

Такие же структурные и функциональные особенности фотосинтетического аппарата формируются под действием сильного света. При полном солнечном освещении даже при благоприятных для фотосинтеза и роста условиях лишь около 10% поглощенной энергии используется в фотосинтетических реакциях. При пониженной температуре процент утилизации поглощенного света еще ниже. Перечисленные выше особенности организации фотосинтетического аппарата связаны с защитой реакционных центров ФС2 от повреждающего действия избытка энергии и поэтому имеют адаптивное значение для фотосинтеза как при повышенной освещенности, так и при пониженной температуре. Низкое содержание хлорофилла и комплексов ССК2 в хлоропласте уменьшает поглощение света. Ксантофиллы и каротиноиды выполняют фотопротекторную функцию. Активная фиксации CO₂, которую обеспечивает высокая концентрация Рубиско и других ферментов цикла Кальвина, также способствует максимально возможному использованию поглощенной световой энергии.

Повышение температуры роста вызывает изменение в организации фотосинтетического аппарата аналогичные тем, которые вызывает затенение. Листья растений, растущих при более высокой температуре, по сравнению с листьями, формирующимися на холоде, тоньше, клетки хлоренхимы обычно мельче, хлоропласты располагаются вдоль клеточных стенок, не затеняя друг друга (напротив, в клетках растений в тундре и в средней полосе зимой хлоропласты размещаются группами или слоями, нередко под углом к клеточной стенке). В хлоропластах под действием тепла увеличиваются содержание хлорофилла, число тилакоидов и их суммарная длина, относительное количество крупнотилакоидных гран. Отмечено увеличение отношения мембран appressed/non-appressed, которое часто, но не всегда, сопровождается снижением отношения Хл а /Хл б и увеличением количества полипептидов ССК2.

Реорганизация тилакоидной системы в зрелых хлоропластах может произойти за очень короткий срок. В результате 3-х часовых экспозиций при супероптимальной температуре (тепловых шоков), повышающих терморезистентность фотосинтеза, в хлоропластах пшеницы и земляники увеличивается число и суммарная протяженность фотосинтетических мембран. Формируются многотилакоидные граны, уменьшается доля гран с малым количеством тилакоидов. В этом случае изменения в структуре хлоропластов не сопровождались какими-либо сдвигами в содержании и соотношениях фотосинтетических пигментов, мембранных и растворимых белков. Однако одновременно с увеличением объема тилакоидной системы в 1,4 раза в хлоропластах пшеницы в 1,5 раза увеличилось содержание хлоропластных липидов, что указывает на формирование тилакоидов с измененной молекулярной структурой, для которой характерны высокие соотношения липиды / белок и липиды / хлорофилл.

Многотилакоидные граны «теневого» типа могут также формироваться в результате объединения предсуществующих мелких гран. Это происходит под действием более коротких интенсивных прогревов и не сопровождается увеличением суммарной длины тилакоидов и стимуляцией синтеза липидов.

В отличие от «световой» структуры, формирующейся под действием холода и имеющей несомненное приспособительное значение, вопрос о значении образования тилакоидной системы «теневого» типа в результате действия повышенной температуры остается открытым.

Литература

Кислюк И.М., Буболо Л.С., Каменцева И.Е., Котлова Е.Р., Шерстнева О.А. Тепловой шок увеличивает терморезистентность фотосинтетического транспорта электронов, количество мембран и липидов в хлоропластах листьев пшеницы // Физиология растений. 2007. Т.54. С. 517–525.

Кислюк И.М., Васильковский М.Д., Буболо Л.С., Палеева Т.В., Влияние температуры на строение листьев и фотосинтез *Carex lugens* (Сурепеае) *Arctagrostis arundinacea* (Роасеае). // Ботан. журн. 1983. Т.68. С. 1325–1332.

Мирославов Е.А., Вознесенская Е.В., Буболо Л.С. Структура хлоропластов северных растений в связи с адаптацией фотосинтетического аппарата к условиям Арктики. // Физиология растений. 1996. Т.43. С. 374–379.

