

PHOTOSYNTHESIS AND PLANT PRODUCTIVITY

V. I. CHIKOV

The history of theory of the photosynthetic productivity is considered. There was no success in attempts to increase the chloroplast photosynthetic activity. The contradictions between requirements of a plant as a species and a man as a producer of agricultural output are shown.

Кратко рассмотрена история развития теории фотосинтетической продуктивности. Поиск путей увеличения активности фотосинтетического аппарата растений на уровне хлоропласта оказался неудачным. Показаны противоречия между потребностями растения как вида и человека как производителя сельскохозяйственной продукции.

СВЯЗЬ ФОТОСИНТЕЗА С ПРОДУКТИВНОСТЬЮ РАСТЕНИЙ

В. И. ЧИКОВ

Казанский государственный университет

ВВЕДЕНИЕ

Первоначально представление о связи фотосинтеза растений с их продуктивностью базировалось на мнении о том, что между ними существует если не равенство, то прямая зависимость. Поэтому все усилия были направлены на установление этой зависимости количественно. Предполагалось, что продуктивность — это фотосинтез за вычетом потерь CO_2 в дыхании. Долгие десятилетия интенсивность дыхания фигурировала в качестве отрицательной величины в уравнении зависимости продуктивности от фотосинтеза. В связи с этим полагали, что дыхание должно быть менее интенсивным, а пониженные ночные температуры считались способствующими повышению урожая. И только в 70-х годах XX века была доказана связь дыхания с продуктивностью растения. Стало ясно, что потери вещества и энергии в ходе дыхания есть расплата клетки за работу по преобразованию веществ с меньшей энергией и большей энтропией в сложные энергоемкие структурные вещества.

Постепенно выяснялось, что зависимость между фотосинтезом и урожаем значительно сложнее. Оказалось, что необходимо учитывать мощность развития фотосинтетического аппарата (ФСА) растения (площадь листьев, содержание хлорофилла), а также время его работы.

В течение длительного времени проводился активный поиск растений, имеющих повышенную интенсивность фотосинтеза. Но оказалось, что между интенсивностью фотосинтеза и продуктивностью корреляция отсутствует. И самое интересное, что как бы ни было растение продуктивно, а интенсивность его фотосинтеза высокой, всегда сохранялась возможность ее повысить. Если такому растению обеспечить более высокую, чем естественная, концентрацию углекислоты, то фотосинтез, как правило, возрастает. Из этого следовал вывод, что процесс фотосинтеза не загружен в полной мере и возможно его форсирование. Надо отметить, что стимуляция фотосинтеза, наблюдавшаяся сразу после повышения концентрации CO_2 , обычно была временной и в дальнейшем возвращалась к исходному (перед повышением концентрации CO_2) уровню. В то же время мероприятия, направленные на повышение фотосинтеза (создание высокого уровня освещенности, минерального питания,

влагообеспеченности, концентрации CO_2 и т.п.), способствовали увеличению продуктивности. В чем же заключается связь фотосинтеза с продуктивностью? Почему так трудно найти четкие количественные соотношения между интенсивностью фотосинтеза и конечным урожаем. Лимитирует ли фотосинтез получение высокого урожая? Прежде чем ответить на эти вопросы, необходимо остановиться на показателях, определяемых для характеристики продуктивности и фотосинтеза.

ПОКАЗАТЕЛИ ФОТОСИНТЕЗА И ПРОДУКТИВНОСТИ И ИХ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Измерение интенсивности фотосинтеза. Как известно, открытие фотосинтеза произошло в 1771 году, когда Дж. Пристли обнаружил способность растений исправлять состав воздуха, испорченного горением свечи или дыханием животного [1]. Это и предопределило на два века вперед способ измерения интенсивности фотосинтеза. Для этого в специальной прозрачной камере, в которую помещали растение, лист, суспензию хлоропластов или водорослей, на свету оценивали скорость убывания концентрации углекислоты или увеличения концентрации кислорода. Соответственно и интенсивность процесса рассчитывали как количество поглощенной углекислоты или выделившегося кислорода (в мкл или мг) в расчете на единицу поверхности или массы листьев. Поскольку интенсивность фотосинтеза единицы поверхности или массы листьев сильно варьировали, то в некоторых случаях возникала необходимость оценивать эффективность работы единицы массы фотосинтетических пигментов, и тогда поглощение CO_2 или выделение O_2 рассчитывали на единицу содержания хлорофилла.

