

Ахтямова Гузель Адгамовна

**РЕГУЛЯЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА, ТРАНСПОРТА АССИМИЛЯТОВ И
ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ РАЗНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ.
УЧАСТИЕ АПОПЛАСТНОЙ ИНВЕРТАЗЫ**

03.01.05 – физиология и биохимия растений

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань - 2013

Работа выполнена в лаборатории продукционных процессов растений Федерального государственного бюджетного учреждения науки Казанского института биохимии и биофизики Казанского научного центра Российской академии наук (КИББ КазНЦ РАН)

Научный руководитель: Чиков Владимир Иванович
доктор биологических наук, профессор,
заведующий лабораторией КИББ КазНЦ РАН,
г. Казань

Официальные оппоненты: Любимов Валерий Юрьевич
доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник
(Федеральное государственное
бюджетное учреждение науки
Институт фундаментальных
проблем биологии РАН, г. Пущино)

Сташевски Зенон
кандидат биологических наук,
зав. Отделом сельскохозяйственной
биотехнологии (ГНУ Татарский НИИ
сельского хозяйства Россельхозакадемии,
г. Казань)

Ведущая организация: Уральский Федеральный Университет
имени первого Президента России Б.Н. Ельцина,
г. Екатеринбург

Защита состоится 23 декабря 2013 г. в 10³⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 002.005.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук при КИББ КазНЦ РАН по адресу: 420111, г. Казань, ул. Лобачевского, 2/31, а/я №30, тел/факс (843)2927347, dissovet@mail.knc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке КазНЦ РАН.

Автореферат разослан «21» ноября 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Пономарева Анастасия Анатольевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Постановка проблемы и ее актуальность. Известно, что интенсивность фотосинтеза зависит от освещенности растений, при этом фотосинтетический аппарат растения (ФСА) способен использовать даже очень небольшие интенсивности света. Необходимо отметить, что демонстрируемые в учебниках световые кривые фотосинтеза были получены давно (в 60х—70х годах 20 века). Световая зависимость фотосинтеза определялась путем измерения газообмена листьев растений при изменении освещенности листа в течение достаточно короткого времени (в пределах одного-двух часов). Считалось (Voskresenskaya et al., 1970), что для адаптации фотосинтеза к условиям эксперимента достаточно 7-10 мин. В то же время отмечалось (Говинджи, 1982), что листья видов, растущих на солнце и в тени, достигают приблизительно одинаковой эффективности использования солнечной энергии как раз при тех интенсивностях света, которые обычно преобладают в их местообитаниях. Однако до сих пор неизвестно, за счет чего достигается такое равенство эффективности использования света.

Отток ассимилятов из листьев и направленность фотосинтетического метаболизма углерода во многом определяются интенсивностью фотосинтеза (Чиков, 2008), которая, в свою очередь, зависит от освещенности. С другой стороны, фотосинтез, как основа продукционного процесса растения, в большой мере зависит от транспорта сахарозы из листьев в потребляющие продукты фотосинтеза органы. При выходе сахарозы из фотосинтезирующих клеток во внеклеточное пространство (апопласт) для «загрузки» в сосуды флоэмы она может частично гидролизаться апопластной инвертазой до глюкозы и фруктозы, которые возвращаются в клетки мезофилла (Курсанов, 1984) и могут ингибировать фотосинтез по принципу обратной связи (Paul, Pellny, 2003). Кроме этого, гидролиз сахарозы приводит к уменьшению ее оттока из листьев, разрастанию листьев и повышению отношения массы листа/корни (Sonnewald et al., 1991; Tang, 1999). Это свидетельствует о большом значении апопластной инвертазы в регуляции фотосинтеза и транспорта ассимилятов.

Как было показано (Тарчевский и др., 1962), соотношение образующихся в фотосинтезе ^{14}C -сахароза/ ^{14}C -гексозы многократно снижается с уменьшением освещенности растений, что свидетельствует об изменении активности инвертазы в этих условиях. Однако работы, непосредственно посвященные изучению участия апопластной инвертазы в регуляции фотосинтеза и транспорта ассимилятов при различной освещенности растений, отсутствуют.

Апопластная инвертаза – это гидролаза, расщепляющая сахарозу на два моносахарида, активная в кислой среде (Курсанов, 1984). Показано, что подкисление апопластной жидкости листа парами HCl или подщелачивание аммиаком вызывает прямо противоположное действие на фотосинтез и накопление ^{14}C -ассимилятов в апопласте листа (Чиков, 1987). Таким образом, участие апопластной инвертазы в транспорте ассимилятов, по-видимому, можно изменять путем

воздействия на pH апопластной среды в мезофилле листа. Вероятно, pH апопласта можно корректировать с помощью комплексных соединений металлов с аммиаком (аммиакатов).

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы было выяснение особенностей регуляции фотосинтеза, транспорта ассимилятов, продуктивности растений в условиях разной освещенности в связи с изменением инвертазной активности в апопласте. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Установить особенности фотосинтеза, транспорта ассимилятов и продуктивности растений, выращенных в условиях разной освещенности.
2. Выяснить влияние введения дополнительного гена дрожжевой инвертазы и подавления экспрессии апопластной инвертазы с помощью РНК-интерференции на фотосинтез, ростовые процессы и продуктивность растений.
3. Оценить возможность воздействия на фотосинтез и продуктивность растений опрыскиванием листьев комплексными соединениями аммиакатами.

Научная новизна работы.

1. Впервые обнаружено, что влияние освещенности на фотосинтез (фиксацию $^{14}\text{CO}_2$) существенно различается в зависимости от того, адаптированы растения к данным условиям освещения или нет. Растения адаптированные, выращенные при разной освещенности, мало различаются по интенсивности ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$, но существенно - по распределению ^{14}C -продуктов фотосинтеза по растению.
2. Установлено, что введение в клетки картофеля дополнительного гена апопластной инвертазы вызывает снижение фотосинтеза и устойчивости растений к атмосферной засухе.
3. Впервые описаны особенности изменения фотосинтетического метаболизма углерода у растений с введенным дополнительным геном апопластной инвертазы. Характер изменений зависит от уровня освещенности при выращивании растений.
4. Продукционные процессы находятся в прямой зависимости от обеспеченности корневой системы растений ассимилятами.

Научно - практическая значимость работы. Полученные экспериментальные данные о характере распределения ассимилятов по растению при разных освещенностях и существовании оптимума освещенности для экспортной функции листа могут быть полезны при разработке агротехнологий для достижения более высокой продуктивности растений. Показана возможность усиления углеводной направленности фотосинтеза и форсирования продукционного процесса с помощью комплексных соединений меди и цинка с аммиаком.

Связь работы с научными программами и собственный вклад автора в исследование. Работа проводилась с 2009 по 2013 гг. в соответствии с планом научных исследований КИББ КазНЦ РАН по теме «Процессы переноса веществ и превращения

метаболитов, играющие регуляторную роль в функционально-адаптивной активности растительных клеток» (гос. регистрационный номер: 01200901960). Научные положения и выводы диссертации базируются на результатах собственных исследований автора.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы доложены и обсуждены на международной научной конференции «Физико-химические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего Севера» (Апатиты, Мурманская область, 2009); на 9 научной конференции молодых ученых, аспирантов и студентов научно-образовательного центра Казанского государственного университета «Материалы и технологии 21 века» (Казань, 2009); на конференции Российской школы молодых ученых «Актуальные проблемы современной биохимии и молекулярной биологии» (Казань, 2010); 10-th Nordic Photosynthesis congress (Tartu, 2010); на Всероссийской конференции посвященной 90-летию ТатНИИСХ РАСХ (Казань, 2010); на VII съезде общества физиологов растений России «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий» (Нижний Новгород, 2011); на IV Всероссийском симпозиуме «Трансгенные растения: технологии создания, биологические свойства, применение, биобезопасность» (Москва, 2012); на Всероссийской научно-практической конференции «Инновации сельскому хозяйству» (Калининград, 2013).

