

Мезоструктура фотосинтетического аппарата дикой и культурной сои

Со времен Чарльза Дарвина культивары привлекают внимание ученых как модель для изучения адаптации и диверсификации растений [7]. Современные исследования эволюции культурных растений представляют интерес не только для молекулярных генетиков, но и для экологов, которые считают, что применение экологической методологии и экологических теорий существенно улучшит наше понимание доместикации [6]. Активно разрабатывается гипотеза о том, что в условиях агросреды, при оптимальном и часто избыточном минеральном питании и водоснабжении, параллельно с доместикацией должен происходить сдвиг экологических свойств от «ресурсо-сберегающей» («resource-conservation») к «ресурсо-захватывающей» («resource-acquisition») стратегии [5]. На основании сравнительных исследований коллекции из 30 культиваров и их диких родичей Р. Милла с соавторами [Там же] пришли к заключению, что основные изменения экологической стратегии, которые произошли на первом этапе доместикации растений, связаны с усилением конкурентных свойств в борьбе за свет. Однако известным признаком «доместикационного синдрома» является ускорение темпов развития и сокращение жизненного цикла. Большая часть сельскохозяйственных культур является однолетниками. Закономерно предположить, что в процессе адаптации растений к условиям агросреды происходит усиление и «рудеральных» свойств. Это предположение было проверено нами на примере доместикации сои. Соя – одно из самых распространенных культурных растений в современных условиях – представляет собой удобный объект для исследования трансформации экологических и физиологических свойств в процессе доместикации.

В современном мировом растениеводстве соя относится к числу главнейших белково-масличных культур. На Дальнем Востоке России она культивируется в Приморском крае, Амурской области и на юге Хабаровского края. Культурная соя (*Glycine max* (L.) Merr.) – однолетнее растение с крепким прямым стеблем, у которого в сравнении с дикой формой размер семян увеличился в ~9 раз, размер боба в ~5 раз, высота растений снизилась в ~3 раза, листовая поверхность увеличилась в 2,6 раз [10]. Молекулярно-генетические исследования показали, что уссурийская соя (*G. soja* Siebold et Zucc.) является предковой формой культурной сои. Дикая, или уссурийская соя – многолетняя травянистая лиана, распространенная на влажных лугах, по берегам рек, обочинам дорог и полей.

Цель данного исследования: выявить экологические свойства дикой и культурной сои, используя методы идентификации типа экологических стратегий, предложенных В. И. Пьянковым. Для индикации экологической «стратегии» вида могут служить показатели мезоструктуры фотосинтетического аппарата [8]. Маркерные параметры мезоструктуры листа конкурентов, рудералов и стресс-толерантов определены у видов флоры Урала, для условий умеренного континен-

* О. Л. Бурундукова, ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии (Владивосток).

** Е. С. Бутовец, Приморский НИИ сельского хозяйства (п. Тимирязевский).

*** М. Н. Колдаева, Ботанический сад-институт (Владивосток).

**** Л. А. Иванова, Ботанический сад-институт (Екатеринбург).

E-mail: burundukova.olga@gmail.com

E-mail: otdelsoy@mail.ru

E-mail: mnkoldaeva@mail.ru

E-mail: Larissa.Ivanova@botgard.uran.ru

тального климата [8]. Однако количественные параметры мезоструктуры у растений разных климатических зон существенно отличаются [3]. Для идентификации типов экологических стратегий у видов в условиях умеренного муссонного климата Приморского края в первую очередь необходимо было получить маркерные количественные параметры мезоструктуры фотосинтетического аппарата у растений конкурентного, рудерального и стресс-толерантного типа экологических стратегий флоры Приморского края, использовать их в исследовании экологических свойств дикой и культурной сои. Для этого нами изучено 11 видов растений Приморья с разными типами экологических стратегий. Листья с 5–10 растений каждого вида с конкурентным (*Chamerionangustifolium* (L.) Holub, *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg., *Fraxinus mandshurica* Rupr.), рудеральным (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic., *Poligonum aviculare* L., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip., *Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt.), стресс-толерантным (*Phryma asiatica* (Hara) Probat., *Cacalia auriculata* DC., *Arisaema peninsulae* Nakai, *Asarum sieboldii* Miq.) типом экологической стратегии были собраны на территории Ботанического сада-института и Академ городка города Владивостока в июле – августе 2017 года. Листья культурной сои сортов «Ходсон» и «Сфера» были отобраны в производственных посевах ПРИМНИИСХ п. Тимирязевский 07.08.2017. Проростки дикой сои, собранные на обочине поля, были перенесены в сосуды и выращены при регулярном поливе на производственной площадке ПРИМНИИСХ. Листья дикой сои для мезоструктурного анализа собраны 07.08.2017. Мезоструктуру фотосинтетического аппарата определяли согласно [2]. Вырезки из средней части листьев фиксировали в 3,5%-ном глутаровом альдегиде, приготовленном на фосфатном буфере (рН 7,0). Подсчет количества хлоропластов в клетках мезофилла проводили на давленных препаратах в 30 клетках мацерата листьев, приготовленного на водяной бане кратковременным нагреванием (15–20 мин.) дисков листьев в 5%-ном растворе оксида хрома в 1 N HCl при температуре 60–70 °С. Подсчет количества клеток в единице площади листа проводили в камере Горяева, диски листьев мацерировали в 50%-ном КОН при кратковременном кипячении. Для определения объема и поверхности клеток был использован проекционный метод [1]. Исследования частично выполнены с использованием оборудования ЦКП «Микротехническая лаборатория Ботанического сада-института ДВО РАН».

