

Сравнительный анализ параметров мезоструктуры листьев степных растений с разными структурно-функциональными типами листьев
Comparative analysis of leaf mesostructure traits in steppe plants of different structural-functional types

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, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: Polina.yudina@botgard.uran.ru

Botanical Garden of Ural Division, Russian Academy of Sciences., Ekaterinburg, Russia

Реферат. Проведен сравнительный анализ параметров степных растений Западного Забайкалья и Монголии, принадлежащих к разным структурно-функциональным типам (СФТР). Показано, что растения разных СФТР различались, прежде всего, по параметрам целого листа, таким как удельная поверхностная плотность листа (УППЛ) и объемная плотность листа (ОПЛ). Интегральные параметры мезофилла в большей степени зависели от аридности климата и не зависели от принадлежности растений к определенному СФТР.

Ключевые слова. Аридность, листовые параметры, степь, структурно-функциональные типы растений, фотосинтетический аппарат.

Summary. A comparative analysis of the parameters of plants belonging to different structural-functional types for steppe plants in Transbaikalia and Mongolia was carried out. Plants of different leaf types distinguish primarily by the whole-leaf parameters, such as the leaf mass per area and leaf density. The integral parameters of mesophyll mostly depended on the aridity and did not differ in plants with different structural-functional types of leaves.

Key words. Aridity, leaf traits, photosynthetic apparatus, plant structural and functional types, steppe.

Видовой состав растительности в семиаридных областях может быть различным, но эти экосистемы характеризуются наличием определенных функциональных типов растений (Galmes et al., 2012). Идентификация этих типов – важный шаг при исследовании влияния глобальных климатических изменений на экосистемы (Smith et al., 1997; Иванов и др., 2007, 2009). В настоящее время не существует единой концепции выделения функциональных типов растений и предложены различные подходы, учитывающие морфологические, физиологические и биохимические признаки растений или их комбинации, которые позволяют дать количественную оценку данных. В разных классификациях за основу берется различное количество и сочетание параметров растений (Diaz et al., 1998).

Степные растения относятся преимущественно к травянистым многолетникам, что делает необходимым применение при их функциональной классификации не только внешних габитуальных признаков, но также параметров внутренней организации органов. Известное соответствие листовых параметров растений условиям их произрастания позволяет разрабатывать функциональные классификации на основе внутренней структуры листьев. Например, на основе исследования структурных особенностей листа степных растений Тувы Г. К. Зверева (2000) выделила 4 структурно-адаптивные группы растений: мезоморфную, пикноморфную, склероморфную и суккулентную. Количество исследований, посвященных выделению структурно-функциональных типов растений на основании листовых признаков, незначительно. При этом в литературе указывается, что существенное значение при разделении функциональных типов в соответствии с фотосинтетической способностью листа имеет проводимость мезофилла для диффузии CO₂ (Niinemets et al., 2009; Evans et al., 2009), что определяет возможный приоритет его использования в дальнейших исследованиях (Terashima et al., 2011).

Нами были изучены доминантные и наиболее обильные виды коренных ненарушенных степных сообществ в трех районах, расположенных вдоль градиента аридности в диапазоне между 55°40' и 46°50' с.ш.: реликтовые участки луговой степи в лесной зоне (г. Северобайкальск, Бурятия) – петрофитная злаково-разнотравная степь (ст. Сульфат, Бурятия) – петрофитная дерновинно-злаковая степь (п. Унджул, Монголия). Для каждого вида в каждой точке с 10–15 особей отбирали полностью сформированные листья, из среднего листового яруса. Количественные исследования структуры мезофилла листа проводили в соответствии с методикой мезоструктуры (Мокроносов, 1981; Иванова и др., 2006). Растения находились в стадии бутонизации-цветения. Были определены площадь, толщина, удельная поверхностная плотность листа (УППЛ), 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, см²/см²) и хлоропластов (ИМХ, общая поверхность хлоропластов в расчете на единицу площади листа, см²/см²). Все количественные измерения листьев, тканей, клеток и хлоропластов проводили с помощью компьютерной системы анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия) и светового микроскопа Zeiss AxioStar (Carl Zeiss, Германия) (Иванова и др., 2006).

