

АККЛИМАЦИЯ ЛИСТЬЕВ ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ
РАЗНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ТИПОВ
К ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМУ ПОТЕПЛЕНИЮ КЛИМАТА

© 2016 г. Л. А. Иванова^{а, 1}, А. Г. Чанчикова^с, Д. А. Ронжина^а, Н. В. Золотарева^б,
В. В. Косульников^с, Р. М. Кадушников^с, Л. А. Иванов^а

^аБотанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург

^бИнститут экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург

^сУральский федеральный университет им. Б.Н. Ельцина, Екатеринбург

Поступила в редакцию 13.11.2015 г.

Одним из подходов к изучению ответных реакций растений на изменение климата является использование камер с открытым верхом (КОВ), установленных на естественном растительном покрове. На разнотравно-злаковом лугу в подзоне южной тайги до начала вегетации были установлены три КОВ из полиэтиленовой пленки. Внутри камер, по сравнению с контрольными условиями, наблюдали значимое повышение средних дневных значений температуры — на 0.5°C и относительной влажности воздуха — на 10%. В течение одного вегетационного сезона в двух вариантах — внутри камеры и вне камеры (контроль) — изучены высота растений, листовые параметры и содержание пигментов у 6 видов луговых растений, а для четырех из них исследовано более 20 количественных параметров мезофилла. Обнаружено, что различия микроклиматических условий не влияли на высоту растений и площадь листьев. В условиях КОВ отмечали небольшое уменьшение толщины и плотности листа и увеличение содержания воды. В противоположность слабым изменениям внешних листовых параметров внутренняя структура листа и содержание фотосинтетических пигментов изменялись значительно. Потепление вызвало у большинства изученных видов, кроме *Veronica chamaedrys* L., снижение содержания хлорофиллов и каротиноидов в пересчете на единицу площади листа, но соотношение форм пигментов при этом не изменялось. Изменение содержания пигментов в листе было связано со структурными перестройками мезофилла, механизм которых зависел от функциональных свойств вида. У рудерального вида (R/CSR-стратег) *Taraxacum officinale* Wigg. s. l. отмечено увеличение размеров палисадных клеток и количества хлоропластов в клетке, а снижение количества хлорофиллов происходило за счет уменьшения содержания хлорофилла в единичном хлоропласте. У видов с S/CSR-стратегией *Alchemilla vulgaris* L. s. l. и *V. chamaedrys* L. в камере отмечено значительное снижение числа клеток и хлоропластов в единице площади листа без изменения их размеров, но содержание хлорофилла в хлоропласте при этом увеличивалось. У CR-стратега *Cirsium setosum* (Willd.) Bess. внутри КОВ происходило одновременно как увеличение размеров клеток, так и снижение их количества, при этом содержание хлорофилла в хлоропласте не изменялось. Сделан вывод, что акклиматизация растений к кратковременному потеплению климата связана со структурной перестройкой мезофилла листа, механизм которой зависит от функциональных свойств вида.

Ключевые слова: листовые параметры — структура мезофилла — хлорофилл — каротиноиды — изменение климата — камера с открытым верхом — функциональные типы растений

DOI: 10.7868/S0015330316050067

ВВЕДЕНИЕ

Глобальное изменение климата, наблюдаемое в последние десятилетия, связывают с прогресси-

рующим увеличением температуры и концентрации “парниковых” газов в атмосфере [1]. Постоянная эмиссия парниковых газов, вызванная деятельностью человека, также вносит свой вклад в климатические изменения [1, 2]. “Парниковый эффект” должен вызывать адаптивные изменения в структурно-функциональной организации растений, направление и степень выраженности которых могут различаться у разных видов. Некоторые виды могут быть более чувствительными к потеплению климата, чем другие [2–4]. Реакция вида может зависеть от его функциональных свойств, например, от типа экологической стра-

Сокращения: ИМК — индекс наружных мембран клеток, ИМХ — индекс наружных мембран хлоропластов, КОВ — камера с открытым верхом, УППЛ — удельная поверхностная плотность листа, *df* — число степеней свободы, *F* — критерий Фишера, *p* — вероятность, *R*² — коэффициент детерминации.

¹ Адрес для корреспонденции: Иванова Лариса Анатольевна, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а. Ботанический сад УрО РАН. Факс: (343) 210-38-59, электронная почта: Larissa.Ivanova@botgard.uran.ru

тегии. Стресс-толеранты (S-стратегии) характеризуются высокой способностью к физиологической акклимации при изменении климатических условий, в то время как конкуренты (С-стратегии) отвечают на изменения условий быстрыми изменениями морфологии и роста, а рудералы (R-стратегии) сокращением роста и усилением репродуктивной функции [5]. При этом изменение климата может привести не только к изменению черт растений, но и к исчезновению видов, смене видового состава и даже типа сообщества [2, 4, 6, 7]. В то же время наши знания о реакции разных видов на изменение климата остаются ограниченными в силу небольшого количества климатических экспериментов, проводимых в природных условиях.

Одним из подходов к моделированию потепления климата и изучению ответных реакций растений является использование камер с открытым верхом (КОВ), установленных в естественных фитоценозах [4, 8, 9]. Установка таких камер является простым и наиболее дешевым способом манипуляций с температурой, поскольку связана с пассивным нагревом воздуха внутри камеры. Загораживание небольшого участка естественной растительности плотным прозрачным материалом (пленкой или поликарбонатом) изменяет скорость ветра, которая внутри загородки снижается в несколько раз [10]. Уменьшение скорости ветра способствует увеличению температуры воздуха в камере, по сравнению с открытыми участками. Другие важные для жизнедеятельности растений факторы среды – интенсивность освещения, концентрация CO_2 , влажность почвы – обычно мало различаются внутри и снаружи камеры [9, 11].

Эксперименты с КОВ были начаты в тундре [8], где установка такой камеры приводила к увеличению средней летней температуры воздуха на 1–3°C [9]. Отклонение в температуре в разных климатических условиях может быть разным. Так, на альпийском лугу Тибетского плато температура в КОВ увеличивалась на 4°C [12]. Установка камеры в листопадном лесу приводила к увеличению температуры воздуха на 0.4°C, но только в безлистный период [11]. В семи-аридных травянистых сообществах Канады КОВ увеличивали температуру воздуха на 0.2°C [13]. Луговые сообщества бореальной зоны остаются мало изученными в условиях контролируемого полевого эксперимента.

Влияние установки КОВ на рост и листовые параметры растений также было неоднозначным. Так, в большинстве экспериментов в тундре и в альпийских высокогорьях установка КОВ приводила к увеличению высоты листового полога и биомассы растений [14], но не влияла на размеры листьев [15]. Напротив, в более теплых и засушливых условиях – в травянистых сообществах Канады [13] и Франции [16] установка КОВ приво-

дила к уменьшению биомассы растений. В листопадном лесу Бельгии повышение температуры в камере привело к увеличению высоты растения *Anemone nemorosa* (L.) Holub, но не повлияло на поверхностную плотность листа (УППЛ, сухой вес единицы площади листа) [11]. У проростков осины и березы установка КОВ вызывала увеличение размеров листьев и уменьшение толщины листа [17]. При этом выращивание растений в контролируемых лабораторных условиях при повышенной температуре приводило к снижению биомассы, уменьшению толщины и плотности листьев и увеличению их размеров [18–20]. Таким образом, эффект потепления климата на ростовые процессы зависит от условий произрастания и вида растения. При этом механизмы изменений биомассы и ростовых параметров под действием потепления климата остаются неясными. Понятно, что продуктивность при долговременном воздействии потепления зависит от физиологических возможностей адаптации вида. Однако лишь небольшое количество исследований сконцентрировано на изучении физиологического ответа растений на экспериментальное потепление в природных условиях. Кроме того, основой физиологических изменений единицы площади листа могут быть структурные модификации фотосинтезирующих тканей и клеток, такие как изменения числа и размеров клеток и хлоропластов, даже без изменения фотосинтетического потенциала отдельных клеток и хлоропластов [20–22]. Однако закономерности структурных перестроек мезофилла при акклимации листового аппарата к потеплению остаются до сих пор не ясными [20, 22].

