

УДК 582.475:581.54:581.17/.174.1/2

МЕЗОСТРУКТУРА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЕЛЕЙ В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ РОСТА

Е.Г. Вернигора¹, О.Л. Бурундукова²

¹ Горнотаежная станция им. В.Л. Комарова Дальневосточного отделения Российской академии наук (692533, Приморский край, Уссурийский городской округ, пос. Горнотаежное, ул. Солнечная, 26), ² Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук (690022, Владивосток, пр-т 100-летия Владивостока, 159)

Ключевые слова: хвойные растения, засуха, затенение, адаптация.

MESOSTRUCTURE OF PHOTOSYNTHETIC MECHANISM OF FIRS IN THE CONTEXT OF STRESSFUL GROWTH

E.G. Vernigora¹, O.L. Burundukova²

¹ Mountain taiga station named V.L. Komarov of Far Eastern Department RAS (26 Solnechnaya Str., Gornotayozhnoe, Ussurisk district, Primorsky territory 692533 Russian Federation), ² Biological Soil Institute FEB RAS (159 100 years Vladivostok Ave., Vladivostok 690022 Russian Federation)

Background. The study results of the effect of stress factors - soil drought and shading - on the structural and functional characteristics of Ajan spruce and fir Korean were brought.

Methods. Structure adaptation of photosynthetic mechanism of Ajan spruce and fir Korean was studied in shady location and soil drought in vegetative experience condition. Methods of macerated tissues were used.

Results. The character of structural and functional changes and the level of response to the drought in Ajan spruce and fir Korean differs. Low values of the index of cell membranes, the index of chloroplast membranes and cell volume of the chloroplast in dry conditions showed the approach to "the stress range" of vegetation and rehabilitation of weak capacity Ajan spruce. Shady location rendered a milder effect.

Conclusions. In the process of adaptive mutations in conditions of drought Ajan spruce forms the photosynthetic mechanism of xeromorphic type with low assimilation capacity. Fir Korean adapts mesostructure to reduce the negative impact of environmental factors on photosynthesis and is characterized as a kind of labile under conditions of southern Primorye.

Keywords: spruce, drought, shady location, adaptation.

Pacific Medical Journal, 2015, No. 2, p. 24–26.

Фитонцидная и бактерицидная значимость хвойных лесов в общем объеме лесной зеленой массы неуклонно снижается ввиду сокращения площадей их произрастания. Поэтому искусственное разведение основных лесобразующих хвойных видов в настоящее время приобретает высокую актуальность. Для изучения роста саженцев интродуцентов, которые могут использоваться не только для лесореконструкции, но и в фармацевтических целях, проводят комплексные исследования по адаптации и устойчивости местных видов в искусственных условиях произрастания с последующим определением антистрессорной устойчивости.

Ряд авторов предлагает использовать анатомические характеристики растений в качестве тестов на устойчивость к различным экологическим факторам и для экологической оценки комфортности местобитаний *in situ* [1, 3, 6]. Подробную информацию о структурной адаптации мезофилла позволяет получить метод мезоструктурного анализа, разработанный

академиком А.Т. Мокроносовым [3, 4]. Параметры мезоструктуры листа тесно связаны с его фотосинтетической активностью, наблюдается прямая корреляция суммарной площади мембран клеток и хлоропластов с интенсивностью ассимиляции CO₂ [7–9]. Показана специфика структурно-функциональных перестроек мезофилла в зависимости от освещения, температуры, влажности, других условий роста [2, 3, 6]. Адаптация в «стрессовом» и «физиологическом» диапазонах действия экологического фактора имеет противоположную направленность: уменьшение интенсивности фотосинтетически активной радиации в границах «физиологического» диапазона ведет к увеличению площади листьев, размеров хлоропластов, содержания хлорофилла, в «стрессовом» диапазоне реакция растений направлена на выживание и выход из-под действия стрессорного фактора: снижаются площадь листьев, размеры клеток и хлоропластов, уменьшается расход органического вещества на рост листьев [6]. Литературные данные по мезоструктуре дальневосточных хвойных растений немногочисленны [5].

