

УДК 581.132.144

Ю.Г. МАСІКЕВИЧ

Чернівецький факультет Національного технічного університету «Харківський політехнічний інститут»
вул. Головна, 203 А, Чернівці, 58018

КОНЦЕПЦІЯ ЯДЕРНО-ЦИТОПЛАЗМАТИЧНОЇ РЕГУЛЯЦІЇ ФОРМУВАННЯ ФОТОСИНТЕТИЧНОГО АПАРАТУ C₄ - РОСЛИН

Обґрунтовано оригінальну концепцію, що пояснює формування високоорганізованого фотосинтетичного апарату (ФСА) в рослин кукурудзи, на основі кооперування ядерної та хлоропластної генетичних систем. Концепція базується на проведенні факторного аналізу основних структурно-функціональних показників хлоропластів мезофілу та обкладки провідних пучків.

Ключові слова: C₄-рослини, фотосинтетичний апарат, хлоропласти, кооперування, продуктивність

Класичними дослідженнями Коренса (Corens) [8], Родса (Rhoades) [11] на початку ХХ сторіччя було закладено основи позахромосомної спадковості рослин. В подальшому дослідженнями Джинкса [2], Срівастави (Srivastava) [12] та ряду інших авторів було встановлено матеріальну (молекулярно-генетичну) основу даного виду спадковості.

На сьогоднішній день остаточно доказаним фактом є те, що носій генетичної спадкової інформації (ДНК) у рослин розміщується не тільки в ядрі, але й в енергозабезпечуючих органелах клітини – в мітохондріях та хлоропластах. Саме взаємодія цих генетичних систем в процесі онтогенезу формує показники та властивості рослин [7, 10]. Взаємодія хлоропластних та ядерних генів особливо чітко проявляється в процесі фотосинтезу, де більшість ферментів та білків-конституентів знаходиться під подвійним контролем зі сторони геному та пластоми [9, 13]. Досить зручною моделлю для вивчення фотосинтетичного забезпечення продукційного процесу є кукурудза (*Zea mays L.*) - типовий представник C₄-рослин. В пошуках нових високопродуктивних форм рослин саме на прикладі кукурудзи вперше було описано явище гетерозису - підвищеної продуктивності та життєвості гібридів над вихідними формами. Та незважаючи на існування цілого ряду гіпотез механізм ядерно-цитоплазматичного контролю за функціонуванням фотосинтетичного апарату гетерозисних гібридів до цього часу не з'ясований.

Проведені раніше нами дослідження [3-6] дають підставу на обґрунтування концепції ядерно-цитоплазматичної регуляції перебігу процесів фотосинтезу в гетерозисних гібридів C₄ – типу рослин.

Матеріал і методи досліджень

Об'єктом досліджень служили 22 показники структури та функціональної активності фотосинтетичного апарату різних за генетичною природою форм кукурудзи. З метою розмежування функціонування ядерної та хлоропластної білоксинтезуючих систем використовували реципрокні схеми схрещування, а також інгібітори білкового синтезу – лінкоміцин (ЛКМ) та хлорамфенікол, що інгібують пептидилтрансферазну реакцію (на стадії елонгації) на хлоропластних 70-S рибосомах, і циклогексимід (ЦГІ) - інгібітор транслокази на 80-S рибосомах клітини. Вхідним каналом зв'язку для факторного аналізу служили дані кореляційних матриць, а на «виході» факторного аналізу – фактори та факторні навантаження. Кожна змінна величина представлялася у вигляді залежності: $X_i = \sum_j x_{ij} \times F_j$, де X_i – змінна, I_{ij} – факторні навантаження, F_j – фактори [1].

Результати досліджень та їх обговорення

Досліджені показники були згруповані в три генетично споріднені групи: фактор I, фактор II, фактор III.

