

УДК 582.572.225(581.823:581.132)58.056

## Особенности клеточной организации мезофилла листа луков (род *Allium* L.) при адаптации к аридности климата

### Mesophyll cell structure in onion leaves (genus *Allium* L.) at adaptation to climate aridity

Юдина П. К., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А.

Yudina P. K., Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Ivanov L. A.

Ботанический сад УрО РАН, 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144, Россия. E-mail: Polina.yudina@botgard.uran.ru

Botanical Garden of Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 8 Marta, 202a, Ekaterinburg, 620144 Russia

**Реферат.** Проведены исследования параметров листьев и структуры мезофилла листа более 30 ксерофитных видов, доминантных и преобладающих в трех степных сообществах Забайкалья и Монголии. Сравнительный анализ представителей рода *Allium* и других ксерофитных видов, представленных двудольными видами и злаками, показал существенные отличия структуры мезофилла луков. Луки имели в 2–3 раза более толстые листья, но минимальную плотность листовых тканей. Отличительной чертой мезофилла луков были большие размеры фотосинтезирующих клеток и высокое число хлоропластов в них. При этом концентрация клеток в единице площади проекции листа у луков была минимальной – в 3–5 раз ниже, чем в листьях других ксерофитов. Внутривидовое варьирование, изученное для *Allium bidentatum* Fisch. ex Prokh. в настоящей и пустынной степи, показало значительное увеличение объема клеток мезофилла от 9 до 35 тыс. мкм<sup>3</sup> и общей поверхности мембран клеток на единицу площади листа от 19 до 56 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> при увеличении аридности климата. Сделан вывод о ключевом значении размеров клеток мезофилла при адаптации луков к аридности климата.

**Summary.** Leaf traits and mesophyll structure of leaf for more than 30 dominant and prevailing xerophytic species in three steppe communities of Transbaikalia and Mongolia were studied. Comparative analysis of the *Allium* species and other xerophytic species, represented by dicotyledonous species and grasses showed significant differences of the structure of onion mesophyll. *Allium* species had 2–3 times thicker leaves, but the minimum leaf density compared to other xerophytes. Distinctive features of the mesophyll of onions were the large size of the photosynthetic cells and the high number of chloroplasts in them. The concentration of cells per unit of leaf area projection in the onion species was 3–5 times lower than in leaves of other species. Intraspecific variation was studied for *Allium bidentatum* Fisch. ex Prokh. In desert vs true steppe *A. bidentatum* showed a significant increase in the cell volume from 9 to 35 thousand mkm<sup>3</sup> and the total cell surface per leaf area from 19 to 56 cm<sup>2</sup>/cm<sup>2</sup>. It was concluded that cell size was a key parameter in structural adaptation of the *Allium* species to climate.

Представители рода *Allium* широко распространены в степных сообществах Забайкалья (Фризен, 1988) и составляют неотъемлемую часть экосистем. Адаптивные черты фотосинтетического аппарата луков связаны с их схожестью с растениями-суккулентами, отличающимися по ряду особенностей от других ксерофитов: склерофитов и афильных видов (Гамалей, Шийревдамба, 1988). Известно, что адаптации растений в аридном климате направлены на уменьшение транспирации и сохранение водного запаса (Galmes et al., 2012). У суккулентов на морфологическом уровне они проявляются в виде невысокой плотности мезофилла, отсутствии склеренхимы, мелких межклетниках, наличии четко выраженной водоносной паренхимы, либо в случае ее отсутствия обладают сильно обводненными клетками мезофилла (Гамалей, Шийревдамба, 1988). Изучению морфологии и анатомии луков посвящено значительное число работ (Фризен, 1988; Черемушкина, 2004; Жапова, Анцупова, 2015), кроме того, исследованы водный режим и фотосинтез отдельных видов (Попова, 1977; Слемнев, Цоож, 1988; Иванов и др., 2004; Шереметьев, 2005). В то же время, несмотря на особенное строение фотосинтетических органов луков, существуют лишь незначительные данные о количественных параметрах фотосинтетических клеток и хлоропластов. Так, показано, что ассимиляционный аппарат *Allium polyrhysum* Turcz. ex Regel характеризовался крупными клетками мезофилла (49 тыс. мкм<sup>3</sup>) и высокой концентрацией хлоропластов в клетке мезофилла (75 шт.) (Иванов и др., 2004), а Г. К. Зверевой (1986)

для *Allium anisopodium* Ledeb. и *Allium senescens* L. на петрофитных участках степей Тувы было выявлено высокое значение числа хлоропластов на единицу площади листа. Однако, в целом, точные количественные данные о структуре листа в связи видов рода *Allium* в связи с адаптацией к аридности климата до сих пор отсутствуют. Целью работы было выявить структурные особенности адаптации фотосинтетического аппарата луков к аридности климата в степных сообществах Забайкалья и Монголии.

