

УДК 581.823+581.132

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

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

## ВНУТРИВИДОВОЕ ВАРЬИРОВАНИЕ ПОКАЗАТЕЛЕЙ МЕЗОСТРУКТУРЫ ЛИСТА СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ В ЗАПАДНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ

### INTRASPECIFIC VARIATION OF LEAF MESOSTRUCTURE OF SOME SPECIES IN SEMI- ARID REGIONS IN WESTERN TRANSBAIKALIA.

Статья посвящена изучению варьирования показателей мезоструктуры листа для четырех видов растений в Западном Забайкалье в районах с разной степенью аридности климата: *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C. A. Mey, *Artemisia frigida* Willd. Каждый вид изучен в двух подзонах растительности – остепненные склоны таежной зоны северного побережья озера Байкал и настоящая степь Западного Забайкалья в районе Гусиноозерска. Исследования структуры мезофилла листа проводили в соответствии с методикой мезоструктуры фотосинтетического аппарата А.Т. Мокроносова. Выявлено, что у изученных видов толщина и удельная поверхностная плотность листа изменялись в пределах 10–30 %. Размеры клеток изменялись в большей степени у вида, обладающего крупными клетками, – *Ptilotrichum tenuifolium*. При этом размеры клеток мезофилла изученных видов изменялись разнонаправлено при увеличении аридности климата, что не подтверждает общепринятые представления об уменьшении размеров клеток листьев в более аридных условиях. Наибольшее значение для адаптации к климату имели интегральные показатели – у видов с изопалисадным и гомогенным (у злаков) строением мезофилла, наиболее типичных для степей, при усилении аридности климата происходило увеличение общей поверхности клеток мезофилла в расчете на единицу площади листа. Варьирование значений внутренней ассимиляционной поверхности листа было больше, чем внешних листовых параметров – до 30–60 %. Сделан вывод, что адаптация фотосинтетического аппарата степных растений к аридному климату происходит, прежде всего, на уровне интегральных показателей мезофилла.

Растительность семиаридных территорий характеризуется рядом адаптаций к ограничению воды и питательных веществ, которые затрагивают физиологические, структурные и фенологические свойства растений (Galmes et al., 2012). Исследования внутривидовых изменений у степных растений вдоль градиента аридности – хорошо известный способ изучения механизмов адаптации растений к климату. Такой подход хорошо применим как на уровне вида (Назаров, 1978; Jelings, 1983; Иванова, Пьянков, 2002; Ackerly et al., 2002; Garnier et al., 2004; Moreno, Bertiller, 2015), так и сообщества, в котором они произрастают (Пьянков, Мокроносов, 1993; Воронин и др., 2003; Garnier et al., 2004; Castro-Diez, 2012). При этом изменчивость свойств отдельных видов вдоль климатических градиентов может носить индивидуальный характер и отличаться от общих изменений, происходящих на уровне сообщества (Essay, 1989; Ivanov et al., 2004, 2008; Castro-Diez, 2012; Moreno, Bertiller, 2015).

Одним из механизмов адаптации растений к аридному стрессу является изменение мезоструктуры листа (Мокроносов, 1981). Такие характеристики как плотность листа, его толщина, доля фотосинтетических и гетеротрофных тканей листа в степных и пустынных растительных сообществах были изучены вдоль широтного профиля Забайкалья и Монголии (Воронин и др., 2003, Юдина и др., 2013). Показано, что при усилении аридного стресса на уровне сообщества в среднем происходит увеличение толщины и плотности листа при снижении доли фотосинтетических тканей в листе. Исследования внутривидовой изменчивости параметров фотосинтетического аппарата в пределах одной климатической подзоны показали, что величина внутрилистовой ассимиляционной поверхности имеет максимальные значения в наиболее благоприятных для вида экологических условиях и может служить индикатором оптимального экологического режима обитания вида (Иванова, Пьянков, 2002). При этом анализ внутривидовых изменений мезоструктуры листа степных растений, произрастающих в разных климатических зонах не проводился.

Нами было проведено исследование внутривидовых изменений мезоструктуры фотосинтетического аппарата листьев у 4 видов степных растений Западном Забайкалье. Это *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C. A. Mey, *Artemisia frigida* Willd. (табл.). Изученные виды относились к разным систематическим группам и жизненным формам.

