

УДК 581.823+581.132(571.54/.55+517.3)

Параметры мезофилла листа как индикаторы изменения функциональных свойств растительных сообществ и видов в степях Западного Забайкалья и Монголии

Leaf mesophyll traits as the indicators for functional properties of plant communities and species in Transbaikalia and Mongolia steppes

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

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

Ботанический сад УрО РАН, ул. 8 марта 202а, Екатеринбург, Россия, E-mail: Polina.yudina@botgard.uran.ru; Larissa.Ivanova@botgard.uran.ru; Dina.ronzhina@botgard.uran.ru; leonid.ivanov@botgard.uran.ru

Реферат. Проведен анализ изменений функциональных свойств листового полога трех степных сообществ вдоль широтно-зональной трансекты, находящейся в пределах 55°38' - 46°50' с.ш., включающей реликтовые участки луговой степи в лесной зоне (г. Северобайкальск), настоящей степи (оз. Сульфат) и опустыненной степи (п. Унджул, Монголия). Также в этих же сообществах проанализированы внутривидовые изменения мезоструктуры двух видов степных злаков – *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. и *Achnatherum splendens* Nevski. Изучены морфофункциональные показатели листьев (толщина и плотность листа) и количественные показатели мезофилла (размеры и количество фотосинтетических клеток и хлоропластов). Показано, что морфологические признаки листа – площадь, толщина и удельная поверхностная плотность листа, а также размеры клеток и хлоропластов имели видоспецифический характер изменений вдоль трансекты и не совпадали со средними значениями для сообщества. В то же время направления изменений интегральных параметров мезофилла внутри изученных видов вдоль климатического градиента полностью совпадали с тенденциями, обнаруженными для сообществ. При увеличении аридности климата отмечено возрастание числа клеток и хлоропластов в единице площади листа, что приводило к увеличению размеров внутрилистовой ассимиляционной поверхности и потенциальной проводимости листового полога сообществ для диффузии CO₂.

Summary. Leaf functional traits from three types of steppe communities were compared along altitudinal gradient within 55°38' N and 46°50' E: The meadow steppe in a relic sites within the forest zone (vicinity of town of Severobaikalsk, Russia), the typical steppe (surroundings of the lake Sulfat, Russia), and desert steppe (village Undzhul, Mongolia) have been studied. Intraspecific changes in leaf mesostructure were studied on two typical steppe grasses *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. and *Achnatherum splendens* Nevski. The morphological and functional leaf traits (leaf thickness and leaf density) as well as quantitative parameters of photosynthetic tissues (number and dimensions of photosynthetic cells and chloroplasts) were analyzed. Leaf size, leaf thickness and specific leaf area showed species specific variation along latitudinal gradient and widely differed from mean values for the community. At the same time, the intraspecific changes of integral parameters of the mesophyll along a climatic gradient completely coincided with the trends observed for the communities. The increase of climate aridity resulted in the enhanced amount of cells and chloroplasts per unit leaf area. Thus, it's lead to the increase in the size of intrafolia assimilation surface and potential canopy conduction for CO₂ diffusion.

Изменение структурно-функциональных свойств растений вдоль экологических градиентов является результатом влияния эволюционных и экологических факторов и отражает изменение значимости адаптивных механизмов на разных уровнях организации растений (Diaz et al., 1998; Wright et al., 2004). Количественные изменения, происходящие внутри вида, а также сообщества в целом, дают возможность оценить вклад различных параметров в адаптацию отдельных видов растений к факторам среды. Наиболее информативными при изучении адаптации растений к климату являются параметры фотосинтетического аппарата растений, отвечающие за приспособление главной функции растительного покрова – фотосинтеза. Адаптация фотосинтетического аппарата растений осуществляется на разных уровнях – от листового полога и целого листа до субклеточных структур. Исследование параметров мезофилла листа позволило выявить адаптивные характеристики растений различных сообществ в бореальной зоне (Иванова, 2014), а также лесостепной, степной и пустынной (Горшкова, Зверева, 1988; Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2008, 2009, 2013; Юдина и др., 2013). Также существует ряд исследований, проведенных на уровне вида вдоль природ-

но-климатических градиентов для высокогорий (Пьянков, Кондрачук, 2003), лесных видов (Назаров, 1978; Иванова, Пьянков, 2002), а также степных и пустынных видов (Зверева, 1986; Иванов и др., 2004, 2008; Мигалина и др., 2010; Юдина и др., 2015). При этом известно, что изменения внутри вида могут не совпадать с изменениями, происходящими внутри сообщества. Например, исследование связи удельной плотности листа и отношения сырая/сухая биомасса в растении показало, что на уровне сообщества такая связь существовала, а на уровне вида отсутствовала (Castro-Diez, 2012). В то же время для древесных видов было показано, что по средневзвешенным значениям одного доминантного вида можно определить свойства всего сообщества (Castro-Diez, 2012). Действительно, для степных сообществ Поволжья (Иванов и др., 2008) и Забайкалья показано увеличение толщины и плотности листьев при усилении аридности климата (Воронин и др., 2003), однако внутри отдельных видов эти параметры могли изменяться разнонаправлено (Юдина и др., 2015). Причиной таких различий в реакции видов может быть разный фитоценотический статус изучаемых видов. Мы предположили, что для видов, наиболее характерных для сообщества, характер изменений листовых признаков должен быть сходным с общим направлением изменений свойств растительности.

