



Л. Ф. Кабашникова

# ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ И ПОТЕНЦИАЛ ПРОДУКТИВНОСТИ ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ



НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ  
Институт биофизики и клеточной инженерии

Л. Ф. Кабашникова

# ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ И ПОТЕНЦИАЛ ПРОДУКТИВНОСТИ ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ



Минск  
«Беларуская навука»  
2011

УДК 581.132 : [633.1 : 631.524.84]

**Кабашникова, Л. Ф.** Фотосинтетический аппарат и потенциал продуктивности хлебных злаков / Л. Ф. Кабашникова. — Минск : Беларус. навука, 2011. — 327 с. — ISBN 978-985-08-1345-9.

В монографии изложены современные научные представления о взаимодействии процессов фотосинтеза и роста как основных элементов продуктивности злаковых растений. Особое внимание уделено генетической, фитогормональной и фоторецепторной системам регуляции процессов роста и формирования аппарата фотосинтеза в модельных системах (колеоптили, каллусы), а также на разных стадиях онтогенеза растений. Научно обоснованы основные направления использования фотосинтетических показателей в селекции и при разработке адаптивных технологий возделывания хлебных злаков.

Адресуется широкому кругу специалистов биологического профиля — биофизикам, биохимикам, генетикам, селекционерам, агрономам, а также преподавателям высших учебных заведений и аспирантам.

Табл. 58. Ил. 51. Библиогр.: 732 назв.

**Р е ц е н з е н т ы:**

академик НАН Беларуси Л. В. Хотылева,  
академик НАН Беларуси В. Н. Решетников,  
профессор, доктор биологических наук Н. Г. Аверина

**ISBN 978-985-08-1345-9**

© Кабашникова Л. Ф., 2011

© Оформление. РУП «Издательский дом  
«Беларуская навука», 2011

## ВВЕДЕНИЕ

Фундаментальной основой жизни растения является фотосинтез, вокруг которого группируются все процессы метаболизма. Познание механизмов формирования продуктивности зерновых культур непосредственно связано с изучением процесса фотосинтеза от стадии первичных реакций запасаания световой энергии до его структурно-функциональной организации в растении и в агрофитоценозе [1–21].

Ключевым вопросом современных фотосинтетических исследований является изучение механизмов регуляции фотосинтеза. Предполагают, что регуляторные механизмы сформировались по тому же принципу, что и структура фотосинтетического аппарата (ФСА), т. е. как многоуровневая, иерархическая система, основанная на взаимодействии, в том числе и по принципу обратных связей, разных метаболических процессов. При исследовании механизмов формирования и функционирования ФСА наиболее актуальной является проблема взаимодействия различных регуляторных систем жизнедеятельности растений – генетической, фитогормональной и фоторецепторной. С решением этой проблемы тесно связано выяснение механизмов онтогенетического контроля (development control) процессов биогенеза фотосинтетических систем разной степени сложности (фотосинтетических мембран, хлоропластов, листьев, растений, агрофитоценозов).

Наиболее важным условием протекания онтогенетического развития растительного организма является взаимодействие процессов роста и фотосинтеза. В настоящее время раскрыты

основы реализации генетической программы развития растений и описаны многие механизмы первичных процессов роста [22–25]. В то же время достигнут значительный прогресс в области изучения фотосинтеза и формирования ФСА растений [26–29]. Успех относительно автономных научных направлений подготовил условия для исследования механизмов интеграции роста и фотосинтеза. Взаимосвязь этих процессов активно изучается в разных аспектах – с точки зрения продукционного процесса [1–3, 11, 30, 31], с учетом фитогормональной регуляции [32, 33], донорно-акцепторных отношений [5, 15, 34, 35] и дифференциальной активности генов [36–43].

Сложность взаимосвязи процессов роста и фотосинтеза обусловлена ее реализацией на эпигенетическом уровне с участием регуляторных систем растительного организма [32–35, 44]. Это вызывает частые неудачи при попытках установления корреляций между структурно-функциональными характеристиками ФСА и продуктивностью растений. Наряду с данными, подтверждающими позитивную связь между фотосинтезом и урожайностью растений, имеются результаты, указывающие на негативный характер этой связи. Такого рода противоречивость вызвана видовыми и сортовыми особенностями проявления изучаемых признаков и/или несоответствием измеряемых характеристик фотосинтеза и продуктивности, отличающихся, по существу, как интенсивные и экстенсивные показатели либо по способу расчета – удельные и интегральные. В силу перечисленных причин вопрос о взаимосвязи процессов роста растений и фотосинтеза еще далек от решения, что определяет необходимость проведения комплексных исследований с использованием новых модельных объектов, включая фотогетеротрофные ткани.