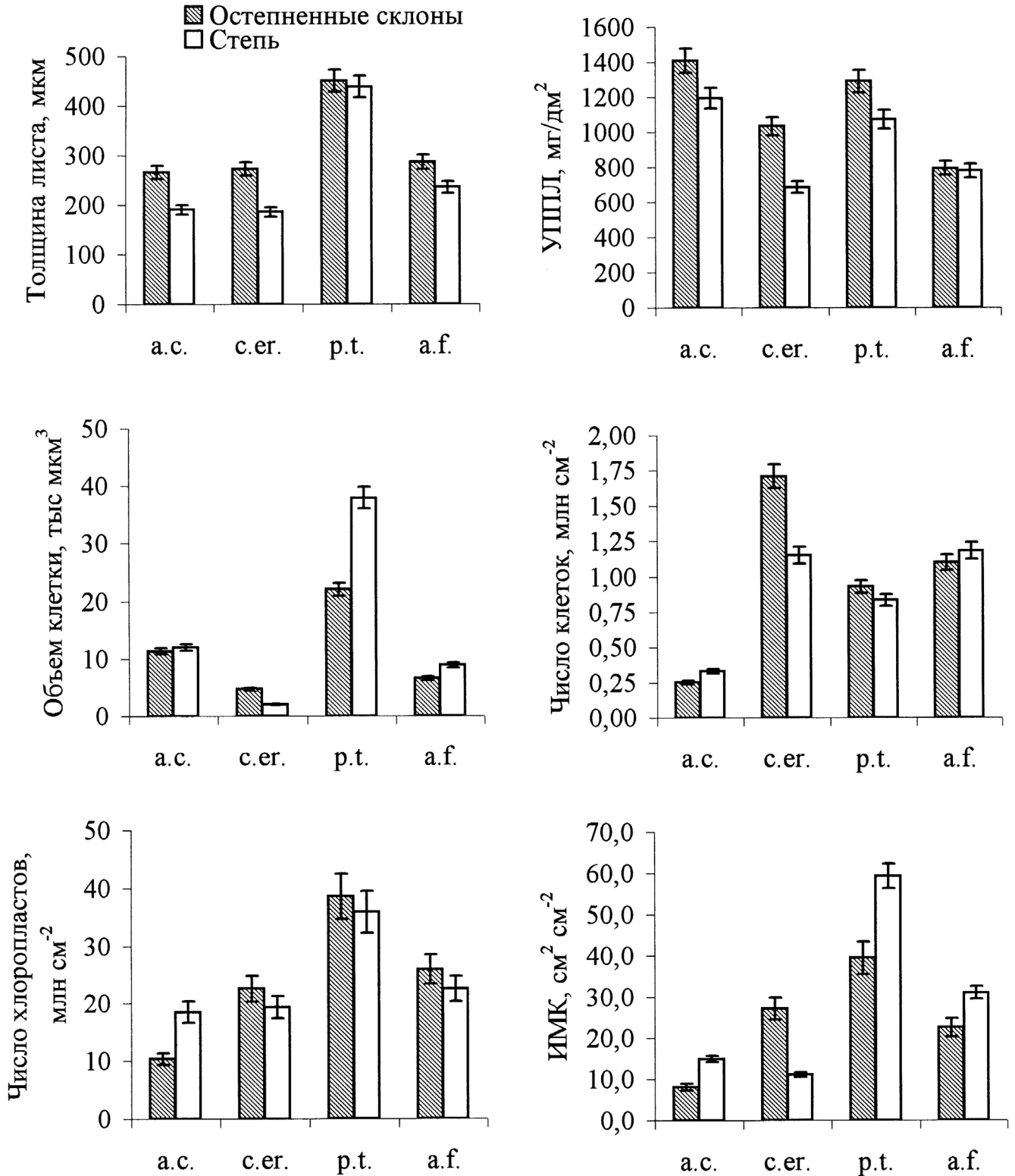


Рис. 1. Параметры мезоструктуры у *Agropyron cristatum* (a.c.); *Chamaerhodos erecta* (c.er.); *Ptilotrichum tenuifolium* (p.t.); *Artemisia frigida* (a.f.) в двух районах с разной степенью аридности климата.

