

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ МЕТАБОЛИЗМ УГЛЕРОДА В ЛИСТЬЯХ КАРТОФЕЛЯ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ОСВЕЩЕННОСТИ

© 2016 г. В. И. Чиков*, А. Л. Михайлов**, О. А. Тимофеева**, Л. А. Хамидуллина*

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Казанский институт биохимии и биофизики Казанского научного центра РАН, Казань

**Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань

Поступила в редакцию 21.04.2015 г.

Исследовали фотосинтетическую ассимиляцию $^{14}\text{CO}_2$ в листьях растений картофеля (*Solanum tuberosum* L.), выращенных на прямом солнечном свете, которые затем переносили в условия 50% затенения на разное время. Интенсивность ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ у растений коррелировала с освещенностью: 5-дневное затенение снижало интенсивность фотосинтеза на 52%, 30-минутное – на 70%. У всех побывавших в тени растений уменьшилось соотношение сахара/гексозы в 3.5–4.1 раза, при этом у растений всех вариантов (кроме контрольного) уменьшилась радиоактивность продуктов гликолатного метаболизма и сократилось соотношение серин/глицин. У затененных растений (5 суток или 30 мин) радиоактивность аспартата и малата возрастала по сравнению с контролем, особенно после 30-минутного затенения, а при внезапном освещении затененных растений – снижалась. Предположили, что при снижении освещенности уменьшался возврат углерода гликолатного пути в цикл Кальвина и усиливалось их использование на образование четырехуглеродных кислот, которые подкисляли апопласт. При подкислении активировалась апопластная инвертаза и усиливался гидролиз сахарозы, препятствуя ее экспорту из листа. Гидролиз сахарозы способствовал увеличению осмотичности апопластного раствора, которая возрастала с приближением к устьичной щели, где происходит основное испарение воды. Повышение осмотичности внеклеточной среды приводило к закрыванию устьиц и снижению фотосинтеза.

Сокращения: ФГК – фосфоглицериновая кислота; ФСМУ – фотосинтетический метаболизм углерода.

Адрес для корреспонденции: Чиков Владимир Иванович. 420111 Казань, ул. Лобачевского, 2/31, а/я 30. Казанский институт биохимии и биофизики КазНЦ РАН. Электронная почта: vichikov@bk.ru

Ключевые слова: *Solanum tuberosum* – освещенность – устьица – инвертаза – фотосинтетический метаболизм углерода – регуляция

ВВЕДЕНИЕ

Проблема взаимодействия световых и темновых процессов в регуляции фотосинтеза в литературе в основном ограничена использованием энергетических эквивалентов (АТФ и НАДФ·Н), образующихся в хлоропластах на свету в цикле Кальвина, при синтезе сахаров. Часто обсуждается связь фото процессов в хлоропластах с ассимиляцией азота [1, 2], а также их связь с темновым дыханием [3]. В отдельных работах отмечается сильная положительная корреляция соотношения глицин/серин с фотодыханием [4], что свидетельствует о проблемах с продвижением потока углерода по гликолатному пути. Давно обнаружено [5], что в ответ на самые разнообразные неблагоприятные, подавляющие фотосинтез воздействия фотосинтетический метаболизм углерода (ФСМУ) реагирует монотонно. Происходит снижение синтеза сахарозы и увеличивается образование глюкозы и фруктозы, а также аспартата, малата и аланина. Такая реакция фотосинтеза была названа неспецифической. К числу таких воздействий было отнесено и затенение [5, 6]. Объяснение этой неспецифичности первоначально было связано с фотофосфорилированием и дефицитом АТФ, возникающим предположительно при неблагоприятных условиях [5]. Это была первая попытка связать фотохимические

процессы с углеродным метаболизмом не только при объяснении изменений интенсивности фотосинтеза, но и направленности метаболизма углерода.