Материал и методы. Изучали структурную адаптацию фотосинтетического аппарата саженцев елей аянской и корейской при действии затенения и почвенной засухи в условиях вегетационного опыта, который был заложен 8 мая 2009 г. в условиях летней теплицы под пленочным покрытием на ГТС ДВО РАН. Объект исследований – 3–4-летние саженцы. Растения выращивали в одинаковых по объему кюветах в почвенной культуре. В опыте использована оглеенная лесная бурая почва с территории лесного массива биостанции. Исходная влажность почвы – 65–70 % от полной влагоемкости. Вегетационный опыт проводили с мая по сентябрь по двум вариантам: 1-й – почвенная засуха, 2-й – притенение и контроль. Почвенная засуха создавалась снижением объема полива на 50 %; снижение освещенности выполнили притенением саженцев (50–70 % от контроля). Период почвенной засухи равнялся 70 дням, включая 20 дней без полива в августе, длительность затенения саженцев – 75 дням в период активной вегетации. По завершении роста побегов и хвои определяли показатели мезоструктуры и фотосинтетического аппарата.

Мезоструктура фотосинтетического аппарата определялась согласно общепринятым методикам [2–4]. Хвою с трех растений каждого варианта опыта фиксировали в 3,5%-ном глутаровом альдегиде, приготовленном на фосфатном буфере (рН 7). Подсчет количества хлоропластов в клетках мезофилла, измерение их

размеров выполняли на микрофотографиях давленных препаратов: световой микроскоп Zeiss Axioskop-40 с камерой ZeissAxioCam (HRs) и пакетом AxioVision 4.8.3. Мацерат для измерения размеров хлоропластов готовили на водяной бане кратковременным (15–20 мин) нагреванием хвои в 5 %-ном растворе оксида хрома в 1 н HCL при температуре 60–70°C. Подсчет количества клеток на единице площади листа проводили в камере Горяева, из мацерата 10 хвоинок известной площади, которые приготовили в 50% КОН при кратковременном кипячении. Для определения объема и поверхности клеток мезофилла рассчитывали индекс мембран клеток (ИМК), индекс мембран хлоропластов (ИМХ) и клеточный объем хлоропласта (КОХ):

$$\text{ИМК} = N_k \times S_k,$$

где N_k – число клеток в единице площади листа, S_k – площадь поверхности клеток мезофилла;

$$\text{ИМХ} = N_x \times S_x,$$

где N_x – число хлоропластов в единице площади листа, S_x – площадь поверхности хлоропласта;

$$\text{КОХ} = V : n,$$

где V – объем хлоропластов, n – число хлоропластов в клетке.

Полученные данные выражали средней арифметической и ее ошибкой. Достоверность различий между вариантами опыта оценивали по критерию Манна-Уитни. Статистический анализ проводили, используя пакет Statistica.

Результаты исследования. В условиях почвенной засухи наблюдалось существенное уменьшение размеров клеток мезофилла (в 3 раза) и увеличение их количества в расчете на единицу площади проекции хвои ели аянской. Это приводило к уменьшению площади внутренней ассимиляционной поверхности мезофилла (ИМК и КОХ) практически в 2 раза. Клетки растений варианта затенения также достоверно отличались от контроля меньшим числом пластид и величиной ИМК. Почвенная засуха подавляла хлоропластогенез в масштабе клетки, но с учетом структурно-функциональных перестроек мезофилльной ткани (уменьшение объема

клеток и увеличение их количества в единице площади) ИМХ компенсировался за счет наращивания суммы хлоропластов в стрессовой хвое (табл.). Наблюдаемые структурные перестройки свидетельствовали о том, что в условиях почвенной засухи формировались элементы мезоструктуры фотосинтетического аппарата ксероморфного типа.

Ель корейская в условиях теневого стресса формировала наиболее мелкие клетки, длина и количество хлоропластов уменьшались, но их объем оставался постоянным. Мезоструктурные индексы мембран данного вида в стрессовых условиях и в контроле были близки по значениям, что указывало на большую лабильность мезоструктуры при адаптации к неблагоприятным факторам (табл.).