Изученные виды относились к доминантным и наиболее характерным видам сообществ. Каждый вид был изучен в двух районах с разной степенью аридности климата: Республика Бурятия, г. Северобайкальск, 55°39' с. ш. 109°22' в. д., реликтовые участки луговой степи в лесной зоне, индекс аридности 47,2; Республика Бурятия, с. Тохой, 51°21' с. ш. 106°34' в. д., петрофитный вариант злаково-разнотравной настоящей степи, индекс аридности 28,0.

Таблица 1

## Характеристика объектов исследования

Вид	Семейство	Жизненная форма	Тип мезофилла листа
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	Poaceae	Травянистый многолетник	Гомогенный злаков
<i>Chamaerhodos erecta</i> (L.) Bunge	Rosaceae	Травянистый двулетник	Дорзовентральный
<i>Ptilotrichum tenuifolium</i> (Stephan ex Willd.) C.A. Mey	Brassicaceae	Полукустарничек	Изопалисадный
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	Asteraceae	Полукустарничек	Изопалисадный

Параметры мезоструктуры определяли согласно методикам (Мокроносков, 1981; Иванова, Пьянков, 2002). Для исследования брали полностью сформированные листья среднего яруса в фазе бутонизации-цветения. Были определены анатомо-морфологические характеристики листа: площадь, толщина и удельная поверхностная плотность листа (УППЛ), 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,  $\text{см}^2/\text{см}^2$ ) и хлоропластов (ИМХ, общая поверхность хлоропластов в расчете на единицу площади листа,  $\text{см}^2/\text{см}^2$ ). Определение размеров клеток и хлоропластов проводили с помощью автоматизированного анализатора изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия).

На рисунке 1 показаны изменения параметров мезоструктуры листа у изученных видов при усилении аридности климата. Виды обладали небольшими размерами листовой пластинки, не превышающие 1  $\text{см}^2$ , толщина листа составила в среднем от 200 до 450  $\mu\text{м}$ , а УППЛ – не менее 800  $\text{мг}/\text{дм}^2$ , что является характерными значениями для степных растений (Зверева, 2000; Ivanov et al., 2004, 2008). При этом при переходе из лесной зоны в степную толщина листа и удельная поверхностная плотность листа уменьшались у трех из четырех изученных видов. Изученные виды степных растений различались по размерам клеток. *P. tenuifolium* обладал крупными клетками объемом более 20 тыс.  $\mu\text{м}^3$ , *Ch. erecta* – мелкими, менее 5 тыс.  $\mu\text{м}^3$ . *A. cristatum* и *A. frigida* характеризовались промежуточными значениями объема клеток мезофилла. Объем клетки у изученных видов изменялся по-разному в зависимости от климата. У видов с изопалисадным строением мезофилла размеры клеток в условиях настоящей степи увеличивались, а у дорзовентрального вида – *Ch. erecta* – уменьшались, у злака *A. cristatum* – не изменялись.

Число клеток, в свою очередь, также значительно различалось между видами – оно было минимальным у *A. cristatum* и максимальным у *Ch. erecta*. При этом для каждого вида размах значений не превышал 10–30 %. При усилении аридности климата число клеток уменьшалось у *P. tenuifolium* и *Ch. erecta* и не изменялось у двух других видов. Число хлоропластов на единицу площади было максимальным у *P. tenuifolium* за счет большого количества хлоропластов в клетке и составило 37 млн./ $\text{см}^2$ . Интегральные показатели мезофилла, такие как индекс мембран клеток, или общая поверхность клеток в единице площади листа (ИМК) увеличивались при усилении аридности климата у видов с изопалисадным строением мезофилла и злаков, наиболее характерных для степи. У одного вида с дорзовентральным строением – *Ch. erecta* наблюдали уменьшение ИМК. Механизмы формирования ИМК были различными у изученных видов. У *P. tenuifolium* и *A. frigida* значение ИМК зависела от размеров клеток, у *A. cristatum* – от числа клеток, а уменьшение ИМК у *Ch. erecta* определялось как числом клеток, так и их размерами. Адаптация фотосинтетического аппарата степных растений к аридному климату происходит, прежде всего, на уровне интегральных показателей мезофилла.

Работа поддержана РФФИ №11-04-00435-а.

## 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.

**Зверева Г.К.** Экологические особенности ассимиляционного аппарата степных растений Центральной Тувы // Экология, 1986. – № 3. – С. 23–27.

