

УДК 581.1

ФОРМИРОВАНИЕ ЧИСЛА И МАССЫ КЛУБНЕЙ КАРТОФЕЛЯ ПРИ РАЗЛИЧНОМ УРОВНЕ АССИМИЛЯТОВ В РАСТЕНИИ

В.И. Чиков, Г.А. Салыхова, Г.Ф. Сафиуллина, Ф.Ф. Замалиева

Аннотация

На безвирусных растениях картофеля в теплице изучены интенсивность ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$, распределение ^{14}C среди продуктов фотосинтеза и формирование клубней при различной, но лимитирующей освещенности. Показано стимулирующее действие опрыскивания раствором ($4 \cdot 10^{-5}$ М) комплексных соединений (аммиакатов меди) на интенсивность и углеводную направленность фотосинтеза. Усиление различными способами притока ассимилятов в подземные органы растений (обработка аммиакатами, повышение освещенности или удаление на побегах точек роста) приводило к новообразованию клубней и уменьшению средней массы единичного клубня. Сделан вывод о наличии конкуренции между клубнями и всасывающей частью корней за получение ассимилятов, а последние (при получении дополнительного количества сахаров) вызывают гормональную стимуляцию образования новых клубней.

Ключевые слова: фотосинтез, транспорт ассимилятов, продукционные процессы, гормональная регуляция.

Введение

В регуляции продукционных процессов важное место занимают донорно-акцепторные отношения (ДАО) между фотосинтезирующими и потребляющими ассимиляты органами. Считается, что формирование урожая (запасание продуктов фотосинтеза в хозяйственно важных органах-акцепторах) определяется фотосинтезом листьев-доноров, который, в свою очередь, зависит от «запроса» со стороны акцепторов ассимилятов [1].

Отдельные участники ДАО несут в растении различную функциональную нагрузку. Доноры – это обычно листья. Их функция – синтез и экспорт продуктов фотосинтеза в потребляющие органы, хотя молодые листья отчасти являются и потребителями. Акцепторы ассимилятов более разнообразны. Одни из них – клубни, стебли, корнеплоды, колосья и т. п. – являются органами, осуществляющими формирование ёмкостей (иногда временных) для накопления продуктов фотосинтеза. Другие же – всасывающая часть корней – поглощают из почвы элементы минерального питания и транспортируют их в надземную часть растения, в том числе и в листья. Между разными акцепторами может возникать конкуренция за получение ассимилятов. С появлением у растения репродуктивных органов и усилением притока к ним ассимилятов эта конкуренция решается не в пользу корней, что снижает обеспечение фотосинтетического аппарата элементами минерального питания [2]. В результате уже сама

конкуренция влияет как на регуляцию фотосинтетической функции растения, так и на формирование органов-акцепторов ассимилятов, как это было показано на сахарной свекле [3].

1. Постановка задачи

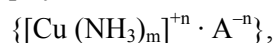
Картофель – один из видов растений, у которых в подземной части одновременно присутствуют и специализированные запасующие органы (клубни), и корни (всасывающая их часть), использующие продукты фотосинтеза как для их запасаения, так и для поглощения элементов минерального питания и синтеза регуляторных веществ. В связи с этим можно ожидать наличие определенного регуляторного взаимодействия этих акцепторов и конкуренции между ними за получение ассимилятов.

Исследованию формирования клубней уделяется большое внимание, так как эта проблема имеет прямое отношение к продуктивности. Вопросы физиологии клубнеобразования подробно рассмотрены в монографии [4]. Проведенный авторами анализ многочисленных публикаций со всей очевидностью показал, что процесс клубнеобразования сопряжен с изменением гормонального статуса растения.

Избыточность ассимилятов в листе-доноре усиливает неуглеводную направленность фотосинтеза, а накопление интермедиатов цикла Кальвина (в том числе и эритроз) может через шикиматный путь усиливать образование триптофана – предшественника фитогормонов [5, 6]. Показано [2], что накопление ассимилятов в листьях при нарушении ДАО может провоцировать гормональное переключение мезофильных клеток листа с экспортной функции сахаров на акцепторную – использование ассимилятов для собственного роста.

