УДК 581.132 : 581.5 : 634.11

ЭКОЛОГИЯ ФОТОСИНТЕЗА И ТРАНСПОРТ АССИМИЛЯТОВ У ЯБЛОНИ

Бунцевич Леонид Леонтьевич
канд. биол. наук

Костюк Марина Александровна

Беседина Екатерина Николаевна

Макаркина Марина Викторовна

Государственное научное учреждение Северо-Кавказский зональный научно-исследовательский институт садоводства и виноградарства Россельхозакадемии, Краснодар, Россия

Приведён аналитический обзор мирового, отечественного, а также собственного опыта в изучении экологии фотосинтеза и транспорта ассимилятов у яблони/

Ключевые слова: ФОТОСИНТЕЗ, ТРАНСПОРТ АССИМИЛЯТОВ, ФИТОГОРМОНЫ, ГЕНЕРАТИВНЫЕ ПОБЕГИ, БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

UDC 581.132 : 581.5 : 634.11

ECOLOGY OF PHOTOSYNTHESIS AND TRANSLOCATION OF ASSIMILATES IN THE APPLE TREE

Buntsevich Leonid
Cand. Biol. Sci.

Kostyuk Marina

Besedina Ekaterina

Makarkina Marina

State Scientific Organization North Caucasian Regional Research Institute of Horticulture and Viticulture of the Russian Academy of Agricultural Sciences, Krasnodar, Russia

An analytical review of international, national and own experience in study of ecology of photosynthesis and translocation of assimilates in the apple tree is presented.

Keywords: PHOTOSYNTHESIS, TRANSLOCATION OF ASSIMILATES, PHYTOHORMONES, GENERATIVE SHOOTS, BIOLOGICAL PRODUCTIVITY

Введение. Базовым процессом, определяющим способность к жизнедеятельности цветковых растений, к которым относится яблоня, является фотосинтез. Современная наука понимает под фотосинтезом совокупность процессов поглощения, превращения и использования энергии квантов света в различных эндэргонических реакциях, в том числе превращения углекислого газа в органические вещества (Альбертис, Брей и др., 1994; Рубин, 2004; Blankenship, 2008). Одним из приоритетных направлений развития агроценозов яблони и других плодовых культур является управление фотосинтезом за счёт повышения его производительных возможностей в искусственных экосистемах.

Цель работы – изучить влияние факторов внешней среды и особенностей организации генеративного побегообразования на интенсивность фотосинтеза у деревьев яблони.

Метод исследований **–** ретроспективный анализ литературных источников и собственных данных.

Обсуждение результатов. Известно, что фотосинтез растений осуществляется в хлоропластах: обособленных двухмембранных органеллах клетки. У яблони хлоропласты локализуются в основном в палисадной паренхиме листьев (рис.), что определяет экологические особенности продукционных процессов этой культуры.

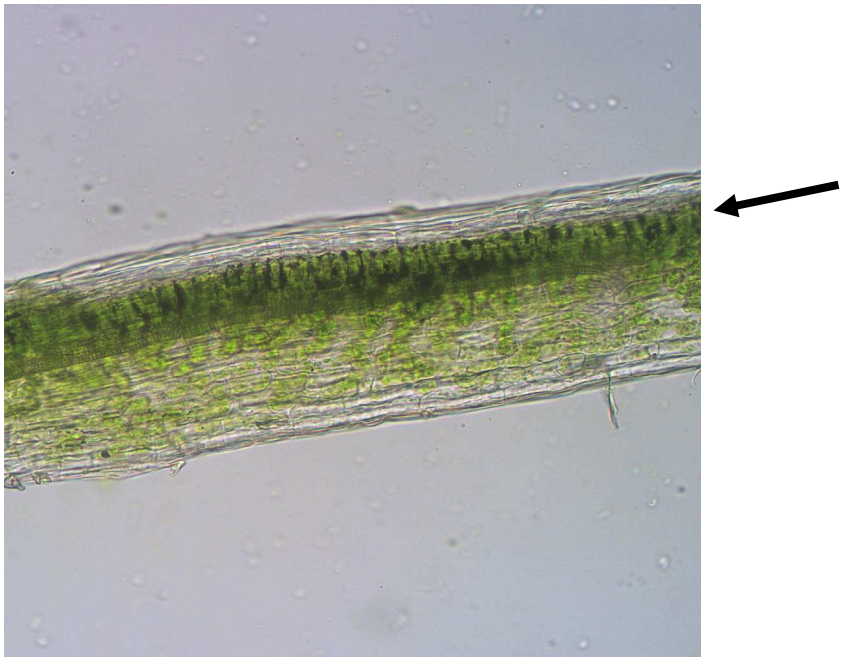

Рис. Поперечный срез листа яблони
(стрелкой указана палисадная паренхима)

