

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ



XII съезд
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

**МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)**

Часть 1

**СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА
ЭМБРИОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ**

**ПЕТРОЗАВОДСК
2008**

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 1: Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 320 с.

ISBN 978-5-9274-0329-5

В 6 книгах представлены материалы Всероссийской научной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века», проведенной в рамках XII съезда Русского ботанического общества. Их содержание отражает состояние современной ботанической науки в России. Распределение материалов по 17 секциям проведено программным комитетом с учетом мнения авторов. Материалы каждой секции являются фактически самостоятельными сборниками статей, и все они в свою очередь сгруппированы в 6 частей. Часть 1 – «Структурная ботаника», «Эмбриология и репродуктивная биология». Часть 2 – «Альгология», «Микология», «Лихенология», «Бриология». Часть 3 – «Молекулярная систематика и биосистематика», «Флора и систематика высших растений», «Палеоботаника», «Культурные и сорные растения», «Ботаническое ресурсоведение и фармакогнозия», «Охрана растительного мира». Часть 4 – «Сравнительная флористика», «Урбанофлора». Часть 5 – «Геоботаника». Часть 6 – «Экологическая физиология и биохимия растений», «Интродукция растений».

Редакционная коллегия:

Батыгина Т.Б., Жинкина Н.А., Иванова А.Н., Мирославов Е.А., Муравник Л.Е., Паутов А.А., Сысоева М.И., Торшилова А.А., Шамров И.И., Яковлева О.В.

Съезд и Конференция проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Президиума РАН, Отделения биологических наук РАН, Санкт-Петербургского научного центра РАН, Карельского научного центра РАН

ISBN 978-5-9274-0329-5

Фарана, Маму). По-видимому, в этих случаях причинами их различия или сходства являются не климатические факторы, но факторы наследственные, отражающие историю и географию распространения культуры. В ряде случаев различия (межпопуляционные) между образцами *A. caillei* превышают различия между изученными видами *Abelmoschus*. Все это указывает на необходимость ревизии данного рода.

– Строение листа *A. caillei* достаточно консервативно. Изменчивость его признаков (CV) низкая. Изученные нами показатели, приобретенные растениями в ходе естественного и/или искусственного отбора и адаптирующие их к условиям определенной климатической зоны, являются наследственными, и они сохраняются при выращивании растений в измененных экологических условиях.

– Морфологическое строение листа позволяет надежно различать гвинейские виды *Abelmoschus*, эти признаки, безусловно, следует использовать для систематических целей. Признаки анатомического строения пластинки листа гомбо, отражая в большей степени адаптивные, экологические особенности растений, но будучи закрепленными, генетически, могут быть использованы для выделения внутривидовых таксонов *A. caillei*. Разделение признаков на систематические и экологические представляется относительным и условным.

Литература

- Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 206 с.
 Васильев Б. Р., Диалло Т. И., Телупова-Тексье М. Н. Некоторые систематические и экологические аспекты строения листа рода *Abelmoschus* Medik. // Вестн. ТвГУ, 2008. Сер. Биология и Экология (в печати).
 Терентьев П. В., Ростова Н. С. Практикум по биометрии. Л., 1977. 152 с.
 Diallo T. I., Vassiliev B., Telepova-Texier M., Laberche J. C. Biodiversite du gombo cultive en Guinee: Etude de la variabilite du pouvoir germinatif des cultivars du genre *Abelmoschus* Medik. (*Malvaceae*) // Rev. Cyt. Biol. – Le Botaniste. 2003. Vol. 26, N 3/4. P. 3–13.
 Telepova-Texier M. Role de l'herbier dans l'etude des graines du gombo guineen (*Abelmoschus* Medik., (*Malvaceae*) // Les herbiers: un outil d'avenir. 2004. Tradition et modernité. Actes du coll. AFCEF de Lyon 2002, Nancy, P. 337–340.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СОПРЯЖЕННОСТЬ МЕЖДУ МОРФОЛОГИЧЕСКИМИ ПРИЗНАКАМИ И УРОВНЕМ МИКОРИЗАЦИИ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ВСХОДОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Веселкин Д. В.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Подземные органы древесных растений изучены с несравненно меньшей полнотой, чем надземные. Спектр качественных модификаций корней деревьев давно и хорошо известен – он в практически неизменном виде воспроизводится в разных источниках. Однако о видовой, возрастной и экологической изменчивости корней и корневых систем деревьев известно несравненно меньше, чем о сопоставимых составляющих изменчивости надземных органов. Нами осуществлено выявление ключевых – информативных – признаков строения подземных органов всходов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и исследован характер их взаимосвязи в масштабе различий между отдельными особями (условно – «физиологический» уровень) и между разными местообитаниями (условно – «экологический» уровень).