Целью данной работы было исследовать краткосрочные реакции листового аппарата луговых растений на экспериментальное потепление климата с помощью КОВ и сравнить величину и направление изменений во внешних листовых параметрах и мезоструктуре листьев у разных видов луговых растений в зависимости от их функциональных свойств.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследования

Исследования проводили весной–летом 2009 г. на влажном разнотравно-злаковом лугу, находящемся на заповедной территории Ботанического сада УрО РАН (г. Екатеринбург). Заповедная территория представляет собой ненарушенный огоороженный участок соснового леса с обширными луговыми площадками. Район исследования относится к подзоне южной тайги. Климат умеренно-континентальный, с хорошо выраженной сменой времен года. Среднеголетнее количество осадков составляет 530 мм, среднеголетняя температура воздуха +0.9°C. Средняя температура

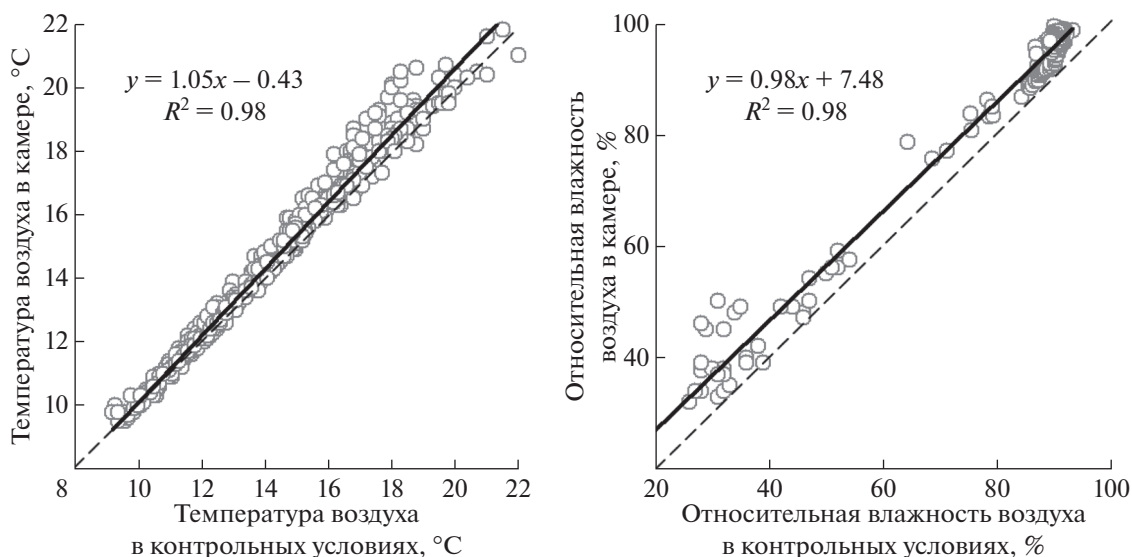


Рис. 1. Соотношение значений микроклиматических параметров — температуры и влажности воздуха — между опытными (внутри камер) и контрольными условиями. Сплошная линия — линия регрессии по измеренным значениям параметров между контрольным и опытным участком. Пунктирная линия соответствует соотношению значений между контролем и опытом 1 : 1.

самого холодного месяца — января -12.6°C , средняя температура самого теплого месяца — июля $+19.4^{\circ}\text{C}$. Относительная влажность воздуха минимальна в летние месяцы и в июне—июле составляет в среднем 60–70%. Весь период роста растений от установки камер до сбора образцов был относительно сухим и солнечным, осадков в период с середины июня до середины июля было мало. В мае средняя температура воздуха составила $+11.6^{\circ}\text{C}$, а среднее значение относительной влажности воздуха было 51%. В июне эти параметры составили $+18.0^{\circ}\text{C}$ и 59%, а в июле $+17.1^{\circ}\text{C}$ и 69% соответственно. Метеорологические данные взяты с сайта <https://tr5.ru>

Постановка эксперимента

До начала вегетации на лугу были установлены три камеры из полиэтиленовой пленки с открытым верхом диаметром 1 м и вертикальными стенками высотой 0.5 м. Такая форма камеры с открытым верхом позволяет максимально выровнять опытные и контрольные условия по таким факторам, как количество осадков, качество и количество падающего солнечного света, свойства почвы и минерального питания. Основным меняющимся фактором среды является ограничение движения воздуха, что приводит к пассивному нагреванию воздуха и растительности внутри камеры и изменению относительной влажности. Рядом с каждой камерой был намечен контрольный участок для сравнения с условиями камеры размером 1×1 м, с которого отбирали контрольные растения. Измерения физических параметров среды проводили с конца мая до начала июля. С

помощью датчиков iButton DS1923 (Maxim Integrated Products, Inc, США) измеряли температуру и относительную влажность воздуха на уровне 10 см от поверхности почвы. Для измерения температуры почвы на глубине 10 см использовали электронный портативный термометр с выносным датчиком HI 98509 Checktemp (HANNA Instruments, Германия). Уровень освещения измеряли люксметром (Ю-117, Россия) и квантометром Quantum (LI-COR, США).

Микроклиматические условия внутри КОВ

На рис. 1 и в табл. 1. представлены результаты микроклиматических измерений внутри камеры и в контрольных условиях. Температура воздуха в камере почти всегда была выше, чем на открытых участках, и разница в среднем составила $+0.5^{\circ}\text{C}$. При этом разница температур была больше в наиболее теплое дневное время и могла достигать более 2°C (рис. 1), в то время как в ночное время и при более низких температурах — ниже 12°C — разница была минимальной или даже отрицательной (рис. 1, табл. 1). Относительная влажность воздуха была всегда выше внутри камер в среднем на 10%. Максимальную разницу во влажности воздуха между опытом и контролем — до 20% наблюдали при наиболее низкой влажности воздуха в дневные и жаркие часы (рис. 1), а минимальные различия — при высоком уровне увлажнения — более 80%. Температура почвы, напротив, в условиях камеры была ниже, чем в контрольных условиях приблизительно на 0.5°C (табл. 1). Уровни

Таблица 1. Различия в микроклиматических условиях между камерами с открытым верхом (КОВ) и контрольными участками в период с середины мая до сбора образцов в середине июля. Представлены среднее арифметическое и ошибка среднего

| Параметр | Разница между КОВ и контролем | | |
|---|-------------------------------|-------------|--------------|
| | средняя | минимальная | максимальная |
| Температура почвы на глубине 10 см, °С | -0.47 ± 0.17 | -0.03 | -1.13 |
| Температура воздуха на высоте 10 см, °С | +0.33 ± 0.01 | -1 | +2.2 |
| Относительная влажность воздуха, % | +10.0 ± 0.2 | +0.6 | +21.8 |

Таблица 2. Эколого-биологическая характеристика изученных видов и общее количество изученных опытных и контрольных растений. ТЭС – тип экологической стратегии по Grime and Pierce, 2012 [5]: S – стресс-толерант, С – конкурент, R – рудерал, CR, CSR, C/CSR, S/CSR, R/CSR – смешанные типы; ТМ – тип мезофилла: ДВ – дорзовентральный, Гомзл – гомогенный злаков. $n1$ – общее количество опытных растений в трех камерах, $n2$ – общее количество контрольных растений

| № | Вид | ТЭС | Ценоотическая группа | ТМ | $n1$ | $n2$ |
|---|---|-------|----------------------|-------|------|------|
| 1 | <i>Alchemilla vulgaris</i> L. s. l. | S/CSR | Опушечно-луговой | ДВ | 6 | 9 |
| 2 | <i>Veronica chamaedrys</i> L. | S/CSR | Опушечно-луговой | ДВ | 9 | 9 |
| 3 | <i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Bess. | CR | Сорный | ДВ | 9 | 9 |
| 4 | <i>Taraxacum officinale</i> Wigg. s. l. | R/CSR | Луговой и сорный | ДВ | 9 | 9 |
| 5 | <i>Lathyrus pratensis</i> L. | CSR | Опушечно-луговой | ДВ | 4 | 9 |
| 6 | <i>Dactylis glomerata</i> L. | C/CSR | Опушечно-луговой | Гомзл | 9 | 9 |

освещенности внутри камеры и в контрольных условиях не различались.