Авторы А.Т. Мокроносов (1983), В.А. Колесников (1960), Р.П. Кудрявец (1978), В.В. Хроменко (1984) показывают, что интенсивность фотосинтеза яблони во многом определяется сочетанием и напряжённостью факторов окружающей среды: света, температуры, концентрации углеки-

слоты, влаги, минерального питания, а также местом нахождения листа в кроне, его величиной, возрастом и структурой. По А.С. Овсянникову (1986) влияние условий года на интенсивность фотосинтеза (величину ЧПФ) составляет 52-62 %, а сорта – 11-19 %.

Полнота использования фотосинтетически активной радиации (ФАР) зависит от конструкции плодового агроценоза, определяющей систему улавливания и направленность использования продуктов фотосинтеза [1].

По данным Ю.А. Мержаниан (1986), световой режим крон в односортных насаждениях с одинаковыми формировками деревьев определяет сила роста подвоев. Существенное значение имеет генетическая природа подвоя: по Г.В. Трусевичу (1986) и Ю.А. Мержаниан (1986), сорт яблони Вагнер на подвое СК-1 показал более высокий видимый фотосинтез, чем на других подвоях. По В.И. Сенину (1979), в насаждениях яблони на карликовом подвое М9 уровень освещения во всех зонах кроны в 1,7-2 раза выше, чем у деревьев тех же сортов, привитых на сильнорослые подвои.

Известно, что фотосинтетической активностью у яблони обладают не только листья, но и молодая кора и эпидермис плодов (R. Antoshewski, 1971). По данным И.Л. Савицкого (1976), способная к фотосинтезу поверхность коры ветвей и побегов составляет 23 %, плодов – 8 % от общей фотосинтетически активной поверхности.

Возможности продуктивности сельскохозяйственных растений за счёт увеличения размеров ассимиляционного аппарата уже исчерпаны. В то же время селекцией практически не затронуты такие важные компоненты продукционного процесса, как фотосинтез, дыхание, донорно-акцепторные взаимодействия и транспорт ассимилятов [2].

Интенсивность и способность к фотосинтезу у яблони разная в течение вегетационного периода. Первые весенние листья, как показывают работы C.E. Sams (1982), J.E. Flore (1982), Т.Н. Дорошенко (1999), используют для начального роста ассимиляты примыкающей древесины, скелетных

ветвей, ствола и корней. Перемещение пасоки в это время происходит по трахеальным сосудам, а не по флоэмным элементам (L.T. Evans, 1969).

Интенсивность фотосинтеза у быстро растущих листьев незначительна (Шишкану, 1979). Для растущих листьев характерно высокое содержание ауксинов, которое резко снижается после остановки их роста (S.L. Thrower, 1967).

Известно, что физиологически активные вещества, участвующие в регуляции жизнедеятельности листьев, синтезируются в корнях (Chibnall, 1939; Сабинин, 1949; Кулаев, 1962).

Цитокинины, поступающие из корней, поддерживают фотосинтетическую активность листьев (Романко и др., 1968), задерживают в листьях распад хлорофилла, белка и РНК, подавляя рост активности ферментов, участвующих в разрушении этих соединений (Кулаева, 1967, 1973; B.I.S. Srivastava, 1968; J. Tavares, 1970), и способствуют сохранению основных клеточных структур. Созданию градиента концентрации, что влечёт за собой усиленное поглощение ассимилятов, также способствуют цитокинины (L.S. Jankiewicz, 1972).

По А.Л. Курсанову (1976), принципиальная схема транспорта и распределения ассимилятов в целом растении состоит в том, что зоны, находящиеся в состоянии роста, ориентируют на себя поток ассимилятов.

В тех случаях, когда поступающие продукты не успевают полностью использоваться на рост, их избыток откладывается в той или иной форме в качестве запасного вещества.