Пьянков В.И., Васильковский М.Д., Температурная адаптация фотосинтетического аппарата растений арктической тундры о.Врангеля *Oxuria digyna* и *Alopecurus alpinus* // Физиология растений. 1994. Т. 41. С. 517–525.

Adams III W.W., Demmig-Adams B., Rosenstiel T.N., Brightwell A.K., Ebbert V. Photosynthesis and photoprotection in overwintering plants // Plant Biol. 2002. V.4. P. 545–557.

Maxwell D.P., Falk S., Trick C.G., Huner N.P. Growth at low temperature mimics high-light acclimation in *Chlorella vulgaris* // Plant Physiol. 1994. V.105. P. 535–543.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ДЕЙСТВИЯ СИНТЕТИЧЕСКИХ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА РАСТЕНИЯ ТОМАТА (*LYCOPERSICON ESCULENTUM* MILL) В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ВЫРАЩИВАНИЯ

Будыкина Н.П., Алексеева Т.Ф., Хилков Н.И.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

В последние десятилетия наряду с созданием устойчивых и высокопродуктивных сортов растений с помощью селекции и генной инженерии используют и другие методы воздействия, модифици-

рующие или усиливающие реализацию генетического потенциала продуктивности растений в пределах нормы реакции генотипа. Это биологически активные вещества, в частности, синтетические регуляторы роста и развития растений, дающие существенный экономический эффект (Будыкина и др., 1997, 1998, 1999, 2003, 2007; Kamuro, Tacatsuto, 1999; Kripach et al. 2000; Деева, 2001; Малеванная, 2001; Лукаткин и др., 2003; Прусакова и др., 2005 и др.).

Мы провели изучение эффективности действия различных по природе и механизму действия синтетических рострегулирующих препаратов (хлорхолинхлорида – ССС, силка и эпина*_{экстра}) на растения томата (*Lycopersicon esculentum* Mill) при культивировании его в различных типах культурооборота (зимне-весеннем, весенне-летнем и летне-осеннем) в условиях Карелии.

Выполненные исследования показали, что реакция томата на обработку препаратами, на основании оценки в онтогенезе их ростовых и генеративных процессов, устойчивости к стресс-факторам, урожайности и качества продукции, меняется в зависимости от комплекса микроклиматических факторов, фазы развития растений при обработке, концентрации (дозы) и способа применения препарата.

Установлено, что эффекты действия хлорхолинхлорида зависят от температуры воздуха и освещенности в теплице, влажности почвы и уровня минерального питания. Так, в рассадный период ССС тормозит апикальный рост растений томата при температурах в диапазоне 15–42 °С (физиологически оптимальные и повышенные температуры среды) и стимулирует подъем холодоустойчивости в области низких положительных и оптимальных температур (6–27 °С).

Анализ данных по изучению действия препарата на показатели рассады при различной интенсивности освещения показал (табл. 1), что ростингибирующий эффект ретарданта сильнее в условиях пониженной освещенности (4–6 тыс. лк). Отмечены и некоторые различия в распределении сухой биомассы целого растения при низкой и более высокой (8–10 тыс. лк) освещенности. К концу рассадного периода у обработанных хлорхолинхлоридом растений доля стеблей в общей массе примерно вдвое ниже, а доля корней, наоборот, в 1,5 раза выше, чем у контрольных растений. Подчеркнем, что последнее положительно сказывается на укоренении рассады в теплицах. При этом разница в биомассе при обеих интенсивностях освещения была меньше в группе растений, обработанных ретардантом, чем у растений контрольных вариантов. Независимо от уровня освещенности хлорхолинхлорид существенно ускорял генеративное развитие томатов. Препарат способствовал лучшему использованию световой энергии растениями, и уровень освещенности в зимние месяцы 4 тыс. лк обеспечивал высокое качество рассады. В режиме низкой освещенности ростингибирующий эффект ретарданта усиливался и сохранялся дольше, нежели при освещенности 8–10 тыс. лк. При высоких интенсивностях облученности рассады (выращивание ее в весенние и летние месяцы) положительное влияние препарата обнаружено только при увеличении дозы до 50–100 мг/раст. (в зимний период оптимальной является доза 20 мг/раст.). В послерассадный период повышение содержания азота в тепличных грунтах существенно ослабляет росттормозящее действие ретарданта и стимулирует при этом раннюю и общую продуктивность. Снижение влажности почвы в первые две недели после высадки рассады до 50% ППВ, наоборот, усиливает ростингибирующее влияние ССС и приводит к снижению урожайности.