До фактору I «Продуктивність» увійшли (показники №№ 1-10): 1 – врожай зерна, 2 – чиста продуктивність фотосинтезу, 3 – індекс мобілізації, 4 – число клітин, 5 – кількість хлоропластів в клітинах мезофілу листків, 6 - кількість хлоропластів в клітинах обкладки провідних пучків, 7 – питома площа крохмальних зерен, 8 – активність РБФК/О (рибулозо-біфосфат карбоксилази-оксигенази), 9 – активність крохмаль-фосфорилази, 10 - вміст крохмалю.

До фактору II «Енергетична спряженість» ввійшли (показники №№ 11-17): 11 – площа хлоропластів мезофілу, 12 – площа хлоропластів обкладки провідних пучків, 13 – питома площа гран, 14 – активність реакції Хілла, 15 – активність процесу нециклічного фотофосфорилювання, 16 – активність процесу циклічного фотофосфорилювання, 17 – показники флуоресценції хлорофілу.

Фактор III «Метаболізм асимілятів» представлений (показниками №№ 18-22): 18 – активність амілаз, 19 – активність сахарофосфатази, 20 – активність інвертаз, 21 – вміст редуруючих цукрів, 22 – вміст сахарози.

Порівняльний факторіальний аналіз представлений на рис.1 дозволяє стверджувати, що із досліджених показників найбільш тісно корелюють між собою та визначають фізіолого-біохімічну основу забезпечення продукційного процесу чотири: активність ферменту РБФК/О, швидкість реакції Хілла, активність процесу нециклічного фотофосфорилювання та площа тилакоїдів гран хлоропластів мезофілу.

Таким чином, підвищену продуктивність гетерозисних гібридів рослин кукурудзи слід розглядати як прояв кооперації параметрів на різних рівнях організації ФСА [4].

За цілим рядом показників встановлена від'ємна кореляція. При зростанні абсолютної величини даних показників може мати місце лімітування продукційного процесу.

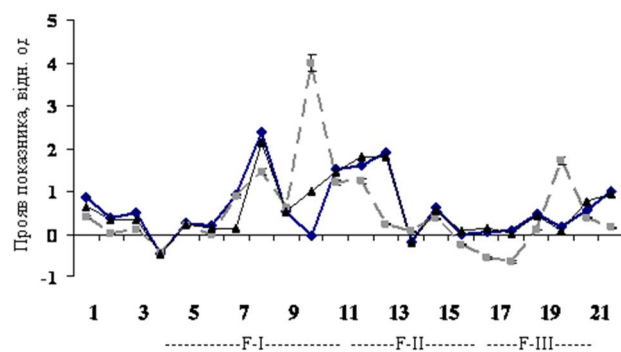


Рис. 1. Порівняльний аналіз прояву показників продуктивності і фотосинтезу в різних за генетичною природою форм кукурудзи.

- Прості міжлінійні гібриди кукурудзи (пряма комб.)
- Прості міжлінійні гібриди кукурудзи (реципрокна комб.)
- ▲— Подвійні міжлінійні гібриди кукурудзи

Проведений факторіальний аналіз дав можливість створити певний стереотип фізичної моделі високопродуктивного рослинного організму.

Отримані нами результати свідчать, що в результаті селекції гетерозисних гібридів має місце підвищення автономії хлоропластної білоксинтезуючої системи по відношенню до цілого ряду біохімічних показників, в т.ч.: синтезу низькомолекулярних білків, що приналежні до комплексу ФС II та фактору спряженія. В результаті вивчення процесів флуоресценції в умовах інгібіторного блокування показано, що інгібітори білкового синтезу викликають зменшення величини співвідношення змінної до фоновій флуоресценції (F_v/F_o), а отже, подавляють активність ФСII, що свідчить про подвійний контроль за функцією ФС II з боку геному і пластоми. У випадку примусового самозапилення, а також під впливом інгібіторів білкового синтезу відбувається спрощення та дезінтеграція тилакоїдного апарату хлоропластів мезофільного типу [3, 5].

