

УДК 581.132

СОДЕРЖАНИЕ РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ И СТАРЕНИЕ ФЛАГОВОГО ЛИСТА ПШЕНИЦЫ ПРИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ БЛОКИРОВАНИИ ОТТОКА АССИМИЛЯТОВ

Д.А. КИРИЗИЙ, В.В. ФРАНТИЙЧУК, О.О. СТАСИК

*Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17
e-mail: phot-ecol@ifrg.kiev.ua*

Изучены параметры углекислотного газообмена флагового листа, а также содержание в нем хлорофилла и растворимых углеводов при блокировании проводящей функции флоэмы в период налива зерна у растений озимой пшеницы, выращенных при высоком и пониженном уровнях минерального питания. Блокирование оттока ассимилятов на следующие сутки повышало содержание в листе растворимых углеводов, вызывало резкое снижение интенсивности фотосинтеза, усиление активности фото- и темнового дыхания, индуцировало деструкцию хлорофилла. Снижение уровня минерального питания усиливало эти тенденции. Интенсивность фотосинтеза у опытных и контрольных растений тесно отрицательно коррелировала с уровнями сахарозы и моносахаридов (соответственно $r = -0,96$ и $-0,98$). Через 6 сут после начала эксперимента содержание хлорофилла снижалось на 60 и 80 % соответственно при высоком и низком уровнях питания. Предполагается, что наблюдаемое при торможении оттока ассимилятов снижение активности фотосинтеза и деградация фотосинтетического аппарата, связанная с уровнем растворимых углеводов, лежат в основе механизма, индуцирующего процессы старения листьев, когда в них начинает уменьшаться содержание азота в результате ремобилизации азотсодержащих соединений при наливе зерна.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., фотосинтез, блокирование оттока ассимилятов, старение листьев, сахара.

Одним из основных факторов дальнейшего повышения урожайности зерновых культур, в частности пшеницы, считается увеличение активности фотосинтетического аппарата [4, 26]. При этом важное значение придается сохранению высокой фотосинтетической активности листьев на поздних этапах вегетации, что обеспечивает лучшие условия налива зерна и формирование высокого урожая. Сорта и генотипы пшеницы, характеризующиеся замедленным старением листьев (признак функциональной ремонтантности), большей частью являются высокопродуктивными [18, 31].

Снижение ассимиляционной активности листьев, сопряженное с процессами старения, обычно начинается практически сразу после образования зерновок и резко усиливается в период молочно-восковой—восковой спелости зерна. Ключевой составляющей старения листьев является ремобилизация питательных элементов, прежде всего азота [17]. Повышение обеспеченности растений азотом замедляет эти процессы, способствуя сохранению ферментных и структурных белков фотосинте-

тического аппарата, а при недостатке азота ускоряются его деградация и ремобилизация азотсодержащих веществ в зерно. Именно конкуренция за азот между вегетативными и генеративными органами, в которой последние имеют более высокий приоритет, лежит в основе старения листьев у монокарпических растений.

Многие исследователи придают важное значение соотношению содержания в листьях растворимых углеводов и азотсодержащих соединений как одному из регуляторных механизмов, запускающих процессы старения [6]. Так, в работах, выполненных на растениях арабидопсиса, показано, что индукция онтогенетического старения листьев может вызываться повышенными концентрациями растворимых углеводов, в частности гексоз — глюкозы и фруктозы [30]. При этом эффект высокого содержания углеводов сильнее проявляется при низкой обеспеченности растений азотом, т.е. при повышении соотношения C/N. В работах с сахарной свеклой было отмечено, что экзогенная глюкоза индуцировала процессы старения только взрослых, закончивших рост листьев, но стимулировала рост как трофический фактор у молодых листьев [6]. Ранее нами было установлено, что интенсивность фотосинтеза флаговых листьев двух сортов озимой пшеницы в конце вегетации и степень ее снижения в ходе онтогенетического старения тесно отрицательно коррелировали с содержанием в листьях редуцирующих сахаров, причем эффект зависел от уровня обеспеченности растений элементами минерального питания, преимущественно азотом [11]. Поэтому представляло интерес провести модельный эксперимент по искусственному повышению содержания в листьях углеводов для уточнения характера их влияния на ассимиляционную деятельность и индукцию старения при различных уровнях минерального питания растений.

Целью настоящей работы было изучение изменений параметров углекислотного газообмена и содержания хлорофилла как показателей старения в связи с уровнем растворимых сахаров при блокировании проводящей функции флоэмы флагового листа пшеницы в период налива зерна.