Позднее было обнаружено, что эффект снижения уровня ^{14}C в сахарозе при действии неблагоприятных факторов связан с особенностями включения метки в это соединение [7]. При коротких экспозициях листа в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$ неблагоприятный фактор снижал включение метки в сахарозу, а в постфотосинтетический период (независимо от наличия света) ее радиоактивность (в % от общей радиоактивности растворимых соединений) нарастала и даже превышала контрольный уровень. Этот феномен объяснялся постепенным накоплением сахарозы во флоэмных окончаниях листа (в течение 30 мин) и торможением ее транспорта за пределы листа [8]. Поскольку “неуглеводная” направленность фотосинтеза усиливалась также при действии усиленного азотного питания [9], дальнейшее исследование феномена неспецифической реакции фотосинтеза на действие неблагоприятного фактора продолжили при выяснении особенностей взаимодействия азотного и углеродного метаболизма [10, 11]. Было показано, что усиление неуглеводной направленности фотосинтеза происходит только при повышении в растении концентрации нитратного азота [12], тогда как мочевины в качестве источника азота не вызывала таких эффектов.

Снижение соотношения сахароза/гексозы у растений с повышенным нитратным питанием оказалось связанным с действием апопластной инвертазы [13]. Изучение роли апопластной инвертазы в регуляции фотосинтетического газообмена позволило сделать вывод о связи этого фермента еще и с функцией устьиц [14]. Подавление активности инвертазы с помощью РНК-интерференции привело к необычному изменению устьичной проводимости при снижении освещенности. Как правило, при снижении освещенности или выключении света интенсивность фотосинтеза и транспирации синхронно снижались. Однако у растений с подавленным геном апопластной инвертазы в подобных условиях фотосинтез снижался, а транспирация возрастала. Следует отметить, что впервые на особенности действия света и углекислоты на состояние устьичного аппарата обратил внимание Гуляев [15].

Появление публикаций [16, 17], в которых было показано, что на открытость устьиц оказывает влияние концентрация сахарозы в апопласте замыкающих клеток устьиц, позволило нам по-новому взглянуть на “эффект подавленного гена инвертазы” [14]. Поскольку при снижении освещенности у растений (по непонятным пока причинам) гидролиз сахарозы усиливался, судя по снижению отношения сахароза/гексозы [6], то в апопласте мезофилла, вероятно, происходило увеличение осмотичности внеклеточного раствора, поскольку вместо одного моля сахарозы появлялись два моля низкомолекулярных сахаров – глюкозы и фруктозы. Осмотичность апопластной жидкости еще более возрастала по мере приближения к устьичной щели, где происходило непосредственное испарение воды. В результате повышения осмотичности в апопласте замыкающих клеток устьиц они теряли тургор, и устьица закрывались. У ген-модифицированных растений снижение освещенности могло вызвать уменьшение синтеза сахарозы, подавление апопластной инвертазы препятствовало ее гидролизу, и при этом загрузка сахарозы во флоэмные окончания могла продолжаться. В итоге у трансформированных растений осмотичность среды апопласта после затенения снижалась. В этих условиях тургор замыкающих клеток увеличивался и устьица открывались.

Поскольку все эти явления проявились на фоне снижения освещенности, когда резко снижалось энергообеспечение углеродного метаболизма, то логично было предположить, что триггером их возникновения, вероятно, является изменение интенсивности восстановления фосфоглицериновой кислоты (ФГК) в цикле Кальвина. Так возникла идея проведения специальных опытов для изучения фотосинтетического метаболизма углерода в листьях при изменении уровня освещенности (солнечный свет и 50% затенение).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Размноженные *in vitro* пробирочные растения картофеля, или паслена клубненосного (*Solanum tuberosum* L.) сорта Невский высаживали в полиэтиленовые ящики, заполненные смесью торфа и перегноя, и выращивали в естественных условиях освещения (1681 мкмоль/(м² с)). В фазе начала цветения, когда начинали формироваться акцепторы ассимилятов – клубни, часть растений за 5 дней до начала опыта затеняли марлей, снижая освещенность на 50%. В день опыта половину затененных растений на 30 мин открыли для доступа прямого солнечного света, а световые, наоборот, на 30 мин затенили. Таким образом были получены растения четырех разных по освещенности вариантов (рис. 1). Фотосинтез у всех растений оценивали при освещенности, при которой растение находилось в момент измерений (на прямом солнечном свете или при 50% затенении).