Публикации. По материалам диссертационной работы опубликовано 15 научных работ, из них 3 статьи в рецензируемых журналах из рекомендованного списка ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 116 страницах машинописного текста; состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов исследования, оригинальных результатов исследований, заключения, выводов и списка использованной литературы. В работе представлено 15 таблиц, 19 рисунков. Список литературы включает 185 источника, в том числе 57 - отечественных.

1. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объекты. Основные исследования проводили на картофеле (*Solanum tuberosum* L., сорта Невский и Дезире) с использованием растений, размноженных *in vitro* и выращенных в защищенном от инфицирования грунте на территории Татарского НИИ сельского хозяйства. Сорт Невский многократно превосходил сорт Дезире по ростовым процессам (рис. 1).

Растения картофеля выращивали при трех уровнях освещенности: 25, 50 и 95% от полной солнечной радиации, что соответствовало при ясной погоде в день опыта 100, 200 и 380 Вт/м². Различие в освещенности создавали путем затенения москитной сеткой (95% полной освещенности), а также одним или двумя слоями марли (50 и 25% освещенности, соответственно).

Для повышения рН апопластной жидкости и подавления активности апопластной инвертазы с целью активации оттока ассимилятов из листьев использовали опрыскивание

растений раствором комплексных соединений меди с аммиаком (аммиакаты) с общей формулой: $\{[\text{Cu}(\text{NH}_3)_m]^{+2} \cdot \text{A}^{-2}\}$, где А – анион карбоната или яблочной кислоты. Кроме того, влияние аммиакатов на ростовые процессы исследовали на растениях гороха (*Pisum sativum*), пшеницы (*aestivum*), выращенных в поле на делянках лаборатории зернобобовых культур и яровых пшениц ТатНИИСХ, и огурцов (*Cucumis sativus*) в условиях теплицы агрокомбината «Майский».



Рис. 1. Общий вид растений картофеля сорта Невский и Дезире в фазу массового цветения и клубнеобразования.

Для выяснения роли апопластной инвертазы в регуляции фотосинтеза были использованы растения картофеля (сорт Дезире), трансформированные вектором, несущим ген дрожжевой инвертазы (*inv*) под контролем промотора пататина класса I (В-33) и содержащим последовательность лидерного пептида ингибитора протеиназы II для обеспечения апопластной локализации фермента (обозначены как В33-*inv* растения). В качестве контроля использовали нетрансформированные растения (обозначены как Исх растения). Растения были отобраны из коллекции клонов, полученных в результате совместной работы сотрудников Института молекулярной физиологии растений им. Макса Планка (Гольм, Германия) и Лаборатории сигнальных систем контроля онтогенеза им. М.Х. Чайлахяна ИФР РАН. Результативность трансформации была подтверждена при помощи ПЦР, измерения активностей инвертаз и соотношения сахаров (Sonnewald et al., 1997; Синькевич и др., 2008). Несмотря на то, что промотор пататина является клубнеспецифичным, активность апопластной инвертазы в листьях трансформированных растений в 1,5 раза выше, чем у исходных растений (Синькевич и др., 2008).

Методы измерений. Исследования фотосинтеза и транспорта ассимилятов проводили с помощью радиоактивного углерода ^{14}C . Интенсивность поглощения $^{14}\text{CO}_2$ и распределение ^{14}C

среди меченых продуктов фотосинтеза оценивались после экспонирования зрелого листа-донора в течение 3 мин на свету в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$. Такая длительность экспозиции соответствует периоду полунасыщения меченым углеродом большинства промежуточных продуктов фотосинтеза, при этом содержание ^{14}C в конкретном меченом соединении характеризует интенсивность его образования в ходе фотосинтеза (Кээрберг, 1972; Мокроносов, 1981). При изучении транспорта ассимилятов концевую листовую пластинку листа среднего яруса подкармливали $^{14}\text{CO}_2$ в течение 3-х мин, а через сутки оценивали распределение ^{14}C по органам растения.

Спирто-водорастворимые меченые продукты фотосинтеза анализировали с помощью бумажной хроматографии и радиоавтографии по принятой в лаборатории методике, как описано в работе (Chikov, Bakirova, 1999). Радиоактивность проб оценивали с помощью сцинтилляционного счетчика Tri-Carb B2810TR (Perkin Elmer, США).

Из оставшихся после изучения распределения ^{14}C по органам растения радиоактивных проб листа-донора и верхушки побега (акцептор ассимилятов) экстрагировали 60% этанолом фракцию низкомолекулярных соединений (куда вошли и спирто-водорастворимые белки). Затем оставшийся осадок был последовательно обработан 0,2 н раствором КОН и 1% раствором Тритона X-100 для оценки включения ^{14}C в сложные белки. Оставшийся осадок обрабатывали амилазой для определения содержания ^{14}C в крахмале. По радиоактивности конечного осадка, оставшегося после всех этапов экстракции, судили о включении ^{14}C в целлюлозу.

Продуктивность растений определяли путем взвешивания массы отдельных частей растения. Физиолого-биохимические опыты были проведены в 4-5 биологических и 2-х аналитических повторностях, а продуктивность оценивалась в 10-12 повторениях. Полученные результаты обработаны статистически в программе Microsoft Excel, в таблицах и на рисунках представлены средние значения и их стандартные ошибки, достоверность различий между средними оценена по критерию Стьюдента при $P < 0,05$.

2. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

2.1. Влияние снижения освещенности на фотосинтез картофеля

Растения картофеля, выращенные до фазы массового цветения и начала образования клубней в условиях освещенности, равной 50% от полной солнечной, были переведены на пониженную (в два раза) освещенность (25% от полной солнечной освещенности). На следующий день были проведены опыты по изучению интенсивности фотосинтеза и распределения ^{14}C среди продуктов фотосинтеза. Как и следовало ожидать, снижение освещенности уменьшило интенсивность фотосинтеза почти на одну треть. При этом относительно возросло включение ^{14}C в гексозы, аминокислоты и малат, но уменьшилось - в глицерат (табл. 1).

Таблица 1. Влияние снижения с 50 до 25% от полной солнечной освещенности на распределение ^{14}C среди меченых продуктов фотосинтеза листьев среднего яруса картофеля Невский (% от радиоактивности спирто-водорастворимых соединений)

Меченые соединения	Относительное содержание ^{14}C , %	
	50% от полной солнечной освещенности	25% от полной солнечной освещенности
Сахароза	$37,0 \pm 1,7$	$36,2 \pm 1,2$
Гексозы	$3,9 \pm 0,2$	$4,6 \pm 0,3$
Фосфорные эфиры сахаров	$15,4 \pm 3,0$	$15,6 \pm 0,9$
Серин, глицин, гликолат	$13,0 \pm 0,5$	$14,6 \pm 0,6$
Глицерат	$12,3 \pm 0,2$	$8,5 \pm 1,6$
Малат	$2,4 \pm 0,3$	$3,7 \pm 0,5$
Аминокислоты	$20,7 \pm 0,8$	$23,8 \pm 0,9$
Интенсивность фотосинтеза (тыс. имп/мин·см ²)	$28,1 \pm 2,2$	$20,5 \pm 2,0$

Возрастание (с 1,06 до 1,72) соотношения ^{14}C -соединений гликолатный метаболизм/глицерат при снижении освещенности свидетельствует о затруднении возврата углерода серина, глицина и гликолата в цикл Кальвина для их повторного восстановления до сахаров и экспорта из листа (Чиков, 1987). С этим, по-видимому, связано и увеличение доли неуглеводных продуктов фотосинтеза, которые используются либо на собственные потребности фотосинтезирующей клетки, либо для их экспорта из листа в виде аминокислот. Снизилось также и отношение сахароза/гексозы, (с 9,48 до 7,88) что свидетельствует о затруднении загрузки сахарозы во флоэму в результате её гидролиза в апопласте.

Полученные результаты в целом повторяют данные других авторов (Тарчевский и др., 1961; Чиков, 1987). Все эти результаты (в том числе и приведенные в табл.1) были получены на растениях, адаптированных к определенной освещенности, которые были переведены на пониженный уровень света. Увеличение неуглеводной направленности фотосинтеза должно привести к снижению экспорта ассимилятов из листьев. Чтобы выяснить, так ли это, было решено оценить особенности транспорта ассимилятов у растений, выращенных при разной освещенности.