Работы такого рода показали большую вариабельность всех показателей, и первоначально это вдохновило исследователей на поиск путей форсирования продуктивности растений за счет повышения эффективности их фотосинтеза. Однако выяснилось, что эффективность функционирования единицы содержания хлорофилла возрастает со снижением его концентрации. Наоборот, интенсивность фотосинтеза единицы поверхности листа или целого растения возрастает с повышением содержания в нем хлорофилла, то есть в условиях низкой эффективности усвоения CO_2 единицей массы пигментов. Было найдено оптимальное содержание хлорофилла и площади листьев на единицу площади посева, которое соответствует максимальному урожаю [2]. Таким образом, обнаружилось противоречие между эффективностью работы единицы массы хлорофилла на уровне хлоропласта и продуктивностью единицы ассимилирующей поверхности листа, растения, посева.

Определение показателей продуктивности. Это определение обычно менее сложно, так как оно сводится к измерению нарастающей массы расте-

ния. В некоторых случаях целью выращивания растения является получение не общей биомассы, а определенных хозяйственно важных органов: зерна, корнеплодов, плодов и т.п. Для учета этого фактора ввели специальный показатель — коэффициент хозяйственной эффективности ($K_{\text{хоз}}$), обозначающий долю хозяйственно важной части урожая в общей массе растения [2]. Как правило, усилия человека при селекции растений направлены прежде всего на повышение $K_{\text{хоз}}$. Этот показатель легко оценивался визуально, и его селекция была успешной. Однако при доведении хозяйственно важного органа до чрезмерно больших размеров качество урожая, а в некоторых случаях и продуктивность снижались. У злаковых растений колосья оказывались не полностью заполненные зернами, у сахарной свеклы при большом корнеплоде была мала сахаристость, а у картофеля — крахмалистость. Все это осложняло выявление связи фотосинтеза с продуктивностью и тормозило дальнейшее ее форсирование.

При рассмотрении сущности показателей интенсивности фотосинтеза и продуктивности легко заметить, что первые отражают функцию поверхности растения, листа, клетки, а вторые связаны с нарастанием объема, массы растения. Для первых большое значение имеет диффузия CO_2 в лист, в хлоропласт. Это способствовало появлению целого направления исследований по выяснению путей и закономерностей диффузии CO_2 к местам его связывания. Было установлено, что углекислота играет роль не только главного субстрата (источника поглощенного углерода) в процессе фотосинтеза, но и стимулятора фотохимических процессов в хлоропластах. Поэтому с повышением концентрации CO_2 фотосинтез и продуктивность растения могут повышаться даже при уменьшении освещенности. При форсировании продуктивности (на генетическом или фенотипическом уровнях) растение обычно выбирает путь экстенсивный, то есть наращивает дополнительно листовую поверхность с большим содержанием хлорофилла, эффективность которого при этом падает.

В поиске путей согласования интенсивности фотосинтеза и хозяйственной продуктивности большие надежды возлагались на выяснение вклада в фотосинтез целого растения не только листьев, но и других содержащих хлорофилл органов. Общеизвестно, что хлорофилл содержат не только листья, но и нелистовые органы (стебли, колосья, части цветков, плоды). Действительно, исследования показали, что вклад этих органов в фотосинтез целого растения у некоторых растений в определенные периоды может даже превышать вклад фотосинтеза листьев. Были установлены функциональные особенности разных ассимилирующих органов. Оказалось, что фотосинтез нелистовых органов менее поддается в условиях засухи. Но и это не объясняло отсутствия корреляции интенсивности фотосинтеза с хозяйственной продуктивностью растений.

КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ ОБРАЗУЮЩИХСЯ В ХОДЕ ФОТОСИНТЕЗА ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ И ЕГО ЗАВИСИМОСТЬ ОТ УСЛОВИЙ ОСУЩЕСТВЛЕНИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Уже самые первые опыты с меченым углеродом, когда еще не были известны механизмы усвоения углекислоты, показали, что в ходе фотосинтеза быстро образуется широкий набор самых разнообразных соединений. Это сахара, аминокислоты, органические кислоты, белки и вещества липидной природы. Было установлено, что при смене условий существования растения соотношение углеводной и неуглеводной составляющей продуктов фотосинтеза сильно изменяется. И.А. Тарчевский ввел даже специальный термин “неспецифическая ответная реакция” ФСА на действие различных факторов [3]. В общих чертах суть ее заключалась в том, что на любое неблагоприятное воздействие процесс усвоения CO_2 реагировал снижением образования сахарозы (основного транспортного продукта фотосинтеза) и относительным усилением образования аминокислот и органических кислот. Причем только что усвоенный углерод углекислоты оказывался в соединениях, участвующих в процессах дыхания. Была высказана идея, что в неблагоприятных условиях происходит прямое замыкание фотосинтеза на дыхание и образовавшиеся продукты фотосинтеза окисляются (сжигаются) в дыхании до аминокислот, снижая продуктивность.