Методика

В эксперименте использовали растения озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Достаток селекции Института физиологии растений и генетики НАН Украины. После перезимовки в полевых условиях 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 разном фоне основных элементов питания (НРК): высоком — $N_{300}P_{160}K_{160}$ (мг действующего вещества на 1 кг почвы) и пониженном — $N_{80}P_{32}K_{32}$. Влажность почвы поддерживали на уровне 60–70 % полной влагоемкости (ПВ).

В фазу молочно-восковой спелости зерна был проведен эксперимент по блокированию оттока ассимилятов из флагового листа главного побега. Для этого у части растений в сосуде на основание флагового листа возле стебля накладывали тонкие ватные пояски, смоченные 5 %-м раствором йода. Суть метода состояла в том, что йод прекращает процессы жизнедеятельности в клетках флоэмы и транспорт ассимилятов по ним становится невозможным, поскольку является энергозависимым и

тесно связан с метаболизмом этих клеток. В то же время клетки ксилемы, не содержащие цитоплазму, продолжали проводить воду и растворенные в ней минеральные вещества в листья, которые не теряли тургор [7]. Через 1 сут пояски снимали, регистрировали показатели углекислотного газообмена и транспирации интактных и подвергнутых обработке флаговых листьев. Параллельно отбирали пробы для определения содержания в листьях хлорофилла, редуцирующих сахаров и общей суммы растворимых углеводов. Еще через 5 сут (6-е сутки после начала эксперимента) измерения повторяли.

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 поглощения 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 микросихрометром по разнице влажности воздуха на входе и выходе из камеры, полученные данные использовали при расчете листовой проводимости для СО₂. Интенсивность фотодыхания оценивали по уровню выброса СО₂ листом в течение 1 мин после выключения света. Расчеты показателей газообмена проводили согласно стандартной методике [10].

Содержание хлорофилла определяли спектрофотометрически после экстракции диметилсульфоксидом (ДМСО) по методике, приведенной в работе [29]. Для определения содержания углеводов отобранные образцы листьев немедленно фиксировали при температуре 105 °С в течение 30 мин и высушивали при 65 °С до постоянной массы. Анализ проводили по методике, описанной Починком [5].

Повторность опыта шестикратная, аналитическая повторность определений — двух-трехкратная. Данные обработаны статистически с помощью электронных таблиц Microsoft Excel. На рисунках представлены среднеарифметические значения и их стандартные погрешности.

Результаты и обсуждение

На рис. 1 приведены результаты измерений газообмена флаговых листьев. Экспериментальные данные пересчитаны в % контроля, чтобы минимизировать влияние погодных условий и онтогенетических вариаций на исследуемые параметры. В качестве контроля принимали значения показателя интактных листьев в варианте с высоким фоном минерального питания. Установлено, что интенсивность углекислотного газообмена (фотосинтез, фотодыхание, темновое дыхание) интактных листьев на пониженном фоне была меньше в оба срока измерения, чем на высоком. Это вызвано, в первую очередь, недостатком азота, необходимого для синтеза ферментных и структурных белков фотосинтетического аппарата [15].

Блокирование оттока ассимилятов из листьев привело к резкому снижению интенсивности видимого фотосинтеза (рис. 1, а). При этом

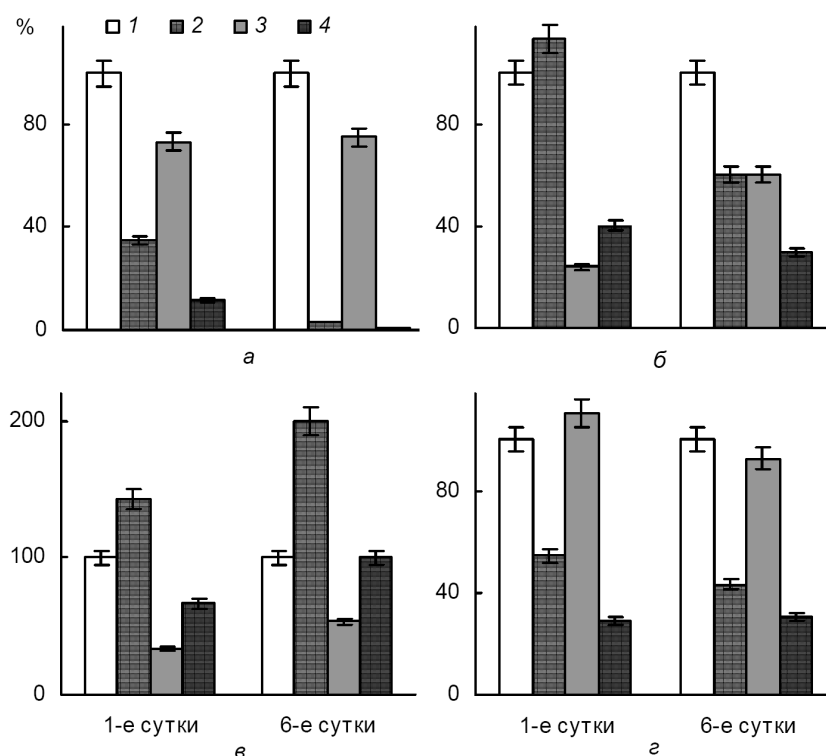


Рис. 1. Интенсивности фотосинтеза (а), фотодыхания (б), темнового дыхания (в) и листовая проводимость для CO_2 (г) флаговых листьев пшеницы (% контроля) на 1- и 6-е сутки после блокирования оттока ассимилятов. Здесь и на рис. 2, 3:

