

МЕЗОСТРУКТУРА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЖЕНЬШЕНЯ В СВЯЗИ С ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ “СТРАТЕГИЕЙ” ВИДА

© 2007 г. О. Л. Бурундукова*, Л. А. Иванова**, Л. А. Иванов**, Ю. А. Хроленко*,
Е. В. Бурковская*, Ю. Н. Журавлев*

*Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток

**Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург

Поступила в редакцию 01.02.2007 г.

У растений дикорастущего женьшеня (*Panax ginseng* С.А. Мей, сем. Araliaceae), взятых из разных мест обитания, исследовали мезоструктуру фотосинтетического аппарата. Выявленные основные черты структуры фототрофных тканей – крупные клетки, низкая концентрация фотосинтезирующих клеток и хлоропластов в единице площади листа, низкие значения мембранных индексов клеток и хлоропластов, свидетельствуют о стресс-толерантном типе экологической “стратегии” женьшеня в природных условиях.

Ключевые слова: *Panax ginseng* – мезоструктура листа – экологические стратегии – стресс-толерантность.

ВВЕДЕНИЕ

Выявление связей между структурно-функциональными характеристиками растений и экологической обстановкой в местах их обитания привлекает большое внимание в связи с возможностью прогнозирования реакции видов при глобальных климатических изменениях и антропогенных воздействиях [1–3]. Идентификация экологической “стратегии” вида позволяет оценить его экологический потенциал и способность к адаптации в условиях транзитного стресса и при необратимых нарушениях окружающей среды. Grime [4] определял тип экологической “стратегии” по относительной скорости роста и морфологическому индексу при выращивании растений в лабораторных условиях. Критериями экологической “стратегии” вида могут также служить показатели мезоструктуры фотосинтетического аппарата [5], которые можно использовать для быстрого определения экологической “стратегии” вида в естественных условиях. Такой подход представляется особенно перспективным в отношении редких и исчезающих видов, глубокое исследование физиологии и экологии которых в условиях их природных местообитаний практически невозможно.

Panax ginseng – уникальное лекарственное растение, находящееся под угрозой исчезновения [6].

Целью данной работы была идентификация экологической “стратегии” растений женьшеня на основе параметров мезоструктуры фотосинтетического аппарата в естественных местах его обитания.

МЕТОДИКА

Исследовали 23 дикорастущих растения женьшеня (*Panax ginseng* С.А. Мей), собранных в августе–сентябре 1991, 1994 и 2002 гг. в Уссурийском, Хасанском, Спасском и Чугуевском районах Приморского края. Все исследованные растения находились в генеративном состоянии.

Мезоструктуру фотосинтетического аппарата определяли согласно [7]. Каждый образец представлял отдельное растение. Вырезки из средней части терминальных листочков 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°C. 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 мезофилла женьшеня, имеющих сложную форму, был

Сокращения: ИМХ – индекс мембран хлоропластов, ИМК – индекс мембран клеток, КОХ – клеточный объем хлоропласта.

Адрес для корреспонденции: Бурундукова Ольга Леонидовна. 690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159. Биолого-почвенный институт ДВО РАН. Факс: 007 (4232) 31-01-93; электронная почта: burundukova@ib-ss.dvo.ru

Количественная характеристика мезоструктуры фотосинтетического аппарата дикорастущих растений *Panax ginseng*

Показатель	Среднее значение	Минимальное значение	Максимальное значение	Стандартное отклонение	Коэффициент вариации, %
Площадь терминального листочка, см ²	27.0	13.6	68.4	11.6	43
Толщина листа, мкм	110	81	142	17	15
Число клеток, $\times 10^3/\text{см}^2$	87	45	117	22	25
Объем клетки, 10^3 мкм^3	31	14	46	9	29
Число хлоропластов в клетке, шт.	45	35	52	4	10
Число хлоропластов в единице площади листа, $\times 10^6/\text{см}^2$	3.9	2.0	5.0	0.7	18
Объем хлоропласта, мкм ³	83	57	120	15	18
КОХ, мкм ³	670	360	970	170	26
Парциальный объем хлоропластов в клетке, %	13	6	20	4	29
ИМК, см ² /см ²	6.6	3.2	9.2	1.8	27
ИМХ, см ² /см ²	3.4	1.9	4.7	0.8	24
Количество клеток мезофилла в листе, %	25	11	40	9	36

использован проекционный метод [8]. Полученные данные были использованы для классификации исследованной выборки растений в системе первичных экологических “стратегий” Грайма. Для этого из работы [5] были взяты значения дискриминантных функций и данные о мезоструктуре листа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В таблице приведены статистические показатели, характеризующие мезоструктуру фотосинтетического аппарата изученных растений женьшеня. Проведенные исследования показали, что для дикорастущего женьшеня характерны относительно крупные клетки и хлоропласты мезофилла. У более 50% растений бореальной зоны объем клетки не превышал 10 тыс. мкм³ [5, 9]. Размеры клеток женьшеня были близки к размерам тенелюбивых стресс-толерантов бореальной зоны, у которых объем клеток мезофилла равнялся 20–25 тыс. мкм³ [5].