Для измерения фотосинтеза использовали верхушечную пластинку зрелого листа-донора ассимилятов из среднего яруса, которую подкармливали ¹⁴CO₂ с помощью листовой камеры-прищепки в течение 3 мин, после чего фиксировали кипящим этанолом для оценки как интенсивности фотосинтеза, так и включения ¹⁴C в продукты. Выбор 3-минутной экспозиции листа в среде с меченым ¹⁴CO₂ был обусловлен тем, что, как было показано ранее [18], время полунасыщения ¹⁴C-углеродом промежуточных продуктов фотосинтеза составляет ~3 мин. Это означало, что оценив радиоактивность отдельных продуктов фотосинтеза, можно будет получить информацию о синтезе каждого из этих соединений.

Подкормку листьев ¹⁴CO₂ проводили в замкнутой системе с 10-литровым газгольдером при конечной концентрации CO₂ 0.03%. Для этого газгольдер заполняли воздухом без CO₂ (пропустив его через поглотитель со щелочью), а затем с помощью сухого радиоактивного или нерадиоактивного бикарбоната доводили концентрацию CO₂ до 0.04%, которая после опыта опускалась до уровня, близкого 0.03%. Удельная радиоактивность меченого ¹⁴CO₂ до опыта составляла 4 мБк/л, концентрация O₂ – 21%, температура в день опыта – 26°C. Возможное снижение показателей фотосинтеза за счет постепенного уменьшения концентрации CO₂ в газгольдере учитывалось в общей вариабельности средних показателей.

Анализ продуктов фотосинтеза осуществляли с помощью двумерной бумажной хроматографии в двух растворителях. В первом направлении – бутанол : вода : муравьиная кислота в соотношении 75 : 12 : 13, а во втором направлении – фенол, насыщенный водой. Радиоактивность проб, так же как и пятен на хроматограммах, соответствующих меченым продуктам фотосинтеза, определяли на сцинтилляционном счетчике Delta-300 (“Tracor Analytic”, США).

Все опыты с меченым углеродом (¹⁴C) проводили в 5–6 биологических повторностях, каждую – в 2 аналитических повторностях. Полученные результаты обрабатывали статистически в программе Microsoft Excel. Достоверность различий между средними оценена по *t*-критерию Стьюдента при *P* < 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Интенсивность 3-минутной фиксации ¹⁴CO₂ прямо зависела от освещенности. У растений, затененных в течение 5 суток, фотосинтез был снижен на 52% относительно контроля (табл. 1). Но если растения затеняли только на 30 мин, то фотосинтез снижался уже на 70%. В то же время, если затененные растения открывали прямому солнечному свету, то интенсивность фотосинтеза резко возрастала. Примечательно, что у адаптированных к высокой освещенности листьев при их внезапном затенении фотосинтез снижался сильнее, чем у затененных в течение 5 дней, причем при повышении освещенности у последних быстро увеличивалась фиксация ¹⁴CO₂ и становилась даже несколько выше уровня контроля.

Анализ распределения ¹⁴C среди продуктов фотосинтеза в листьях разных вариантов растений выявил существенные различия в формировании углеводных и неуглеводных

соединений (табл. 2). Условия освещения достоверно повлияли на синтез сахарозы. Так, на прямом солнечном свете наблюдали самое высокое включение ^{14}C в сахарозу (относительно радиоактивности низкомолекулярных соединений). Длительное (5-дневное) затенение снижало этот показатель, однако сумма свободных сахаров (сахарозы, глюкозы, фруктозы и олигосахаров) в процентах от радиоактивности всех меченых соединений в листьях этого варианта была выше. Наименьшая интенсивность образования сахарозы (и сахаров в целом) была обнаружена, когда адаптированные к высокой освещенности растения ненадолго (на 30 мин) затеняли. С учетом, что растения этого варианта имели самую низкую интенсивность ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ (всего 30% от контроля), синтез сахаров у них был в три раза ниже.

У всех побывавших в тени растений соотношение сахароза/гексозы уменьшилось в 3.6–4.1 раза независимо от того адаптированы они были к свету или нет (табл. 3). Наибольшее снижение этого индекса произошло при внезапном затенении растений на 30 мин, а наименьшее, если затененные в течение 5 суток растения вынесли на свет на 30 мин.

