

Увеличение размеров клеток мезофилла как механизм адаптации двух видов степных растений Казахстана к аридности климата

Increasing the size of mesophyll cells as a mechanism for adaptation to climate aridity of two steppe plant species in Kazakhstan

Юдина П. К.^{1,2}, Иванова Л. А.^{1,2}, Ронжина Д. А.^{1,2}, Мигалина С. В.^{1,2}, Калашникова И. В.^{1,2}, Иванов Л. А.^{1,2}

Yudina P. K.^{1,2}, Ivanova L. A.^{1,2}, Ronzhina D. A.^{1,2}, Migalina S. V.^{1,2}, Kalashnikova I. V.^{1,2}, Ivanov L. A.^{1,2}

¹ Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: yudina.p@yandex.ru; ivanova.larissa@list.ru; Dar03@mail.ru; leonidiv72@mail.ru; fferry@mail.ru; iren.kalachnikova@gmail.com

¹ Botanical Garden of Ural Division of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

² Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия

² Tyumen State University, Tyumen, Russia

Реферат. Изучены параметры мезоструктуры листа у степных видов – *Artemisia austriaca* Jacq. (Asteraceae) и *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. (Poaceae) – в настоящей степи и пустынной степи в Казахстане. Обнаружен разный характер изменений параметров целого листа, но сходные изменения мезофилла листа при увеличении аридности климата. У полыни толщина и плотность листа увеличивались при увеличении аридности климата в пустынной степи, а у злака значения этих показателей не изменялись. Однако у обоих видов увеличивались размеры клеток в пустынно-степном сообществе по сравнению со степным. Увеличение размеров клеток, а также у *A. austriaca* числа хлоропластов в клетке и у *S. lessingiana* числа клеток, привело к возрастанию у обоих видов общей поверхности хлоропластов на единицу площади листа, важного параметра для диффузии углекислого газа. Полученные результаты показывают, что, несмотря на общепринятые представления о «мелкоклеточности» степных ксерофитов, у некоторых видов именно увеличение размеров клеток может рассматриваться в качестве механизма развития внутрелистовой ассимиляционной поверхности, необходимого для адаптации фотосинтетического аппарата степных растений к аридному климату.

Ключевые слова. Климат, параметры листьев, степные растения, *Artemisia austriaca*, *Stipa lessingiana*.

Summary. We studied the leaf traits of steppe species – *Artemisia austriaca* Jacq. (Asteraceae) and *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. (Poaceae) in two communities of true steppe and desert steppe in Kazakhstan. The whole-leaf traits changed differently within species, mesophyll traits had similar changes with aridity. The leaf thickness and the leaf mass area increased in desert steppe in *Artemisia*, while in grass species these leaf traits did not change. However, mesophyll cell sizes increased in desert steppe in both species. An increase in cell sizes, as well as in the chloroplast number per cell in *A. austriaca* and in the cell number per leaf area in *S. lessingiana*, led in both species to a rise of the total chloroplasts' surface per leaf area unit being important to carbon dioxide diffusion. We concluded that despite the generally accepted stereotype about «small-cell mesophyll» in steppe xerophytes, namely in some species an increase in cell size, aimed at increasing the internal assimilation surface of the leaf, can be considered as a mechanism for adapting the photosynthetic apparatus of steppe plants to climate aridity.

Key words. *Artemisia austriaca*, climate, leaf traits, steppe plants, *Stipa lessingiana*.

Исследование параметров фотосинтетических тканей листа позволяет выявить механизмы адаптации растений к условиям среды в их естественной среде обитания как на уровне сообществ (Ivanova et al., 2018, 2019), так и внутри вида (Moreno, Bertiller, 2015; Юдина и др., 2017). Условия среды могут влиять на многие листовые параметры – содержание фотосинтетических пигментов, плотность листа, соотношение изотопов углерода и азота, а также на параметры фотосинтетических клеток и хлоропластов (Иванов и др., 2007; Юдина и др., 2017; Ivanov et al., 2022). Так, общепринятым считается, что мелкие размеры клеток являются характерным признаком ксерофитов, и уменьшение клеток, как правило, считается частым проявлением приспособления листьев растений к увеличению водного дефицита (Василевская, 1965; Зверева, 1986; Cunningham et al., 1999). Однако адаптация растений к аридности климата, включающая в себя целый комплекс факторов, а не только водный дефицит, может

