

УДК 582.491+252.5(581.522.5+574.24)(517.3)

Структурные ограничения фотосинтеза в афилльных побегах *Ephedra sinica* вдоль градиента аридности климата

Structural constraints of photosynthesis in aphyllous shoots of *Ephedra sinica* across aridity gradient

Иванова Л. А.¹, Ронжина Д. А.¹, Иванов Л. А.¹, Гунин П. Д.²

Ivanova L. A.¹, Ronzhina D. A.¹, Ivanov L. A.¹, Gunin P. D.²

¹ Ботанический сад Уральского отделения РАН, ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144, Россия
E-mail: Larisa.Ivanova@botgard.uran.ru

¹ Botanical Garden of the Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 8 Marta str., 202a, Ekaterinburg, 620144, Russia

² Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова, РАН, Ленинский пр-т, 33, Москва, 119071, Россия

² Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskij str., 33, Moscow, 119071, Russia

Реферат. Изучены параметры ассимиляционных органов и структура фотосинтетических тканей *Ephedra sinica* в пяти степных сообществах, расположенных вдоль широтного градиента в Монголии. Ассимиляционные побеги *E. sinica* характеризовались большой толщиной (1200–1400 мкм), высокой плотностью тканей (0,4–0,7 г см⁻³), низкой долей фотосинтетической ткани (45–60 %) и низким содержанием воды (45–55 %). Анализ трехмерной структуры ассимиляционной паренхимы показал, что основным структурным ограничением фотосинтеза хвойника является маленький объем межклетников – 25–30 % от объема побега, что обусловило высокое сопротивление диффузии CO₂ в газовой фазе межклеточных пространств. Адаптация фотосинтетической функции *E. sinica* к аридности климата не касалась морфологических параметров ассимиляционных побегов, а была связана со структурными изменениями фотосинтезирующей ткани – уменьшением размеров клеток ассимиляционной паренхимы и увеличением доли межклетников, способствующим улучшению внутренней проводимости побегов для диффузии CO₂.

Summary. Functional traits of aphyllous shoots and spatial structure of their photosynthetic tissue were studied for *Ephedra sinica* in five steppe communities, arranged along latitudinal gradient in Mongolia. Assimilating shoots of *E. sinica* were characterized by high thickness (1200–1400 μm) and density (0.4–0.7 g cm⁻³), low proportion of photosynthetic tissue (45–60 %) and water content (45–55 %). Analysis of three-dimensional structure of assimilating parenchyma showed that the main structural constraint of photosynthesis was low volume of intercellular air spaces – 25–30 % of the shoot volume causing high diffusion resistance to CO₂ in gas phase of intercellular spaces. Photosynthesis adaptation to aridity did not involve morphological parameters of whole shoot and was associated with structural changes in photosynthetic tissue – decrease in cell size and increase in share of intercellular air spaces, that facilitate internal conductance of shoots to CO₂ diffusion.

Листья являются основными фотосинтезирующими органами растений и представляют собой сложную систему структур, обеспечивающих поступление углекислого газа из окружающего лист воздуха к местам карбоксилирования внутри хлоропластов. Строение типичных листьев C₃-растений полностью настроено на поглощение CO₂ листом – большая поглощающая поверхность за счет плоской формы листа, позволяющая разместить оптимальное число устьиц, обширная система воздушных межклеточных полостей, развитая поверхность клеток мезофилла, в несколько раз превосходящая внешнюю поверхность листа, высокая степень покрытия поверхности клеток хлоропластами за счет усложнения формы клеток и др. Однако в некоторых случаях вследствие адаптации к неблагоприятным, например, засушливым, условиям произрастания происходит эволюционно обусловленная редукция настоящих листьев, а их функцию начинают выполнять зеленые стебли. Такой тип структурной адаптации, с одной стороны, позволяет лучше адаптироваться к аридному стрессу, а с другой, существенно изменяет систему диффузионной проводимости для CO₂. Род *Ephedra* объединяет около 50 видов, произрастающих в аридных и семиаридных районах Евразии, Северной Африки и Север-

ной и Южной Америки (Price, 1996). Виды этого рода представляют собой кустарники с афильными побегам, где фотосинтетическую функцию вместо листьев выполняют зеленые стебли. При достаточно подробной информации о морфологических и анатомических особенностях строения побегов хвойника (Бутник и др., 1991, Motomura et al., 2007) функциональные особенности их анатомии, связанные с адаптацией фотосинтетической функции, остаются мало изученными. Целью нашей работы было исследовать количественные параметры ассимиляционных побегов *E. sinica*, влияющие на фотосинтез, и выявить систему структурных ограничений фотосинтеза при адаптации этого вида к увеличению аридности климата.

