

на видах *Agave* L. были выявлены следующие виды болезней: *Botrytis cinerea* Pers (серая гниль), *Coniothyrium concentricum* (Desm) Sacc – кольчатая пятнистость встречается на нижних ослабленных листьях *Agave palmeri* Endelm., *Lewia scriphulariae* (Desm.) M.E.; обнаружен сапрофитный гриб близкий к альтернании, *Pleospora vulgaris* Nessel., а также сапрофитный гриб, встречающийся на омертвевших тканях *Agave*.

Список литературы

1. Лагуна А. К познанию агав долины Актопан // Опыт зарубежных субтропиков. – 1938. – № 6. – С. 79.
2. Максимов А.П., Чичканова Е.С. Методические рекомендации по культивированию представителей рода *Agave* L. в условиях Южного берега Крыма / под общей редакцией чл. -корр. РАН, доктора сельскохозяйственных наук Ю.В. Плугатаря. // – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2021. – 40 с. – цв. ил.
3. Иванова О.В., Балыкина Е.Б., Чичканова Е.С., Шармагий А.К. Болезни представителей семейства *Cactaceae* Juss в оранжерее Никитского ботанического сада // Сборник научных трудов ФГБУНЦ и СК «Субтропическое и декоративное садоводство». – 2018. – Том 67. – С. 209–216.
4. Исиков В.П. Систематический каталог грибов на древесных растениях Крыма. // – Симферополь: ИТ «Ариал», 2019. – 468 с.
5. Рухадзе П.Е. Культура агавы в Абхазии // Природа. – 1954. – № 6. – С. 103–104.
6. Саков С.Г. *Agave* L., *Yucca* L. В кн.: Оранжерейные и комнатные растения. // Л.: Наука, 1983. – С. 86–90, 96–99.
7. The Plant List. 2013. Version 1.1. Published on the Internet. [электронный ресурс]. – Режим доступа к статье URL: <http://www.theplantlist.org>
8. Gentry S.H. *Agaves of Continental North America*. // – Univ. Arizona Press, Tucson: AZ, 1982. – 669 p.
9. Etter J., Kristen M. *Agave* L. // In: *Cact. Succ. J.* – Band 74. – Nr. 5. – 2002. – P. 38–53.
10. *Rarepalmseeds.com*.: <http://www.rarepalmseeds.com>

УДК 581.132

САМ-МЕТАБОЛИЗМ КАК БИОХИМИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ К АРИДНЫМ УСЛОВИЯМ

Владимир Викторович ЧУБ

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, Москва

e-mail: choob_v@mail.ru

CAM-METABOLISM AS A BIOCHEMICAL ADAPTATION TO ARID CONDITIONS

Vladimir V. CHOUB

Lomonosov Moscow State University (MSU), Moscow

Аннотация. Дан обзор адаптивных особенностей фотосинтеза у суккулентных растений, растущих при экстремальных экологических условиях (засуха, температура, засоление). Освещена история открытия и химизм САМ-фотосинтеза. Показаны модификации функции фотосинтеза в зависимости от доступности влаги и других условий. Рассмотрен эволюционный аспект появления САМ-фотосинтеза у различных групп растений.

Ключевые слова: САМ-фотосинтез, суккуленты, экологическая адаптация.

Abstract. The adaptive traits of photosynthesis in succulent plants, growing under extreme ecological conditions (drought, heat, salinity) were reviewed. There were elucidated the history of invention and the principal chemical reactions of CAM-photosynthesis. There were demonstrated some modifications of photosynthetic functions in respect to water supply and some other factors. The evolutionary trends of CAM-photosynthesis emerging in different plant lineages were discussed.

Keywords: CAM-photosynthesis, succulents, ecological adaptation.

Экстремальные экологические условия оказывают определяющее влияние на стратегию поглощения углекислого газа растениями. В экстрааридном климате по образному выражению «растение балансирует на грани смерти от жажды и смерти от голода». Необходимость экономить воду приводит к недостаточному газообмену, снижению поступления углекислого газа в дневные часы, что может приводить к существенным потерям органического углерода [12].