В течение длительного времени предпринимались попытки решить проблему повышения урожайности зерновых культур путем интенсификации процессов фотосинтеза. Однако усилия в данном направлении не дали существенных результатов, поскольку фотосинтез как энергетический процесс выполняет в растении исполнительную функцию – отслеживает и обеспечивает потребность растения в ассимилятах [45, 46].

Роль селекции в повышении фотосинтетической продуктивности современных сортов проявилась, главным образом, в изменении морфогенеза растений, т. е. генетическом улучшении их структуры. В результате селекционных преобразований удалось существенно повысить урожайность многих зерновых культур и довести коэффициент хозяйственной эффективности ( $K_{\text{хоз}}$ ) – долю хозяйственно-ценной части урожая в общей биомассе растения – до 50%. Однако дальнейшее повышение  $K_{\text{хоз}}$  нецелесообразно, поскольку оно приведет к критической редукции листьев и других фотосинтезирующих структур, что, в свою очередь, снизит урожай зерна и его качество [47].

Новым перспективным подходом к решению проблемы повышения продуктивности хлебных злаков с высоким  $K_{\text{хоз}}$  является разработка способов, позволяющих оптимизировать структурно-функциональное состояние ФСА исходя из энергетических потребностей растений в изменяющихся условиях внешней среды и при воздействии стрессовых факторов. Оптимизация фотосинтетических процессов требует выяснения закономерностей формирования и функционирования ФСА злаков на разных уровнях системной организации и этапах онтогенетического развития (включая стадию прорастания семян) в норме и при стрессе.

Одним из путей оптимизации фотосинтетической функции злаковых растений является разработка физиолого-генетических и экологических принципов селекции, основанных на изучении пределов изменения (нормы реакции) физиолого-биохимических признаков у растений разных видов и сортов [12, 13, 15, 31]. Научной основой генетической модификации ФСА и вовлечения показателей фотосинтеза в селекционный процесс является определение характера наследования фотосинтетических признаков, что особенно важно для новых полиплоидных культур – тритикале и секалотритикум, полученных методами межвидовой гибридизации.

Успехи биотехнологии за последние 20 лет связаны с использованием рекомбинантных ДНК, которые содержат новые, не встречающиеся в природе фрагменты. Это внесло неоценимый

вклад в производство продукции сельского хозяйства. Новые сорта трансгенных растений достаточно быстро завоевывают популярность среди производителей. Однако зерновые и злаковые кормовые культуры являются еще трудным объектом для генной инженерии, прежде всего в связи с отсутствием надежных систем введения генов в геном однодольных растений. Поэтому в ведущих зернопроизводящих странах (США, ФРГ, Испания, Франция и др.) одновременно ведется разработка методов прямого переноса генов в клетки растений для получения устойчивых форм к стрессовым факторам, болезням и вредителям.

Большой прогресс в селекции злаков получен на основе использования ДНК-маркеров (marker-assisted selection, MAS), позволяющих осуществить точный перенос участка генома с заданными признаками (foreground selection) и повысить эффективность идентификации повторяющегося генома родителей (underground selection) [20]. Предполагается, что с разработкой третьего поколения маркерных технологий, использующих полиморфизм единичных нуклеотидов, значение и эффективность генотипирования в ближайшем десятилетии существенно повысятся. ДНК-маркеры широко используются для идентификации в основном качественных признаков, контролируемых одним или несколькими доминантными генами. В формировании количественных признаков, к которым относятся показатели продуктивности и устойчивости растений, участвует большое количество генов, а их проявление в фенотипе обусловлено генетическим взаимодействием (эпистаз). Поэтому улучшение количественных признаков с использованием ДНК-маркеров является заманчивой, но пока трудно выполнимой задачей [21, 48].