Растительный материал

Исследованы 6 видов луговых растений, естественно произрастающих на опытном участке разнотравно-злакового луга: *Alchemilla vulgaris* L. s. l. (*Rosaceae*), *Veronica chamaedrys* L. (*Scrophulariaceae*), *Cirsium setosum* (Willd.) Bess. (*Asteraceae*), *Taraxacum officinale* (*Asteraceae*), *Lathyrus pratensis* L. (*Fabaceae*), *Dactylis glomerata* L. (*Poaceae*). В таблице 2 представлена характеристика изученных видов, которые различались по ценоотической группе и типу экологической стратегии (согласно Grime and Pierce, 2012 [5]). Все изученные виды относились к травянистым многолетникам. Пять видов характеризовались дорзовентральным типом строения мезофилла, характерным для двудольных растений мезофитного типа. Один вид *Dactylis glomerata* L. имел гомогенное строение мезофилла, свойственное для злаков. Измерения параметров растений проводили внутри каждой камеры (опыт, $n = 3$) и рядом с камерами (контроль, $n = 3$). Общее количество опытных и контрольных растений, взятых для анализа, указано в таблице 2. Внутри каждой камеры листья среднего яруса с нескольких растений одного вида (по возможности не менее трех индивидуумов) объединяли в один образец, из которого затем отбирали материал на все виды анализа. Аналогично собирали образцы на соответствующих контрольных

участках. Таким образом, были сформированы три опытные (в трех КОВ) и три контрольные биологические повторности (три контрольных участка), которые затем использовали для расчета средних арифметических значений и установления значимости различий между контролем и опытом. Измерения проводили в момент массового цветения изученных видов – в первой декаде июля. В связи с тем, что время цветения *Lathyrus pratensis* и *Dactylis glomerata* наступило раньше, и в момент сбора образцов они находились в стадии плодоношения, у этих видов были определены лишь внешние показатели листьев и содержание пигментов.

Высота растений и листовые параметры

Высоту растений измеряли в момент сбора образцов листьев для биохимического и анатомического исследования. Для определения площади листа, удельной поверхностной плотности листа (УППЛ, или сухой вес единицы площади листа) 5–10 листьев каждого образца взвешивали сразу после сбора, фотографировали, затем эти листья высушивали и повторно взвешивали. Площадь листа определяли с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия). По соотношению сырого и сухого веса определяли содержание воды в листьях. Толщину листа измеряли на 10 цельных свежесобранных листьях каждого образца с помощью цифрового микрометра РК-1012Е (Mitutoyo Corp., Япония),

а также для 4 листьев каждого образца толщину листа измеряли под световым микроскопом Zeiss AxioStar (Carl Zeiss, Германия) на поперечных срезах, изготовленных с помощью замораживающего микротомы Microm HM (Carl Zeiss, Германия).

Содержание фотосинтетических пигментов

Для измерения содержания пигментов брали выскочки из листьев растений для каждого образца в трех повторностях и немедленно замораживали их в жидком азоте. Количество пигментов определяли затем в лабораторных условиях путем экстрагирования 80% ацетоном и измерения оптической плотности на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (HACH, США). Концентрацию хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах рассчитывали по формулам, предложенным в работе Lichtenthaler и Wellburn [23], и пересчитывали на единицу площади листа. Содержание хлорофиллов в одном хлоропласте рассчитывали делением общего содержания хлорофиллов a и b в единице площади листа на число хлоропластов в единице площади листа, измеренное как описано ниже.

Исследование структуры мезофилла листа

Основные показатели мезофилла получены согласно методике анализа мезоструктуры листа, разработанной А.Т. Мокроносковым [21, с. 6–14]. Число клеток и хлоропластов определяли на материале, фиксированном в 3.5% растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (pH = 7.4). Число клеток в единице площади листа определяли в суспензии клеток, полученной после мацерации листовых выскочек известной площади в 20% растворе КОН при нагревании до кипения. Подсчитывали количество палисадных и губчатых клеток в счетной камере Горяева под световым микроскопом Zeiss AxioStar (Carl Zeiss, Германия) при увеличении $\times 200$. Число хлоропластов в клетках и размеры клеток измеряли в суспензии клеток после мацерации листовых выскочек в 1N HCl при нагревании до 50°C в течение 10 минут. Объем и площадь поверхности клеток мезофилла определяли с помощью проекционного метода, используя для расчетов средние значения площади и периметра проекции и коэффициенты, зависящие от формы клетки [24]. Двумерный коэффициент формы клетки K_{2d} рассчитывали как безразмерное отношение квадрата периметра проекции к ее площади [24]. Размеры хлоропластов измеряли на поперечных срезах листьев, используя световой микроскоп Zeiss AxioStar (Carl Zeiss, Германия) и систему Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия). Путем умножения числа хлоропластов в клетке на число клеток в единице площади листа каждого типа ткани (палисадной и губчатой), рассчитывали количество

хлоропластов в единице площади листа. Используя число клеток или хлоропластов в единице площади листа и среднюю площадь поверхности клетки или хлоропласта, рассчитывали общую площадь поверхности наружных мембран клеток (индекс мембран клеток, ИМК) и хлоропластов (индекс мембран хлоропластов, ИМХ) в единице площади листа, $\text{см}^2/\text{см}^2$.

Статистический анализ

В таблицах и на графиках представлены средние арифметические значения со стандартными отклонениями или ошибками среднего. Значимость различий между средними значениями контроля и опыта по измеренным показателям оценивали с использованием t -теста для зависимых и независимых выборок, критерия Фишера, простой линейной регрессии, а также значимость влияния разных факторов (вид растения и условия эксперимента) на листовые параметры исследовали с помощью процедуры двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Высота растений и морфологические параметры листьев

Потепление и увлажнение внутри КОВ не влияло существенно на габитус растения или морфологические параметры листьев. Высота растений в камере у большинства видов не отличалась от контрольных условий, только у двух видов *Cirsium setosum* и *Ranunculus acris* L. она снижалась на 10% (табл. 3). Нами не было обнаружено различий по средней площади листа между контрольными и опытными растениями ни у одного из изученных видов. Толщина листа уменьшалась у четырех из шести видов растений, находящихся в камере, в пределах 5–15%. У двух видов было обнаружено значимое увеличение содержания воды и у одного вида — *C. setosum* — уменьшение удельной поверхностной плотности листа. В то же время попарное сравнение опытных и контрольных растений для всех видов с помощью t -теста для зависимых выборок выявило значимое уменьшение толщины и плотности листовой пластинки и увеличение содержания воды в листьях растений в условиях КОВ (табл. 3).

