

УДК 581.132

ДЕПОНУВАЛЬНА ФУНКЦІЯ СТЕБЛА ЯК СКЛАДОВА ПРОДУКЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ ОЗИМОЇ ПШЕНИЦІ

Н.М. КРУПА, Д.А. КІРІЗІЙ

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: monitor@ifrg.kiev.ua*

В умовах вегетаційного дослідження на рослинах чотирьох сортів озимої пшениці, що різнилися за висотою стебла і продуктивністю, у період цвітіння досліджено інтенсивність фотосинтезу прапорцевих листків, розподіл сухої речовини по органах та вміст у ній суми розчинних і полімерних вуглеводів, що легко гідролізуються. Наприкінці вегетації за повної стиглості визначено залишок розчинних вуглеводів у сухій речовині органів, елементи зернової продуктивності головного пагона. Показано, що в рослин пшениці депонувальна функція стебла відіграє подвійну роль: тимчасового запасання асимілятів для їх подальшого використання під час наливання зерна та альтернативного акцептора, атрагувальна здатність якого стимулює активність фотосинтетичного апарату ще до появи зернівок. Виявлено, що в нових високоінтенсивних сортів пшениці ефективність ремобілізації неструктурних вуглеводів зі стебла до зерна вища, ніж у старого, менш продуктивного високорослого сорту.

Ключові слова: *Triticum aestivum* L., фотосинтез, вуглеводи, ремобілізація, продуктивність.

За оцінками багатьох дослідників, водорозчинні вуглеводи, які накопичуються у стеблах пшениці до і під час цвітіння і складаються переважно з фруктанів, сахарози, фруктози і глюкози, є важливим джерелом вуглецю для наливання зерна. У результаті молекулярних досліджень ферментів вуглеводного метаболізму доведено, що різноспрямований розподіл вуглецю між його пулами в стеблі пшениці є одним із механізмів, які визначають генотипні відмінності за вмістом водорозчинних вуглеводів [14]. Методом лазерної мас-спектрометрії виявлено, що в пшениці водорозчинні олігосахариди локалізовані переважно в паренхімі стебла, розміщеній навколо внутрішньої стінки [12].

Ремобілізація вуглеводів, накопичених у стеблі пшениці до і під час цвітіння, відіграє важливу роль у постачанні асимілятами зернівок, що ростуть. Особливо важливий цей процес у разі настання несприятливих умов після цвітіння [7]. За помірної посухи наливання зерна пшениці може більшою мірою залежати від запасних водорозчинних вуглеводів, ніж від поточного фотосинтезу. Ймовірно вміст вуглеводів у стеблі після цвітіння може використовуватись як селекційний критерій для стабілізації зернової продуктивності [9], що набуває особливого значення за глобальних змін клімату [4]. Отже, у рослини пшениці на стадії наливання зерна стебло слугує додатковим донором асимілятів. Висунуто припущення, що подальше підвищення врожайності може бути досягнуте посиленням потужності джерела вуглецю в рослинах пшениці [6].

На ефективність ремобілізації впливає також попит з боку акцептора, який визначається числом зернин у колосі та їх здатністю акумулювати запасні речовини. На сьогодні більшість дослідників вважає, що зернова продуктивність сучасних сортів пшениці обмежується силою акцептора після цвітіння, тому для забезпечення подальшого підвищення врожайності доцільно з'ясувати, чим визначається число зернин [10]. Повідомлення про збільшення в процесі селекції кількості запасних вуглеводів у сортів пшениці перед цвітінням не заперечують припущення щодо необхідності підвищення потенціалу акцептора через збільшення числа зернин у колосі. Разом з тим існує й інша думка, яка ставить під сумнів твердження про те, що після цвітіння ключову роль у формуванні врожаю відіграє число зернин. Її прихильники наводять експериментальні докази того, що врожай визначається загальною асиміляцією рослинами вуглецю й азоту незалежно від числа зернин у колосі [13].