Селекция и интенсификация технологий определили современный высокий уровень урожайности зерновых культур в экономически развитых странах. Вместе с тем интенсивное использование в современных технологиях химических средств, механизация и мелиорация приводят к загрязнению биосферы, засолению почв, развитию эрозионных процессов, увеличению затрат на производство единицы продукции, росту цен на средства труда, дефициту водных и энергетических ресурсов. Эти

издержки интенсивной технологии возделывания зерновых культур находят отражение в снижении приростов их урожайности, которое наблюдается в мировом производстве зерна [49]. Существующие технологии не обеспечивают более высокую урожайность, чем в 60–70-е годы XX в. Необходимые темпы роста продуктивности хлебных злаков могут быть достигнуты лишь в результате перевода технологий производства зерна на качественно новый уровень. По мнению специалистов, в условиях снижения на мировом рынке цен на зерно и возрастания требований к охране окружающей среды необходимо расширить применение интегрированных ресурсосберегающих технологий возделывания зерновых культур.

В последние годы растениеводство многих стран мира ориентируется не на максимальную, а на оптимальную, но устойчивую по годам урожайность, а проблему повышения экологической устойчивости сельского хозяйства включают в число важнейших национальных программ. В этой связи суть новой концепции развития селекции зерновых культур состоит в создании гетерогенных сортов и гибридов для биологического земледелия, обладающих повышенной адаптивностью и пластичностью, высокой стабильной урожайностью, отличающихся низкими энерго- и ресурсозатратами.

В конце XX в. в странах СНГ, включая Беларусь, были разработаны и усовершенствованы зональные технологии возделывания зерновых культур, предусматривающие значительное снижение доз применяемых удобрений, уменьшение пестицидной нагрузки, сбережение влаги и энергии. Однако достижения науки и мировой опыт показывают, что значительный рост производства зерна как основы всего сельского хозяйства возможен только при более полном и эффективном использовании генетического потенциала создаваемых сортов, почвенно-климатических ресурсов и соответствующем уровне материальных и энергетических затрат. Знание теории процессов формирования урожая дает возможность управлять ими и, в конечном счете, оптимизировать.

Эффективным технологическим приемом, позволяющим оптимизировать процессы роста и фотосинтеза на начальных

этапах прорастания семян злаков и повысить устойчивость растений к стрессовым воздействиям факторов внешней среды, является предпосевная обработка семян защитно-стимулирующими составами (ЗСС) на основе физиологически активных веществ (ФАВ) [50–54]. При оценке эффективности действия многокомпонентных составов и разработке адаптивных технологий возделывания зерновых культур в качестве важного критерия могут быть использованы биофизические и биохимические параметры ФСА проростков злаков.

Таким образом, разработка способов оптимизации структурно-функционального состояния ФСА злаковых растений является важным условием решения актуальной проблемы современного сельского хозяйства – повышения продуктивности сортов зерновых культур. Основой разработки новых технологических приемов биологизации технологий является селекционная и агротехнологическая коррекция этапов продукционного процесса с учетом закономерностей формирования и функционирования ФСА хлебных злаков в агрофитоценозах.

## **ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ РЕГУЛЯТОРНЫХ СИСТЕМ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ**

### **1.1. Генетические системы регуляции жизнедеятельности растений**

Процессы роста и фотосинтеза у растений в значительной мере детерминированы внутренними факторами, среди которых основное место занимает генетическая регуляция.

В зеленой растительной клетке функционируют три основные генетические системы, локализованные в ядре, хлоропластах (ХП) и митохондриях.

Рост и развитие растений контролируются ядерными генами, на функционирование которых оказывают воздействие множество внешних и внутренних факторов. За последние 5 лет достигнут огромный прогресс в изучении генетических и молекулярных механизмов регуляции роста и развития растений. Многоклеточные организмы и их органы формируются в результате комбинации процессов роста клеток, их пролиферации, дифференциации и запрограммированной гибели [55]. В отличие от животных организмов, органы взрослого растения не формируются в зародыше, а образуются из небольшой группы клеток (меристем) в постэмбриональный период развития. Наиболее важными для роста растений являются стеблевая апикальная меристема (shoot apical meristem, SAM), которая обеспечивает формирование клеток стебля, листьев и цветов, и корневая апикальная меристема (root apical meristem, RAM), образующая клетки корневой системы. В настоящее время признано, что в регуляции формирования меристем и в новообразовании органов растения участвуют системы регуляции клеточного деления и прежде всего циклин-зависимые киназы (cyclin-dependent

