

УДК 581.13:633.11«324»

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА И КАЧЕСТВО ЗЕРНА ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Петрова Л.Н., – академик Россельхозакадемии

Ерошенко Ф.В., – к.с.-х.н.

Ставропольский научно-исследовательский институт сельского хозяйства

Полученные результаты и анализ процессов, происходящих в тилакоидных мембранах, свидетельствует о связи структурной организации фотосинтетического аппарата с процессом формирования качества зерна озимой пшеницы. Это позволяет теоретически обосновать дополнительные пути его регулирования.

Obtained outcomes and the analysis of processes, occurring in thylacoid membrane, is indicative of relationship of the structured organization of photosynthetic apparatus with process shaping quality grain of a winter wheat, that allow theoretically to justify additional paths of its regulation.

Процессы накопления запасных белков в зерне и их структурирование достаточно энергоемки. Вклад фотосинтеза в формирование качества урожая существенен и значим. Поэтому изучение взаимосвязей между эффективностью поглощения, преобразования и использования световой энергии в ходе первичных реакций фотосинтеза, которые зависят от структурной организации фотосинтетического аппарата, и качественными показателями зерна является дополнительным источником понимания процессов формирования урожая высокого качества.

Методика. Исследования проводились в Ставропольском НИИ сельского хозяйства с 1987 по 2005 гг. Объектами исследований служили сорта озимой пшеницы, которые высевались по двум предшественникам (пар и озимая пшеница), на двух фонах минерального питания (без удобрений, $N_{90}P_{60}K_{60}$) в 4-х кратной полевой повторности. Площадь делянок не менее 20 м².

Структурную организацию и активность первичных процессов фотосинтеза изучали методом замедленной флуоресценции (ЗФ)

(Б.Н.Тарусов, В.А.Веселовский, 1978). Коэффициент энергетической эффективности ($K_{эф}$) рассчитывался как отношение индукционного максимума ЗФ к стационарному уровню. Скорость тушения ЗФ определяли по формуле:

$$V_{dec} = \frac{J_m - J_0}{t_0}, \text{ где}$$

V_{dec} - скорость тушения замедленной флуоресценции;

J_m - индукционный максимум замедленной флуоресценции;

J_0 - стационарный уровень;

t_0 - время выхода индукционной кривой на стационарный уровень.

Световые зависимости ЗФ определяли с помощью нейтральных светофильтров. В качестве разобщителя электронного транспорта между фотосистемами использовали диурон (3-(3,4-dichlorphenyl)-1,1-dimethylurea, diuron S). Активный фотопотенциал рассчитывали по методике, описанной нами ранее (Петрова и др., 2002). Физиологические исследования проводили общепринятыми методами.

Результаты и обсуждение. На первый взгляд может показаться, что первичные процессы фотосинтеза не могут иметь прямое отношение к качеству запасных белков зерна, так как между эффективностью поглощения солнечной радиации, преобразованием её в высокоэнергетические химические соединения и накоплением белка в зерновках существует очень много биохимических процессов, включая транспорт ассимилятов. Но, во-первых, в биологических системах существует принцип донорно-акцепторных отношений. Поэтому энергетические потребности реакций синтеза и структурирования белковых молекул должны растением пополняться, а основным поставщиком энергии в растении является фотосинтез. Во-вторых, продукты первичных стадий фотосинтеза используются растением не только для ассимиляции CO_2 , синтеза липидов и восстановления

сульфатов, но и для биосинтеза белков, а так же, для восстановления нитратов.

Результаты наших исследований показали (табл. 1), что достаточно тесная взаимосвязь, не зависимо от сорта и варианта, существует между коэффициентом энергетической эффективности фотосинтеза и качеством клейковины в зерне (-0,84). Между скоростью тушения замедленной флуоресценции и показателями качества такая связь отсутствует. Высокие отрицательные коэффициенты корреляции между показаниями ИДК, клейковиной и $K_{эф}$ нами получены для каждого сорта в отдельности, что свидетельствует о большом влиянии генетических особенностей на процессы формирования качества зерна озимой пшеницы.