Нами было проведено исследование мезоструктуры фотосинтетического аппарата листьев в трех степных сообществах вдоль градиента аридности в Западном Забайкалье и Монголии. Объем изученного материала составил 62 образца, относящихся к 52 видам. В каждом сообществе общее проективное покрытие изученных видов составляло не менее 60–70 %. Для исследования внутривидовых изменений вдоль градиента аридности в тех же районах были отобраны два вида степных ксерофитных злаков – *Achnatherum splendens* Nevski. и *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.

Районы исследования:

Г. Северобайкальск (55°39' с. ш. 109°22' в. д., реликтовые участки луговой степи в лесной зоне), 18 видов: *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Allium anisopodium* Ledeb., *Allium sp.*, *Artemisia frigida* Willd., *Astragalus versicolor* Pall., *Carex pediformis* C.A. Mey., *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge., *Eremogone meyeri* (Fenzl) Ikonn., *Festuca albifolia* Reverd., *Galium ruthenicum* Willd., *Iris humilis* Georgi., *Lilium pumilum* Delile, *Linum perrene* L., *Phlojodicarpus sibiricus* (Stephan ex Spreng.) Koso-Pol., *Phlomis tuberosa* L., *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C.A. Mey., *Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb., *Thalictrum foetidum* L.

Ст. Сульфат (51°21' с. ш. 106°34' в. д., петрофитный вариант злаково-разнотравной настоящей степи), 33 вида: *Achnatherum splendens* Nevski., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Allium bidentatum* Fisch.ex Prokh., *Allium tenuissimum* L., *Amblynotus rupestris* (Pall. ex Georgi) Popov ex Serg., *Artemisia frigida* Willd., *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit., *Atraphaxis pungens* (M. Bieb.) Jaub. & Spach *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge., *Convolvulus ammannii* Desr., *Convolvulus fischerianus* Petrov., *Cymbaria daurica* L., *Dianthus versicolor* Fisch. et Link., *Dontostemon integrifolius* (L.) C.A. Mey., *Dracocephalum fruticosum* Steph., *Erysimum flavum* (Georgi) Bobrov, *Filifolium sibiricum* Kitam., *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss., *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Ixeridium graminifolium* (Ledeb.) Tzvelev, *Kochia densiflora* (Moq.) Aellen., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Neopallasia pectinata* (Pall.) Poljakov, *Oxytropis oxyphylla* (Pall.) DC., *Panzerina lanata* (L.) Sojak, *Potentilla bifurca* L., *Potentilla nudicaulis* Willd. ex Schlecht., *Ptilotrichum tenuifolium* (Stephan ex Willd.) C.A. Mey., *Saussurea salicifolia* (L.) DC., *Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank, *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz., *Silene repens* Patrini., *Veronica incana* L.

П. Унджул, Монголия (46°50' с. ш. 105°47' в. д., дерновинно-злаковая степь), 11 видов: *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski; *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Allium bidentatum* Fisch.ex Prokh., *Caragana stenophylla* Pojark., *Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi., *Eurotia ceratoides* (L.) C.A. Mey, *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Potentilla bifurca* L., *Salsola collina* Pall., *Stipa krylovii* Roshev.

Параметры мезофилла листа определяли согласно методикам (Мокроносов, 1981; Иванова, Пьянков, 2002а). Для исследования брали полностью сформированные листья среднего яруса растений в фазе бутонизации-цветения. Были определены анатомо-морфологические характеристики листа: площадь, толщина и 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, см²/см²) и хлоропластов (ИМХ, общая поверхность хлоропластов в расчете на единицу площади листа, см²/см²). Определение размеров клеток и хлоропластов проводили с помощью автоматизированного анализатора изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия).

