

Варьирование функциональных показателей листьев *Veronica incana* L. в степных сообществах Южного Урала

Variation in leaf functional traits of *Veronica incana* L. in steppe communities of South Ural

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

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

¹ Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: yudina.p@yandex.ru,

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

² Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия. E-mail: ivanova.larissa@list.ru

² Tyumen state university, Tyumen, Russia

Реферат. Изучены количественные параметры мезофилла листа *Veronica incana* L. в трех районах Южного Урала, расположенных вдоль градиента аридности. Уровень варьирования признаков составил 13–37 %. Объем клетки мезофилла составлял 7–12 тыс. мкм³, число клеток – 1150–1240 тыс. см². С увеличением аридности климата увеличивались размеры клеток и хлоропластов и возрастало отношение площади поверхности мезофилла и хлоропластов к площади листа. Число клеток не зависело от климата. Сделан вывод о важной роли изменения размеров клеток в увеличении внутрилистовой ассимиляционной поверхности при адаптации фотосинтетической функции степных травянистых растений к аридности климата.

Ключевые слова. Климат, мезофилл, степные растения, функциональные признаки листа, *Veronica incana*.

Summary. The quantitative parameters of the mesophyll of the leaf *Veronica incana* L. have been studied in three districts of the Southern Urals, located along the aridity gradient. The level of variation was 13–37 %. The size of *V. incana* cells was 7–12 thousand mkm³, and the number of cells was 1150–1240 thousand per cm². Along the aridity gradient, the size of the internal leaf surface area, the size of cells and chloroplasts increased. The number of cells did not depend on the growing area. It is concluded that cell size changes play an important role in increasing the internal leaf assimilation surface when adapting the photosynthetic function of steppe herbaceous plants to the climate aridity.

Key words. Climate, leaf functional traits, mesophyll, steppe plants, *Veronica incana*.

Внутривидовые исследования функциональных признаков листьев на уровне фотосинтетических тканей листа позволяют понять механизмы приспособления растений к условиям среды в естественных сообществах (Yudina et al., 2017; Ivanov et al., 2022; Tumurjav et al., 2024), антропогенно нарушенных (Шинэуу и др., 2021), также в экспериментальных условиях (Moreno, Bertiller, 2015; Иванова и др., 2016). Характер приспособлений к факторам среды может быть как видоспецифичным (Шинэуу и др., 2021), так и совпадать с направлениями адаптивных изменений, происходящих в сообществах в разных климатических условиях (Юдина и др., 2015, 2016). Например, для некоторых травянистых C₃-двудольных (*Artemisia frigida* Willd., *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C. A. Mey.) (Юдина и др., 2015) и однодольных – *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. (Юдина и др., 2015), *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski (Юдина и др., 2016) были выявлены одинаковые направления адаптивных изменений функциональных признаков листьев вдоль градиента аридности, совпадающие с направлениями средних значений на уровне сообществ (Ivanova et al., 2018, 2019). Основным направлением адаптации C₃-растений было увеличение размеров внутрилистовой ассимиляционной поверхности – общей поверхности фотосинтетических клеток и хлоропластов в единице площади листа. Целью данной работы было изучение функциональных параметров листа травянистого C₃-вида *Veronica incana* L. в районах с разной степенью аридности в степях Южного Урала.

Veronica incana L. – евразийский лесостепной и степной вид, гемикриптофит, мезоксерофит. Типичные местообитания – злаково-разнотравные и каменистые степи, опушки степных колков, залежи (Куликов, 2005). Вид имеет изопалисадный тип строения мезофилла листа, типичный для степных ксеро- и мезоксерофитов (Юдина и др., 2013).

