



#### Список литературы

1. *Вартапетов Л.Г.* Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск. Сиб. отд-ние, 1998. 327 с.
2. *Юдкин В.А.* Птицы подгаежных лесов Западной Сибири. Новосибирск. Сиб. отд-ние, 2002. 488 с.
3. *Равкин Е.С., Равкин Ю.С.* Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск. Сиб. отд-ние, 2005. 303 с.
4. *Беляченко А.В.* Пространственное распределение аномалий видовой плотности птиц и млекопитающих в бассейнах рек южной части Приволжской возвышенности // Поволжский экологический журнал. 2008. №3. С.167–177.

5. *Берлянт А.М.* Картографический метод исследования. М., 1988. 252 с.
6. Карта Саратовской области. М., 1996.
7. Атлас Саратовской области. М., 2003. С.10–17, 28–35, 47–51, 67–70, 80, 81.
8. *Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. С.16.
9. *Урбах В.Ю.* Биометрические методы (статистическая обработка опытных данных в биологии, сельском хозяйстве и медицине). М., 1964. С.295–300.
10. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. М., 1973. С.170–214.

УДК 633.11:[581.823+581.824J+578.686

## ФОТОРЕГУЛЯЦИЯ ПРОРАСТАНИЯ ЗЕРНОВОК ПШЕНИЦЫ

М.Ю. Касаткин, С.А. Степанов, Т.М. Прохорова

Саратовский государственный университет  
E-mail: kasatkinmy@info.sgu.ru

На основании литературных данных и собственных исследований проведён анализ проблемы фоторегуляции роста проростков пшеницы. Показано, что некоторые фоторегуляторные системы зародыша пшеницы настроены на определенный уровень светового сигнала. Высказано предположение, что немаловажную роль для прорастания семян пшеницы играют характеристики светового фактора на этапе их эмбриогенеза в колосе.

**Ключевые слова:** фоторегуляция, светопроведение, пигментные системы.

#### Photoregulation of Seed Wheat Germination

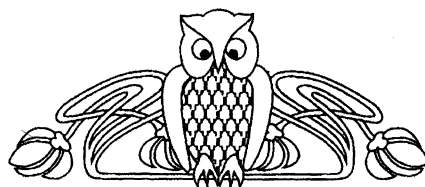
M.Yu. Kasatkin, S.A. Stepanov, T.M. Prochorova

Based on literature review and own investigations a grow photoregulation problem of wheat seedlings was analyzed. Was show, that some photoregulation systems of wheat embryo have tuned in certain level of light signal. Was proposed the important role of lightenvironment in a period of seeds embryogenesis for wheat germination.

**Key words:** photoregulation, lighttipping, pigment systems.

Рост и морфогенез растения происходят при непрерывном действии на него множества факторов окружающей среды. Основным фактором, регулирующим морфогенез побега, является свет. От силы и продолжительности освещения, его качества зависят в конечном итоге форма и продуктивность растения [1].

В растительном организме существуют системы фоторегуляции, обеспечивающие оптимальный режим морфогенеза: фототропизма, фотопериодизма, фотосинтеза и др.



Растения проявляют ответную реакцию на очень малые изменения количества и качества света в окружающей среде. При распространении света в различных слоях клеток и тканей его характеристики изменяются оптическими свойствами компонентов этих структур. Светозависимые метаболические процессы в растительных тканях, как оказалось [1], напрямую не зависят от окружающего растение светового потока, значительно более важным является характер градиента света в клетках и тканях. Исследования качественного изменения светового потока тканями растений, особенностей его распространения в них имеют первостепенное значение для понимания процессов фотоморфогенеза, фотосинтеза и продуктивности растений.

При прорастании зерновки пшеницы основным светочувствительным органом принято рассматривать coleoptиль. От уровня освещения верхушки coleoptиля зависят его рост и рост междоузлия первого листа – эпикотилия. При затенении coleoptиля узел кущения может выноситься на поверхность почвы [2]. Одним из возможных механизмов такого контроля является способность coleoptиля проводить свет по своим тканям пре-



имущественно в продольном к оси проростка направлении [3, 4].

