

Экология и генетическое разнообразие однолетних видов сем. *Chenopodiaceae* с C_4 типом фотосинтеза

Появление C_4 -фотосинтеза послужило важной преадаптацией в освоении широкого спектра экологических условий и формировании видового разнообразия во многих группах растений [6]. НАД-МЭ подтип C_4 фотосинтеза, как правило, более адаптирован к условиям засоления, засухи и широко распространен на солончаках и такырах каменистых и щебнистых пустынь Африки, Азии и Европы. НАДФ-МЭ тип фотосинтеза – представляет собой линию эволюции, связанную с освоением растениями новых экологических ниш [9]. Виды сем. Маревых с C_4 типом фотосинтеза широко распространены в аридной зоне и доминируют в различных растительных сообществах от галофильных (на сильно засоленных почвах) до псаммофильных (на песках). Многие однолетние C_4 маревые (родов *Climacoptera*, *Salsola*, *Atriplex*) интенсивно используются как пастбищные и кормовые виды. При этом однолетние виды часто характеризуются небольшим размером популяций и их значительной изоляцией, что может приводить к усилению дрейфа генов и снижению генетического разнообразия. Потеря разнообразия ведет к уменьшению эволюционного потенциала для адаптации в изменяющихся условиях среды и, как следствие, к потере жизнеспособности вида в целом [5; 8]. Целью данной работы было изучение генетического разнообразия однолетних C_4 видов маревых с разными подтипами (НАД-МЭ или НАДФ-МЭ) фотосинтеза из разных экологических групп: пустынных галофитов и ксеро-галофитов (псаммофиты), полупустынных/степных/полевых ксеро-галофитов с ярко выраженной рудеральной стратегией (рудералы).

Материалом для исследований послужили семена, собранные с 10–25 отдельных растений с каждой из 59 популяций 12 однолетних C_4 видов сем. Маревых на территории Средней Азии и юга России. Разделение, гистохимическое окрашивание ферментов и генетическая интерпретация проводились по Muona и Szmidi [7] и Гончаренко с соавт. [1], с некоторыми модификациями. Для оценки уровня генетической изменчивости рассчитывали показатели: долю полиморфных локусов (P), среднюю наблюдаемую (H_o) и ожидаемую (H_e) гетерозиготности. Для анализа структуры популяций и потока генов использовали коэффициенты F-статистики Райта (F_{is} , F_{st}) и поток генов Nm [10] в программе POPGENE 1.32 [11].

Исследование уровня генетического разнообразия у 12 однолетних видов C_4 маревых показало значительные различия между видами в зависимости от подтипа C_4 фотосинтеза (НАД-МЭ или НАДФ-МЭ) и экологической группы (пустынные галофиты и псаммофиты, рудералы). Известно, что разные виды ксеро-галофитов и галофитов отличаются по способности и динамике накопления соли в надземной части растений [2; 4]. Кроме того, от содержания ионов натрия и калия в почве и их аккумуляции растениями зависит уровень доступной воды в почве и содержание воды в тканях растений. Ранее нами было показано, что C_4 виды маревых с разными подтипами фотосинтеза (НАД-МЭ и НАДФ-МЭ) различаются по степени и механизмам соленакопления и солеустойчивости. C_4 -НАД-МЭ однолетники предпочитают более засоленные места и способны накапливать значительные количества ионов натрия (до 8 ммоль/г сухой массы) в тканях, в ущерб содержанию калия (до 0,7 ммоль/г сухой массы) (табл. 1). C_4 -НАДФ-МЭ однолетники чаще встречаются на слабозасоленных почвах, песках и накапливают боль-

* Е. В. Шуйская, Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН (Москва).
E-mail: evshuya@mail.ru

ше ионов калия (до 1,4 ммоль/г сухой массы), чем натрия (до 1 ммоль/г сухой массы). В среднем, C₄-НАД-МЭ растения характеризуются в 8–9 раз большим отношением Na⁺/K⁺ в тканях по сравнению C₄-НАДФ-МЭ видами и, соответственно, большей суккулентностью.

Параметры генетической изменчивости (процент полиморфных локусов (*P*), наблюдаемая (*H_o*) и ожидаемая (*H_e*) гетерозиготности) у однолетних C₄ видов с разными подтипами фотосинтеза (НАД-МЭ и НАДФ-МЭ) колебались в больших пределах: от 0 до 79 % (*P*), 8 % (*H_o*) и 25 % (*H_e*), но достоверно не отличались (табл. 1). В то же время структура популяций у C₄-НАД-МЭ и C₄-НАДФ-МЭ видов оказалась различной. C₄-НАД-МЭ виды, в среднем, характеризуются большим дефицитом гетерозигот (до 90 %), меньшей межпопуляционной изменчивостью (до 48 %) и большим потоком генов (до 1,1), по сравнению с C₄-НАДФ-МЭ видами (табл. 1).