Очевидно, істина знаходиться посередині і не зводиться до споконвічного питання: що важливіше — донор чи акцептор? На нашу думку, тут немає протиріччя. Обидві складові однаково важливі у продукційному процесі рослини, але їх питоме значення може варіювати залежно від конкретних умов вирощування й мети експерименту.

Слід зазначити, що здатність стебла до тимчасового депонування асимілятів перед цвітінням крім подальшого їх використання для наливання зерна має ще один, на нашу думку, не менш важливий аспект, який у літературі практично не висвітлений. Адже в період колосіння—цвітіння, коли фотосинтетичний апарат вже повністю сформований та активно функціонує, а головний акцептор асимілятів — зерно, ще не утворилось, стебло може відігравати роль альтернативного акцептора. Це сприяє розвантаженню листків від асимілятів і дає змогу запобігти гальмуванню фотосинтезу через їх надлишок.

Метою нашої роботи було дослідження ролі реутилізації асимілятів у формуванні зернової продуктивності рослин озимої пшениці різних сортів, а також зв'язку між депонувальною здатністю стебла й активністю фотосинтетичного апарату.

Методика

Об'єктами досліджень були рослини сортів озимої м'якої пшениці (*Triticum aestivum* L.), які різнилися за продуктивністю і фенотипними особливостями: Фаворитка — високопродуктивний середньорослий сорт, Володарка, Смуглянка — високопродуктивні короткостеблові, Миронівська 808 — менш продуктивний високорослий сорт старої селекції.

Рослини вирощували у вегетаційних посудинах, що містили по 10 кг ґрунту, в який додавали 1 г нітроамофоски на 1 кг ґрунту. В одній посудині вирощували 15 рослин. У фазу виходу в трубку рослини підживлювали нітроамофоскою в розрахунку по 3 г на посудину. Вологість ґрунту в посудинах підтримували гравіметричним методом на рівні 60 % ПВ. У фазу цвітіння вимірювали показники газообміну прапорцевих листків, відбирали проби для визначення маси сухої речовини органів головного пагона та вмісту в ній суми неструктурних вуглеводів. Наприкінці вегетації визначали елементи продуктивності головного пагона і залишки неструктурних вуглеводів у сухій речовині.

За отриманими даними розраховували валову кількість неструктурних вуглеводів у органах за формулою:

$$A = C \cdot m/100,$$

де A — валова кількість неструктурних вуглеводів у всьому органі, г; C — вміст неструктурних вуглеводів у сухій речовині органа, %; m — маса сухої речовини усього органа, г.

Газообмін прапорцевих листків вимірювали за контрольованих умов з використанням установки, змонтованої на базі оптико-акустичного інфрачервоного газоаналізатора за раніше описаною методикою [2].

Вміст загальної суми розчинних і полімерних вуглеводів, що легко гідролізуються, у сухій речовині різних органів рослин пшениці визначали за модифікованою методикою Єрмакова [1] для фруктанів з урахуванням також вмісту суми розчинних цукрів, які знаходили за Починком [5]. Отриманий показник ми назвали вмістом неструктурних вуглеводів. Досліди проводили у п'ятиразовій повторності, газообмін визначали у чотириразовій, біохімічні аналізи виконували у триразовій. Результати оброблено статистично у програмі Excel, на рисунках наведено середні значення та їх стандартні похибки.

Результати та обговорення

У період цвітіння найбільшу масу сухої речовини головного пагона рослин озимої пшениці зафіксовано у сорту Миронівська 808 (рис. 1). В основному це пов'язано з більшою масою стебла, хоча маса колоса менша, ніж в інших досліджених сортів. За повної стиглості маса стебла і листків рослин усіх сортів зменшувалась порівняно з періодом цвітіння, а маса усього пагона значно збільшувалась за рахунок зерна, яке становило половину і більше маси усього пагона. Найбільшу зернову продуктивність мали рослини сорту Фаворитка, найменшу — Миронівська 808. Рослини сортів Смуглянка і Володарка за цим показником різнилися мало й не істотно відставали від сорту Фаворитка.