Альтернатива между ростом и накоплением в запас в аттрагирующих зонах поддаётся смещению под влиянием внешних условий, например фотопериода, температуры, водного режима, элементов минерального питания или физиологически активных веществ. Изучение таких смещений приближает исследователей к возможности регуляции использования ассимилятов для роста или для отложения в запас [3].

Как показали M. Suzuki и D. Mortimerc (1973), с самого начала формирования молодой листочек становится активным центром притяжения ассимилятов из запасающих тканей или взрослых листьев. По А.Т. Мокроносову (1983), ювенильный лист (15-30% от максимальной площади) не является донором ассимилятов, а сам их импортирует. Экспортировать он начинает при размере в 60% от конечного. При этом на поддержание собственной жизнедеятельности сохраняется от 10 до 40% ассимилятов [3].

По данным O. Jones (1974), задержка оттока ассимилятов вызвана тем, что богатые цитоплазмой растущие клетки мезофилла молодых листьев целиком расходуют ассимилляты на собственные потребности. Другая причина задержки оттока ассимиллятов из молодых листьев кроется в иной компартаментации в них продуктов фотосинтеза, исключающих возможность перемещения ассимилятов в русло далёкого транспорта (S. Amir, Z. Reinhold, 1971; J. Moorby, 1975). Считается, что молодые листья до определённого возраста не воспринимают запросов на ассимиляты, посылаемых потребляющими тканями (R. Turgeon, J.A. Webb, 1976).

В.В. Хроменко (1984) показал, что низкий уровень истинного фотосинтеза на фоне сравнительно высокой интенсивности дыхания у молодых листочков наблюдался на протяжении примерно двух недель после распускания почек. Через тринадцать дней фотосинтез уже преобладает над дыханием (за десять дней до начала цветения), когда два нижних листа сформированы полностью, а остальные на 30-40 %.

По R. Turgeon и J. Webb (1976), это происходит во время, когда общий размер листа достигает примерно 45% от окончательного. Х.И. Мяэталу (1964) зафиксировал переход к положительному углекислотному балансу в газообмене листьев яблони только после окончания цветения.

Нетто-фотосинтез листьев яблони достигает максимальных значений между 30 и 45 днями полного развития листьев, а затем снижается (C.E. Sams, J.E Flore, 1982).

Часть фотосинтезированных ассимилятов потребляется на месте, основное же их количество перераспределяется в тканях растений. Известно, что основным подвижным компонентом, транспортируемым во флоэме, является сахароза. Синтез сахарозы происходит главным образом в зоне поступления ассимилятов во флоэмные окончания листовой пластинки [3].

Транспорт ассимилятов в растении носит направленный характер, который определяют три системы: 1 – выталкивающая или нагнетающая, сосредоточенная в листе; 2 – проводящая и частично рецептирующая, связанная с деятельностью флоэмы; 3 – аттрагирующая, свойственная меристематическим и запасающим тканям [3]. Это значит, что в ориентации транспорта, наряду с аттрагирующей тканью играет активную роль и отдающий лист (источник), соответствующий противоположному концу поляризованного участка. Отток ассимилятов из листьев может происходить по их собственной инициативе, без побуждения со стороны растущих меристем. Запрос же со стороны потребляющего органа лишь усиливает и ориентирует этот процесс [3].

Образование и рост генеративных органов нуждается в определённом количестве продуктов ассимиляции, причём даже в большем количестве, чем морфогенез вегетативных органов [4]. Как установила М.К. Скрипникова (1986), первые листья влияют на образование и начальные темпы роста завязи, последующие, т.е. листья побегов замещения, обеспечивают дальнейший рост и развитие плодов.

В опытах P. Hansen (1967, 1970) после обработки листьев плодоносящих кольчаток яблони радиоактивной двуокисью углерода большинство меченых ассимилятов разместилось в плодах тех же самых кольчаток. Радиоактивные фотоассимиляты из листьев неплодоносящих кольчаток переместились в плоды соседних кольчаток, размещённых недалеко. Радиоактивные углеводороды, синтезированные в листьях мощно растущих терминальных побегов, остались, в основном, в обработанных побегах.

Как показал П. Манолов и др. (1977), при распределении ассимилятов между отдельными органами и приростами существует закономерность, обусловленная филлотаксисом.

Наилучшую связь с первым очередным узлом имеют 6-й и 4-й узлы, промежуточную – 3-й и 7-й, и неудобную – 2-й и 5-й. Передвижение ассимилятов от фотосинтезирующего органа (лист, вегетативный побег) происходит по спиралевидной полосе флоэмы в базипетальном и акропетальном направлениях [5].