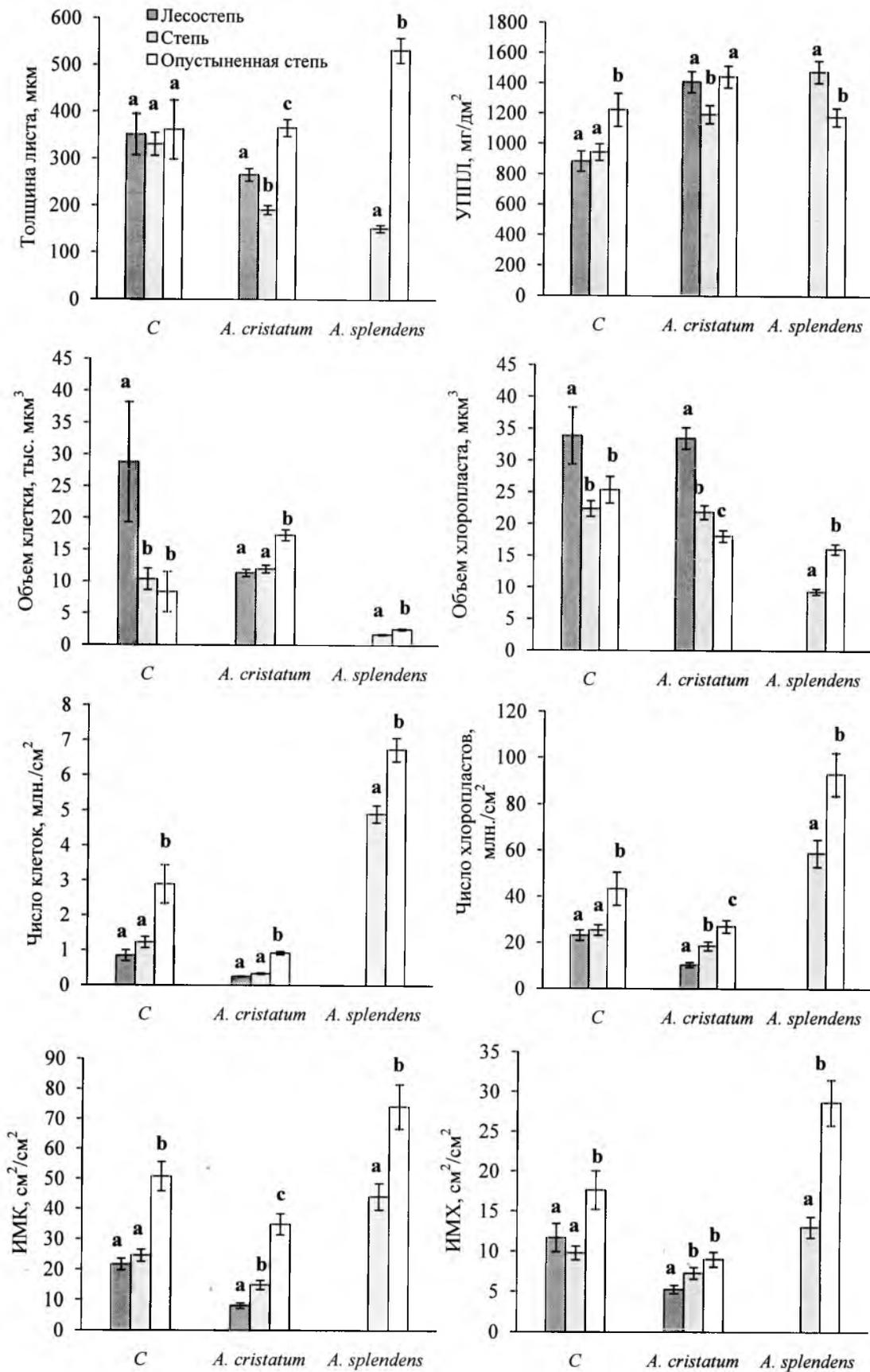


Рис. Изменение параметров листа у изученных видов в Забайкалье и Монголии при усилении аридности климата. Латинскими буквами обозначена достоверность различий. Одинаковые буквы обозначают отсутствие достоверных различий. *C* – сообщество./