Образцы листьев были отобраны в трех районах в степных сообществах Южного Урала: п. Аркаим (N52.628 E 59.538, Ia=28.8 (Ia – индекс аридности де Мартонна) (Юдина, Иванова, 2013); п. Бреды (N52.533 E60.374, Ia=28.1); с. Акжарское (N51.050 E59.484, Ia=24.2), уменьшение индекса аридности соответствует увеличению аридности климата. Исследования проводили на полностью сформированных листьях в фазе бутонизации-цветения. Функциональные признаки листьев определяли с помощью методики мезоструктуры листа (Ivanova et al., 2024). Изучены количественные показатели мезофилла – размеры и количество клеток и хлоропластов, общая площадь поверхности клеток в расчете на единицу площади листа (индекс мембран клеток, ИМК, см² см⁻²) и хлоропластов (индекс мембран хлоропластов, ИМХ, см² см⁻²). Размеры клеток и хлоропластов определяли с помощью системы анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия) согласно проекционному методу (Ivanova et al., 2024).

В таблице 1 представлены количественные показатели мезофилла листа исследуемого вида в разных районах Южного Урала. Изученный вид характеризовался типичными для степных мезоксерофитов значениями показателей мезофилла листа (Ivanova et al., 2018, 2019). Размеры клеток мезофилла были небольшими – не более 10–12 тыс. мкм³, что соответствует средним значениям степных и лесных травянистых многолетников. Число клеток на единицу площади листа соответственно было достаточно высоким – вдвое выше, чем у большинства мезофитов бореальной зоны (Pyankov et al., 1998). Число хлоропластов в клетке составило 30–40 шт., а их объем – 20–40 мкм³. Коэффициент вариации для изученных признаков составил 13–37 %.

Таблица 1. Значения функциональных признаков листьев *V. incana* в зависимости от аридности климата

Параметр	F	п. Аркаим		п. Бреды		с. Акжарское	
		среднее значение	CV, %	среднее значение	CV, %	среднее значение	CV, %
Объем клетки, тыс. мкм ³	23,9***	7,0 ± 0,5 ^b	36	10,8 ± 0,7 ^a	33	12,3 ± 0,5 ^a	23
Число клеток, тыс. см ⁻²	0,5	1153 ± 65 ^a	19	1193 ± 42 ^a	17	1238 ± 58 ^a	23
Число хлоропластов в клетке, шт.	7,1**	33,7 ± 1,5 ^b	24	41,1 ± 1,5 ^a	20	36,2 ± 1,3 ^b	20
Объем хлоропласта, мкм ³	68,0***	19,8 ± 0,8 ^c	21	29,8 ± 1,2 ^b	22	39,1 ± 1,5 ^a	20
Число хлоропластов, млн. см ⁻²	5,0**	37,6 ± 1,4 ^b	20	42,4 ± 1,1 ^a	13	42,2 ± 1,2 ^a	15
ИМК, см ² см ⁻²	66,7***	24,2 ± 0,9 ^c	19	30,2 ± 1,0 ^b	17	41,3 ± 1,4 ^a	18
ИМХ, см ² см ⁻²	88,7***	14,0 ± 0,5 ^c	21	20,8 ± 0,5 ^b	14	24,8 ± 0,7 ^a	15
Поверхность/объем мезофилла	5,1**	0,30 ± 0,02 ^a	31	0,26 ± 0,01 ^{ab}	23	0,25 ± 0,01 ^b	18

Примеч.: F – значение F-критерия при однофакторном дисперсионном анализе. Уровень значимости F-критерия: * p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001, CV – Коэффициент вариации, ИМК – индекс мембран клеток; ИМХ – индекс мембран хлоропластов.

Анализ изменения листовых признаков с изменением аридности климата показал, что у изученного вида изменялись размеры клеток и хлоропластов без существенного изменения их количества. Выявлено увеличение размеров клеток и хлоропластов с увеличением аридности климата (уменьшением индекса аридности). Изменение размеров клеток и хлоропластов привело к увеличению значений интегральных параметров мезофилла листа – числа хлоропластов на единицу площади листа, размеров внутрилистовой ассимиляционной поверхности, выраженной индексами ИМК и ИМХ. Полученные результаты хорошо соотносятся с данными об увеличении размеров внутрилистовой поверхности степных C₃-видов вдоль градиента аридности климата степей Европейской России, Западного Забай-