Нами было проведено исследование мезоструктуры фотосинтетического аппарата листьев степных ксерофитов в трех сообществах в Западном Забайкалье и Монголии: г. Северобайкальск (55°39' с. ш., 109°22' в. д., реликтовые участки луговой степи в лесной зоне); ст. Сульфат (51°21' с. ш., 106°34' в. д., петрофитный вариант злаково-разнотравной настоящей степи), п. Унджул, Монголия (46°50' с. ш. 105°47' в. д., дерновинно-злаковая степь). Объем изученного материала составил 36 образцов, принадлежащих к 31 виду. Изучены представители рода *Allium*: *A. anisopodium* Ledeb.,, *A. bidentatum*

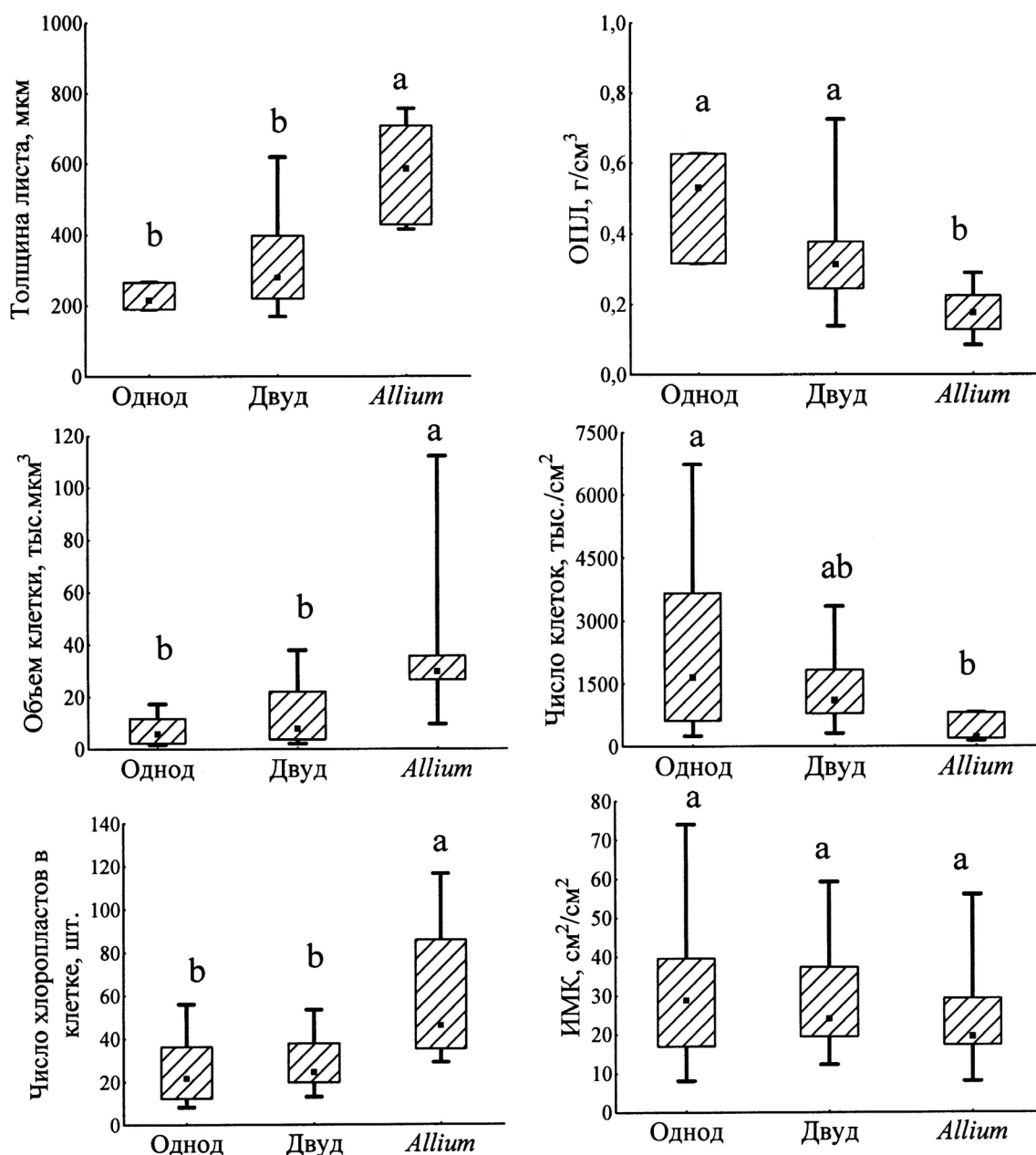


Рис. Диаграммы распределения параметров мезоструктуры листа степных ксерофитов растений Забайкалья и Монголии. Точка – медиана, заштрихованная область – 25–75 % видов, концевые отметки – минимальные и максимальные значения. Латинскими буквами обозначена достоверность различий, одинаковые буквы обозначают отсутствие достоверных различий. ОПЛ – объемная плотность листа, ИМК – индекс мембран клеток.