Таблица 1 – Коэффициенты корреляции между характеристиками первичных процессов фотосинтеза и показателями качества зерна сортов озимой пшеницы

	Количество сырой клейковины		Показания ИДК	
	V_{dec}	$K_{эф}$	V_{dec}	$K_{эф}$
Безостая 1	+0,84	-0,92	+0,94	-0,99
Краснодарская 99	-0,99	-0,99	-0,56	-0,66
Донской маяк	-0,12	-0,91	-0,18	-0,97
Донская юбилейная	-0,24	-0,79	-0,17	-0,62
По всем сортам	+0,23	-0,45	-0,22	-0,84

Отсутствие корреляционной связи между скоростью тушения замедленной флуоресценции, характеризующей скорость синтеза АТФ и НАДФ и темпы утилизации их темновыми реакциями, и показателями

качества зерна объясняется тем, что синтетические реакции фотосинтеза, безусловно, влияющие на синтез белков, не являются доминирующими в этом процессе. Важное значение для накопления запасных белков в зерне играет реутилизация, что объясняет полученную нами положительную связь активного фотосинтетического потенциала, величина которого через площадь ассимиляционной поверхности пропорциональна биомассе, с количеством сырой клейковины (+0,62).

Таким образом, запасание белков в зерне в меньшей степени зависит от активности процессов фотосинтеза, но для формирования их качества энергия, аккумулированная фотохимическими стадиями крайне необходима.

Активность первичных процессов фотосинтеза, скорость их протекания, эффективность работы сопрягающих факторов, а так же направленность потока электронов по электрон-транспортной цепи определяются структурной организацией фотосинтетического аппарата и состоянием входящих в него пигмент-белковых комплексов.

Рассмотрим возможные механизмы влияния структурной организации процессов фотосинтеза на качество зерна озимой пшеницы на примере различающихся по морфофизиологическим признакам сортов: высокорослых – Безостая 1 и Колос, короткостебельных – Донская полукарликовая и Дарица.

Наши исследования показали, что короткостебельные сорта формируют более высокий урожай и накапливают большее количество клейковины, но худшего качества, в зерне, чем высокорослые (табл. 2).

Таблица 2 – Урожай и качество зерна сортов озимой пшеницы

Сорт	Урожай зерна, г/м ²	Качество зерна	
		количество сырой клейковины, %	показания ИДК
Безостая 1	561	29,8	62,7
Колос	607	31,2	75,0
Донская полукарликовая	635	32,9	82,0
Дарица	650	34,0	79,7
НСР _{0,05}	34		

Теперь рассмотрим особенности структурной организации фотосинтетического аппарата этих генотипов. Величина выхода замедленной флуоресценции зеленых листьев, обработанных диуроном (ингибитором электронного транспорта между фотосистемами) у короткостебельных сортов озимой пшеницы выше, чем у высокорослых (табл. 3). Интенсивность свечения в этих условиях пропорциональна абсолютной концентрации реакционных центров фотосистемы II (Венедиктов и др., 1982). Известно, что соотношение реакционных центров фотосистемы II и фотосистемы I находится в прямой зависимости (Рожковский и др., 1986), следовательно, полукарликовые сорта озимой пшеницы по общему количеству реакционных центров превосходят высокорослые.

Таблица 3 – Интенсивность замедленной флуоресценции образцов листьев сортов озимой пшеницы, обработанных диуроном, отн. ед.

№ п/п	Сорт	Интенсивность свечения
Высокорослые сорта		
1	Безостая 1	9,3±0,6
2	Колос	11,3±1,2
Короткостебельные сорта		
3	Донская полукарликовая	15,3±1,2
4	Дарица	15,0±1,0

Размеры светособирающей антенны фотосинтетической единицы можно определить (в относительных единицах) с помощью световых кривых ЗФ образцов, обработанных диуроном (Маторин и др., 1985). Как видно из рисунка 1, полукарликовые формы имеют меньшие размеры светособирающего комплекса фотосинтетической единицы, чем высокорослые.