Функции акцептора или донора ассимилятов, наряду с функцией проведения, в системе целого растения поочерёдно выполняет флоэма, что способствует равномерному отводу продуктов фотосинтеза из листа [3]. Параллельные полосы флоэмы строго разграничены между собой [5]. Ассимиляты преимущественно поступают из листа в ближайший от него потребляющий орган. Взрослые листья даже одной ортостихи не делятся продуктами фотосинтеза друг с другом [3].

Вполне развившийся лист достигает наивысшей продуктивности фотосинтеза, которая незначительно снижается с его старением. Полностью сформировавшийся лист, как правило, не нуждается в притоке ассимилятов. Средняя продуктивность листьев яблони в 4-10 раз превышает их собственную массу.

По данным В.В. Хроменко (1984), максимальная фотосинтетическая активность листьев примерно совпадает с окончанием их роста. Но по результатам Г.В. Шишкану (1979) с соавторами, у плодовых растений интенсивность фотосинтеза возрастает с момента полного развития листьев, достигает максимума в период появления и роста плодов, но к концу вегетации снижается. Различия в выводах вышеприведенных авторов могут объясняться разным морфофизиологическим статусом исследованных листьев. В то же время K. Cervenka (1967) выявила два максимума интенсивности фотосинтеза – в июне и августе.

Как установил Г.В. Шишкану (1979), в листьях плодушек с урожаем содержится меньше хлорофилла по сравнению с плодушками без урожая. При этом у листьев, расположенных рядом с плодами, интенсивность фотосинтеза выше, чем у листьев, произрастающих на некотором расстоянии от них. Листья плодоносящих кольчаток яблони ассимилируют двуокись углерода на 50% активнее, чем неплодоносящие кольчатки.

Если расход ассимилятов становится сильнее, и градиент между источником и расходованием крутой, источник стимулируется и становится более продуктивным (D.J. Avery, 1975).

По наблюдениям Э.З. Гареева (1970), растение, несущее много плодов, имеет меньшую площадь листьев, чем неплодоносящее растение. А.Н. Фисенко (2004) установил, что в годы с высоким урожаем площадь листовой поверхности существенно уменьшается, производительность на 1 $м^2$ листьев достигает 3,7-4,4 кг плодов.

По данным P. Hansen и S. Stoyanov (1972), для образования 100 г сырого веса плодов яблони требуется 200 $см^2$ площади листьев или 20-30 листьев на один плод. Если побег имеет 300 $см^2$ площади листьев на каждый плод, то в него переходят 55-70% вновь образованных (меченных по ^{14}C) ассимилятов. При наличии 500 $см^2$ площади листьев на плод количество используемых на его формирование ассимилятов падает до 35-45%, часть синтезируемых веществ расходуется на вегетативный рост, включая рост корневой системы и закладку цветковых почек.

По Н.Г. Красовой (1996), у урожайных, регулярно плодоносящих сортов на одно плодовое образование приходится 179-276 $см^2$ листовой поверхности. Освободившиеся от плодов кольчатки способны транспортировать ассимиляты к нецветущим кольчаткам, переходящим к генеративному развитию, а также к соседним плодоносящим (Гареев, 1970).

В.В. Хроменко (1984) выяснил, что листья плодовых образований быстрее стареют и снижают фотосинтетическую активность, чем листья

ростовых побегов. В то же время, чем интенсивнее и продолжительнее протекают ростовые процессы, тем больше количество молодых, интенсивно растущих листьев, и тем меньшее участие они принимают в процессе фотосинтеза (Шишкану, 1979). В сентябре фотосинтетическая активность листьев вегетативных побегов, в сравнении с генеративными, в несколько раз больше (М. Кацфус, 1983).

На накоплении ассимилятов отражается периодичность роста побегов и корней. Если обработать листья яблони радиоактиной двуокисью углерода ранним летом в фазу быстрого роста побегов, то большая доля радиоактивности остаётся в надземной части растения. В октябре, когда побеги прекращают рост, больше радиоактивности обнаруживается в корнях, чем в побегах (P. Hansen, 1967).