Таблица 1

Влияние хлорхолинхлорида (ССС, доза 20 мг/растение) при различной освещенности на качество рассады томатов (сорт Ласточка) перед высадкой в зимнюю теплицу

Показатель	Освещенность, тыс.лк			
	4–6		8–10	
	контроль	ССС	контроль	ССС
Высота растений, см	60 ± 5	30 ± 3	45 ± 4	32 ± 4
Диаметр стебля в области 5–6-го междоузлия, мм	5,0 ± 0,3	6,5 ± 0,4	5,4 ± 0,2	6,9 ± 0,2
Число листьев, шт.	14,5 ± 0,3*	14,1 ± 0,2*	14,9 ± 0,3*	14,0 ± 0,2 *
Фаза развития	Цветение 1-го, бутонизация 2-го соцветия	Цветение 1-го и 2-го, бутони-зация 3-го соцветия	Цветение 1-го, бутонизация 2-го соцветия	Цветение 1-го и 2-го, бутони-зация 3-го соцветия
Сухая масса одного растения, г	14,08 ± 0,3	10,1 ± 0,2	12,3 ± 0,2	11,1 ± 0,3
В том числе:				
листья		5,0 ± 0,3		
стебли	5,9 ± 0,2	3,0 ± 0,1	4,5 ± 0,1	5,2 ± 0,2
корни	7,7 ± 0,3	2,1 ± 0,1	6,1 ± 0,2	3,5 ± 0,2
	1,2 ± 0,0		1,7 ± 0,1	2,4 ± 0,1

* Недостоверно различающиеся пары средних

Проведенное изучение реакции растений томата на обработку биорегулятором силк (натуральная смесь натриевых солей тритерпеновых кислот, выделенных из древесной зелени пихты сибирской) позволило нам определить диапазон концентраций (доз), при которых наблюдаются положительные эффекты препарата. Установлено, что обработка 0,005%-ным раствором силка растений на стадии рассады интенсифицирует рост и развитие, повышает массу растений: вегетативных органов – на 47%, корневой системы – на 85 %. Таким образом, силк позволяет повысить качество рассады и одновременно сократить сроки ее выращивания. Особенно эффективной оказалась доза 0,75 мг/раст. при трехразовом опрыскивании растений в фазах цветения второй, третьей – четвертой и пятой – шестой кисти. При высоком уровне солнечной радиации в сочетании с высокой температурой использование этого приема повысило завязываемость плодов на второй кисти на 8%, третьей – на 14%, четвертой и пятой – на 13% и шестой – на 18%. При этом созреванию плодов начиналось на 3–5 дней раньше, чем с контрольного варианта. Ко времени первого сбора плодов с контрольных растений в варианте с обработкой силком было проведено два сбора. Ранний урожай зрелых плодов превысил контроль на 1,8 кг/м², общий за оборот – на 22% и составил 12,1 кг/м². Важно отметить, что силк повышал устойчивость растений томата к фитопатогенам, в частности, к серой гнили и черной бактериальной пятнистости.

Таким образом, наши исследования по изучению действия фиторегулятора силк на тепличную культуру томата в оптимальных и неблагоприятных условиях выращивания доказывают, что препарат способен усиливать процессы роста, развития и повышать продуктивность и иммунитет растений.