kinase, CDK). CDK активируются циклинами, которые присоединяются к неактивной субъединице фермента в специальном сайте связывания с образованием димера. Регуляция активности CDK осуществляется на уровне транскрипции и протеолиза циклинов [56]. Кроме того, CDK могут активироваться путем фосфорилирования определенных остатков аминокислот [57] либо ингибироваться путем дефосфорилирования [58] и за счет CDK-белковых ингибиторов (CKIs). Последние присоединяются непосредственно к киназам, циклину либо их комплексам, препятствуя ассоциации последних или блокируя их функционирование [59].

Важную роль в регуляции транскрипции ядерных генов, отвечающих за развитие растений, играет метилирование цитозина ДНК-метилтрансферазой, что является стабильным и наследуемым эпигенетическим свойством [60]. В последние годы с использованием мутантов арабидопсиса и ряда других растений показано, что модификация структуры хроматина [61, 62], открывающего либо закрывающего разные локусы ДНК для транскрипции, также является важным эпигенетическим механизмом регуляции активности меристем и дифференциации клеток. В модификациях хроматина участвуют гистоновые шапероны, которые, соединяясь с гистонами, препятствуют их агрегации и изменяют взаимодействие с другими молекулами [63]; энзимы-модификаторы гистонов, которые присоединяют или отщепляют малые химические группы (ацетил-, фосфо- и метил-) и белки (убиквитин) от молекул гистонов [64], а также АТФ-зависимые хроматин-восстанавливающие энзимы, которые изменяют взаимодействие между ДНК и гистонами [65].

В литературе появились также первые сообщения об участии микроРНК в регуляции активности ядерных генов, контролирующих развитие растений. Аналогично ранее обнаруженным в клетках животных, микроРНК растений – короткие (до 22 нуклеотидов) молекулы, которые регулируют активность генов путем комплементарного соединения с нуклеотидами ДНК [66]. В ряде работ показано участие микроРНК в формировании латеральной полярности листа арабидопсиса путем подавления экс-

прессии генов, отвечающих за радиальную идентичность клеток листа [67], а также в ауксин-зависимой регуляции образования латеральных корней [68]. Кроме того, установлено, что микроРНК участвуют в регуляции времени зацветания и развития цветков и индуцируются гиббереллинами (ГБ) [69].

Пластиды включают несколько сотен копий циклических хромосом (нуклеоидов) размером от 120 до 220 тыс. пар оснований [70]. Нуклеоид содержит двухцепочечную, ковалентно замкнутую кольцевую молекулу ДНК и 15–20 белков, которые плохо изучены [71]. В транскрипции пластидных генов участвуют две РНК-полимеразы – фэйдж-тип РНК-полимераза ядерного происхождения и эубактериальный мультисубъединичный фермент, главная субъединица которого кодируется в ХП [70]. РНК-полимераза фэйдж-типа участвует в транскрипции так называемых «дом-сохраняющих» белков, а эубактериальная транскрибирует гены, кодирующие белки фотосинтетических мембран. В пластоме кодируется около 100–200 белков, входящих в состав мультисубъединичных интегральных мембранных комплексов (ФС 1, ФС 2, цитохром  $b_6/f$  комплекс,  $CF_0$ ,  $CF_1$  субъединицы АТФ-синтазы, большая субъединица РБФК/О), а также вся система синтеза и трансляции РНК [72]. Система синтеза белков в ХП находится в 70 S рибосомах и построена аналогично эубактериальной трансляционной системе, содержащей 5 S, 16 S, 23 S rРНК, тРНК, фактор инициации, фактор элонгации EF-1A (EF-Tu) и рибосомальные белки [73]. В качестве источника энергии используется АТФ, поставщиком которой может быть как ХП, так и энергообразующая система митохондрий.

