

BASKEVICH M.I.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS

Russia, 119071, Moscow, Leninskii pr. 33, e-mail: mbaskevich@mail.ru

TESTING OF A CANALIZATION MODEL OF ADAPTIVE CHROMOSOMAL EVOLUTION ON A NEW THERIOLOGICAL MATERIAL

Aims. The attempt to test a canalization model of adaptive chromosomal evolution which implies that for each adaptive zone there is an optimum karyotype by that can be evolved chromosomal rearrangements has been made on a new theriological material. **Materials and methods.** The intraspecies chromosomal variability in some African (*Desmomys harringtoni*) and Palaearctic (*Terricola subterraneus*, *Sicista subtilis* and *S. betulina*) species of rodents has been analyzed, using G-, C-banding. **Results.** The altitudinal and (or) geographical gradients in intraspecies chromosomal variability which agree with gradients in physical and geographical conditions have been marked for models under consideration. **Conclusions.** Clinal nature of chromosomal variability in objects under study can be considered as a support for a canalization model of chromosomal evolution, but also can be the result of introgressive hybridization of two previously isolated populations that have acquired in the past in isolation monomorphism on different variants of character, now mixed in a wide range in the absence of significant physical and geographical barriers.

Key words: rodents, species, chromosomal variability, clinal nature, canalization model.

О.И. ЖУК

Институт физиологии растений и генетики НАН Украины

Украина, 03022, г. Киев, ул. Васильковская 31/17, e-mail: zhuk_bas@voliacable.com

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ФОРМИРОВАНИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Растения рассматривают как открытые системы, обменивающиеся веществом и энергией с окружающей средой [1]. Их эволюция сопряжена с необратимыми потоками энергии и вещества, которые могут быть превращены в работу сопряженных процессов. Биологическая эволюция реализовывалась путем увеличения удельного потока используемой энергии по мере усложнения организмов. Биологическая эволюция имела характер самовыдвижения и реализовывалась путем увеличения удельного потока используемой энергии по мере усложнения организмов. Историческое развитие биосферы сопровождалось уменьшением скорости диссипации энергии, которое является термодинамическим критерием эволюции биосферы. Эволюция фотосинтезирующих организмов имеет существенное значение для развития биосферы. Эволюцию биоты объясняют изменениями концен-

трации углекислоты в атмосфере за счет поступления его из глубин Земли.

Способность возбужденных светом молекул хлорофилла к обратимым окислительно-восстановительным реакциям лежит в основе протекающих в хлоропластах первичных процессов преобразования энергии света в электрохимическую. Считают, что на ранних этапах эволюции фотосинтеза хлорофилл непосредственно участвовал в реакции фотоокисления H_2O до O_2 , однако продолжительность его работы могла составлять всего несколько часов, поэтому в ходе эволюции фотосинтетического аппарата изменялись в направлении стабилизации и продолжительности функционирования, формирования сложных комплексов фотосистем, встроенных в тилакоиды, имеющих специфическую структуру и организацию [13, 15].

Материалы и методы

Эволюция фотосинтеза тесно связана с развитием биосферы живых систем, концентрацией CO_2 и O_2 в атмосфере. Интерпретация данных для фанерозоя (последних 570 млн. лет) показывает существование неоднократных колебаний биологической продуктивности биосферы

на внешние воздействия. В эпохи тектоно-магматической активизации, регионального метаморфизма, активного вулканизма концентрация CO_2 возрастает, что усиливает рост биомассы формирующейся в результате активного фотосинтеза. Считают, что фотосинтез появился

3000 миллионов лет назад, а существующие ныне покрытосеменные возникли около 300 миллионов лет назад [10, 15]. Между этими промежутками времени отмечены значительные изменения, которые сопровождались увеличением уровня O_2 снижением CO_2 в атмосфере. Наибольшее уменьшение CO_2 в атмосфере планеты началось примерно 120 миллионов лет назад и достаточно быстро достигло современного уровня, который считают практически неизменным последние 30–50 миллионов лет. Существенные колебания CO_2 в атмосфере идентифицированы в XX веке и обусловлены индустриализацией промышленности.

