

УДК 581:132

ЛІМІТУЮЧІ ЧИННИКИ ФОТОСИНТЕТИЧНОЇ АСИМІЛЯЦІЇ CO₂ У ДВОХ КОНТРАСТНИХ ЗА ПРОДУКТИВНІСТЮ СОРТІВ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

О.О.СТАСИК

Інститут фізіології рослин і генетики НАН України
Україна, 03022, м. Київ, вул. Васильківська 31/17
e-mail: o_stasik@yahoo.com

За допомогою математичного аналізу залежності асиміляції CO₂ від внутрішньолистякової концентрації CO₂ вивчали ключові лімітуючі параметри фотосинтезу високопродуктивного сорту новітньої селекції Фаворитка і менш продуктивного старого сорту Миронівська 808. Встановлено, що у сорту Фаворитка інтенсивність фотосинтезу, а також абсолютні і відносні значення інтенсивності фотодихання вищі, ніж у сорту Миронівська 808. Більша інтенсивність асиміляції CO₂ у високопродуктивного сорту пов'язана зі збалансованим підвищенням карбоксилювальної активності РБФКО, швидкості ресинтезу РБФ і метаболізації тріозофосфатів.

Ключові слова: Triticum aestivum L., сорти, продуктивність, асиміляція CO₂, фотосинтез, фотосинтетичні лімітуючі чинники.

Вступ. Підвищення активності фотосинтетичного апарату розглядається як один із най-перспективніших напрямків подальшого селекційно-генетичного покращення врожайності злакових, і пшениці зокрема, оскільки біологічні ресурси збільшення частки маси зерна в загальній масі рослини ($K_{\text{госп}}$) і формування більшого листового індексу посіву (ЛІ), на думку більшості дослідників, практично вичерпані [1, 2]. У зв'язку з цим особливої актуальності набувають дослідження функціональних особливостей фотосинтетичного апарату високопродуктивних сортів новітньої селекції порівняно із менш продуктивними сортами старої селекції. При цьому важливо визначити, які саме чинники (компоненти структури чи складові фотосинтетичного процесу) визначають вищу інтенсивність асиміляції CO₂ і повинні стати об'єктом генетичного покращення.

З метою виявлення лімітуючих ланок фотосинтезу запропоновано низку підходів, що базуються на методах математичного аналізу залежності асиміляції CO₂ від концентрації CO₂ в міжклітинниках листка (C_i)

© О.О.СТАСИК, 2008

та дозволяють кількісно оцінити ключові біохімічні параметри фотосинтетичного апарату *in vivo* [3]. Величина нахилу початкової лінійної ділянки A/C_i -залежності (кутовий коефіцієнт), що позначається в літературі термінами “ефективність карбоксилювання” (ЕК) або “провідність мезофілу”, характеризує, в першу чергу, карбоксилазну активність РБФКО, хоча може також істотно модифікуватися інтенсивністю фотодихання і величиною дифузійного опору для CO_2 в клітинах мезофілу [4]. Плато A/C_i -кривої, тобто максимальна інтенсивність асиміляції CO_2 при високих концентраціях CO_2 , є характеристикою активності синтезу РубФ в циклі Кальвіна, а точка перетину кривої з віссю ординат дорівнює інтенсивності фотодихання.

Найінформативнішим є аналіз залежності фотосинтезу від C_i за математичною моделлю, запропонованою Фаркухаром зі співавт. [5], що дозволяє обчислити максимальну активність карбоксилювання РБФКО (V_{cmax}), максимальну інтенсивність електронного транспорту, спрямованого на регенерацію РубФ (J_{max}) та інтенсивність використання тріозофосфатів у фотосинтезуючих клітинах (V_{tpu}).

Метою наших досліджень було вивчення ключових функціональних характеристик фотосинтетичної асиміляції CO_2 , що визначають активність фотосинтезу в двох контрастних за продуктивністю сортів озимої пшениці: Фаворитка – високопродуктивний сорт і Миронівська 808 – менш продуктивний сорт.

Матеріали і методи

Дослідження проводили на невідокремленому, повністю сформованому 4-му листку 4-тижневих рослин, вирощених у кліматичній камері Sanyo SGC097 при температурі 25/20 °C (день/ніч — 16/8 год) і освітленні 450

мкЕ/м²с ФАР. Площу листка визначали за результатом множення довжини на ширину біля його основи і попередньо визначений коефіцієнт 0,7. Інтенсивність CO_2 -газообміну центральної ділянки листка вимірювали за допомогою газоаналізатора CIRAS при 25 °C і 1200 мкЕ/м²с ФАР. Різна концентрація CO_2 в листовій камері створювалася і контролювалася засобами CIRAS.