Содержание фотосинтетических пигментов

В условиях экспериментального увеличения температуры и влажности воздуха в камере у большинства изученных видов снижалось содержание хлорофиллов в единице площади листа за исключением *Veronica chamaedrys*, у которой оно, напротив, в условиях камеры увеличивалось (рис. 2А). Содержание каротиноидов в единице площади листа

Таблица 3. Высота растений и внешние параметры листьев изученных видов растений внутри камер с открытым верхом и в контроле (рядом с камерами). Вар – вариант: К – контроль (растения вне камер), О – опыт (растения внутри камер). Вр – высота растения, Пл – площадь листа, Тл – толщина листа, СВ – содержание воды, УППЛ – удельная поверхностная плотность листа. Представлены среднее арифметическое значение и стандартное отклонение. Значимость различий между опытом и контролем согласно *t*-тесту для зависимых и независимых переменных: * $p \leq 0.05$, н.з. – различия не значимы

| Вид | Вар | Вр, см | Пл, см ² | Тл, мкм | СВ, % | УППЛ, мг/дм ² |
|---|-----|--------------|---------------------|-----------|---------|--------------------------|
| <i>Alchemilla vulgaris</i> | К | 19.7 ± 3.3 | 34.6 ± 8.0 | 207 ± 21 | 65 ± 1* | 448 ± 36 |
| | О | 15.7 ± 5.8 | 33.5 ± 13.8 | 203 ± 16 | 68 ± 1 | 405 ± 74 |
| <i>Veronica chamaedrys</i> | К | 21.6 ± 4.4 | 1.9 ± 0.1 | 214 ± 31* | 70 ± 2 | 429 ± 88 |
| | О | 18.2 ± 3.0 | 1.6 ± 0.2 | 198 ± 31 | 70 ± 1 | 402 ± 94 |
| <i>Cirsium setosum</i> | К | 69.0 ± 10.7* | 19.9 ± 4.9 | 346 ± 32* | 79 ± 2* | 500 ± 54* |
| | О | 61.1 ± 14.4 | 18.1 ± 0.8 | 322 ± 32 | 80 ± 2 | 429 ± 54 |
| <i>Taraxacum officinale</i> | К | 25.9 ± 4.8 | 35.9 ± 12.2 | 179 ± 30 | 76 ± 1* | 304 ± 18 |
| | О | 24.0 ± 3.7 | 32.0 ± 6.7 | 183 ± 45 | 78 ± 2 | 277 ± 54 |
| <i>Lathyrus pratensis</i> | К | 55.0 ± 7.9 | 1.0 ± 0.5 | 183 ± 6* | 71 ± 1 | 453 ± 80 |
| | О | 67.3 ± 10.8 | 1.7 ± 0.6 | 172 ± 12 | 71 ± 1 | 424 ± 50 |
| <i>Dactylis glomerata</i> | К | 97.7 ± 15.6 | 11.6 ± 2.0 | 154 ± 19* | 69 ± 1 | 383 ± 21 |
| | О | 102.7 ± 9.2 | 9.9 ± 2.0 | 131 ± 18 | 70 ± 1 | 371 ± 81 |
| <i>t</i> -тест для зависимых переменных | | н.з. | н.з. | * | * | * |

также снижалось у большинства видов, кроме *V. chamaedrys* (рис. 2Б). Соотношение форм фотосинтетических пигментов – хлорофиллы *a/b* и хлорофиллы/каротиноиды – у абсолютного большинства видов было стабильным (рис. 2В, 2Г). Однако у вида *Cirsium setosum*, хотя и не проявлялось достоверных различий между опытными и контрольными растениями по общему содержанию пигментов, в камере наблюдалось снижение соотношения хлорофиллов *a/b* и увеличение отношения хлорофиллы/каротиноиды. При этом содержание хлорофилла в единичном хлоропласте повышалось у двух из четырех видов, у которых было изучено количество хлоропластов в единице площади листа (рис. 3).

Структура мезофилла листа

Количественные параметры мезофилла были изучены у четырех видов растений с разными типами экологических стратегий (рис. 3). Были обнаружены значительные изменения внутренней структуры листа в условиях КОВ. При этом размах и направление изменений параметров мезоструктуры листа во многом были видоспецифичными. Виды растений с разными экологическими стратегиями имели разные механизмы изменения клеточной структуры листа.

У двух видов с S/CSR-стратегией *Alchemilla vulgaris* и *Veronica chamaedrys* в условиях камер размеры клеток мезофилла не изменялись, в то время как количество клеток в единице площади

листа существенно снижалось (рис. 3А, 3Б, 4Б). У видов с признаками рудеральности *Taraxacum officinale* и *Cirsium setosum* произрастание в условиях камеры приводило к увеличению размеров клеток палисадной ткани. При этом у R/CSR-стратегия *T. officinale* количество клеток в единице площади листа не изменялось, а у CR-стратегия *C. setosum* оно снижалось, но не так сильно как у S/CSR-стратегия *A. vulgaris* и *V. chamaedrys*. Форма клеток мезофилла существенно не изменялась при изменении микроклиматических условий. Лишь клетки палисадной ткани у *T. officinale* в условиях КОВ становились более вытянутыми, о чем свидетельствовало увеличение коэффициента формы (рис. 3В, 3Г). У изученных растений *A. vulgaris* более сложную форму приобретали клетки губчатой ткани за счет более длинных отростков. Одним из наиболее стабильных показателей являлось количество хлоропластов в клетке. Только в палисадных клетках *T. officinale* количество хлоропластов увеличилось в условиях камеры вслед за увеличением размеров клеток палисадной ткани. У остальных видов этот показатель не изменялся и был строго видоспецифичен. Размеры хлоропластов были также относительно стабильными и значимо не различались ни между вариантами, ни между видами.

Интегральные показатели мезофилла

Не смотря на разные механизмы клеточной перестройки мезофилла, связанные с изменени-

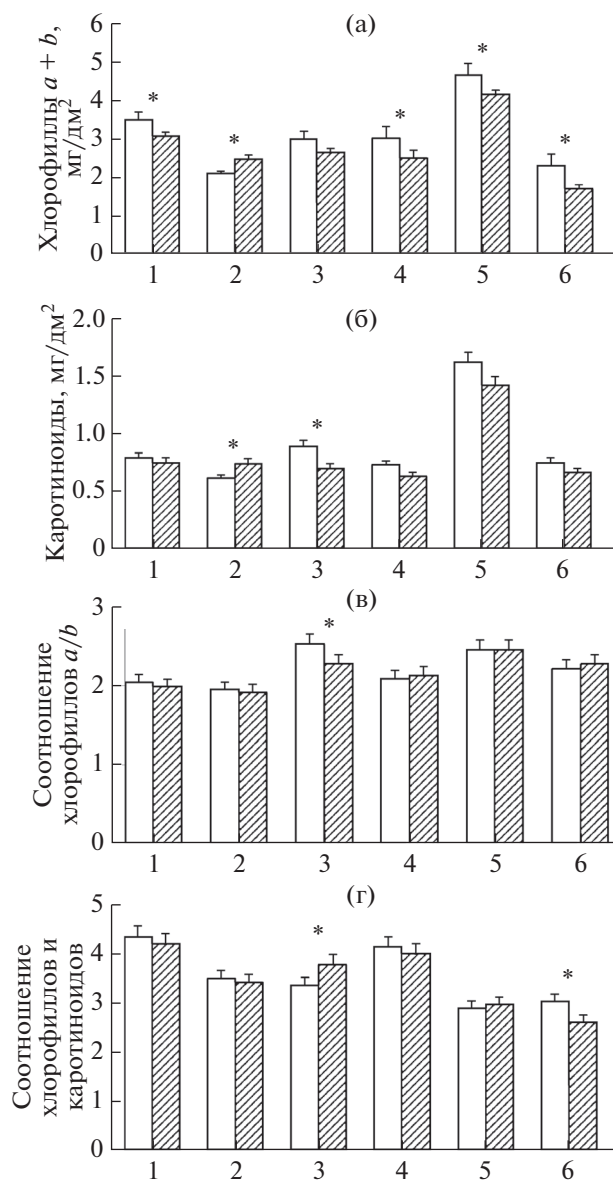


Рис. 2. Содержание хлорофиллов и каротиноидов в единице площади листа и их соотношение у изученных видов растений в контрольных условиях (светлые столбики) и внутри камер с открытым верхом (заштрихованные столбики). По горизонтальной оси цифрами указаны номера видов (см. табл. 2). Значимость различий между опытом и контролем: * $p < 0.05$.

ем размеров клеток и/или их количества, условия камеры сходным образом влияли на интегральные показатели мезофилла у трех видов растений из четырех (рис. 4) за исключением *Taraxacum officinale*, у которого эти параметры оставались стабильными. У остальных видов растений в опытных условиях снижались число хлоропластов в единице площади листа, общая поверхность клеток и хлоропластов, а также объемная доля мезофилла в листе (без учета межклеточных воздуш-

ных пространств). При этом, чем больше были абсолютные значения интегральных показателей у вида, тем в большей степени они изменялись при смене условий произрастания. У *T. officinale* значения общей площади клеток и хлоропластов (ИМК, ИМХ) были невысокими и оставались стабильными в условиях КОВ.

Двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) между вариантами (камера – контроль) и видами показал, что варьирование таких параметров как размеры и форма клеток, число хлоропластов в клетке на 80% зависело от вида растения (табл. 4). При этом число клеток в единице площади листа, напротив, в большей степени зависело от микроклиматических условий, чем от вида растения. Интегральные показатели мезофилла – ИМК, ИМХ, число хлоропластов в единице площади листа зависели как от микроклиматических условий произрастания, так и от видовой принадлежности. Параметры хлоропластов – объем хлоропласта, число хлоропластов в единице площади листа, ИМХ, содержание хлорофилла в хлоропласте – значимо определялись также взаимодействием факторов вид \times вариант.

ОБСУЖДЕНИЕ

Температура и влажность являются наиболее важными факторами для жизнедеятельности растений, и именно эти параметры среды будут наиболее существенно меняться при возможных изменениях климата [1, 2, 7]. В нашем полевом эксперименте установка КОВ в условиях разнотравно-злакового луга в подзоне южной тайги привела к изменению гидротермического режима огороженных участков растительности – к увеличению температуры и влажности воздуха (табл. 1, рис. 1). Значения других параметров (интенсивность освещения, поступление воды с осадками и концентрация CO_2) существенно не изменялись, что согласуется с результатами подобных опытов в других биомах [11, 12]. В нашем опыте увеличение температуры внутри камеры в среднем составило 0.5°C , что было существенно ниже, чем в аналогичных экспериментах в тундровых и альпийских районах, где оно обычно составляет $1-3^\circ\text{C}$ [9, 10]. Вместе с тем, обнаруженная нами разница температур сопоставима с условиями КОВ в лесах и травянистых сообществах умеренных широт [11, 13]. Обычно увеличение температуры приводит к снижению относительной влажности воздуха [10], однако в нашем случае увеличение температуры было небольшим и не вызвало значительного снижения давления водяных паров в камере. Кроме того, в условиях влажного разнотравно-злакового луга изученные нами растения, очевидно, не испытывали затруднений с доступностью воды в почве, и ограничение движения воздуха в достаточно плотном травостое привело к увели-

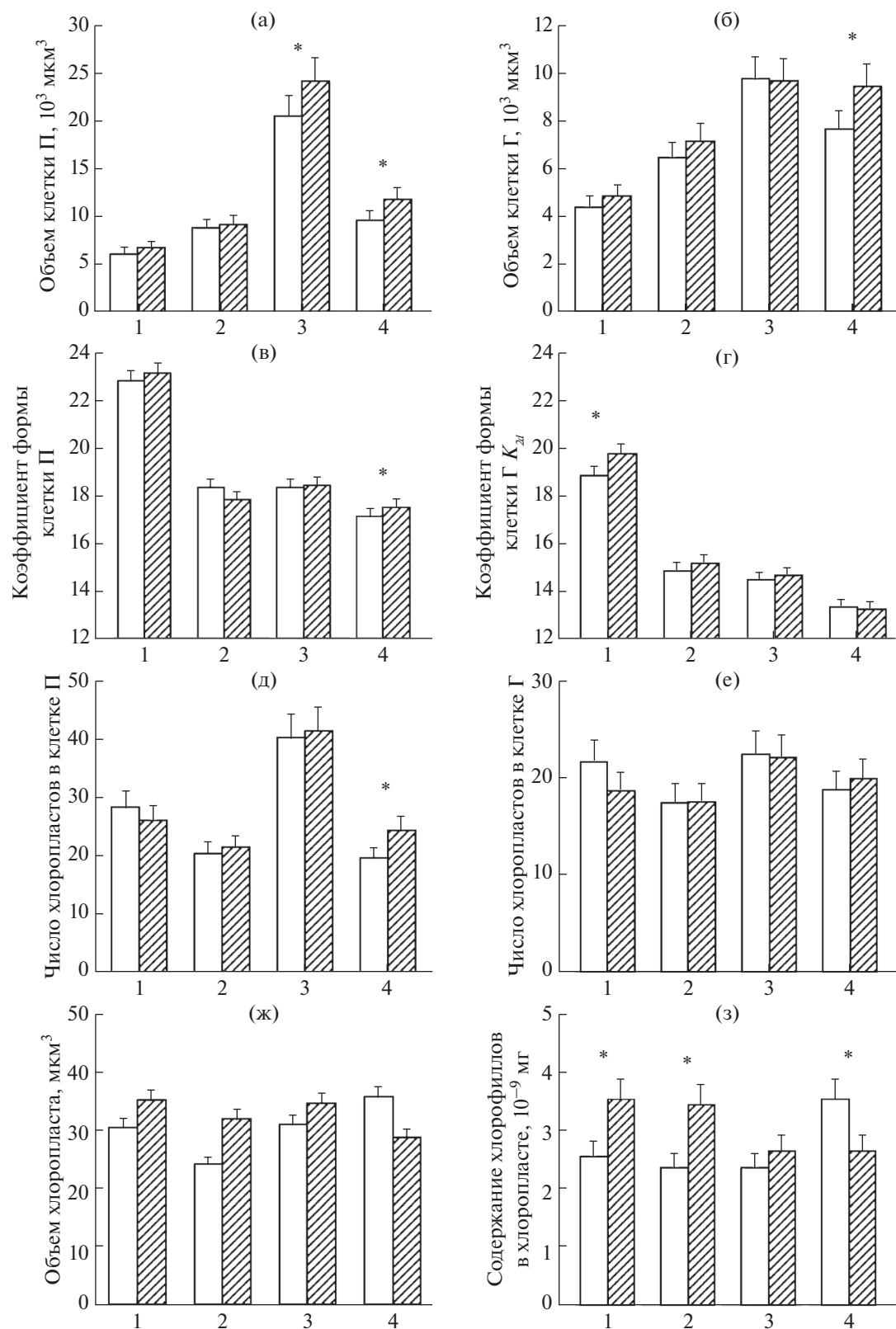


Рис. 3. Параметры фотосинтезирующих клеток (П – палисадная ткань, Г – губчатая ткань) и хлоропластов у изученных видов растений в контрольных условиях (светлые столбики) и внутри камер с открытым верхом (заштрихованные столбики). Цифрами указаны номера видов (см. табл. 2). Значимость различий между опытом и контролем: * $p < 0.05$.

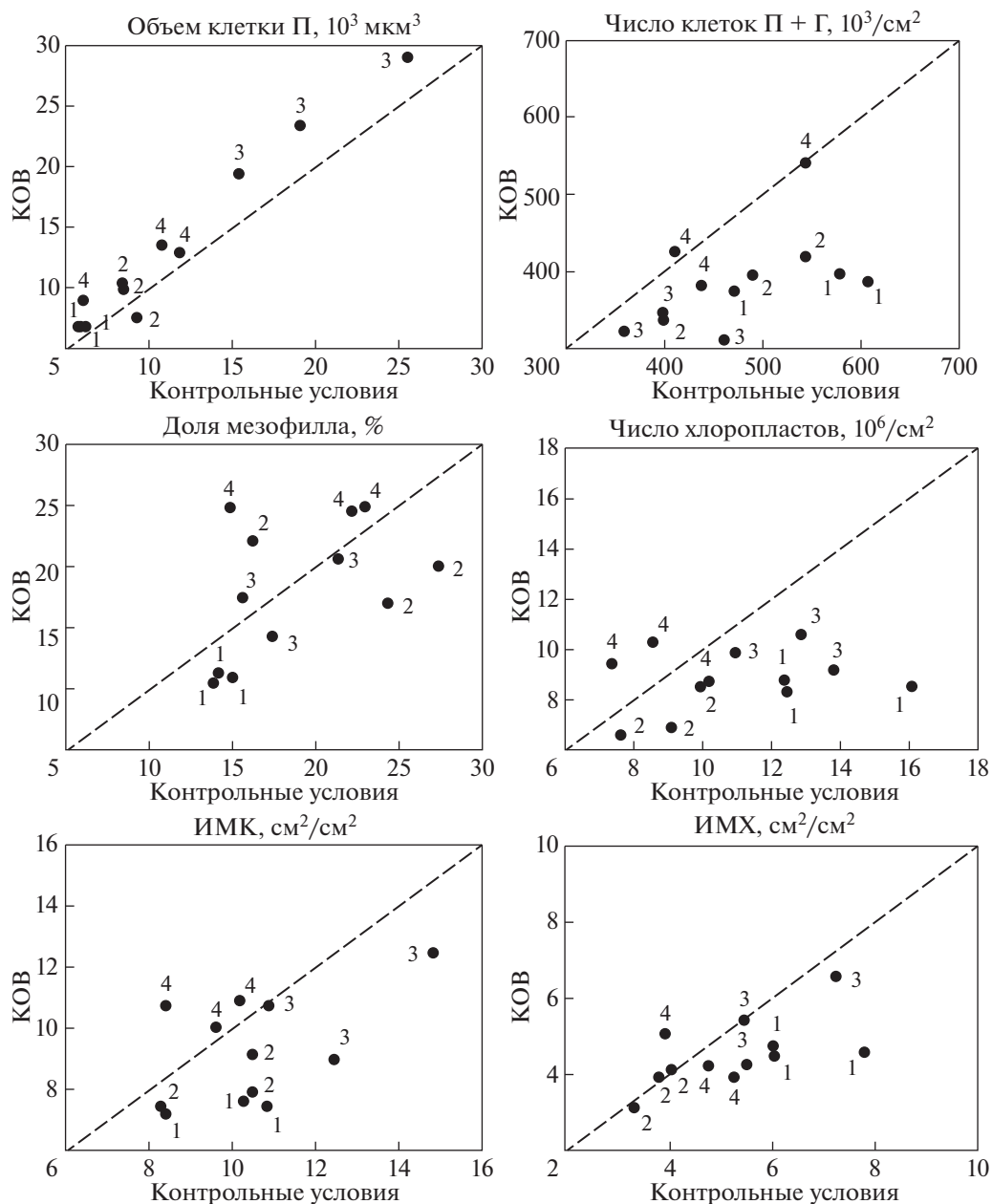


Рис. 4. Сравнение значений интегральных показателей мезофилла (П – палисадная ткань, Г – губчатая ткань) у изученных видов растений в контрольных условиях и в камерах с открытым верхом (КОВ). Каждая точка означает одну повторность (одной КОВ и соответствующего ей контроля) для каждого вида. По вертикальной оси значения параметров в условиях КОВ – камеры с открытым верхом, по горизонтальной оси значения параметров в контрольных условиях. ИМК – индекс мембран клеток, ИМХ – индекс мембран хлоропластов. Пунктирная линия соответствует соотношению значений между контролем и опытом 1 : 1. Цифрами указаны номера видов (см. табл. 2).

чению влажности воздуха внутри контура, огороженного пленкой.

Потепление и увеличение влажности, как правило, благоприятно влияет на рост растений и поглощение ими ресурсов, поэтому изменение микроклимата может отражаться на параметрах растений. В нашем эксперименте высота растений и внешние параметры листьев, такие как площадь, толщина, содержание воды и УППЛ, мало изме-

нялись внутри камеры (табл. 3). Отсутствие заметных изменений этих показателей у растений, по нашему мнению, связано с небольшим увеличением температуры в камере, а также, возможно, с неравномерным нагревом растительного покрова в камере в течение суток – в дневные часы камера прогревалась в большей степени, а в ночные часы разница температур могла быть даже отрицательной (табл. 1). В других эксперимен-

Таблица 4. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа по параметрам структуры листа в зависимости от видовой принадлежности растений (фактор Вид – *A. vulgaris*, *V. chamaedris*, *C. setosum*, *T. officinalis*, $df = 3$), микроклиматических условий (фактор Вариант – опыт, контроль, $df = 1$) и взаимодействия этих факторов (Вид \times Вариант). Представлены значения F -критерия и его значимость. Значимость различий между опытом и контролем: * $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$

| Параметр | Факторы | | |
|--|---------|---------|----------------------|
| | вид | вариант | вид \times вариант |
| Толщина листа | 81*** | 0 | 0 |
| Объем клетки палисада | 34*** | 2 | 0 |
| Объем клетки губки | 15*** | 1 | 0 |
| Коэффициент формы клетки палисада | 105*** | 0 | 1 |
| Коэффициент формы клетки губки | 51*** | 18*** | 31*** |
| Число хлоропластов в клетке палисада | 33*** | 0 | 1 |
| Число хлоропластов в клетке губки | 5* | 0 | 1 |
| Число клеток в площади листа | 4* | 15*** | 2 |
| Индекс мембран клеток | 8** | 6* | 2 |
| Число хлоропластов в площади листа | 9** | 18*** | 6** |
| Индекс мембран хлоропластов | 9** | 10** | 5** |
| Содержание хлорофиллов в площади листа | 4* | 0 | 4* |
| Объем хлоропласта | 2 | 0 | 4* |
| Содержание хлорофиллов в хлоропласте | 3 | 2 | 5* |

тах также показано, что увеличение температуры внутри камеры было более эффективным в дневное время, чем ночью [10]. Кроме того, температура почвы на глубине 10 см была при этом ниже внутри загородки, чем на контрольных участках. Пониженные температуры почвы и воздуха в ночное время могли нивелировать кратковременное действие потепления климата на рост растений.

В ряде работ показано влияние потепления климата на проективное покрытие и биомассу растений, причем обнаружены различия в реакции у растений разных функциональных типов. В большинстве экспериментов в тундре при установке КОВ увеличивалась биомасса кустарников и злаков, и уменьшалось обилие мхов и лишайников [4, 14, 25, 26]. При этом злаки были более чувствительны к потеплению климата по параметрам цветения и морфологии листа, чем двудольные травы, а кустарники изменялись меньше всего [27]. В травянистых сообществах Франции в экспериментах с потеплением обилие злаков уменьшалось, а бобовых увеличивалось [16]. В семи-аридных травянистых сообществах Канады у видов-доминантов изменений биомассы при потеплении не наблюдалось, тогда как у подчиненных видов уменьшение биомассы было значительным [13]. Во всех приведенных исследованиях влияние климата становилось заметным на уровне проективного покрытия и биомассы растительного покрова после долговременного воздействия потепления в течение нескольких вегетационных сезонов. Наши результа-

ты показывают, что приспособление фотосинтетического аппарата на тканево-клеточном уровне начинается уже при кратком воздействии потепления, а различия между реакцией видов растений с разными функциональными свойствами хорошо заметны на уровне структурных изменений мезофилла уже в первый вегетационный сезон при установке КОВ.

У трех изученных нами видов растений, кроме *Taraxacum officinale*, потепление вызывало снижение интегральных показателей мезофилла – числа хлоропластов в единице площади листа и площадей поверхностей клеток и хлоропластов в расчете на единицу площади листа (ИМК, ИМХ). Причем у двух видов с S/CSR-стратегией – *Alchemilla vulgaris* и *Veronica chamaedrys* – эти изменения происходили за счет уменьшения числа клеток в единице площади листа без изменения размеров клеток и числа хлоропластов в них. У вида, проявляющего С- и R-свойства – CR-стратега *Cirsium setosum* – размеры клеток увеличивались, но количество их уменьшалось, что в конечном итоге привело к снижению интегральных показателей мезофилла. У вида с выраженными R-свойствами *T. officinale* увеличивались размеры клеток и число хлоропластов в клетке, а количество клеток в единице площади листа не изменялось, поэтому размеры общей площади поверхности мезофилла и хлоропластов (ИМК, ИМХ) при этом оставались стабильными. Таким образом, поскольку изученные виды растений имели одинаковую жизнен-

ную форму, продолжительность жизни и тип строения мезофилла, то, на наш взгляд, именно тип экологической стратегии вида определял характер изменения параметров мезофилла. Так, в работе [28], где было изучено 45 видов травянистых растений, количественные параметры мезофилла существенно различались у групп растений с разными типами экологических стратегий, а систематическое положение или жизненная форма при этом не имели существенного значения.

Выявленные нами структурные различия мезофилла у видов растений с разными типами экологических стратегий в условиях микроклиматических изменений хорошо согласуются с полученными ранее данными, характеризующими реакцию растений на затенение [29]. При сильном затенении у растений с рудеральным типом стратегии изменялись размеры клеток и число хлоропластов в них, без изменения количества клеток в единице площади листа. В то же время у растений с высокой конкурентоспособностью, среди которых были и изученные нами в данной работе *A. vulgaris* и *V. chamaedrys*, изменялось количество клеток в единице площади листа при стабильности размеров клеток и числа хлоропластов в них. При этом интегральные показатели мезофилла у всех видов растений изменялись сходным образом — ИМК и/или ИМХ, число хлоропластов в единице площади листа, доля мезофилла в листе при затенении снижались. В нашем эксперименте интенсивность освещения в камере и в контрольных условиях была одинаковой. Этот фактор позволяет сделать вывод, что именно изменение гидротермического режима в камере вызвало структурные модификации мезофилла, важнейшими из которых являются изменения общей площади поверхности клеток и хлоропластов (ИМК, ИМХ), которые характеризуют величину поверхности обмена для диффузии CO_2 внутри листа.

Скорость пассивной диффузии газов, согласно первому закону Фика, зависит от градиента концентрации и от величины поверхности обмена [30], поэтому уменьшение внутрилиственной поверхности у большинства изученных видов может быть связано с положительным влиянием повышенной температуры на крутизну градиента концентрации CO_2 . Пассивное потепление в камере увеличивает доступность энергетических ресурсов для физиологических процессов [9]. При этом реальное увеличение температуры листьев растений в камере может быть вдвое больше, чем зарегистрированное повышение температуры воздуха [10]. Нагрев листьев увеличивает скорость биохимических реакций фотосинтеза и скорость пассивной диффузии молекул углекислого газа и водяных паров. В связи с этим, потепление должно увеличивать поступление углекислого газа в лист.

Действительно, использование КОВ на альпийском лугу приводило к снижению дискриминации углерода $^{12/13}\text{C}$ у большинства видов растений, что означало облегчение доступа CO_2 в лист и увеличение устьичной проводимости [12]. Увеличение температуры выращивания у гибридного тополя также приводило к увеличению устьичной проводимости и межклеточной концентрации CO_2 [20]. В нашем эксперименте кроме увеличения температуры воздуха происходило увеличение и его относительной влажности (табл. 1, рис. 1), что также должно способствовать снижению устьичного контроля и увеличению доступа CO_2 в лист. Таким образом, увеличение температуры и влажности в КОВ способствовало улучшению физических и химических условий для диффузии углекислого газа из окружающего воздуха внутрь листа и клеток, что позволило изученным видам растений уменьшить структурную сложность мезофилла. Снижение числа клеток, как и увеличение их размеров, позволяет сделать упаковку клеток мезофилла более рыхлой, что благоприятно сказывается на диффузии CO_2 в условиях повышенной температуры и влажности. При этом уменьшение структурной сложности листа позволяет экономить ресурсы на построении листовых структур и поддерживать интенсивность физиологических процессов на необходимом уровне, свойственном для данного вида растения [31]. Уменьшение концентрации клеток и хлоропластов приводит в результате к снижению толщины и плотности листа [22, 24, 31]. Известно, что растения с меньшей УППЛ имеют большую скорость роста. Так, рудеральные виды отличаются более низкими значениями УППЛ, по сравнению с С-стратегиями и S-стратегиями [32]. В наших исследованиях рудеральный вид *T. officinale* также имел наименьшие значения толщины и плотности листа, и воздействие потепления не приводило к снижению этих параметров, как у остальных видов (табл. 3). Размеры внутрилиственной ассимиляционной поверхности при этом у *T. officinale* оставались стабильными, что важно для поддержания высокой фотосинтетической способности и относительной скорости роста, свойственной рудералам.

В целом, изменение размеров клеток, числа клеток и хлоропластов в единице площади листа могут приводить к изменению количества фотосинтетических пигментов и ферментов в единице площади листа и, следовательно, к изменению уровня фотосинтеза [20–22]. В нашей работе у наиболее теневыносливого вида *V. chamaedris* содержание хлорофиллов в листе увеличивалось в условиях КОВ, в то время как у четырех других видов растений содержание этих пигментов уменьшалось, а у *C. setosum* — не изменялось (рис. 2а). Количество пигментов в единице площади листа опре-

делялось структурой мезофилла и содержанием хлорофилла в единичном хлоропласте. У *T. officinale* снижение количества хлорофиллов в площади листа происходило за счет уменьшения содержания хлорофилла в единичном хлоропласте. У обоих S/CSR-стратегов *A. vulgaris* и *V. chamaedrys* было отмечено увеличение содержания хлорофилла в одном хлоропласте, но наиболее значительное снижение числа хлоропластов в единице площади листа у *A. vulgaris* привело к снижению общего количества хлорофиллов в площади листа у этого вида. У CR-стратега *C. setosum* внутри КОВ происходило одновременно увеличение размеров клеток и снижение их количества, однако содержание хлорофилла в хлоропласте практически не изменялось. В то же время, только у *C. setosum* в значительной степени изменялось соотношение форм пигментов – снижалось соотношение хлорофиллов *a/b* и увеличивалось отношение хлорофиллы/каротиноиды (рис. 2в, 2г), что говорит о влиянии микроклиматических условий на свойства светособирающего комплекса. Эти различия можно объяснить особенностями структуры мезофилла у *C. setosum*, отличающегося наиболее крупными клетками и большим числом хлоропластов в них, по сравнению с остальными видами. Известно, что размеры клеток и концентрация хлоропластов во многом определяют оптические свойства мезофилла, длину пути и траекторию движения фотонов и особенности световой абсорбции внутри клеток [33, 34].

Структурные изменения мезофилла могут объяснить особенности реакций разных видов растений на потепление климата, описанные в некоторых исследованиях. Так, выращивание гибридного тополя при повышенной на 10°C температуре приводило к снижению интенсивности фотосинтеза и эмиссии изопрена, причинами которого были уменьшение числа клеточных слоев, числа хлоропластов в единице площади листа и содержания хлорофиллов в расчете на единицу площади листа [20]. В работе других авторов было показано, что экспериментальное потепление не влияло на эмиссию летучих органических соединений (метана, изопрена и др.) у 4 видов кустарников, но существенно изменяло анатомию листьев этих растений [35]. Авторы пришли к выводу, что именно анатомическая акклимация листа привела к сохранению прежнего уровня эмиссии газов у изученных растений.

Таким образом, изучение структурных изменений фотосинтезирующих тканей листа с помощью КОВ дает представление о механизмах акклимации листового аппарата растений к изменению климата. Наши исследования показали, что даже небольшое изменение климата вызывало существенные структурные перестройки мезофилла, механизмы которых различались у видов растений с разными функциональными свойствами.

Акклимация листьев к потеплению у растений с высокой конкурентоспособностью происходила путем снижения структурной сложности мезофилла и существенного сокращения внутрилиственной ассимиляционной поверхности, в то время как рудеральные виды реагировали на изменение микроклимата увеличением размеров клеток, проявляя при этом стабильность интегральных показателей мезофилла. Сохранение ростовых параметров у изученных видов растений в условиях экспериментального потепления климата свидетельствует о том, что структурная акклимация листа позволяет поддерживать показатели роста и продуктивности растений на уровне, характерном для конкретного вида в изменившихся условиях среды.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований № 15-04-06574 и №15-04-04186.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Bindoff N.L., Stott P.A., AchutaRao K.M., Allen M.R., Gillett N., Gutzler D., Hansingo K., Hegerl G., Hu Y., Jain S., Mokhov I.I., Overland J., Perlwitz J., Sebbari R., Zhang X. Detection and attribution of climate change: from global to regional // Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change / Eds. Stocker, T.F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S.K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V. and Midgley P.M. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 2013. P. 869-952.
2. Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 37. 2006. P. 637–669.
3. Chapin F.S., III. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change // Annals of Botany. 2003. V. 91. P. 455–463.
4. Hollister R.D., May J.L., Kremers K.S., Tweedie C.E., Oberbauer S.F., Liebig J.A., Botting T.F., Barrett R.T., Gregory J.L. Warming experiments elucidate the drivers of observed directional changes in tundra vegetation // Ecol Evol. 2015. V. 5(9). P. 1881-1895.
5. Grime J.P., Pierce S. The evolutionary strategies that shape ecosystems. Chichester, UK: Wiley-Blackwell, 2012. 240 p.
6. Thomas C.D., Cameron A., Green R.E., Bakkenes M., Beaumont L.J., Collingham Y.C., Erasmus B.F., De Siqueira M.F., Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., Van Jaarsveld A.S., Midgley G.F., Miles L., Ortega-Huerta M.A., Peterson A.T., Phillips O.L., Williams S.E. Extinction risk from climate change // Nature. 2004. V. 427. P. 145–148.
7. Colwell R.K., Brehm G., Cardelús C.L., Gilman A.C., Longino J.T. Global warming, elevational range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics // Science. 2008. V. 322. P. 258-261.
8. Henry C.H.R., Molau U. Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX) // Global Change Biology. 1997. V. 3. P. 1–9.

9. Bokhorst S., Huiskes A., Aerts R., Convey P., Cooper E.J., Dalen L., Erschbamer B., Gudmundsson J., Hofgaard A., Hollister R.D., Johnstone J., Jónsdóttir I.S., Lebouvier M., Van de Vijver B., Wahren C.H., Dorrepaal E. Variable temperature effects of Open Top Chambers at polar and alpine sites explained by irradiance and snow depth // *Glob Chang Biol.* 2013. V. 19 (1). P. 64-74.
10. De Boeck H. J., De Groot T., Nijs I. Leaf temperatures in glasshouses and open-top chambers // *New Phytologist.* 2012. V. 194. P. 1155–1164.
11. De Frenne P., De Schrijver A., Graae B.J., Gruwez R., Tack W., Vandeloek F., Hermy M., Verheyen K. The use of open-top chambers in forests for evaluating warming effects on herbaceous understorey plants // *Ecological Research.* 2010. V. 25. P. 163–171.
12. Yi X.F., Yang Y.Q. Effect of imitated global warming on $\Delta^{13}\text{C}$ values in seven plant species growing in Tibet alpine meadows // *Russian Journal of Plant Physiology.* 2007. V. 54. P. 736–740.
13. Carlyle C.N., Fraser L.H., Turkington R. Tracking soil temperature and moisture in a multi-factor climate experiment in temperate grassland: do climate manipulation methods produce their intended effects? // *Ecosystems.* 2011. V. 14. P. 489–5021.
14. Hudson J.M.G., Henry G.H.R. Increased plant biomass in a High Arctic heath community from 1981 to 2008 // *Ecology.* 2009. V. 90. P. 2657–2663.
15. Hollister R.D., Webber P.J. Biotic validation of small open-top chambers in a tundra ecosystem // *Glob. Change Biol.* 2000. V. 6. P. 835–842.
16. Cantarel A.A.M., Bloor J.M.G., Soussana J.-F. Four years of simulated climate change reduces aboveground productivity and alters functional diversity in a grassland ecosystem // *Journal of Vegetation Science.* 2013. V. 24. P. 113–126.
17. Hartikainen K., Riikonen J., Nerg A.-M., Kivimäenpää M., Ahonen V., Tervahauta A., Kärenlampi S., Mäenpää M., Rousi M., Kontunen-Soppela S., Oksanen E., Holopainen T. Impact of elevated temperature and ozone on the emission of volatile organic compounds and gas exchange of silver birch (*Betula pendula* Roth) // *Environmental and Experimental Botany.* 2012. V. 84. P. 33-43.
18. Jin B., Wang L., Wang J., Jiang K.-Z., Wang Y., Jiang X. X., Ni C. Y., Wang Y.L., Teng N.J. The effect of experimental warming on leaf functional traits, leaf structure and leaf biochemistry in *Arabidopsis thaliana* // *BMC Plant Biology.* 2011. V. 11:35. <http://www.biomedcentral.com/1471-2229/11/35>
19. Atkin O.K., Scheurwater I., Pons T.L. High thermal acclimation potential of both photosynthesis and respiration in two lowland *Plantago* species in contrast to an alpine congeneric // *Glob. Change Biol.* 2006. V. 12. P. 500–515.
20. Rasulov B., Bichele I., Hüve K., Vislap V., Niinemets Ü. Acclimation of isoprene emission and photosynthesis to growth temperature in hybrid aspen: resolving structural and physiological controls // *Plant, Cell and Environment.* 2015. V. 38 (4). P. 751–766.
21. Мокроносоев А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. Москва: Наука, 1981. 196 с.
22. Poorter H., Niinemets U., Poorter L., Wright I.J., Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis // *New Phytol.* 2009. V. 182. P. 565–588.
23. Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // *Biochemical Society Transactions.* 1983. V. 603. P. 591–592.
24. Иванова Л.А., Пьянков В.И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // *Физиология растений.* 2002. Т. 49. С. 467–480.
25. Walker M.D., Wahren C.H., Hollister R.D., Henry G.H.R., Ahlquist L.E., Alatalo J.M., Bret-Harte M.S., Calef M.P., Callaghan T.V., Carroll A.B., Epstein H.E., Jonsdóttir I.S., Klein J.A., Magnusson B., Molau U., Oberbauer S.F., Rewa S.P., Robinson C.H., Shaver G.R., Suding K.N., Thompson C.C., Tolvanen A., Totland O., Turner P.L., Tweedie C.E., Webber P.J., Wookey P.A. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2006. V. 103. P. 1342–1346.
26. DeMarco J., Mack M.C., Bret-Harte M.S., Burton M., Shaver G.R. Long-term experimental warming and nutrient additions increase productivity in tall deciduous shrub tundra // *Ecosphere.* 2014. 5(6):72. <http://dx.doi.org/doi.10.1890/ES13-00281.1>
27. Kremers K.S., Hollister R.D., Oberbauer S.F. Diminished response of arctic plants to warming over time // *PLoS ONE.* 2015. 10(3): e0116586. doi 10.1371/journal.pone.0116586
28. Pyankov V.I., Ivanova L.A., Lambers H. Quantitative anatomy of photosynthetic tissues of plants species of different functional types in a boreal vegetation // *Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences* / Eds. Lambers H., Porter H., Van Vuuren M.M.I. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 1998. P. 71–87.
29. Иванова Л.А., Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Пьянков В.И. Структурные параметры мезофилла листа при затенении растений разных функциональных типов // *Физиология растений.* 2008. Т. 55. № 2. С. 230–239.
30. Larcher W. *Physiological plant ecology.* Berlin: Springer, 2003. 513 pp.
31. Ронжина Д.А., Иванов Л.А. Конструкционная цена и мезоструктура листьев гидрофитов // *Физиология растений.* 2014. Т. 61. С. 824–832.
32. Пьянков В.И., Иванов Л.А. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // *Экология.* 2000. № 1. С. 3–10.
33. Terashima I., Hanba Y.T., Tholen D., Niinemets Ü. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis // *Plant Physiology.* 2011. V. 155 (1). P. 108–116.
34. Evans J.R., Vogelmann T.C. Profiles of ^{14}C fixation through spinach leaves in relation to light absorption and photosynthetic capacity // *Plant Cell Environ.* 2003. V. 26. P. 547–560.
35. Scholert M., Kivimäenpää M., Valolahti H.M., Rinna R. Climate change alters leaf anatomy but has no effects on volatile emissions from arctic plants // *Plant Cell Environ.* 2015. V. 38 (10). P. 2048–2060.