сопровождаться более сложными механизмами структурных перестроек мезофилла листа. Для степных растений Поволжья показано, что на уровне средних для сообщества значений размеры клеток не различались между растениями степи и пустынной степи при разной аридности климата (Ivanova et al., 2018). Внутривидовые исследования трех видов степных растений показали, что только у одного вида – *Centaurea scabiosa* L. – объем клетки мезофилла уменьшался при увеличении аридности климата, а у двух других видов степных растений (*Euphorbia virgata* Waldst. et Kit. и *Helichrysum arenarium* (L.) Moench) размеры клеток не изменялись, несмотря на двукратное изменение индекса аридности (Юдина и др., 2017). В связи со сложностью и трудоемкостью количественной характеристики клеточной структуры листьев, вопрос о закономерностях изменения размеров фотосинтетических клеток под действием климата у степных растений остается неясным. Целью данной работы было провести анализ внутривидовых изменений структурных параметров листа и мезофилла у малоизученных в этом отношении растений степей Казахстана.

Нами изучены функциональные признаки листьев у широко распространенных видов степных растений *Stipa lessingiana* и *Artemisia austriaca* в настоящей степи и пустынной степи в Казахстане (Актолинская и Актюбинская области). Исследование проводили на полностью сформированных листьях в фазе бутонизации-цветения. Для работы использовали методику мезоструктуры, подробно описанную в работе (Ivanova et al., 2018). Изучены параметры целого листа – толщина и удельная поверхностная плотность (УППЛ), а также количественные показатели мезофилла – размеры и количество клеток и хлоропластов, площадь внутрилистных ассимиляционных поверхностей – общая площадь поверхности клеток (индекс мембран клеток, ИМК или $Ames/A$, $cm^2\ cm^{-2}$) и хлоропластов (индекс мембран хлоропластов, ИМХ или $Achl/A$, $cm^2\ cm^{-2}$). Размеры клеток и хлоропластов определяли с помощью системы анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия) согласно проекционному методу (Иванова, 2009).

Изученные виды относятся к степной ценотической группе (Куликов, 2005). Жизненная форма у *A. austriaca* – хамефит (Куликов, 2005) и тип строения мезофилла листа – изопалисадный (рис. 1). *S. lessingiana* – гемикриптофит (Куликов, 2005) с граминоидным типом строения мезофилла листа, характерным для злаков (рис. 1).

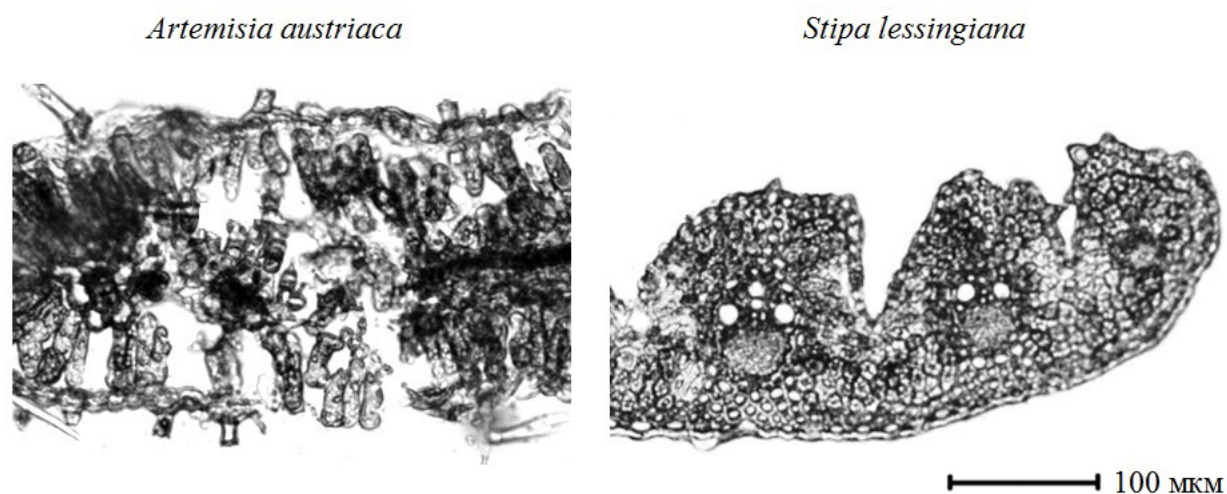


Рис. 1. Поперечные срезы листьев *Stipa lessingiana* и *Artemisia austriaca*.