Материал – всходы *P. sylvestris*, собранные в 5 группах типов местообитаний. Лесные питомники – 8 выборок; не горелые леса – 2 участка, 7 выборок; лесные гари – 1 участок, 7 выборок; осушенный низинный торфяник – 1 участок, 3 выборки; глиняный карьер – 1 участок, 3 выборки. Всего около 900 одно-двулетних всходов *P. sylvestris* сгруппированных в 29 выборок (объем каждой – 20–50 всходов). Корневые системы всех особей охарактеризованы по комплексу признаков, перечень которых дан в подписи к рисунку 1.

Три группы признаков характеризуют, соответственно: 1) развитие проводящих корней (рис. 1, А; обозначения признаков обведены рамками с простыми линиями); 2) абсолютное и относительное количество коротких поглощающих корней (жирные линии); 3) успех микоризации поглощающих корней (без линий). Направления и амплитуды изменчивости признаков каждой группы на уровне отдельных особей относительно не связаны с изменчивостью признаков, входящих в другие группы, поскольку признаки каждой группы формируют отдельные комплексные переменные – главные компоненты. Анализ изменчивости подземных органов всходов в экологическом масштабе – между разными местообитаниями – выявил всего две комплексных переменных, которые удовлетворительно описывают совокупность данных (рис. 1, Б). Первый вектор формируется характеристиками архитектоники корневых систем и характеристиками развития немикоризных поглощающих корней (с положительными нагрузками) и интегральным показателем успешности развития экомикоризного симбиоза (с отрицательной нагрузкой). Независимо от первого комплекса признаков варьируют характеристики абсолютного и относительного количества симбиотических поглощающих органов всходов.

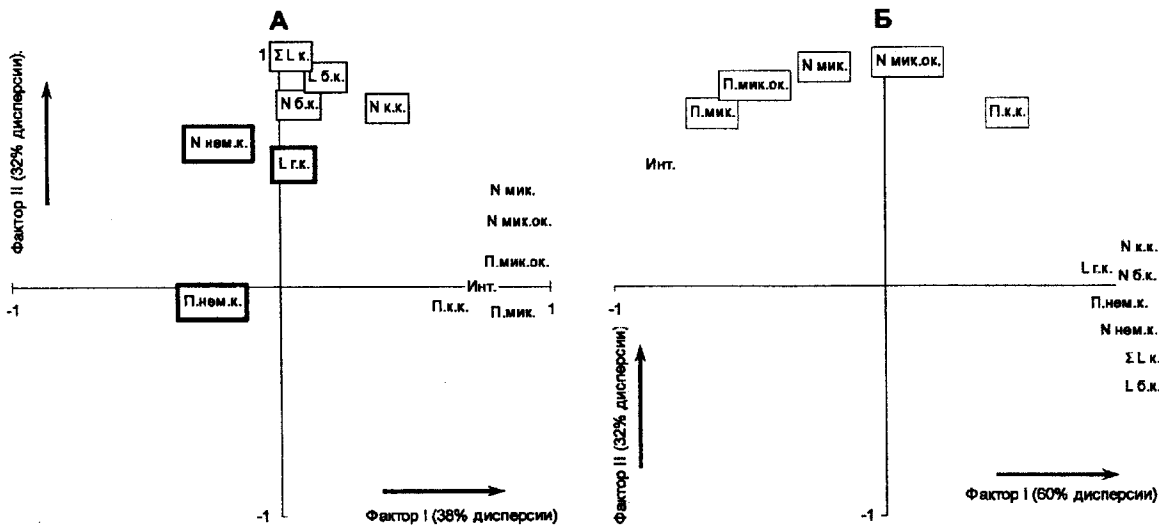


Рис. 1. Факторные нагрузки признаков архитектуры и микоризации корневых систем одно- и двулетних всходов *P. sylvestris* (метод главных компонент; варимаксимальное вращение).

Учетные единицы: А – отдельные особи (различия средних значений признаков между выборками устранены путем их стандартизации в каждой выборке); Б – средние значения признака в местообитании.

Признаки: $L.g.k.$ – длина главного корня; $N.b.k.$ – количество боковых проводящих корней; $L.b.k.$ – длина боковых проводящих корней; $\Sigma L.k.$ – длина всех проводящих корней; $N.k.k.$ и $П.к.к.$ – количество и плотность коротких поглощающих корней (общее – немикоризных и микоризных); $N.нем.к.$ и $П.нем.к.$ – количество и плотность немикоризных коротких корней; $Инт.$ – интенсивность микоризации; $N.мик.$ и $П.мик.$ – количество и плотность микориз; $N.мик.ок.$ и $П.мик.ок.$ – количество и плотность микоризных окончаний.