Проведенные исследования показали, что листья культурных сортов сои существенно превосходят дикую сою по площади и толщине листа (таблица). Клетки мезофилла и устьиц культурной сои также существенно крупнее, и их число больше, чем у дикой сои. Число хлоропластов в клетках мезофилла достоверно не различается. При этом интегральные характеристики мезоструктуры листа такие, как ИМК, и число пластид в единице площади листа у культурной сои существенно больше, чем у дикой сои, что свидетельствует о повышении фотосинтетической способности листа сои в процессе domestikации.

Таблица

Структурно-функциональные характеристики мезоструктуры фотосинтетического аппарата листьев дикой и культурной сои и растений с разными типами экологических стратегий

Признаки	Дикая соя	Культурная соя*	Среднее для групп растений с разными типами экологических стратегий**		
			С	Р	С
Площадь листьев, см ²	4,2±0,5 ^а	36±4 ^в	64,4	4,6	6,4
Толщина листа, мкм	143±12 ^а	184±14 ^в	262	249	244

Число устьиц в сумме на верхней и нижней стороне листьев, шт/мм ²	210±20 ^a	456±38 ^b	нд	нд	нд
Число хлоропластов в клетке, шт	20±1,2	23,1±1,5	21,4	35	55,9
Объем клетки, тыс. мкм ³	3±0,3 ^a	4,2±0,5 ^b	4,7	19,6	61,8
Число клеток в единице площади листа, тыс./см ²	885±45 ^a	963±48 ^b	1368	419	99
Число хлоропластов в единице площади листа, млн./см ²	16,7±2,8 ^a	24,4±3,2 ^b	29,5	16	4,4
Общая поверхность клеток в расчете на единицу площади листа, см ² /см ²	9,8±1,5 ^a	13,9±1,6 ^b	22,2	21,8	7,3

* Приведены средние данные для сортов сои «Сфера» и «Ходсон».

** Типы экологических стратегий: С-, R-, S-.

Наши данные согласуются с результатами, полученными на территории Японии. Фотосинтез современных японских сортов в 1,5 раза выше, чем местных линий дикой сои [9].

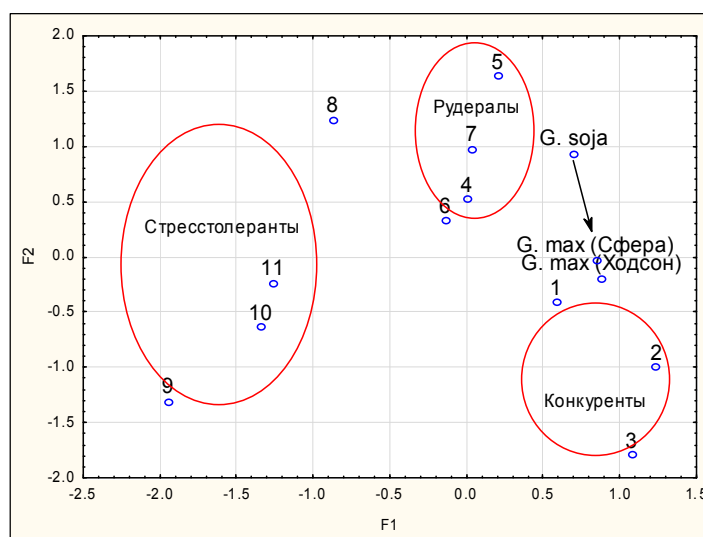


Рис. Диаграмма рассеивания трех групп видов с первичными типами экологических стратегий по результатам факторного анализа по параметрам мезоструктуры листа и положение дикой и культурной сои в координатах типов экологических стратегий. Цифрами обозначены виды: 1 – *Chamerionangustifolium*; 2 – *Ulmusjaponica*; 3 – *Fraxinus mandshurica*; 4 – *Capsella bursa-pastoris*; 5 – *Polygonum aviculare*; 6 – *Tripleurospermum inodorum*; 7 – *Lepidotheca suaveolens*; 8 – *Phryma asiatica*; 9 – *Cacalia auriculata*; 10 – *Arisaema peninsulae*; 11 – *Asarum sieboldii*.