Эволюционно более древним у высших растений считают C_3 -тип фотосинтеза, при котором произошло усиление специфичности Рубиско к CO_2 в сторону большего преобладания карбоксильной реакции над оксигеназной [2]. Приспособление растений к жизни на суше сопровождалось появлением сосудистых растений, а затем и покрытосеменных. Снижение атмосферной концентрации CO_2 в условиях ограниченного снабжения водой и высокой температуры уменьшило эффективность C_3 -фотосинтеза и привело к появлению C_4 -фотосинтеза примерно 30 миллионов лет назад. Среди современных растений значительное количество видов осуществляет фотосинтез по C_3 -пути, однако в ре-

Результаты

Концентрация неорганического углерода у C_4 -растений на свету в 10 раз превышает то, что отмечают у C_3 -растений в соответствующих условиях. На свету скорость фотосинтеза по C_4 -пути значительно превышает ту, которую отмечают при осуществлении фотосинтеза по C_3 -пути.

Изучение эволюционного дерева покрытосеменных показало, что одиннадцать его порядков содержат C_4 -виды, которые широко распространены в различных ветвях эволюции и найдены среди большинства относительно недавно возникших, что позволяет отнести C_4 -путь к новым эволюционным формированиям.

Основное отличие между C_3 и C_4 -растениями проявляется при ограниченном освещении и вариациях температуры. В условиях низких температур среды и освещенности C_3 -путь фотосинтеза более эффективен, однако C_4 -растения при температурах выше 25–30 °C обнаруживают преимущества в скорости накопления сухой массы. C_4 -растения также более эффективно используют воду по сравнению с C_3 -растениями, однако последние характеризуются

на высоких температурах с аридным климатом широко распространены C_4 -растения. Типичным для C_4 -растений является необычная анатомия листьев, которую называли «кранц-анатомией» [16]. Она характеризуется концентрическим расположением клеток вокруг проводящих пучков. Внешние слои клеток формируют мезофилл, внутренние – обкладку. Первичная фиксация атмосферного CO_2 происходит в мезофилле в цикле Хетча–Слэка. Среди разнообразия C_4 -видов растений найдены различия в биохимии декарбоксилирования C_4 -кислот, которая осуществляется не только в хлоропластах. Одна из декарбоксилирующих систем была идентифицирована в митохондриях клеток мезофилла и продемонстрировано, что митохондрии принимают непосредственное участие в процессах C_4 -фотосинтеза. Растения с C_4 -типом фотосинтеза распределены на три подгруппы, которые объединяют анатомия и тип фиксации CO_2 в клетках мезофилла с образованием оксалоацетата и его преобразованием в малат или аспартат. Отличия между разными видами C_4 -растений заключаются в дальнейшем транспорте метаболитов от клеток мезофилла до клеток обкладки одного из этих соединений, декарбоксилировании с образованием CO_2 и дальнейшей его фиксации в цикле Кальвина уже в клетках обкладки.

повышенной устойчивостью к засухе.

В современных условиях содержание CO_2 в атмосфере Земли составляет небольшую часть общего фонда углерода, однако фотосинтез высших наземных растений и водорослей считают главной движущей силой цикла кругооборота углерода планеты и практически единственным способом стока CO_2 из атмосферы [4]. До середины XIX века процессы выделения и стока CO_2 считаются сбалансированными, однако с развитием индустриализации среднее значение CO_2 в воздухе возросло с 270 до 335 мкл/л, а к началу XXI века – до 367 мкл/л.

Увеличение скорости фотосинтетического газообмена и площади листьев в посевах современных культурных растений более значительно стимулирует прирост их сухой массы по сравнению с урожаем семян [8]. Реакции C_3 и C_4 растений на повышение концентрации CO_2 в воздухе оказались подобными, однако диапазон колебаний параметров фотосинтеза у C_4 -растений был выше по сравнению с C_3 -растениями. Увеличение содержания CO_2 в воздухе привело не только к увеличению площади листьев современных

растений, но и продолжительности жизни и толщины листьев, увеличению числа клеток мезофилла и хлоропластов в клетках, соотношения подземной и надземной частей растений [17]. В ответ на рост концентрации CO_2 уменьшилась устьичная щель, что привело к уменьшению проводимости водяного пара. Установлено, что в предыдущие геологические периоды снижение содержания CO_2 в атмосфере вызывало увеличение числа устьиц на единицу поверхности листа, а при его повышении – количество устьиц снижалось [11].