Интересно, что среди специалистов, занимающихся проблемой фотосинтеза на разных уровнях организации ФСА, иногда возникали споры о масштабе этого процесса. Где кончается фотосинтез и начинаются постфотосинтетические процессы? Разные специалисты давали неодинаковые ответы, но в представлениях большинства исследователей доминировала точка зрения о том, что фотосинтез завершается образованием сахаров, а доля образующихся аминокислот и других соединений не существенна и составляет единицы процентов. Из этого следовало, что конечный продукт фотосинтеза — сахароза, которая транспортируется и используется в различных потребляющих органах растения. В связи с этим потребовалось выяснение механизмов транспорта продуктов фотосинтеза и взаимодействия между донорами (листьями) и акцепторами (потребляющие органы) ассимилятов в растениях.

ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ФОТОСИНТЕЗИРУЮЩИМИ И ПОТРЕБЛЯЮЩИМИ АССИМИЛЯТЫ ОРГАНАМИ

Еще в 1933 году А.Л. Курсанов впервые продемонстрировал подавление фотосинтеза при торможении оттока ассимилятов из листа [4]. Торможение оттока ассимилятов из листьев создавалось путем перерезания проводящих сосудов флоэмы. Но активное изучение донорно-акцепторных отношений (ДАО) началось в 70-х годах, когда уже был

ясен механизм усвоения CO_2 в ходе фотосинтеза. Появилось много публикаций, в которых искусственно изменяли взаимоотношения между фотосинтезом и потреблением ассимилятов в растении.

Нарушение ДАО осуществляли самыми разными способами. Затеняли часть листовой поверхности или плодовые органы, регулировали число плодоземелентов, удаляя часть плодов или цветков, тормозили экспорт ассимилятов из листьев, охлаждая стебли, черешки листьев или потребляющие органы и т.п. Многочисленные опыты позволили выявить прямую зависимость фотосинтеза от интенсивности экспорта ассимилятов из листа. Торможение экспорта ассимилятов или их утилизации в потребляющих органах (например, при удалении части плодов) приводило к подавлению фотосинтеза листьев. Наоборот, увеличение потребности в ассимилятах (например, после удаления части листьев) обычно вызывало стимуляцию интенсивности фотосинтеза в оставшихся листьях.

Одним из первых это обнаружил казанский энтомолог К.И. Попов еще в 50-х годах. Он обратил внимание на интенсификацию ростовых процессов у растений, слегка поврежденных листогрызущими сельскохозяйственными вредителями. Должного развития эти работы в то время не получили.

Эндогенная (внутриорганизменная) регуляция ДАО была наглядно проиллюстрирована А.Т. Мокроносовым [5]. Согласно его модели (рис. 1), интенсивность фотосинтеза находится под контролем потребляющих ассимиляты органов. Если их ростовые процессы и соответственно использование ассимилятов в потребляющих органах (5) идут активно, то уменьшается фонд продуктов фотосинтеза в доноре (3) и фотосинтетический канал (1) расширяется, восполняя дефицит продуктов фотосинтеза. Наоборот, если по каким-либо причинам запрос на

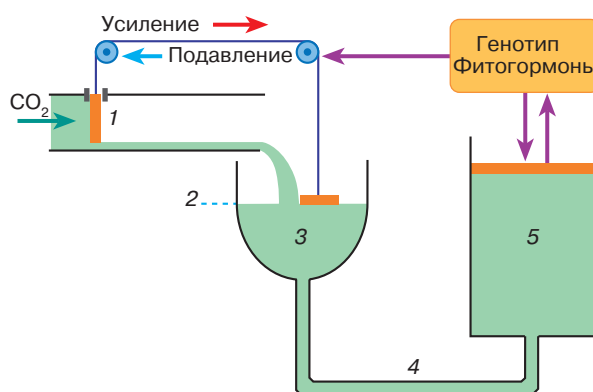


Рис. 1. Модель эндогенной регуляции фотосинтеза в целом растении: 1 – фотосинтетический канал; 2 – контрольный уровень метаболитов; 3 – пул продуктов фотосинтеза; 4 – система транспорта; 5 – органы, потребляющие продукты фотосинтеза

ассимиляты снижается (например, опадение завязей или повреждение растущих плодов вредителями), то фотосинтез тормозится. И в том и в другом случае включаются генотипические или гормональные механизмы регуляции как фотосинтетической функции, так и активности ростовых процессов в потребляющих органах. Оба типа регуляции сопряжены друг с другом. Повышенный гормональный статус растения (например, при избытке ассимилятов) активирует ростовые процессы не только в потребителях ассимилятов, но и в самих листьях. При этом лист, даже завершивший свой рост делением клеток, может увеличиться по массе в несколько раз за счет роста клеток растяжением, то есть увеличения размера клеток.