Сходный механизм образования соединений фенилпропаноидного метаболизма, но с участием окислительного пентозофосфатного цикла может происходить и в органах-акцепторах ассимилятов (например, в корнях) при повышении в них концентрации сахаров [7]. В этом случае меняется и их гормональный статус со всеми вытекающими метаболическими и структурными изменениями. С целью проверки данной рабочей гипотезы нами были проведены опыты на растениях картофеля с разным уровнем обеспечения ассимилятами клубнеобразования, у которых, как было уже сказано выше, формирование клубней определяется гормональным статусом корневой системы [4].

Разное обеспечение клубней ассимилятами можно создавать как изменением освещенности, так и удалением части потребителей ассимилятов (например, точек роста побегов). Для активации оттока сахаров из листьев в корни можно также использовать опрыскивание растений раствором комплексных соединений (аммиакатов) с общей формулой:



где А – анион яблочной кислоты.

Как было показано [3], введение раствора аммиакатов в апопласт побега усиливает углеводную направленность фотосинтеза, а опрыскивание растений стимулирует накопление сахаров в органе-акцепторе ассимилятов.

2. Материалы и методы

Исследования проводились на растениях картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта «Невский». Опытные растения выращивались в защищенном грунте на территории Татарского НИИ сельского хозяйства (ТатНИИСХ). В ТатНИИСХ разработана оригинальная технология получения тепличных миниклубней пробирочных растений картофеля в марлевых изоляторах. Марлевое покрытие способствует нормальному воздухообмену в жаркие дни и является преградой для основных переносчиков вирусов – крылатых тлей. Поверхность почвы в изоляторе выстлана речным песком для улучшения дренажа и ограничения переноса фитопатогенов. Пробирочные растения картофеля высаживали в грунт в полиэтиленовые ящики размером 70×30 см. Дно ящиков было выстлано нетканым материалом Агрил. Грунт в марлевом изоляторе – торф + речной песок (в соотношении 2 : 1) с добавлением биогумуса из расчета 2 кг/м². Такой способ выращивания позволял надежно получать выровненные, здоровые и неповрежденные вредителями растения.

С целью создания различного уровня фотоассимилятов растения выращивались при двух освещенностях (20–25% и 45–50% от полной солнечной радиации). Различие в освещенности создавалось затенением одним или двумя слоями марли. Фотосинтез картофеля в естественной концентрации CO₂ насыщается при освещенности выше половины естественной солнечной радиации [8]. Из этого следует, что в наших опытах растения функционировали на линейном участке световой кривой фотосинтеза.

У части растений, выращенных при повышенной освещенности, 12 августа 2008 г. на побегах были удалены точки роста с целью ограничения апикального роста и усиления притока ассимилятов к подземным органам.

Опрыскивание растений раствором аммиаков ($4 \cdot 10^{-5}$ М) проводилось (28 июля 2008 г.), а на следующий день (29 июля) оценивалась интенсивность фотосинтетической ассимиляции ¹⁴CO₂ верхушечной пластинки листа из среднего яруса по методике [9]. Для оценки влияния аммиаков на фотосинтетический метаболизм углерода спирто-водорастворимую фракцию растительных проб с мечеными продуктами анализировали с помощью двумерной хроматографии на бумаге.

Уборка урожая проводилась 17 сентября 2008 г. В каждом варианте была измерена масса 16 растений (8 проб по два растения). Данные обработаны статистически. В таблицах и рисунках представлены среднеарифметические данные со стандартной ошибкой. Физиолого-биохимические опыты были проведены в 4–5 биологических повторениях и 2–3 аналитических.

