

О ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ИЗОТОПНОГО СОСТАВА
УГЛЕРОДА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПУТЕЙ ОБРАЗОВАНИЯ
УГЛЕВОДНЫХ ФОНДОВ РАСТЕНИЙ
И ИХ РОЛИ В МЕТАБОЛИЗМЕ

А.А. ИВЛЕВ, И.Г. ТАРАКАНОВ, А.С. ПИНАЕВ

(Кафедра неорганической и аналитической химии,
кафедра физиологии растений)

Известны три пути образования углеводных фондов в растениях. Обосновываются разные функции этих фондов в метаболизме. Предлагается исследовать эти вопросы на примере пшеницы. Особый интерес представляет исследование фонда, ответственного за формирование колоса. Обсуждаются экспериментальные возможности исследования.

Ключевые слова: пшеница, продуктивность, фотосинтез, изотопное фракционирование углерода.

Углеводы являются основными первичными фотоассимилятами в растениях. Известно, что их синтез происходит в цикле Кальвина на свету, а сами они используются как источник углерода в последующих биосинтетических процессах и для обеспечения энергетике метаболизма. Однако, кроме этих общих утверждений, немного известно о том, какие углеводные фонды возникают в растительной клетке, сколько их и каково назначение. Одними из первых предположение о существовании различных фондов углеводов в клетке выдвинули авторы [5], основываясь на суточном изотопном балансе листа C_3 -САМ растения *Clusia minor*, из которого следовало существование углеводов с отличающимся изотопным составом. Однако общепринятая модель изотопного фракционирования со стационарными потоками углеродных субстратов (балансовая модель) [8] не смогла объяснить их появление [10]. Новые возможности открылись с соз-

данием колебательной модели метаболических процессов в клетке [1—3]. Модель, основанная на реальной биохимии растительной клетки, не только указала на пути возникновения углеводов с разным изотопным составом, но и на возможное специфическое использование соответствующих углеводных фондов [2].

В настоящей статье, опираясь на вышеуказанную модель и на имеющиеся литературные данные по изотопному составу углерода метаболитов, делается попытка связать разные пути образования углеводных фондов с их назначением, а также обосновать постановку работы по изучению роли резервных углеводных фондов растений пшеницы с формированием колоса и их возможную связь с продуктивностью.

В соответствии с колебательной моделью клеточного метаболизма углеводы в клетках растений образуются тремя путями [1]. Два из них связаны с фотосинтезом, один — с функ-

ционированием гликолитической цепи. Фотосинтез рассматривается как колебательный процесс, состоящий из двух фаз, в каждой из которых образуются углеводы.

В карбоксилазной фазе (рис. 1), отвечающей функционированию ключевого фермента фотосинтеза — Рубиско в качестве карбоксилазы, образуется углеводный фонд, служащий для питания углеводными субстрата-

ми гликолитической цепи в темновой период. Углеводы этого фонда, как и вся биомасса, обогащены легким изотопом ^{12}C благодаря изотопному эффекту в реакции ферментативного карбоксилирования РибФ при фиксации CO_2 . Обогащенность фонда изотопом ^{12}C подтверждается «легким» изотопным составом углерода липидных и белковых компонентов, для которых фонд является источником углерода.