Позднее данная модель многократно дополнялась. В нее включали все новые, обнаруженные разными исследователями положительные и отрицательные обратные связи в ДАО. Модель отражала тот факт, что фотосинтез как энергетический процесс выполняет в растении исполнительную функцию. Он отслеживает запрос на ассимиляты со стороны потребляющих органов. И только. Растение существует не ради фотосинтеза, а использует его для своих целей. А это означает, что все попытки каким-то образом улучшить структуру ФСА растения без изменения емкости и активности потребляющих ассимиляты органов, скорее всего, не будут успешными.

При всей внешней красоте и убедительности гипотезы об определяющей роли ростовых процессов в регуляции фотосинтеза появились и данные, противоречащие этой идее. При детальном изучении реакции растения на нарушение ДАО в некоторых случаях были выявлены и прямо противоположные эффекты. Например, динамика фотосинтеза после удаления части листовой поверхности была различной в зависимости от степени сокращения площади листьев (рис. 2). Если нарушение было небольшим (на растении оставлено 50–70% листьев), наблюдалась стимуляция фотосинтеза, которая сохранялась в течение многих дней. Если же на растении листьев оставалось мало (20%), то после кратковременной стимуляции наступало устойчивое подавление фотосинтеза [5]. В других опытах удаление потребляющих ассимиляты органов вызывало не подавление фотосинтеза, а стимуляцию его [6].

Еще более интересным оказалось изменение процессов транспорта ассимилятов из листьев при нарушении ДАО. Оказалось, что чаще всего на любое сильное нарушение ДАО лист реагирует торможением своей экспортной функции. Причем если торможение оттока ассимилятов из листьев после удаления части потребляющих органов было понятным, то такой же эффект после удаления части листьев казался алогичным. Ясность появилась после изучения транспорта ассимилятов в ходе развития растения. Оказалось, что в определенные периоды

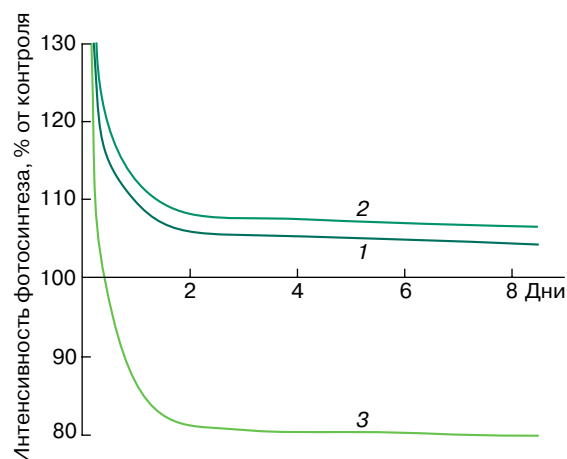


Рис. 2. Изменение интенсивности фотосинтеза при дефолиации растения. На растении оставлено 70% (1), 50% (2) или 20% (3) площади листьев

между отдельными потребляющими органами возникает конкуренция за получение ассимилятов. С появлением колосьев, плодов, клубней транспорт ассимилятов переориентируется прежде всего на их обеспечение. В результате создается дефицит ассимилятов в других органах, прежде всего в корнях. Например, с появлением в колосе пшеницы зерновок (главные акцепторы) поступление ассимилятов в колос увеличивается в три раза, а в корни сокращается в пять-шесть раз, что сопровождается двукратным снижением фотосинтеза листьев [6]. В этих условиях любое снижение массы образующихся ассимилятов вызывает еще более резкое обострение конкуренции за их получение, причем прежде всего от этого страдают корни.

Снижение обеспечения корней ассимилятами приводит к ухудшению их функционирования. В результате они меньше поглощают минеральных веществ из почвы и соответственно меньше снабжают ими ФСА. Дефицит азота в листьях приводит к потере в них аминокислот, которые продолжают оттекать из листьев к потребляющим органам, вызывая деградацию ФСА. В этих условиях происходит торможение фотосинтеза (снижение синтеза сахарозы и ее экспорта из листа) и как следствие — снижение продуктивности. Таким образом, для установления связи фотосинтеза с продуктивностью оказалось необходимым учитывать и взаимоотношения ФСА с корневой системой.