В ХП, однако, насчитывается около 2–5 тыс. различных белков, из которых, как отмечено выше, только 5–10% кодируются в ХП, остальные имеют ядерное происхождение. Предшественники белков, кодируемых в ядре, синтезируются на 80 S рибосомах цитоплазмы, перемещаются в пластиды и там локализуются в специфических компартментах – строме, тилакоидных мембранах, люмене и оболочке [70, 72]. На примере арабидопсиса показано, что метионил-тРНК-синтаза и цистеин-синтаза кодируются в ядре и затем импортируются в ХП и митохондрии. Зна-

чительная часть функционально активных белков и компонентов ХП кодируются ядром (РНК-полимераза, ферменты биосинтеза хлорофилла (Хл), каротиноидов, липидов, пластохинонов, малая субъединица РБФК/О, ССК). Формирование основных мультисубъединичных комплексов ХП находится под двойным контролем – пластидной и ядерной ДНК (ФС 1, ФС 2, цитохрома  $b_6/f$  и АТФ-азного комплекса, РБФК/О) [73, 74]. Механизмы координации биосинтеза белков, входящих в пигмент-белковый комплекс (ПБК) фотосинтетических мембран, активно изучаются. Согласно сведениям, представленным в обзорах [72, 75], в них участвует целый ряд факторов, регулирующих активность ядерных и пластидных генов. К ним относят транс-активируемый транскрипционный фактор, который кодируется ядерными генами, транслируется в цитоплазме и импортируется в ХП, где взаимодействует (прямо или косвенно) со специфическим связывающим участком мРНК. Показано, что свет активирует трансляцию белков в ХП через генерируемый при фотосинтезе транстилакоидный градиент рН и определенное содержание в строме АДФ и тиоредоксина. На трансгенных растениях табака и мутантах хламидомонады, имеющих нарушения генов *rbcS*, кодирующих малую субъединицу РБФК/О, показана зависимость трансляции большой субъединицы РБФК/О в ХП от концентрации малой субъединицы фермента. При ингибировании синтеза белков ХП наблюдается преимущественная активация процессов трансляции мРНК, кодирующей рибосомальные белки, а не мРНК, на которой синтезируются белки ХП, что указывает на взаимный контроль этих двух классов мРНК. Предполагается, что в этих процессах участвует РНК-связываемый белок массой 36 кДа, активность которого отсутствует в клеточных экстрактах со сниженным синтезом белков ХП. В последнее время рассматриваются как минимум пять сигнальных путей, идущих от хлоропласта в ядро: первый связан с синтезом пластидных белков, второй ассоциирован с генерацией в хлоропласте синглетного кислорода, третий запускается образованием пероксида водорода, четвертый чувствителен к изменению редокс-состояния пула пластохинонов, пятый инициируется интермедиатами пути

биосинтеза тетрапирролов (Mg-протопорфирином IX или Mg-протопорфирином IX диметилowym эфиром и Mg-хелатазой) [75, 76]. Вместе с тем до сих пор почти ничего не известно о механизмах взаимосвязи этих сигнальных каскадов при регуляции экспрессии ядерных генов.

Впервые генетические структуры в митохондриях были обнаружены в начале 60-х годов прошлого века [77, с. 122–132]. Размер митохондриального генома растений колеблется от 180 до 2500 т. п. н. Электронно-микроскопические исследования митохондриальной ДНК (мтДНК) выявили многообразную структуру молекул: наряду с гетерогенными популяциями кольцевых и линейных молекул были обнаружены молекулы со взаимозамкнутыми кольцами (катенированные), линейные с одним или двумя разветвлениями и сложные розеткообразные молекулы. При мягком лизисе митохондрий *Beta vulgaris* такие розеткообразные молекулы составляют большинство. В настоящее время развиваются представления о том, что эти структуры являются фрагментами митохондриального ДНК-мембранного комплекса, подобного нуклеоидам [78]. Вопрос об организации мтДНК внутри органеллы мало изучен, даже количество молекул ДНК, проходящихся на одну клетку, у растений почти не исследовалось. Остается неизвестным также механизм наследования такой сложной многокомпонентной структуры и передачи информации в дочерние клетки, хотя неизменные рестрикционные спектры растений свидетельствуют о наследовании мтДНК в поколениях [79]. Помимо геномной мтДНК в митохондриях обнаружены не гомологичные ей малые линейные и кольцевые ДНК и/или РНК молекулы, названные митохондриальными плазмидами. Последние крайне редко содержат какие-либо органелльные гены, а их происхождение и значение остается спорным [80]. В настоящее время некоторые митохондриальные геномы высших растений (печеночника, арабидопсиса, свеклы) секвенированы. Установлено, что большая часть геномных последовательностей изменчива, не кодирует никаких белков и часто уникальна для определенного вида. Другая часть генома – консервативные, или основные, последовательности – содержит набор митохондри-