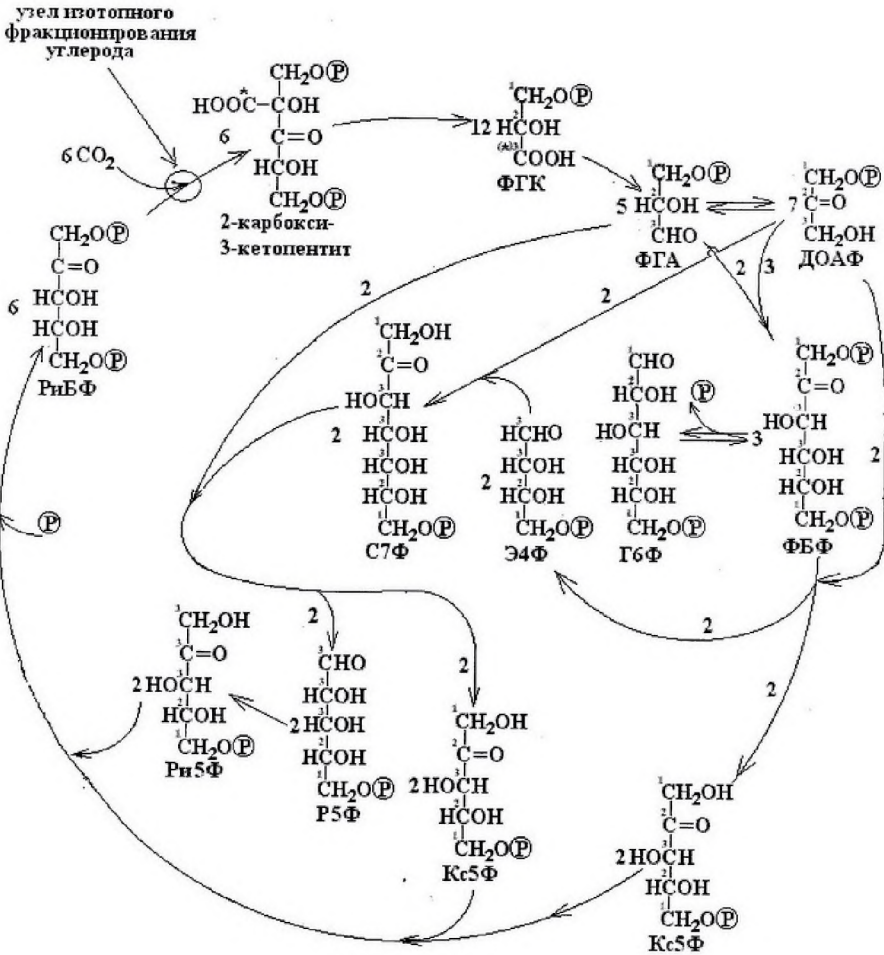


Рис. 1. Схема функционирования цикла Кальвина в карбоксилазную фазу (Кружочком отмечен узел фракционирования изотопов углерода в реакции карбоксилирования РибФ)

В оксигеназной фазе, отвечающей соответствующей функции Рубиско, образуются углеводные фонды с гораздо более «тяжелым» (обогащенным изотопом ^{13}C) изотопным составом.

Изотопное утяжеление происходит благодаря изотопному эффекту, возникающему в глициндегидрогеназной реакции гликолатного цикла, сопряженного с циклом Кальвина (рис. 2).