Зменшення маси вегетативних частин пагона пшениці в період між цвітінням і повною стиглістю пояснюють здебільшого ремобілізацією пластичних речовин, насамперед вуглеводів, у процесі наливання зерна. З даних, наведених у таблиці, видно, що загальний вміст неструктурних вуглеводів у сухій речовині стебла наприкінці вегетації зменшувався в кілька разів. Під

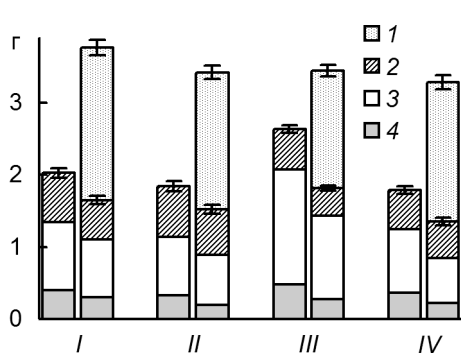


Рис. 1. Маса сухої речовини (г) частин пагона рослин озимої пшениці різних сортів у період цвітіння та за повної стиглості:

I — зерно; 2 — елементи колоса; 3 — стебло; 4 — листки; тут і на рис. 2:

I — Фаворитка; II — Смуглянка; III — Миронівська 808; IV — Володарка

неструктурними вуглеводами ми розуміємо всі вуглеводи клітини включно з тими, що легко піддаються гідролізу. В основному це моно- та олігосахариди, фруктани (полімери фруктози, які у вегетативних органах пшениці є основною формою тимчасового запасання вуглеводів, аналогічно крохмалю в інших рослин) і частково геміцелюлози. Є дані, що останній клас полісахаридів, які входять до складу клітинних стінок, може піддаватися гідролізу й ремобілізації, особливо за сильного попиту на асиміляти в донорно-акцепторній системі рослин [8].

ДЕПОНИРУЮЩАЯ ФУНКЦИЯ СТЕБЛЯ

Вміст неструктурних вуглеводів у частинах пагона рослин озимої пшениці різних сортів, % сухої речовини

Сорт	Листки	Стебло	Колос*
Цвітіння			
Фаворитка	14,60	20,75	24,40
Смуглянка	12,24	20,80	21,22
Миронівська 808	12,60	15,56	20,70
Володарка	12,56	22,30	22,50
Повна стиглість			
Фаворитка	4,56	3,23	5,88
Смуглянка	5,52	3,25	6,38
Миронівська 808	6,40	5,04	6,36
Володарка	6,56	3,16	5,76
НІР _{0,05}	1,21	1,52	1,32

*За повної стиглості вміст неструктурних вуглеводів визначали у колоскових лусках.

У період цвітіння вміст неструктурних вуглеводів у сухій речовині стебла і колоса головного пагона становив близько 20—22 %, у листках цей показник був майже вдвічі меншим. Останній факт пояснюється тим, що за надмірного накопичення асимілятів у листках, як відомо [3], гальмується фотосинтез. У зв'язку з цим ефективний відтік асимілятів із листків є однією з умов підтримання асиміляції CO₂ на високому рівні. Стебло, навпаки, виконує функцію тимчасового запасання асимілятів, а колос є їх головним споживачем.

На тлі цих загальних для рослин пшениці тенденцій виявлено деякі сортові відмінності зазначених показників. Так, найменший вміст вуглеводів у сухій речовині стебла був у рослин сорту Миронівська 808, найбільший — у сорту Володарка. У тканинах колоса найвищий вміст вуглеводів виявлено у рослин сорту Фаворитка, найнижчий — знову ж таки у сорту Миронівська 808.