2.2. Фотосинтез, транспорт ассимилятов и продуктивность растений, выращенных в условиях разной освещенности

2.2.1. Фотосинтез и распределение ассимилятов по растению

Для определения особенностей продукционного процесса при разной освещенности эксперименты были проведены на растениях картофеля двух сортов (Невский и Дезире), сильно различающихся по ростовым процессам. Пробирочные растения, размноженные *in vitro*,

изначально выращивали в грунте при разной освещенности (25, 50 и 95% от полной солнечной освещенности).

Как показали измерения интенсивности ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ у листьев опытных растений, достоверное отличие (повышенный уровень фотосинтеза) было отмечено только при высокой (избыточной) освещенности. При лимитирующих освещенностях (50 и 25% от полной солнечной освещенности) достоверной разницы в интенсивности фотосинтеза у обоих сортов не обнаружено. Интенсивность фиксации $^{14}\text{CO}_2$ у Невского при максимальной (95% полной солнечной) освещенности составляла $114 \pm 7,8$, а у сорта Дезире – 133 ± 9 (% к низкой освещенности) (рис. 2).

Отсутствие в наших опытах световой зависимости фотосинтеза противоречит общепринятому в учебниках по физиологии растений представлению (Полевой, 1989; Алехина и др., 2005; Кузнецов и др., 2005), о том что повышение освещенности до насыщающего уровня обычно пропорционально увеличивает интенсивность фотосинтетического CO_2 – газообмена.

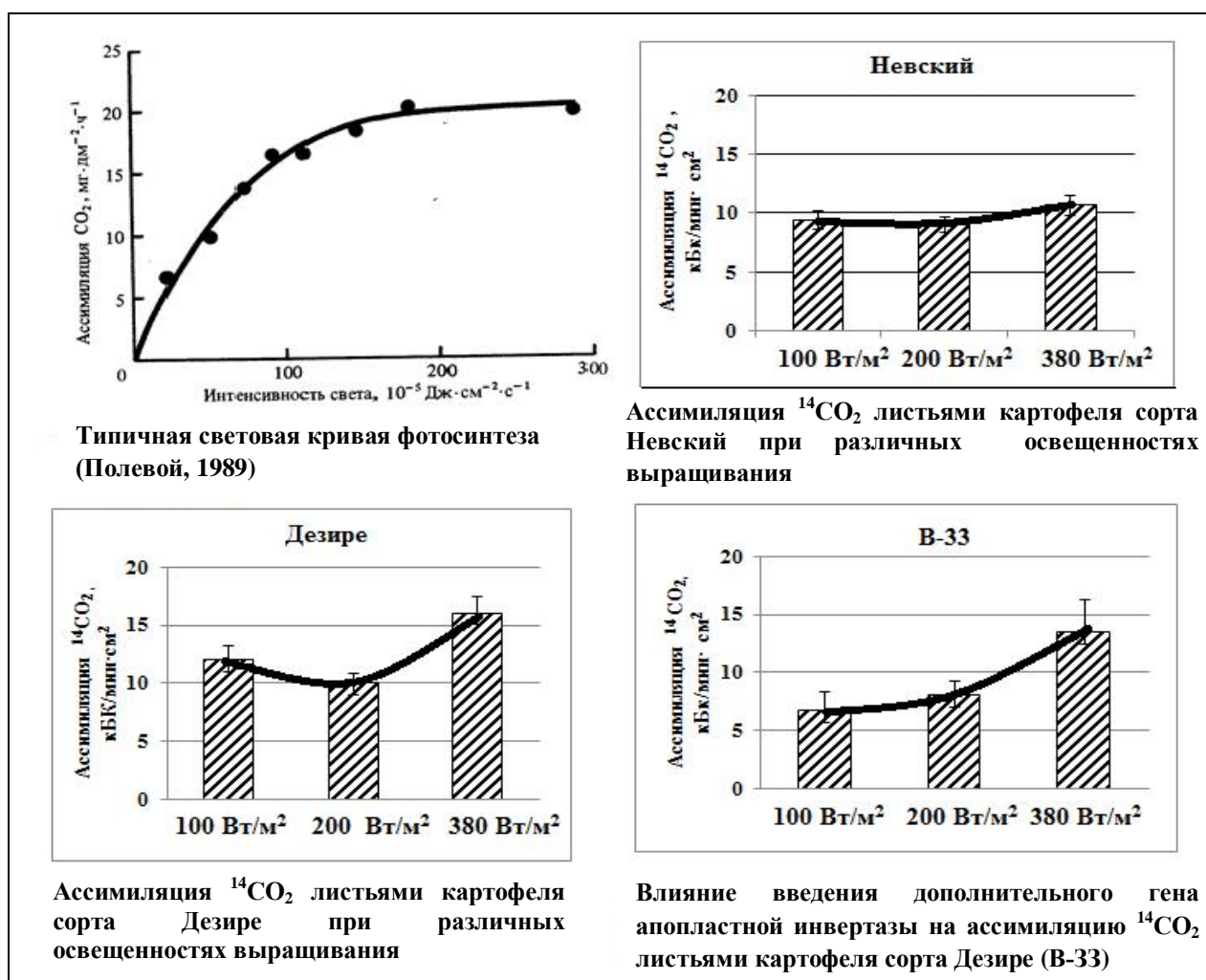


Рис. 2. Световая зависимость ассимиляции CO_2 листьями растений картофеля сорта Невский и сорта Дезире (растения дикого типа и растения с дополнительно введенным геном апопластной инвертазы (В-33)), адаптированных к различным условиям освещения. Для сравнения приведена типичная кривая фотосинтеза из учебника.

Следует отметить, что при коротких экспозициях листа в $^{14}\text{CO}_2$ (как в нашем случае - 3 мин) радиоактивность листа показывает только величину поступления метки в лист (размер «входных ворот» фотосинтеза). Это не означает, что такое же количество углерода будет связано в конечных продуктах фотосинтеза. Значительная часть усвоенного меченого углерода (30-50%) обычно метаболизирует через гликолатный фотодыхательный путь (Чиков, 1987; 1996; 2008). В него входят соединения, связанные с метаболизацией самого гликолата (глицин и серин), и соединения, через которые углерод возвращается в цикл Кальвина (глицерат, ФГК).

Третья часть углерода из продуктов гликолатного пути может в ходе фотодыхания частично выделиться из листа в виде $^{14}\text{CO}_2$ (Лайск, 1977). Величина окончательно связанного меченого углерода будет также зависеть от количества дофиксированного «рыхло связанного $^{14}\text{CO}_2$ », который сохраняется в межклетниках листа до его фиксации кипящим спиртом после снятия листовой фотосинтетической камеры. Эта составляющая также зависит от апертуры устьиц. Из всего этого можно заключить, что измеренные нами показатели ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ могут не отражать балансового фотосинтетического потока углерода. Поэтому выяснение причин различия в фотосинтезе и продуктивности следовало искать в экспорте ассимилятов из листьев опытных растений. Поскольку при пониженной освещенности снижается отношение сахароза/гексозы (табл. 1), т.е. усиливается гидролиз сахарозы под действием инвертазы, то можно предполагать, что должен снижаться и экспорт ассимилятов из листьев растений.

Таблица 2. Экспорт ^{14}C -ассимилятов из листьев-доноров (% радиоактивности за пределами листа-донора) через сутки после ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ листом среднего яруса у растений картофеля сортов Невский и Дезире, выращенных при различной освещенности

Освещенность (% от естественной)	Относительное содержание ^{14}C , %	
	Невский	Дезире
25%	37,4 ± 3,2	49,9 ± 1,4
50%	39,6 ± 3,5	51,8 ± 2,2
95%	30,9 ± 4,1	30,2 ± 2,5

Однако анализ количества ^{14}C -продуктов фотосинтеза, оказавшихся за пределами листа-донора через сутки после ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$, показал, что при лимитирующих освещенностях экспортная функция листа (у обоих сортов картофеля) достоверно не менялась. В то же время, у растений сорта Дезире при лимитирующих освещенностях (25 и 50% от естественной солнечной) экспорт ассимилятов оказался достоверно более высоким по сравнению с сортом Невский (табл. 2). Эти данные противоречили представлениям, что транспорт ассимилятов из листьев-доноров определяет ростовые процессы и конечную продуктивность растения.