1 — высокий фон питания, интактные листья; 2 — высокий фон, отток блокирован; 3 — низкий фон, интактные листья; 4 — низкий фон, отток блокирован

через 1 сут после начала эксперимента на высоком фоне минерального питания интенсивность фотосинтеза снизилась примерно в 3 раза, а на пониженном — в 6 раз по отношению к интактным листьям. На 6-е сутки эксперимента этот показатель на высоком фоне составлял лишь 3 % контрольного значения, а на пониженном — был близок к нулю (< 1 %).

Интенсивность фотодыхания интактных листьев на пониженном фоне минерального питания была меньше, чем на высоком (см. рис. 1, б). Это объясняется тесным сопряжением фотодыхания с фотосинтезом, поскольку оно в значительной степени связано с оксигеназной функцией ключевого фермента цикла Кальвина РБФК/О [9]. Однако в отличие от фотосинтеза интенсивность фотодыхания листьев с блокированным оттоком через 1 сут после начала эксперимента была заметно выше, чем интактных. И лишь на 6-е сутки этот показатель упал ниже контрольных значений, хотя его снижение было гораздо менее значительным, чем фотосинтеза (на 40–50 %).

Интенсивность темнового дыхания интактных листьев растений на пониженном фоне минерального питания, как и показатели газообмена на свету, была меньше, чем на высоком (см. рис. 1, в). Блокирование оттока привело к заметному увеличению интенсивности темнового дыхания на обоих уровнях питания по сравнению с интактными листьями, причем превышение сохранилось и на 6-е сутки после начала эксперимента, чего не наблюдалось для фотодыхания.

Листовая проводимость для CO_2 , большую часть которой составляет проводимость устьиц, гораздо меньше зависела от применяемых экспериментальных воздействий, чем интенсивность фотосинтеза (см. рис. 1, з). Так, у интактных листьев различия этого показателя на высоком и пониженном фонах минерального питания были незначительными. Следовательно, функционирование устьичного аппарата меньше зависит от снабжения азотом, чем фотосинтезирующих клеток мезофилла, что отмечалось в других наших работах [1]. Хотя замыкающие клетки устьиц содержат хлоропласты, их количество меньше, чем в клетках листовой паренхимы. Эти органеллы в устьицах выполняют скорее вспомогательные функции, среди которых могут быть и сигнальные, в отличие от преимущественно трофических в клетках мезофилла, а также обеспечивают замыкающие клетки энергией для движений [22].

Блокирование оттока ассимилятов привело к снижению листовой проводимости для CO_2 , однако в значительно меньшей степени, чем интенсивности фотосинтеза, что особенно заметно на 6-е сутки эксперимента. Следовательно, падение интенсивности фотосинтеза в большей мере было обусловлено процессами, происходящими в клетках мезофилла, чем изменением проницаемости устьиц для CO_2 . Наиболее вероятной причиной частичного закрытия устьиц при блокировании оттока ассимилятов (снижение проводимости) было именно уменьшение интенсивности поглощения CO_2 клетками мезофилла из межклетников листа. Это привело к повышению концентрации CO_2 в межклетниках, что в условиях достаточного влагообеспечения, как правило, является сигналом к уменьшению размеров устьичной щели для поддержания оптимального баланса между фотосинтезом и транспирацией, в чем и состоит основная функция устьиц [23].

Содержание хлорофилла в массе листовой ткани растений на пониженном фоне минерального питания мало отличалось от высокого фона (рис. 2). По-видимому, это связано с тем, что пониженный фон в данном опыте был все же достаточным для синтеза необходимого количества фотосинтетических пигментов. Через 1 сут после блокирования оттока ассимилятов данный показатель на высоком фоне практически не изменился, а на низком уменьшился примерно на треть. На 6-е сутки эксперимента на обоих фонах минерального питания наблюдалось сильное (в 3–4 раза) уменьшение содержания хлорофилла в листьях опытных вариантов по сравнению с интактными.