Исследованные виды растений были подразделены на несколько структурно-функциональных типов (СФТР). СФТР были выделены в соответствии с типом фотосинтеза – C₃ или C₄, систематическим положением – однодольные или двудольные, типом анатомии листа – гомогенный, дорзовентральный, изопалисадный, граминоидный. Среди C₃ двудольных видов выделяли листья с дорзовентральным (ДВ) и изопалисадным (ИП) мезофиллом. Листья с дорзовентральным типом мезофилла характеризовались наличием двух типов клеток – палисадных, расположенных на верхней стороне листа и имеющих цилиндрическую форму, и губчатых, расположенных на нижней стороне листа и обладающих округлой или неправильной формой. В листьях с изопалисадным типом строения мезофилла палисадные клетки расположены у обеих поверхностей листа. Среди однодольных C₃-видов встречались дорзовентральный (*Iris humilis* Georgi.) и гомогенный (*Lilium pumilum* Delile) типы строения листа. Гомогенный мезофилл представителей семейства Alliaceae был выделен в группу с суккулентоподобными листьями. Гомогенный мезофилл злаков и осок был обозначен как "граминоидный" (Гр). Граминоидный мезофилл характеризовался наличием клеток, отличающихся разнообразием форм (округлые, неправильной формы и ячеистые) и расположенных между проводящими пучками.

Фотосинтетические ткани C₄-видов состояли из двух типов клеток: клетки обкладки проводящих пучков и клетки мезофилла. C₄-виды были представлены кохиоидным (*Kochia densiflora* (Moq.) Aellen, *Kochia prostrata* (L.) Schrad.), сальзолоидным (*Salsola collina* Pall.) и хлороидным (*Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi) типами. Данные о типах строения листа C₄-видов даны по статье Ryankov et al. (2000). Поскольку C₄-виды были представлены незначительным числом видов, при статистическом анализе они рассматривались как единая группа с крапц-анатомией. 47 % изученных степных видов обладало изопалисадным типом мезофилла. Наибольшая доля видов с изопалисадным типом мезофилла встречалась в среднем участке градиента – степной зоне. Виды с крапц-анатомией были представлены в степи и пустынной степи. Дисперсионный анализ для степных растений Забайкалья и Монголии позволил выявить степень влияния разных факторов – СФТР и климата – на параметры структуры листа (табл.).

Показано, что растения разных СФТР различались в основном по внешним параметрам листа – УППЛ и ОПЛ, а аридность климата больше влияла на параметры фотосинтетических клеток и интегральные параметры мезофилла. Нами не выявлено значимого влияния СФТР на размеры листовой пластинки. Однако двудольные виды с дорзовентральным мезофиллом обладали более высокими значениями площади листа по сравнению с изопалисадным. Так, у дорзовентральных видов среднее значение параметра составило 16 см² с разбросом от 0,3 см² у *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge. до 100 см² у *Phlomidoides tuberosa* (L.) Moench. У видов с изопалисадным мезофиллом – 1,2 см² с варьированием от 0,01 см² у *Caragana stenophylla* Pojark. до 12 см² у *Panzerina lanata* (L.) Sojak. Толщина листа не зависела от СФТР. У C₃-однодольных злаков и C₃-двудольных она была сходной и составила 220–320 мкм. Единственный вид с дорзовентральным типом мезофилла, относящийся к классу однодольных – *Iris humilis*, характеризовался высокой толщиной листа (720 мкм) по сравнению с двудольными

Таблица

Результаты дисперсионного анализа степных растений Забайкалья в зависимости от климата (южная тайга, настоящая степь, опустыненная степь) и структурно-функционального типа растений (СФТР) и средние значения изученных параметров у растений разных СФТР