Характерно, что при высокой освещенности доля экспортированных из листа ассимилятов сокращалась, и разница между обоими сортами сравнивалась. Возникает вопрос, в какие органы были транспортированы эти ассимиляты, и как изменялось распределение экспортированных по растению ассимилятов при разной освещенности?

Как показал расчет распределения ^{14}C -меченых продуктов фотосинтеза, экспортированных из листа-донора, среди различных органов-акцепторов ассимилятов (табл. 3) при всех освещенностях сорт Невский характеризовался ярко выраженным нисходящим током ассимилятов. У сорта Дезире восходящие и нисходящие потоки ассимилятов были практически равные. При насыщающей освещенности восходящий поток ассимилятов у сорта Невский увеличивался, а у сорта Дезире еще более снижался.

Таблица 3. Распределение ^{14}C -ассимилятов по органам растения (в % от экспортированных продуктов фотосинтеза) у растений картофеля сортов Невский и Дезире, выращенных при различной освещенности.

Часть растения	Относительное содержание ^{14}C , %		
	25% от полной солнечной освещенности	50% от полной солнечной освещенности	95% от полной солнечной освещенности
Сорт Невский			
Верхушка	4,5 ± 2,4	4,8 ± 2,1	17,5 ± 3,1
Выше листа-донора	8,5 ± 2,7	3,0 ± 0,6	6,5 ± 0,9
Ниже листа-донора	20,1 ± 7,2	34,3 ± 4,1	20,1 ± 4,8
Корни	16,9 ± 4,7	18,5 ± 1,1	21,0 ± 1,8
Клубни	50,0 ± 5,7	39,6 ± 8,6	34,9 ± 12,0
Сорт Дезире			
Верхушка	25,1 ± 5,1	44,1 ± 4,4	32,8 ± 4,5
Выше листа-донора	20,6 ± 5,4	20,8 ± 4,8	16,4 ± 2,4
Ниже листа-донора	36,5 ± 2,6	18,7 ± 1,3	30,3 ± 4,4
Корни	6,6 ± 1,6	5,4 ± 0,5	8,7 ± 1,8
Клубни	11,2 ± 4,0	11,0 ± 2,2	11,6 ± 1,9

Возрастание восходящего потока ассимилятов при высокой освещенности у сорта Невский может быть связано с усилением транспирации воды листьями, так как было показано (Mitchin, McNaughton, 1987; Chikov et al., 2001), что меченые продукты фотосинтеза при своем движении по флоэме стебля выходят во внеклеточное пространство, где увлекаются встречным интенсивным потоком воды вверх. Ассимиляты, попадая в завершившие рост листья, не утилизируются, а, в основном, повторно экспортируются в нисходящем направлении. Если же ассимиляты оказываются в верхушке побега, то они усваиваются и накапливаются (Chikov et al., 2001).

Накопление ^{14}C -ассимилятов в клубнях у растений сорта Невский с увеличением освещенности сокращалось, и было при всех освещенностях значительно больше, чем у сорта Дезире.

Принципиальные отличия между растениями этих сортов заключались также в поступлении ассимилятов в верхушку побега и корни. У растений сорта Невский, по сравнению с сортом Дезире, очень мало ^{14}C обнаруживалось в верхушке, но очень много - в корнях. В результате, соотношение содержания ^{14}C в верхушках и в корнях у этих сортов различалось более чем на порядок. Следует отметить, что этот показатель не имел выраженной зависимости от освещенности выращивания, хотя при насыщающей освещенности разница между сортами уменьшалась.

2.2.2. Влияние освещенности при выращивании растений картофеля сорта Дезире на образование конечных (не транспортных) продуктов фотосинтеза в листе-доноре и акцепторе ассимилятов (верхушке)

Большое различие в содержании меченых продуктов фотосинтеза в листе-доноре ассимилятов через сутки после ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ у растений сорта Дезире, выращенных при различной освещенности, побудило нас провести анализ распределения ^{14}C среди меченых веществ, оставшихся в листе-доноре и в органе-акцепторе ассимилятов (верхушка побега).

Таблица 4. Содержание ^{14}C в низкомолекулярных соединениях в различных органах через сутки после ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ верхушечной листовой пластинкой листа среднего яруса растений картофеля сорта Дезире, выращенных при 25% и 95% полной солнечной освещенности (% от радиоактивности органа)

Орган растения	Относительное содержание ^{14}C , %	
	25% от полной солнечной освещенности	95% от полной солнечной освещенности
Верхушка	38,4±1,9	49,1 ±2,6
Лист-донор ^{14}C	70,0 ±1,0	77,3 ± 2,1

Содержание ^{14}C в низкомолекулярных веществах как в листьях-донорах ассимилятов, так и в органах-акцепторах (верхушки побегов) существенно отличалось при разной освещенности. С повышением освещенности радиоактивность этой фракции увеличивалась (табл. 4). Поскольку эта фракция содержит низкомолекулярные метаболиты и растворимые (наиболее активные) белки-ферменты (Андреева, 1982), то увеличение их радиоактивности указывает на интенсификацию фотосинтетического метаболизма. Для листа-донора это может означать более интенсивную

репарацию (обновление) ФСА при повышении его фотодеструкции в условиях высокой освещенности.

Влияние освещенности наблюдалось и по включению ^{14}C в другие полимерные фракции веществ (табл. 5). Наиболее значительные изменения были отмечены во фракции щелочных белков. Содержание ^{14}C в этой фракции, независимо от анализируемого органа, увеличивалось с возрастанием освещенности.

В верхушке включение ^{14}C в углеводы мало менялось с изменением освещенности. В результате соотношение белки/углеводы изменялось с освещенностью только в листе-доноре. Поскольку это соотношение возрастает с увеличением освещенности, то можно предполагать возрастание в этих условиях процессов репарации ФСА растения в связи с увеличением нагрузки на его работу. Этими же причинами, вероятно, объясняется и уменьшение поступления меченого углерода в запасной полисахарид - крахмал.

Таблица 5. Распределение ^{14}C среди полимерных веществ в листе-доноре и в верхушке побега через сутки после ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ у растений картофеля сорта Дезире, выращенных при различной освещенности (% от суммы радиоактивности фракций).

Фракции веществ	Относительное содержание ^{14}C , %			
	25% от полной солнечной освещенности		95% от полной солнечной освещенности	
	Лист-донор	Верхушка	Лист-донор	Верхушка
Щелочная	$35,5 \pm 2,8$	$20,7 \pm 1,6$	$47,1 \pm 3,2$	$29,1 \pm 1,7$
Выделяемая Тритоном-Х100	$16,6 \pm 3,6$	$20,6 \pm 2,4$	$12,0 \pm 0,5$	$14,2 \pm 0,9$
Крахмал	$38,9 \pm 1,2$	$34,3 \pm 2,5$	$32,9 \pm 2,1$	$30,4 \pm 3,1$
Целлюлоза	$9,0 \pm 1,1$	$24,4 \pm 1,2$	$8,0 \pm 0,8$	$26,3 \pm 1,2$
Белки/углеводы	1,09	0,70	1,44	0,76

Изменение соотношения белков различных фракций в доноре и акцепторе ассимилятов, возможно, свидетельствует и о существенных различиях в составе транспортируемых «чужих» продуктов фотосинтеза при разной освещенности. Различия в синтезе конечных продуктов фотосинтеза из «своих» и «чужих» субстратов для синтеза белков были показаны ранее другими методами и на других объектах (Азаркович и др., 1983; Белова и др., 1996; Чиков и др., 1993; 1998).

Поступление меченого углерода в целлюлозу мало зависело от освещенности, однако значительно различалось у органов-акцепторов и доноров ассимилятов. В акцепторных органах относительная радиоактивность целлюлозы была в 2,5 – 3,0 раза выше, чем в листе-доноре. Этот факт вполне понятен, т.к. лист-донор завершил свою ростовую функцию, в то время верхушка побега состоит из молодых делящихся клеток-акцепторов ассимилятов, активно синтезирующих и структурные полисахариды.

