

Функциональные различия листьев и углерод-ассимилирующих тканей между степными и лесными растениями в горных условиях Алтая

Functional differences in leaves and carbon-assimilating tissues between steppe and forest plants in the Altai Mountains

Юдина П. К.^{1,2}, Иванов Л. А.^{1,2}, Ронжина Д. А.^{1,2}, Иванова Л. А.^{1,2}

Yudina P. K.^{1,2}, Ivanov L. A.^{1,2}, Ronzhina D. A.^{1,2}, Ivanova L. A.^{1,2}

¹Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия. E-mail: yudina.p@yandex.ru

¹ Tyumen state university, Tyumen, Russia

²Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

² Botanical Garden of Ural Division, Russian Academy of Sciences., Ekaterinburg, Russia

Реферат. Изучены количественные параметры мезофилла листа у 30 видов растений Российского Алтая (Северо-Чуйский хребет), относящихся к 21 семейству, произрастающих на степных (15 видов) и лесных участках (15 видов) на высоте 1600–2200 м над ур. м. Среди изученных видов преобладали травянистые многолетники. Исследованные виды были разнообразными по анатомическому строению листьев: с изопалисадным, гомогенным и дорзовентральным типами мезофилла листа. Среди видов лесного пояса преобладал дорзовентральный тип строения листа. В степном поясе доля видов с дорзовентральным мезофиллом была ниже, преобладали виды с изопалисадным строением мезофилла листа и отмечено несколько суккулентов. Виды лесного пояса отличались низкой объемной плотностью листа, более крупными клетками мезофилла и невысоким их числом в единице площади листа по сравнению со степными растениями. В результате степные растения имели более высокие значения интегральных показателей мезофилла, таких как число хлоропластов в единице площади листа и общая поверхность хлоропластов в единице площади листа. Сделан вывод о строгом соответствии количественных показателей мезофилла листа условиями произрастания видов.

Ключевые слова. Алтай, климат, параметры листьев, лесные растения, степные растения.

Summary. The quantitative traits of the leaf mesophyll were studied for 31 steppe and forest plant species belonging to 21 families in the Altai Mountains at an altitude of 1600–2150 m above sea level. Herbaceous perennials predominated among the studied species. The studied species had an isopalisade, homogeneous and dorsoventral type of leaf mesophyll structure. Among the species of the forest zone, the dorsoventral type of leaf structure prevailed, in the steppe zone the proportion of species with dorsoventral mesophyll is lower due to the appearance of succulents and species with an isopalisade structure of leaf mesophyll. The species of the forest belt were distinguished low leaf density by larger mesophyll cells and their low number per unit of leaf area compared to steppe plants. As a result the integral leaf mesophyll parameters of the steppe belt species – the number of chloroplasts and the total surface of chloroplasts per unit area of the leaf had higher values compared to the forest belt. It is concluded that the integral parameters of the mesophyll of the leaf strictly correspond to the conditions of species growth.

Key words. Altai, climate, forest plants, leaf traits, steppe plants.

Изучение горных и высокогорных растений особенно актуально для выявления влияния климатических изменений в глобальных масштабах (Körner, 2019). В данном контексте изучение функциональных параметров листьев растений важно для понимания механизмов приспособления фотосинтетической функции к условиям среды (Shiple et al., 2016). Изменение климатических и почвенных условий в зависимости от высоты местности приводит к формированию высотной поясности распределения растительного покрова (Волков, Волкова, 2013). Например, на Алтае выделяется 5 поясов растительности: степной, лесостепной, лесной, субальпийский и альпийский (Куминова, 1960). Известны

исследования функциональных параметров листьев высокогорных растений в альпийском и субальпийском поясах на высоте 3800 и 4750 м над ур. м. (Pyankov et al., 1999). Однако сравнительно мало данных о количественных параметрах листьев степного (Ivanova et al., 2019), лесостепного и лесного поясов растительности в условиях гор.

Нами были изучены параметры мезоструктуры для наиболее обильных видов коренных ненарушенных сообществ степного (на высоте 1600 м над ур. м.) и лесного (на высоте 2200 м над ур. м.) поясов Алтая на Северо-Чуйском хребте (50.11° с. ш. и 87.80° в. д.). Изучены количественные параметры фотосинтетических тканей и клеток у 30 видов растений, принадлежавших к 21 семейству. Среди изученных видов степного пояса были изучены 15 видов: *Allium tenuissimum* L., *Artemisia dolosa* Krasch., *Artemisia frigida* Willd., *Aster alpines* L., *Caragana pygmaea* (L.) DC., *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link, *Ephedra monosperma* C.A. Mey, *Galium verum* L., *Gypsophila paniculata* L., *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey., *Phlomidoides tuberosa* (L.) Moench., *Scabiosa ochroleuca* L., *Sedum hybridum* L., *Thymus altaicus* Klokov ex Des.-Shost., *Veronica pinnata* L. В лесном поясе исследованы 15 видов трав и деревьев: *Aconitum ambiguum* Rchb., *Aconitum septentrionale* Koelle., *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch., *Betula rotundifolia* Spach, *Cerastium pauciflorum* Stevenex Ser., *Empetrum sibiricum* V. Vassil, *Lilium pilosiusculum* (Frey) Miscz., *Lonicera altaica* Pall., *Paeonia anomala* L., *Pedicularis striata* Pall., *Pinus sibirica* Du Tour, *Pyrola rotundifolia* L., *Saussurea controversa* DC., *Vaccinium vitis-idaea* L.