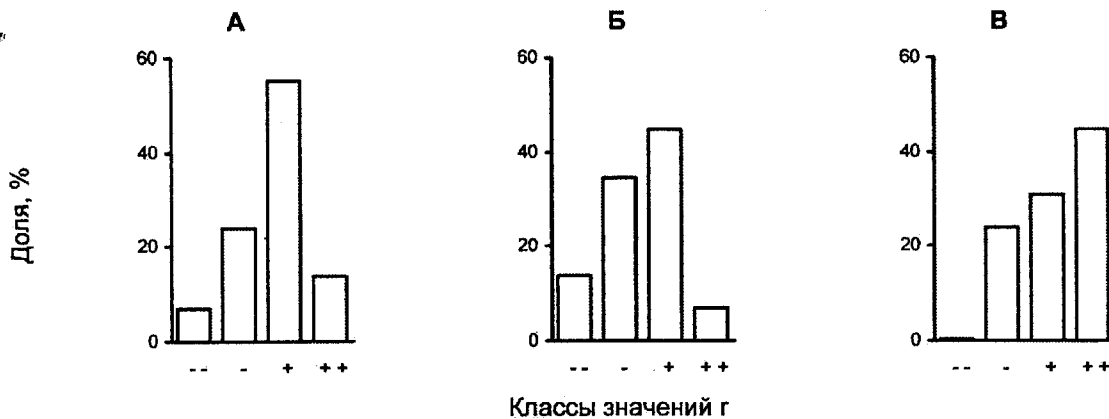


Рис. 2. Частотные распределения значений коэффициентов корреляции (r) между признаками «длина проводящих корней» и «интенсивность микоризации» (А), «длина проводящих корней» и «плотность коротких поглощающих корней» (Б) и «интенсивность микоризации» и «плотность коротких поглощающих корней» (В).

Классы значений r : «--» – отрицательные значимые; «-» – отрицательные незначимые; «+» – положительные незначимые; «++» – положительные значимые.

Легко интерпретируемыми ключевыми признаками, удовлетворительно описывающими основные особенности строения подземных органов всходов *P. sylvestris*, являются: 1) длина проводящих корней – характеризует объем почвы, эксплуатируемый особью; 2) плотность расположения коротких поглощающих корней на проводящих – характеризует интенсивность использования ресурсов в эксплуатируемом объеме почвы; 3) интенсивность микоризации поглощающих корней – характеризует симбиотическую составляющую интенсивности использования почвенных ресурсов.

На уровне отдельных особей в конкретных местообитаниях три указанных признака варьируют в значительной степени независимо друг от друга. Развитие проводящих корней в большинстве проанализированных выборок не связано с успешностью микоризообразования (рис. 2, А) и, в противоположность ожиданиям, в большинстве случаев также не связано с частотой заложения поглощающих корней (рис. 2, Б). Однако почти в половине выборок наблюдается значимая положительная связь между интенсивностью микоризации корневых систем и частотой возникновения поглощающих корней (рис. 2, Б). Возможно, наличие подобной со-

пряженности отражает стимулирующее влияние гормональной активности эктомикоризных грибов на частоту закладки боковых корней.