3. Результаты

3.1. Фотосинтез опытных растений. Как показали измерения, фотосинтез опытных растений существенно зависел от освещенности (рис. 1). При низкой освещенности достоверной разницы между растениями, обработанными аммиакатами, и контролем не наблюдалось, а при повышенной фотосинтез опытных растений оказался существенно выше. Степень увеличения интенсивности фотосинтеза с возрастанием освещенности в опыте до 45–50% от полного

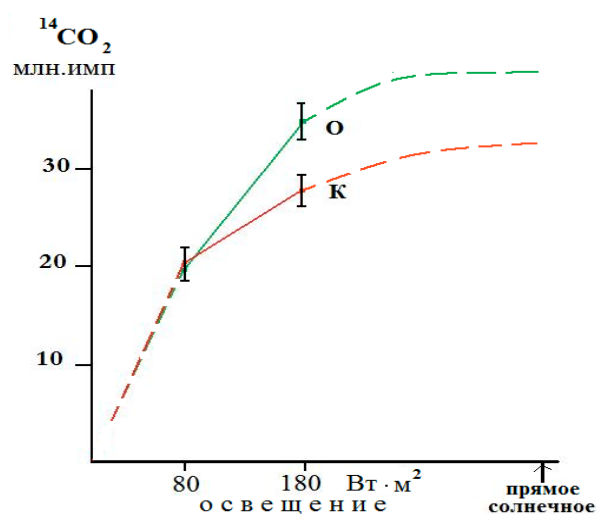


Рис. 1. Влияние интенсивности света и опрыскивания аммиакатами на ассимиляцию $^{14}\text{CO}_2$ листьями картофеля через сутки после обработки растений (28 июля 2008 г.). Обозначения: К – растения опрысканные водой; О – растения обработанные раствором аммиака ($4 \cdot 10^{-5}$ М)

Табл. 1

Влияние аммиакатов на распределение ^{14}C среди некоторых продуктов 2-минутной ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ листьями картофеля на свету

Меченые соединения	Контроль		Аммиакаты	
	20–25*	45–50*	20–25*	45–50*
Сахароза	36.2 ± 1.2	37.0 ± 1.7	37.8 ± 1.1	42.1 ± 1.8
Гексозы	4.6 ± 0.3	3.9 ± 0.2	3.6 ± 0.4	3.9 ± 0.5
Фосфорные эфиры сахаров	15.6 ± 0.9	15.4 ± 3.0	12.2 ± 1.1	15.2 ± 1.6
Серин, глицин, гликолат	14.6 ± 0.6	13.0 ± 0.5	13.9 ± 1.7	10.1 ± 0.5
Глицерат	8.5 ± 1.6	12.3 ± 0.2	10.2 ± 1.0	11.2 ± 0.2
Малат	3.7 ± 0.5	2.4 ± 0.3	3.6 ± 0.5	2.7 ± 0.2
Аминокислоты	23.8 ± 0.9	20.7 ± 0.8	27.0 ± 1.2	16.9 ± 0.6
Сахароза/гексозы	8.9	9.5	10.5	11.8

* Освещенность в % к полному солнечному.

солнечного показывает, что фотосинтез растений в обоих вариантах очевидно лимитирован по свету.

Большая величина угла наклона на линейном участке световой кривой у опрысканных аммиакатами растений свидетельствует о более успешном протекании световых реакций фотосинтеза, что, по-видимому, связано с улучшением экспорта продуктов фотосинтеза (в виде сахарозы) из листьев. Такое заключение следует и из данных, показывающих, что аммиакаты повлияли на направленность фотосинтетического метаболизма углерода (табл. 1).