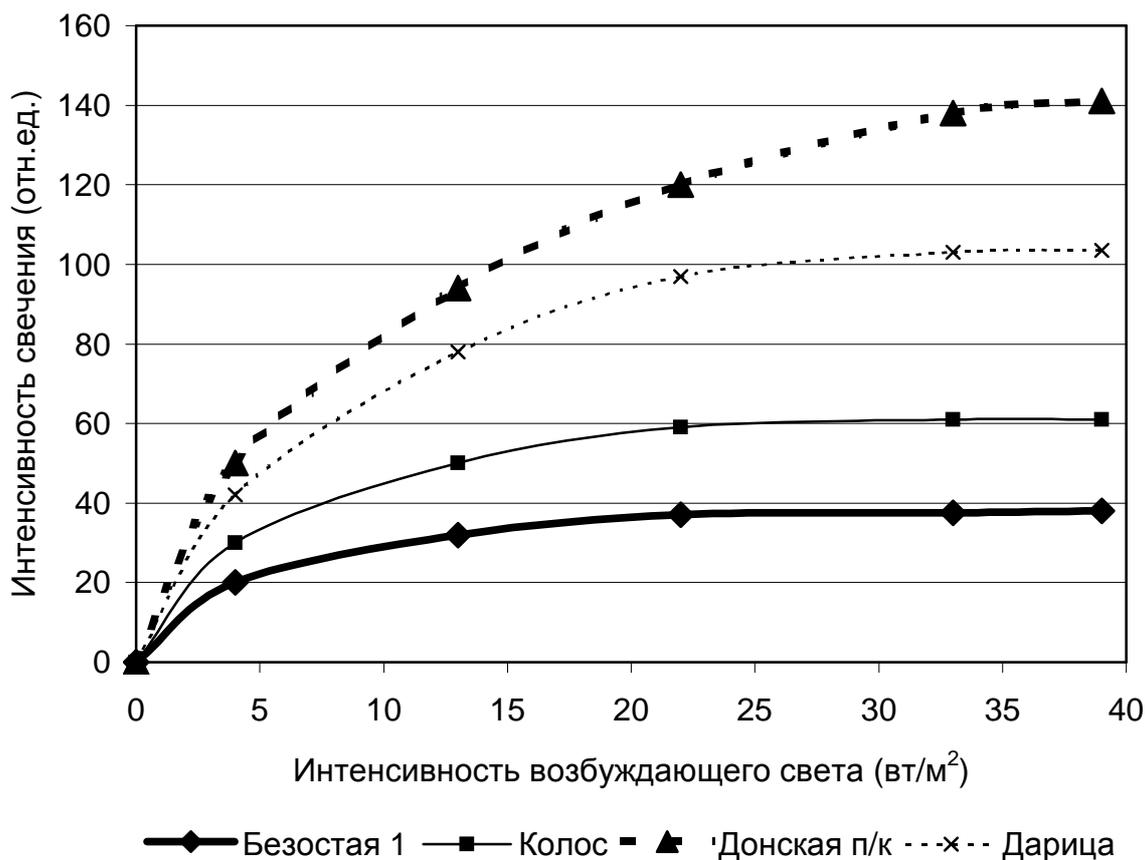


Рис. 1 – Зависимость замедленной флуоресценции от интенсивности возбуждающего света

Таким образом, наши данные свидетельствуют о том, что короткостебельные сорта озимой пшеницы, относительно высокорослых, имеют большее количество фотосинтетических единиц, но меньших размеров.

В настоящее время считается (Barber, 1980; Gerola, 1981; Anderson, 1982; Briantais et al., 1982), что сопрягающий фактор, ферредоксин-НАДФ-редуктаза и ФС I локализованы в расстыкованных областях тилакоидных мембран, в районах, обращенных в строму, в то время, как пигмент-белковый комплекс ФСII и светособирающий комплекс, в основном, находится в стыкованных областях, а сам процесс стыковки-расстыковки

регулируется рН, ионным составом среды, энзиматической модификацией белков и др.

Латеральная неоднородность в распределении комплексов показывает отсутствие единой функционально-активной цепи электронного транспорта. С другой стороны стыковка и расстыковка мембран позволяет перераспределять энергию, поглощенную светособирающим комплексом между фотосистемами.