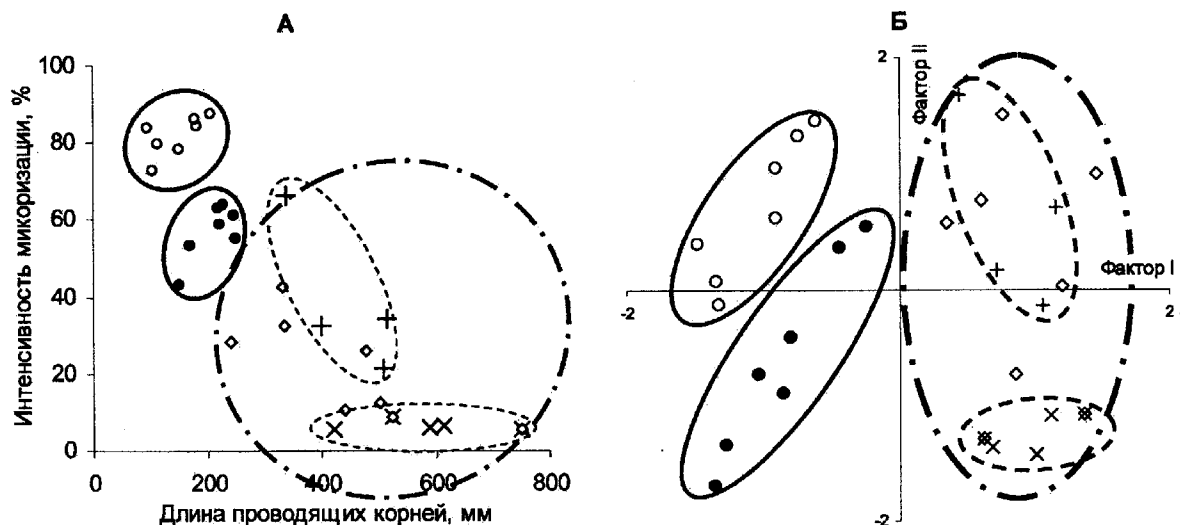


Рис. 3. Дифференциация выборок всходов *P. sylvestris*, охарактеризованных по двум ключевым признакам строения поглощающего аппарата (А) и по полному комплексу признаков строения и микоризации корневых систем (Б; в пространстве I и II главных компонент; факторные нагрузки признаков отражены на рис. 1, Б).

Обозначения: незалитые кружки – одно- и двулетние всходы под пологом не нарушенных лесов; залитые кружки – двулетние всходы на горелых участках; прямые кресты – однолетние всходы с глиняного карьера; косые кресты – однолетние всходы с торфяника; ромбы – лесные питомники; наложение косых крестов на ромбы – лесные питомники с искусственным торфяным субстратом.

При сравнении средних характеристик всходов из разных местообитаний случаи максимального развития проводящих корней и активного микоризообразования можно интерпретировать как случаи реализации разных стратегий формирования поглощающего аппарата всходов, поскольку в экологическом масштабе признаки «длина проводящих корней» и «интенсивность микоризации» сопряжены отрицательно (рис. 3, А). Два данных признака дифференцируют друг от друга совокупности всходов, собранных в разных местообитаниях почти столь же надежно, как и комплексные переменные, учитывающие различия по всем признакам (рис. 3, Б). Экологическая «осмысленность» координат выборок в осях переменных «длина проводящих корней» и «интенсивность микоризации» указывает на обоснованность их выделения в качестве информативных. Правомерность выделения ключевых признаков подтверждается также при анализе их динамики в зависимости от плодородия почвы, осуществленном на ограниченном материале. Развитие проводящих корней не связано с уровнем обеспеченности почвы азотом, фосфором и калием, в то время как интенсивность микоризации с ростом плодородия почвы снижается.

Таким образом, будучи не связанными между собой на уровне отдельных особей, то есть, по всей видимости, будучи не связанными какими-либо механизмами взаимной физиологической регуляции, два ключевых признака строения поглощающего аппарата всходов сосны характеризуются выраженной отрицательной экологической сопряженностью. Это позволяет рассматривать их как индикаторные признаки преобладающей стратегии использования почвенных ресурсов. Эти стратегии можно обозначить как «автономную» и «симбиотрофную» или – привычнее – «симбиотрофную».

При автономной стратегии основная часть ресурсов особи в подземной сфере направляется на формирование разветвленной и протяженной системы проводящих корней при минимальном развитии симбиотных поглощающих органов – эктомикориз. При «симбиотрофной» стратегии формирования поглощающего аппарата, напротив, по всей вероятности, значительная часть ресурсов направляется на формирование эктомикориз при минимизации развития асимбиотической части корневых систем. Случаи крайнего проявления двух стратегий наблюдаются в резко контрастных по условиям местообитаниях. Автотрофная стратегия характерна для всходов, произрастающих на открытых безлесных участках, в почве которых отсутствуют сложившиеся комплексы эктомикоризных грибов – осушенный торфяник, находящийся на этапе заселения лесной растительностью и лесные питомники. Симбиотрофная стратегия формирования подземных органов максимально проявляется в лесах – при сильной асимметричной конкуренции со стороны взрослых деревьев и при устойчивых, контролируемых все почвенные локусы, группировках микоризообразующих грибов. Таким образом, степень автономности и симбиотрофности

подземных органов всходов регулируется экологически и факторы, ответственные за «переключение» всходов *P. sylvestris* с преимущественной реализации одной стратегии на другую, по всей вероятности, локализованы во внешней среде. Одним из наиболее вероятных таких факторов нам представляется состояние (видовой состав, обилие, уровень жизнеспособности и активности) группировок эктомикоризных грибов.

Исследования поддержаны РФФИ и Правительством Свердловской области (проект № 07-04-96121).