При высокой освещенности у обработанных аммиакатами растений больше меченого углерода поступало в транспортный продукт фотосинтеза – сахарозу. Это происходило в основном за счет снижения содержания метки в продуктах гликолатного пути (серин, глицин, гликолат) и аминокислотах. Этот факт

Табл. 2

Влияние освещенности, удаления точек роста и обработки аммиакатами на продуктивность картофеля «Невский»

Варианты	Масса клубней, г/растение	Количество клубней, шт./растение	Масса одного клубня, г
Контрольные растения			
Низкая освещенность	176 ± 25	5.5 ± 0.6	35.0 ± 6.5
Высокая освещенность	161 ± 15	7.0 ± 0.8	24.8 ± 3.5
Удаление точек роста (высокая освещенность)	195 ± 43	6.8 ± 0.5	27.6 ± 4.4
Опыт (опрыскивание раствором аммиакатов)			
Низкая освещенность	193 ± 27	8.0 ± 0.8	25.0 ± 2.5
Высокая освещенность	138 ± 21	9.2 ± 0.6	14.4 ± 2.2
Удаление точек роста (высокая освещенность)	160 ± 19	6.9 ± 0.5	23.5 ± 2.5

свидетельствует также о снижении фотодыхания у опытных растений, наблюдаемом обычно при интенсификации оттока ассимилятов из листьев [10]. Под действием аммиакатов существенно повысилось также соотношение меченых сахароза/гексозы (табл. 1), что обычно свидетельствует о меньшем гидролизе сахарозы во внеклеточном пространстве листьев [11] и, следовательно, об усилении ее экспорта. Увеличение отношения сахароза/гексозы у опытных растений отмечено и при пониженной освещенности, но в меньшей степени.

Сопоставление данных о распределении ^{14}C среди меченых продуктов фотосинтеза, полученных в вариантах с обработкой аммиакатами и повышением освещенности, свидетельствует о большом сходстве действия этих двух факторов.

3.2. Продуктивность растений. Условия опытов существенно отразились на урожайности растений (табл. 2). Выращивание растений на протяжении всего вегетационного периода при низкой освещенности увеличило общую массу клубней по сравнению с высокой. Повышенный приток световой энергии способствовал уменьшению на растении общей массы клубней при одновременном увеличении их количества. В результате резко сократилась средняя масса единичного клубня. Эта закономерность наблюдалась как у контрольных, так и у обработанных аммиакатами растений.

Удаление точек роста у растений, растущих при повышенной освещенности, способствовало увеличению общей массы клубней при некотором снижении их числа. Средняя масса клубня при этом оказывалась меньше, чем при пониженной освещенности, но выше, чем при повышенной. Эти закономерности наблюдались и на обработанных аммиакатами растениях. Однако удаление точек роста у обработанных аммиакатами растений вызвало более значимое снижение числа клубней.

Примечательно, что по сравнению с контрольными у всех обработанных аммиакатами растений сформировалось значительно большее число клубней при пониженной средней массе единичного клубня. Таким образом, между действием аммиакатов и повышением освещенности наблюдалось определен-

ное сходство и в изменении показателей продуктивности. В обоих случаях активнее шел процесс новообразования клубней, который конкурировал с интенсивностью процесса запасаения в них продуктов фотосинтеза.

Повышение освещенности и удаление точек роста (одного из акцепторов продуктов фотосинтеза) увеличивали количество ассимилятов поступавших в оставшиеся органы-акцепторы (по определению). Обработка растений аммиакатами также увеличивала количество ассимилятов, экспортированных из листьев в корни. Произошло это уже за счет более интенсивного образования (меньшего гидролиза) транспортного соединения фотосинтеза – сахарозы (табл. 1).

Исходя из этого, общность действия указанных факторов следует искать в изменении метаболизма в подземных органах, так как главными потребляющими органами картофеля в этот период являются корни и клубни.