Результаты опытов с препаратом эпина* экстра (д.в. эпибрасинолид – синтетический аналог природного фитогормона – в концентрации 0,025 г/л) показали, что препарат обладает полифункциональным действием. Во-первых, в условиях весенней пленочной теплицы он обеспечивает высокую приживаемость рассады при низкой температуре в корнеобитаемой среде и стимулирует дальнейший рост растений. Во-вторых, в режиме относительно низкой завязываемости плодов, обусловленной недостаточным соответствием температуры и влажности воздуха требованиям культуры, препарат уменьшает опадание генеративных органов, индуцирует образование и дальнейший рост плодов. Более того, установлена способность эпина* экстра ограничивать (уменьшать) пораженность растений томата серой гнилью (возбудитель гриб *Botrytis cinerea* Pers.). Серая гниль плодов – распространенное в защищенном грунте, особенно в пленочных теплицах, заболевание. Исследования показали значительное снижение степени распространения серой гнили при обработке растений в фазе цветения 3–4 – го соцветий. В этом варианте не отмечено поражения заболеванием бутонов, завязей, а позднее и плодов. Число растений с листовой и стеблевой формами серой гнили составило 2,0 и 0,5% соответственно. В контрольном варианте процент растений с поражением надземных органов составил: листьев – 6,4%, стеблей – 4,3%, бутонов и плодов – 6,0%.

Таблица 2

Влияние эпина* экстра на урожайность томатов F₁ Верлиока в весенне– летнем культурообороте

Вариант	За первые две недели плодоношения			За весь период плодоношения		
	всего, кг/м ²	прибавка к контролю		всего, кг/м ²	прибавка к контролю	
		кг/м ²	%		кг/м ²	%
Контроль	3,4	–	–	8,5	–	–
Полив рассады	4,2	0,8	23,5	9,7	1,2	14,1
Полив рассады + опрыскивание через 5 дней после посадки	4,6	1,2	35,2	10,4	1,9	22,3
Опрыскивание в фазе цвет. 3–4-го соцветий	3,9	0,5	14,7	11,5	3,0	35,2
Полив рассады + опрыскивание через 5 дней после посадки + опрыскивание в фазе цвет. 3–4 –го соцветий	4,8	1,4	41,1	12,4	3,9	45,9
НСР ₀₅	0,2			0,4		

Как правило, применение эпина* экстра приводит к повышению продуктивности томата. Так, например, при выращивании его в весенних пленочных теплицах урожай плодов за первые две недели плодоношения по сравнению с контролем увеличился на 15–41%, за весь период плодоношения на 14–46% в зависимости от кратности и способа обработки. Наиболее высокие темпы поступления ранней продукции обеспечила дву- и трехкратная обработка (рассады и вегетирующих растений) (табл. 2). Особо подчеркнем, что препарат оказывает положительное действие при небольших нормах расхода – 5,6–12 мг д. в. на га.

Таким образом, представленные данные позволяют утверждать, что все три препарата проявляют свою активность во взаимодействии с условиями окружающей среды. Показано, что ССС, силк и эпин* экстра способны существенно модифицировать ответ растений на неблагоприятное действие факторов среды и целена-

правленно менять характеристики томатов, такие как рост, термо- и болезнеустойчивость, а также продуктивность, сроки и продолжительность плодоношения.