Fisch. ex Prokh., *A. tenuissimum* L., *Allium* sp. Другие однодольные: *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Carex pediformis* C.A. Mey, *Festuca albifolia* Reverd., *Stipa krylovii* Roshev. Двудольные: *Amblynotus rupestris* (Pall. ex Georgi) Popov ex Serg., *Astragalus versicolor* Pall., *Caragana stenophylla* Pojark., *Convolvulus ammannii* Desr., *Cymbaria daurica* L., *Dontostemon integrifolius* (L.) C.A. Mey., *Dracocephalum fruticulosum* Steph., *Eremogone meyeri* (Fenzl) Ikonn., *Erysimum flavum* (Georgi) Bobrov, *Eurotia ceratoides* (L.) C.A. Mey, *Filifolium sibiricum* Kitam., *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *Ixeridium graminifolium* (Ledeb.) Tzvelev, *Neopallasia pectinata* (Pall.) Poljakov, *Oxytropis oxyphylla* (Pall.) DC., *Panzerina lanata* (L.) Sojak, *Potentilla nudicaulis* Willd. ex Schlecht., *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C.A. Mey., *Saussurea salicifolia* (L.) DC., *Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb., *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank, *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz. Параметры мезофилла листа определяли согласно методикам (Мокронос, 1981; Иванова, Пьянков, 2002). Для исследования брали полностью сформированные листья среднего яруса растений в фазе бутонизации-цветения. Были определены анатомо-морфологические характеристики листа: площадь, толщина и объемная плотность листа (ОПЛ), размеры и количество клеток мезофилла и хлоропластов, а также интегральные показатели мезофилла листа – индекс мембран клеток (ИМК, общая поверхность клеток мезофилла в расчете на единицу площади листа, см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup>). Определение размеров клеток и хлоропластов проводили с помощью автоматизированного анализатора изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия).

Анализ морфологических параметров листа (рис.) показал, что луки характеризовались высокими значениями толщины листа со значением 579 мкм, тогда как у других однодольных и двудольных видов она в среднем составила 220–320 мкм. В литературе показано, что склеромофные виды в целом отличаются высокой плотностью сложения тканей (Воронин и др., 2003), низкой – до 10–20 % – долей межклетников (Гамалей, Шийревдамба, 1988). Действительно, изученные виды степных ксерофитов отличались значимо более высокими значениями объемной плотности листа по сравнению с луками, которые по содержанию воды (Шереметьев, 2005) и объемной плотности листа (рис.) приближаются к суккулентам. Отличительной особенностью клеточной структуры мезофилла луков были большие размеры клеток, объем которых в 2–4 раза превышал размеры клеток других ксерофитных видов. Так, объем клетки для луков в среднем составил 43 тыс. мкм<sup>3</sup>, что по значениям совпадало с полученными ранее данными для *A. polyrhysum* в степных сообществах Монголии, у которых объем клетки составил 49 тыс. мкм<sup>3</sup> (Иванов и др., 2004). Число пластид в клетке луков также было значимо более высоким и составило 63 хлоропласта на одну клетку мезофилла. В то же время число клеток мезофилла в листе было низким – 200–400 тысяч на 1 см<sup>2</sup> проекции листа. Для сравнения, у других однодольных растений – злаков и осок, обитающих в тех же условиях, среднее число клеток составило 2360 тыс./см<sup>2</sup>. Сочетание больших размеров клеток и их низкой концентрации в листе обычно характерно для суккулентов, что позволяет отнести луки к суккуленто-подобному типу ксерофитов (Гамалей, Шийревдамба, 1988). Следует отметить, что обратно пропорциональное отношение числа и размеров клеток у луков (малое количество крупных клеток) и других ксерофитов (большое количество мелких клеток) привело к близким значениям общей поверхности клеток в единице площади листа (ИМК), что свидетельствует о важном значении этого параметра в адаптации растений к аридности климата

Таблица

Параметры клеток и хлоропластов у *Allium bidentatum* Fisch. ex Prokh. в степной и пустынно-степной зонах Забайкалья и Монголии

Параметры	Степь	Пустынная степь
Толщина листа, мкм	586 ± 29	758 ± 38
Объем клетки, тыс. мкм <sup>3</sup>	9,5 ± 0,5	35,7 ± 1,8
Число клеток, тыс./см <sup>2</sup>	810 ± 40	813 ± 41
Число хлоропластов в клетке, шт.	29 ± 2	35 ± 2
Объем хлоропласта, мкм <sup>3</sup>	19,5 ± 1,0	37,0 ± 1,9
Число хлоропластов, млн./см <sup>2</sup>	28,8 ± 2,9	28,7 ± 2,9
ИМК, см <sup>2</sup> /см <sup>2</sup>	19,4 ± 1,9	56,1 ± 5,6

(Иванова, 2014). Ксерофиты с разными структурно-функциональными типами листьев в одинаковых условиях произрастания формируют сходные значения ИМК, характеризующего величину поверхности, доступной для диффузии  $\text{CO}_2$  из межклеточного пространства к местам карбоксилирования.