Существует два фермента, участвующих в фиксации углекислоты, которые различаются по многим биохимическим характеристикам. Рибулозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа (РубисКО) – один из очень медленных ферментов, который нуждается в относительно высоких концентрациях углекислого газа. Оптимальная температура близка к +20°C, что говорит

о слабой адаптированности растений, использующих исключительно этот фермент, к засушливым условиям обитания. В ходе фиксации двуокись углерода присоединяется к рибулозобисфосфату, после чего образуются две молекулы фосfogлицериновой кислоты, которая содержит 3 атома углерода. Соответственно, меченая углекислота ($^{14}\text{CO}_2$) в течение первых секунд попадает в C_3 -соединение, что дало начало названию « **C_3 -фотосинтез**». Полный биохимический цикл превращения углекислого газа в сахара был открыт М. Кальвином и А. Бенсоном в 1957 г. [1, 2, 12].

Другой фермент – ФЕП-карбоксилаза – может фиксировать углекислоту при более низких концентрациях, работает быстро и имеет температурный оптимум в районе $+28$ – $+32^\circ\text{C}$. В жарких засушливых условиях со сниженным поступлением CO_2 (из-за закрытых устьиц) использование ФЕП-карбоксилазы даёт растениям возможность осуществлять фотосинтез. В первые секунды меченая углекислота ($^{14}\text{CO}_2$) оказывается в молекуле щавелевоуксусной кислоты (вещество с 4 атомами углерода), которая в дальнейшем может превращаться в яблочную [1, 2, 12].

ФЕП-карбоксилаза используется в двух различных типах фотосинтеза. **C_4 -фотосинтез** характеризуется анатомической специализацией клеток: в дневное время клетки мезофилла фиксируют углекислоту с образованием яблочной кислоты (или другой C_4 -кислоты). Яблочная кислота перемещается в клетки обкладки сосудистого пучка, где яблочная кислота распадается на углекислый газ и пировиноградную кислоту (C_3 -кислота). Углекислый газ поступает в реакции цикла Кальвина-Бенсона. Такой тип фотосинтеза предполагает, что днём устьица остаются хотя бы немного открытыми, что позволяет выживать в условиях умеренной засухи. C_4 -фотосинтез открыт Ю.С. Карпиловым, а впоследствии переоткрыт австралийцами М.Д. Хэтчем и Ч.Р. Слэком [12].

При **САМ-фотосинтезе** ФЕП-карбоксилаза работает в ночные часы (когда устьица открыты) и происходит накопление яблочной кислоты в вакуолярном соке. В дневное время устьица закрываются, яблочная кислота распадается с выделением углекислого газа и происходит образование сахаров. Таким образом, яблочную кислоту можно рассматривать как временный запас углекислого газа [1, 2, 8, 12]. САМ-фотосинтез характерен для мно-

гих суккулентных растений. Впервые суккуленты показали необычные физиологические характеристики в опытах Н.Т. де Соссюра (1804 г.): *Opuntia* в течение ночи поглощала как кислород, так и углекислый газ (горох в тех же условиях выделял углекислый газ и поглощал кислород). Днём опунция могла выделять кислород даже при полном отсутствии углекислоты в газовой смеси! [4].

Косвенное описание накопления яблочной кислоты дал Б. Хейн (1813 г.). Он дегустировал в течение суток листья *Kalanchoë pinnata* (сем. Crassulaceae) и отмечал, что утром они «кислые, как щавель», в середине дня – пресные, а к вечеру даже приобретают горьковатость [12].

В 1947–1949 гг. М. Томас более детально изучил накопление яблочной кислоты суккулентами из сем. Crassulaceae: *Bryophyllum*, *Sedum*, *Crassula*. Он предложил биохимическую схему, что исходно происходит гликолиз (с распадом крахмала), получают продукты, необходимые для образования сначала щавелевоуксусной кислоты, а затем – яблочной. Именно М. Томасу принадлежит термин **Crassulacean Acid Metabolism (CAM)**, который используется для обозначения особого типа фотосинтеза [4].

В течение суток при САМ-фотосинтезе выделяют четыре фазы. Фаза I начинается с заходом солнца и продолжается всю ночь. При этом устьица открыты, распадается накопленный за день крахмал, работает ФЕП-карбоксилаза и накапливается яблочная кислота. Во время утренней фазы II устьица продолжают оставаться открытыми. К фиксации углекислого газа подключается РубисКО и скорость его фиксации существенно растёт. В фазе III устьица закрываются и начинается распад яблочной кислоты (этот процесс осуществляет малик-энзим). Происходит накопление крахмала. В этой фазе ФЕП-карбоксилаза не работает. Вечером устьица открываются и наступает фаза IV. РубисКО постепенно снижает скорость работы, но включается ФЕП-карбоксилаза. Скорость фиксации углекислого газа также повышается [1, 2, 10].