	Гр	ИП	ДВ	ANOVA	
				Аридность климата	СФТР
Площадь листа, см ²	2,7 ± 1,0	1,2 ± 0,5	16,8 ± 8,7	4,5	7,2
Толщина листа, мкм	224 ± 22	315 ± 22	263 ± 25	4,3	8,7
УППЛ, мг/дм ²	1279 ± 125	983 ± 51	831 ± 68	5,8	14,4*
ОПЛ, г/см ³	0,49 ± 0,09	0,33 ± 0,02	0,33 ± 0,02	10,1	16,1*
Объем клетки, тыс. мкм ³	7,3 ± 2,0	9,5 ± 1,6	17,3 ± 5,4	2,5	4,7
Число клеток, тыс./см ²	2358 ± 823	1424 ± 149	998 ± 175	23,4**	3,6
Число хлоропластов в клетке, шт,	26 ± 6	25 ± 2	31 ± 4	14,7*	0,1
Объем хлоропласта, мкм ³	24,7 ± 5,2	23,8 ± 1,1	24,7 ± 2,5	16,9*	2,3
Число хлоропластов, млн./см ²	36,3 ± 9,6	29,7 ± 2,0	21,8 ± 2,8	11,2	3,9
ИМК, см ² /см ²	31,6 ± 7,4	29,6 ± 4,2	20,4 ± 1,6	27,4***	4,8
ИМХ, см ² /см ²	12,7 ± 2,7	12,3 ± 1,0	8,6 ± 1,3	12,2*	9,9

Примечание: сила влияния фактора (%) была рассчитана как $SS*100/SS_{общая}$, где SS – сумма квадратов; звездочкой обозначена значимость F-критерия: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$. При анализе не учитывались растения с СФТР представленным одним видом, а именно однодольный вид с гомогенным типом мезофилла *Lilium pumilum* и с дорзовентральным – *Iris humilis*, а также представители рода *Allium* с суккулентоподобными листьями и C_4 -виды.

ми дорзовентральными видами, однако это не повлияло на отличия дорзовентральных видов от других СФТР. УППЛ и ОПЛ зависели от структурно-функционального типа. У растений с граминоидным типом строения мезофилла листа УППЛ составило 1279 мг/дм² с разбросом от 680 у *Carex pediformis* С. А. Меу до 1900 мг/дм² у *Stipa krylovii* Roshev., в то время как у C_3 -двудольных с дорзовентральным и изопалисадным типами листьев УППЛ была ниже в 1,3–1,5 раз. В литературе показано, что виды со склероморфным типом структурной адаптации в целом отличаются высокой плотностью сложения тканей (Воронин и др., 2003) и низкой – до 10–20 % – долей межклетников (Гамалей, Шийревдамба, 1988). Однодольные C_3 -растения с дорзовентральным (*I. humilis*) и гомогенным (*L. pumilum*) типом мезофилла обладали низкими значениями ОПЛ равными 0,11 и 0,10 г/см³ соответственно. Представители семейства Alliaceae характеризовались большой толщиной листа и крупными клетками мезофилла. Возможно, для луков объем клетки является ключевым параметром структуры мезофилла увеличение которого обеспечивает, с одной стороны, возможность для запасаания воды, а с другой, формирование поверхности мезофилла для диффузии CO₂ в условиях засухи (Юдина и др., 2017). В то же время число клеток мезофилла луков в листе было сравнительно низким – 144–813 тысяч на 1 см² проекции листа. Для сравнения, у других однодольных растений – злаков и осок, обитающих в тех же условиях, среднее число клеток было значительно выше и в среднем составляло 2360 тыс./см² при разбросе от 250 тыс./см² у *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. до 6700 тыс./см² у *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski. (Юдина и др., 2016). При этом значения ИМК и ИМХ на единицу площади листа у представителей разных СФТР были сходными. C_4 -виды отличались сравнительно низкими значениями ИМХ. Таким образом, степные растения с разными структурно-функциональными типами листьев формировали сходные значения интегральных показателей мезофилла. Интегральные параметры листа – ИМК и ИМХ – зависели от аридности климата, но не от СФТР. Увеличение значений интегральных показателей мезофилла – важная черта, характеризующая адаптацию фотосинтетического аппарата степных растений к увеличению аридности климата. Увеличение поверхности клеток и хлоропластов положительно влияет на скорость диффузии CO₂ внутри листа и снижает диффузионное сопротивление мезофилла (Мокроносов, 1981; Evans, Caemmerer, 1996; Evans et al., 2009; Terashima et al., 2011; Ivanova et al., 2018).