альных генов. Все найденные у растений митохондриальные гены относятся к нескольким группам: гены рибосомальные, гены тРНК, гены комплексов I–IV и АТФ-синтетазного комплекса. В отличие от чрезвычайно компактного хлоропластного генома в митохондриальном геноме растений белок-кодирующие и РНК-гены составляют 20%. Значительное увеличение размеров генома происходит за счет интронов – различных повторяющихся последовательностей ядерных и пластидных ДНК, встроенных в мтДНК. Функция более 50% митохондриального генома пока не известна [77, с. 122–132].

Генетическая система митохондрий, так же как и пластид, лишь частично автономна. Многие гены, кодирующие ферменты транскрипции, процессинга и трансляции митохондриальных генов, локализованы в ядерном геноме, а для экспрессии тех генов, которые содержит мтДНК, необходима теснейшая кооперация с генетической системой ядра. Так, транскрипцию митохондриальных генов осуществляет ядерная РНК-полимераза, чрезвычайно похожая на РНК-полимеразу бактериофагов [81]. Митохондриальный геном растений не содержит достаточного количества тРНК для синтеза белков – часть тРНК экспортируется из ядра. Для синтеза белков в митохондриях необходим также импорт пластидных тРНК, не кодируемых митохондриальными генами. Взаимодействие РНК-полимеразы с промоторами мтДНК, как и в случае транскрипции пластидных генов, происходит с участием специфических ДНК-связывающих белков. Эту область регуляции экспрессии митохондриального генома только начинают изучать. Однако транскрипционный уровень не является ведущим в регуляции экспрессии митохондриальных генов растений. Предполагается, что различные посттранскрипционные процессы (сплайсинг, РНК-редактирование и процессинг концов РНК матриц с помощью эндо- и экзонуклеаз) в большей степени, чем транскрипция, контролируют количество транскриптов митохондриальных генов [82].

Таким образом, формирование и жизнедеятельность растений осуществляются благодаря взаимодействию геномов ядра и внутриклеточных органелл – пластид и митохондрий, выпол-

няющих две основные жизненно важные функции растений – дыхание и фотосинтез. Доминирующая роль ядра в регуляции жизнедеятельности эукариотической клетки не вызывает сомнений, однако в пластидах и митохондриях хранится уникальная генетическая информация, необходимая для функционирования клетки и организма в условиях изменяющейся внешней среды [75, 77, 83]. Расположение генов, кодирующих белки органелл в разных компартментах клетки, определяет наличие механизмов, интегрирующих экспрессию ядерных и органелльных генов с помощью прямого (ядро–органелла) и обратного (органелла–ядро) контроля.

Однако еще в 1938 г. И. И. Шмальгаузен отмечал, что наследственная стойкость организма объясняется всей сложностью системы морфогенетических связей, объединяющих части организма в единое целое, а не устойчивостью только наследственного вещества (цит. по [84]). Конечная реализация генетической программы развития растений определяется многими факторами, которые воспринимаются и преобразуются другими системами регуляции: гормональной, мембранной и фоторецепторной.

## **1.2. Гормональная и мембранная регуляторные системы растений**

Гормональная система представляет собой специализированную систему эндогенной регуляции процессов жизнедеятельности растения. На данный момент выделяют пять основных классов фитогормонов (ФГ): ауксины (А), ГБ, цитокинины (ЦК), абсцизовую кислоту (АБК) и этилен. В последнее время доказана гормональная природа еще одного класса рострегуляторов – брассиностероидов (БС). Кроме основных существуют другие типы физиологически активных веществ: фенольные соединения, полиамины, фузикокцины, жасмоновая кислота, салициловая кислота и др., которые способны в той или иной степени имитировать свойства одного или нескольких известных гормонов [85–91].