Кутовий коефіцієнт початкової ділянки A/C_i -кривої, ЕК та інтенсивність фотодихання визначали за рівнянням лінійної регресії. Для оцінки V_{cmax} , J_{max} і V_{tpu} залежність апроксимували відповідно рівняннями:

$$A = V_{cmax} (C_i - \Gamma^*) / (C_i + K_c (1 + O/K_o)),$$

$$A = J_{max} (C_i - \Gamma^*) / (4C_i + 8\Gamma^*),$$

$$A = 3V_{tpu} / (1 - \Gamma^*/C_i),$$

де A – інтенсивність асиміляції CO_2 , V_{cmax} – максимальна активність карбоксилювання, C_i – концентрація CO_2 всередині листка, Γ^* – CO_2 -компенсаційний пункт за відсутності темного дихання на світлі, K_c і K_o – константи Міхаеліса-Ментен для РБФКО за CO_2 і O_2 відповідно, O – концентрація кисню, J_{max} – максимальна інтенсивність транспорту лінійного електронів, що використовується для синтезу РубФ в циклі Кальвіна, V_{tpu} – активність використання тріозофосфатів. Математичний аналіз проводили з використанням програмного забезпечення “Photosyn Assistant Ver. 1.1.2” (Parsons and Ogston, Dundee Scientific, Dundee, UK, 1999).

Вимірювання повторювали на листках 4 різних рослин, статистична обробка – стандартна з використанням “Minitab for Windows 14.1”.

Результати та обговорення

Досліджувані сорти істотно різнилися за розмірами листової пластинки 4-го листка і інтенсивністю асимі-

Таблиця 1. Морфо-фізіологічні характеристики фотосинтетичного апарату в контрастних за продуктивністю сортів озимої пшениці

Сорт	Площа листка, см ²	Асиміляція CO ₂ , мкмоль/(м ² с)	Продихова провідність, ммоль/(м ² с)	C _i , ммоль/моль
Миронівська 808	20,1 ± 0,8	23,5 ± 0,8	762 ± 48	271 ± 1
Фаворитка	15,1 ± 0,3***	28,4 ± 1,2*	912 ± 59	265 ± 3

Примітка: * — різниця достовірна з P < 0,05; *** — різниця достовірна з P < 0,001.

ляції CO₂ в розрахунку на одиницю поверхні (табл. 1). У високопродуктивного сорту Фаворитка площа листка була на 25% меншою, ніж в Миронівській 808. Сорти практично не відрізнялися за шириною листка, але у Миронівській 808 довжина листка була на 30% більшою. Разом із тим, сорт Фаворитка мав на 21% вищу активність асиміляції CO₂ за атмосферної концентрації CO₂, 360 ppm. Продихова провідність була також дещо вищою у Фаворитки, хоча різниця між сортами в даному випадку була недостовірною. Досліджені сорти не відрізнялися за концентрацією CO₂ в міжклітинниках листка. Однаковість C_i свідчить, що відмінності за інтенсивністю CO₂-газообміну в Фаворитки і Миронівській 808 визначалися особливостями фотосинтетичного апарату на клітинному рівні і не залежали від впливу продихів.

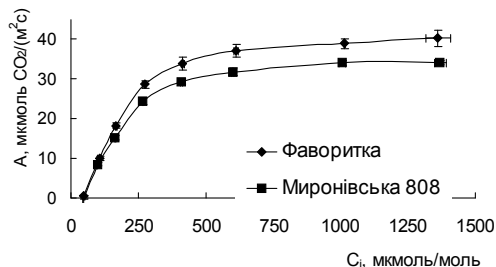


Рис. Залежність інтенсивності асиміляції CO₂ (A) від концентрації CO₂ в міжклітинниках у 4-го листка контрастних за продуктивністю сортів озимої пшениці Фаворитка і Миронівська 808

Дослідження залежності асиміляції CO₂ від C_i показали, що сорт Фаворитка переважав Миронівську 808 за інтенсивністю асиміляції CO₂ як при

низьких, так і при високих концентраціях CO₂ (рис.). Важливо зазначити, що в усіх досліджених діапазонах концентрацій CO₂ перевага Фаворитки була зумовлена внутрішніми особливостями фотосинтетичного апарату, а не продиховою регуляцією дифузії вуглекислого газу всередині листка.