У растений всех вариантов (кроме контрольного) уменьшилась радиоактивность продуктов гликолатного метаболизма, при этом у всех побывавших в условиях затенения растений индекс серин/глицин снижался по сравнению с контролем (табл. 2). Включение ^{14}C в четырехуглеродные соединения (аспартат, малат) изменялось разнонаправленно, в зависимости от того, при какой освещенности данный лист фиксировал $^{14}\text{CO}_2$ (табл. 2). Так, у затененных растений (5 суток или 30 мин) радиоактивность этих соединений возрастала по сравнению с контролем (особенно при внезапном переносе в тень), а при переводе затененных в течение 5 суток растений на яркий свет – снижалась по сравнению с контролем. Возможно, это связано с уже накопленным фондом аспартата и малата в течение предшествующего затенения.

В результате (табл. 3) отношение меченых продуктов гликолатного пути и четырехуглеродных соединений снижалось у затененных в течение 5 суток примерно в 2 раза, у затененных в течение 30 мин – в 4 раза, в то время как у затененных и вынесенных на свет возрастало примерно в 1.5 раза относительно контроля.

Характерные изменения произошли с включением ^{14}C в аланин (табл. 2). Практически у растений всех вариантов (кроме затененных на 30 мин) доля ^{14}C в аланине оказалась одинаковой (на уровне контроля), в то время как в листьях при внезапном затенении радиоактивность этого соединения возросла почти в два раза. Аланин образуется из ФГК, поэтому столь быстрое и интенсивное его образование сразу после снижения освещенности может свидетельствовать об уменьшении восстановления ФГК и быстром преобразовании всего потока невосстановленной ФГК в аланин. Поскольку аланин является транспортной аминокислотой [19, с. 358], то изменение интенсивности синтеза этого соединения, вероятно, отражает сдвиг соотношения C/N в группе экспортируемых из листа фотоассимилятов. Столь большое увеличение синтеза этого соединения связано, по-видимому, со значительными возможностями его экспорта из листьев в другие части растения.

Таким образом, наиболее драматические изменения в ФСМУ произошли при внезапном снижении освещенности. Причем, если экстраполировать степень изменения интенсивности фотосинтеза или образования отдельных соединений на начало снижения освещенности (т.е. сразу после снижения освещенности), то различия между вариантами, вероятно, оказались бы еще больше. Это означает, что регуляторные процессы запускаются сразу с момента понижения освещенности и уменьшения количества продуктов фотохимических реакций, протекающих в хлоропластах.

В заключение отметим, что поскольку для ФСМУ наиболее критическим является обеспечение процесса восстановления ФГК достаточным количеством НАДФ·Н и АТФ, то можно предположить, что ключевым звеном перестройки метаболизма при изменении освещенности является именно ФГК. Успешность восстановления этого соединения, во-

первых, обеспечивает активность главного фотосинтетического потока ассимилятов (сахаров) из листа; во-вторых, способствует успешному возврату углерода гликолатного пути в цикл Кальвина–Бенсона.

С повышением освещенности увеличивается количество образующихся в хлоропластах АТФ и НАДФ·Н и создаются предпосылки для успешного восстановления ФГК до сахаров. Так как высокая освещенность повышает интенсивность фотосинтеза, то, следовательно, увеличивается поток углерода через лист, в том числе и очень мощный поток по гликолатному пути (рис. 2). Достаточно вспомнить, что через гликолатный путь проходит половина всего ассимилированного углерода CO_2 . Часть этого потока преобразуется (в реакции 2 глицина \rightarrow серин) в углекислоту, которая обычно регистрируется в виде фотодыхания, составляющего 25–30% от величины видимого фотосинтетического поглощения CO_2 [20]. Четкая связь между высоким содержанием аминокислот и НАДФ·Н при всех фотопериодических режимах наблюдалась и в работе [21].

Повышенная углеводная направленность фотосинтеза при высокой освещенности свидетельствует о том, что и продукты гликолатного пути тоже успешно восстанавливаются с образованием сахаров. Это означает, что с увеличением освещенности происходит большее замыкание гликолатного цикла на цикл Кальвина–Бенсона. И, наоборот, при снижении освещенности и дефиците образующегося в хлоропластах НАДФ·Н возврат углерода продуктов гликолатного пути в пентозофосфатный цикл сокращается, и большая часть этих соединений преобразуется в органические кислоты и аминокислоты.