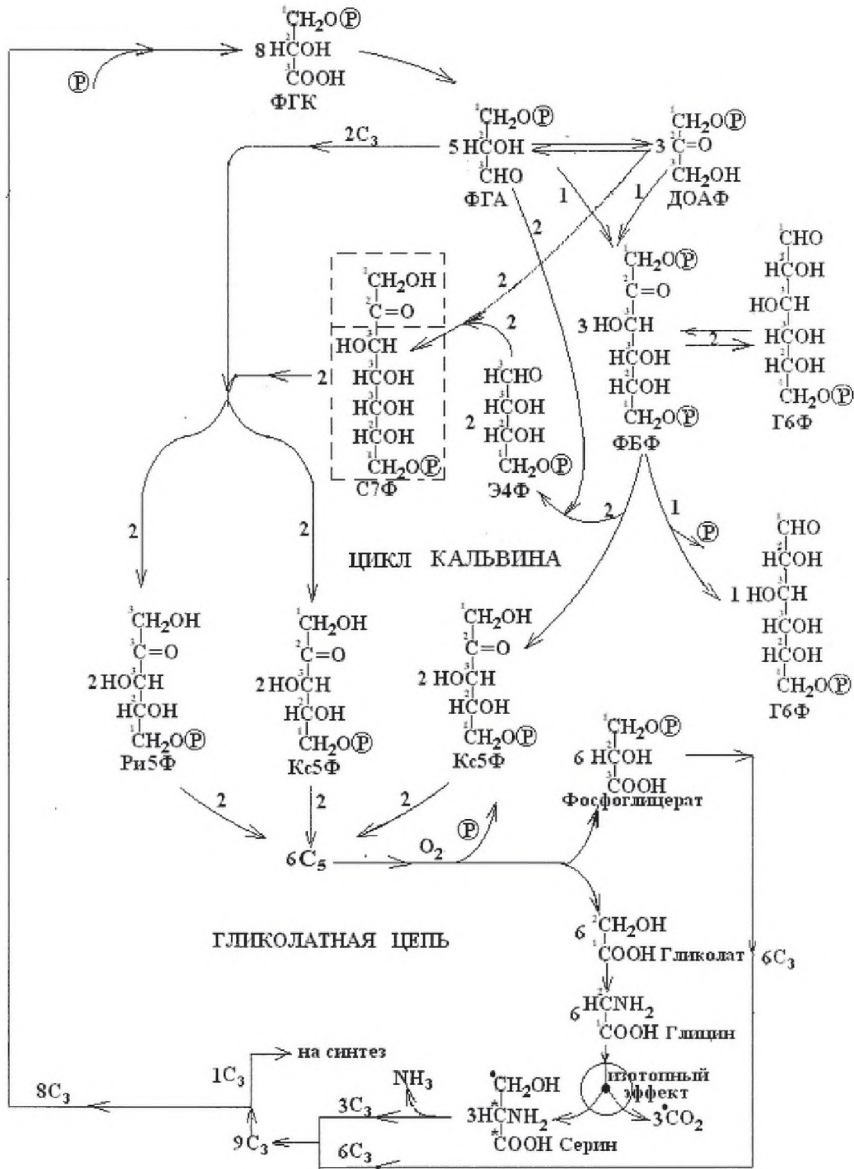


Рис. 2. Схема функционирования цикла Кальвина в оксигеназную фазу (Кружочком отмечен узел фракционирования изотопов углерода в реакции декарбоксилирования глицина)

Источником углерода, снабжающего гликолатную цепь, является оставшаяся часть фонда глюкозы (Г6Ф), после того как другая его часть была использована на создание резервного фонда гликолитической цепи. В оксигеназную фазу глюкоза фонда превращается в сахарозу, которая, являясь одновременно главной транспортной формой [4], используется на создание фондов отдельных углеводов, точное назначение которых пока еще не вполне ясно. Часть глюкозы тратится на образование органических кислот, часть на образование фондов продуктов фотодыхания.

Третий путь синтеза углеводов связан с функционированием гликолитической цепи клетки. В ней также происходят колебания с изменением направления потоков углеродных субстратов. При гликолизе, протекающем в темновой период функционирования цепи, поток углеводов из резервного фонда, образованного в карбоксилазную фазу работы цикла Кальвина, идет «вниз» по гликолитической цепи. При этом углеводы последовательно превращаются в липидные и белковые компоненты (рис. 3). В ходе гликолиза в пируватдегидрогеназной реакции возникает изотопный эффект, в результате которого липиды обогащаются «легким», белки — «тяжелым» изотопом углерода относительно углерода питающих гликолитическую цепь.

В фазу глюконеогенеза, совпадающую со световым периодом фотосинтеза, углеродный поток идет «вверх». Он снабжается продуктами деструкции преимущественно липидов, но частично и белков. При этом происходит ресинтез углеводов. Эти углеводы используются на образование углеводной части полинуклеотидных цепей, на синтез акцептора CO_a в цикле Кальвина и есть основание полагать, что из глюкозы ресинтеза образуются так называемые фонды роста у деревьев [6, 7]. Они помогают растениям

поддерживать свой функциональный статус в осенне-зимний период, а в начале нового вегетационного периода снабжают растения субстратом, обеспечивая рост побегов и листьев (хвои).