Проведённое ранее [4] определение интенсивности света в базальной части coleoptily показывает, что апекс побега находится в зоне оптимального количества света, прошедшего по тканям coleoptily. При освещении этиолированных coleoptилей итоговое количество света, распространяющегося по проводящим пучкам, практически не менялось. Это может служить доказательством, во-первых, что светопроведение тканей связано со структурными особенностями самих клеток. Подтверждением данного положения является некоторое уменьшение освещённости базальной части coleoptily у этиолированных coleoptилей на начальных этапах прорастания, когда рост осуществляется в основном за счет деления, а не растяжения клеток. Во-вторых, настройка фоторегуляторных систем проростка на определенную интенсивность света может осуществляться, возможно, «фиксацией» качества и количества квантов света светочувствительными структурами coleoptily при освещении. Результатом подобной настройки является уменьшение общего светопроведения в процессе прорастания семени на свету.

В случае отсутствия светового фактора имеющиеся фотосистемы проростка осуществляют только проведение света определенной интенсивности. Как показали наши исследования, изменение интенсивности распространяющегося по тканям светового потока у coleoptилей, выращенных в темноте, зависит от их линейных размеров, тогда как

на свету – от способностей тканей фильтровать и проводить свет. Это свидетельствует, что в темноте coleoptиль является оптически активной системой, способной проводить свет преимущественно в продольном направлении.

Проведение света определяется не только типом клеток, а также тем, как эти клетки расположены относительно друг друга, формируя в совокупности определенный световой градиент. Именно целостность воспринимающей свет структуры растения обеспечивает введение света и возможность его дальнейшего распространения. Любая биологическая структура может поглощать и проводить свет, однако при этом световой поток в значительной мере рассеивается. Поэтому светозависимый орган растения должен быть организационно структурирован относительно поступающего света. В этом отношении coleoptиль является наиболее удобным модельным объектом для исследования фоторегуляторных систем морфогенеза растений, так как имеет наиболее дифференцированные структуры по завершении эмбриогенеза зерновки.

В целом систему фоторегуляции морфогенеза проростка пшеницы можно представить в виде классической кибернетической системы с принципом управления по отклонению регулируемой величины сигнала от требуемого значения (рис. 1) [5].

Преимущество такой организации системы для проростка очевидно: уменьшение отклонения управляемой величины, в данном случае освещённости в базальной части про-

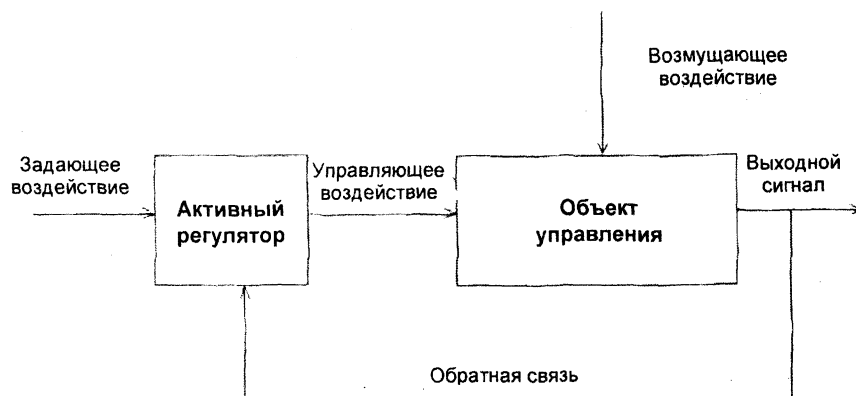


Рис. 1. Блок-схема активной системы управления с обратной связью



роста, от требуемого значения происходит независимо от того, какими факторами – внешними возмущающими воздействиями, изменением параметров элементов системы фоторегуляции, изменением задающего воздействия – оно вызвано. Поступление и распространение света должно приводить, согласно блок-схеме, к индукции гаммы фоторегуляторных систем, что было отмечено нами при прорастании зерновки в разных условиях проращивания в почве и освещении (рис. 2, 3).