Для подтверждения правильности этой идеи были проведены опыты. У растений пшеницы в период формирования зерновок в колосе, когда начинается интенсивное накопление сухой массы, были удалены три верхних колоска (из восемнадцати имеющихся в колосе). Расчет был таков. Для ликвидации дефицита ассимилятов в растении необходимо высвободить около 15% их общего фонда.

Именно настолько к этому периоду снизилась обеспеченность корней ассимилятами. Удаление колосков высвободило часть ассимилятов, и они в большем объеме поступили в корни, что увеличило время активной жизни и фотосинтез листьев. Они дольше функционировали, что привело к более длительному накоплению сухого вещества в зерновках. В результате колос, у которого было уменьшено число зерновок, оказался по сухой массе зерен почти на 30% больше, чем контрольный. Аналогичное возрастание конкуренции за ассимиляты происходит и у огурцов в период массового плодообразования, поэтому так полезны частые съемы урожая и подкормки в этот период.

Позднее было выяснено, что величина такого эффекта (возрастание интенсивности фотосинтеза и урожая после сокращения массы потребляющих органов) у разных сортов зависит от напряженности конкуренции за получение ассимилятов между плодами и корнями. Это позволило использовать такой подход для отбора более перспективных по продуктивности форм растений.

Анализ большого числа сортов и форм растений пшеницы в процессе ее селекции от диких форм до современных высокопродуктивных показал, что по мере окультуривания растений (в условиях создания для них максимально благоприятных условий) происходило неуклонное увеличение размера плода и относительное сокращение корневой системы. Таким растениям не было необходимости развивать корневую систему. Чем более благоприятные условия водообеспечения и минерального питания им создавали, тем относительно меньшего размера развивалась корневая система. Это, в свою очередь, не только создавало предпосылки для конкуренции за ассимиляты, но и снижало устойчивость растений к неблагоприятным условиям. Известно, что культурные растения гораздо более изнеженные и легко теряют свои качества, когда попадают в менее благоприятные условия.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, усвоенная в ходе фотосинтеза углекислота, превратившись в сахарозу, распределяется по растению. Ее транспорт имеет свои механизмы регуляции, в которые вмешивается и конкуренция между отдельными потребляющими органами. Эта конкуренция опосредованно оказывает регуляторное действие на сам фотосинтез, который имеет собственные способы поддержания процесса на необходимом уровне, но в целом фотосинтез обеспечивает потребности ростовых процессов в ассимилятах. Таким образом, между фотосинтезом, происходя-

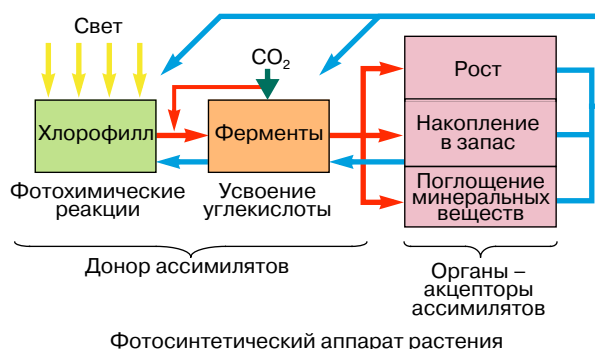


Рис. 3. Некоторые из связей, участвующие в регуляции фотосинтеза и продуктивности растения

щим в хлоропластах, и различными потребляющими органами существует масса прямых и обратных связей. Часть из них показана на рис. 3. Многие из этих связей еще мало изучены, а некоторые, вероятно, даже и неизвестны. Форсирование продуктивности растения возможно только путем дальнейшей оптимизации всех многочисленных связей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высш. шк., 1989.
2. Ничипорович А.А. Фотосинтетическая деятельность растений и пути повышения их продуктивности // Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М.: Наука, 1972. С. 511.
3. Тарчевский И.А. Фотосинтез и засуха. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1964. 182 с.
4. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.
5. Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма: 42-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1983. 64 с.
6. Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987. 188 с.

* * *

Владимир Иванович Чиков, доктор биологических наук, профессор, руководитель лаборатории углеродного метаболизма Казанского института биологии Российской Академии наук. Область научных интересов: физиология и биохимия фотосинтеза, продукционные процессы растений. Читает курс «Биохимия», а также спецкурсы по «Физиологии и биохимии фотосинтеза» и «Биоэнергетике» в Казанском государственном университете. Автор более 140 научных работ, в том числе одной монографии и двух изобретений.