В ходе исследования выявлены изменения параметров листа у изученных видов степных растений (рис. 2). Значения толщины листа и УППЛ у *A. austriaca* были выше в пустынной степи, в то время как у *S. lessingiana* не различались. Клетки мезофилла листа у обоих видов были крупнее в более южном и аридном районе пустынной степи по сравнению с настоящей степью. Увеличение размеров клеток в связи с усилением аридности климата также наблюдалось нами ранее у *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. и *Achnatherum splendens* Nevski. при исследованиях на степных участках в Западном Забайкалье (Юдина и др., 2016). В пустынной степи по сравнению с участком настоящей степи у *S. lessingiana* увеличивалось число клеток в единице площади листа, у *A. austriaca* возрастало число хлоропластов в клетке мезо-

филла (рис. 2). Это привело к увеличению числа хлоропластов в площади листа и общей поверхности хлоропластов в расчете на единицу площади листа у двух изученных видов в более аридных условиях (рис. 2). Ранее при исследовании внутривидовых изменений у степных растений Западного Забайкалья было показано, что у видов с изопалисадным (*Artemisia frigida* Willd., *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C. A. Mey.) и граминоидным типами строения мезофилла (*A. cristatum*, *A. splendens*), при усилении аридности климата также происходило увеличение общей поверхности клеток мезофилла в расчете на единицу площади листа (Юдина и др., 2015, 2016).