**Иванова Л.А., Юдина П.К., Ронжина Д.А., Иванов Л.А.** Разнообразие параметров мезоструктуры листьев растений Поволжья в связи с аридностью климата // Труды Института биоресурсов и прикладной экологии. Вып. 9: V Все-

российская научно-практическая конференция «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий» (Оренбург, 7–11 июня 2010 г.): сборник статей. – Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2010. – С. 48–49.

**Иванова Л.И., Пьянков В.И.** Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений, 2002. – Т. 49. – С. 467–480.

**Мокроносков А.Т.** Онтогенетический аспект фотосинтеза. – М.: Наука, 1981. – 196 с.

**Пьянков В.И., Мокроносков А.Т.** Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений, 1993. – Т. 40, Вып. 4. – С. 515–531.

**Юдина П.К., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Иванов Л.А., Аненхонов О.А.** Изменение мезоструктуры листьев степных растений вдоль географической трансекты Западного Забайкалья. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии Сб. науч. ст. по материалам XII междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул 28–30 октября 2013 г.) – Барнаул, 2013. – С. 246–249.

**Castro-Diez P.** Functional traits analyses: Scaling-up from species to community level // Plant Soil, 2012. – Vol. 357. – P. 9–12.

**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.

**Garnier E., Cortez J., Billes G., Navas M.-L., Roumet C., Debussche M., Laurent G.R., Blanchard A., Aubry D., Belmann A., Neill C., Toussaint J.-P.** Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession // Ecology, 2004. – Vol. 85(9). – P. 2630–2637.

**Givnish T.J.** Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints // New Phytol., 1987. – V. 106. – P. 131–160.

**Essay K.** The leaf: variations in structure // Anatomy of seed plants, 1989. – P. 351–368.

**Moreno L., Bertiller M.B.** Phenotypic plasticity of morpho-chemical traits of perennial grasses from contrasting environments of arid Patagonia // Journal of Arid Environments, 2015. – Vol. 116. – P. 96–102.

**Ivanov L.A., Ronzhina D.A., Ivanova L.A., Belousov I.V., Chechulin M.L., Gunin P.D., Pyankov V.I.** Structural and functional basis of adaptation of Gobi plants to desertification // Arid ecosystems, 2004. – Vol. 10. – P. 91–102.

**Ivanov L.A., Ronzhina D.A., Ivanova L.A.** Changes in leaf characteristics as indicator of the alteration of functional types of steppe plants along the aridity gradient // Russian Journal of Plant Physiology, 2008. – Vol. 55, No. 3. – P. 301–307.

**Jelings A.J., Usher M.B., Leech R.M.** Variation in the chloroplast to cell area index in *Deschampsia antarctica* along a 16° latitudinal gradient // Brit. Antract. Surv. Bull., 1983. – No. 61. – P. 13–20.

#### SUMMARY

The article is devoted to the study of the variation of leaf mesostructure parameters for four species of plants in the Western Transbaikalia in areas with different degree of aridity of climate: *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge, *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C.A. Mey, *Artemisia frigida* Willd. Each of the species is studied in two subzones of vegetation – steppe slopes in a taiga zone on the northern coast of the lake Baikal and the true steppe of the Western Transbaikalia near Gusinoozersk. The structure of a leaf mesophyll was studied according to a method of mesostructure of the photosynthetic apparatus developed by A.T. Mokronosov. It was revealed that leaf thickness and specific leaf area changed within 10–30%. *Ptilotrichum tenuifolium* possessed the largest degree of mesophyll cell volume variation. At the same, mesophyll cell sizes of the studied species changed in different directions at the increase in aridity of climate, that did not confirm the standard ideas of reduction of the cell sizes of leaves in more arid conditions. The most important for the adaptation to climate were the integral parameters of mesophyll. Species with isopalisade and a homogeneous (Poaceae) mesophyll structure, which are more common for steppes, in more arid climate showed the increase in the general surface of cells of a mesophyll per leaf unit of area. The variation of values of an internal assimilation surface amounted for 30–60% that was more than of a leaf was more, than for leaf morphological parameters. It was concluded that the steppe plants photosynthetic tissue adapt of the to arid climate, first of all, at the level of integral parameters of mesophyll.