2.2.3. Влияние освещенности при выращивании на продуктивность растений картофеля

Большое различие между сортами по транспорту и распределению ассимилятов по органам растения при всех освещенностях отразилось и на их общей продуктивности. У растений сорта Невский содержание ^{14}C в клубнях было в 3-4 раза больше, чем у сорта Дезире. На основании этого можно заключить, что преимущество продуктивности сорта Невский над сортом Дезире, вероятно, связано с хорошим оттоком ассимилятов в клубни. Масса ботвы, как и клубней, у сорта Невский превосходила таковую у сорта Дезире в 2-3 раза (табл. 6).

Объяснение таких отличий может быть найдено, если обратить внимание на различие в содержании ^{14}C в корнях (табл. 3). Содержание меченого углерода в корнях (также при всех освещенностях) у растений сорта Невский было в 4-8 раз больше, чем у растений сорта Дезире. Этот показатель еще не в полной мере отражает истинное поступление ассимилятов в корни. Дело в том, что большая часть ассимилятов, поступающих в корневую систему, расходуется на дыхание с выделением $^{14}\text{CO}_2$, и в результате поступление ассимилятов в корни оказывается сильно заниженным.

Таблица 6. Показатели продуктивности картофеля сортов Невский и Дезире, выращенных при разной освещенности (в среднем на одно растение).

Варианты	Вес ботвы (г)	Вес клубней (г)	Число клубней на растение
<u>Невский</u>			
25%	68,7 ± 6,6	92,5 ± 12,5	7,4 ± 0,65
50%	85,5 ± 15,0	128,0 ± 14,1	5,5 ± 0,21
95%	142,1 ± 17,4	145,7 ± 12,1	5,3 ± 0,50
<u>Дезире</u>			
25%	21,58 ± 2,73	19,15 ± 2,52	3,00 ± 0,55
50%	18,09 ± 2,80	21,79 ± 2,32	3,63 ± 0,62
95%	31,20 ± 4,00	49,60 ± 6,71	3,50 ± 0,80

Полученная в результате окисления сахаров энергия расходуется на поглощение элементов минерального питания (прежде всего нитратов). Об этом свидетельствует и увеличение включения меченого углерода в малат. Известно (Липс, 1997; Reuke et al., 2002), что малат участвует в челночном переносе калием ионов нитрата из корней в листья. Дополнительное поступление из корней минеральных веществ (прежде всего, нитратов) активизирует рост надземной части растения, увеличивая мощность фотосинтетического аппарата. Следует добавить, что

процесс формирования массы клубней может, по-видимому, в значительной мере осуществляться за счет реутилизации веществ, ранее накопленных в ботве.

Эффективность использования энергии света для образования биомассы существенно меняется в зависимости от освещенности. Чем выше освещенность, тем ниже эффективность использования энергии света. Снижение эффективности было наиболее заметно у растений обоих сортов при переходе от 25 к 50% освещенности, независимо от сорта картофеля. Снижение эффективности использования энергии света отчасти, вероятно, происходит из-за возрастающих затрат на синтез структурных и ферментативных белков самих листьев-доноров ассимилятов (табл. 5).

2.3. Влияние введения дополнительного гена дрожжевой инвертазы на фотосинтез и продуктивность картофеля

Перевод растения на пониженную освещенность сопровождается снижением соотношения меченых ^{14}C сахара/гексозы (Гарчевский и др., 1961), что указывает на возрастание активности инвертазы в этих условиях. Об этом же свидетельствует и накопление меченых ассимилятов в апопласте листа при снижении освещенности (Чиков, 2008). В связи с этим, было интересно оценить участие этого фермента в регуляции фотосинтеза у растений в условиях различной освещенности выращивания.

Размноженные *in vitro* пробирочные растения картофеля сорта Дезире, трансформированные вектором, несущим ген дрожжевой инвертазы (B33-*inv* растения), и растения дикого типа (Исх-растения) были высажены в грунт в марлевом изоляторе. Значительное различие этих растений было обнаружено уже спустя неделю после высадки. В течение пяти дней установилась аномально жаркая погода, в результате чего часть растений погибла, причем гибель трансформированных растений была более выражена. Это явление можно, вероятно, объяснить следующим образом. Избыточная активность апопластной инвертазы, препятствуя транспорту сахарозы из листьев в подземную часть растения, задерживала укоренение растений. В результате поглощение воды из почвы было лимитировано, что и привело к повышенной гибели растений. Кроме того, опытные растения были размножены *in vitro* и не имели маточного клубня с резервом питательных веществ и воды. В определенной мере такое предположение подтверждается работой (von Schaewen et al., 1990), в которой было обнаружено, что экспрессия дрожжевой инвертазы в апопласте растений табака приводила к задержке роста и подавлению образования корня.

Измерение интенсивности трехминутной ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ на свету показало, что при всех уровнях освещенности листья трансформированных растений имели более низкие показатели фотосинтеза по сравнению с растениями дикого типа (рис. 2).

В наибольшей степени подавление фотосинтеза проявилось при пониженной освещенности. Фактически достоверное отличие между контрольными и трансформированными растениями было только при низкой освещенности. Следует отметить, что интенсивность поглощения $^{14}\text{CO}_2$ при освещенности 25 и 50 % различалась незначительно у растений обоих генотипов, но, также как и у сорта Невский она возрастала при максимальной освещенности.

Это свидетельствует, по-видимому, о важности энергообеспечения не только процесса фотосинтеза, но и процесса экспорта образующихся продуктов фотосинтеза из листа. Как было показано в предыдущем разделе, с повышением освещенности возрастает содержание ^{14}C -углерода в щелоче-растворимых белках (табл. 5). Такая закономерность наблюдается как в листе-доноре, так и в акцепторе ассимилятов (верхушке побега), что может указывать на необходимость синтеза большего количества ферментов для синтетических и транспортных процессов при повышенной освещенности.

Гексозы, образуемые при гидролизе сахарозы инвертазой, по-видимому, могут ингибировать фотосинтез по принципу обратной связи (Paul, Pellny, 2003). Было показано, что экспрессия дрожжевой инвертазы в апопласте табака и *Arabidopsis* приводила к ингибированию фотосинтеза (von Schaewen et al., 1990).

Хроматографический анализ меченых продуктов 3-х мин фотосинтеза показал (рис. 3) существенные различия в реакциях испытуемых растений на световые условия. Наиболее контрастные отличия между растениями двух генотипов были зарегистрированы при низкой освещенности. Следует отметить, что для некоторых соединений, таких как сахароза и аминокислоты (особенно аспарагиновая кислота), у контрольных и опытных растений наблюдалась прямо противоположная световая зависимость.

Относительное содержание ^{14}C в сахарозе у дикого типа растений (Исх) было максимальным при низкой освещенности, а у *V33-inv* растений – при высокой. Для включения ^{14}C в аминокислоты наблюдалась обратная зависимость. Поступление меченого углерода в продукты гликолатного метаболизма имело общие черты у обоих типов растений.

Наименьшие различия между исходными и *V33-inv* растениями в распределении ^{14}C среди меченых продуктов фотосинтеза наблюдались при средней освещенности (200 Вт/м²). Можно отметить только разнонаправленные изменения включения ^{14}C в малат и олигосахара в зависимости от освещенности. Включение ^{14}C в малат было выше у растений дикого типа, а включение в олигосахара, наоборот - у *V33-inv* растений. Поскольку олигосахара обычно являются транспортными продуктами фотосинтеза у симпластных растений (Mitchell et al., 1992), то можно предполагать, что затруднения с экспортом сахарозы у трансформированных растений способствуют повышению роли симпластного транспорта.