4. Обсуждение

Уже в ранних работах А.Т. Мокроносова с сотрудниками [12, 13] было показано, что количество образующихся в растении ассимилятов сильно влияет как на фотосинтетический аппарат картофеля, так и на обеспечение продуктами фотосинтеза подземных органов. Ключевое значение при этом имеет взаимоотношение между корнями и клубнями при распределении ассимилятов. Так, в опытах Багаутдиновой [14] было показано, что частичное удаление корней (деризоидация) – всего на 10–12% – вызывало через 13 дней усиление притока меченых ассимилятов в клубни в 1.7–5.0 раз. Из этого следует, что всасывающая часть корней составляет существенную конкуренцию процессу накопления продуктов фотосинтеза в клубнях. Кроме того, всасывающая часть корней обеспечивает растущие ткани азотом и гормональными веществами.

Итак, увеличение потока сахаров в нисходящем направлении (в подземные органы) может способствовать усилению двух процессов: либо притекающие сахара будут «перехватываться» клубнями и увеличивать их массу, либо они будут использованы корнями в зоне всасывания. В последнем случае должно интенсифицироваться поглощение нитратов из почвы и азотного метаболизма в корнях. Как следствие, должен повышаться синтез гормональных веществ. Под действием гормонов будет провоцироваться образование дополнительного количества клубней (табл. 2).

Известно, что с появлением избытка ассимилятов в растении (например, при удалении части надземных потребляющих органов) усиливается их поступление в корни [15], что повышает содержание в корнях ауксинов [16]. Не исключено, что все эти изменения происходят с участием почвенной микрофлоры, стимулируемой корневыми выделениями [17], в связи с дополнительным притоком ассимилятов в корни.

Восстановление нитратов и синтез новых структур (новые клубни) – процесс энергоемкий [18, с. 403]. Поэтому при повышенной (но лимитирующей) освещенности у растений наблюдается общее снижение продуктивности (накопление органического вещества в клубнях). Ассимиляты, поступающие во всасывающую зону корней, расходуются в основном на метаболизм клеток, поглощение и создание концентрационного градиента нитратов и калия [18,

с. 428], то есть их углерод безвозвратно исчезает в виде CO_2 -дыхания. В этом смысле корни можно уподобить открытой трубе, в которую сахара втекают и «сгорают» без остатка. Эти затраты энергии особенно возрастают при дефиците элементов минерального питания в почве, так как поглощение ионов из более слабого раствора требует и больше энергии.

Как было показано [19], при введении в апопласт побега раствора нитратов происходит торможение оттока ассимилятов из листьев, сопровождающееся сильной вакуолизацией клеток-спутников флоэмных окончаний. Такие же изменения в транспорте и в ультраструктуре клеток могут быть вызваны действием генератора NO – нитропруссид натрия, но в концентрациях на 2–3 порядка меньших, чем нитраты [20]. Из этого следует, что NO в каталитических количествах вызывает в метаболизме листьев эффекты, аналогичные действию нитратов в субстратных количествах. На основании этих данных можно сделать вывод о триггерной роли NO-сигнальной системы при изменении метаболизма растения с повышением уровня азотного (нитратного) питания.

Представленные в табл. 2 данные позволяют заключить, что между корнями и запасающими органами существует регуляторное взаимодействие, которое изменяет гормональный статус отдельных органов и растения в целом. Пусковым механизмом этой перестройки может быть включение NO-сигнальной системы, которая срабатывает в результате взаимодействия двух важнейших по массе потоков веществ в растении – нисходящего (сахара фотосинтетического происхождения) и восходящего (нитраты из всасывающей части корневой системы). Эти потоки двигаются навстречу друг другу. Их взаимодействие может реагировать на изменение ДАО между ассимилирующими и потребляющими продукты фотосинтеза органами.

При изменении интенсивности одного из потоков нарушается равновесие между количеством транспортируемого нитрата и сложившимся уровнем его восстановления в окружающих клетках (в том числе и в ситовидных трубках). В результате неполного восстановления нитратного иона ферментативно или неферментативно образуется NO [21], который запускает каскад реакций, приводящих к синтезу гормонов. В результате срабатывания NO-сигнальной системы в ситовидных трубках может активироваться синтез каллозы, которая закупоривает поры, препятствуя транспорту сахарозы по флоэме, и, повышая ее концентрацию в апопласте, вызывает вакуолизацию сопровождающих клеток.

