

ЭПИФИТНЫЕ СУККУЛЕНТЫ И САМ-ФОТОСИНТЕЗ

Николай Маркович ОРЛОВ

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва

e-mail: nikolas.orloff@gmail.com

EPIPHYTIC SUCCULENTS AND CAM-PHOTOSYNTHESIS

Nikolay M. ORLOV

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences (GBS RAS), Moscow

Аннотация. На основе анализа литературных данных рассматривается распространенность САМ (Crassulacean acid metabolism) среди сосудистых эпифитов. Распределение значений изотопной подписи углерода ($\delta^{13}\text{C}$) характеризуется бимодальным градиентом, благодаря достаточно широкому присутствию вариантов САМ-фотосинтеза в данной группе. Собрано почти 2000 значений $\delta^{13}\text{C}$ сосудистых эпифитов, что позволяет дать примерную оценку распространенности степени суккулентности и САМ-фотосинтеза внутри данной группы.

Ключевые слова: САМ-фотосинтез, изотопная подпись углерода $\delta^{13}\text{C}$, эпифиты, суккуленты.

Abstract. Based on the analysis of literature data, the prevalence of Crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes is considered. The distribution of carbon isotope signature values ($\delta^{13}\text{C}$) is characterized by a bimodal gradient, due to the fairly wide presence of CAM-photosynthesis variants in this group. Almost 2000 values of $\delta^{13}\text{C}$ of vascular epiphytes were collected, which allows us to give an approximate estimate of the prevalence of succulence and CAM-photosynthesis in this group.

Keywords: CAM-photosynthesis, carbon isotope ratio $\delta^{13}\text{C}$, epiphytes, succulents

Введение. Среди любителей и профессионалов нет четкого определения, какое растение считать суккулентом, а какое нет, так как такие растения не связаны общим происхождением, а их схожие черты обусловлены конвергентной эволюцией в схожих условиях. Обычно суккулентами называют сосудистые растения, имеющие специальные ткани для запасания воды, которые помогают растению справиться с засушливым периодом. Часто под этим термином подразумеваются только ксерофитные суккуленты. Однако среди сосудистых эпифитов есть довольно много представителей, которые также проявляют комплекс признаков, характерных для суккулентов. Центральный признак, характеризующий этот комплекс, – это САМ-фотосинтез (Crassulacean acid metabolism – кислотный метаболизм толстянковых) (Zotz, Ziegler, 1997; Zotz, 2004; Silvera et al., 2005, 2009), который является

очень эффективной адаптацией к недостатку воды – основному лимитирующему фактору для эпифитов (Zotz, Hietz, 2001). С присутствием САМ-фотосинтеза хорошо коррелируют такие функциональные признаки листа как толщина и содержание воды на единицу площади (Petter et al., 2015). Считается, что большая толщина листа обеспечивает САМ-растениям более высокую возможность накопления органических кислот. Несмотря на то, что суккулентность и САМ сопутствуют друг другу, некоторые эпифиты являются исключением из этого правила (Silvera et al., 2005). Для определения типа фотосинтеза удобно использовать такой интегрирующий параметр, как показатель изотопной подписи углерода ($\delta^{13}\text{C}$), что связано с особенностями фракционирования изотопов углерода в тканях растений при фиксации CO_2 .

Методы исследования. Для выражения соотношения стабильных изотопов углерода ^{12}C и ^{13}C в тканях живых организмов, как правило, пользуются показателем $\delta^{13}\text{C}$, означающим отклонение отношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ в образце от международного эталона, выраженным в промилле:

$$\delta^{13}\text{C} = [(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{образец}} / (^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{эталон}} - 1] \times 1000, \text{‰}.$$

В качестве международного эталона для углерода используется vPDB, эквивалент кальцита белемнита из формации Peedee в Южной Каролине (США). Точность измерения концентрации изотопов в массовых анализах обычно составляет 0.1–0.3‰.

Углерод в тканях растений из-за нескольких этапов фракционирования содержит меньше стабильного изотопа ^{13}C по сравнению с CO_2 окружающего воздуха, значения $\delta^{13}\text{C}$ которого составляют примерно –8.5‰. Для растений с C_3 -фотосинтезом (цикл Кальвина) отмечен диапазон изменения $\delta^{13}\text{C}$ в пределах примерно от –37 до –20‰, а для растений с САМ-фотосинтезом приблизительные значения $\delta^{13}\text{C}$ равны от –23 до –10‰. Такой диапазон значений $\delta^{13}\text{C}$ в тканях сосудистых эпифитов позволяет разделять САМ- и C_3 -фотосинтез, учитывая отсутствие представителей с C_4 -типом фотосинтеза среди эпифитов. Таким образом, оценка значений $\delta^{13}\text{C}$ позволяет судить о степени суккулентности в группе сосудистых эпифитов.