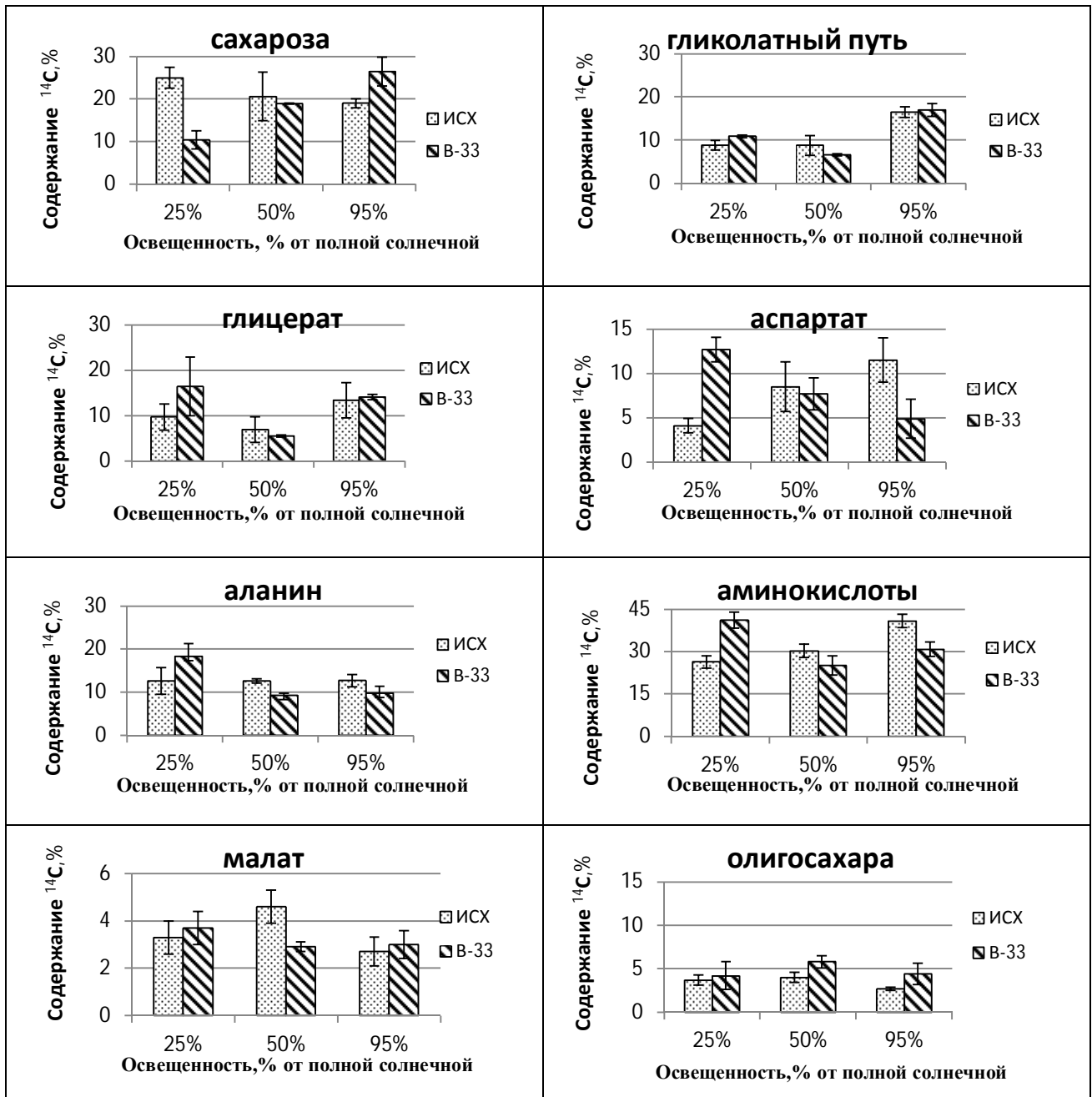


Рис. 3. Распределение ^{14}C среди растворимых продуктов 3-х мин ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ листьями контрольных (Исх) и опытных (В33-*inv*) растений картофеля, выращенных при различной освещенности (% радиоактивности водо-спирторастворимой фракции).

Наиболее низкое отношение сахара/гексозы (1,0) зарегистрировано у трансформированных растений при низкой освещенности. В этих же условиях отмечено и наибольшее включение ^{14}C в аланин и аспартат, что может указывать на их использование в качестве транспортных соединений. Возможно, усиление транспорта аминокислот связано со снижением снабжения корней сахарами, которое приводит к затруднению восстановления нитратов в корнях. В результате большая часть нитратов восстанавливается в листьях, а азот возвращается в корни уже в виде аминокислот.

При низкой освещенности энергообеспеченность клеток мезофилла недостаточна, и в этом случае роль апопластной инвертазы может резко возрасть. Как было показано ранее (Чиков, 2008), фотосинтез растений, развивающихся при низкой освещенности, характеризуется повышенным накоплением ^{14}C -ассимилятов в апопласте.

Высокая активность апопластной инвертазы создает условия для функционирования так называемого «бесполезного цикла», когда сахара в апопласте гидролизуются до глюкозы и фруктозы, при этом в апопласте резко снижается концентрация сахарозы, и возрастает - гексоз (Chikov et al., 2001). Последние не могут быть загружены во флоэму и вынуждены возвращаться в мезофильные клетки, где они используются либо в повторном синтезе сахарозы, либо в гликолизе для образования неуглеводных соединений. Таким образом, в результате повышения активности инвертазы затрудняется транспорт сахарозы во флоэму. При насыщающей освещенности, когда энергообеспечение не лимитирует транспорт, влияние «бесполезного цикла» снижается, и углеводная направленность фотосинтеза возрастает.

Данную ситуацию можно представить как уменьшение сечения транспортного пути, по которому сахара перемещается из мезофилла через апопласт в ситовидные трубки. Поскольку в пределах экспериментального листа в листовой камере вновь синтезированная из $^{14}\text{CO}_2$ сахара, в конечном итоге, концентрируется во флоэмных окончаниях, то содержание ^{14}C -сахарозы в пробе (% от радиоактивности всех соединений листа) зависит от успешности ее транспорта в проводящую систему.

У растений дикого типа загрузка сахара во флоэму при всех освещенностях, вероятно, идет достаточно успешно, поэтому включение ^{14}C в сахара у этих растений мало различается (рис.3). У трансформированных растений транспорт сахара во флоэму прямо зависит от энергообеспечения, и относительное содержание ^{14}C -сахарозы в пробе (ее радиоактивность % от радиоактивности водо-спиртовой фракции) оказывается относительно максимальным при высокой освещенности и минимальным при низкой освещенности.

Из этого также следует, что эффективность влияния дополнительной активности инвертазы на транспорт сахара существенно зависит от энергообеспечения фотосинтеза. Это выравнивает исследуемые типы растений и по интенсивности ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ (рис. 2).

Пониженный фотосинтез трансформированных растений отразился на их продукционном процессе: через месяц после посадки они имели в 2-3 раза меньшую надземную массу, чем растения дикого типа. Разница между растениями этих генотипов сокращалась по мере развития растений, и к сбору урожая масса надземной части у трансформированных растений составляла уже 60-70% от контроля. Это отразилось и на массе сформированного урожая клубней: различие между контролем и опытом было достоверным только при высокой освещенности, где потеря урожая клубней составила около 50% (рис. 4).

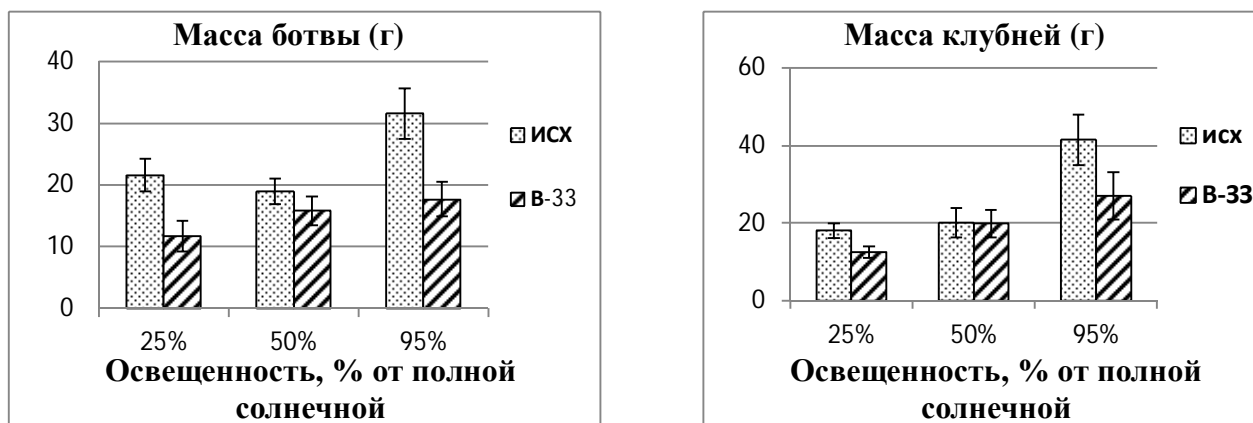


Рис. 4. Влияние введения дополнительного гена апопластной инвертазы на продуктивность растений картофеля сорта Дезире в условиях разной освещенности (ИСХ – растения дикого типа; В-33 – трансформированные растения).