В ходе длительной адаптации (в нашем случае 5 суток) к условиям пониженного освещения и уменьшения образования “транспортного” соединения фотосинтеза (сахарозы) растение изыскивает альтернативные пути сохранения экспортной функции листа. Одним из таких путей, по-видимому, является образование олигосахаридов и их экспорт из листа по симпласту в другие части растения [22]. Этот механизм особенно четко проявляется при засухе [23]. Для включения механизма симпластного транспорта ассимилятов, по-видимому, требуется наличие соответствующих структур и путей метаболизма, а для его прекращения достаточно только увеличить поток квантов, так как при внезапном затенении (на 30 мин) усиления образования олигосахаров не наблюдалось.

При появлении большого количества органических кислот и аминокислот в клетке, по-видимому, снижается рН не только в цитоплазме, но и в апопласте клеток мезофилла. Масштаб количества образующихся продуктов фотосинтеза хорошо иллюстрируют данные регистрации газообмена листа при включении и выключении света [20]. После выключения света в течение 5–10 мин происходит выделение CO_2 с интенсивностью около 25% от уровня фотосинтеза до прекращения освещения. Эти продукты – все окислившиеся соединения цикла Кальвина–Бенсона, прошедшие через гликолатный путь. Выброс CO_2 после выключения света прямо зависит от наполнения пулов цикла Кальвина, и за короткий промежуток времени после повторного включения света выброс CO_2 сокращается [20].

Подкисление апопласта активирует инвертазу и гидролиз сахарозы. В результате возрастает осмотичность апопластной жидкости, уровень которой становится выше с приближением к устьичной щели. Увеличение осмотичности среды вокруг замыкающих клеток устьиц вызывает снижение тургора, закрывание устьиц и повышение сопротивления диффузии CO_2 в лист, что сопровождается снижением интенсивности фотосинтеза.

Таким образом, в листе существует регуляторный комплекс, объединяющий в единый механизм фотохимические процессы в хлоропластах, ФСМУ в клетке, апопластную инвертазу и работу устьиц. Можно предполагать, что этот механизм реагирует на изменение интенсивности света, уровня азотного (нитратного) питания, активности

ростовых процессов в органах-акцепторах ассимилятов и оптимизирует всю фотосинтетическую функцию растения. Ключевым триггерным механизмом во всех случаях, по-видимому, является использование продуктов фотохимических реакций в хлоропластах. При повышении концентрации нитратов в листе возрастает конкуренция нитрита за получение электрона в ЭТЦ хлоропластов. В результате ФСМУ реагирует на затенение и, следовательно, происходят все последующие, как было описано выше, изменения. При торможении оттока ассимилятов из листа (например, в результате снижения активности или количества органов-акцепторов) будет затруднена загрузка сахарозы в переполненную флоэму. Повышение ее концентрации в апопласте вызовет **субстратную активацию инвертазы**, усиление гидролиза сахарозы и последующее закрытие устьиц. Образующиеся гексозы в большом количестве будут возвращаться в клетки мезофилла и препятствовать метаболизму вышедших из хлоропластов триозофосфатов, что приведет к активации реакции Мелера и появлению гликолата транскетотазного происхождения. Углерод этих продуктов гликолатного метаболизма также не сможет вернуться в цикл Кальвина–Бенсона и пополнит пул кислот с последующим влиянием на инвертазу и замыкающие клетки устьиц. Кроме того, накопление гексоз в цитоплазме и невозврат неорганического фосфата в хлоропласты усилит в них синтез крахмала.

Следует отметить, что за 5 дней опыта окончательная адаптация растений к пониженной освещенности, по-видимому, еще не завершена. Для адаптации растения к изменению освещенности, вероятно, определенное значение имеет и увеличение концентрации кислот в апопласте за счет их резервирования в вакуолях клеток мезофилла.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gandin A., Denysyuk M., Asaph B. Cousins disruption of the mitochondrial alternative oxidase (AOX) and uncoupling protein (UCP) alters rates of foliar nitrate and carbon assimilation in *Arabidopsis thaliana* // *J. Exp. Bot.* 2014. V. 65. P. 3133-3142.
2. Eichelmann H., Oja V., Peterson R.B., Laisk A. The rate of nitrite reduction in leaves as indicated by O₂ and CO₂ exchange during photosynthesis // *J. Exp. Bot.* 2011. V. 62. P. 2205-2215.
3. Gandin A., Duffes C., Day D.A., Cousins A.B. The absence of alternative oxidase AOX1A results in altered response of photosynthetic carbon assimilation to increasing CO₂ in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Physiol.* 2012. V. 53. P. 1627-1637.
4. Novitskaya L.L., Trevanion S.J., Driscoll S., Foyer C.H., Noctor G. How does photorespiration modulate leaf amino acid contents? A dual approach through modelling and metabolite analysis // *Plant Cell Environ.* 2002. V. 25. P. 821-835.
5. Тарчевский И.А. О связи фотосинтетического фосфорилирования с ассимиляцией CO₂ и другими функциями хлоропластов и фотосинтезирующих клеток // *Биохимия и биофизика фотосинтеза* / Под ред. Красновского А.А. Москва: Наука, 1965. С. 305-319.
6. Тарчевский И.А., Курмаева С.А., Вдовина А.И. Изменение направленности фотосинтеза у растений, пересаженных под полог леса // *Физиология растений.* 1962. Т. 47. С. 1366-1368.