В літературі наведено дані, що забезпеченість колоса асимілятами є важливим чинником, який визначає подальшу кількість життєздатних зав'язей, а отже, і зернівок у стиглому колосі [10, 11]. Отримані нами результати підтвердили цю закономірність. Так, у рослин сорту Фаворитка число зернин у колосі головного пагона за повної стиглості було найбільшим (52), у сорту Миронівська 808 — найменшим (36). Вміст неструктурних вуглеводів у колоскових лусках наприкінці вегетації зменшувався у 3—4 рази порівняно з періодом цвітіння, при цьому генотипні відмінності нівелювались. У сухій речовині стебла вміст неструктурних вуглеводів зменшувався у 5—6 разів. Однак у рослин сорту Миронівська 808 цей залишок був найбільшим. У листках вміст неструктурних вуглеводів зменшувався лише у ~2 рази, оскільки, як уже зазначалося, в період цвітіння цей показник був удвічі меншим, ніж у стеблі й колосі.

Загалом залишковий вміст неструктурних вуглеводів у сухій речовині листків і колоскових лусок становив 5—6 %, стебла — близько 3 % (лише у сорту Миронівська 808 — 5 %). Очевидно, менший залишковий вміст вуглеводів у стеблі пов'язаний саме з його депонувальною функцією. Переважна більшість неструктурних вуглеводів у цьому органі в період цвітіння накопичується у формах, що легко гідролізуються, а са-

ма запасальна паренхіма стебла метаболічно інертніша за фотосинтетичні клітини листків чи колоскових лусок.

Депонувальна функція стебла наочно виявляється під час розрахунку валової кількості неструктурних вуглеводів у всьому органі (вміст × маса органа). У період цвітіння найбільша кількість вуглеводів пагона зосереджена саме у стеблі (рис. 2). Це пов'язано з його більшою масою (отже, й об'ємом для розміщення запасних форм асимілятів) порівняно з колосом та особливо з листками. Саме великою масою стебла (незважаючи на найнижчий серед досліджених сортів вміст вуглеводів) зумовлено те, що рослини сорту Миронівська 808 за валовою кількістю неструктурних вуглеводів у всьому стеблі практично зрівнялися з іншими сортами. Однак у колосі валова кількість вуглеводів у рослин цього сорту все ж була найнижчою унаслідок його найменшої маси. За повної стиглості найбільша валова кількість вуглеводів залишалася у стеблі рослин сорту Миронівська 808, тоді як в інших сортів цей показник був найвищим у колоскових лусках.

За масою неструктурних вуглеводів у органах й усьому пагоні рослин пшениці в період цвітіння та за повної стиглості визначено коефіцієнти ремобілізації за формулами

$$K_p = (A_{\text{цв}} - A_{\text{пс}}) / A_{\text{цв}};$$

$$K_{\text{рз}} = (A_{\text{цв}} - A_{\text{пс}}) / m_3,$$

де K_p — коефіцієнт ефективності ремобілізації, що характеризує повноту використання вуглеводів, накопичених у пагоні в період цвітіння; $K_{\text{рз}}$ — коефіцієнт, що відбиває внесок вуглеводів, накопичених у пагоні в

період цвітіння, у формування зернової продуктивності; $A_{\text{цв}}$ — валова кількість вуглеводів у всьому пагоні в період цвітіння; $A_{\text{пс}}$ — кількість вуглеводів у всьому пагоні за винятком зерна за повної стиглості; m_3 — маса зерна усього колоса.

Згідно з отриманими результатами, ефективність ремобілізації вуглеводів у високоінтенсивних сортах становила 0,81–0,84, тоді як у сорту Миронівська 808 цей показник був меншим (0,75), що насамперед пов'язано з великим залишком асимілятів у стеблах рослин цього сорту після дозрівання зерна (див. рис. 2). Внесок вуглеводів, що містилися у пагоні в період цвітіння, у формування маси зерна становив 16–18 %. Істотних генотипних відмінностей за цим показником не виявлено. Хоча у рослин сорту Миронівська