Нами изучено также внутривидовое варьирование у вида *Allium bidentatum* Fisch. ex Prokh. в настоящей и пустынной степи (табл.). Показано, что в южной точке происходило значительное увеличение объема клеток мезофилла от 9 до 35 тыс.  $\text{мкм}^3$ , что, вероятно, было связано с характерным для суккулентных видов увеличением накопления воды в клетках мезофилла. Увеличение объема клеток при неизменном их числе привело к увеличению толщины листа и возрастанию значений ИМК от 19 до  $56 \text{ см}^2/\text{см}^2$ . Ранее при анализе изменений параметров клеток и хлоропластов вдоль градиента аридности в тех же районах (Юдина и др., 2016) было выявлено увеличение ИМК в сообществах и на внутривидовом уровне у представителей семейства *Poaceae*. Однако для злаков высокие значения ИМК были связаны в большей степени с увеличением числа клеток в единице площади листа, а не их объема. Таким образом, ключевым параметром структуры мезофилла луков является объем клетки, увеличение которого обеспечивает, с одной стороны, возможность для запасаания воды, а с другой, формирование поверхности мезофилла для диффузии  $\text{CO}_2$ , необходимые для адаптации к климату.

**Благодарности.** Работа поддержана РФФИ № 15–04–04186 и РФФИ № 15–04–06574.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Воронин П. Ю., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А., Аненхонов О. А., Блэк К. К., Гунин П. Д., Пьянков В. И. Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ при аридизации климата Евразии // Физиология растений, 2003. – Т. 50, № 5. – С. 680–687.
- Гамалей Ю. В., Шийреждамба Ц. Структурные типы пустынных растений. Пустыни Заалтайской Гоби: Характеристика растений-доминантов. – Л.: Наука, 1988. – С. 44–106.
- Зверева Г.К. Экологические особенности ассимиляционного аппарата степных растений Центральной Тувы // Экология, 1986. – № 3. – С. 23–27.
- Жапова О. И., Анцупова Т. П. Морфология и анатомия *Allium senescens* L., произрастающего на территории юго-восточного Забайкалья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. (25–29 мая 2015 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. – С. 259–264.
- Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Чечулин М. Л., Царенханд Г., Гунин П. Д., Пьянков В. И. Структурно-функциональные основы экспансии *Ephedra sinica* в степных экосистемах Монголии // Физиология растений, 2004. – Т. 51, №4. – С. 521–528.
- Иванова Л. А., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений, 2002. – Т. 49, № 3. – С. 467–480.
- Иванова Л. А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология, 2014. – № 2. – С. 109–118.
- Мокронос А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. – М.: Наука, 1981. – 196 с.
- Попова Т. А. О биологии плотнодерновинных луков (*Allium polyrhizum* Turcz., *A. bidentatum* Fisch.) Монголии // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. – Л.: Наука, 1977. – С. 165–173.
- Слемнев Н. Н., Цоож Ш. Дневные и вегетационные изменения фотосинтеза растений // Пустыни Заалтайской Гоби: Характеристика растений-доминантов / Под ред. Ю. В. Гамалея и др. – Л.: Наука, 1988. – С. 142–159.
- Фризен Н. В. Луковые Сибири: Систематика, кариология, хорология. – Новосибирск: Наука: Сиб. отд-ние, 1988. – 185 с.
- Черемушкина В. А. Биология луков Евразии. – Новосибирск: Наука, 2004. – 279 с.
- Шереметьев С. Н. Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). – М: Товарищество научных изданий КМК. 2005. – 271 с.
- Юдина П. К., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А. Параметры мезофилла листа как индикаторы изменения функциональных свойств растительных сообществ и видов в степях Западного Забайкалья и Монголии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. Статей по материалам XV междунар. науч.-практ. конф. (23–26 мая 2016 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2016. – С. 501–505.
- Galmes J., Flexas J., Medrano H., Niinemets Ü., Valladares F. Ecophysiology of photosynthesis in semi-arid environments // Terrestrial Photosynthesis in a Changing Environment: a Molecular, Physiological and Ecological Approach Cambridge University Press, 2012. – P. 448–464.