Обсуждение полученных данных. Из работ А.Т. Мокроносова [4] известно, что адаптация фотосинтеза к действию факторов внешней среды осуществляется посредством системных структурных и функциональных перестроек на разных уровнях организации фотосинтетического аппарата. При этом понятно, что степень варьирования признаков оказывается тем выше, чем выше структурный уровень фотосинтетической системы. Структуры низких порядков (хлоропласт, фотосинтетическая единица) отличаются более высокой стабильностью, чем структуры более высокого порядка (растение, ценоз). Аналогичные результаты получены и в нашем опыте. В условиях почвенной засухи у ели аянской размеры хлоропластов изменились незначительно, в то время как размер клеток и значения ИМК и КОХ понижались. Водный дефицит сильно подавлял растяжение клеток, мелкоклеточность являлась причиной увеличения числа клеток на единицу площади хвои, при этом количество хлоропластов в засуху изменилось незначительно и было близко к контролю. Такое структурирование тканей в условиях почвенной засухи дало возможность ели аянской нарастить ассимиляционную поверхность пластид. В условиях теневого стресса морфометрические отклонения были менее выражены. Ранее аналогичный парадоксальный факт отмечался

Таблица

Показатели мезоструктуры хвои саженцев в условиях стресса

Показатель	Ель аянская			Ель корейская		
	контроль	затенение	засуха	контроль	затенение	засуха
Площадь проекции хвои, см ²	1,11±0,15	0,731±0,10	1,19±0,11	1,41	1,08	1,16
Кол-во клеток, 10 ³ /см ²	268,5±21,0	219,8±12,0	329,7±27	346,9±25,9	372,6±45,8	354,8±27,0
Объем клетки, 10 ³ мкм ³	60,7±6,0	43,5±4,0	20,5±3,3	61,0±6,2	37,75±4,9	42,8±3,5
Площадь поверхности клетки, 10 ³ мкм ²	7,1±0,6	5,5±0,6	3,1±0,3	7,22±0,51	5,2±0,42	5,7±0,3
Кол-во хлоропластов в клетке, шт.	79,2±5,2	56,6±4,0	60,6±5,3	58,5±3,2	41,5±2,6	45,3±2,2
Кол-во хлоропластов на единице площади хвои, шт. 10 ⁶ /см ²	21,25	12,44	19,99	20,29	15,47	16,09
Кол-во хлоропластов на площадь проекции хвои, шт. 10 ⁶	23,58	9,08	23,78	28,6	16,7	18,66
Объем хлоропласта, мкм ³	28,5±0,9	24,9±1,2	33,7±0,9	27,8±0,9	28,62±0,9	29,8±1,5
Площадь поверхности хлоропласта, мкм ²	44,9±1	50,3±1	41±0,6	44,2±1	45,1±1	46±1,6
ИМК, см ²	18,98	12,00	10,30	25,04	19,37	20,54
ИМХ, см ²	9,55	6,26	8,21	8,97	6,98	7,41
КОХ, см ³	0,766	0,768	0,340	1,042	0,909	0,944

в опытах, проведенных на картофеле. Было показано, что у угнетенных дефицитом воды растений число хлоропластов на единицу площади листа и потенциальная фотосинтетическая активность листа были существенно выше, чем при оптимальном поливе [4]. У саженцев ели корейской реакция мезоструктуры отличалась. Ассимиляционная поверхность пластид не зависела от условий роста, а размерность клеток в тени снижалась. Тем не менее пластичность фотосинтетических структур ели корейской оказалась выше, чем у родственного вида, судя по показателям мембранных индексов.

Свет – ведущий фактор формирования фотосинтетического аппарата. Тенеустойчивые растения имеют специфическую сциоморфную структуру листа, позволяющую эффективно использовать фотосинтетически активную радиацию низкой интенсивности. Сциоморфные черты подробно исследованы у травянистых растений и лиственных деревьев. Они включают следующие признаки: тонкая листовая пластинка, крупные клетки мезофилла и малая концентрация хлоропластов в клетке и листе, крупные хлоропласты [2]. В опытах Ю.Л. Цельникер при снижении освещения в пределах «физиологического диапазона» от 90 до 18 % от освещенности на открытом месте наблюдали количественные перестройки мезоструктуры листа. У светоустойчивых пород при снижении освещенности в среднем в 5 раз величина ИМХ снижалась в 2–2,5 раза, а у тенеустойчивых в гораздо меньшей степени – в 1,3–1,5 раза, как и в наших опытах с елью аянской. У ели корейской отклонения индексов были незначительными. Следовательно, степень реакции тенеустойчивых лиственных и хвойных С-стратегов существенно отличается от светолюбивых С-стратегов. Закономерно ожидать, что акклимация елей должна проходить по типу С-стратегов, что было отмечено в ходе эксперимента, при этом для ели аянской характерны элементы S-стратегии: уменьшение объема клеток мезофилла и количества хлоропластов в клетке, увеличение размеров хлоропластов. Возможно, что адаптация фотосинтетического аппарата ели аянской – реликтового вида – происходит по смешанному С-S-типу, а ели корейской – по С-типу.