Исследования проводили в степных сообществах Гоби (Монголия) с разной степенью аридности – от умеренно сухой до пустынной степи (табл.). Для анализа отбирали среднюю часть двулетних побегов (2–3-е междоузлия от верхушки побега) с 10–20 кустов в каждой точке. С использованием светового микроскопа и цифрового анализатора Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия, Екатеринбург) на поперечных срезах побегов измеряли толщину органа и парциальные объемы тканей. В суспензиях клеток, полученных после химической мацерации побегов, исследовали число и размеры клеток и хлоропластов (Иванова, 2014). Учитывая цилиндрическое строение фотосинтетических органов, за толщину органа принимали средний диаметр побега, удельную плотность органа рассчитывали как сухой вес единицы объема побега, а значения числа клеток и их суммарной поверхности (ИМК) приведены в расчете на единицу боковой поверхности побега. Диффузионные сопротивления ассимиляционной паренхимы и межклетников рассчитывали, как описано в работе (Иванова и др., 2006).

Таблица

Географическое положение и климат районов исследования .

№	Географический пункт, с. ш., в. д.	Н, м	Тип растительности	T, °C	P, мм	I
1	Унжул 46°49', 105°46'	1418	Умеренно сухая степь	-0,5	212	22,3
2	Ховд 44°32', 102°36'	1793	Горная сухая степь	2,7	157	12,4
3	Замын-Уд 43°59', 111°32'	1013	Пустынная степь	2,4	126	10,2
4	Булган 44°00', 103°33'	1402	Пустынная степь	4,7	115	7,8
5	Гурвантэс 43°12', 100°46'	2255	Горная пустынная степь	3,7	98	7,2

Примеч.: Н – высота над уровнем моря, T – температура воздуха, P – осадки, I – индекс аридности Де Мортонна.

Результаты исследований показали, что общий план анатомического строения ассимилирующих побегов *E. sinica* соответствует характерному для всех представителей рода *Ephedra* строению, который можно обозначить как *Ephedra*-тип (Бутник, 1991; Иванов и др., 2004). Центральную часть побега занимает центральный цилиндр с проводящими пучками, а коровая паренхима, состоящая из 5–6 рядов фотосинтезирующих клеток с хлоропластами, расположена по периферии под однорядной эпидермой, содержащей устьица. Фотосинтезирующие побеги хвойника характеризуются в несколько раз большей толщиной – 1300–1400 мкм и объемной плотностью – 0,40–0,67 г см⁻³, чем типичные плоские листья, толщина которых составляет 200–300 мкм, а объемная плотность 0,15–0,30 г см⁻³ (Иванова, 2014). *Ephedra*-тип строения обуславливает низкое содержание воды 45–55 %, что относится к минимальным значениям содержания воды в ассимилирующих органах растений (Шереметьев, 2005; Иванов и др., 2004; Иванова и др., 2015). Отличительной особенностью фотосинтетических органов хвойника является низкая объемная доля ассимилирующей паренхимы (вместе с межклетниками) – 45–60 % по сравнению с 70–80 % в обычных листьях растений (Иванова, 2014). Низкая доля фотосинтезирующей ткани является причиной малой интенсивности фотосинтеза на единицу массы побега (Иванов и др., 2004). В то же время морфологические особенности строения побегов защищают кусты эфедры от потери воды, обеспечивая низкую интенсивность транспирации, благодаря чему эфедра отличается высокой эффективностью использования воды – количеством ассимилированного CO₂ в расчете на единицу транспирированной воды (Иванов и др., 2004). Возрастание доли нефотосинтезирующих тканей является важной чертой адаптации растений к аридизации климата (Воронин и др., 2003), однако, увеличивает нагрузку на ассимиляционную ткань. Показано, что одной из причин повышенной

фотосинтетической активности хлоренхимы хвойника является высокая фотосинтетическая способность хлоропластов (Иванов и др., 2004). Другой существенной причиной может быть соотношение структурных показателей хлоренхимы, влияющих на скорость диффузии CO_2 .

