elongation and removal of spikelets at booting // *Eur. J. Agr.* — 2008. — **28**, N 3. — P. 301–308.
42. *Sharma-Natu P., Ghildiyal M.C.* Potential targets for improving photosynthesis and crop yield // *Cur. Sci.* — 2005. — **88**, N 12. — P. 1918–1928.
43. *Sinclair T.R., Jamieson P.D.* Yield and grain number of wheat: A correlation or causal relationship? Authors' response to «The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson» by R.A. Fischer // *Field Crops Res.* — 2008. — **105**, N 1–2. — P. 22–26.
44. *Spano G., Di Fonzo N., Perrotta C.* Physiological characterization of 'stay green' mutants in durum wheat // *J. Exp. Bot.* — 2003. — **54**, N 386. — P. 1415–1420.
45. *Tahir I.S.A., Nakata N.* Remobilization of nitrogen and carbohydrates from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling // *J. Agr. Crop Sci.* — 2005. — **191**, N 2. — P. 106–115.
46. *Uddling J., Gelang-Alfredsson J., Karlsson P.E. et al.* Source-sink balance of wheat determines responsiveness of grain production to increased [CO₂] and water supply // *Agr. Ecosyst. Environ.* — 2008. — **127**, N 3–4. — P. 215–222.
47. *Wang Z.M., Wei A.L., Zheng D.M.* Photosynthetic characteristics of non-leaf organs of winter wheat cultivars differing in ear type and their relationship with grain mass per ear // *Photosynthetica.* — 2001. — **39**, N 2. — P. 239–244.
48. *Xue G.P., McIntyre C.L., Jenkins C.L.D. et al.* Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat // *Plant Physiol.* — 2008. — **146**, N 2. — P. 441–454.
49. *Xue Q.W., Soundararajan M., Weiss A. et al.* Genotypic variation of gas exchange parameters and carbon isotope discrimination in winter wheat // *J. Plant Physiol.* — 2002. — **159**, N 8. — P. 891–898.
50. *Zhu C.W., Zhu J.G., Liu G. et al.* Elevated CO₂ concentration enhances the role of the ear to the flag leaf in determining grain yield of wheat // *Photosynthetica.* — 2008. — **46**, N 2. — P. 318–320.

Получено 10.09.2015

ФОТОСИНТЕЗ І ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНІ ВІДНОСИНИ МІЖ ОРГАНАМИ ЯК СКЛАДОВІ ПРОДУКЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ ПШЕНИЦІ

Д.А. Кірізій

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

Узагальнено літературні дані й результати оригінального циклу робіт з вивчення динаміки асиміляційної активності листків і колоса пшениці в репродуктивний період розвитку, а також накопичення й перерозподілу асимілятів між органами пагона в контексті формування зернової продуктивності. Показано, що в рослин пшениці депонувальна функція стебла відіграє подвійну роль — тимчасового запасання асимілятів для їхнього подальшого використання при наливанні зерна, а також альтернативного акцептора, що підтримує активність фотосинтетичного апарату ще до появи зернівок. Вирішальною для формування зернової продуктивності рослин пшениці є висока атрагувальна здатність колоса, що, у свою чергу, стимулює активність фотосинтетичного апарату листків і сприяє формуванню високого індексу врожайності.

PHOTOSYNTHESIS AND SOURCE-SINK RELATIONS AS A COMPONENT OF THE WHEAT PRODUCTION PROCESS

D.A. Kiriziy

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska St., Kiev, 03022, Ukraine
e-mail: kiriziy@ukrpost.net

The article summarizes the literature data and the results of the original investigations on the dynamics of assimilation activity of leaves and ear of wheat in the reproductive stage of development as well as the accumulation and remobilization of assimilates in the shoot over a period of the formation of grain productivity. It is shown that in wheat plants stem storage function plays a dual role — temporary storing of assimilates for their further use in the grain filling, as well as alternative sink which maintains photosynthetic activity even before the grain appearance. Decisive for the formation of grain productivity of wheat plants is high attractive ability of the spike for assimilates, which in turn stimulates the activity of leaf photosynthetic apparatus and promotes the formation of high harvest index.

Key words: *Triticum aestivum* L., wheat, photosynthesis, assimilates, source-sink relationships.