Важное значение в этой регуляции, по-видимому, имеет интенсивность функционирования циклического процесса переноса K^+ . Нитрат (основная форма минерального азота почвы) поступает из почвы по ксилеме в листья совместно с ионом калия. В листе NO_3^- восстанавливается и используется в синтезе аминокислот. Оставшийся в листе калий транспортируется обратно в корни за новой порцией нитрата уже по ситовидным трубкам флоэмы совместно с анионом малата [22, 23], который имеет фотосинтетическое происхождение [24]. Поскольку эти два, двигающихся навстречу друг другу, потока (сахара и нитраты) взаимодействуют на всем протяжении их транспорта по растению, то и включение NO-сигнальной системы может происходить на этом пути в любой точке (от кончиков корней до листьев) по мере продвижения фронта изменившейся концентрации нитратного иона. Из этого следует, что такая регуляция,

вполне вероятно, участвует в управлении физиологическими процессами растения в любой части растения и при нарушении любых условий существования, так как сами потоки сахаров и нитратов не могут при этом не изменяться.

Summary

V.I. Chikov, G.A. Salyakhova, G.F. Safiullina, F.F. Zamalieva. Formation of Number and Size of Potato Tubers under Different Levels of Assimilates in the Plant.

In virus-free potato plants, stimulating effect of spraying with solution of complex compounds (cuprum ammoniates) ($4 \cdot 10^{-5}$ M) on photosynthetic rate and carbohydrate synthesis was shown. Enhancement of assimilate inflow into underground plant organs due to ammoniate treatment, increased light or removal of growth points from the shoot resulted in elevated tuber formation and decreased mean mass of single tuber. It was concluded that there is a competition for assimilate acquisition between tubers and absorbing roots, and the latter (if obtain additional sugars) induce hormonal activation of new tuber formation.

Key words: photosynthesis, assimilate transport, productivity processes, hormonal regulation.

Литература

1. Мокронос А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. – М.: Наука, 1983. – 64 с.
2. Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. – М.: Наука, 1987. – 188 с.
3. Чиков В.И., Бакирова Г.Г., Баташева С.Н., Сергеева А.А., Храмов И.Т., Яппаров А.Х. Интенсивность фотосинтеза и продуктивность растений под влиянием аммиакатов // Сельскохозяйственная биология. – 2006. – № 3. – С. 53–57.
4. Маркаров А.М., Головки Т.К., Табаленкова Г.Н. Морфофизиология клубнеобразующих растений. – СПб.: Наука, 2001. – 208 с.
5. Кузьмина Г.Г., Карпухина Н.И., Чиков В.И. Баланс ИУК в листе *Cucumis sativus* в условиях декапитации. Роль фотосинтеза // Физиология растений. – 1994. – Т. 41, № 3. – С. 350–353.
6. Чиков В.И. Эволюция представлений о связи фотосинтеза с продуктивностью растений // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, № 1. – С. 140–154.
7. Henrts S., Sonnewald U., Badur R., Flachmann R., Stitt M. A small decrease of plastid transketolase activity in antisense tobacco transformants has dramatic effects on photosynthesis and phenylpropanoid metabolism // *Plant Cell*. – 2001. – V. 13. – P. 535–551.
8. Мокронос А.Т. Фотосинтез картофеля // Физиология сельскохозяйственных растений. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1971. – Т. 12. – С. 99–128.
9. Чиков В.И., Чемикосова С.А., Нестерова Т.Н., Зернова О.В. Особенности фотосинтеза и экспортной функции листа при усилении азотного питания растений // Фотосинтез и продукционный процесс. – Свердловск, 1988. – С. 145–154.
10. Чиков В.И., Яргунов В.Г., Федосеева Э.З., Чемикосова С.Б. Влияние соотношения между производством и потреблением ассимилятов на функционирование фотосинтетического аппарата растений // Физиология растений. – 1982. – Т. 29, № 6. – С. 1141–1146.
11. Chikov V.I., Avvakumova N.Y., Bakirova G.G., Belova L.A., Zaripova L.M. Apoplastic transport of ^{14}C -photosynthates measured under drought and nitrogen supply // *Biology Plantarum*. – 2001. – V. 44. No 4. – P. 517–521.