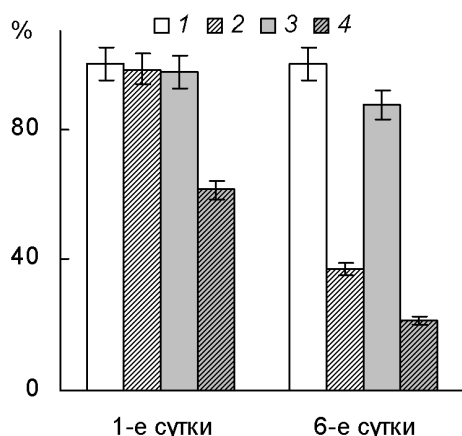


Рис. 2. Содержание хлорофилла (% контроля) во флаговых листьях растений пшеницы на 1- и 6-е сутки после блокирования оттока ассимилятов (контроль — интактные листья растений на высоком фоне минерального питания)

Итак, блокирование оттока ассимилятов из флагового листа пшеницы в фазу молочно-восковой спелости приводило к значительному снижению интенсивности фотосинтеза и усилению дыхательных процес-

сов как на высоком, так и на низком фоне минерального питания. Недостаток питания усиливал негативное влияние блокирования оттока. Изменение изученных показателей по сравнению с интактными листьями наблюдалось уже через 1 сут после начала эксперимента. На 6-е сутки различия усугублялись, проявляя характерные признаки старения. Листья теряли большую часть хлорофилла, видимое поглощение CO_2 стремилось к нулю. Вместе с тем на свету еще осуществлялось фотодыхание, хотя его интенсивность уже была меньшей, чем у интактных листьев, а темновое дыхание по-прежнему оставалось выше контрольного уровня. Проводимость устьиц для CO_2 также была подвержена влиянию блокирования оттока ассимилятов, однако ее изменения вызывались, очевидно, снижением ассимиляционной активности. Особенно это заметно на 6-е сутки эксперимента.

Несомненно, угнетение фотосинтеза и деградация фотосинтетических пигментов были вызваны накоплением избытка ассимилятов в листьях в результате блокирования их оттока по флоэме в другие части и органы растения. Вообще история опытов с торможением или полным блокированием оттока ассимилятов из листьев насчитывает не один десяток лет [2]. Цели применения такого методического подхода могут быть самыми различными, но их можно разделить на две большие, иногда взаимопересекающиеся группы. С одной стороны, это изучение донорно-акцепторных отношений в растительном организме и механизмов регуляции интенсивности фотосинтеза спросом на ассимиляты, с другой — авторегуляция фотосинтетических процессов на уровне клетки продуктами ее метаболизма, начиная от структуры хлоропластов и происходящих в них фото- и биохимических процессов и заканчивая экспрессией генома. К этой проблеме также тесно примыкают вопросы, связанные с запуском процессов старения и программируемой гибели (апоптоза) клеток листьев в онтогенезе [28]. Последнее объясняется тем, что по мере роста и развития растений, особенно монокарпических, к которым относятся все зерновые культуры, с появлением репродуктивных органов резко усиливается спрос на азот в связи с ростом семян и накоплением в них запасных белков. Показано, что в донорно-акцепторной системе растения органы размножения имеют наивысший приоритет как акцепторы ассимилятов. Поэтому в период налива зерна начинается реутилизация азота из листьев, в них увеличивается соотношение между содержанием углеводов и соединений азота, что многими авторами рассматривается как один из ключевых моментов запуска процессов старения [13, 17]. При этом экспрессируется большое количество специфических, связанных со старением генов, кодирующих различные белки, в том числе участвующих в процессах протеолиза, модификации и транспорта его продуктов [14].

Поскольку блокирование оттока ассимилятов из активно функционирующего листа как правило приводит к накоплению в нем избыточного количества углеводов, этот прием можно рассматривать в качестве экспериментального подхода к моделированию процесса ускоренного старения. Основное отличие от интактного листа заключается в том, что азотсодержащие продукты не оттекают из листа, поскольку представляют собой органические соединения — аминокислоты и амиды — в нормальных условиях также передвигающиеся по флоэме.

О значительном повышении содержания растворимых сахаров в листьях пшеницы уже через 1 сут после блокирования флоэмы свиде-

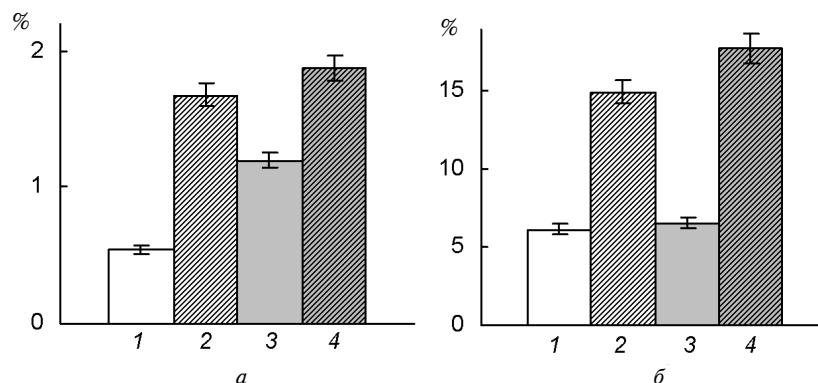


Рис. 3. Содержание во флаговом листе редуцирующих сахаров (а) и сахарозы (б) через 1 сут после блокирования оттока ассимилятов