2.4. Влияние аммиакатов на фотосинтез и ростовые процессы растений

Опрыскивание растений картофеля сорта Невский в фазе массового цветения раствором аммиаката меди ($4 \cdot 10^{-5} \text{M}$) существенно повлияло на распределение ^{14}C среди продуктов 3-х мин фотосинтеза (табл. 7). Независимо от освещенности растений увеличивалось отношение меченых сахароза/гексозы, что свидетельствует о меньшем гидролизе сахарозы во внеклеточном пространстве листьев (Chikov et al., 2001) и, следовательно, об усилении ее экспорта.

При более высокой освещенности у обработанных аммиакатами растений больше меченого углерода поступало в транспортный продукт фотосинтеза – сахарозу. Происходило это, в основном, за счет снижения содержания метки в продуктах гликолатного пути (серин, глицин, гликолат) и аминокислотах. Этот факт свидетельствует о снижении фотодыхания у опытных растений, наблюдаемом обычно при интенсификации оттока ассимилятов из листьев (Чиков и др., 1982).

Если при снижении освещенности в контроле происходило накопление метки в гексозах, то аммиакаты в таких условиях способствовали увеличению включения ^{14}C в сахарозу, что, вероятно, было связано с ее успешным транспортом во флоэмные окончания листа-донора. 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.

Таблица 7. Влияние опрыскивания раствором аммиакаатов ($4 \cdot 10^{-5} \text{M}$) на распределение ^{14}C среди продуктов 3-х мин ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ листьями картофеля сорта Невский при разной освещенности (50 и 25% от полной солнечной освещенности) (в % от радиоактивности спирто-водорастворимой фракции).

Меченые соединения	Относительное содержание ^{14}C , %			
	50% освещенности		25% освещенности	
	Контроль	Аммиакааты	Контроль	Аммиакааты
Сахароза	$37,0 \pm 1,7$	$42,1 \pm 1,8$	$36,2 \pm 1,2$	$37,8 \pm 1,1$
Гексозы	$3,9 \pm 0,2$	$3,9 \pm 0,5$	$4,6 \pm 0,3$	$3,6 \pm 0,4$
ФЭС	$15,4 \pm 3,0$	$15,2 \pm 1,6$	$15,6 \pm 0,9$	$12,2 \pm 1,1$
Гликолатный путь	$13,0 \pm 0,5$	$10,1 \pm 0,5$	$14,6 \pm 0,6$	$13,9 \pm 1,7$
Глицерат	$12,3 \pm 0,2$	$11,2 \pm 0,2$	$8,5 \pm 1,6$	$10,2 \pm 1,0$
Малат	$2,4 \pm 0,3$	$2,7 \pm 0,2$	$3,7 \pm 0,5$	$3,6 \pm 0,5$
Аминокислоты	$20,7 \pm 0,8$	$16,9 \pm 0,6$	$23,8 \pm 0,9$	$27,0 \pm 1,2$
Прочие	8,3	8,0	8,6	5,6
Сахароза/гексозы	$9,5 \pm 0,4$	$10,8 \pm 0,5$	$7,9 \pm 0,2$	$10,5 \pm 0,5$

Опрыскивание растений картофеля в период после цветения не повлияло на массу клубней, но увеличивало их число. Это, вероятно, было связано с усилением поступления в растение нитратов в результате дополнительного притока ассимилятов в корни. С таким заключением согласуются данные (Трапезников и др., 1999), в которых усиление минерального питания растений картофеля вызывало новообразование корней.

Исследование влияния аммиакаатов на растения гороха и яровой пшеницы в период вегетативного роста показало существенное стимулирование ростовых процессов аммиакаатами. Активация ростовых процессов после обработки растений аммиакаатами была более выражена при использовании аммиакаатов с малатным анионом. Это позволяет предполагать, что малат аммиакаатов способствует лучшей циркуляции калия по растению (Липс, 1997; Peuke et al., 2002), что, в свою очередь, усиливает перенос нитрата в надземную часть растения и стимулирует ее рост.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в работе экспериментальные данные показали, что реакция фотосинтетического аппарата растения на световые условия существенно различается в зависимости от того, были растения выращены при данной освещенности или изменение освещенности произошло внезапно. Адаптированные к разным световым условиям растения так организуют процесс фотосинтеза, что интенсивность фиксации $^{14}\text{CO}_2$ оказывается достаточно близкой и не соответствует общеизвестной световой кривой фотосинтеза, полученной путем последовательного измерения фотосинтеза листьев при нарастающей или снижающейся

освещенности, представленной в учебниках (Полевой, 1989; Алехина и др., 2005; Кузнецов, Дмитриева, 2005)

В то же время характер последующего транспорта продуктов фотосинтеза и их распределения по органам растения существенно различается в зависимости от освещенности. В результате реорганизации фотосинтетической деятельности растения меняется эффективность использования света для образования органической массы. Со снижением освещенности, когда возрастает роль апопластной инвертазы в регуляции транспорта ассимилятов, эффективность использования света возрастает.

Эффективность функционирования фотосинтетического аппарата растения для образования хозяйственно важной части урожая (у картофеля - клубней) при разной освещенности не совпадает с эффективностью использования энергии света для образования биомассы. Со снижением освещенности образование единицы биомассы обходится все меньшим количеством энергии света, при этом эффективность функционирования фотосинтетического аппарата для образования массы клубней относительно возрастает. Эти показатели имеют сортовую специфику: при равной освещенности сорт картофеля Невский оказался существенно продуктивнее сорта Дезире. Введение дополнительного гена дрожжевой инвертазы в растение сорта Дезире повысило эффективность его фотосинтетического аппарата в образовании массы клубней (возросло отношение массы клубней к массе ботвы).

Относительное повышение активности апопластной инвертазы при снижении освещенности растений или при введении дополнительного гена этого фермента повышает роль симпластного транспорта ассимилятов из листьев в нисходящем направлении. Такой транспорт более медленный, но энергетически более эффективный. При низкой освещенности, когда наблюдается лимитирование энергоресурсов, дополнительная инвертаза (в клубнях) способствует повышению эффективности функционирования фотосинтетического аппарата растения по образованию хозяйственного урожая. Интенсивность продукционных процессов (формирование биологического урожая) растений находится в прямой зависимости от обеспечения корней ассимилятами.

Активация ростовых процессов при обработке растений аммиакатами свидетельствует об усилении экспорта ассимилятов из листа, их поступлении в корни и улучшении снабжения элементами минерального питания надземной части. Однако усиление снабжения органов-акцепторов ассимилятами (не только с помощью аммиакатов, но и с помощью генетических модификаций растений) может не приводить к увеличению массы хозяйственно важной части урожая, так как стратегия растения и человека в использовании избытка ассимилятов органами-акцепторами различается. Это означает, что применение воздействий, направленных на

изменение активности апопластной инвертазы с целью повышения урожая должно быть согласовано с другими факторами, действующими на растение.

ВЫВОДЫ

1. Впервые показано, что у растений, адаптированных к разной освещенности, не наблюдается прямой линейной зависимости фотосинтетической фиксации $^{14}\text{CO}_2$ от интенсивности света при освещенностях ниже насыщающей, что находится в противоречии с общепринятым в учебниках по физиологии растений представлением. Доля экспортированных из листа ассимилятов сокращается при высокой освещенности.