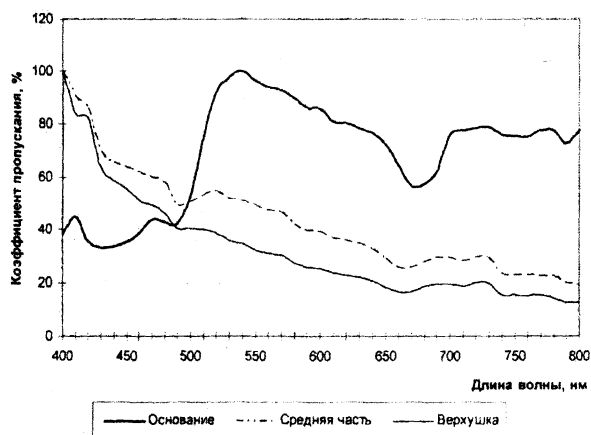


Рис. 2. Спектральные коэффициенты пропускания различных участков coleoptilia проростков пшеницы сорта Саратовская 29, выращенных на свету, через 120 ч с начала опыта

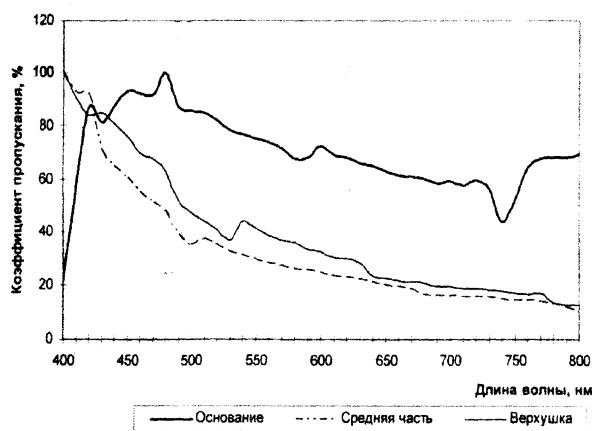


Рис. 3. Спектральные коэффициенты пропускания различных участков coleoptilia проростков пшеницы сорта Саратовская 29, выращенных в темноте, через 120 ч с начала опыта

Активному регулятору этой схемы, по нашему мнению, должна соответствовать базальная часть coleoptilia, способная к ре-

цепции света [2]. Вышележащие участки, обладающие светозависимым ростом путём растяжения, очевидно выступают в роли объекта управления. Константность интенсивности света в базальной части coleoptilia этиолированных проростков, независимо от их абсолютной длины, позволяет сделать предположение, что функция активного регулятора состоит в поддержании оптимальной освещённости в фоторецепторных системах. Эта константность достигается анатомо-физиологической трансформацией свето-проводящих структур coleoptilia – изменением его общей длины и морфологии клеток, а также содержанием различных пигментов. Обратная связь реализуется посредством изменения качества и количества света, поступающего по трансформируемым тканям coleoptilia, выступающим в этом случае в качестве индуцированного оптического фильтра.

Согласно схеме в активной системе управления с обратной связью обязательно должен присутствовать сигнал задающего воздействия, уровень которого хранится в памяти системы. На наш взгляд, на роль такой памяти могут претендовать структуры проростка, предварительно дифференцированные на материнском растении. Первичной фоторегуляторной системой, организующей морфогенез растений, должна быть система, чувствительная к дальнему красному и красному свету и только позднее – к желто-зеленому и синему спектрам света. Это объясняется особенностями распространения квантов света в почве, где отмечается только красная область спектра [3].

В момент прорастания зерновки пшеницы активизируется целый комплекс фоторегуляторных систем. Часть из них уже были дифференцированы в период налива зерна в колосе, так как световоспринимающая часть, верхушка coleoptilia и зона реализации полученной световой информации, главная почка, являются к концу эмбриогенеза наиболее дифференцированными структурами.