Корни яблони, являющиеся главными запасающими органами, достигают максимума аттрагирующей силы для ассимилятов в начале сентября, в то время как аттрагирующая сила побегов в течение вегетационного периода снижается (М. Кацфус, 1983). Корни деревьев, сильно нагруженных урожаем, аккумулируют крахмал в меньшем объеме, чем корни деревьев с малым урожаем [6].

Изучение литературы по фотосинтезу, транспорту и накоплению ассимилятов показывает, что эти процессы у плодовых растений исследованы самым детальным образом с привлечением современных высокотехнологичных и точных методов (радиоактивные метки и т.п.).

Очень важным вопросом является оценка наработки и потребления ассимилятов листьями, обеспечения плодов продуктами фотосинтеза в динамике. Раскрыты важнейшие особенности донор-акцепторных взаимоотношений лист – побег – плод.

Однако авторами в основном не учитываются или придаётся ненадлежащее значение таким важным особенностям листового аппарата, как расположение изучаемых листьев в кольчатке под соцветием или же на

побеге замещения, не устанавливается принадлежность к тому или иному морфофизиологическому типу побегов, на котором изучается листовой аппарат. Недостаточно ясна взаимосвязь морфофизиологии побега и величины его листового аппарата (площади ассимилирующей поверхности) в сохранении завязи и плодов.

Не оценена значимость факторов, определяющих размер листового аппарата под соцветием и побегов замещения. Роль сорта и подвоя (генетическая детерминация) в синтезе и распределении ассимилятов также, на наш взгляд, нуждается в дополнительном изучении.

Для ответа на эти вопросы изучены особенности формирования урожайности растений яблони в зависимости от величины листового аппарата различных типов генеративных побегов, сорта, подвоя, проведены исследования фотосинтетического потенциала как важнейшей характеристики биологической продуктивности яблони методом ЭПР-спектроскопии, изучена результативность фотосинтеза яблони методом измерения приростов штамбов [7-9].

Установлено, что на количество завязавшихся плодов (начало X-го этапа органогенеза) достоверно влияет и является определяющим фактором площадь листьев под соцветием.

С увеличением листового аппарата под соцветием в условиях, исключающих аддитивность, количество завязавшихся плодов увеличивается: побеги с листовой поверхностью величиной в среднем 21 см^2 остаются без завязи, побеги со средней площадью листьев 28 см^2 завязывают 1-2 плодика, побеги с 34 см^2 листьев завязывают 3 и более плодика.

Учитывая чрезвычайно сложный метаболизм ростовых веществ (фитогормонов) в системе «плоды» ↔ «листья», исследователи предположили возможность того, что развивающиеся плоды в форме «обратной связи» стимулируют приросты листового аппарата растений, снабжающего их продуктами ассимиляции.

Установили, что на результаты завязывания плодов достоверно влияет сорт. При этом влияние сорта прослеживается только во взаимодействии с размером листьев под соцветием, то есть сорт определяет не результаты завязывания, а размер листового аппарата под соцветием, что и обеспечивает различный результат завязывания плодов. Влияния подвоя на этот процесс не установлено.

В дальнейшем развитии генеративного побега (завершение X этапа органогенеза) на количество сохранённой завязи достоверно влияет величина листового аппарата побегов замещения.

При средней площади листьев побегов замещения 30 см^2 сохраняется 0 плодов, 35 см^2 – 1-2 плода. Увеличение площади листьев побегов замещения свыше 35-40 см^2 на плодоносящий побег не приводит к увеличению количества сохранённых завязей.

Природа выявленной зависимости в том, что энергично развивающийся листовой аппарат побегов замещения с какого-то момента продуцируемые им ассимиляты всё больше направляет на собственные нужды, конкурируя с плодами и игнорируя их запрос.

Роль побегов замещения определяется не только их качеством поставщика ассимилятов, но и на ранних этапах развития (цветение, конец цветения, начало завязывания) качеством продуцента ростовых веществ. Как известно, в побегах ростовые вещества вырабатываются в значительной степени точками роста, поэтому количество побегов (это значит количество точек роста) важно знать не только при оценке величины фотосинтезирующего аппарата, но и для оценки продуцента фитогормонов.

Установлено, что у сортов с меньшим числом побегов замещения конкуренция «развивающийся плод» ↔ «побеги замещения» в синтезе ростовых веществ слабее и сохранность плодов выше, чем у сортов с большим числом побегов замещения. Например, у сорта Корей молодые плоды испытывают меньшую конкуренцию со стороны побегов замеще-

ния, чем у сорта Айдаред, и к концу X этапа органогенеза у сорта Корей сохраняется больше молодых плодов, чем у сорта Айдаред.