2. Введение в растения картофеля дополнительного гена апопластной инвертазы вызывает снижение фотосинтеза, продуктивности и устойчивости растений к атмосферной засухе. Различия в фотосинтетическом метаболизме углерода между трансформированной и исходной формой растений минимальны при оптимальной освещенности, которая равна половине насыщающей. При этом при низкой освещенности включение ^{14}C в сахарозу у исходных растений значительно больше, чем у трансформированных, а при высокой — меньше. Включение ^{14}C в аминокислоты имеет обратную зависимость.

3. Повышение освещенности увеличивает включение ^{14}C в щелочерастворимые белки как в листе-доноре ассимилятов, так и акцепторе (верхушка побега), при этом соотношение ^{14}C -меченых белки/полисахариды в доноре ассимилятов возрастает, в акцепторе не меняется.

4. Установлено, что опрыскивание растений раствором аммиаков меди и повышение освещенности оказывают сходное действие на фотосинтез и образование транспортного продукта — сахарозы. Оба фактора вызывают усиление углеводной направленности фотосинтеза и повышение отношения меченых ^{14}C -сахароза/гексозы.

5. Впервые показано, что положительное действие аммиаков на ростовые процессы растений более выражено при низком уровне азотного питания и использовании в качестве аниона малата, по сравнению с карбонатом.

ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах из списка ВАК

1. **Саляхова (Ахтямова), Г.А.** Формирование числа и массы клубней картофеля при различном уровне ассимилятов в растении / **Г.А. Саляхова (Ахтямова), В.И. Чиков, Г.Ф. Сафиуллина, Ф.Ф. Замалиева** // Ученые записки Казанского государственного университета. – 2009. – Т. 151, кн.1. – С. 164-172.

2. **Саляхова (Ахтямова), Г.А.** Влияние введенного гена апопластной инвертазы на фотосинтез картофеля, выращенного при разной освещенности / **Г.А. Саляхова (Ахтямова), В.И.**

Чиков, Г.Г. Бакирова, С.Н. Баташева, Ф.Ф. Замалиева, Г.Ф. Сафиуллина, М.С. Синькевич // Физиология растений. - 2011. - Т.58, №5. - С. 737-742.

3. **Саляхова (Ахтямова), Г.А.** Влияние освещения при выращивании безвирусных пробирочных растений на фотосинтез, транспорт ассимилятов и продуктивность картофеля «Невский» / **Г.А. Саляхова (Ахтямова)**, В.И. Чиков, Г.Ф. Сафиуллина, Ф.Ф. Замалиева // Сельскохозяйственная биология. -2012. № 1. - С. 71-77.

Статьи, опубликованные в материалах конференций и сборниках

4. **Саляхова (Ахтямова), Г.А.** Стимуляция ростовых процессов растений с помощью комплексных соединений аммиакатов / **Г.А. Саляхова (Ахтямова)**, А.Г. Шайхуллин, В.И. Чиков // Материалы Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых «Повышение эффективности растениеводства и животноводства – путь к рентабельному производству», посвященной памяти Р.Г. Гараева, 6-7 февраля 2008 года, - Казань, 2008.- С. 192-196.

5. **Саляхова (Ахтямова), Г.А.** Влияние комплексных соединений (аммиакаты) на ростовые процессы растений / **Г.А. Саляхова (Ахтямова)**, В.И. Чиков // Итоговая научно-образовательная конференция студентов Казанского Государственного Университета 2008 года: сборник статей/ Казан. гос. ун-т. - Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2008. - С. 25-27.

6. **Саляхова (Ахтямова), Г.А.** Транспорт ассимилятов и продуктивность картофеля «Невский» при разном обеспечении продуктами фотосинтеза / **Г.А. Саляхова (Ахтямова)**, В.И. Чиков, Г.А., Бакирова Г.Г. Сафиуллина, Ф.Ф. Замалиева // Материалы Всероссийской конференции посвященной 90-летию ТатНИИСХ РАСХ. - Казань, 2010г. - С. 399-409.

Тезисы конференций

7. **Salyakhova (Ahtyamova), G.A.** The use of complex compounds (ammoniates) for intensifying photosynthesis and plant productivity / **G.A. Salyakhova (Ahtyamova)**, V.I. Chikov, G.G. Bakirova, S.N. Batasheva, A. Fadeeva // Abstracts of XVI Congress of the Federation of European Societies of Plant Biology (FESPB), Tampere, Finland, 17-22 August 2008.- P. 08-015.

8. **Саляхова (Ахтямова), Г. А.** Использование комплексных соединений аммиакатов для интенсификации продукционных процессов у растений / **Г.А. Саляхова (Ахтямова)**, Г.Г. Бакирова, Ф.Ф. Замалева, Г.Ф. Сафиуллина, В.И. Чиков // Тезисы докладов Международной научной конференции «Физико-химические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего Севера», Апатиты, Мурманская область, 7-11 июня 2009 г. – С. 282-283.

9. **Саляхова (Ахтямова), Г.А.** Влияние экспрессии в растения дополнительного гена апопластной инвертазы на фотосинтез и продуктивность картофеля / **Г.А. Саляхова (Ахтямова)**, Г.Г. Бакирова, В.И. Чиков // Тезисы докладов 9 научной конференции молодых ученых,

аспирантов и студентов научно-образовательного центра Казанского государственного университета «Материалы и технологии 19 века». - Казань, 7-8 декабря 2009 г. - С. 71.

10. **Саляхова (Ахтямова), Г.А.** Влияние введения дополнительного гена дрожжевой инвертазы на продукционные процессы картофеля / **Г.А. Саляхова (Ахтямова)**, Г.Г. Бакирова, В.И. Чиков // Российская школа молодых ученых. Актуальные проблемы современной биохимии и молекулярной биологии. Тезисы докладов. - Казань, 16-17 сентября 2010 г. - С.53.

11. Bakirova, G.G. Invertase is a key factor of using the products of photosynthesis in the production process in plants / G.G. Bakirova, F.A. Abdrachimov, S.N. Batasheva, E.V. Isaeva, **G.A. Salakhova (Ahtyamova)**, L.A. Khamidullina, V.I. Chikov // The 10th Nordic Photosynthesis Congress. - Tartu, October 11-14, 2010. - P.6.9.

12. **Саляхова (Ахтямова), Г.А.** Особенности фотосинтеза растений картофеля, трансформированных дополнительным геном апопластной инвертазы / **Г.А.Саляхова (Ахтямова)**, Г.Г. Бакирова, В.И. Чиков // Материалы докладов 7 съезда Общества физиологов растений России «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий» и Международной научной школы «Инновации в биологии для развития биоиндустрии сельскохозяйственной продукции» 4-10 июля 2011 г. ННГУ им. Н.И. Лобачевского. - Нижний Новгород. - С. 611-612.

13. Бакирова, Г.Г. Влияние дополнительного введения (или блокирования) экспрессии гена апопластной инвертазы на фотосинтез и ростовые процессы растений / Г.Г. Бакирова, С.Н. Баташева, **Г.А. Саляхова (Ахтямова)**, Л.А. Хамидуллина, В.И.Чиков // IV Всероссийский симпозиум «Трансгенные растения: технологии создания, биологические свойства, применение, биобезопасность» - Москва, 19-23 ноября 2012 г.- С.19.

14. Баташева, С.Н. Участие апопластной инвертазы в регуляции фотосинтеза и транспорта ассимилятов / С.Н. Баташева, Г.Г. Бакирова, Л.А. Хамидуллина, **Г.А. Саляхова (Ахтямова)**, В.И.Чиков // Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием "Инновационные направления современной физиологии растений", Москва, Россия, 2-6 июня 2013г.- С. 10

15. Хамидуллина, Л.А. Фотосинтез и транспорт асимилатов у растений, адаптированных к разной освещенности / Л.А. Хамидуллина, С.Н. Баташева, Г.Г. Бакирова, **Г.А. Саляхова (Ахтямова)**, В.И.Чиков // Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием "Инновационные направления современной физиологии растений", Москва, Россия, 2-6 июня 2013г.- С.347.