Доступность воды может сильно видоизменять классический САМ-фотосинтез с четырьмя фазами. Так, при хорошем увлажнении растения переходят к непрерывному циклу САМ (CAM-cycling): устьица остаются открытыми в середине дня, из-за этого фаза III пропадает, а фазы II и IV сливаются, образуя сплошной дневной подъём фиксации углекислого газа. Можно ска-

зять, что при хорошем поливе ночью растение занимается САМ-метаболизмом, а в течение дня – С3-фотосинтезом [10, 11].

Сильная засуха переводит САМ-фотосинтез на «холостой ход» (САМ-idling). Устьица открываются ненадолго только в ночные часы, иногда – нет возможности открывать устьица даже ночью! При этом фиксация атмосферного углекислого газа падает до нуля. Внутри растения происходит дыхание с образованием углекислого газа, который фиксируется и запасается в виде яблочной кислоты. Днем САМ-растение фотосинтезирует как бы за счет собственного дыхания [10, 11].

Выделяют облигатные и факультативные САМ-растения. Одно из модельных факультативных САМ-растений – *Mesembryanthemum crystallinum* (сем. Aizoaceae). В начале развития это – типичное C_3 -растение. Переходу к САМ-фотосинтезу способствуют возраст (переход в состояние цветения), засуха и коррелирующее с ней увеличение солености почвенного раствора. К дополнительным факторам можно отнести большой контраст между дневными и ночными температурами [1, 2, 10].

Для рода *Portulaca* (сем. Portulacaceae) характерно переключение между C_4 - и САМ-метаболизмом. Оно происходит под воздействием примерно тех же факторов, что и у мезембриантемума. Обнаружены также растения, способные переключаться в течение сезона между всеми тремя типами фотосинтеза.

В некоторых случаях к САМ-фотосинтезу переходит не все растение, а только его какая-то часть. Так, у резервуарных бромелиевых в той части листа, которая контактирует с раствором, происходит C_3 -фотосинтез, а верхушка листа может при этом переключаться на САМ-метаболизм [8].

Таким образом, САМ-метаболизм позволяет растениям адаптироваться к разнообразным стрессовым условиям: засухе (пустынные растения), низкой влагоемкости субстрата (эпифитные и на скальных растения), высокой солености (галофиты) [2, 8, 9, 12].

Эволюционные исследования показывают, что распространение фиксации углекислоты с помощью ФЕП-карбоксилазы происходило в основном в миоцене, когда концентрация углекислого газа в атмосфере существенно понизилась, климат стал холоднее, поверхность суши возросла, и расшири-

лись области с аридным климатом. C_4 - и САМ-фотосинтез при этом возникали параллельно и независимо в разных ветвях эволюции, используя биохимические преадаптации, которые уже существовали у C_3 -растений.

САМ-растения обладают определенным анатомическим синдромом: у них появляется суккулентность, сопровождающаяся увеличением толщины листа, увеличением размеров самих клеток, уменьшением межклетников, плотности устьиц и плотности жилкования. Примечательно, что анатомический синдром САМ-растений в эволюции появляется раньше, чем, собственно, САМ-метаболизм. Так, в подсем. Agavoideae показано, что САМ-синдромом могут обладать C_3 -растения, не способные к САМ-фотосинтезу [3].

Наиболее древним таксоном, у которого был выявлен САМ-метаболизм, оказался ползунок *Isoetes howellii* (из Плауновидных). Это водное растение обитает в неглубоких кислых вулканических лужах. В течение дня происходит прогревание водоема, и растворимость углекислого газа существенно снижается. С вечерней прохладой доступность углекислоты для *Isoetes howellii* возрастает, и начинается запасание яблочной кислоты для последующего использования в дневное время. Как предполагают исследователи, САМ-метаболизм мог играть важную роль при выходе водных растений на сушу [5, 6, 7].