7. Чиков В.И., Николаев Б.А. Влияние засухи на постфотосинтетические превращения ^{14}C в листьях бобов // Физиология растений. 1975. Т. 4. С. 587-590.
8. Чиков В.И. Эволюция представлений о связи фотосинтеза с продуктивностью растений // Физиология растений. 2008. Т. 55. С. 140-154.
9. Карпилов Ю.С., Недопекина И.Ф. Продукты фотосинтеза томатов и влияние на их образование азотно-фосфорного питания // Тр. Молдав. НИИ орошаемого земледелия и овощеводства. 1965. С. 35-43.
10. Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. Москва: Наука, 1987. 187 с.
11. Chikov V.I., Batasheva S.N. The role of C to N balance in the regulation of photosynthetic function // *Advances in Photosynthesis - Fundamental Aspects* / Ed. Najafpour M.M. InTech., 2012. P. 273-298. doi 10.5772/28084
12. Chikov V., Bakirova G. Relationship between carbon and nitrogen metabolisms in photosynthesis. The role of photooxidation processes // *Photosynthetica*. 1999. V. 37. P. 519-527.
13. Chikov V.I., Bakirova G.G., Avvakumova N.Y., Belova L.A., Zaripova L.M. Apoplastic transport of ^{14}C photosynthates measured under drought and nitrogen supply // *Biol. Plant*. 2001. V. 44. P. 517-521.
14. Чиков В.И., Ахтямова Г.А., Баташева С.Н., Михайлов А.Л., Хамидуллина Л.А., Тимофеева О.А. Влияние блокирования гена апопластной инвертазы на фотосинтез в растениях томата // Физиология растений. 2015. Т. 62. С. 45-51.
15. Гуляев Б.И. Реакция устьиц на изменение интенсивности света и концентрации CO_2 // Физиология и биохимия культ. растений. Т. 11. - 6. С. 593-600.
16. Lu P., Outlaw W.H., Jr., Smith B.G., Freed G.A. A new mechanism for the regulation of stomatal aperture size in intact leaves // *Plant Physiol*. 1997. V. 11. P. 109-118.
17. Outlaw W.H., Jr., Vlieghere-He X.D. Transpiration rate. An important factor controlling the sucrose content of the guard cell apoplast of broad bean // *Plant Physiol*. 2001. V. 126. P. 1716-1724.
18. Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. Москва: Наука, 1981. 196 с.
19. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. Москва: Наука, 1976. 646 с.
20. Чиков В.И. Фотодыхание // Соросовский образов. журн. 1996. - 11. С. 2-8.
21. Dutilleul C., Lelarge C., Prioul J.-L., de Paere R., Foyer C., Noctor G. Mitochondria-driven changes in leaf and status exert crucial influence on the control of nitrate assimilation and the integration of carbon and nitrogen metabolism // *Plant Physiol*. 2005. V. 139. P. 64-78.
22. Turgeon R. Symplastic phloem loading and the sink-source transition in leaves: a model // *Recent Advances in Phloem Transport and Assimilate Compartmentation* / Eds. Bonnemain J.L. et al. Nant: Quest, 1991. P. 18-22.

23. Taji N., Ohsumi C., Iuchi S., Seki M., Kasuga M., Kobayashi M., Yamaguchi K., Shinozaki K. Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* // Plant J. 2002. V. 29. P. 417-423.