На рис. показаны изменения параметров листа у изученных видов при усилении аридности климата. Были выявлены различия в направлении изменений изученных параметров вдоль градиента аридности по средним значениям для сообществ и внутри вида. Изменение внешних признаков листьев не обнаружило сходства между показателями сообществ и внутривидовыми тенденциями. Так, толщина листа у отдельных видов в опустыненной степи по сравнению с другими районами увеличивалась в три раза, в то время как значение параметра у разных сообществ было сходным. Среднее значение УППЛ для сообщества увеличивалось вдоль градиента аридности от 880 до 1220 мг/дм². При этом у изученных видов злаков изменения УППЛ в этих географических точках были разнонаправленными – у *A. cristatum* минимальные значения отмечены в степной зоне, а у *A. splendens* – в опустыненной степи. Анализ изменений параметров клеток и хлоропластов показал, что объем клетки в среднем для сообщества уменьшался в направлении с севера на юг, но при этом, внутри каждого из изученных видов в наиболее аридном участке градиента отмечено значимое увеличение этого параметра в полтора раза. Аналогично, объем хлоропласта в сообществе уменьшался с усилением аридности климата. Внутри видов размеры хлоропластов изменялись по-разному – у *A. cristatum* уменьшались, а у *A. splendens* максимальные значения обнаружены в южной точке градиента. В то же время, интегральные показатели мезофилла проявляли сходный характер изменения как на уровне сообщества, так и на внутривидовом уровне. Число клеток и хлоропластов в единице площади листа возрастало с усилением аридности климата как при сравнении сообществ, так и внутри вида. На наш взгляд, такое совпадение не было случайным. Увеличение числа клеток и хлоропластов влияет на величину внутрилистовой ассимиляционной поверхности листа. В ходе исследования было выявлено, что абсолютные значения поверхности мезофилла (ИМК) у *A. cristatum* и *A. splendens* в лесостепи, степи и опустыненной степи отличались от средних значений в сообществах. Так, *A. cristatum* характеризовался более низкими, а *A. splendens* – более высокими значениями ИМК по сравнению со средними для соответствующих сообществ значениями. Однако были выявлены общие для сообществ и видов тенденции изменений, связанные с увеличением общей поверхности мембран клеток и хлоропластов на единицу площади листа в южном направлении вдоль климатического градиента. При этом, как внутри вида, так и между сообществами величина ИМК зависела от числа клеток в единице площади листа, а ИМХ – от числа хлоропластов, а не от их размеров. Возможно, сходство в направлении изменений интегральных параметров мезофилла в ряду сообществ и внутри изученных видов, связано с тем, что злаки, являясь доминантами и эдификаторами степных растительных сообществ, отражают общее направление адаптивных изменений структуры листа. Исходя из полученных результатов, можно предположить, что по параметрам структуры мезофилла ограниченного числа доминирующих видов можно судить о показателях листового полога сообщества в целом.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ № 15-04-04186 и РФФИ № 15-04-06574

ЛИТЕРАТУРА

- Воронин П. Ю., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А., Анепхонов 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.
- Горшкова А. А., Зверева Г. К. Экология степных растений Тувы. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-е, 1988. – 117 с.
- 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., Чечулин М. Л., Царенханд Г., Гунин П. Д., Пьянков В. И. Структурно-функциональные основы экспансии *Ephedra sinica* в степных экосистемах Монголии // Физиология растений, 2004. – Т. 53, № 4. – С. 1–8.
- 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.
- Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Юдина П. К. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале // Физиология растений, 2013. – Т. 60, № 6. – С. 856–864.
- Иванов Л. А., Ронжина Д. А., Иванова Л. А. Изменение листовых параметров как показатель смены функциональных типов степных растений вдоль градиента аридности // Физиология растений, 2008. – Т. 55, № 3. – С. 332–339.

Иванова Л. А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология, 2014. – № 2. – С. 109–118.

Иванова Л. А., Пьянков В. И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Ботанический журнал, 2002. – Т. 87, № 12. – С. 17–28.

Иванова Л. А., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений, 2002. – Т. 49, № 3. – С. 467–480.

Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Изменение морфологии листа *Betula pendula* Roth. и *B. Pubescens* Ehrh. вдоль зонально-климатической трансекты Урала и Западной Сибири // Экология, 2010. – № 4. – С. 1–9.

Назаров С. К. Структурно-функциональные особенности листа у трех экотипов *Rubus chamaemorus* L. // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск: УрГУ, 1978. – С. 108–111.

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

Пьянков В. И., Кондрачук А. В. Основные типы структурных перестроек мезофилла листа Восточного Памира при адаптации к высокогорным условиям // Физиология растений, 2003. – Т. 50, № 1. – С. 34–42.

Пьянков В. И., Мокроносков А. Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений, 1993. – Т. 40, № 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. статей по материалам XII междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул 28–30 октября 2013 г.). – Барнаул: ИП 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. науч. статей по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. (25–29 мая 2015 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. – С. 466–469.

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

Diaz S., Cabido M. Plant Functional Types and Ecosystem Function in Relation To Global Change // Journal of Vegetation Science, 1997. – Vol. 8. – P. 463–474.

Wright I. J., Reich P. B., Westoby M., Ackerly D. D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen H. C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P. K., Gulias J., Hikosaka K., Lament B. B., Lee T., Lee W. J., Lusk C., Midgley J. J., Navas M.-L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Foot P., Prior L., Pyankov V. I., Roumet C., Thomas S. C., Tjoelker M. G., Veneklaas E. J., Villar R. The Worldwide Leaf Economics Spectrum // Nature, 2004. – Vol. 428. – P. 821–827.