Визначені за допомогою математичного аналізу експериментальних A/C_i-залежностей ключові кінетичні параметри фотосинтетичного апарату досліджених сортів наведено в табл. 2. Характеристики карбоксилазної активності Рубіско, ЕК і V_{сmax} у високопродуктивного сорту Фаворитка були на 29%, а максимальна активність ресинтезу РубФ в циклі Кальвіна, J_{max} і швидкість метаболізації тріозофосфатів, V_{TRU}, — відповідно на 37 і 32% вищими, ніж у менш продуктивної Миронівської 808. При цьому інтенсивність фотодихання в Фаворитки була на 63% вищою порівняно з Миронівською 808.

Оскільки ЕК окрім швидкості карбоксилювання зв'язано також негативною залежністю з інтенсивністю фотодихання і опором дифузії мезофілу, можна припустити, що останній параметр у Фаворитки менший порівняно з Миронівською 808, завдяки чому зберігається однакова величина відмінностей для ЕК і V_{сmax}.

Отримані результати свідчать, що інтенсивність фотосинтезу в листках високопродуктивного сорту новітньої

Таблиця 2. Кінетичні параметри фотосинтетичного апарату 4-го листка контрастних за продуктивністю сортів озимої пшениці

ЕК, мкмоль/(м ² с·Па)	Інтенсивність фотодихання, мкмоль/(м ² с)	V _{стак} , мкмоль/(м ² с)	J _{стак} , мкмоль/(м ² с)	V _{ТРУ} , мкмоль/(м ² с)
Миронівська 808				
1,22 ± 0,01	4,33 ± 0,06	68,1 ± 1,5	174 ± 5	10,3 ± 0,2
Фаворитка				
1,58 ± 0,08**	7,07 ± 0,77*	87,8 ± 5,8*	239 ± 25*	13,7 ± 0,3***

Примітка: * — різниця достовірна з P < 0,05; ** — різниця достовірна з P < 0,01; *** — різниця достовірна з P < 0,001.

селекції Фаворитка вища, ніж у менш продуктивного старішого сорту Миронівська 808. Це підтверджує гіпотезу, що подальше селекційно-генетичне підвищення продуктивності пшениці на сучасному етапі пов'язане, в першу чергу, з посиленням активності фотосинтетичного апарату, тоді як можливості збільшення екстенсивних параметрів (таких як площа листової поверхні) вже практично вичерпані [2, 6].

Більша інтенсивність асиміляції CO₂ в нового сорту зумовлена підвищеною карбоксилазною активністю РБФКО, активізацією реакцій ресинтезу РБФ в циклі Кальвіна і використання ранніх фотоасимілятів на синтез кінцевих продуктів фотосинтезу. Практично однакове підвищення всіх трьох ключових лімітуючих параметрів вказує на достатню збалансованість фотосинтетичного метаболізму в листках обох сортів. Інтенсифікація зазначених процесів у листках високопродуктивного сорту може бути зумовлена як збільшенням кількості ферментів циклу Кальвіна, синтезу сахарози і компонентів електрон-транспортного ланцюга хлоропластів, так і підвищенням активаційного статусу ключових ферментів і активності фотосистем [5]. З'ясування даного питання буде предметом подальших досліджень.

Разом із тим варто зазначити, що активність фотодихання в нового сорту зросла сильніше, ніж інтенсивність

фотосинтезу. У Фаворитки рівень фотодихання становив 25% щодо фотосинтезу, а в Миронівській 8,08–18%. Це узгоджується з виявленою нами раніше тенденцією підвищення відносного рівня фотодихання під час еволюції (збільшення плоідності), окультурення і селекції пшениці [7, 8]. Схожий тренд відзначений іншими дослідниками у сої [9]. Можна припустити, що з підвищенням продуктивності рослин роль фотодихання у регуляції метаболізму фотосинтезуючих органів зростає.

Отже, високопродуктивний сорт нової селекції Фаворитка характеризується вищою активністю фотосинтетичної асиміляції CO₂, ніж менш продуктивний старіший сорт Миронівська 808. Більша інтенсивність фотосинтезу в сорту Фаворитка пов'язана із збалансованим підвищенням активності РБФКО, швидкості регенерації РубФ в циклі Кальвіна і метаболізації тріозофосфатів та поєднувалася з вищими абсолютними і відносними значеннями інтенсивності фотодихання.