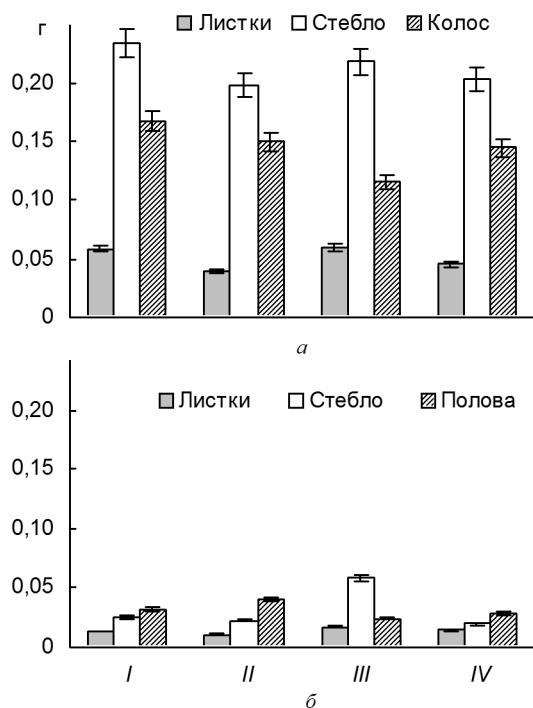


Рис. 2. Валова кількість неструктурних вуглеводів (г) у частинах головного пагона рослин озимої пшениці різних сортів у період цвітіння (а) та за повної стиглості (б)

808 ефективність ремобілізації була нижчою, їх зернова продуктивність також була найменшою серед досліджених сортів.

Якщо під час розрахунку K_{p3} замість валової кількості вуглеводів у всьому пагоні взяти їх кількість окремо у стеблі в період цвітіння та за повної стиглості, можна оцінити внесок тимчасово депонованих у стеблі вуглеводів у зернову продуктивність. За нашими даними, він становив близько 10 %. Отже, 80—90 % маси зерна утворилося внаслідок поточного фотосинтезу протягом його наливання.

Отримані нами результати відповідають нижній межі цього показника за літературними даними [7] за оптимальних умов вирощування. За відхилення їх від оптимуму в період наливання зерна (насамперед водного і температурного режимів) внесок попередньо депонованих у стеблі асимілятів у зернову продуктивність підвищується до 30 % і більше. Це пов'язано з гальмуванням фотосинтетичної активності листків і пришвидшенням їх відмирання, й отже — зменшенням кількості новоутворюваних асимілятів, що, звісно, супроводжується загальним зменшенням маси зерна з колоса, передусім унаслідок спадання виповненості зернівок (маси 1000 зернин). Однак це тема окремого дослідження, а за оптимальних умов вирощування, за яких ми проводили експеримент, депонувальна функція стебла може виконувати іншу роль, а саме — розвантаження листків від надлишку асимілятів.

Кількісно оцінити потенційну депонувальну здатність стебла лише за вмістом вуглеводів у його сухій речовині чи навіть за їх валовою кількістю в усьому стеблі, на наш погляд, неможливо. У першому випадку не враховується така важлива складова, як маса усього органа, що визначає його загальну ємність, у другому — не можна бути впевненим, що ємність стебла досягла свого насичення. Адже у стеблі крім вуглеводів містяться й інші речовини, які утворилися з асимілятів, що надійшли з листків, і в подальшому здатні до гідролізу й ремобілізації у зернівки. Насамперед це азотовмісні сполуки, які відіграють важливу роль у формуванні білковості зерна. Тому за показник потенційної ємності стебла ми взяли різницю мас стебла в період цвітіння та за повної стиглості. Як правило, вона на 25—30 % більша за масу неструктурних вуглеводів, що містяться в усьому стеблі. Це пов'язано з ремобілізацією зі стебла до зерна