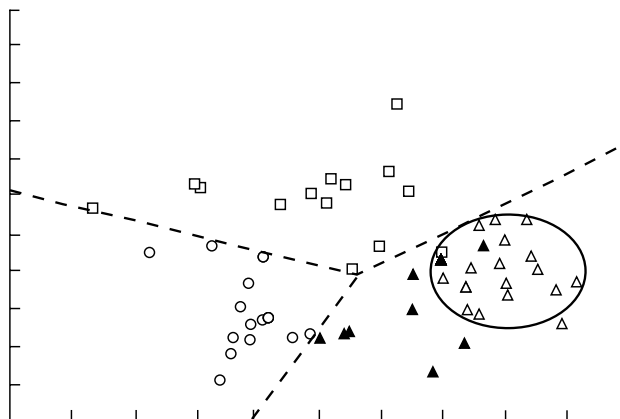
Размеры хлоропластов у женьшеня также соответствовали верхней границе значений размеров хлоропластов тенелюбивых растений бореальной зоны – 70–80 мкм³ [5].

Отличительной чертой мезоструктуры фотосинтетического аппарата женьшеня является предельно низкое количество клеток мезофилла в единице площади листа. Для сравнения, у луговых мезофитов число клеток составляет от 280 до 1160 тыс. в 1 см² листа [10]. Модальные значения количества клеток в листьях растений бореальной

зоны 300–600 тыс./см² [5, 9], у ксерофитов аридных пустынь – 1000–2000 тыс./см² [11]. Для стресс-толерантных растений бореальной зоны характерны значения числа клеток 100–200 тыс./см² [5].

Растения женьшеня отличаются низким количеством хлоропластов в клетках и в единице площади листа. Плотность расположения хлоропластов в клетке характеризует параметр КОХ (клеточный объем хлоропласта), или объем клетки, соответствующий одному хлоропласту, который отражает клеточно-пластидное отношение. Значения КОХ у женьшеня соответствовали верхней границе этого показателя у растений бореальной зоны [5]. Высокий КОХ свойственен растениям с S-стратегией, имеющим значения этого параметра 300–500 мкм³ [5]. При этом число хлоропластов в единице площади листа также сближает растения женьшеня со стресс-толерантными видами, характеризующимися минимальными из всех типов “стратегий” значениями этого показателя.

Низкая концентрация клеток и хлоропластов в листьях женьшеня стала причиной невысоких значений “внутрилистовой” ассимиляционной поверхности, выражаемой индексами ИМК (индекс мембран клеток) и ИМХ (индекс мембран хлоропластов). Показано, что параметры ИМК и ИМХ положительно коррелировали с проводимостью мезофилла для СО₂ [12, 13]. Низкие значения этих показателей могут ограничивать скорость газообмена растений. Для тенелюбивых растений, имеющих невысокое отношение поверхности клеток и хлоропластов к внешней поверхности листа, характерна низкая скорость фотосинтеза [9].



Положение растений женьшеня в поле дискриминантных функций, полученных при каноническом дискриминантном анализе растений с разными типами экологических "стратегий" по параметрам мезоструктуры фотосинтетического аппарата.

○ – С-стратегии, □ – R-стратегии, ▲ – S-стратегии, △ – *Panax ginseng*.

Стресс-толеранты по сравнению с конкурентами и рудералами отличаются низкой интенсивностью фотосинтеза – $0.6\text{--}1.7 \text{ мг CO}_2/(\text{дм}^2 \text{ ч})$ [14]. Невысокая скорость ассимиляции CO_2 обнаружена и у корейского плантационного женьшеня. В зависимости от температуры и освещенности она варьирует в пределах $1.8\text{--}4.8 \text{ мг CO}_2/(\text{дм}^2 \text{ ч})$ [15]. Таким образом, структурная организация фотосинтетических тканей женьшеня обуславливает невысокую скорость газообмена и его низкую фотосинтетическую активность.