Таблица 1

Уровень накопления ионов, генетическая изменчивость и структура популяций у однолетних C₄ видов маревых с разными подтипами фотосинтеза

	C ₄ -НАД-МЭ виды	C ₄ -НАДФ-МЭ виды
Уровень накопления ионов		
Натрий (ммоль/г сухой массы)	5,4 ± 1,9 ^a	0,6 ± 0,26 ^b
Калий (ммоль/г сухой массы)	0,6 ± 0,04 ^a	1,1 ± 0,3 ^b
Na ⁺ /K ⁺	8,4 ± 2,7 ^a	0,99 ± 0,73 ^b
Генетическая изменчивость		
полиморфных локусов (<i>P</i>)	29,4 ± 10,1 ^a	19,6 ± 7,1 ^a
ожидаемая гетерозиготность (<i>H_e</i>)	9,18 ± 3,20 ^a	4,60 ± 2,20 ^a
наблюдаемая гетерозиготность (<i>H_o</i>)	1,78 ± 1,24 ^a	3,77 ± 1,13 ^a
Структура популяций		
Дефицит гетерозигот ($F_{is} = 1 - H_o/H_e$)	0,85 ± 0,07 ^a	-0,12 ± 0,22 ^b
Показатель локальной подразделенности (<i>F_{st}</i>)	0,47 ± 0,09 ^a	0,65 ± 0,09 ^b
Поток генов (<i>Nm</i>)	0,67 ± 0,45 ^a	0,16 ± 0,05 ^b

Данные представлены в виде средней арифметической ± ошибка. Разными латинскими буквами отмечены достоверные различия на уровне *p* < 0,05.

Изученные однолетние C₄ виды маревых можно условно разделить на пустынные виды (с узкой экологической нишей) и виды, встречающиеся в условиях полупустынь, степей и на сельскохозяйственных землях (с более широкой экологической нишей), обозначенные нами как «рудералы». Пустынные виды, в свою очередь, могут быть разделены на две группы – галофиты (более солеустойчивые) и псаммофиты (менее солеустойчивые, предпочитающие слабосоленые пески). Среди C₄ галофитов преимущественно виды с НАД-МЭ подтипом фотосинтеза, среди псаммофитов и рудералов – чаще C₄ НАДФ-МЭ, но встречаются и C₄ НАД-МЭ виды.

По степени накопления ионов натрия и калия галофиты и псаммофиты достоверно различаются, а рудералы занимают промежуточное положение (табл. 2). Достоверные различия между всеми тремя группами наблюдаются по отношению Na⁺/K⁺ в тканях. Данные группы также значительно различаются по уровню генетического разнообразия: наибольший полиморфизм наблюдается у рудеральных видов, у пустынных псаммофитов – наименьшее число полиморфных локусов, у галофитов – наименьшая наблюдаемая гетерозиготность (табл. 2). В то же время,

по генетической структуре популяций, таких различий между тремя группами нет. У галофитов наблюдается наибольший дефицит гетерозигот, а между популяциями рудералов обнаружен значительный поток генов. При этом во всех группах около 50 % изменчивости приходится на межпопуляционную ($F_{st} = 0,49-0,56$).

Таблица 2

Уровень накопления ионов, генетическая изменчивость и структура популяций у однолетних C_4 видов маревых из разных экологических групп

	пустынные		рудералы
	галофиты	псаммофиты	
Уровень накопления ионов			
Натрий (ммоль/г сухой массы)	7,2 ± 1,1 ^a	0,5 ± 0,26 ^b	1,03 ± 0,46 ^b
Калий (ммоль/г сухой массы)	0,65 ± 0,05 ^b	1,3 ± 0,3 ^a	0,81 ± 0,3 ^{a,b}
Na ⁺ /K ⁺	11,01 ± 0,85 ^a	0,38 ± 0,24 ^c	1,9 ± 0,9 ^b
Генетическая изменчивость			
полиморфных локусов (P)	20,0 ± 1,9 ^b	8,6 ± 3,8 ^c	79,5 ± 12,6 ^a
ожидаемая гетерозиготность (H_e)	6,35 ± 1,19 ^a	2,55 ± 1,06 ^b	11,78 ± 5,11 ^a
наблюдаемая гетерозиготность (H_o)	0,23 ± 0,11 ^c	2,60 ± 1,23 ^b	5,50 ± 1,36 ^a
Структура популяций			
Дефицит гетерозигот ($F_{is} = 1 - H_o/H_e$)	0,95 ± 0,03 ^a	-0,17 ± 0,35 ^b	0,29 ± 0,24 ^b
Показатель локальной подразделенности (F_{st})	0,55 ± 0,06 ^a	0,56 ± 0,01 ^a	0,49 ± 0,21 ^a
Поток генов (Nm)	0,22 ± 0,04 ^b	0,18 ± 0,01 ^b	1,08 ± 0,81 ^a

Данные представлены в виде средней арифметической ± ошибка. Разными латинскими буквами отмечены достоверные различия на уровне $p < 0,05$.