12. Мокронос А.Т., Иванова Н.А. Особенности фотосинтетической функции при частичной дефолиации растений // Физиология растений. – 1971. – Т. 18, № 6. – С. 668–676.
13. Мокронос А.Т., Борзенкова Р.А. Транспорт ¹⁴С-ассимилятов у картофеля при частичной дефолиации // Передвижение веществ и метаболизм растений: Сб. науч. тр. – Горький, 1972. – С. 49–55.
14. Багаутдинова Р.А. Морфофизиологические корреляции и функциональная целостность растительного организма // Физиология картофеля. – Свердловск, 1985. – С. 36–51.
15. Чиков В.И., Чемикосова С.А., Бакирова Г.Г., Газизова Н.И. Влияние удаления части колоса или листьев на транспорт ассимилятов и фотосинтетическую продуктивность яровой пшеницы // Физиология растений. – 1984. – Т. 31, № 3. – С. 475–481.
16. Борзенкова Р.А., Лунева Е.О., Зорина М.В. Гормональная регуляция донорно-акцепторных отношений в растении // Фотосинтез и продукционный процесс. – Свердловск, 1988. – С. 125–137.
17. Неуструева С.Н. Аллелопатическая роль культурного растения в агрофитоценозе // Агрофитоценоз, его специфика и структура. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. – С. 19–48.
18. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. – М.: Высш. шк., 2005. – 736 с.
19. Баташева С.Н., Абдрахимов Ф.А., Бакирова Г.Г., Чиков В.И. Влияние нитратов, вводимых с транспирационным током воды, на транспорт ассимилятов // Физиология растений. – 2007. – Т. 56, № 4. – С. 421–431.
20. Баташева С.Н., Абдрахимов Ф.А., Бакирова Г.Г., Исаева Э.В., Чиков В.И. Влияние донора NO – нитропроксида натрия на фотосинтез и ультраструктуру листьев льна-долгунца // Постгеномная эра в биологии и проблемы биотехнологии: Материалы науч.-практ. конф. – Казань, 2008. – С. 11–12.
21. Beligni M.J., Lamattina L. Nitric oxide in plants: the history is just beginning // Plant, Cell Environ. – 2001. – V. 24, No 1. – P. 267–278.
22. Липс С.Г. Роль ионов неорганического азота в процессах адаптации растений // Физиология растений – 1997. – Т. 44, № 4. – С. 487–498.
23. Peuke A.D., Jeschke W.D., Hartung W. Flows of elements, ions and abscisic acid in *Ricinus communis* and site of nitrate reduction under potassium limitation // J. Exper. Botany. – 2002. – V. 53. – P. 241–250.
24. Чиков В.И., Бакирова Г.Г., Баташева С.Н., Сергеева А.А. Влияние дефолиации или удаления точек роста на состав меченых продуктов фотосинтеза в листьях и пасоке фасоли // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 4. – С. 518–521.

Поступила в редакцию
25.12.08

Чиков Владимир Иванович – доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник Казанского института биохимии и биофизики КазНЦ РАН.

E-mail: chikov@kzn.ru

Саляхова Гузель Адгамовна – студент кафедры физиологии и биотехнологии растений Казанского государственного университета.

Сафиуллина Гульгена Флюновна – кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий лабораторией биотехнологии Татарского НИИ сельского хозяйства, г. Казань.

Замалиева Фания Файзрахмановна – кандидат биологических наук, ведущий отделом сельскохозяйственной биотехнологии Татарского НИИ сельского хозяйства, г. Казань.