Канонический дискриминантный анализ (рисунок) параметров мезоструктуры фотосинтезирующих тканей листьев показал, что выборка растений дикорастущего женьшеня занимает определенное положение в пределах группы S-стратегов. Количественные характеристики мезоструктуры листа *Panax ginseng* близки к значениям для стресс-толерантных сциофитных видов [5]. Особенности растений женьшеня являются еще меньшее количество клеток и хлоропластов в единице площади листа и большие их размеры, что может свидетельствовать о более ярко выраженной у него теневыносливости. Отличия женьшеня (S-стратег) от конкурентных (С-стратегии) и рудеральных (R-стратегии) видов по характеристикам мезоструктуры листа выражены очень отчетливо. R- и С-стратегии – это виды с высокой относительной скоростью роста [4], высокой фотосинтетической активностью ($1.7\text{--}14 \text{ мг}/(\text{дм}^2 \text{ ч})$) [14], характеризующиеся высокой концентрацией клеток ($400\text{--}2400$ тыс.) и хлоропластов ($5\text{--}100$ млн.) в единице площади листа и высокими значениями ИМК ($8\text{--}60$) и ИМХ ($6\text{--}28$) [5].

Таким образом, исследования мезоструктуры фотосинтетического аппарата позволили идентифицировать экологическую "стратегию" женьшеня и отнести его к стресс-толерантов. Причисление

женьшеня к растениям с S-стратегией позволяет прогнозировать ряд других физиолого-биохимических свойств, к которым относятся, прежде всего, низкая фотосинтетическая активность, преимущественный транспорт ассимилятов в подземные органы и высокая доля массы подземных органов, высокое содержание углерода и полисахаридов в листьях и высокая конструкционная цена *растительного материала*. Женьшень, как стресс-толерант, должен отличаться низкой устойчивостью к антропогенным стрессам. В связи с этим, усиление антропогенного воздействия будет неблагоприятно сказываться на численности и состоянии популяций женьшеня, который уже давно имеет статус вида, находящегося под угрозой исчезновения [16]. Кроме того, низкая конкурентоспособность и приуроченность к узкому диапазону экологических условий сделает невозможным произрастание женьшеня на данной территории при возможной смене экологических или климатических условий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Пьянков В.И., Мокроносов А.Т. Основные тенденции изменения растительности Земли при глобальном повышении температуры // Физиология растений. 1993. Т. 40. С. 515–531.
2. Garnier E., Laurent G., Bellmann A., Debain S., Berthelier P., Dicount B., Roumet C., Navas M.-L. Consistency of Species Ranking Based on Functional Leaf Traits // New Phytol. 2001. V. 152. P. 69–83.
3. Wright I.J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lament B.B., Lee T., Lee W.J., Lusk C., Midgley J.J., Navas M.-L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Foot P., Prior L., Pyankov V.I., Roumet C., Thomas S.C., Tjoelk-

- er M.G., Veneklaas E.J., Villar R.* The Worldwide Leaf Economics Spectrum / *Nature*. 2004. V. 428. P. 821–827.
4. *Grime J.P.* Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester: Wiley and Sons, 1979. 222 p.
 5. *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. Leiden: Backhuys, 1998. P. 71–87.
 6. *Журавлев Ю.Н., Гапонов В.В., Фоменко П.В.* Женьшень Приморья. Ресурсы и организация воспроизводства / Всемирный фонд дикой природы. Владивосток: изд-во Апельсин, 2003. 48 с.
 7. *Мокроносов А.Т., Борзенкова Р.А.* Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей органов // *Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 1978. Т. 61. С. 119–133.
 8. *Иванова Л.А., Пьянков В.И.* Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // *Физиология растений*. 2002. Т. 49. С. 467–80.
 9. *Мокроносов А.Т.* Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // *Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата*. Свердловск: изд-во Уральского ун-та, 1978. С. 5–15.
 10. *Горьшина Т.К.* Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: изд-во ЛГУ, 1989. 203 с.
 11. *Мокроносов А.Т., Шмакова Т.В.* Сравнительный анализ мезоструктуры фотосинтетического аппарата у мезофитных и ксерофитных растений // *Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата*. Свердловск: изд-во Уральского ун-та, 1978. С. 103–107.
 12. *Лайск А., Оя В., Рахи М.* Диффузионные сопротивления листьев в связи с их анатомией // *Физиология растений*. 1970. Т. 17. С. 40–48.
 13. *Nobel P.S.* Physicochemical and Environmental Plant Physiology. San Diego: Academic, 1991. 635 p.
 14. *Пьянков В.И., Яшков М.Ю., Решетова Е.А., Гангард А.А.* Транспорт и распределение ассимилятов у растений Среднего Урала с разными типами экологических “стратегий” // *Физиология растений*. 2000. Т. 47. С. 5–14.
 15. *Park H.* Physiological Response of *Panax ginseng* to Light // *Proc. 3d Int. Ginseng Symp. (Seoul)*, 1980. P. 151–170.
 16. Красная книга РСФСР (растения). М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.