Влияние температуры на эффективность C_3 -фотосинтеза объясняют тем, что оксигеназная реакция, которую катализирует Рубиско, непропорционально усиливается с ростом температуры по сравнению с реакцией карбоксилирования. Оксигеназная реакция лежит в основе фотодыхания, которое растет непропорционально относительно фотосинтеза при повышении температуры и приводит к прогрессивному уменьшению эффективности C_3 -фотосинтеза. В процессе фотодыхания происходит светозависимое поглощение кислорода и образование CO_2 , превращение в хлоропласте фосфогликолата в гликолат, который мигрирует в пероксисомы, где в присутствии кислорода окисляется до глиоксилата глиоксалатоксидазой. Еще одним источником образования гликолата является транскетолазная реакция цикла Кальвина. Потеря CO_2 в результате темнового дыхания за сутки может составлять до 50% общего баланса углерода растений, что сопровождается повышением коэффициента дыхания поддержания при неизменном значении коэффициента дыхания роста [6].

Показано, что в листьях молодых растений повышение концентрации CO_2 в воздухе мало влияло на активность главного фермента фотосинтеза Рубиско, но в зрелых листьях она снижалась [12]. В условиях дефицита CO_2 в листьях C_3 -растений усиливается карбоангидразная система, которая, как полагают, ускоряет поток CO_2 в клетку и поддерживает его концентрацию в микропространстве у центров активации и карбоксилирования Рубиско [7]. Существуют множественные формы карбоангидразы, которые определяют ее полифункциональность, включающую транспорт углекислоты через мембраны, превращение ее в форму, которая используется при карбоксилировании, поддержание концентрации у мест карбоксилирования, стабилизации внутриклеточного pH, участия в фотосинтетической цепи переноса электронов.

Рубиско катализирует не только карбок-

силазную, но и оксигеназную реакцию в одном и том же активном центре [7]. Соотношение скоростей карбоксилазной и оксигеназной реакций при постоянном газовом составе атмосферы и температуре обусловлено спецификой вида растения, но может подвергаться значительным флуктуациям при изменении соотношения CO_2/O_2 и температуры в непосредственном окружении активного центра Рубиско. Считают, что повышение содержания CO_2 в атмосфере, потепление и аридизация климата способствуют распространению C_4 -растений, однако благодаря особенностям устьичного аппарата C_3 -растения остаются более устойчивыми к стрессам как и миллионы лет назад [14]. Могут получить преимущества и заселить новые ареалы суши засухоустойчивые и солеустойчивые виды растений. Не исключена также ретроэволюция более молодого C_4 -пути фотосинтеза.

Интенсивность фотосинтеза листьев зависит от запроса на ассимиляты со стороны потребляющих органов, донорно-акцепторных отношений в системе целого растения [5]. У многих видов растений апопласт функционирует как промежуточный компартмент, через который проходит сахароза перед ее загрузкой во флоэму и этот процесс энергозависим. У древесных, тыквенных и некоторых других видов транспорт ассимилятов до флоэмы осуществляется через симпласт. У культурных растений преобладает апопластный путь, но все растения частично используют симпластный. Различия заключаются в компартменте, из которого осуществляется загрузка основной массы ассимилятов. Обычно объем воды апопласта составляет 1–3% от общего содержания в листе, но его важная регуляторная роль не вызывает сомнений. Резкое увеличение количества фотоассимилятов в апопласте наблюдают в условиях засухи, когда тормозится их отток во флоэму, а также при усилении освещенности, что снижает экспортную функцию листа и служит ограничением фотосинтеза.

У монокарпических растений, к которым относят многие культурные злаки, верхние листья служат донорами ассимилятов для формирующихся репродуктивных органов, нижние – для корней [9]. Это обусловлено тем, что каждая ситовидная трубка флоэмы снаружи омывается встречным потоком транспирационной воды. В терминальных комплексах флоэмы растений апопластного типа ассимиляты выходят из клеток мезофилла а апопластное пространство и уже из него поступают в клетки-спутники флоэмных окончаний. Эти клетки имеют мало ва-

куолей и много складок–протуберанцев в плазмалемме, увеличивая ее поверхность. Закачка сахарозы в клетки–спутники флоэмы осуществляется за счет активного, энергозависимого транспорта и при этом создается большой градиент концентрации сахарозы. Далее сахароза по плазмодесмам попадает из сопровождающих клеток в ситовидные трубки, где движется пассивно по градиенту концентрации к акцептору.