Результаты исследования. В результате анализа литературных данных по изотопной подписи углерода $\delta^{13}\text{C}$ сосудистых эпифитов было показано,

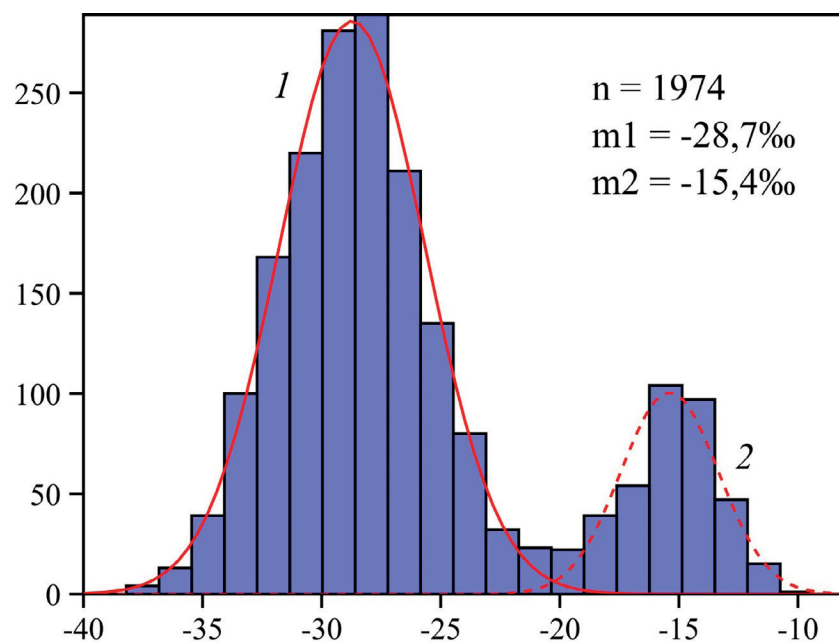


Рис. 1. Гистограмма, иллюстрирующая бимодальное распределение значений $\delta^{13}\text{C}$ сосудистых эпифитов ($n=1974$), собранных на основе литературных данных. Гауссовы кривые 1 и 2 с максимумами $m1 = -28,7\text{‰}$ и $m2 = -15,4\text{‰}$ отражают двухкомпонентную статистическую модель, полученную с помощью анализа смешанной модели (англ. mixture model analysis).

что данная величина для разных таксономических групп формирует два кластера значений (Orlov et al., 2022). Большой по объему кластер сформирован преимущественно C_3 -видами с максимумом значений $\delta^{13}\text{C}$ $-28,7\text{‰}$, а в меньший входят представители видов с САМ, максимальное разнообразие которых наблюдается при $-15,4\text{‰}$ (Рис. 1).

Заключение. Было обработано почти 2000 значений $\delta^{13}\text{C}$, относящихся к сосудистым эпифитам из 30 семейств. Некоторые представители семейств *Cactaceae*, *Orchidaceae*, *Bromeliaceae*, *Аросунасеае*, *Polypodiaceae*, *Clusiaceae* демонстрируют величины $\delta^{13}\text{C}$, характерные для САМ. Из анализа полученных данных изотопный состав углерода сосудистых эпифитов можно описать бимодальным градиентом значений $\delta^{13}\text{C}$ с двумя максимумами, характерными для C_3 ($-28,7\text{‰}$) и САМ ($-15,4\text{‰}$) типов фотосинтеза (Рис. 1). Степень суккулентности растёт при увеличении $\delta^{13}\text{C}$. При этом около 20% значе-

ний $\delta^{13}\text{C}$ относится к группе растений с САМ-фотосинтезом. Существенную роль в распределении значений $\delta^{13}\text{C}$ играет семейство *Orchidaceae*, как наиболее богатая представителями группа сосудистых эпифитов. Большое разнообразие видов, их экологическая пластичность в совокупности с наличием разнообразных вариантов факультативного типа САМ-фотосинтеза в данной группе существенно влияет на распределение значений изотопной подписи углерода эпифитов. Таким образом, оценка значений $\delta^{13}\text{C}$ позволяет судить о распространенности суккулентности среди сосудистых эпифитов (Kerbaudy et al., 2012, Petter et al., 2015, Orlov et al., 2022).

Список литературы

1. Kerbaudy G., Takahashi C., Matiz A. et al. Crassulacean acid metabolism in epiphytic orchids: current knowledge, future perspectives // *Applied Photosynthesis* / – Rijeka: Intech, 2012.
2. Orlov N., Viktorova V., Eskov A. CAM (Crassulacean Acid Metabolism) Photosynthesis in Vascular Epiphytes // *Biology Bulletin Reviews*. – Vol. 12, № 5. – P. 527–543.
3. Petter G., Wagner K., Wanek W., et al., Functional leaf traits of vascular epiphytes: Vertical trends within the forest, intra- and interspecific trait variability, and taxonomic signals // *Functional Ecology*. – 2016. – Vol. 30. – P. 188–198.
4. Silvera K., Santiago L., Cushman J., Winter K. Crassulacean acid metabolism and epiphytism linked to adaptive radiations in the *Orchidaceae* // *Plant Physiol.* – 2009. – Vol. 149. № 4. – P. 1838–1847.
5. Silvera K., Santiago L., Winter K. Distribution of crassulacean acid metabolism in orchids of Panama: Evidence of selection for weak and strong modes // *Funct. Plant Biol.* – 2005. – Vol. 32. № 5. – P. 397–407.
6. Zotz G. How prevalent is crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes? // *Oecologia*. – 2004. – Vol. 138. № 2. – P. 184–192.
7. Zotz G., Hietz P. The ecophysiology of vascular epiphytes: Current knowledge, open questions // *J. Exp. Bot.* – 2001. – Vol. 52. № 364. – P. 2067–2078.
8. Zotz G., Ziegler H. The occurrence of crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes from Central Panama // *New Phytol.* – 1997. – Vol. 137. – P. 223–229.