Литература

- Будыкина Н.П., Алексеева Т.Ф., Хилков Н.И., Малеванная Н.Н. Эффективность применения препарата циркон на картофеле и капусте цветной //Агрохимия. 2007. № 9. С. 32–37.
- Будыкина Н.П., Дроздов С.Н., Курец В.К., Прусакова Л.Д. Комплексное использование фиторегуляторов на томате в весенне-летнем обороте //Агрохимия. 1997. № 8. С. 52–55
- Будыкина Н.П., Дроздов С.Н., Курец В.К., Прусакова Л.Д., Тимейко Л.В. Особенности реакции растений огурца на действие хлорхолинхлорида при разных световых и температурных условиях среды //Агрохимия. 1998. № 8. С. 40–44.
- Будыкина Н.П., Курец В.К., Дроздов С.Н., Волкова Р.И., Прусакова Л.Д. Эффективность совместного применения ретардантов на тепличной культуре огурца //Агрохимия. 1999. № 11. С. 58–63.
- Будыкина Н.П., Тимейко Л.В., Савина И.В., Хилков Н.И. Эффективность эпибрасинолида как регулятора плодообразования у тепличного томата //Наука и образование – 2003: Матер. Всерос. научн.-технич. конф. Мурманск, 2003.
- Деева В.П. Генетическая детерминация адаптивных реакций отдельных генотипов при воздействии регуляторов роста в условиях стресса //Регуляторы роста и развития растений в биотехнологиях. Тез. докл. междунар. конф. М., 2001. С. 81.
- Лукаткин А.С., Жамгарян Ю.А., Пугаев С.В. Влияние тиадазурина на продуктивность, холодоустойчивость и качество плодов огурца //Агрохимия. 2003. № 7. С. 52–59.
- Малеванная Н.Н. Циркон на службе растений //Гавриш, 2001. № 1. С. 21.
- Прусакова Л.Д., Малеванная Н.Н., Белопухов С.Л., Вакуленко В.В. Регуляторы роста растений с антистрессовыми и иммунопротекторными свойствами. //Агрохимия. 2005. № 11. С. 76–86.
- Kamuro Y., Tacatsuto S. Practical application of brassinosteroids in agricultural fields //Brassinosteroids: steroidal plant hormones. Tokyo, 1999. P. 223–241.
- Kripach V., Zhabinski J.V., de Groot A. Twenty years of Brassinosteroids: Steroidal plant hormones warrant better crops for the XXI century //Annals of Botany. 2000. V. 86. P. 441–447.

ОБЩАЯ СХЕМА ВЗАИМОСВЯЗИ ПОТОКОВ И ПУЛОВ УГЛЕРОДА ПРИ ФОТОСИНТЕЗЕ И ДЫХАНИИ И ВЛИЯНИЕ НА НИХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Быков О.Д.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

С того времени, как М.Кальвин с группой своих сотрудников раскрыли тайны превращения углерода при фотосинтезе (Бассем, Калвин, 1962), а Д. Арнон описал фотосинтетическое фосфорилирование в рамках единой схемы фотосинтеза (Арнон, 1962)), прошло более столетия. Немало было сделано за этот период в познании как самого фотосинтеза (Мокроносков, Гавриленко, 1992), так и другого глобального жизненного процесса, – дыхания (Головкин, 1999; Семихатова, Чиркова, 2001; Медведев, 2004). Трудом многих исследователей была показана ошибочность прежней концепции о конкурентном взаимоотношении этих процессов и установлено, что между ними существует тесная связь и взаимовлияние. В общей схеме метаболизма органических веществ в растении фотосинтез и дыхание выступают как участники одной биохимической цепи реакций, на одном участке которой находится фотосинтез, на другом – дыхание. Существует несколько факторов влияющих на интенсивность дыхания, из них, пожалуй, наиболее сильным является фотосинтез.

Связи и взаимовлияние процессов фотосинтеза и дыхания прослеживается во многих аспектах и практически на всех уровнях организации биологических систем, начиная с фотосинтезирующей клетки и кончая биосферой в целом. Эта связь относится не только к пути углерода, но и, как известно, к пути трансформации энергии. Выражается она в общности той «разменной энергетической монеты» – АТФ, которая используется и в фотосинтезе, и в дыхании.

В литературе не раз обсуждалась проблема взаимосвязи фотосинтеза и дыхания. Помимо научного интереса к ней (Заленский, 1957; Моиз, 1962; Быков, 1963) имелись и причины практического характера: можно ли рассчитывать на повышение продуктивности растений, ведя селекцию на пониженное дыхание? (Zelitch, 1975). До сих пор эта проблема не получила своего окончательного решения в плане ответа на вопрос – усиливает или ослабляет фотосинтез дыхание и в какой мере? Так же окончательно не дан ответ на вопрос о том, как дыхание влияет на фотосинтез? Решение этих вопросов вряд ли может быть достигнуто на основе изучения только отдельных частных реакций без построения и анализа общих схем взаимосвязи дыхания и фотосинтеза.

В данной работе мы рассматриваем одну из таких общих схем, построенную для анализа путей углерода при фотосинтезе и дыхании в фотосинтезирующих клетках, тканях или листьях растений, от-