Очевидно, на материнском растении в период эмбриогенеза происходит закладка значений триггеров, при этом должна осуще-



ствляться регуляция емкости триггера, т.е. заложение определенного количества метамеров главной почки для реализации полноты памяти. На основании этого одной из важнейших функций колеоптиля является запуск и развертывание памяти зародыша зерновки, отражающей эндогенные и экзогенные агроэкологические условия на завершающих этапах онтогенеза пшеницы.

Свет усиливает дифференциацию клеток и снижает их меристематическую активность. В итоге, проросток обладает памятью относительно светового фактора; в совокупности реакция всей системы на действующий свет различна в зависимости от количества и качества света, поступившего в него ранее. В колеоптиле способностью к делению должны обладать только те клетки, которые на материнском растении получили информацию в виде светового сигнала.

В онтогенезе проростка фоторегуляторные системы колеоптиля не статичны. Их функционирование, а также локализация зависят от того, было ли получено растением определенное количество разных квантов света или оно развивалось в полной темноте. У полностью этиолированных проростков сайты восприятия света включаются в стимуляцию удлинения колеоптилей и ингибирования роста мезокотила, тогда как у предварительно освещенных проростков — в верхушку колеоптиля. Отсюда делается вывод [2] о существовании нескольких фоторегуляторных систем. Пространственное разнесение этих систем и в то же время их быстрая связь позволяют признать важность функции светопроведения для светозависимых ростовых реакций проростка [6]. Значимость светопроведения возрастает при оценке роли сверхслабых свечений в межклеточной регуляции различных метаболических и физиологических процессов [7].

Установлено, что свет различной степени монохроматичности по-разному поглощается растением и, следовательно, вызывает различную реакцию [8]. Эта особенность растения расширяет границы функционирования всех фоторегуляторных систем проростка, поскольку при прохождении через тка-

ни этиолированных и выросших на свету растений из-за поглощения света пигментами формируется различный спектральный режим. В совокупности это должно приводить к существованию, по меньшей мере, двух путей регуляции оптических свойств, различающихся реализацией во времени: биохимического (синтез пигментов и других оптически активных веществ) и физического (основан на быстром изменении параметров светорассеивания протоплазмы, показателя преломления и др.) Большое влияние также оказывает изменение структуры клеток в онтогенезе.

Таким образом, вектор морфогенеза частей растительного организма должен быть оптически организован как во времени, так и в пространстве. Реагировать на световое воздействие могут лишь те структуры, которые обладают в данный момент чувствительностью к нему, что зависит от наличия рецепторов светового сигнала (пигментов хромофорных групп биологически активных молекул) и каскадных усилителей — преобразователей его в клетке.

#### Список литературы

1. *Vogelmann T.C.* Plant tissue optics // *Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant Mol. Biol.* 1993. Vol.44. P.231–251.
2. *Madela K., Kopcewicz J.* Photoreceptive sites in the photococontrol of oat seedling growth // *Acta soc. bot. pol.* 1989. Vol.58, №2. P.229–236.
3. *Mandoli D.F., Briggs W.R.* The photoperceptive sites and the function of tissue light-piping in photomorphogenesis of etiolated oat seedlings // *Plant. Cell and Environ.* 1982. Vol.5, №2. P.137–145.
4. *Касаткин М.Ю., Быховцев Б.Г.* Организация светопроводящих клеточных структур колеоптиля пшеницы // *Вестн. Башкир. ун-та.* 2001. №2(II). С.76–78.
5. *Новосельцев В.Н.* Теория управления и биосистемы. Анализ сохранных свойств. М., 1978. 320 с.
6. *Virgin H.I.* The light-induced unrolling of the grass leaf. A study of polarity, light-piping and stimulus transmission // *Physiol. plant.* 1990. Vol.80, №1. P.143–147.
7. *Раденович Ч.Н., Радотич К.Д., Еремич М.Г.* Анализ сверхслабого свечения растительных систем // *Сельхоз. биол.* 1997. №5. С.99–111.
8. *Дадькин В.П., Грушевский Б.Н.* О пропускании света листьями растений при облучении их белым и монохроматическим светом // *Докл. АН СССР.* 1961. Т.141, №2. С.495–497.