Проведені нами дослідження швидкості перенесення електронів по електрон-транспортному ланцюгу (реакція Хілла) в умовах інгібіторного блокування показали, що посилення інтенсивності реакції Хілла в гетерозисних гібридів частково забезпечується за рахунок реалізації мРНК ядерного походження на 70-S рибосомах. Аналогічна закономірність нами виявлена і для РБФК/О - основного ферменту темної фіксації CO_2 [4].

При вивченні процесів фотофосфорилювання встановлено докомплементарність батьківських форм високогетерозисних гібридів по чутливості до антибіотиків, що інгібують органельні і цитоплазматичні білоксинтезуючі системи. Співставляючи результати аналізу кривих індукції флуоресценції хлорофілу з активністю фотофосфорилювання спостерігаємо тісний взаємозв'язок між величиною співвідношення змінної і фоновій флуоресценції з однієї сторони та рівнем нециклічного фотофосфорилювання (НЦФФ) із іншої. Так, високогетерозисні гібриди, що

характеризуються високою активністю фотосистеми II (ФСII) визначеною по характеру кривих флуоресценції в 2 і більше раз переважають вихідні форми за рівнем НЦФФ. Даний факт узгоджується з отриманими нами результатами про підвищену чутливість гібридів до ЛКМ у відношенні інгібування синтезу поліпептидів з молекулярною масою порядку 43 і 47 кДа [6].

Нашими дослідженнями показано, що у низькопродуктивних форм рослин (гомозиготних ліній) за умов переповнення хлоропластів вуглеводами виникають труднощі формування тилакоїдних мембран хлоропластів. Це відбувається, як за рахунок зміни активності ферментів вуглеводного обміну, так і, частково за рахунок зміни в анатомічних показниках флоєми [4, 6]. На підставі вищевикладеного пропонується концепція ендогенної регуляції біофізико-біохімічних процесів (рис. 2.).

Суть запропонованої концепції зводиться до наступного: поєднання елементів ФСА вихідних форм, що має місце на різних рівнях організації, забезпечує створення оптимальної структури високоактивного ФСА гетерозисних гібридів; сформований в результаті гібридизації високоактивний ФСА виступає однією з передумов підвищення продуктивності, що знаходиться в тісній кореляції з активністю ферментів вуглеводного обміну та швидкістю відтоку асимілятів до атрагуючих центрів гетерозисних гібридів першого покоління (F_1).