Таким образом, в ходе анализа параметров целых листьев и показателей мезофилла для разных структурно-функциональных типов листьев степных растений в Западном Забайкалье и Монголии выявлено, что СФТР вносил наиболее существенный вклад в варьирование параметров целого листа. В то же время количественные параметры мезофилла – число и размеры клеток и хлоропластов, общая поверхность клеток и хлоропластов – мало зависели от СФТР.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ 17-29-05019 и 19-54-53015.

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 в ответ на аридизацию климата Евразии // Физиология растений, 2003. – Т. 50, № 5. – С. 680–687.

Иванова Л. А., Петров М. С., Кадушиников Р. М. Определение диффузионного сопротивления мезофилла *Chamaerion angustifolium* методом трехмерной реконструкции клеточной упаковки листа // Физиология растений, 2006. – Т. 53, № 3. – С. 354–363.

Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Циглер Х., Дайгеле К., Гунин П. Д., Пьянков В. И. Влияние межвидовой конкуренции на функциональные свойства растений в горно-степных сообществах Гоби // Экология, 2007. – №3. – С. 172–177.

Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А. Закономерности изменения удельной плотности листьев у растений Евразии вдоль градиента аридности // Доклады академии наук, 2009. – Т. 428, №1. – С. 135–138.

Гамалей Ю. В., Шийредамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов: сб. науч. тр. – Л.: Наука, 1988. – С. 44–106.

Зверева Г. К. Эколого-биологические особенности растений степей Центральной Тувы // Ботан. журн., 2000. – Т. 85, №3. – С. 29–39.

Мокроносков А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. – М.: Наука, 1981. – 196 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. ст. по материалам XV междунар. науч.-практ. конф. (23–26 мая 2016 г, Барнаул) – Барнаул: Концепт, 2016. – С. 501–505.

Юдина П. К., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А. Особенности клеточной организации мезофилла листа луков (род *Allium* L.) при адаптации к аридности климата // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. ст. по материалам XVI междунар. науч.-практ. конф. (5–8 июня 2017 г, Барнаул). – Барнаул: Концепт, 2017. – С. 227–230.

Diaz S., Cabido M., Cazanoves F. Plant Functional Traits and Environmental Filters at a Regional Scale // J. Veg. Sci., 1998. – Vol. 9. – P. 113–122.

Evans J. R., Caemmerer S. Carbon dioxide diffusion inside leaves // Plant Physiol., 1996 – V. 110. – P. 339–346.

Evans J. R., Kaldenhoff R., Genty B., Terashima I. Resistances along the CO₂ diffusion pathway inside leaves // J Exp. Bot., 2009. – Vol. 60. – P. 2235–2248.

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, 2012. – P. 448–464.

Ivanova L. A., Yudina P. K., Ronzhina D. A., Ivanov L. A., Hölzel N. Quantitative mesophyll parameters rather than whole-leaf traits predict response of C₃ steppe plants to aridity // New Phytol., 2018. – Vol. 217, № 2. – P. 558–570.

Niinemets U., Diaz-Espejo A., Flexas J., Galmes J., Warren C.R. Importance of mesophyll diffusion conductance in estimation of plant photosynthesis in the field // J. Exp. Bot., 2009. – Vol. 60. – P. 2271–2282

Ryankov V. I., Gunin P. D., Tsoog S., Black C. C. C₄ plants in the vegetation of Mongolia: their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate // Oecologia, 2000. – V. 123. – P. 15–31.

Smith T. M. Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change / Eds. T.M. Smith [et al.] Cambridge: Univ. Press. – 1997. – 369 p.

Terashima I., Hanba Y. T., Tholen D., Niinemets U. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis // Plant Physiol., 2011. – V. 155. – P. 108–116.