тельствуют полученные нами данные, представленные на рис. 3. Так, содержание редуцирующих сахаров в листьях на высоком фоне минерального питания увеличивалось почти в 3 раза, сахарозы — в 2,5 раза. На пониженном фоне содержание редуцирующих сахаров в интактных листьях было больше, чем на высоком, а блокирование оттока приводило к его дальнейшему росту на 50 %. По содержанию сахарозы интактные листья растений на разных фонах минерального питания не отличались, а блокирование флоэмы приводило к 2—3-кратному увеличению этого показателя.

Как уже упоминалось, в литературе неоднократно описывалось ингибирование фотосинтеза избытком сахаров в листьях. Этот избыток в эксперименте можно создать не только блокированием оттока из листа, но и удалением аттрагирующих центров или усилением снабжения растения углеводами, например выращиванием на питательной среде с сахарозой. В таких условиях обычно обсуждают снижение карбоксилирующей активности, содержания РБФК/О и уровня ортофосфата вследствие торможения использования триозофосфатов для синтеза сахарозы, а также угнетение интенсивности транспорта электронов [6, 12]. Вместе с тем показано, что компоненты электронтранспортной цепи (ЭТЦ) хлоропластов характеризуются большей стабильностью, чем РБФК/О [12].

Выявленное в нашей работе повышение интенсивности фотодыхания листьев с заблокированной флоэмой (см. рис. 1, б) является характерной реакцией на избыток ассимилятов. Это было показано и в других наших работах при экспериментальном снижении аттрагирующей силы акцепторов у таких разных культур, как пшеница [8] и сахарная свекла [2]. Подобное усиление фотодыхания мы считаем защитной реакцией фотосинтетического аппарата, которая в условиях избытка ассимилятов выполняет двоякую функцию. Во-первых, играет роль «предохранительного клапана», утилизируя часть избыточных ассимилятов до CO_2 . Во-вторых, фотодыхание является альтернативным акцептором электронов из ЭТЦ хлоропластов, которая в начале стресса (каковым, несомненно, является блокирование оттока) еще сохраняет свою функциональную активность. Однако вследствие торможения работы цикла Кальвина (ингибирование активности РБФК/О) расход продуктов ЭТЦ (АТФ и НАДФ· H_2) сокращается и ее компоненты перевосстанавливаются. Это приводит к образованию активных форм кислорода (АФК), в первую

очередь супероксидных анион-радикалов. И хотя фотодыхание само является источником такой АФК, как H_2O_2 , супероксидный анион-радикал гораздо более вреден для клетки. Забирая на себя часть электронов из ЭТЦ в стрессовых условиях, фотодыхание снижает его количество и защищает фотосинтетический аппарат от фотоповреждения [9].

Резкое снижение содержания хлорофилла в листьях с заблокированным оттоком на 6-е сутки эксперимента (см. рис. 2) свидетельствует о деградации фотосинтетического аппарата во всех звеньях и является признаком старения листа. Фактическое исчезновение к этому времени видимого фотосинтеза и начавшееся снижение интенсивности фотодыхания связаны с деградацией РБФК/О, вероятно, вследствие активизации протеолиза хлоропластных белков, чему способствует усиление образования АФК [21]. Вместе с тем необходимость обеспечения энергией АТФ процессов протеолиза и ремобилизации, по-видимому, была причиной интенсификации митохондриального дыхания по сравнению с интактными листьями. Обнаружено, что в клетках стареющего флагового листа пшеницы уровень экспрессии фотосинтетических генов падает, а генов, кодирующих ферменты цикла Кребса и компонентов ЭТЦ митохондрий, повышается или остается неизменным [19].

В нашем эксперименте трудно разделить влияние на фотосинтетический аппарат фотоповреждения и окислительного стресса — с одной стороны, и активизации процессов старения — с другой. В опытах с ячменем блокирование оттока ассимилятов из листьев вызвало деградацию хлорофилла, РБФК/О и экспрессию специфических, связанных со старением генов, что подтверждает надежность использования экспериментального блокирования флоэмного транспорта как модельной системы для изучения индукции старения [25]. Несомненно, что в индукции старения в качестве сигнальных молекул могли выступать АФК и растворимые углеводы. О сигнальной роли H_2O_2 в растительной клетке в последнее время появилось огромное количество литературных источников, которые хорошо проанализированы в монографии [3]. В данном случае нас больше интересовала роль сахаров, в частности моносахаридов, определяемых как редуцирующие сахара.