Между отдельными потребителями ассимилятов может возникать конкуренция, которая влияет на характер их распределения в целом растении, сохранении числа потребителей ассимилятов. Индукцию перераспределения фотоассимилятов между вегетативными органами от-

Выводы

В процессе эволюции эукариот была сформирована система каротиноидов, непосредственно участвующая в энергетических процессах фотосинтеза. В мире растений известны три ксантофилловых цикла, в которых задействованы сходные циклические превращения ксантофиллов – реакции дезэпоксидации и эпоксидации [3]. Ксантофиллы виолаксантинового цикла участвуют в поглощении световой энергии и ее передаче хлорофиллу, локализованы в минорных субъединицах светособирающего комплекса фотосистемы I, которые служат каналами для стока энергии от внешнего светособирающего комплекса к реакционному центру P680. Зеаксантин и энтераксантин защищают фотосинтетический аппарат от излишка энергии возбуждения при высокой интенсивности света. Одним из путей протекторного действия считают синглет–синглетный перенос энергии от возбужденных молекул хлорофилла к ксантофиллам, которые осуществляют процесс термальной диссипации. Работа виолаксантинового цикла осуществляется в широком диапазоне условий, в которых проходит фотосинтез и осуществляется нормальная жизнедеятельность растений. Пигменты виолаксантинового цикла локализованы в липидной части хлорофилл–белкового светособирающего комплекса тилакоидов и способны к тушению возбужденного триплетного состояния хлорофилла и активных форм кислорода. Во взаимодействии с хлорофиллом в триплетном

носят к запуску процессов старения, инициация программы которого у монокарпических растений начинается в период цветения [9]. Интенсивность стока, перераспределение сахаров регулирует транскрипцию ядерных генов, которые кодируют малую субъединицу Рубиско, белки связанные с хлорофиллами, D–субъединицу тилакоидной АТФазы. Ключевыми ферментами в регуляции силы стока считают внеклеточные инвертазы, которые обеспечивают углеводами развитие микроспор. Процессы старения листьев включают деструкцию хлоропластов и катаболизм хлорофилла, белков, нуклеиновых кислот, липидов, контролируются на генетическом уровне, регулируются сетью фитогормонов.

состоянии при освещении тилакоидов каротиноиды переходят в возбужденное состояние, которое дезактивируется без излучения энергии. Виолаксантиновый цикл включен в систему реакций, которые изменяют соотношение АТФ/НАДФ–Н₂ и таким образом регулируют процессы, связанные с транспортом электронов в хлоропластах. Кофактором превращения виолаксантина является аскорбат, протонированная форма которого служит эндогенным донором электронов и протонов в реакции дезэпоксидации. Зеаксантин расположен в строме, является монооксигеназой и основным условием ее активности является НАДФ–Н. Активность виолаксантинового цикла не лимитируется количеством ферментов, превращения виолаксантина в зеаксантин происходит в течение 10–30 мин., обратное превращение идет в 5–10 раз медленнее. На реакции виолаксантинового цикла оказывает влияние температура, содержание CO₂, O₂, ионов марганца, метаболитов.

Процесс эволюции фотосинтеза продолжается в настоящее время и обусловлен глобальными изменениями климата на планете. Сохранение зеленого покрова Земли, интенсификация фотосинтеза, повышение продуктивности культурных растений остаются главными стратегическими задачами современной физиологии растений на всех уровнях – от молекулярного до экологического.