Крайне важным следствием латеральной неоднородности фотосинтетического аппарата является высокая адаптивная способность первичных процессов фотосинтеза. Если осветить растение светом низкой интенсивности, который поглощается в ССК преимущественно хлорофиллом *b*, то в ФСІ будет попадать меньшая часть энергии возбуждения и избыточное возбуждение ФСІІ не сможет быть использовано. В результате квантовый выход флуоресценции будет высоким, а фотосинтез – низким. После нескольких минут освещения выход флуоресценции снижается, а скорость фотосинтеза возрастает. Это происходит из-за того, что часть возбуждений, передававшихся ранее в ФСІІ, теперь переносится к ФСІ.

Наши исследования показали, что высокорослые сорта озимой пшеницы имеют меньшее количество фотосинтетических единиц, что обуславливает накопление меньшего количества пластических веществ. Однако благодаря большим размерам светособирающего комплекса такие сорта могут в течение продолжительного времени суток обеспечивать темновые реакции высокоэнергетическими химическими соединениями. В утренние же и вечерние часы у них с большей эффективностью улавливается слабоинтенсивная солнечная энергия, чем у короткостебельных. Это позволяет высокорослым сортам в меньшей степени реагировать на изменения радиационного режима посева, в связи с погодными условиями, а так же наиболее рационально использовать в

процессах фотосинтеза весь спектр видимой части электромагнитных излучений.

Таким образом, суммируя время эффективной работы первичных процессов фотосинтеза в сутки, учитывая меньшую их зависимость от условий освещения можно сделать вывод о том, что у высокорослых сортов озимой пшеницы синтетические реакции обеспечиваются энергией в гораздо большей степени, чем у короткостебельных.

Влияние процессов фотосинтеза на качество зерна озимой пшеницы происходит через структурную организацию ассимиляционного аппарата, которая определяется генотипом и может меняться в зависимости от условий выращивания. Полученные результаты и анализ процессов, происходящих в тилакоидных мембранах, позволяют теоретически обосновать возможности дополнительных путей регулирования хода формирования качества зерна, а так же о том, что, генетически изменяя структуру фотосинтетического аппарата, селекционеры смогут создавать сорта, способные формировать зерно с высоким качеством.

Литература:

1. Венедиктов П.С., Маторин Д.Н. Методы исследования послесвечения фотосинтезирующих организмов // В сб.: Методы исследования фотосинтетического транспорта электронов. – Пущено на Оке, 1974. – 1985 с.
2. Маторин Д.Н., Венедиктов П.С., Рубин А.Б., Замедленная флуоресценция и ее использование для оценки состояния растительного организма // Извест. АН СССР, сер. Биологическая, 1985, №4. – С. 508-520.
3. Петрова Л.Н., Ерошенко Ф.В., Нешин И.В., Дуденко Н.В. Активность фотосинтетического аппарата различных по продуктивности сортов озимой пшеницы // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук, №2, 2002. – с. 11-13.
4. Рожковский А.Д., Бухов Н.Г., Воскресенская Н.П. О соотношении реакционных центров фотосистем и хлорофилла у листьев ячменя // ДАН СССР. – 1986, 289, №3. – С. 765-768.

5. Тарусов Б.Н., Веселовский В.А. Сверхслабые свечения растений и их прикладное значение. – М., Изд-во МГУ, 1978. – 151 с.
6. Anderson J. M. The role of chlorophyll-protein complexes in the function and structure of chloroplast thylakoids. – *Mol. and cell. Biochem.*, 1982, vol. 46, p. 161-172.
7. Briantais J., Vernotte C., Maisson B. Influence of stacking on the distribution of light energy in the photosynthetic apparatus. – *Physiol. veget.*, 1982, vol. 20, p. 111-122.
8. Barber J. Membrane surface and potentials in relation to photosynthesis. – *Biochim. et biophys. acta*, 1980, vol. 594, p. 253-308.
9. Gerola P. D. Thylakoid membrane stacking: structure and mechanism. – *Physiol. veget.*, 1981, vol. 19, p. 565-580.