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ХЛОРЕНХИМЫ И ЭКСПРЕССИЮ ОСНОВНЫХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ В СЕМЯДОЛЯХ C_4 ВИДОВ С РАЗНЫМ ТИПОМ АНАТОМИИ

Вознесенская Е.В.¹, Котеева Н.К.¹, Эдвардс Д.²

¹Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Россия

²Пулман, Вашингтонский Государственный университет, США

В настоящее время известно, что у C_4 растений все фотосинтетические ферменты как C_3 , так и C_4 цикла, за исключением большой субъединицы Рубиско, являются ядерно-кодируемыми (Matsuoka et al., 2001; Sheen, 1999). Исследования становления C_4 фотосинтеза и Кранц-анатомии у кукурузы, амаранта и *Flaveria trinervia* показали, что избирательная, характерная для определенного типа клеток продукция таких ферментов, как Рубиско, PEPС (фосфоенолпируват-карбоксилаза) и PPDК (пируват-ортофосфат дикаиназа), осуществляется путем построения многоуровневого контроля экспрессии гена, включая некоторые доказательства регуляции транскрипции (Berry et al., 1997; Sheen, 1999; Shu et al., 1999). Общей чертой в развитии C_4 фотосинтеза у растений с Кранц-типом анатомии является переход от первоначального C_3 состояния с экспрессией Рубиско во всех пластидах к последующему развитию C_4 фотосинтеза. Сходный путь развития наблюдался у видов с одноклеточным типом C_4 фотосинтеза.

Изучение развития семядолей у разных видов представляет особенный интерес в связи с тем, что в данном случае происходит трансформация запасящего органа, имеющего мелкие пластиды и митохондрии, к фотосинтезирующему органу с крупными хорошо развитыми хлоропластами, которая включает как структурные, так и биохимические изменения в клетках. Обычно еще в семени в семядолях заложены все ткани, включая наружные слои будущей хлоренхимы, так что все последующие структурные и функциональные перестройки при переходе от запасящей к фотосинтетической функции происходят без формирования новых клеток, что существенно отличается от изменений, происходящих во время развития листа. Такая трансформация требует (после расходования запасных веществ на прорастание) ряда ультраструктурных и биохимических изменений в органеллах, пространственного размещения органелл в специфическом положении и постепенной экспрессии определенных C_4 генов. При этом у видов с Кранц-типом анатомии структурные и биохимические изменения происходят в двух отдельных клетках хлоренхимы, тогда как у видов с одноклеточным типом C_4 фотосинтеза постепенная экспрессия C_4 генов сопровождается доставкой mRNA этих генов в определенное место в одной клетке с последующей селективной компартиментацией соответствующих ферментов.

Свет является одним из наиболее важных сигналов, регулирующих развитие листа у растений, включая клеточную дифференциацию и экспрессию фотосинтетических генов как в C_3 , так и в C_4 растениях (Nelson, Dengler, 1992; Tobin, Silverthorne, 1985). Например, показано, что в листьях C_4 растения кукурузы свет играет важную роль в дифференциации клеток по C_4 типу, прямой активации генов C_4 фотосинтеза на уровне транскрипции, а также в установлении клеточной специфичности в экспрессии C_4 генов (Langdale et al., 1988; Maroco et al., 1998; Nelson et al., 1984; Sheen, Bogorad, 1987a; 1987b). Однако, роль света в процессах клеточной дифференциации и спецификации экспрессии генов в листьях C_4 двудольных растений остается мало изученной. Имеются данные по особенностям экспрессии генов в зависимости от типа клеток в развивающихся листьях некоторых C_4 двудольных (Berry et al., 1997; Dengler et al., 1995; Ramsperger et al., 1996; Wang et al., 1993a; 1993b), но в них мало внимания уделялось непосредственно влиянию света.

Семядоли являются очень удобным модельным объектом для изучения действия разных факторов на их развитие и на процессы дифференциации тканей и их функций. Сравнительные исследования по выращиванию проростков в темноте и на свету показали, что у разных видов с Кранц-анатомией общий C_4 фотосинтетический метаболизм может развиваться по разному у разных видов. Так, в семядолях *Flaveria trinervia* (Asteraceae) свет является необходимым сигналом для дифференциации клеток обкладки и мезофилла, а также клеточно-специфичной экспрессии генов малой субъединицы Рубиско (специфичной для клеток обкладки) и генов, кодирующих PPDК и PEPС (специфичных для клеток мезофилла). При этом как дифференциация обоих типов клеток, так и специфичная экспрессия генов происходили на 7-ой день развития проростков, выращиваемых на свету, но эти процессы останавливались на уровне 4-го дня у проростков, растущих в темноте