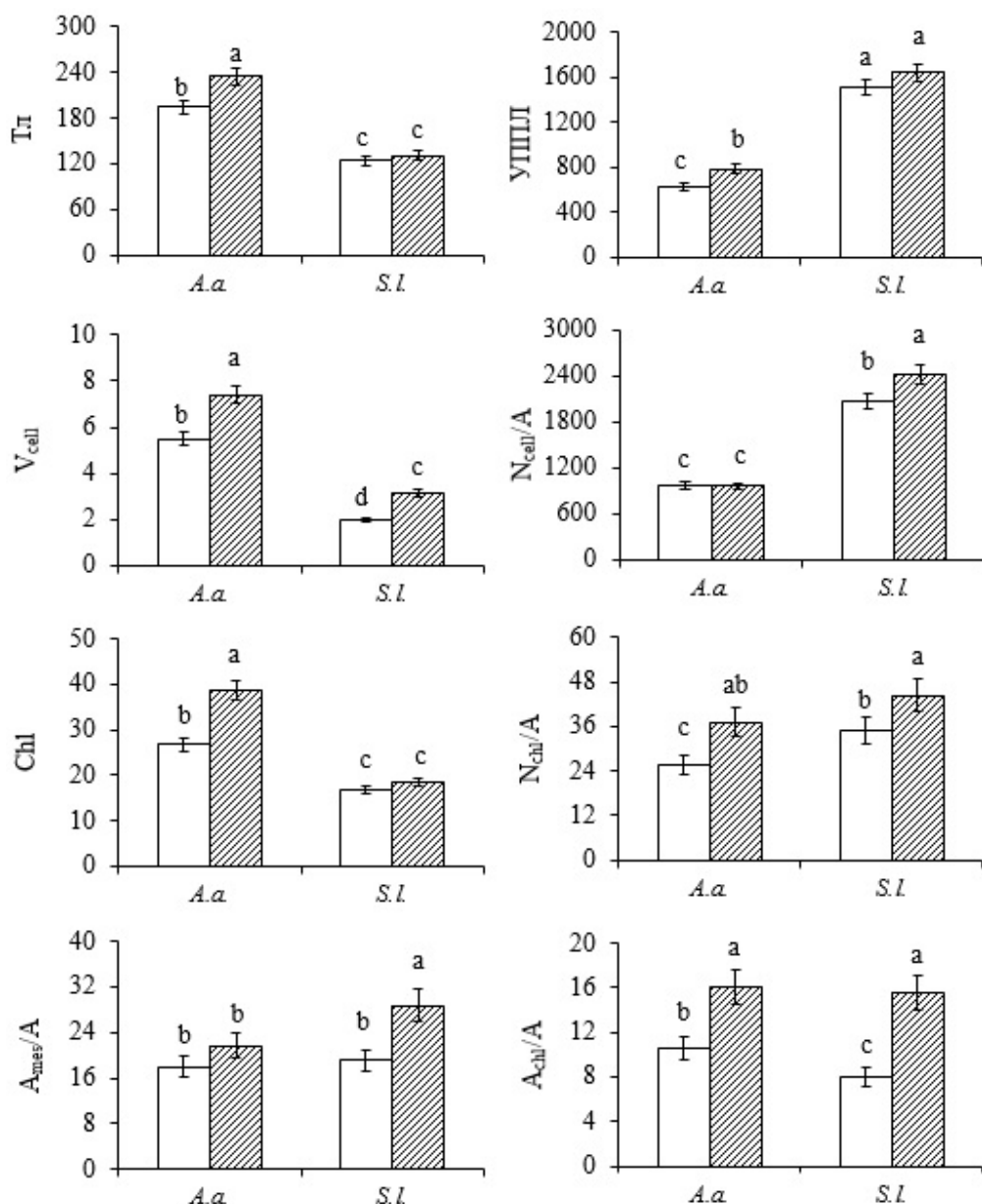


Рис. 2. Листовые черты и параметры клеток и хлоропластов у двух видов степных растений в районах с разной аридностью климата. Белый столбик – настоящая степь, заштрихованный – пустынная степь. А. а. – *Artemisia austriaca* Jacq., s. l. – *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. Тл – толщина листа, мкм; УППЛ – удельная поверхностная плотность листа, мг дм⁻²; V_{cell} – объем клетки, 10³ мкм³; N_{cell}/A – число клеток в единице площади листа, 10³ см⁻². Chl – число хлоропластов в клетке, шт., N_{chl}/A – число хлоропластов в единице площади листа, 10⁶ см⁻²; A_{mes}/A – общая поверхность клеток на единицу площади листа, см² см⁻²; A_{chl}/A – общая поверхность хлоропластов на единицу площади листа, см² см⁻². Латинскими буквами отмечена значимость различий.

Увеличение интегральных параметров мезофилла листа с аридностью климата на уровне вида совпали с изменениями, происходящими на уровне сообществ в степной и пустынной зонах (Юдина и

др., 2016; Ivanova et al., 2018, 2019), что позволило сделать предположение об определяющем значении параметров структуры мезофилла доминирующих видов для листового полога сообщества в целом (Юдина и др., 2016). В ходе настоящего исследования показано, что одним из механизмов развития внутрилистовой ассимиляционной поверхности, необходимой для адаптации фотосинтетического аппарата степных растений к аридности климата на внутривидовом уровне для некоторых видов может выступать увеличение размеров клеток. Полученные результаты позволяют прогнозировать аналогичные внутривидовым изменения интегральных параметров мезофилла листа, связанные с увеличением размеров внутрилистовой ассимиляционной поверхности и потенциальной проводимости листового полога для диффузии CO₂ на уровне сообществ.

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

- Василевская В. К.** Особенности анатомического строения некоторых растений Центрального Казахстана // Труды Сер. 3, Геоботан. / Ботан. ин-т АН СССР, 1965. – Вып. 17. – С. 125–134.
- Зверева Г. К.** Экологические особенности ассимиляционного аппарата степных растений Центральной Тувы // Экология, 1986. – № 3. – С. 23–27.
- 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.
- Иванова Л. А.** Изучение трехмерной организации клеток и тканей при анализе мезоструктуры фотосинтетического аппарата // Фотосинтез: физиология, онтогенез, экология / ред. Е. С. Ронжина, Ю. В. Гамалей и др. – Калининград, 2009. – С. 153–177.
- Куликов П. В.** Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). – Екатеринбург – Миасс: «Геотур», 2005. – 537 с.
- Юдина П. К., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А.** Внутривидовое варьирование показателей мезоструктуры листа степных растений в Западном Забайкалье // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. (г. Барнаул, 25–29 мая 2015 г.). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. – С. 466–469.
- 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. (г. Барнаул, 23–26 мая 2016 г.). – Барнаул: Концепт, 2016. – С. 501–505.
- Юдина П. К., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Золотарева Н. В., Иванов Л. А.** Варьирование параметров листьев и содержания пигментов у трех видов степных растений в зависимости от аридности климата // Физиология растений, 2017. – Т. 64, № 3. – С. 190–203. DOI: 10.7868/80015330317020142.
- Cunningham S. A., Summerhayes B., Westoby M.** Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients // Ecology, 1999. – Vol. 69, № 4. – P. 569–588.
- Ivanov L. A., Migalina S. V., Ronzhina D. A., Tumurjav S., Ivanova L. A., Gundsambuu T., Bazha S. N.** Altitude-dependent variation in leaf structure and pigment content provides the performance of a relict shrub in mountains of Mongolia // Annals of Applied Biology, 2022. – Vol. 181. – P. 321–331. DOI: 10.1111/aab.12778.
- 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.
- 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 Phytologist, 2018. – Vol. 217, № 2. – P. 558–570. DOI: 10.1111/nph.14840.
- 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. DOI: 10.1016/j.jaridenv.2015.02.007.