Вопрос участия сахаров в метаболическом сигналинге в растительной клетке активно дискутируется в литературе. Показано, что глюкоза может участвовать в регуляции экспрессии почти 1000 генов [24]. Наиболее вероятным сенсором считается гексокиназа [20]. В последнее время еще одним возможным сенсором при регуляции метаболизма сахарами называют трегалозофосфатсинтазу и продуцируемый ею сигнальный метаболит трегалозо-6-фосфат [27]. Выявлено, что сигнальные системы с участием сахаров задействованы в процессах роста и развития растений, стрессовых реакциях, запуске процессов старения [16].

Несомненно, что обнаруженное в проведенных нами экспериментах повышение содержания растворимых сахаров в тканях листьев с заблокированным оттоком ассимилятов оказывало влияние регуляторного и сигнального характера на клеточный метаболизм и в первую очередь — на фотосинтетический. Нами обнаружена тесная отрицательная корреляция ($r = -0,98$) между содержанием редуцирующих сахаров и интенсивностью фотосинтеза для всех вариантов опыта через 1 сут после начала эксперимента (рис. 4). Аналогичная корреляция ($r = -0,96$) была найдена и для содержания сахарозы. Сахароза — основная транспортная

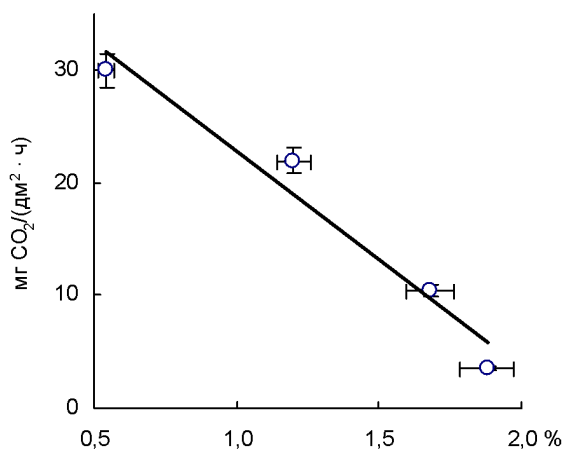


Рис. 4. Зависимость интенсивности видимого фотосинтеза от содержания в листе редуцирующих сахаров у растений пшеницы, выращенных на разном фоне минерального питания, через 1 сут после блокирования оттока ассимилятов

товых процессов, тогда как моносахариды связаны с сигнальными системами, получившими название «гексокиназного негативного эффекта» [6]. Характерно, что при естественном, онтогенетическом старении снижение интенсивности фотосинтеза в листьях озимой пшеницы тесно коррелировало с содержанием моносахаридов, но не сахарозы [11].

Таким образом, показано, что экспериментальное блокирование оттока ассимилятов из флагового листа пшеницы в период налива зерна вызывает повышение содержания в листьях растворимых углеводов, что приводит к резкому снижению интенсивности фотосинтеза, усилению дыхания, а также индуцирует деструкцию хлорофилла. Снижение уровня минерального питания усиливало эти тенденции.

Найдена тесная отрицательная корреляция между содержанием в листе растворимых углеводов и интенсивностью фотосинтеза уже через 1 сут после блокирования флоэмы, что дает основание утверждать участие этих веществ в регуляции ассимиляции CO₂ при изменении углеводно-азотного баланса клеток мезофилла. Можно предположить, что аналогичный механизм участвует в запуске процессов старения листьев, когда в них начинает снижаться содержание азота в результате ремобилизации азотсодержащих соединений при наливе зерна пшеницы.

форма углеводов как по симпласту, так и по флоэме, поскольку метаболически более инертна, чем редуцирующие моносахариды глюкоза и фруктоза. Вместе с тем сахароза является осмотически активным веществом, и ее чрезмерное накопление может привести к нарушению осмотического равновесия клетки, если не сопровождается компартментализацией, например, в вакуоль, как это происходит в запасяющих тканях. В любом случае сахарозе приписывают преимущественное участие в регуляции роста

1. Кірізій Д.А., Веселовська Л.І., Коць С.Я. Вплив посухи на газообмін листків сої, інкульованої ризобіями із застосуванням насінневого лектину // Физиология растений и генетика. — 2014. — 46, № 6. — С. 498—506.
2. Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. — Киев: Логос, 2004. — 192 с.
3. Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров. — Киев: Основа, 2010. — 350 с.
4. Моргул В.В., Кірізій Д.А. Перспективи та сучасні стратегії поліпшення фізіологічних ознак пшениці для підвищення продуктивності // Физиологи и биохимия культ. растений. — 2012. — 44, № 6. — С. 463—483.
5. Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. — Киев: Наук. думка, 1976. — 334 с.