калья и Монголии (Юдина и др., 2013, 2015, 2016; Ivanova et al., 2018, 2019). Однако, механизмы регуляции величины общей поверхности мезофилла могут различаться в зависимости от функциональных свойств вида (Иванова и др., 2016). У видов с преобладанием конкурентного типа стратегии изменение поверхности происходит в основном за счет числа клеток, в то время как у растений с выраженными стресс-толерантными свойствами – за счет размеров клеток. Действительно, изученный нами степной травянистый мезоксерофит *V. incana* хорошо адаптирован к водному дефициту, высоким температурам и инсоляции в условиях степей, что позволяет предположить наличие выраженных стресс-толерантных свойств у данного вида.

Благодарности. Работа выполнена в рамках бюджетной темы Ботанического сада УрО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванова Л. А., Чанчикова А. Г., Ронжина Д. А., Золотарева Н. В., Косульников В. В., Кадушников Р. М., Иванов Л. А.** Акклимация листьев луговых растений разных функциональных типов к экспериментальному потеплению климата // Физиология растений, 2016. – Т. 63, № 6. – С. 860–872.
- Куликов П. В.** Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения) – Екатеринбург; Миасс: «Геотур», 2005. – 537 с.
- Шинэхуу Т., Иванов Л. А., Рупышев Ю. А., Мигалина С. В., Бажа С. Н., Цэрэнханд Г., Иванова Л. А.** Внутривидовое варьирование листовых параметров степных растений Южной Сибири и Монголии // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: Матер. IV Всеросс. конф. с междунар. участием, посвящ. году науки и технологий в Российской Федерации и 40-летию Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (Улан-Удэ, 15–18 июня 2021 г.). – Улан-Удэ: Бурятский научный центр Сибирского отделения РАН, 2021. – С. 562–564.
- Юдина П. К., Иванова Л. А.** Структурно-функциональные изменения листьев степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале // Экология: теория и практика: материалы конф. молодых ученых. – Екатеринбург: Голицкий, 2013. – С. 130–131.
- 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: матер. XII междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул: Колмогоров И. А., 2013. – С. 246–249.
- 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. научных статей по матер. XIV междунар. науч.-практ. конф. (25–29 мая 2015 г., Барнаул). – 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. научных статей по матер. XV междунар. науч.-практ. конф. (23–26 мая 2016 г., Барнаул). – Барнаул: Концепт, 2016. – С. 501–505.
- Ivanov L. A., Migalina S. V., Ronzhina D. A., Tumurjav S., Gundsambuu Ts., Bazha S. N., Ivanova L. A.** 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.
- 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 C_3 steppe plants to aridity // New Phytol., 2018. – Vol. 217, № 2. – P. 558–570.
- 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 C_3 - and C_4 -plants indicating climatic adaptation along a latitudinal gradient in Southern Siberia and Mongolia // Flora, 2019. – Vol. 254. – P. 122–134.
- Ivanova L. A., Tretyakova A. S., Savitsky E. Y., Yudina P. K., Ivanov L. A.** Frond and mesophyll traits related to photosynthetic capacity and water-use efficiency in ferns with different life-forms ex situ // Annals of Applied Biology, 2024. – Vol. 185, No. 3. – P. 396–409.
- 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.
- Pyan'kov V. I., Ivanova L. A., Lambers H.** Quantitative anatomy of photosynthetic tissues of plant species of different functional types in a boreal vegetation // Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences. – Leiden, 1998. – P. 71–87.
- Tumurjav S., Ivanova L. A., Rupyshev Yu. A., Migalina S. V., Bazha S. N., Ivanov L. A.** Species-specific and environment-sensitive functional traits in six steppe plant species with different roles in community // Historia Naturalis Bulgarica, 2024. – Vol. 46(6). – P. 147–163.
- Yudina P. K., Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Ivanov L. A., Zolotareva N. V.** Variation of leaf traits and pigment content in three species of steppe plants depending on the climate aridity // Russian Journal of Plant Physiology, 2017. – Vol. 64, No. 3. – P. 410–422.