Таким образом, действие стрессорных факторов водного дефицита и затенения вызывает существенные адаптивные перестройки фотосинтетического аппарата ели аянской, обеспечивающие экономное использование ограниченных ресурсов света и влаги. Характер структурно-функциональных перестроек и уровень реакции ели аянской на затенение не типичен для С-стратега, поскольку имеет черты как конкурентной так и стресс-толерантной стратегии и может быть определен как промежуточный С-S-вариант. В процессе адаптивных перестроек в условиях почвенной засухи формируется фотосинтетический аппарат ксероморфного типа. Низкие значения ИМК, ИМХ и КОХ в условиях засухи свидетельствуют о приближении к «стрессовому диапазону» почвенного увлажнения и поэтому – о слабой адаптационной способности саженцев, подверженных

почвенному иссушению. Отмечено менее жесткое воздействие стресса на ель корейскую. Все фотосинтетические показатели ее мембран обладали близкими значениями и численно превосходили ИМК, ИМХ и КОХ ели аянской. Поросль данного вида активно изменяла мезоструктуру с высокими потенциальными ассимиляционными способностями, как в тени, так и при недостатке почвенной влаги. Исходя из стратегии вида, растения ели корейской по мезоструктурным показателям оказались ближе к типичным С-стратегам. Данные выводы актуальны для южного Приморья с учетом температурного режима периода вегетации, характеризующегося высокими показателями и небольшой суточной амплитудой.

Литература

1. Бурундукова О.Л., Иванова Л.А., Иванов Л.А. [и др.] Мезоструктура фотосинтетического аппарата женьшеня в связи с экологической «стратегией» вида // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 2. С. 268–271.
2. Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1989. 203 с.
3. Мокронос А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Уральск. ун-т, 1978. С. 5–30.
4. Мокронос А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
5. Осипов С.В. Бурундукова О.Л. К характеристике лиственницы Кайяндера (*Larix sibirica* Mill.) на дренажных отвалах Приамурья (Российский Дальний Восток). Экология. 2005. № 4. С. 259–263.
6. Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 212 с.
7. Nobel P.S., Walker D.B. Structure of photosynthetic leaf tissue // Photosynthetic mechanisms and the environment. Amsterdam, 1985. P. 501–536.
8. Patton L., Jones M.B. Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic characteristics of willow // New Phytol., 1989. No. 111. P. 657–661.
9. Pyankov V.I., Ivanova L.A., Lambers H. Quantitative anatomy of photosynthetic tissues of plants species of different functional types in a boreal vegetation // Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences. Leiden, 1998. P. 71–87.

Поступила в редакцию 19.02.2015.

Мезоструктура фотосинтетического аппарата елей в стрессовых условиях роста

Е.Г. Вернигора¹, О.Л. Бурундукова²

¹ Горнотаежная станция им. В.Л. Комарова Дальневосточного отделения Российской академии наук (692533, Приморский край, Уссурийский городской округ, пос. Горнотаежное, ул. Солнечная, 26), ² Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук (690022, Владивосток, пр-т 100-летия Владивостока, 159)

Резюме. Изучали структурную адаптацию фотосинтетического аппарата саженцев елей аянской и корейской при действии затенения и почвенной засухи в условиях вегетационного опыта. В процессе адаптивных перестроек в условиях почвенной засухи ель аянская формировала фотосинтетический аппарат ксероморфного типа с невысокими ассимиляционными способностями. Ель корейская адаптировала мезоструктуру для снижения негативного влияния условий среды на фотосинтез и характеризовалась как более лабильный вид в условиях южного Приморья.

Ключевые слова: хвойные растения, засуха, затенение, адаптация.