6. Романова А.К., Новичкова Н.С., Игнатъев А.Р. и др. Вариабельность ключевых биохимических параметров при дефиците нитрата и избыточном накоплении глюкозы в стареющих листьях сахарной свеклы // Физиология растений. — 2014. — **61**, № 4. — С. 536—545.
7. Сакало В.Д., Курчий В.М. Роль эндогенной сахарозы в регуляции активности сахарозометаболизирующих ферментов в сахарной свекле // Физиология и биохимия культур растений. — 2007. — **39**, № 1. — С. 73—81.
8. Соколовська-Сергієнко О.Г., Кірізіій Д.А., Стасик О.О. Роль антиоксидантних ферментів хлоропластів і фотодихання у захисті фотосинтетичного апарату за порушення донорно-акцепторного балансу рослин озимої пшениці // Там же. — 2012. — **44**, № 2. — С. 140—146.
9. Стасик О.О. Фотодыхание: метаболизм и физиологическая роль // Современные проблемы фотосинтеза. Т. 2 / Под ред. С.И. Аллахвердиева, А.Б. Рубина, В.А. Шувалова. — М.; Ижевск: Ин-т компьют. исследований, 2014. — С. 505—535.
10. Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения / Под ред. А.Т. Мокроносова, А.Г. Ковалева. — М.: Агропромиздат, 1989. — 460 с.
11. Франтийчук В.В., Стасик О.О., Киризіій Д.А., Рыжикова П.Л. Зависимость между фотосинтетической активностью и содержанием сахаров во флаговом листе в конце налива зерна у контрастных по продуктивности сортов озимой пшеницы при разном уровне минерального питания // Физиология растений и генетика. — 2014. — **46**, № 6. — С. 473—481.
12. Araya T., Noguchi K., Terashima I. Effects of carbohydrate accumulation on photosynthesis differ between sink and source leaves of *Phaseolus vulgaris* L. // Plant Cell Physiol. — 2006. — **47**, N 5. — P. 644—652.
13. Avni R., Zhao R.R., Pearce S. et al. Functional characterization of GPC-1 genes in hexaploid wheat // Planta. — 2014. — **239**, N 2. — P. 313—324.
14. Buchanan-Wollaston V., Page T., Harrison E. et al. Comparative transcriptome analysis reveals significant differences in gene expression and signalling pathways between developmental and dark/starvation-induced senescence in Arabidopsis // Plant J. — 2005. — **42**. — P. 567—585.
15. Cabrera-Bosquet L., Albrizio R., Araus J.L., Noques S. Photosynthetic capacity of field-grown durum wheat under different N availabilities: A comparative study from leaf to canopy // Environ Exp. Bot. — 2009. — **67**, N 1. — P. 145—152.
16. Eveland A.L., Jackson D.P. Sugars, signalling, and plant development // J. Exp. Bot. — 2012. — **63**, N 9. — P. 3367—3377.
17. Gaju O., Allard V., Martre P. et al. Nitrogen partitioning and remobilization in relation to leaf senescence, grain yield and grain nitrogen concentration in wheat cultivars // Field Crops Res. — 2014. — **155**. — P. 213—223.
18. Gregersen P.L., Culetic A., Boschian L. et al. Plant senescence and crop productivity // Plant Mol. Biol. — 2013. — **82**, N 6. — P. 603—622.
19. Gregersen P.L., Holm P.B. Transcriptome analysis of senescence in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Plant Biotechnol. J. — 2007. — **5**, N 1. — P. 192—206.
20. Harrington G.N., Bush D.R. The bifunctional role of hexokinase in metabolism and glucose signaling // Plant Cell. — 2003. — **15**, N 11. — P. 2493—2496.
21. Khanna-Chopra R. Leaf senescence and abiotic stresses share reactive oxygen species-mediated chloroplast degradation // Protoplasma. — 2012. — **249**. — P. 469—481.
22. Lawson T. Guard cell photosynthesis and stomatal function // New Phytol. — 2009. — **181**, N 1. — P. 13—34.
23. Lawson T., Simkin A.J., Kelly G., Granot D. Mesophyll photosynthesis and guard cell metabolism impacts on stomatal behaviour // Ibid. — 2014. — **203**, N 4. — P. 1064—1081.
24. Lee E.-J., Koizumi N., Sano H. Identification of genes that are up-regulated in concert during sugar depletion in Arabidopsis // Plant Cell Environ. — 2004. — **27**. — P. 337—345.
25. Parrrit D.L., McInnerney K., Feller U., Fisher A.M. Steam-girdling of barley (*Hordeum vulgare*) leaves leads to carbonate accumulation and accelerated leaf senescence, facilitating transcriptomic analysis of senescence-associated genes // New Phytol. — 2007. — **176**, N 1. — P. 56—69.
26. Parry M., Reynolds M. Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency // J. Exp. Bot. — 2011. — **62**, N 2. — P. 453—467.
27. Schluerpman H., Berke L., Sanchez-Perez G.F. Metabolism control over growth: a case for trehalose-6-phosphate in plants // Ibid. — 2012. — **63**, N 9. — P. 3379—3390.
28. Srivalli S., Khanna-Chopra R. Delayed wheat flag leaf senescence due to removal of spikelets is associated with increased activities of leaf antioxidant enzymes, reduced glutathione/oxidized glutathione ratio and oxidative damage to mitochondrial proteins // Plant Physiol. Biochem. — 2009. — **47**. — P. 663—670.