Основные регуляторные соединения гормонального типа образуются из аминокислот (индолилуксусной кислоты (ИУК),

этилена), изопреноидных соединений (АБК, ЦК, гибберелловой кислоты (ГК)) или веществ стероидной природы (БС) [92]. Существенно, что негормональные регуляторы – фенольные соединения также образуются из аминокислот [85, 87]. Синтез АБК [93, 94] и начальные стадии синтеза ГБ [95, 96] осуществляются в пластидах, а ЦК и А образуются, главным образом, в меристематических тканях [97], этилен синтезируется практически во всех растительных тканях, но в очень малых количествах [98]. На определенных стадиях развития растений и в определенных условиях местом синтеза ИУК и фенольных ингибиторов также могут быть ХП [99, 100].

В настоящее время достаточно подробно изучены основные этапы биосинтеза А, АБК, ГК, БС и этилена и пути трансдукции гормональных сигналов в растительных клетках, хотя химическая природа специфических рецепторов установлена еще не для всех фитогормонов. Так, рецептором БС является лейцин-обогащенная рецепторная киназа (LRR-RLK), расположенная на поверхности клеток и имеющая экзоклеточный домен из 25 LRR, трансмембранный домен и цитоплазматический серин/треонинкиназный домен [101]. Рецептором ЦК является мембранная гистидин-рецепторная киназа, гены которой (*CRE1*, *АНК2*, *АНК3*, *АНК4*) выделены и секвенированы [102, 103]. Рецептор ЦК организован по принципу бикомпонентной трансмембранной системы, имеет сайт связывания с ЦК на внешней стороне мембраны (CHASE домен) и гистидинкиназу, локализованную в цитоплазматической части рецептора, способную к автофосфорилированию и передаче фосфатной группы к гистидинфосфотрансмиттеру, расположенному в цитоплазме. Далее через ряд посредников сигнал передается в ядро к регулятору ответа и генам первичного ответа на ЦК [102]. Среди белков – кандидатов на роль рецептора А лучше всего изучены А-связывающие белки (ABP1), большинство из которых локализованы в эндоплазматическом ретикулуме и плазмалемме [104, 105]. Открыты также внутриклеточные А-связывающие белки, которые могут быть рецепторами гормона. Из риса изолирован растворимый А-связывающий белок (57 кДа), который, по-видимому, прямо взаимо-

действует с АТФ-азой плазматической мембраны, активируя ее, что вызывает подкисление клеточной стенки и растяжение клеток [106]. Однако сведений о трансдукции ауксинового сигнала с потенциальных рецепторов А в литературе нет, установлены лишь факты регуляции А экспрессии ряда генов [107]. Этилен-индуцируемый сигнальный каскад включает рецептор этилена – Раф-подобную протеинкиназу (CTR1), мембранный протеин (EIN2) и транскрипционный фактор (EIN3) [108]. В литературе рассматриваются несколько возможных рецепторов АБК разной природы. В работе N. A. Eckardt [109] высказано предположение, что GTP-связывающий G-белок (GCR1) арабидопсиса участвует в АБК-сигнализации и может являться рецептором АБК. В работе китайских ученых [110] показано специфическое связывание АБК с белком AVAR, который ранее был идентифицирован у растений черных бобов как N-субъединица Mg-хелатазы (CHLN) – ключевого фермента биосинтеза Хл и ядерно-пластидной сигнализации. У арабидопсиса комплекс AVAR/CHLN специфично связывает АБК, является медиатором АБК-сигнализации как положительный регулятор прорастания семян, роста проростков и движения устьиц, что, по мнению авторов, доказывает его природу как рецептора АБК. Комплекс AVAR/CHLN является убиквитинным белком, который экспрессируется как в зеленых, так и в не пигментированных тканях и, возможно, участвует в передаче сигнала на уровне всего растения [110]. В качестве рецептора АБК называют также РНК-связывающий белок FCA, регулирующий цветение растений [111]. Установлено, что существует прямой контроль со стороны АБК в FCA-опосредованном процессинге предшественника мРНК, из чего сделан вывод, что FCA является рецептором АБК, вовлеченным в РНК метаболизм. Рецепторы ГБ в растительной клетке пока не открыты. В последние годы в литературе активно развиваются представления об участии в ГБ-сигнализации белков-репрессоров (RHt, GAI, SLN1, RGA, DS). Последние являются блокаторами гиббереллинового сигнала, ГБ снимают их отрицательную регуляцию путем индукции их деградации [112, 113]. Предполагается также, что регуляция активности ГБ [95, 96] и АБК [93]