Таблица 1. Ассимиляция $^{14}\text{CO}_2$ листьями картофеля сорта Невский при изменении световых условий

Вариант	Освещенность при измерении фотосинтеза, мкмоль/(м ² с)	Интенсивность фотосинтеза, кБк/(см ² мин)	% к контролю
Постоянно на солнце (контроль)	1681	17.74 ± 2.05	100
Затенены на 50% за 5 дней до опыта	840	8.45 ± 0.94	47.6
Затенены на 50% на 30 мин	840	5.32 ± 1.05	30.0
Затененные в течение 5 дней вынесены на прямое солнце	1681	18.42 ± 1.14	103.8

Примечание. При фиксации $^{14}\text{CO}_2$ условия, в которых находились растения, не менялись.

Таблица 2. Влияние изменения освещенности на распределение ^{14}C среди продуктов 3-минутного фотосинтеза в листьях картофеля (% от суммы радиоактивных спирто-водорастворимых веществ)

Соединение	Контроль (на солнце)	50% затенение, 5 суток	50% затенение, 30 мин	Затененные 5 суток, вынесены на прямое солнце на 30 мин
Сахароза	36.2 ± 3.6	25.8 ± 3.6	16.7 ± 3.9	35.4 ± 1.5
Глюкоза	2.7 ± 0.6	8.3 ± 2.7	5.2 ± 1.0	7.4 ± 0.9
Фруктоза	2.4 ± 0.7	4.9 ± 1.1	4.4 ± 0.6	3.6 ± 0.4
Гликолат	0.2 ± 0.0	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.3 ± 0.1
Глицин	1.0 ± 0.3	1.2 ± 0.2	1.0 ± 0.3	1.8 ± 0.3
Серин	12.1 ± 1.8	6.9 ± 1.0	8.2 ± 0.8	9.6 ± 0.8
Продукты гликолатного пути, сумма	13.3	8.5	9.5	11.7
Аспарат	5.4 ± 0.7	6.6 ± 1.0	16.4 ± 3.5	3.4 ± 0.6
Малат	2.8 ± 0.4	5.4 ± 1.6	7.6 ± 1.2	1.5 ± 0.4
Четырехуглеродные	8.2	12.0	24.0	4.9

соединения				
Аланин	12.9 ± 0.9	12.5 ± 0.6	21.4 ± 1.8	12.4 ± 0.8
Глицерат	6.3 ± 0.7	6.2 ± 1.1	3.8 ± 1.1	9.9 ± 1.5
Пигменты	1.8 ± 0.3	2.4 ± 0.2	1.8 ± 0.4	0.3 ± 0.1
Олигосахариды	9.5 ± 1.2	13.2 ± 3.1	8.4 ± 2.1	5.1 ± 0.3
Сахаров всего	50.8 ± 1.6	52.2 ± 3.6	34.7 ± 5.9	51.5 ± 2.4
Прочие	6.7	6.2	4.7	9.3

Таблица 3. Влияние изменения освещенности на соотношение образующихся в ходе фотосинтеза разных групп меченых соединений

Группы	Контроль (на солнце)	50% затенение, 5 суток	50% затенение, 30 мин	Затененные 5 суток, вынесены на прямое солнце на 30 мин
Сахар/гексозы	7.10	1.95	1.74	3.22
Серин/глицин	12.10	5.75	8.20	5.33
Продукты гликолатного пути/(малат + аспартат)	1.62	0.71	0.40	2.39

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ

Рис. 1. Схема формирования вариантов экспериментальных растений для изучения влияния освещенности на фотосинтез и фотосинтетический метаболизм углерода.

Рис. 2. Схема регуляции фотосинтетического метаболизма углерода при изменении освещенности ([12] с дополнениями).

ФД – ферредоксин; ФГК – фосфоглицериновая кислота; ФС1 и ФС2 – фотосистемы I и II; РБФК/О – рибулозо-*бис*-фосфат-карбоксилаза/оксигеназа; ФЭС – фосфорные эфиры сахаров; ТКР – транскетолазная реакция (образования гликолата); ЭТЦ – электрон-транспортная цепь хлоропластов; X – неизвестный окислитель (возможно, гидроксилламин), запускающий транскетолазный механизм образования гликолата. Затененная часть – поток углерода по гликолатному пути с образованием либо сахаров, либо кислот.