Все три фонда углеводов имеют разный изотопный состав углерода. Наиболее «тяжелый» изотопный состав углерода имеют углеводы, синтезируемые в оксигеназной фазе фотосинтеза, по степени обогащенности изотопом ^{12}C , за ними идут углеводы, синтезируемые в карбоксилазной фазе фотосинтеза, наиболее «легкими» являются углеводы ресинтеза. Изотопный состав последних определяется (в пределе) изотопным составом липидов — самой «легкой» фракции биомассы. Поскольку потоки, образуемые фондами углеводов, связаны с различными путями метаболизма, и в клеточной организации разнесены во времени и пространстве (по разным компартментам), появляется возможность, используя различия в изотопном составе углерода углеводов и метаболитов, исследовать источник образования тех или иных фондов и их назначение.

Известно, что в стеблях и клетках паренхимы пшеницы и сахарного тростника имеются резервные фонды растворимых углеводов [4, 9], что фонд из стебля пшеницы ответственен за формирование колоса, а качественный и количественный состав сахаров характеризует генотип пшеницы. В этой связи выделение данного фонда из стебля пшеницы и изучение изотопного состава углерода углеводов на разных этапах онтогенеза может дать ценную информацию о динамике формирования колоса, особенно в сопоставлении с изотопным составом зерновки. Знание, как и когда возникает углеводный фонд, влияющий на формирование колоса, даст в руки исследователя инструмент воздействия на урожайность пшеницы.