Р і в н і о р г а н і з а ц і ї

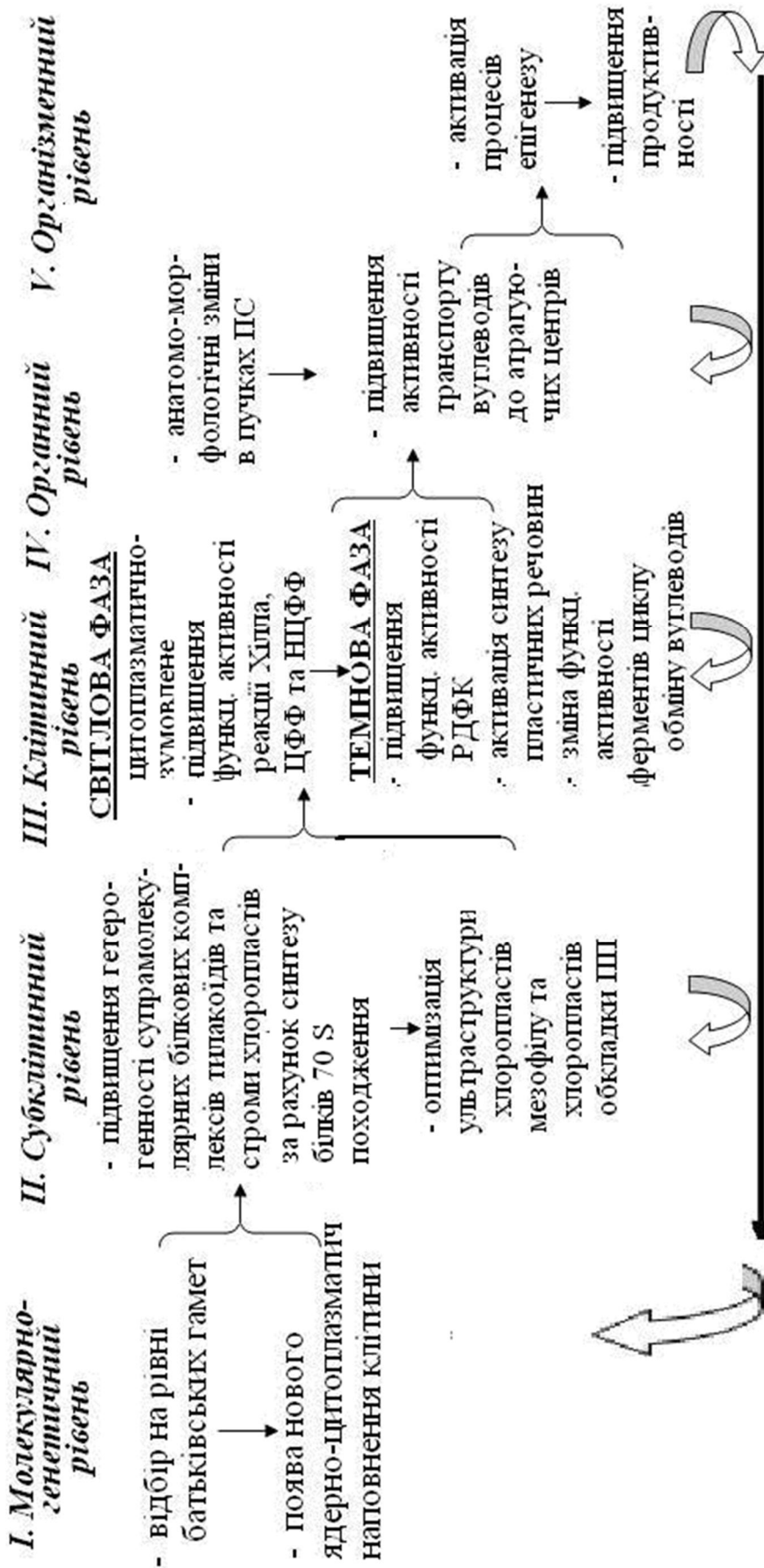


Рис. 2. Концепція ендогенної ядерно-цитоплазматичної регуляції біохімічних та біоенергетичних процесів в C₄-рослин при гібридизації

Висновки

Таким чином ендогенна регуляція підвищеної фотосинтетичної продуктивності гетерозисних гібридів може здійснюватися, як на рівні кооперації генетичних систем клітини, так і шляхом

зворотного впливу асимілятив на процес енергозабезпечення та біохімічну активність фотосинтетичного апарату.