Таким образом, различия по экологическим группам больше отражаются на уровне генетического разнообразия, чем на структуре популяций. Пустынные виды, адаптированные к конкретным, довольно жестким условиям засоления и/или засухи, характеризуются меньшим уровнем генетической изменчивости по сравнению с рудеральными видами, занимающими более широкую и благоприятную экологическую нишу. Наибольший дефицит гетерозигот формируется в популяциях галофитов, представленных видами с C_4 НАД-МЭ подтипом фотосинтеза. Они же характеризуются наибольшим содержанием токсичного иона натрия в тканях, что может отражаться на репродуктивной сфере и формировании семян [3]. Большая потребность в ионах калия у C_4 НАДФ-МЭ растений (по сравнению с C_4 НАД-МЭ, табл. 1) ограничивает возможность занимать большие территории, вынуждая «искать» места с необходимым уровнем калия в почве. Это может приводить к формированию небольших и изолированных популяций.

Литература

1. Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е., Потенко В. В. Руководство по исследованию хвойных видов методом электрофоретического анализа изоферментов. – Гомель, 1989. – 150 с.
2. Рахманкулова З. Ф., Шуйская Е. В., Щербаков А. В., Федяев В. В., Биктимерова Г. Я., Хафизова Р. Р., Усманов И. Ю. Содержание пролина и флавоноидов в побегах галофитов, произрастающих на территории Южного Урала // Физиология растений. – 2015. – 62, № 1. – С. 79–88.
3. Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 348 с.

4. Aslam R., Bostan N., Nabgha-e-Amen Maria M., Safdar W. A critical review on halophytes: salt tolerant plants // *J Med Plants Res.* – 2011. – V. 5. – P. 7108–7118.
5. Linhart Y. B. & Grant M. C. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants // *Ann. Rev. Ecol. System.* – 1996. – V. 27. – P. 237–277.
6. Liu H., Osborne C. P. Water relations traits of C₄ grasses depend on phylogenetic lineage, photosynthetic pathway, and habitat water availability // *Journal of Experimental Botany* – 2015. – V. 66. – P. 761–773.
7. Muona O. & Szmidt A. A multilocus study of natural populations of *Pinus sylvestris*. Population genetics in forestry // *Lecture Notes in Biomathematics.* – 1985. – V. 60. – P. 226–240.
8. Ouborg N. J., Vergeer P. & Mix C. The rough edges of the conservation genetics paradigm for plants // *J. Ecol.* – 2006. – V. 94. – P. 1233–1248.
9. Pyankov V., Ziegler H., Kuz'min A., Edwards G. Origin and evolution of C₄ photosynthesis in the tribe Salsoleae (Chenopodiaceae) based on anatomical and biochemical types in leaves and cotyledons. *Plant Systematics and Evolution.* – 2001. – V. 230. – P. 43–74.
10. Wright S. *Evolution and the genetics of populations.* Univ. Chicago Press, – Chicago, 1984. – 511 p.
11. Yeh F. C., Yang R. C. & Boyle T. POPGEN, version 1.32. Microsoft Windows-based freeware for population genetic analysis. University of Alberta / CIFOR, Edmonton. 1999.

E. V. Shuyskaya,
K. A. Timiryazev Institute
of Plant Physiology RAS (Moscow)

**ECOLOGY AND GENETIC DIVERSITY
OF ANNUAL SPECIES
OF CHENOPODIACEAE WITH C₄ PHOTOSYNTHESIS**

Genetic diversity in 12 annual C₄ species of Chenopodiaceae with different subtypes of photosynthesis (NAD-ME or NADP-ME) and ecological group (desert halophytes and psammophytes, ruderal) was studied. Our results indicate that differences in ecological groups are more reflected on genetic diversity than on population structure. Desert species adapted to specific, harsh conditions of soil salinity and/or drought, are characterized by lower genetic variation, compared to ruderal species occupying wider and more favorable ecological niche. The highest deficit of heterozygotes is formed in populations of halophytes represented by C₄ NAD-ME species. These species are also characterized by the highest content of toxic sodium ion in plant tissues, which can affect reproductive organs and seed formation. Sensitivity to deficit of potassium ions of C₄ NADP-ME plants (compared to C₄ NAD-ME) limits their ability to occupy large areas, forcing «to seek» places with required level of potassium in soil. This is possible reason of formation of small and isolated populations.