Исследования проводили на полностью сформированных листьях среднего яруса в фазе бутонизации–цветения. Параметры листьев и мезофилла определяли согласно методике мезоструктуры, подробно описанной в работе (Ivanova et al., 2018). Изученные параметры целого листа: площадь, толщина и удельная поверхностная плотность листа (УППЛ); объемная плотность листа (ОПЛ), параметры клеток и хлоропластов: размеры и количество клеток мезофилла и хлоропластов; интегральные параметры мезофилла: площадь внутрилиственной ассимиляционной поверхности – индекс мембран клеток (ИМК, см² см⁻²) и хлоропластов (ИМХ, см² см⁻²). Определение размеров клеток и хлоропластов проводили с помощью системы анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия) согласно проекционному методу (Иванова, 2009).

Таблица

Параметры листьев степного и лесного пояса Северо-Чуйского хребта

	Степь	Лес	F
Площадь листа, см ^{2*}	4,7 ± 3,7	28,3 ± 10,0	4,2
Толщина листа, мкм*	242 ± 13	290 ± 33	1,6
УППЛ, мгдм ^{-2*}	786 ± 69	618 ± 142	1,0
ОПЛ, гсм ^{-3*}	0,33 ± 0,03	0,22 ± 0,04	4,4*
Объем клетки, 10 ³ мкм ³	6,3 ± 0,7	58,3 ± 19,6	5,8*
Число клеток, 10 ³ см ⁻²	1001 ± 155	279 ± 91	17,4***
Число хлоропластов в клетке, шт	24 ± 2	69 ± 21	3,7
Объем хлоропласта, мкм ³	18,3 ± 1,1	28,1 ± 2,3	12,9**
Число хлоропластов, 10 ⁶ см ⁻²	21,2 ± 2,5	7,5 ± 1,3	26,9***
ИМК, см ² см ⁻²	17,7 ± 2,0	13,7 ± 1,9	2,0
ИМХ, см ² см ⁻²	7,7 ± 1,0	4,7 ± 0,6	6,5*

Примеч.: * – Юдина и др., 2021 Данные приведены без учета вылетов. F – критерий Фишера. Звездочкой обозначена значимость F–критерия: * – p < 0,05, ** – p < 0,01, *** – p < 0,001. В анализе использованы данные (средние значения и ошибка среднего) только для травянистых многолетников и невысоких кустарничков (суккуленты и деревья были исключены из анализа).

Большинство изученных видов – 73 % – относилось к травянистым многолетникам, также присутствовали полукустарнички, кустарники и деревья. Исследованные виды были представлены разными структурно-функциональными типами листьев – однодольные виды с гомогенным мезофиллом (1 вид), двудольные виды с гомогенным (4 вида), изопалисадным (5 видов) и дорзовентральным (15 видов) типами мезофилла листа, представители отдела Pinophyta со складчатой паренхимой (2 вида), суккулентоподобные однодольные (1 вид) и суккулентные двудольные (2 вида). Виды лесного пояса

представлены гомогенным и дорзовентральным (60 %) мезофиллом. В степном поясе доля дорзовентральных видов снижается до 38 % за счет появления, типичных для степей (Ivanova et al., 2018, 2019), двудольных видов с изопалисадным типом строения мезофилла листа, а также суккулентных и суккулентоподобных видов.

Виды лесного пояса имели более крупные листья с меньшей объемной плотностью по сравнению с видами степного, при этом толщина листа не имела различий (таблица). Суккулентные и суккулентоподобные виды, а также представители голосеменных растений отличались значительно более высокими значениями толщины (от 930 до 2100 мкм) и УППЛ от 880 мг дм⁻² у суккулентного травянистого растения *O. spinosa* до 3700 мг дм⁻² у голосеменного кустарника *E. monosperma*.