Выяснили, что на развитие листового аппарата под соцветием достоверно воздействуют: сорт, подвой, морфофизиология побега, нагрузка побега урожаем. Однако степень воздействия этих факторов различается.

Наибольшее влияние на величину листьев под соцветием оказывает морфофизиологический тип генеративного побега. Значительное воздействие оказывает нагрузка побегов урожаем. Влияние факторов сорт и подвой на развитие листьев под соцветием незначительно.

Заключили, что роль листового аппарата генеративных побегов (листья кольчатки и листья побегов замещения) в результативности завязывания и сохранения завязавшихся плодов имеет необходимый и определяющий характер. Величина листового аппарата генеративных побегов как под соцветием, так и побегов замещения, в первую очередь определяется морфофизиологией побега. Влияние нагрузки побегов урожаем, сортовые особенности и воздействие подвоя менее значимы [7-9].

В ходе исследований выяснили, что в становлении биологической продуктивности яблони одно из наибольших значений имеет сила роста сорто-подвойных комбинаций. Способность к росту определяется подвоем, частично сортом и их взаимодействием.

Фотосинтетический потенциал единицы площади листьев генеративных побегов различных морфофизиологических типов одинаков. Фотосинтетический потенциал и биологическая продуктивность среднерослых сорто-подвойных комбинаций выше, чем у слаборослых. Влияние ростовой детерминации на биологическую продуктивность усиливается с увеличением возраста яблони. Фотосинтетический потенциал листьев генеративных побегов имеет устойчивую тенденцию к снижению по мере старения листьев. В пределах групп рослости важнейшим фактором, влияющим на биологическую продуктивность яблони, является сорт.

Влияние сортовых особенностей на биологическую продуктивность яблони на этапе онтогенетического развития «плодоношение и рост» снижается по мере старения деревьев в пользу фактора «сила роста» [7-9].

Заключение. В работе рассмотрены основные факторы окружающей среды и процессы, протекающие внутри растительного организма, под воздействием которых складывается продуктивность фотосинтеза, накопление и транспорт ассимилятов у деревьев яблони.

Литература

1. Фисенко, А.Н. Схемы посадок, формировки и управление ресурсным потенциалом плодовых растений / А.Н.Фисенко, // Интенсивные технологии возделывания плодовых культур. – Краснодар.– 2004. – С. 281-295.
2. Мокроносов, А.Т. Фотосинтетические функции и целостность растительного организма /А.Т. Мокроносов. – М.: Наука, 1983. – 64 с.
3. Курсанов, А.Л. Транспорт ассимилятов в растении / А.Л. Курсанов. – М.: Наука, 1976. – 646 с.
4. Баврина, Т.В. Механизмы регуляции генеративного развития / Т.В. Баврина, Т.Н. Константинова, Н.П. Аксёнова // Биология развития растений. – М.: Наука, 1975. – 230 с.
5. Петров, А. Закономерности в разпределянето на продуктите на фотосинтезата в яблъковотодърво / А. Петров, П. Манолов, А. Мансур // Градинарска и лозарска наука. – 1976. – Т. XIX, №1. – С . 16-23.
6. Hansen, P. Influence of cropping on Ca, K, Mg, and carbohydrate status of French prune trees grown on potassium limited soils // J. Amer. Soc. Hort. Sci. – 1982. – №107. – P. 511-515.
7. Бунцевич, Л.Л. ЭПР-спектроскопия в изучении особенностей фотосинтеза различных сорто-подвойных комбинаций яблони / Л.Л. Бунцевич // Селекционно-генетическое совершенствование породно-сортового состава садовых культур на Северном Кавказе. – Краснодар.– 2005. – С. 115-123.
8. Бунцевич, Л.Л. Исследование фотосинтетического потенциала листьев яблони в зависимости от силы роста сорто-подвойной комбинации / Л.Л. Бунцевич, А.Т. Киян, М.А. Костюк [и др.] // Плодоводство и ягодоводство России. – 2012. – Т. 33. – С. 61-70.
9. Бунцевич, Л.Л. Биологические особенности формирования урожайности яблони домашней Malus domestica Borkh: дисс. … канд. биол. наук / Кубанский государственный университет. – Краснодар, 2008.