Факторные нагрузки по первой компоненте (F1 – 57 % общей дисперсии): число клеток в единице площади листа – +0,9; число хлоропластов в единице площади листа – +0,89; объем клеток палисада – -0,9.

Факторные нагрузки по второй компоненте (F2 – 27 % общей дисперсии): площадь листьев – -0,8; толщина листа – -0,8.

На рисунке представлено положение дикой и культурной сои в поле параметров мезоструктуры листа и по отношению к трем группам видов растений Приморского края с конкурентной, рудеральной и стресс-толерантной экологическими стратегиями. Дикая и культурная соя занимают промежуточное положение между рудералами и конкурентами дикорастущих растений Приморья, что свидетельствует об их промежуточном – рудерально-конкурентном типе экологической стратегии. Изменение показателей фотосинтетического аппарата у культурной

сои по сравнению с дикой свидетельствует об усилении конкурентной способности. Количественные значения таких признаков, как площадь листьев, число клеток и хлоропластов в единице площади листа, ИМК культурной сои, близки к видам с конкурентной экологической стратегией. Стрелкой обозначен сдвиг параметров мезоструктуры, сопутствующий доместикации сои. Вектор структурно-функциональных перестроек свидетельствует об усилении конкурентных свойств культурных сортов сои в условиях умеренно теплого муссонного климата. Наши исследования мезоструктуры листа подтвердили выводы Рубэна Милла – доместикация сопровождается усилением конкурентных свойств. Дальнейшие исследования морфотипа растений, химического состава листьев и конструкционной цены позволят получить более широкие представления об изменении физиологических свойств сои в процессе доместикации.

Литература

1. Иванова Л. А., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. – 2002. – Т. 49. – С. 467–80.
2. Мокронос А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей // Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1978. – Т. 61. – С. 119–133.
3. Пьянков В. И. Роль фотосинтетической функции в адаптации растений к условиям среды : автореф. док. дис. – М., 1993. – 84 с.
4. Grime J. P. Plant Strategies and Vegetation Processes. – Chichester : Wiley and Sons, 1979. – 222 p.
5. Milla R., Morente-López J., Alonso-Rodrigo J. M., Martín-Robles N., Chapin F. S. Shifts and disruptions in resource-use trait syndromes during the evolution of herbaceous crops // Proc. R. Soc. B. – The Royal Society. – 2014. – Т. 281, № 1793. – С. 2014–1429.
6. Milla R., Osborne C. P., Turcotte M. M., & Violle Cl. Plant domestication through an ecological lens // Trends in ecology & evolution. – 2015. – Т. 30, № 8. – С. 463–469.
7. Olsen K. M., Wendel J. F. Crop plants as models for understanding plant adaptation and diversification // Frontiers in plant science. – 2013. – Т. 4. – С. 290.
8. 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 / Eds. Lambers H., Poorter H., Van Vuuren M. M. I. The Netherlands, Leiden : Backhuys Publishers, 1998. – P. 71–87.
9. Saitoh K., Nishimura K., Kuroda T. Comparison of leaf photosynthesis between wild and cultivated types of soybean // Plant production science. – 2004. – Т. 7, № 3. – С. 277–279.
10. Shu S. Z., Li F. S., Chang R. Z. Preliminary study on evolution of main traits in soybean // Acta Agronomica Sinica. – 1986. – Т. 4. – P. 255–259.

O. B. Burundukova,

Federal Scientific Center of the East Asia
Terrestrial Biodiversity (Vladivostok)

E. S. Butovets,

Primorsky Scientific Institute
of Agriculture (Timiryazevsky)

M. N Koldaeva,

Botanical Garden-Institute (Vladivostok)

L. A. Ivanova

Botanical Garden-Institute (Ekaterinburg)

MESOSTRUCTURE OF WILD AND CULTIVATED SOYBEAN PHOTOSYNTHETIC APPARATUS

Comparative studies of the mesostructure of the photosynthetic apparatus of wild and cultured soybean have been carried out. Structural and functional rearrangements of the mesostructure of cultural soybeans indicate that domestication of soybean is accompanied by an increase in competitive properties.