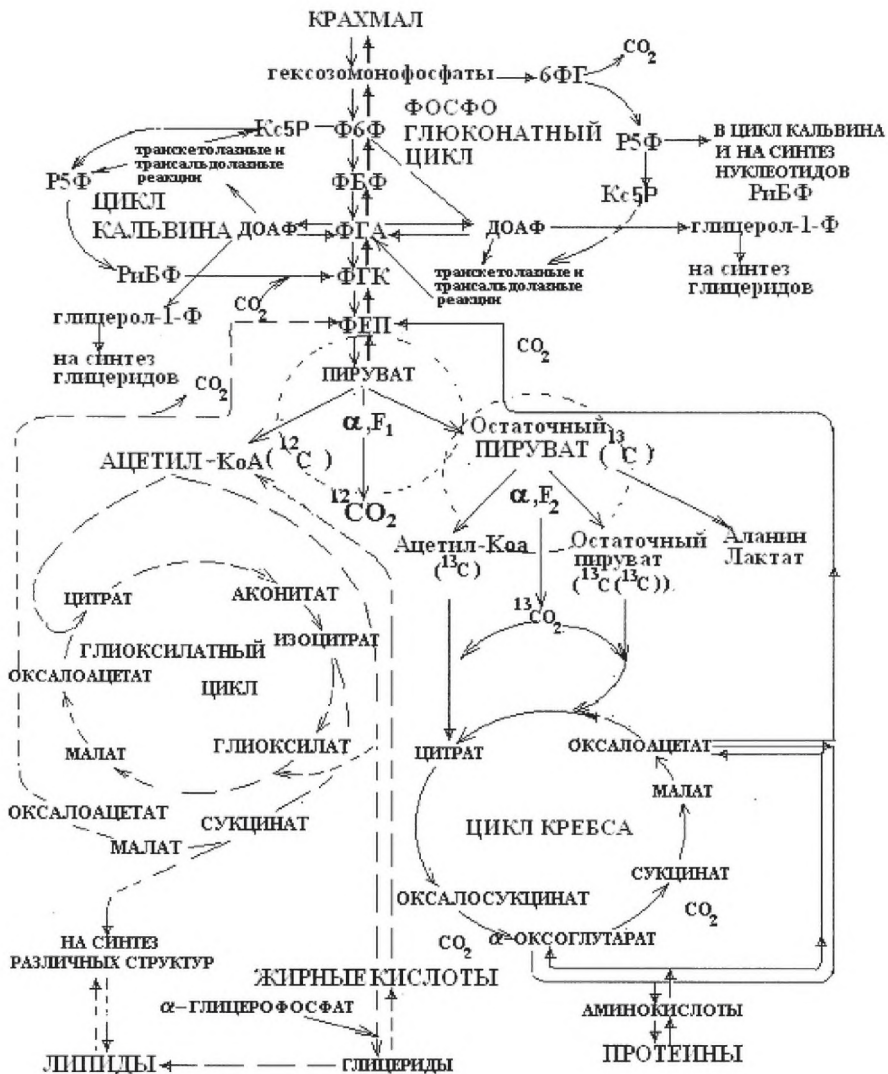


Рис. 3. Схема функционирования гликолитической цепи в темновую стадию при гликолизе (сплошные линии), в световую стадию при глюконеогенезе (штриховые линии). (Кружочек, обозначенный пунктирной линией, отмечает узел фракционирования изотопов углерода в реакции декарбонирования пирувата на разных стадиях истощения фонда субстрата)

Библиографический список

1. *Илев А.А.* Изотопные эффекты углерода и клеточные механизмы углеродного метаболизма в фотосинтезирующей клетке. М.: РГАУ - МСХА, 2008.
2. *Илев А.А.* Изотопный эффект в глициндегидрогеназной реакции — причина внутримолекулярной изотопной неоднородности углерода глюкозы крахмала, синтезируемого при фотодыхании // Биофизика, 2005. Т. 50. № 6. С. 1079-1086.

3. *Ивлев А.А.* О потоках «лёгкого» и «тяжёлого» углерода при сопряжении фотосинтеза и фотодыхания // Физиология растений, 1993. Т. 40. С. 872-880.
4. *Курсанов А.Л.* Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976.
5. *Borland A.M., Griffiths H., Broadmeadow M.S., Fordham M.C., Maxwell C.* Carbon Isotope Composition of Biochemical Fractions and the Regulation of Carbon Balance in Leaves of the C₃-Crassulacean Acid Metabolism Intermediate *Clusia minor* L. Growing in Trinidad // Plant Physiol, 1994. V. 105: P. 493-501.
6. *De Wit C.T., Brower R., Penreing de Vries F.W.T.* The simulation of photosynthetic systems // Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen: Pudoc, 1970. P. 47-70.
7. *De Wit C.T., Gouderian J.* Simulation of ecological process. Wageningen: Pudoc, 1974.
8. *Farquhar G.D., O'Leary M.H., Berry J.A.* On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves // Aust. J. Plant Physiol, 1982. V. 9. P. 121-137.
9. *Ruuska S. A., Rebetzke G. J., van Herwaarden A. F., Richards R. A., Fettell Neil A., Tabe L., Jenkins C. L. D.* Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in wheat // Funct Plant Biology, 2006. V. 33. N 9. P. 799-809.
10. *Tcherkez G., Farquhar G., Badeck F., Ghashghaie J.* Theoretical consideration about carbon isotope distribution in glucose of C₃-plants // Funct. Plant Biol, 2004. V. 31. P. 857-877.

Рецензент — д. х. н. Н.М. Пржевальский

SUMMARY

Results of *Viviparous-1* gene allele condition analysis of two series of spring triticale sister lines, obtained by selecting both stable and unstable plants in F₃, are provided in the article. It has been discovered that in lines — progeny of unstable forms — most plants — 83/3% have *Vp-IBa* allele. Among lines — progeny of stable plants 35% lines are characterized by *Vp-IBc* allele presence, 45% — *Vp-IBa* allele presence, 25% are heterozygotes according to this gene, which is probably due to dominant resistance nature and selection in F₃ along with homozygotes of heterozygotes in accordance with this gene. The results obtained are evidence of STS-marker *Vp-IB* likely use in selection of resistance to on root germination in triticale.

Key words: triticale, germination on root, substitutions of chromosomes, STS-marker, selection with molecular markers (MAS) use.

Ивлев Александр Андреевич — д.б. н., РГАУ- МСХА имени К.А. Тимирязева. Тел. 976-16-28. Эл. почта: aa.ivlev@list.ru

Тараканов Иван Германович — д. б. н., РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева. Тел. 976-20-54.

Пинаев Александр Сергеевич — асп. кафедры неорганической и аналитической химии РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева.