

УДК 581.1

ВАРЬИРОВАНИЕ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТЬЕВ И СОДЕРЖАНИЯ ПИГМЕНТОВ У ТРЕХ ВИДОВ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ АРИДНОСТИ КЛИМАТА

© 2017 г. П. К. Юдина^{а,1}, Л. А. Иванова^а, Д. А. Ронжина^а, Н. В. Золотарева^б, Л. А. Иванов^а

^аБотанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

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

Поступила в редакцию 03.06.2016 г.

Проведены исследования параметров листьев, структуры мезофилла и содержания фотосинтетических пигментов у трех видов степных растений *Centaurea scabiosa* L., *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench в четырех географических точках в Поволжье и на Урале, расположенных в лесостепной и степной зонах. Варьирование значений изученных показателей между географическими точками зависело как от видовой принадлежности, так и от структурной организации листа. Наибольший уровень варьирования отмечен для площади листа и содержания пигментов в единице площади листа, в меньшей степени изменялись размеры и число хлоропластов в клетке. Толщина, площадь листа и размеры клеток мезофилла в основном зависели от вида растения. *C. scabiosa* имел большие листья (40–50 см²) с большой толщиной (280–290 мкм) и крупными клетками мезофилла (до 15 тыс. мкм³). Листья *H. arenarium* и *E. virgata* были в 10 раз меньше, характеризовались в 1.5 раза меньшей толщиной и в 2–3 раза меньшими размерами клеток. Географическое положение и климат района влияли на плотность листа, парциальные доли тканей, содержание и соотношение форм фотосинтетических пигментов. В южной точке Поволжья с наиболее высокой аридностью климата все виды характеризовались максимальными значениями объемной плотности листа (ОПЛ), обусловленной высокой долей склеренхимы и проводящих пучков и особенностями структуры мезофилла. С уменьшением географической широты снижалось содержание хлорофиллов и каротиноидов в площади листа, увеличивалось отношение хлорофиллы/каротиноиды и снижалось отношение хлорофиллов *a/b*. Уменьшение содержания пигментов в листе у всех видов было связано со снижением количества хлорофиллов в хлоропласте, а у *C. scabiosa* и *H. arenarium* также и со снижением числа хлоропластов в единице площади листа. В свою очередь число хлоропластов в площади листа и общая поверхность клеток (ИМК) зависели от собственного для данного вида соотношения числа и размеров клеток мезофилла. В то же время, обнаружен сходный для всех изученных видов механизм перестройки пространственной организации листа – уменьшение ИМК сопровождалось увеличением доли межклетников в листе. Сделан вывод, что варьирование структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата степных растений связано с адаптацией растений к климату. Общим направлением изменения параметров листьев изученных видов при усилении аридности климата было увеличение ОПЛ и снижение содержания пигментов в единице площади листа, а клеточные механизмы изменения содержания пигментов и интегральных параметров мезофилла определялись свойствами вида.

Ключевые слова: фотосинтетический аппарат – внутривидовое варьирование – структура мезофилла – парциальные доли тканей – размеры клетки – хлорофилл – каротиноиды – аридность климата – адаптация – географическая широта – степные растения

DOI: 10.7868/S0015330317020142

ВВЕДЕНИЕ

Растения, обитающие в семиаридном климате, характеризуются рядом адаптаций к недостатку

Сокращения: ИМК – индекс мембран клеток, общая поверхность наружных мембран клеток мезофилла, ИМХ – индекс мембран хлоропластов, общая поверхность наружных мембран хлоропластов, ОПЛ – объемная плотность листа, УППЛ – удельная поверхностная плотность листа, Хл – хлорофилл, Кар – каротиноиды.

¹ Адрес для корреспонденции: Юдина Полина Константиновна. 620144 г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а; электронная почта: Polina.yudina@botgard.uran.ru

водных ресурсов и питательных веществ, которые затрагивают физиологические, структурные и фенологические свойства [1]. При адаптации растений к водному дефициту наиболее пластичными являются признаки структуры и функции листьев. Проведенные ранее исследования на уровне сообществ позволили выявить общие механизмы структурной адаптации листьев растений к увеличению аридности климата. Показано, что вдоль градиента аридности происходит снижение доли фотосинтетических органов в массе растения [2], увеличение поверхностной плотности

листа и редукция его площади [3–6]. На уровне фотосинтетических тканей адаптация растений к аридному климату выражается в сокращении размеров клеток мезофилла, увеличении плотности сложения тканей [3, 7] и увеличении индекса мембран клеток (ИМК) [8].

Однако общие закономерности, выявленные на уровне сообществ, могут не совпадать с внутривидовыми изменениями, происходящими вдоль экологических градиентов. Показано, что корреляция между разными параметрами листа может быть высокой на уровне сообществ, но отсутствовать на уровне вида [9]. Такое несоответствие может быть связано с разнообразием экологических и функциональных свойств видов, слагающих сообщество. Например, для растений бореальной зоны показано, что изменение площади поверхности мезофилла (ИМК) зависело от экологических свойств видов – у ксеромезофита *Genista tinctoria* L. в более сухих условиях ИМК увеличивался, а у мезофитов уменьшался [10]. Разные по экологическим свойствам виды берез характеризовались противоположными направлениями изменения размеров и морфологии листьев вдоль зонально-климатической трансекты на Урале и в Западной Сибири [11]. Подробные исследования внутривидовой изменчивости позволяют улучшить понимание ее роли в экологических процессах, происходящих на уровне сообщества [12].

При наличии значительного количества работ о внутривидовых изменениях разнообразных параметров растений вдоль природных градиентов, информация о внутривидовом варьировании параметров листьев у степных растений в естественных условиях обитания остается скудной и разрозненной. Кроме того, до сих пор не ясно, в ка-

кой степени параметры листьев, напрямую связанные с фотосинтетической функцией растения, определяются эволюционной историей вида, а в какой – условиями среды. Выяснить этот вопрос позволяют исследования внутривидовых изменений вдоль климатических градиентов [13]. Виды, находясь в разных условиях относительно экологического оптимума, будут, вероятно, по-разному реагировать на изменения режима освещения и увлажнения и реализовывать разные механизмы структурной адаптации фотосинтетического аппарата к климату. В связи с этим, целью данной работы было изучить внутривидовое варьирование структурно-функциональных характеристик фотосинтетического аппарата у трех степных видов растений в разных климатических районах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в двух районах Поволжья и двух районах Урала (рис. 1, табл. 1). Климат Поволжья – умеренно-континентальный, а Урала – континентальный. Районы Поволжья отличались более высокими значениями среднесуточной температуры воздуха (табл. 1). Индекс аридности (I) определяли по формуле Э. де Мартона $I = P / (T + 10)$, где P – среднесуточное количество осадков, T – среднесуточная температура воздуха [14]. Минимальное абсолютное значение индекса соответствует максимальной аридности климата.

Для изучения было выбрано три вида травянистых многолетних растений: *Centaurea scabiosa* L., *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench. Два вида, *C. scabiosa* и *E. virgata*, были изучены во всех четырех районах исследования, а *H. arenarium* исследован в трех районах,

Таблица 1. Климато-географическая характеристика районов исследований

№	Район, координаты (с.ш., в.д.)	Природная зона	Растительность	H , м	T , °C	P , мм	I
1	Средний Урал, с. Бекленищева 56°26', 61°35'	Северная лесостепь	Разнотравно-злаковая луговая степь	210	2.4	492	40
2	Южный Урал, г. Троицк 54°11', 61°26'	Южная лесостепь	Петрофитно-разнотравная степь	216	2.9	379	30
3	Среднее Поволжье, с. Красное поле, 52°51', 46°18'	Южная лесостепь	Разнотравная луговая степь	237	4.4	486	34
4	Нижнее Поволжье, г. Камышин 50°18', 45°13'	Настоящая степь	Дерновинно-злаковая степь	228	7.2	352	20

Примечание. H – высота над уровнем моря, T – среднесуточная температура воздуха; P – среднегодовое количество осадков из базы данных Global Climate Data, ver.2.01 (C.J. Willmott, K. Matsuura, D.R. Legates; <http://climate.geog.udel.edu/~climate/>); I – индекс аридности де Мартона.



Рис. 1. Географическое положение районов исследования. Треугольниками обозначены районы исследований. 1 – Средний Урал, с. Бекленищева, 2 – Южный Урал, г. Троицк, 3 – Среднее Поволжье, с. Красное поле, 4 – Нижнее Поволжье, г. Камышин.

так как не был обнаружен в южной точке Урала (точка 2, г. Троицк). *S. scabiosa* является евросибирским южнобореально-неморально-лесостепным, а *E. virgata* и *H. arenarium* относятся к европейско-западноазиатским лесостепным и степным видам [15]. При этом *S. scabiosa* и *E. virgata* относятся к группе ксеромезофитов с широким диапазоном экологических условий произрастания, включающих степные, лесостепные, а также антропогенно нарушенные сообщества. *H. arenarium* – мезоксерофит, обычный для каменистых, песчаных и солонцеватых степей [15].

Количественные исследования структуры мезофилла листа проводили в соответствии с методикой мезоструктуры [16]. Для каждого вида в каждой точке с 10–15 особей отбирали полностью сформированные листья, из среднего листового яруса. Растения находились в стадии бутонизации-цветения. Все количественные измерения листьев, тканей, клеток и хлоропластов проводили с помощью компьютерной системы анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО “СИ-АМС”, Россия) и светового микроскопа Zeiss AxioStar (Carl Zeiss, Германия). Площадь листа определяли по цифровым фотографиям 10–20 свежесобранных листьев. Удельную поверхностную плотность листа (УППЛ) измеряли в 3-кратной

повторности. Для этого брали высечки из средней части листа, затем высушивали при 80°C и взвешивали. Объемную плотность листа (сухой вес единицы объема листа, ОПЛ) рассчитывали как отношение УППