

На правах рукописи

Юдина Полина Константиновна

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПАРАМЕТРЫ ЛИСТЬЕВ СТЕПНЫХ  
РАСТЕНИЙ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ**

03.02.01 – ботаника

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2018

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом саду Уральского отделения Российской академии наук

**Научный руководитель** кандидат биологических наук

**Иванова Лариса Анатольевна**

**Официальные оппоненты:** **Зверева Галина Кимовна**, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский государственный педагогический университет», Институт естественных и социально-экономических наук, профессор кафедры ботаники и экологии

**Воронин Павел Юрьевич**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, зам. директора по научной работе, заведующий лабораторией глобальной экологии фотосинтеза

**Ведущая организация** Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии Волжского бассейна РАН

Защита состоится «15» мая 2018 г. в 11-00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу 620144: г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343)260-82-56 E-mail: [dissovet@ipae.uran.ru](mailto:dissovet@ipae.uran.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru/>.

Автореферат разослан «14» марта 2018 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** Территории с аридным и семиаридным климатом занимают значительные, до трети земной поверхности, пространства (Verstraete, Schwartz, 1991; Ecophysiology..., 2012). В настоящее время происходит их дальнейшее расширение, связанное с деятельностью человека, а также с глобальными климатическими изменениями (Экологическая анатомия..., 1991; Пьянков, Мокроносов, 1993; Региональные особенности..., 2015; The worldwide..., 2004; Understanding..., 2012). В связи с этим, важным является изучение биологии растений засушливых территорий и механизмов их адаптации к аридности климата. Наиболее информативными в данном отношении являются структурно-функциональные параметры листьев, которые отражают приспособление фотосинтетической функции растений к условиям среды. Изучение растений в широком диапазоне естественных условий позволяет выявить изменения в структуре фотосинтетических органов под влиянием ведущих климатических факторов. В настоящее время в этом направлении наиболее хорошо изучены растения крайне аридных территорий – пустынь (Мокроносов, 1978; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Пьянков, Мокроносов, 1993), в то время как степные растения изучены недостаточно. Например, известны исследования параметров листьев растений травяных сообществ в саваннах Австралии (Wright et al., 2001; Assessing..., 2005; Anatomical basis..., 2012), прериях и пампе Северной и Южной Америки (The worldwide..., 2004). На территории Северной Евразии исследованы пигментный состав, водный режим, анатомия листьев растений степей Тувы и Монголии (Зверева, 1986; Слемнев, 1996; Слемнев, Гунин, 2000; Структурно-функциональные основы..., 2004; Структурно-функциональные особенности..., 2004; Шереметьев, 2005; Разнообразие..., 2012; Слемнев и др., 2016) и некоторых степных сообществ Волгоградской и Воронежской областей (Шереметьев, 2005; Иванов и др., 2008). Комплексный анализ мезоструктуры листьев большого набора видов степных растений в разных географических районах Северной Евразии позволит дать полную количественную характеристику структурно-функциональных параметров листьев степных растений и выявить пути их адаптации к аридности климата.

**Цель работы** – исследовать разнообразие параметров листьев и структуры мезофилла степных растений и выявить механизмы структурной адаптации листьев к аридности климата.

### **Задачи:**

1. Изучить разнообразие количественных параметров на уровне целого листа, структуры мезофилла, фотосинтетических клеток и хлоропластов в листьях степных растений в разных географических районах степной зоны Северной Евразии.
2. Выявить вклад эндогенных факторов, таких как структурный тип листа и филогения в варьирование параметров листьев и мезоструктуры фотосинтетического аппарата степных растений.
3. Изучить пределы внутривидового варьирования структурно-функциональных показателей листьев степных растений в зависимости от аридности климата.
4. Выявить направление изменений параметров листьев и пигментного комплекса степных растений при увеличении аридности климата вдоль трех зонально-климатических трансект в Поволжье, на Урале и в Западном Забайкалье.
5. Определить основные механизмы структурной адаптации мезофилла листа степных растений к увеличению аридности климата.

### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Степные растения характеризуются значительным варьированием морфологических параметров листьев, но имеют характерные особенности структуры мезофилла – высокую плотность сложения фотосинтетических тканей, большую концентрацию клеток и хлоропластов в единице площади листа, высокое значение отношения ассимиляционной поверхности мезофилла к площади листа.
2. Параметры мезофилла являются наиболее важными листовыми признаками, отражающими адаптацию степных растений к аридности климата. Приспособление листового аппарата степных растений к аридности климата проявлялось в увеличении числа хлоропластов и ассимиляционной поверхности мезофилла, уменьшении относительной массы фотосинтетических тканей в листе и содержания хлорофилла в единице площади листа и в отдельном хлоропласте, а также в изменении соотношения форм пигментов.

**Научная новизна.** Впервые проведен комплексный анализ параметров листа и структуры мезофилла степных растений Северной Евразии вдоль трех зонально-климатических трансект, расположенных в районах с разной континентальностью климата. Впервые определены пределы варьирования морфологических параметров листа и количественных параметров мезофилла, клеток и хлоропластов у степных растений. Проведена оценка влияния эндогенных (тип анатомии листа,

систематическое положение вида) и экзогенных (географическое положение и климат) факторов на параметры структуры мезофилла листа. Данные, полученные в ходе работы, позволили выявить механизмы структурно-функциональной адаптации фотосинтетического аппарата степных растений к аридности климата на видовом уровне, изучить вклад видовой специфичности и экологических условий обитания в варьирование листовых параметров растений. Впервые выявлен набор характерных признаков структуры мезофилла, который может быть охарактеризован как «синдром» степного растения.

**Теоретическая и практическая значимость.** Работа является частью комплексных исследований по изучению структурно-функциональных характеристик фотосинтетического аппарата растений разных природно-климатических зон при адаптации к аридному стрессу. Результаты работы имеют значение для решения фундаментальных проблем в области экологии и физиологии растений: позволяют объяснить механизмы адаптации к увеличению аридности климата, дополнить сведения для выделения и анализа функциональных типов растений, и могут применяться для прогнозирования реакции растений на изменения климата. Полученные данные могут быть использованы в лекционных курсах по ботанике, сравнительной анатомии и экологической физиологии растений.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Надежность и обоснованность выводов и положений основывается на анализе значительного по объему фактического материала (144 образца растений), собранного в 9 географических районах. Применение современных статистических методов обеспечивает достоверность полученных в диссертационной работе результатов и сформулированных на их основе положений и выводов.

Материалы исследований были представлены на всероссийской конференции молодых ученых «Экология: теория и практика» (Екатеринбург, 15-19 апреля 2013 г.); всероссийской научной конференции с международным участием «Инновационные направления современной физиологии растений» (Москва, 2-6 июня 2013 г.); двенадцатой международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 28-30 октября 2013 года); всероссийской научной конференции с международным участием «Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических и антропогенных воздействий» (Петрозаводск, 21-

26 сентября 2015 г.), шестнадцатой международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 5-8 июня 2017 года).

Работа выполнена при поддержке грантов УрО РАН № 13-04-нп-528, РФФИ № 15-04-06574, № 15-04-04186, № 10-05-00297 и № 05-04-48771.

**Личный вклад автора.** Автор принимал непосредственное участие в сборе части полевого материала. Лабораторная обработка образцов растений проводилась автором самостоятельно, анализ и обобщение результатов исследований осуществлялись автором лично и при консультации с руководителем.

**Публикации.** По теме работы опубликовано 20 научных работ, из них 3 – в журналах рекомендованных ВАК РФ.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 177 страницах, основной текст диссертации содержит 20 таблиц и 30 рисунков. Список литературы включает 203 источника, в том числе 101 – на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность научному руководителю к.б.н. Л.А. Ивановой, а также сотрудникам БС УрО РАН к.б.н. Иванову Л.А., к.б.н. Д.А. Ронжиной, к.б.н. И.В. Калашниковой, к.б.н. С.В. Мигалиной за оказанную помощь при проведении исследований, к.б.н. П.В. Куликову и сотрудникам ИЭРиЖ к.б.н. Н.В. Золотаревой и к.б.н. Е.Н. Подгаевской за помощь в определении видов растений, а также сотрудникам Совместной Российско-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ и лично проф., д.б.н. П.Д. Гунину за помощь в проведении полевых исследований на территории Монголии.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

В первом разделе главы дана общая характеристика степей Северной Евразии: особенности климата, почв и растительности. Рассмотрены основные биологические особенности степных растений. Второй раздел главы посвящен исследованию вопроса взаимосвязи параметров листа с фотосинтезом. Обоснована необходимость изучения структурно-функциональных параметров листа в связи с приспособлением фотосинтетического аппарата растений к климату. Проанализированы имеющиеся в литературе данные о параметрах листьев у растений разных функциональных типов, экологических групп. Дана оценка современного состояния исследований структурно-

функциональных параметров листьев в связи с приспособлением растений к засушливому климату.

## Глава 2. РАЙОНЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в пределах трех зонально-климатических трансект, расположенных в лесостепной и степной зонах Поволжья, Урала и Западного Забайкалья, включавших 9 районов исследования (Рисунок 1).



**Поволжье:** 1 - с. Красное поле, Пензенская обл. ( $I=34.8$ ), 2 - г. Камышин, Волгоградская обл. ( $I=20.2$ ), 3 - п. Царев, Волгоградская обл. ( $I=17.4$ ); **Урал:** 4- д. Ключи, Свердловская обл. ( $I=40.4$ ), 5 - с. Ясные поляны, Челябинская обл. ( $I=29.4$ ), 6 - п. Аркаим, Челябинская обл. ( $I=25.9$ ); **Западное Забайкалье:** 7 – г. Северобайкальск, респ. Бурятия ( $I=47.2$ ), 8 – ст. Сульфат, респ. Бурятия ( $I=28.0$ ), 9 – п. Унджул, Монголия ( $I=17.3$ );  $I$  – индекс аридности

Рисунок 1 – Географическое положение районов исследований

Для характеристики климата использовали среднегодовые значения температуры воздуха ( $T$ ), количества осадков ( $P$ ) (Matsuura, Willmott, 2015) и индекс аридности ( $I$ ) Э. де Мартона ( $I=P/(T+10)$ ) (Encyclopedia of Earth Sciences, 1987). Сбор материала проводили в коренных ненарушенных степных сообществах, в период активной вегетации большинства растений. Изученные виды относились к

доминантным и наиболее распространенным видам исследованных степных сообществ. В каждом сообществе отбирали 10-15 видов растений, формирующих основную часть проективного покрытия сообщества. Всего проанализировано около 30 количественных показателей листьев у 144 образцов, принадлежавших к 113 видам растений. Большинство изученных видов относилось к травянистым многолетникам, мезоксерофитам и ксерофитам. В каждой из изученных трансект преобладали представители семейств *Asteraceae* и *Poaceae*, доля которых составляла 20-30% от общего числа видов. Значительный вклад вносили также представители *Caryophyllaceae*, *Euphorbiaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*. Исследования проводили с использованием метода мезоструктуры фотосинтетического аппарата (Мокронос, 1981; Иванова, Пьянков, 2002а) (Рисунок 2).

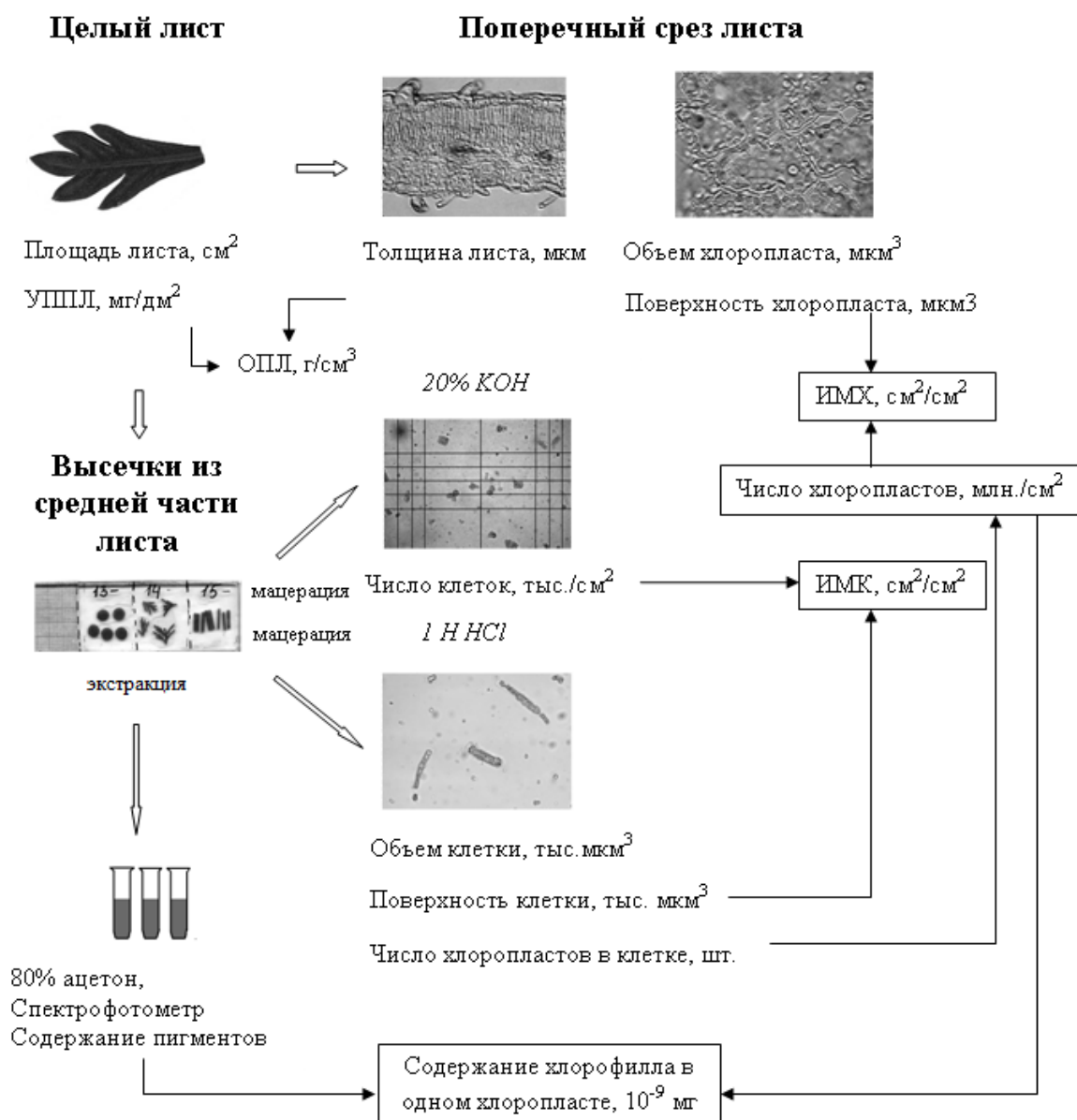


Рисунок 2 – Метод мезоструктуры (Мокронос, 1978; Иванова, Пьянков, 2002а)



В работе приняты сокращения: толщина листа, мкм (Тл), удельная поверхностная плотность листа, мг/дм<sup>2</sup> (УППЛ); объемная плотность листа, г/см<sup>3</sup> (ОПЛ), объем клетки, тыс. мкм<sup>3</sup> (Vкл); число клеток в единице площади листа, тыс./см<sup>2</sup> (Nкл); число хлоропластов в клетке, шт. (Хл); объем хлоропласта, мкм<sup>3</sup> (Vхл); число хлоропластов в единице площади листа, млн./см<sup>2</sup> (Nхл); индекс мембран клеток, см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> (ИМК); индекс мембран хлоропластов, см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> (ИМХ); клеточный объем хлоропласта, мкм<sup>3</sup> (КОХ); содержание хлорофиллов *a+b* в единице площади листа, мг/дм<sup>2</sup> (Хл *a+b*); содержание каротиноидов в единице площади листа, мг/дм<sup>2</sup> (Кар); отношение хлорофиллов *a/b* (Хл *a/b*); отношение хлорофиллы/каротиноиды (Хл/Кар); содержание хлорофиллов в одном хлоропласте, 10<sup>-9</sup> мг (С<sub>АВ</sub>).

На поперечных срезах растений измеряли толщину листа, парциальные объемы тканей и размеры хлоропластов. С помощью мацерации листовых тканей определяли число клеток в единице площади листа, число хлоропластов в клетке и размеры клеток. Параметры листьев, клеток и хлоропластов измеряли с помощью системы анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Екатеринбург, Россия). На основе различий в биохимическом типе фотосинтеза (С<sub>3</sub>, С<sub>4</sub>), систематическом положении (класс, семейство), а также типа строения мезофилла листа (гомогенный, дорзовентральный, изопалисадный, граминоидный, суккулентный), среди изученных видов степных растений нами были выделены группы видов с разными структурно-функциональными типами листьев (СФТЛ). На рисунке 3 показано соотношение СФТЛ среди изученных видов.

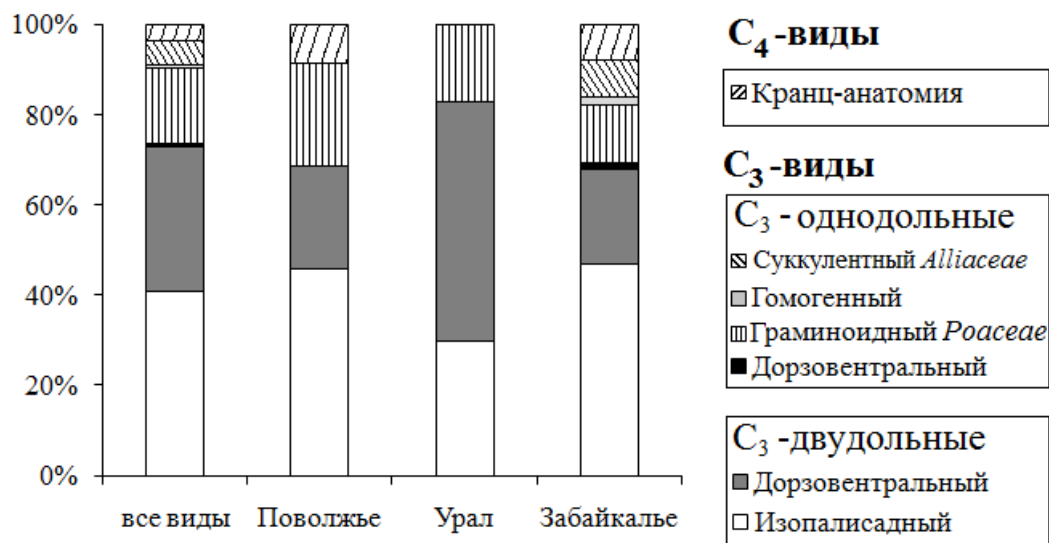
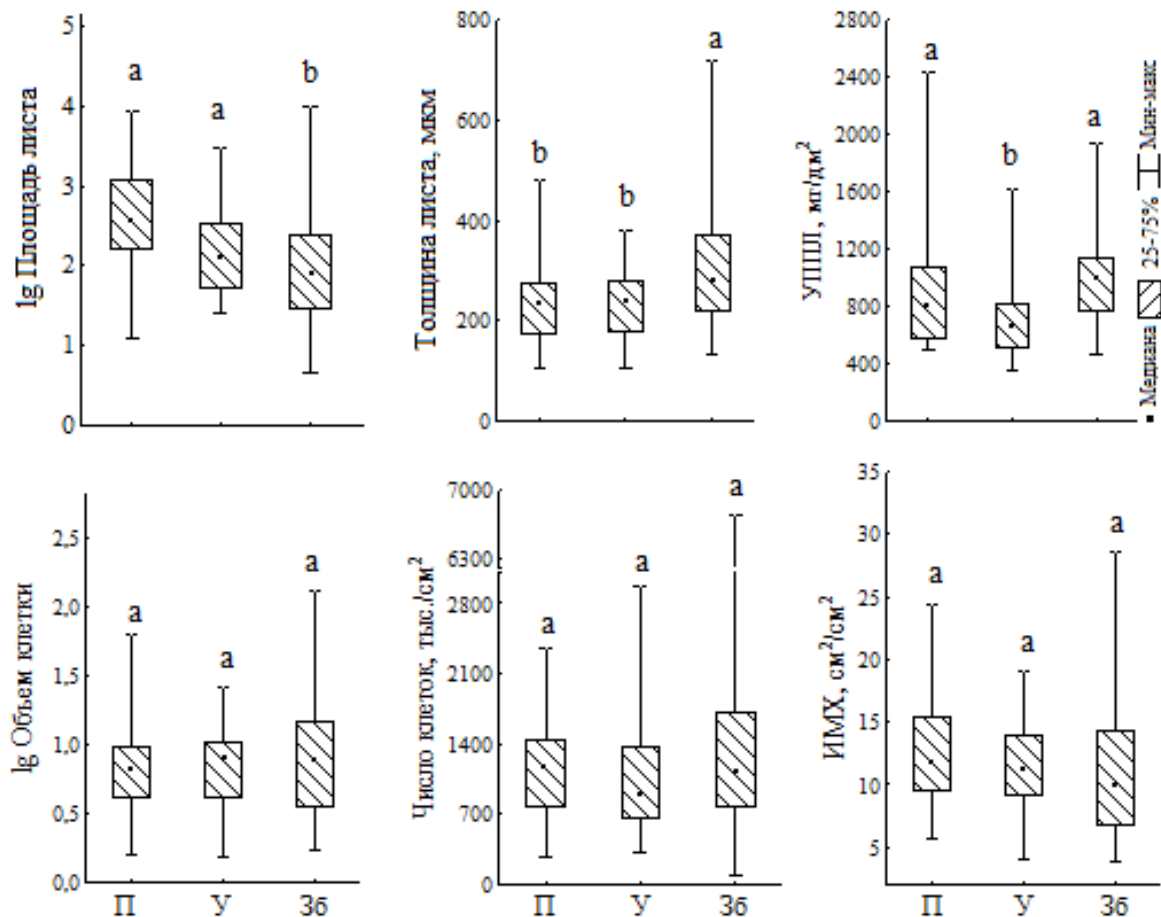


Рисунок 3 – Соотношение структурно-функциональных типов листьев среди изученных степных растений в разных географических районах

Статистический анализ данных проводили с использованием пакетов программ «Excel Microsoft office 2007», STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc. USA). Значимость различий между группами растений оценивали с помощью Тьюки HSD теста. Для оценки степени влияния факторов на варьирование признаков применяли дисперсионный анализ (ANOVA) и многофакторный анализ по методу главных компонент (PCA).

### Глава 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПАРАМЕТРОВ ЛИСТЬЕВ И СТРУКТУРЫ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТА СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ

В данной главе представлен комплексный анализ параметров листьев для изученных видов степных растений Северной Евразии. Выявлены значения и пределы варьирования показателей целого листа, фотосинтетических тканей, параметров клеток и хлоропластов (Рисунок 4).



По оси x обозначены названия трансект: П – Поволжье, У – Урал, Зб – Западное Забайкалье, lg – десятичный логарифм. Разными буквами обозначены значимые различия на уровне  $p < 0.05$ .

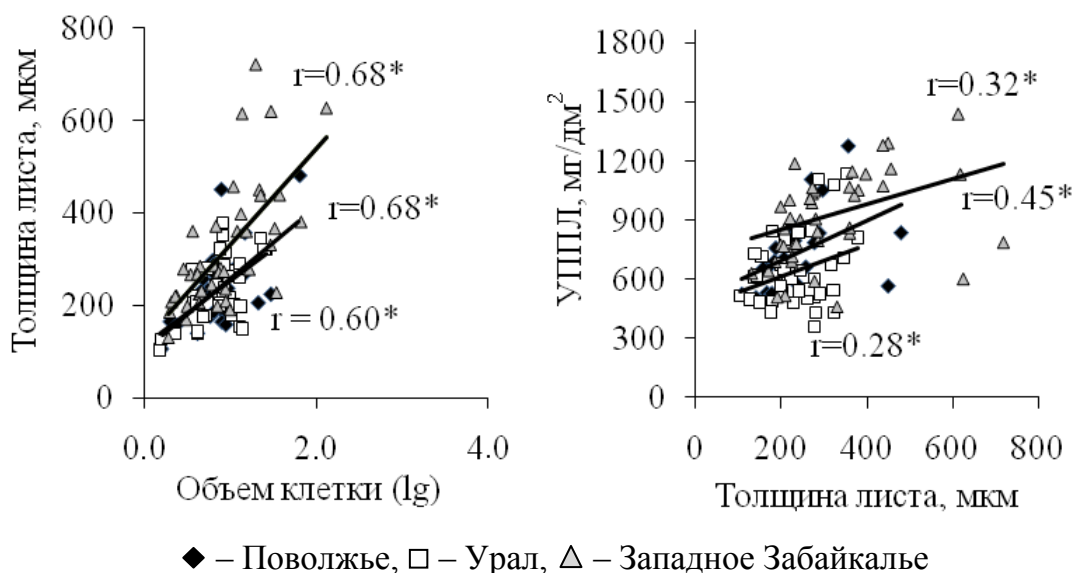
Одинаковые буквы обозначают отсутствие значимых различий

Рисунок 4 – Диаграммы распределения значений параметров листа и мезофилла у  $C_3$  степных растений Поволжья, Урала и Западного Забайкалья

Показано, что различия между степными растениями Поволжья, Урала и Западного Забайкалья заключались только в значениях морфологических параметров листьев: растения «Забайкальской» трансекты отличались меньшими размерами листьев и большей толщиной листа, а степные виды «Уральской» трансекты имели низкие значения УППЛ. Модальные значения количественных параметров мезофилла были сходными для всех степных растений независимо от географического положения трансекты (Рисунок 4). Проведен сравнительный анализ параметров степных растений с имеющимися в литературе данными по растениям других климатических зон (Горшкова, Зверева, 1988; Зверева, 2000; Структурно-функциональные особенности..., 2004; Ryankov et al., 1998, 1999). Установлено, что наиболее характерной чертой листьев степных растений являлась высокая объемная плотность листа, равная в среднем  $0.35 \text{ г/см}^3$ . Выявлен широкий диапазон варьирования размеров клеток мезофилла, однако распределение степных растений по размерам клеток не отличалось от растений бореальной и пустынной зон. Количество клеток и хлоропластов, а также индексы ИМК и ИМХ степных растений были существенно выше, чем у растений бореальной зоны, и приближались к значениям этих показателей у растений пустынь. Сравнительный анализ параметров пигментного комплекса продемонстрировал низкое содержание хлорофиллов и каротиноидов на единицу площади в листьях степных растений «Поволжской» и «Уральской» трансект в сравнении с растениями бореальной зоны. Корреляционный анализ показал тесную связь УППЛ и толщины листа с параметрами мезофилла (Рисунок 5). Сделан вывод, что изменение внешних параметров листьев связано с перестройкой мезофилла, что является структурным механизмом регуляции газообмена листьев растений.

#### Глава 4. АНАЛИЗ ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА ВАРЬИРОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТА СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ

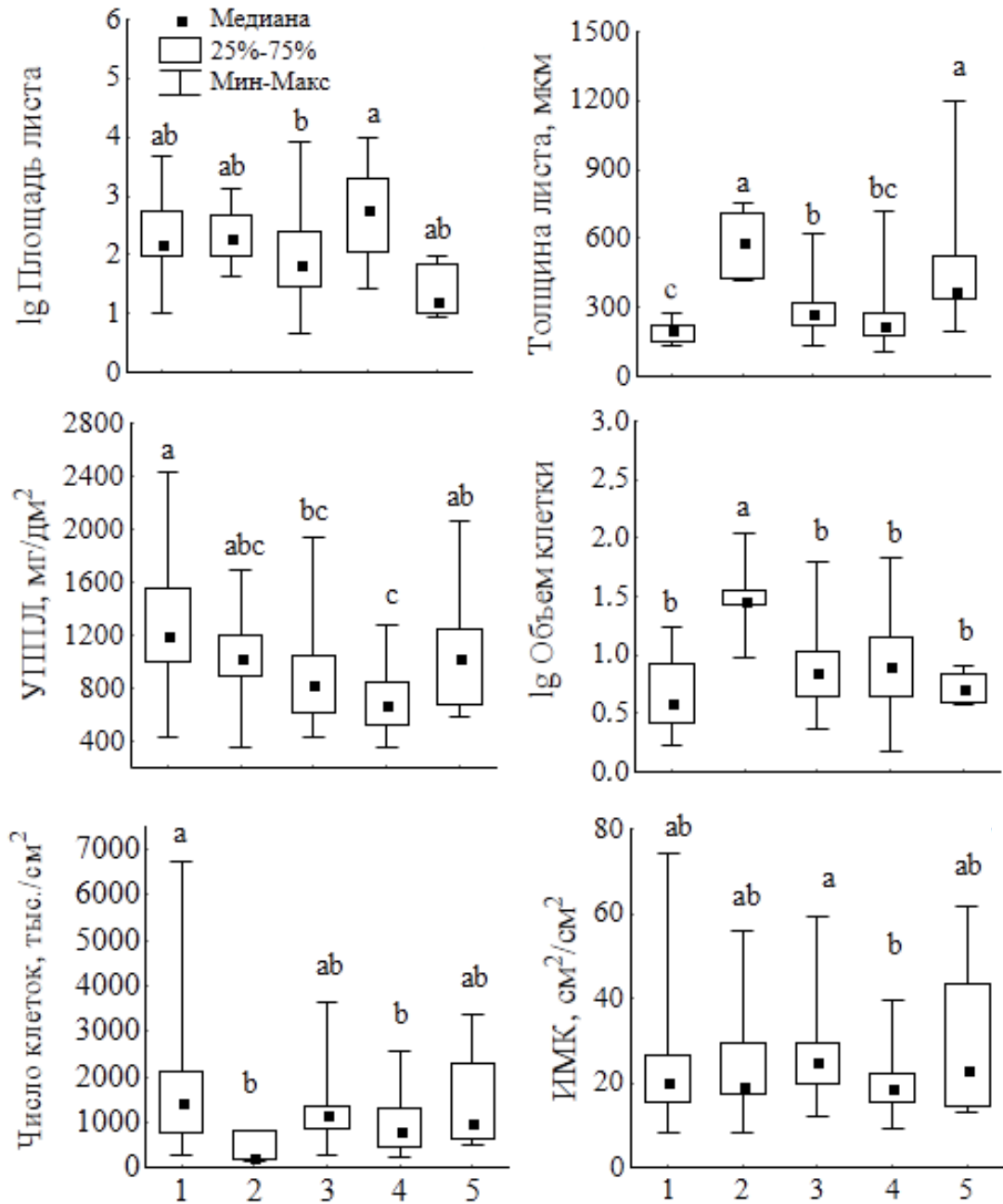
В данной главе проанализировано влияние типа анатомии листа, экологических свойств и систематического положения видов на варьирование параметров листьев и структуры мезофилла степных растений, а также на пределы внутривидового варьирования признаков. Нами не было обнаружено значительного вклада фактора «экологическая группа» в варьирование параметров структуры мезофилла листа степных растений.



lg – десятичный логарифм, r – коэффициент корреляции. Звездочкой обозначена значимость коэффициента корреляции при  $p < 0.05$

Рисунок 5 – Связь морфологических параметров листа с параметрами мезофилла степных растений

Это связано со значительным сходством видов по их экологическим свойствам – большинство изученных видов относилось к ксерофитным растениям. Наиболее существенный вклад в варьирование параметров целого листа и соотношения тканей в листе вносил СФТЛ (Рисунок 6). Двудольные виды с дорзовентральным и изопалисадным типами мезофилла характеризовались небольшой плотностью листьев и низкой долей проводящих пучков и склеренхимы в листе. Злаки с граминоидным типом листа характеризовались большой плотностью листьев, низкой долей мезофилла и высокой долей склеренхимы и проводящих тканей.  $C_4$ -растения имели большую толщину фотосинтетических органов и низкую долю фотосинтетических тканей в них. СФТЛ влиял на число клеток в единице площади листа, а также на интегральные параметры мезофилла. ИМК было значимо выше у видов с изопалисадным мезофиллом по сравнению с двудольными  $C_3$ -растениями с дорзовентральным типом мезофилла. Суккулентоподобные листья луков отличались большой толщиной листа и размерами клеток мезофилла, но при этом низкой плотностью тканей и большим относительным объемом мезофилла в листе (Юдина и др., 2017а). Для оценки внутривидового варьирования структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата было исследовано пять видов растений в разных климатических условиях.

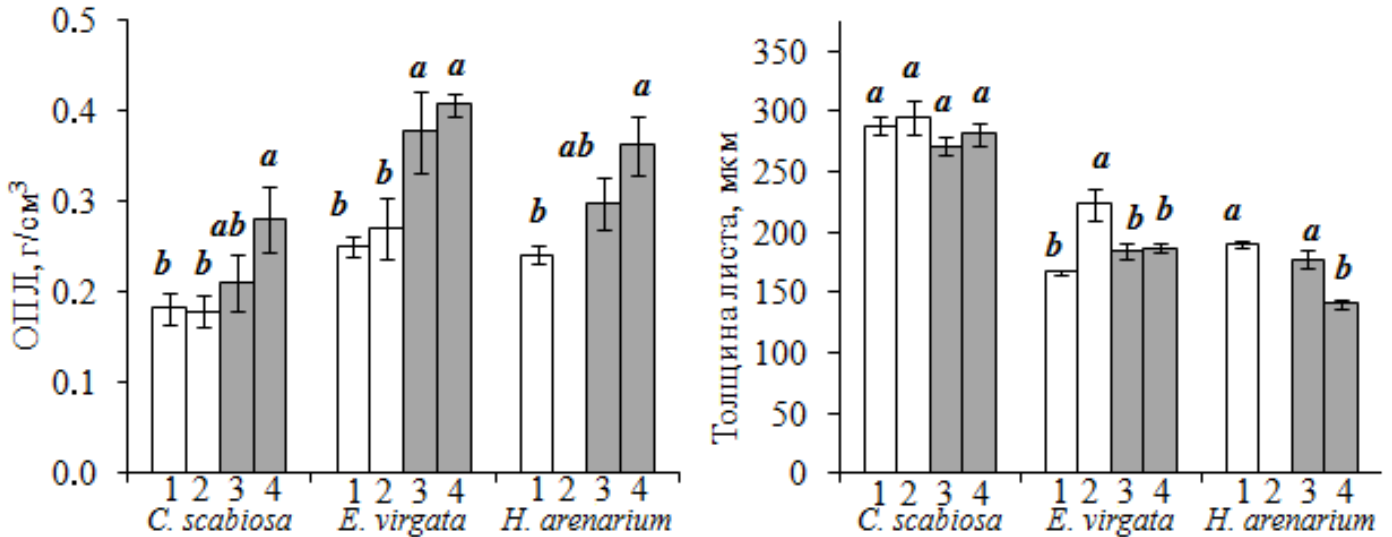


По оси x обозначен структурно-функциональный тип листа: 1 -  $C_3$ -однодольные с граминоидным типом листа (представленные семействами *Poaceae* и *Superaceae*); 2 –  $C_3$ -однодольные с суккулентоподобным типом листа (*Alliaceae*); 3 –  $C_3$ -двудольные с изопалисадным типом; 4 –  $C_3$ -двудольные дорзовентральным типом мезофилла, 5 – растения с кранц-анатомией, lg – десятичный логарифм, латинскими буквами обозначена значимость различий на уровне  $p < 0.05$ . Одинаковые буквы обозначают отсутствие значимых различий

Рисунок 6 – Диаграммы распределения значений параметров у разных структурно-функциональных типов листа

*Centaurea scabiosa* L., *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench в четырех географических точках в Поволжье и на Урале, *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. и *Achnatherum splendens* Nevski. в трех районах «Забайкальской» трансекты.

Общим направлением изменения параметров листьев для *C. scabiosa*., *E. virgata* и *H. arenarium* при усилении аридности климата было увеличение объемной плотности листа (ОПЛ) за счет увеличения доли склеренхимы в листе и структурных перестроек мезофилла (Юдина и др., 2017б) (Рисунок 7).



□ – районы Урала, ■ – районы Поволжья; 1 - Средний Урал, с. Бекленищева, 2 - Южный Урал, г. Троицк, 3 - Среднее Поволжье, с. Красное поле, 4 - Нижнее Поволжье, г. Камышин. Разными буквами (*a*, *b*) обозначены значимые различия,  $p < 0.05$

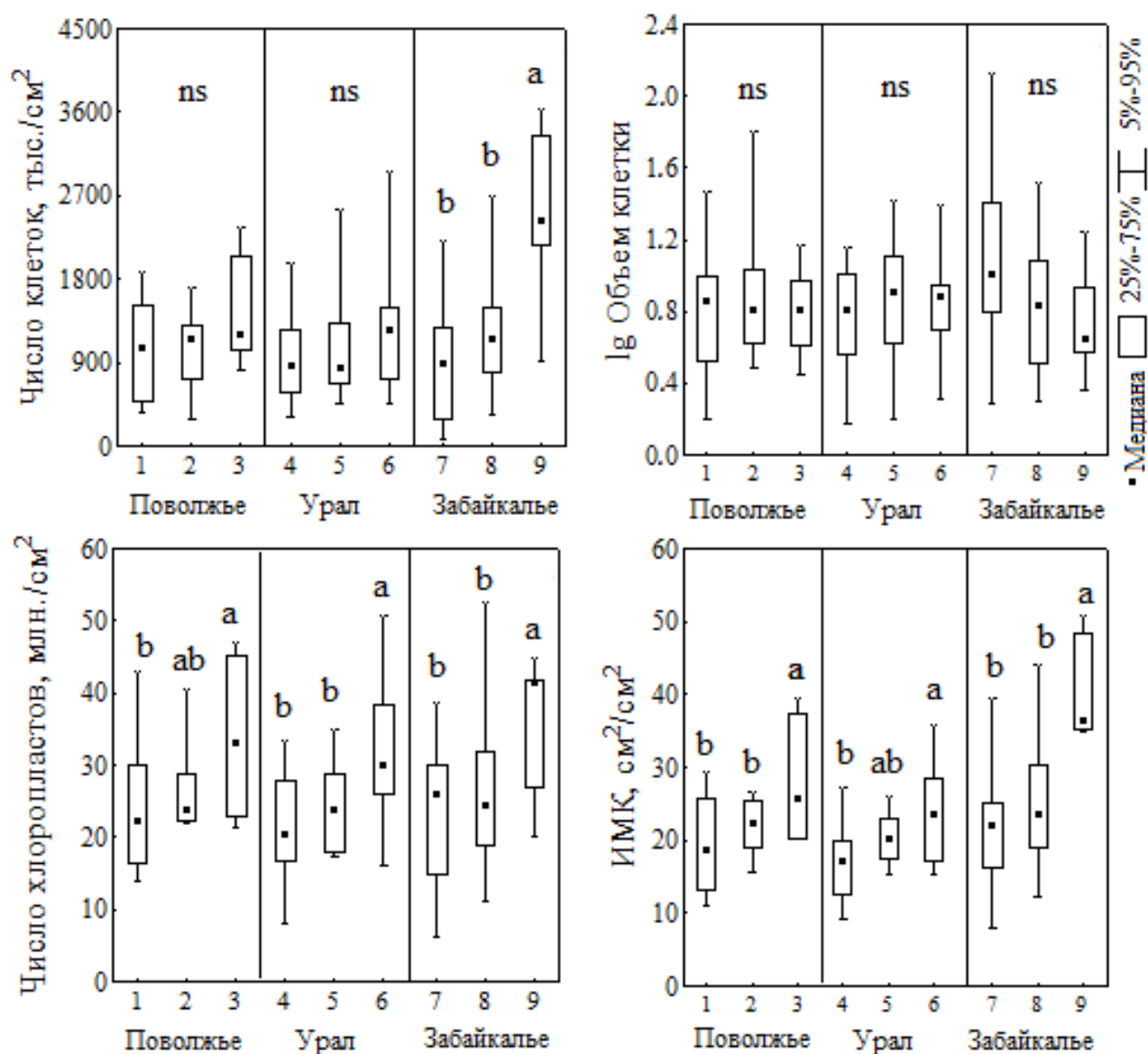
Рисунок 7 – Объемная плотность листа трех видов степных растений в разных географических районах

Толщина листа мало зависела от географии произрастания, а ее изменения носили видоспецифичный характер. Выявлено снижение содержания пигментов в единице площади листа с уменьшением географической широты. Механизмы изменения содержания пигментов и интегральных параметров мезофилла определялись свойствами вида. Для *A. cristatum* и *A. splendens*, исследованных в Западном Забайкалье, общим направлением изменения вдоль градиента аридности было увеличение величины внутрилиственной ассимиляционной поверхности за счет увеличения размеров клеток и их количества в единице площади листа (Юдина и др., 2016). Однофакторный дисперсионный анализ показал, что внутривидовые изменения параметров целого листа и размеров клеток имели видоспецифичный характер. Так, толщина листа зависела от вида растения на 90%, а размеры клеток не менее, чем на 70%. В то же время, интегральные параметры мезофилла не различались между видами, но их варьирование внутри изученных видов зависело от аридности климата. При этом диапазон внутривидового варьирования параметров мезофилла был намного ниже, чем

межвидовые различия растений разных экологических групп и различия средних значений между сообществами, сформированными в разном климате.

## Глава 5. ВЛИЯНИЕ КЛИМАТА НА СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПАРАМЕТРЫ ЛИСТЬЕВ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ

В данной главе проанализированы изменения параметров листьев вдоль градиентов аридности в трех зонально-климатических трансектах Поволжья (Ivanova et al., 2018), Урала и Западного Забайкалья (Рисунок 8).



По оси x обозначены районы исследований: Поволжье (районы 1-3), Урал (районы 4-6) и Западное Забайкалье (районы 7-9), lg – десятичный логарифм. Буквами обозначена значимость различий на уровне  $p < 0.05$ . Одинаковые буквы, а также ns обозначают отсутствие значимых различий

Рисунок 8 – Параметры клеток и интегральные параметры мезофилла у степных растений

Общей тенденцией для трех трансект было увеличение удельной поверхностной плотности листьев и возрастание доли склеренхимных тканей в листе при увеличении аридности климата. По нашему мнению, основной причиной изменений параметров целого листа и композиции листовых тканей вдоль градиента аридности климата является смена соотношения СФТЛ, которые различаются по плотности листа и соотношению тканей в листе. В пределах трех изученных градиентов аридности показано снижение доли травянистых ксеромезофитов и мезофитов с дорзовентральным типом листа и увеличение доли ксерофитов с изопалисадным, граминоидным типом листа и кранц-анатомией. В то же время, изменения внешних параметров листьев в связи с изменением аридности климата были незначительны и составляли всего 5-10% от общего варьирования этих показателей среди изученных растений. Основное направление структурной адаптации листьев изученных степных растений к увеличению аридности климата было связано не с изменением морфологии листа, а со структурными изменениями мезофилла. При этом, не смотря на значительный разброс в размерах фотосинтезирующих клеток и хлоропластов среди степных растений, нами не обнаружено закономерностей в изменении размеров отдельных клеток и хлоропластов вдоль градиента аридности. Общим направлением перестройки мезофилла листа степных растений было увеличение его интегральных показателей – числа хлоропластов в единице площади листа, ИМК, ИМХ. Увеличение этих параметров вдоль градиента аридности у большинства видов приводит к возрастанию внутрилистовой поверхности для диффузии  $\text{CO}_2$ , что необходимо для приспособления фотосинтетического аппарата растений к засухе. Выявлены изменения параметров пигментного комплекса степных растений вдоль градиента аридности. В направлении лесостепь – степь – опустыненная степь значительно снижалось отношение хлорофиллов  $a/b$ , что говорит о перестройке светособирающих комплексов внутри хлоропластов (Иванов и др., 2008, 2013).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования выявлены значения и пределы варьирования показателей целого листа, фотосинтетических тканей, параметров клеток и хлоропластов для степных растений из разных географических районов Северной Евразии. Многомерный анализ по методу главных компонент для всех изученных видов показал, что два главных



фактора, выделенных при анализе, могут объяснить 60% общего варьирования данных среди изученных степных растений (Таблица 1, Рисунок 9).

Таблица 1 – Результаты анализа по методу главных компонент: факторные координаты переменных на основе корреляций

	Фактор 1	Фактор 2
Тл	0.54	-0.58
УПШЛ	-0.09	-0.46
ОПЛ	-0.65	0.16
V <sub>кл</sub>	0.90	-0.29
N <sub>кл</sub>	-0.89	-0.28
Хл	0.70	-0.20
V <sub>хл</sub>	0.38	-0.33
N <sub>хл</sub>	-0.61	-0.70
ИМК	-0.11	-0.91
ИМХ	-0.41	-0.82
КОХ	0.82	-0.25
*Трансекта	0.14	-0.09
*I	0.21	0.28
*СФТЛ	0.21	-0.29

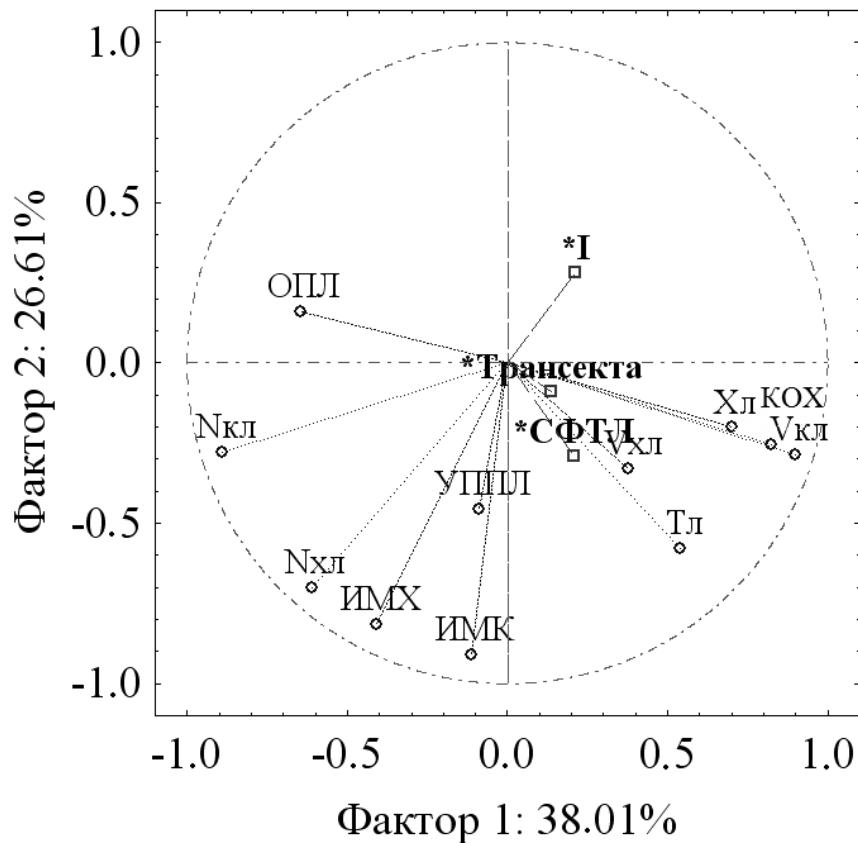


Рисунок 9 – Результаты анализа по методу главных компонент для степных растений Поволжья, Урала и Западного Забайкалья

Аридность климата наиболее тесно была связана с интегральными показателями мезофилла – число хлоропластов в единице площади листа, общая поверхность клеток (ИМК) и хлоропластов (ИМХ) в площади листа. Другой набор показателей мезофилла – объемная плотность листа (ОПЛ), объем клетки и объем хлоропласта, число хлоропластов в клетке, объем клетки, приходящийся на один хлоропласт (КОХ) – имел тесную связь со структурно-функциональным типом листа (СФТЛ) и континентальностью климата (Трансекта) (Рисунок 9). Таким образом, на основании полученных результатов, нами были сделаны следующие выводы:

### ВЫВОДЫ

1. Изучено разнообразие параметров листьев и структуры мезофилла степных растений в 9 географических районах, расположенных в пределах трех зонально-климатических трансект. Характерными особенностями листьев степных растений Северной Евразии являются высокие значения объемной плотности листа, большая концентрация клеток и хлоропластов в единице площади листа, высокие значения интегральных показателей структуры мезофилла – отношения общей поверхности клеток мезофилла и хлоропластов к площади листа. Географическое положение зонально-климатической трансекты влияло на параметры целого листа – площадь, толщину и плотность листовой пластинки, а также на параметры пигментного комплекса. Основные параметры мезофилла – размеры и количество клеток, хлоропластов, их интегральные характеристики не различались между растениями степей Поволжья, Урала и Западного Забайкалья.

2. Выявлен вклад структурно-функционального типа листа (СФТЛ) и таксономического положения вида в варьирование параметров листьев и структуры мезофилла степных растений. СФТЛ, основанный на типе анатомии листа – граминоидный, дорзовентральный, изопалисадный, кранц-анатомия – на 70-80% определял значения параметров целого листа – его толщины и плотности – и соотношение тканей в листе, в то время как количественные параметры мезофилла – число и размеры клеток и хлоропластов – мало зависели от СФТЛ. Систематическое положение вида на уровне семейства также в большей степени влияло на внешние параметры листовой пластинки и не имело значения для большинства количественных показателей мезофилла.

3. Выявлено внутривидовое варьирование структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата, связанное с адаптацией растений к климату на примере 5 видов растений. Общим направлением изменения параметров листьев при усилении аридности климата было увеличение плотности сложения листовых тканей, выраженной в значениях объемной плотности листа, и снижение содержания пигментов в единице площади листа. Клеточные механизмы изменения содержания пигментов в листе и интегральных параметров мезофилла определялись свойствами вида.

4. Показано общее направление изменений структурно-функциональных параметров листьев степных растений при увеличении аридности климата. Обнаружено возрастание плотности листа, связанное с изменением соотношения СФТЛ вдоль градиента аридности, уменьшение отношения хлорофиллов а/в, свидетельствующее о перестройке светособирающих пигментных комплексов, и увеличение ассимиляционной поверхности мезофилла, формирующих фотосинтетическую способность листа.

5. Основные механизмы структурной адаптации листьев изученных степных растений к увеличению аридности климата, выявленные в каждой из изученных зонально-климатических трансект, связаны не с изменением морфологических параметров целого листа, а с перестройкой мезофилла, а именно с увеличением интегральных показателей мезофилла, что обусловлено необходимостью увеличения внутрилистовой поверхности для диффузии  $\text{CO}_2$  при усилении водного стресса. Обнаруженные закономерности не были связаны с размерами клеток и хлоропластов, а определялись соотношением числа и размеров фотосинтетических элементов.

#### СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

##### **Статьи в журналах из перечня научных изданий, рекомендованных ВАК РФ:**

1. Иванов Л.А. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале / Л.А. Иванов, Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина, **П.К. Юдина** // Физиология растений. – 2013. – Т.60, № 6. – С.856–864.

2. **Юдина П.К.** Варьирование параметров листьев и содержания пигментов у трех видов степных растений в зависимости от аридности климата / **П.К. Юдина**, Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина, Н.В. Золотарева, Л.А. Иванов // Физиология растений. – 2017б. – Т. 64, № 3. – С. 190-203.

3. Ivanova L.A. Quantitative mesophyll parameters rather than whole-leaf traits predict response of C<sub>3</sub> steppe plants to aridity / L.A. Ivanova, **П.К. Юдина**, D.A. Ronzhina, L.A. Ivanov, N. Hölzel // *New Phytologist*. – 2018. – Vol. 217, №2. – P. 558-570.

**Статьи и тезисы, опубликованные в других научных изданиях:**

1. **Юдина П.К.** Изменение мезоструктуры листьев степных растений Поволжья вдоль градиента аридности / **П.К. Юдина**, Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина, Л.А. Иванов, С.А. Шавнин // *Степи Северной Евразии: Материалы V ежегод. симп.* – Оренбург: Газпромпечатъ; Оренбурггазпромсервис, 2009. – С. 752-754.

2. Иванов Л.А. Зональные изменения структурно-функциональных параметров листьев степных растений Северной Евразии / Л.А. Иванов, Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина, **П.К. Юдина** // *Степи Северной Евразии: материалы VI междунар. симп.* – Оренбург: Газпромпечатъ; «Оренбурггазпромсервис, 2012. – С.305-307.

3. **Юдина П.К.** Изменение содержания хлорофилла в хлоропластах степных растений вдоль широтного градиента в Поволжье / **П.К. Юдина**, Л.А. Иванова, Л.А. Иванов, Д.А. Ронжина, С.А. Шавнин // *Инновационные направления современной физиологии растений: тез. докл. всерос. науч конф. с междунар. участием.* – М.: МГУ, 2013. – С. 358-359.

4. **Юдина П.К.** Изменение мезоструктуры фотосинтетического аппарата у некоторых видов степных растений в зависимости от климата / **П.К. Юдина**, Л.А. Иванова, Л.А. Иванов, Д.А. Ронжина, С.А. Шавнин // *Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна: тр. XIII съезда рус. ботан. о-ва* – Тольятти: Кассандра, 2013. – Т.3. – С. 254-255.

5. **Юдина П.К.** Структурно-функциональные изменения листьев степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале / **П.К. Юдина**, Л.А. Иванова // *Экология: теория и практика: материалы конф. молодых ученых.* – Екатеринбург: Гощицкий, 2013. – С. 130-131.

6. **Юдина П.К.** Изменение мезоструктуры листьев степных растений вдоль географической трансекты Западного Забайкалья / **П.К. Юдина**, Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина, Л.А. Иванов, О.А. Аненхонов // *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы XII междунар. науч.-практ. конф.*– Барнаул: Колмогоров И.А., 2013. – С. 246-249.

7. **Юдина П.К.** Структурная адаптация мезофилла листа степных растений Южного Урала к аридному стрессу / **П.К. Юдина**, Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина, Е.В. Ершова, Л.А. Иванов // *Растения в условиях глобальных и локальных природно-климатических*

и антропогенных воздействий: тез. докл. Всерос. науч. конф. с междунар. участием. – Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2015. – С. 608.

8. **Юдина П.К.** Внутривидовое варьирование показателей мезоструктуры листа степных растений в Западном Забайкалье / **П.К. Юдина**, Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина Л.А. Иванов // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы XIV междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул: АлтГУ, 2015. – С. 466-469.

9. Иванова Л.А. Листовые параметры и мезоструктура фотосинтетического аппарата в оценке функционального разнообразия растений экосистем Центральной Азии / Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина, **П.К. Юдина**, Л.А. Иванов, П.Д. Гунин // Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития: материалы междунар. конф. Улан-Батор, 2015. – Т.1. – С. 118-121.

10. **Юдина П.К.** Параметры мезофилла листа как индикаторы изменения функциональных свойств растительных сообществ и видов в степях Западного Забайкалья и Монголии / **П.К. Юдина**, Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина, Л.А. Иванов // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы XV междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул: Концепт, 2016. – С. 501-505.

11. **Юдина П.К.** Особенности клеточной организации мезофилла листа луков (род *Allium* L.) при адаптации к аридности климата / **П.К. Юдина**, Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина, Л.А. Иванов // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы XVI междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2017а. – С. 227-230.

Подписано в печать 05.03.2018  
Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс»  
Формат 60x84 1/16. Объем 1 авт.л.  
Заказ № Тираж 100 экз.

Отпечатано в типографии ИПЦ УрФУ  
620000, г. Екатеринбург, ул. Тургенева, 4