29. Wellburn A.R. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // *J. Plant Physiol.* — 1994. — **144**, N 3. — P. 307—313.
30. Wingler A., Roitsch T. Metabolic regulation of leaf senescence: interactions of sugar signalling with biotic and abiotic stress responses // *Plant Biol.* — 2008. — **10**, Suppl. 1. — P. 50—62.
31. Wu X.Y., Kuai B.K., Jia J.Z. et al. Regulation of leaf senescence and crop genetic improvement // *J. Integr. Plant Biol.* — 2012. — **54**, N 12. — P. 936—952.

Получено 31.01.2015

ВМІСТ РОЗЧИННИХ ВУГЛЕВОДІВ І СТАРІННЯ ПРАПОРЦЕВОГО ЛИСТКА ПШЕНИЦІ ПРИ ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМУ БЛОКУВАННІ ВІДТОКУ АСИМІЛЯТІВ

Д.А. Кірізій, В.В. Франтійчук, О.О. Стасик

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

Вивчено параметри вуглекислотного газообміну прапорцевого листка, а також вміст у ньому хлорофілу і розчинних вуглеводів при блокуванні провідної функції флоєми в період наливання зерна у рослин озимої пшениці, вирощених за високого і зниженого рівнів мінерального живлення. Блокування відтоку асимілятів на наступну добу підвищувало вміст у листку розчинних вуглеводів, зумовлювало різке зниження інтенсивності фотосинтезу, посилення активності фото- і темного дихання, індукувало деструкцію хлорофілу. Зниження рівня мінерального живлення посилювало ці тенденції. Інтенсивність фотосинтезу в дослідних і контрольних рослинах тісно негативно корелювала з рівнями сахарози і моносахаридів (відповідно $r = -0,96$ і $-0,98$). Через 6 діб після початку експерименту вміст хлорофілу знижувався на 60 і 80 % відповідно за високого і низького рівнів живлення. Припускається, що зниження активності фотосинтезу, яке спостерігається при гальмуванні відтоку асимілятів, і деградація фотосинтетичного апарату, пов'язана з підвищенням вмісту розчинних вуглеводів, лежать в основі механізму, що індукує процеси старіння листків, коли в них починає зменшуватися вміст азоту в результаті ремобілізації азотовмісних сполук при наливанні зерна.

CONTENT OF SOLUBLE CARBOHYDRATES AND SENESCENCE OF WHEAT FLAG LEAF INDUCED BY EXPERIMENTAL ASSIMILATES OUTFLOW INTERRUPTION

D.A. Kiriziy, V.V. Frantiychuk, O.O. Stasik

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

The carbon dioxide gas exchange parameters and contents of chlorophyll and soluble sugars after occluding phloem of flag leaf of winter wheat plants grown at high and reduced level of mineral nutrition were studied at grain filling. Blocking outflow of assimilates increased the content of soluble carbohydrates in the leaf on the next day and caused a sharp decline in the rate of photosynthesis, increased activity of photo- and dark respiration and induced chlorophyll degradation. These changes were greater at lower mineral nutrition. The rate of photosynthesis in the treated and control plants was closely negatively correlated with the level of sucrose and monosaccharides ($r = -0.96$ and -0.98 , respectively). After 6 days following the treatment chlorophyll content dropped by 60 and 80 % at high and low nutrition respectively. The data suggested that increase in the content of soluble sugars due to phloem occlusion provoke the reduction of photosynthetic activity and degradation of the photosynthetic apparatus and this is the mechanism underlying the leaf senescence induction when the nitrogen content drops as a result of remobilization of nitrogen-containing compounds to the grain.

Key words: *Triticum aestivum* L., photosynthesis, blocking assimilates outflow, leaf senescence, sugars.