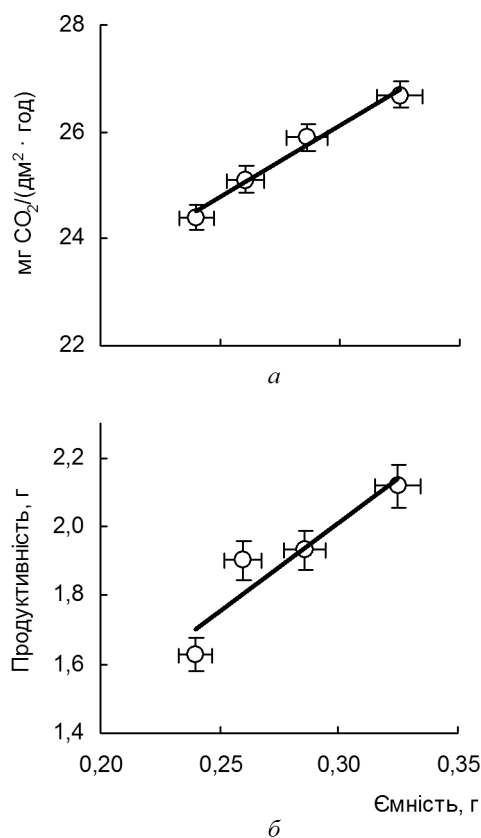


Рис. 3. Зв'язок між потенційною ємністю стебла для асимілятів та інтенсивністю фотосинтезу (мг CO₂/(дм² · год)) прапорцевого листка в період цвітіння (а) і між потенційною ємністю стебла та зерною продуктивністю (г) головного пагона (б)

речовин неуглеводної природи. Згідно з результатами інших наших дослідів [2], вміст загального азоту в сухій речовині стебла пшениці коливається в межах 1–2 %. З урахуванням вуглецевої частини органічних сполук, до складу яких входить переважна більшість цього елемента, це цілком вкладається у зазначену різницю між зменшенням маси стебла в період наливання зерна та масою неструктурних вуглеводів.

З'ясувалось, що між потенційною ємністю стебла для асимілятів та інтенсивністю фотосинтезу прапорцевих листків у фазу цвітіння існує пряма залежність (рис. 3, а). Вона демонструє важливий аспект депонувальної функції стебла, а саме — його роль як альтернативного акцептора. Це сприяє розвантаженню листків від асимілятів, коли зернівки ще не з'явилися, і тим самим запобігає інгібуванню активності вже повністю сформованого фотосинтетичного апарату рослини. До того ж не втрачається продуктивний час у період цвітіння, коли ростові процеси у вегетативних органах пагона вже завершилися, і виникає певний надлишок асимілятів, які й депонуються у стеблі. Після цвітіння з появою головного акцептора — зернівок і початком їх наливання фотосинтетичний апарат, що активно функціонує, перемикається на їх безпосереднє постачання, стебло з акцептора асимілятів перетворюється на донора і робить свій внесок у формування зернової продуктивності. Це ілюструє також отримана у наших дослідів пряма залежність між потенційною ємністю стебла і зерновою продуктивністю головного пагона (див. рис. 3, б).

Отже, депонувальна функція стебла рослин пшениці відіграє подвійну роль: тимчасового запасання асимілятів для їх подальшого використання під час наливання зерна та альтернативного акцептора, чия атрагувальна здатність стимулює активність фотосинтетичного апарату ще до появи зернівок. Атрагувальну здатність стебла можна оцінити за його потенційною ємністю, збільшення якої сприяє підвищенню зернової продуктивності. Виявлено, що у нових високоінтенсивних сортів пшениці ефективність ремобілізації неструктурних вуглеводів зі стебла до зерна вища, ніж у старого, менш продуктивного високорослого сорту.