Список литературы

1. Dodd A.N., Borland A.M., Haslam R.P., Griffiths H. and Maxwell K. Crassulacean acid metabolism: plastic, fantastic. J. of Exp. Bot., 2002. V.53; P. 569–580.
2. Heyduk K. Evolution of Crassulacean acid metabolism in response to the environment: past, present, and future. Plant Physiology 2022, V. 190; P. 19–30.
3. Heyduk K., McKain M.R., Falak Lalani, Leebens-Mack J. Evolution of a CAM anatomy predates the origins of Crassulacean acid metabolism in the Agavoideae (Asparagaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 2016. V. 105; P. 102–113. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2016.08.018>
4. Horton P. Meirion Thomas, 28 December 1894 - 5 April 1977. Biographical Memoirs of Fellows of the Royal Society. 2014. V. 60; P. 413–432. doi:10.1098/rsbm.2014.0007
5. Keeley J.E. *Isoetes howellii*: a submerged aquatic CAM plant? Am. J. Bot. 1981. V. 68; P. 420–424.
6. Keeley J.E. Aquatic CAM photosynthesis: A brief history of its discovery. Aquatic Botany, 2014. V. 118; P. 38–44. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.05.010>
7. Keeley J.E. CAM Photosynthesis in Submerged Aquatic plants. The Botanical Review, 1998. V. 64(2); P. 121-175.

8. Matiz A., Mito P.T., Mayorga A.Y., Freschi L. and Mercier H. CAM Photosynthesis in Bromeliads and Agaves: What Can We Learn from These Plants? <http://dx.doi.org/10.5772/56219>
9. Schiller K. and Bräutigam A. Engineering of Crassulacean Acid Metabolism. *Annu. Rev. Plant Biol.* 2021. V. 72; P. 77–103. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-071720-104814>
10. Shuo Qiu, Ke Xia, Yanni Yang, QiaofenWu and Zhiguo Zhao. Mechanisms Underlying the C3–CAM Photosynthetic Shift in Facultative CAM Plants. *Horticulturae* 2023, 9, 398. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9030398>
11. Smith J.A.C. and Winter K. CAM photosynthesis: the acid test. *New Phytologist*, 2022. V. 233; P. 599–609.
12. Эдвардз Дж., Уокер Д. Фотосинтез C3- и C4- растений: механизмы и регуляция. Москва, «Мир», 1986. 598 с.

УДК 577.29

**ПОДБОР МОЛЕКУЛЯРНЫХ МАРКЕРОВ iPBS ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ
ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
РОДА *TURBINICARPUS* (BACKBG.) BUxb. & BACKBG.**

Татьяна Геннадьевна ШЛАПАКОВА

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, Минск, Беларусь

e-mail: 654321zxcv@mail.com

SELECTION OF MOLECULAR MARKERS iPBS FOR THE STUDY
OF GENETIC DIVERSITY OF REPRESENTATIVES
OF THE GENUS *TURBINICARPUS* (BACKBG.) BUxb. & BACKBG.

Tatyana G. SHLAPAKOVA

Central Botanical Garden of NAS of Belarus, Minsk, Belarus

Аннотация. Выполнен подбор молекулярных iPBS маркеров для построения филогенетической диаграммы, основанной на генетическом расстоянии для уточнения происхождения и родства видов рода *Turbinicarpus*.

Ключевые слова: *Turbinicarpus*, iPBS маркеры, генетическое расстояние, кактусы.

Abstract. The selection of molecular iPBS markers was performed to build a phylogenetic tree based on genetic distance to clarify the origin and relationship of species of the genus *Turbinicarpus*.

Keywords: *Turbinicarpus*, iPBS markers, genetic distance, cacti.

Введение. В мире большое внимание уделяется изучению и охране биологического разнообразия – основе существования и устойчивого экономического развития общества. Представители семейства Cactaceae Juss. являются объектами исследования уже столетия, однако некоторые вопросы изучения их биологии и в настоящее время далеки от завершения. В местах естественного произрастания численность представителей этого семейства сокращается: около 25% видов занесен в список СИТЕС. Основные работы по сохранению редких и исчезающих видов кактусов ведутся в ботанических садах.

В качестве объектов исследования выбран род *Turbinicarpus* (Backbg.) Buxb.&Backbg. *Turbinicarpus* – это род мексиканских кактусов, который включает более 30 видов и подвидов, однако их количество варьируется среди авторов [1–3]. Род *Turbinicarpus* распространяется на северо-востоке регион Мексики (в Сонорской и Нагорно-Мексиканской провинциях Голарктического царства