Анализ трехмерной структуры хлоренхимы показал, что суммарный объем фотосинтезирующих клеток составляет всего 15–30 %, а межклеточные пространства хлоренхимы – 25–30 % от объема побега. Такой тип клеточной упаковки обуславливает высокое сопротивление диффузии CO_2 в газовой фазе межклеточных пространств, которое составляет 0,4–0,6 см/с, что в несколько раз превышает значения этого параметра в обычных листьях (Иванова и др., 2006). При этом ассимиляционная паренхима эфедры характеризовалась высокими значениями поверхности обмена – общая поверхность клеток мезофилла в 15–20 раз превышала боковую поверхность побега. Наши расчеты показали, что сопротивление диффузии CO_2 в жидкой фазе клеток составило 1,0–1,5 см/с, что значительно ниже большин-

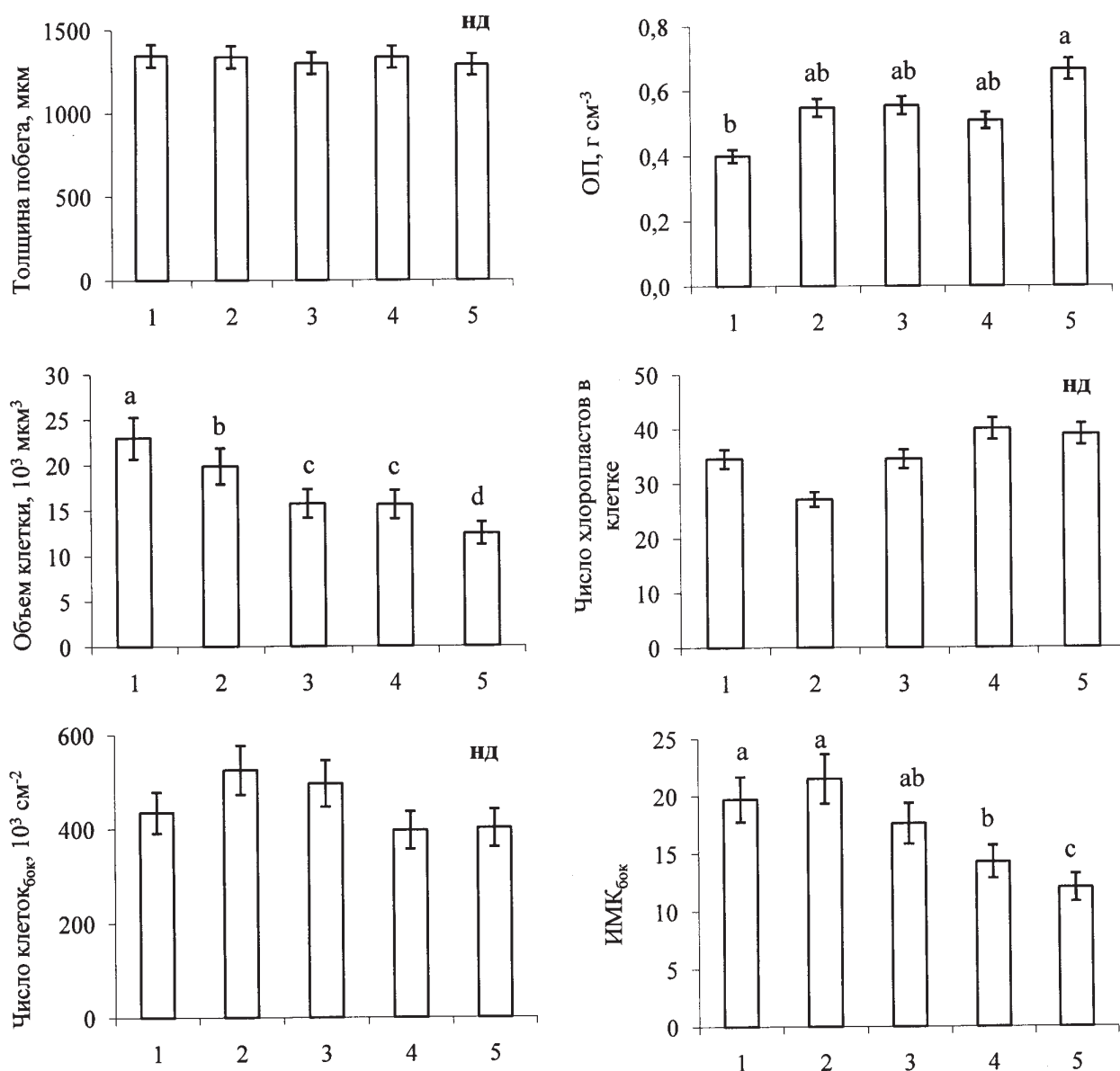


Рис. Параметры фотосинтетических побегов, тканей и клеток *E. sinica* в степных районах Монголии с разной степенью аридности климата. Номера районов см. таблицу. ОП – объемная плотность побега (сухой вес единицы объема побега). Число клеток_{бок} – число фотосинтезирующих клеток на единицу боковой поверхности побега. ИМК_{бок} – индекс мембран клеток (отношение общей поверхности клеток мезофилла к боковой поверхности побега). Буквы над столбиками означают достоверность различий, разные буквы означают достоверные различия на уровне $p \leq 0,05$, нд – нет достоверных различий.