1. *Вайшла О. Б.* Факторный анализ показателей фотосинтеза, дыхания и продуктивности гетерозисных гибридов *Pisum sativum* L. / О.Б. Вайшла // Электронный журнал «Исследовано в России» [Доступ до електр. рес.] : [http:// zhurnal.ape.relarn.ru/ articles/ 2004/015.pdf](http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2004/015.pdf).
2. *Джинкс Дж.* Нехромосомная наследственность / Дж. Джинкс: Пер. с англ. — М.: Мир, 1966. — 288 с.
3. *Масикевич Ю.Г.* Ультраструктура хлоропластов мезофилла и обкладки гетерозисных гибридов кукурузы и исходных форм / Масикевич Ю.Г., Орлов П. А., Решетников В.Н. [и др.] // ДАН Беларуси. 1993. — Т. 37, № 6. — С. 59—61.
4. *Масикевич Ю.Г.* Взаємодія двох типів хлоропластів при формуванні фотосинтетичного апарату високопродуктивних С₄ – рослин / Ю. Г. Масікевич // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол., 2010. — № 1 (42). — С. 31—37.
5. *Масикевич Ю.Г.* Структурно-функціональна комплементация элементов фотосинтетичного апарату як основа забезпечення прояву гетерозису в С₄ –рослин: монографія / Ю.Г. Масікевич. — Чернівці: Зелена Буковина, 2008. — 264 с.
6. *Масікевич Ю.Г.* Ядерно-цитоплазматичні взаємовідносини в процесі формування фотосинтетичного апарату з високою функціональною активністю: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. біол. наук: спец. 03.00.04 «Біохімія» / Ю.Г. Масікевич. — Харків, 2011. — 32 с.
7. *Палилова А. Н.* Фундаментальные и прикладные проблемы взаимодействия ядерной и цитоплазматической генетических систем у растений / А. Н. Палилова, П. А. Орлов, Е. А. Волуевич // Вестник ВОГиС. — 2005. — Т. 9, № 4. — С. 499—504.
8. *Correns C.* Ztschr. induct. Abstammungs-und Vererbungslehre / C. Correns. — 1909. — Vol. 1. — S. 291—329.
9. *Ellis R.J.* Nuclear-cytoplasmic interactions in chloroplast development / R. J. Ellis // Endocytobiology. — 1983. — Vol. 2. — P. 161—172.
10. *Lopez-Juez E.* Plastids unleashed: their development and their integration in plant development / E. [Lopez-Juez](#), K.A. [Pyke](#) // [Int. J. Dev. Biol.](#) — 2005. — Vol. 49 (5-6). — P. 557—577.
11. *Rhoades M. M.* Gene induced mutation of a heritable cytoplasmic factor producing male sterility in maize / M. M. Rhoades // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1950. — Vol. 30, N 1. — P. 634—643.
12. *Schnable P. S.* The Zea maize genome: complexity, diversity and dynamics / Patrick S. Schnable, Doreen Ware, Robert S. Fulton [et al.] // Science. — 2009. — Vol. 326, N 5956. — P. 1112—1115.
13. *Srivastava H. K.* Intergenomic interactions, heterosis and improvement of crop yield / H. K. Srivastava // Adv. Agronom. — 1981. — Vol. 34. — P. 117—195.

Ю.Г. Масікевич

Черновицкий факультет Национального технического университета «Харьковский политехнический институт», Украина

КОНЦЕПЦИЯ ЯДЕРНО-ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ФОРМИРОВАНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА С₄-РАСТЕНИЙ

Обосновано оригинальную концепцию объясняющую формирование высокоорганизованного фотосинтетического аппарата в растений кукурузы, на основании кооперирования ядерной и хлоропластной генетических систем. Концепция базируется на проведении факторного анализа основных структурно-функциональных показателей хлоропластов мезофилла и обкладки проводящих пучков.

Ключевые слова: С₄-растения, фотосинтетический аппарат, хлоропласты, кооперирование, продуктивность

Yu.G. Masikevych

Chernivtsy Faculty of the National Technical University "Kharkiv Polytechnic Institute", Ukraine

NUCLEAR-CYTOPLASMIC CONCEPT REGULATION OF FORMATION PHOTOSYNTHETIC APPARATUS C₄ - PLANTS

Grounded original concept that explains the formation of highly organized photosynthetic apparatus in maize plants based on nuclear and chloroplast clustering genetic systems. The concept is based on a factor analysis of the conduct of major structural and functional parameters and sheath chloroplasts mesophilles and vascular bundles.

Keywords: C4 – plant, photosynthetic apparatus, chloroplasts, cooperation, productivity

Рекомендує до друку
О.Б. Столяр

Надійшла 18.02.2014