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Перечень условных обозначений</b> .....	4
<b>Введение</b> .....	7
<b>Глава 1. Характеристика основных регуляторных систем высших растений</b> .....	13
1.1. Генетические системы регуляции жизнедеятельности растений	13
1.2. Гормональная и мембранная регуляторные системы растений	19
1.3. Фоторегуляторные системы растений. ....	26
<b>Глава 2. Биогенез фотосинтетического аппарата и его регуляция</b> ..	33
2.1. Структурная организация и биогенез хлоропласта .....	33
2.1.1. Строение хлоропласта и реакции фотосинтеза .....	33
2.1.2. Биогенез хлоропласта и его регуляция .....	60
2.2. Фотогетеротрофные ткани злаков как модель изучения регуляции биогенеза пластид .....	68
2.2.1. Характеристика фотосинтетического аппарата колеоптилей злаков. ....	68
2.2.2. Особенности формирования фотосинтетического аппарата в культуре тканей <i>in vitro</i> . ....	102
<b>Глава 3. Механизмы регуляции процессов роста и формирования фотосинтетического аппарата на ранних этапах онтогенеза растений</b>	121
3.1. Влияние генетической системы регуляции на процессы роста растений и формирование аппарата фотосинтеза .....	122
3.2. Влияние фитогормонов на показатели роста и фотосинтетический аппарат высших растений. ....	128
3.3. Влияние света и фитогормонов на формирование фотосинтетического аппарата высших растений .....	135
<b>Глава 4. Потенциал продуктивности хлебных злаков и основные факторы его реализации.</b> .....	145
4.1. Определение потенциала продуктивности хлебных злаков. . .	145
4.2. Фотосинтез как основа продуктивности растений .....	153

4.3. Роль селекции в повышении продуктивности зерновых культур. Идеотип сорта .....	157
4.4. Факторы химизации и урожайность зерновых культур. Роль технологий в повышении зерновой продуктивности злаков. ....	165
<b>Глава 5. Закономерности наследования фотосинтетических признаков и их использование в селекции .....</b>	<b>172</b>
5.1. Характер детерминации фотосинтетических признаков у культурных растений .....	172
5.2. Особенности фотосинтетических признаков у амфидиплоидов тритикале и секалотритикум в сравнении с родительскими формами .....	178
5.3. Характер наследования и изменчивости пигментных показателей у гибридов тритикале в поколениях .....	192
<b>Глава 6. Характеристика фотосинтетической активности растений хлебных злаков в посевах .....</b>	<b>201</b>
6.1. Фотосинтетические показатели в посевах зерновых культур и их связь с продуктивностью .....	201
6.2. Структурно-функциональное состояние ФСА растений злаков в агрофитоценозах при ценотическом стрессе .....	207
<b>Глава 7. Предпосевная обработка семян как способ повышения продуктивности и устойчивости зерновых культур .....</b>	<b>226</b>
7.1. Основные преимущества использования пленкообразующих составов на основе ФАВ для предпосевной обработки семян ....	226
7.2. Механизмы влияния ФАВ на формирование ФСА на ранних стадиях онтогенеза растений. Разработка защитно-стимулирующих составов для обработки семян .....	231
7.3. Эффективность действия ЗСС на основе ФАВ на фотосинтетический аппарат и продуктивность растений ячменя в полевых условиях .....	251
<b>Заключение .....</b>	<b>270</b>
<b>Литература .....</b>	<b>277</b>

Научное издание

**Кабашникова** Людмила Федоровна

**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ  
И ПОТЕНЦИАЛ ПРОДУКТИВНОСТИ  
ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ**

Редактор *В. Г. Колосовская*

Художественный редактор *И. Т. Мохнач*

Технический редактор *М. В. Савицкая*

Компьютерная верстка *Н. И. Кашуба*

Подписано в печать 10.11.2011. Формат 60×84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная.

Печать цифровая. Усл. печ. л. 19,07+0,12 вкл. Уч.-изд. л. 15,7.

Тираж 150 экз. Заказ 265.

Издатель и полиграфическое исполнение:

Республиканское унитарное предприятие «Издательский дом  
«Беларуская навука». ЛИ № 02330/0494405 от 27.03.2009.

Ул. Ф. Скорины, 40, 220141, г. Минск.