ства «типичных» плоских листьев. Таким образом, основным ограничением для фотосинтеза эфедры является высокое сопротивление межклеточных пространств. Далее мы изучили изменения этих параметров при увеличении аридности климата вдоль широтного градиента.

Толщина фотосинтетического органа *E. sinica* была относительно стабильной независимо от места произрастания (рис.). Объемная плотность фотосинтетического органа изменялась мало, и различия были лишь между крайними точками градиента с максимальным значением в наиболее аридном районе Гурвантес. Наиболее значительные изменения обнаружены в количественных показателях мезофилла. Объем клетки уменьшался вдвое в направлении от районов с умеренно сухим климатом (Унжул, Ховд) к наиболее аридным территориям (Гурвантес) и имел высокую положительную корреляцию с суммой осадков и отрицательную с температурой воздуха и индексом аридности климата. При этом число хлоропластов в клетке и число клеток на единицу боковой поверхности фотосинтетического побега у *E. sinica* не изменялось. Уменьшение размеров клеток привело к постепенному возрастанию отношения поверхность/объем, значения которого в крайних точках градиента достигло двукратных различий. В результате уменьшения размеров клеток паренхимы объемная доля фотосинтезирующих клеток снижалась вдоль градиента аридности в 2 раза, а их общая поверхность сокращалась в 1,8 раза. Такие структурные перестройки вызвали небольшое увеличение сопротивления диффузии CO_2 в жидкой фазе клеток с 1,3 до 1,7 см/с. Относительный объем межклетников паренхимы увеличивался с 24 до 41 % от объема побега, в результате чего сопротивление межклетников снижалось в два раза с 0,6 до 0,3 см/с.

Таким образом, к существенным ограничениям фотосинтеза в афильных побегах *E. sinica* относится высокое диффузионное сопротивление в газовой фазе межклеточных пространств, связанное с маленьким объемом долей межклетников в побеге вследствие большой толщины органа и высокой плотности упаковки клеток паренхимы. Адаптация фотосинтетической функции данного вида к аридности климата связана с изменениями трехмерной структуры ассимиляционной паренхимы – уменьшением размеров клеток ассимиляционной паренхимы и увеличением доли межклетников, способствующее увеличению внутренней проводимости для диффузии CO_2 в афильных побегах *E. sinica*.

Благодарности. Авторы выражают благодарность сотрудникам Совместной Российско-Монгольской Комплексной Биологической Экспедиции РАН и АНМ за помощь в проведении исследований. Работа выполнена при поддержке РФФИ 15-04-06574 и 15-04-04186.

ЛИТЕРАТУРА

- Бутник А. А., Нигманова Р. Н., Пайзиева С. А., Саидов Д. К. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Т. 1. Деревья, кустарники, кустарнички. – Ташкент: Фан УзССР, 1991. – 149 с.
- Воронин П. Ю., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А., Аненхонов О. А., Блэк К. К., Гунин П. Д., Пьянков В. И. Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ в ответ на аридизацию климата Евразии // Физиология растений, 2003. – Т. 50, № 5. – С. 680–687.
- Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Чечулин М. Л., Церенханд Г., Гунин П. Д., Пьянков В. И. Структурно-функциональные основы экспансии *Ephedra sinica* в степных экосистемах Монголии // Физиология растений, 2004. – Т. 51, № 4. – С. 521–528.
- Иванова Л. А., Петров М. С., Кадушников Р. М. Определение диффузионного сопротивления мезофилла *Chamaerion angustifolium* методом трехмерной реконструкции клеточной упаковки листа // Физиология растений, 2006. – Т. 53, № 2. – С. 354–363.
- Иванова Л. А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология, 2014. – Т. 45, № 2. – С. 109–118.
- Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Юдина П. К., Иванов Л. А., Гунин П. Д. Листовые параметры и мезоструктура фотосинтетического аппарата в оценке функционального разнообразия растений экосистем Центральной Азии // Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития. Т. 1. – Улан-Батор: Бэмби Сан, Монголия, 2015. – С. 118–121.
- Шереметьев С. Н. Травы на градиенте влажности почвы. – М.: Тов. науч. Изд. КМК, 2005. – 271 с. Motomura H, Noshiro S, Mikage M. Variable wood formation and adaptation to the alpine environment of *Ephedra pachyclada* (Gnetales: Ephedraceae) in the Mustang district, western Nepal // Ann. Bot. London, 2007. – Vol. 100. – P. 315–324.
- Price R. A. Systematics of the Gnetales: a review of morphological and molecular evidence // Int. J. Plant Sci., 1996. – Vol. 157. – P. 40–49.