Перелік літератури

1. Моргун В.В., Шадчина Т.М., Кірізіій Д.А. Фізіолого-генетичні проблеми селекції рослин у зв'язку з глобальними змінами клімату // Физиология и биохимия культ. растений. — 2006. — Т. 38, № 5. — С. 371-389.
2. Long S.P., Zhu X-G., Naidu S.L., Ort D.R. Can improvement in photosynthesis

- increase crop yields? // Plant Cell Environ. – 2006. – Vol. 29, № 3. – P. 315-330.
3. Jones H.G. Photosynthetic limitations: use in guiding effort in crop improvement // J. Exp. Bot. – 1995. – Vol. 46, Spec. Iss. – P. 1415-1422.
 4. Лайск А.Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C₃-растений. М.: Наука, 1977. – 194 с.
 5. Von Caemmerer S. Biochemical models of leaf photosynthesis. Canberra: CSIRO Publishing, 2000. – 195 p.
 6. Reynolds M.P., van Ginkel M., Ribaut J.-M. Avenues for genetic modification of radiation use efficiency in wheat // J. Exp. Bot. – 2000. – Vol. 51, Spec. Issue. – P. 459-473.
 7. Стасик О.О., Гуляев Б.И. Изучение связи интенсивности фотодыхания и продуктивности у растений яровой пшеницы: Генотипический аспект // Фотосинтез и продукционный процесс сельскохозяйственных культур / Ред. Б.И. Гуляев. Киев, 1991. — С. 28-38.
 8. Стасик О.О. Изучение связи между продуктивностью и интенсивностью фотодыхания у растений пшеницы : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1992. – 20 с.
 9. Игамбердиев А.У., Лавлинский А.В. Особенности метаболизма и активность ферментов микротелец у культурного и дикого вида сои и их гибридов // Физиология растений. – 1989. – Т. 36, Вып. 2. – С. 324-331.

Представлено О.В. Дубровною
Надійшла 18.02.08

ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АССИМИЛЯЦИИ
CO₂ В ДВУХ КОНТРАСТНЫХ
ПО ПРОДУКТИВНОСТИ СОРТОВ
ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

О.О. Стасик

Институт физиологии растений
и генетики НАН Украины
Украина, 03022, г. Киев,
ул. Васильковская 31/17
e-mail: o_stasik@yahoo.com

Используя методы математического анализа зависимости ассимиляции CO₂, от внутрилиственной концентрации CO₂ изучали ключевые лимитирующие параметры фотосинтеза у высокопродуктивного сорта новейшей селекции Фаворитка и менее продуктивного старого сорта Мироновская 808. В фазу кущения 4-й полностью сформированный лист сорта Фаворитка обладал более высокой интенсивностью фотосинтеза, чем лист сорта Мироновская 808, при обычных, низких и высоких концентрациях CO₂, а также большими абсолютным и относительным значениями интенсивности фотодыхания. Установлено, что более высокая интенсивность фотосинтеза в листе высокопродуктивного сорта связана со сбалансированным повышением карбоксилирующей активности РБФКО, скорости ресинтеза РБФ и метаболизации триозофосфатов.
Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., сорта, продуктивность, ассимиляция CO₂, фотосинтез, фотосинтетические лимитирующие факторы.

LIMITING FACTORS OF CO₂ ASSIMILATION
RATE IN TWO CONTRASTING IN THEIR
PRODUCTIVITY WINTER WHEAT VARIETIES

O.O. Stasik

Institute of Plant Physiology and Genetics,
NAS of Ukraine,
Ukraine, 03022, Kyiv, 31/17 Vasylykivska Str.,
e-mail: o_stasik@yahoo.com

The key limiting factors of CO₂ assimilation rate were studied in high-yielding recently released variety of winter wheat Favoritka and old less productive variety Myronivska 808. The photorespiration rate, the carboxylation efficiency, the maximal rate of carboxylation by Rubisco (V_{cmax}), the maximal electron transport rate driving RuBP regeneration (J_{max}) and the rate of triose phosphate utilisation (V_{tpu}) were routinely estimated from gas exchange measurements using commonly accepted model functions. It was shown that new high-yielding variety has have higher CO₂ assimilation rate than old one and this has been related to proportional increase in V_{cmax} , J_{max} and V_{tpu} . Both absolute and relative photorespiration rates were higher in new high-yielding variety.
Key words: *Triticum aestivum* L., varieties, productivity, CO₂ assimilation rate, photorespiration, photosynthesis limiting factors.