1. *Ермаков А.И.* Методы биохимического исследования растений. — Л.: Колос, 1972. — 456 с.
2. *Кірізій Д.А., Починок В.М.* Фотосинтез і накопичення азоту в рослин озимої пшениці різних сортів // *Физиология и биохимия культ. растений.* — 2008. — **40**, № 4. — С. 338–345.
3. *Киризий Д.А.* Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. — Киев: Логос, 2004. — 192 с.
4. *Моргул В.В., Кірізій Д.А., Шадчина Т.М.* Проблеми фізіологічної генетики рослин у світлі глобальних кліматичних змін // *Фізіологія рослин: Проблеми та перспективи розвитку.* — К.: Логос, 2009. — **2**. — С. 78–104.
5. *Починок Х.Н.* Методы биохимического анализа растений. — Киев: Наук. думка, 1976. — 333 с.
6. *Alvaro F., Royo C., del Moral L.F., Villegas D.* Grain filling and dry matter translocation responses to source-sink modifications in a historical series of durum wheat // *Crop. Sci.* — 2008. — **48**, N 4. — P. 1523–1531.
7. *Asseng S., van Herwaarden A.F.* Analysis of the benefits to wheat yield from assimilates stored prior to grain filling in a range of environments // *Plant Soil.* — 2003. — **256**, N 1. — P. 217–229.
8. *Buckeridge M.S., Hutcheon I.S., Grant Reid J.S.* The role of exo-(1-4)- β -galactanase in the mobilization of polysaccharides from the cotyledon cell walls of *Lupinus angustifolius* following germination // *Ann. Bot.* — 2005. — **96**, N 3. — P. 435–444.
9. *Ehdaie B., Alloush G.A., Waines J.G.* Genotypic variation in linear rate of grain growth and contribution of stem reserves to grain yield in wheat // *Field Crops Res.* — 2008. — **106**, N 1. — P. 34–43.

10. Fischer R.A. The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson // *Ibid.* — **105**, N 1–2. — P. 15–21.
11. Rihards R.A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops // *J. Exp. Bot.* — 2000. — **51**, SI. — P. 447–458.
12. Robinson S., Warburton K., Seymour M. et al. Localization of water-soluble carbohydrates in wheat stems using imaging matrix-assisted laser desorption ionization mass spectrometry // *New Phytol.* — 2007. — **173**, N 2. — P. 438–444.
13. Sinclair T.R., Jamieson P.D. Yield and grain number of wheat: A correlation or causal relationship? Authors' response to «The importance of grain or kernel number in wheat: A reply to Sinclair and Jamieson» by R.A. Fischer // *Field Crops Res.* — 2008. — **105**, N 1–2. — P. 22–26.
14. Xue G.P., McIntyre C.L., Jenkins C.L.D. et al. Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water-soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat // *Plant Physiol.* — 2008. — **146**, N 2. — P. 441–454.

Отримано 12.11.2010

ДЕПОНИРУЮЩАЯ ФУНКЦИЯ СТЕБЛЯ КАК СОСТАВЛЯЮЩАЯ
ПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

Н.Н. Крупа, Д.А. Киризий

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

В условиях вегетационного опыта на растениях четырех сортов озимой пшеницы, которые различались по высоте стебля и продуктивности, в период цветения исследована интенсивность фотосинтеза флаговых листьев, распределение сухого вещества по органам и содержание в нем суммы растворимых и легко гидролизуемых полимерных углеводов. В конце вегетации при полной спелости определен остаток растворимых углеводов в сухом веществе органов, элементы зерновой продуктивности главного побега. Показано, что у растений пшеницы депонирующая функция стебля играет двойную роль: временного запасаания ассимилятов для их последующего использования при наливе зерна и альтернативного акцептора, аттрагирующая способность которого стимулирует активность фотосинтетического аппарата еще до появления зерновок. Выявлено, что у новых высокоинтенсивных сортов пшеницы эффективность ремобилизации неструктурных углеводов из стебля в зерно выше, чем у старого, менее продуктивного высокорослого сорта.

STEM DEPOSITE FUNCTION AS CONSTITUENT OF WINTER WHEAT
PRODUCTIVITY

N.M. Krupa, D.A. Kiriziy

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

In pot experiment with plants of four winter wheat varieties differed in stem height and productivity the net assimilation rate, dry mass distribution and non-structure carbohydrates content at stage of flowering were investigated. At the end of vegetation on reaching of complete ripeness the residue of soluble carbohydrates and elements of grain productivity of main shoot were determined. It was shown that stem deposit function plays dual role in wheat plants — temporary assimilates storage for their further usage at grain filling as well as alternative sink whose attractive ability stimulate photosynthetic apparatus activity before grains appearance. Plants of new high intensive varieties had more effective remobilization of non-structure carbohydrates from stem to grain than less productive old cultivar.

Key words: *Triticum aestivum* L., photosynthesis, carbohydrates, remobilization, productivity.