Література

1. Голубев И.С. Термодинамические критерии эволюции и развития биосистем // Журнал общей биологии. – 1991. – Т. 52, №2. – С.149–161.
2. Игамбердиев А.У. Фотодыхание и биохимическая эволюция растений // Успехи современной биологии. – 1988. – Т. 105, №3. – С. 488–504.
3. Маслова Т.Г., Марковская Е.Ф. Современные представления о функционировании виолаксантинового цик-

- ла (развитие идей Д.И Сапожникова) // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, №3. – С. 472–480.
4. Романова А.К. Физиолог–биохимические признаки и молекулярные механизмы адаптации растений к повышенной концентрации CO₂ в атмосфере // Физиология растений. – 2005. – Т. 52, № 1. – С. 129–145.
 5. Чиков В.И. Эволюция представлений о связи фотосинтеза с продуктивностью растений // Физиология растений. – 2008. – Т. 55, № 1. – С. 140–154.
 6. Amthor J.S., Koch G.W., Bloom A.J. Respiration in a future, higher– CO₂ world // Plant Cell Environ. – 1991. – Vol. 14.– P. 13–20.
 7. Badger M.R., Price G.D. The role of carbonic anhydrase in photosynthesis // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1994. – Vol. 45. – P. 369–392.
 8. Bowes G. Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO₂ levels // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol Biol. – 1993. – Vol. 44. – P. 9–20.
 9. Davies P.J., Gan S. Towards an integrated view of monocarpic plant senescence // Физиология растений. – 2012. – Т. 59, №4. – С. 509–520.
 10. Hetch M.D. C₄–Photosynthesis: an unlikely process // Plant Cell Physiol. – 1992. – Vol. 33, №4. – P. 333–342.
 11. Korschner W.M., Wagner F., Visscher E.N., Vissner H. The response of leaf stomatal frequency to a future CO₂ – enriched atmosphere: constrains from historical observations // Geologische Rundschau. – 1997. – Vol. 86. – P. 512–517.
 12. Majeau N., Coleman J.R. Effect of CO₂ on carbonic anhydrase and ribulose–1,5–bisphosphate carboxylase/oxygenase expression in pea // Plant Physiol. – 1996. – Vol. 112. – P. 569–574.
 13. Nelson N., Yocum Ch. Structure and function of photosystems I and II // Annu. Rev. Plant Biol. – 2006. – Vol. 57. – P. 521–565.
 14. Retallack G.J.A 300–million –Year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles // Nature. – 2001. – Vol. 411. – P. 287–290.
 15. Rochaix J.D. Assembly of the Photosynthetic Apparatus// Plant Physiology. – 2011. – Vol. 155. – P. 1493–1500
 16. Terashima I., Hanba Y.T., Tholen D., Niinemets U. Leaf Functional Anatomy in Relation to Photosynthesis // Plant Physiology. – 2011. – Vol. 155 – P. 108–116.
 17. Urban O. Physiological impacts of elevated CO₂ concentrations ranging from molecular to whole plant response // Photosynthetica. – 2003. – Vol. 41. – P. 9–20.

ZHUK O.I.

Institute of plant physiology and genetics

Ukraine, 03022, Kyiv, Vasylykyska st., 31/17, e-mail: zhuk_bas@volicable.com

EVOLUTIONAL ASPECTS OF PHOTOSYNTHESIS FORMATION

Aims. The photosynthesis evolution in connection with climate changes and CO₂ content in Earth atmosphere in different geological periods and in last ages is considered. The C₃–type of photosynthesis is more ancient and appeared in period of plant adaptation to life in land and genesis of vascular plants 300 million years ago. The large amount of modern plant species remained the C₃–type of photosynthesis that was effective under low temperatures, humidity and illumination conditions. The C₄–type of photosynthesis was formed under damp and hot climate and decreasing CO₂ content in atmosphere. **Methods.** The leaves of this type plants have the specific type of structure and high effectiveness of photosynthetic processes under temperatures higher than 25–30 °C. Effectiveness of C₃–type of photosynthesis under high temperature conditions decreases through shift of Rubisco from carboxylation to oxygenation reaction, enhancing photorespiration and CO₂ losses. **Results.** The development of industrialization led to increasing of CO₂ content in air that increased the rate of photosynthetic gaseous exchange, stimulated increase of plant weight, leaves square, quantity of mesophyll cells and chloroplasts in C₃ and C₄–plants. The relation of carboxylation and oxygenation of Rubisco reaction rates under constant gaze structure of atmosphere and temperature determined by specificity of species but could considerably fluctuate between under changes of relation CO₂ / O₂ and temperature in microspace.

Key words: photosynthesis, evolution, CO₂ content, C₃ and C₄–plants.