При аналогичном сравнении параметров листьев на равнинах и низкогорьях показано, что степные растения в Поволжье (до 237 м над ур. м.) (Ivanova et al., 2018) по сравнению с бореальными видами на Урале (210 м над ур. м.) (Pyankov et al., 1999) обладали более высокими значениями ОПЛ, но не имели отличий в размерах клеток. В нашем исследовании размеры степных травянистых растений и кустарничков были в среднем в девять раз ниже, чем у растений лесного пояса. Однако в степном поясе встречались и крупноклеточные виды. К ним относились суккулентные виды *G. paniculata* с объемом клетки 159 10³ мкм³, у *O. spinosa* размеры клеток мезофилла достигали 1900 10³ мкм³. Суккулентные виды, наряду с крупными размерами клеток, отличались минимальным их количеством в единице площади листа (до 150·10³ см⁻² у *S. hybridum*) по сравнению с другими исследованными растениями степного пояса (таблица). Число клеток у степных растений варьировало от 500 до 1900 10³ см⁻² и было в 3–4 раза выше, чем у растений в лесном поясе. Высокие значения числа клеток и хлоропластов в расчете на единицу площади листа показаны также и для степных растений Поволжья (Ivanova et al., 2018). При этом сравнение растений пустынных степей Гоби (Монголия), находящихся в горных районах (750–2000 м над ур. м.) (Иванов и др., 2004) с равнинными степными растениями Поволжья показало, что высокогорные виды Монголии обладали более толстыми листьями, УППЛ не имело отличий, а ИМХ и число хлоропластов на единицу площади листа были выше. Также при сравнении горно-степных видов Забайкалья (506–1373 м над ур. м.) с равнинными степными растениями Поволжья и Урала (10–366 м над ур. м.) (Ivanova et al., 2018) показано, что у горных растений площадь листа была значительно меньше, толщина листа больше, а ИМК выше (Ivanova et al., 2018).

Таким образом, степные и лесные растения Алтая имеют закономерные различия по параметрам целого листа, а также количественным показателям мезофилла, имеющим тесную связь с климатом. Полученные для горных условий различия между степными и лесными видами в целом хорошо соотносятся с данными для равнинных степных и лесных сообществ. Полученные результаты указывают на механизмы адаптации фотосинтетического аппарата растений степного и лесного поясов к горному климату Алтая, проявляющиеся в увеличении толщины листовой пластинки и общей внутрилиственной ассимиляционной поверхности в более сухих по сравнению с лесным поясом условиях степного пояса.

Благодарности. Работа выполнена в рамках бюджетной темы Ботанического сада УрО РАН и проекта ТюмГУ, поддержанного Министерством науки и высшего образования РФ FEWZ-2020-0009.

ЛИТЕРАТУРА

Волков И. В., Волкова И. И. Временная трансформация некоторых высокогорных фитоценозов долины Актру (республика Алтай) в результате изменения климата // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2013. – № 4 (24). – С. 152–161.

Иванов Л. А., Ронжина Д. А., Иванова Л. А., Чечулин М. Л., Белоусов И. В., Гунин П. Д., Пьянков В. И. Структурно-функциональные особенности адаптации растений Гоби к аридизации климата // Аридные экосистемы, 2004. – Т. 10, № 24–25. – С. 90–102.

Иванова Л. А. Изучение трехмерной организации клеток и тканей при анализе мезоструктуры фотосинтетического аппарата // Фотосинтез: физиология, онтогенез, экология: [коллектив. моногр.]. – Калининград: Изд-во ФГТУ ВПО «КГТУ», 2009. – С. 153–177.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. – Новосибирск, 1960. – 450 с.

Юдина П. К., Иванов Л. А., Ронжина Д. А., Иванова Л. А. Функциональное разнообразие растений горного Алтая // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: Материалы IV Всерос. конф. с междунар. участием, посвящ. году науки и технологий в Российской Федерации и 40-летию Института общей и экспериментальной биологии СО РАН. – Улан-Удэ, 2021. – С. 579–580.

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. DOI: 10.1111/nph.14840

Ivanova L. A., Ivanov L. A., Ronzhina D. A., Yudina P. K., Migalina S. V., Shinehuu T., Tserenkhand G., Voronin P. Yu., Anenkhonov O. A., Bazha S. N., Gunin P. D. Leaf traits of C₃- and C₄-plants indicating climatic adaptation along a latitudinal gradient in Southern Siberia and Mongolia // *Flora*, 2019. – Vol. 254. – P. 122–134. DOI: 10.1016/j.flora.2018.10.008

Körner C. Plant Adaptations to Alpine Environment // Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences, 2019. DOI: 10.1016/b978-0-12-409548-9.11793-2

Pyankov V. I., Kondrachuk A. V., Shipley B. Leaf Structure and Specific Leaf Mass: The Alpine Desert Plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan // *New Phytol.*, 1999. – Vol. 143. – P. 131–142. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1999.00435.x

Shipley B., De Bello F., Cornelissen J. H. C., Laliberte E., Laughlin D. C., Reich P. B. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology // *Oecologia*, 2016. – Vol. 180(4). – P. 923–931. DOI: 10.1007/s00442-016-3549-x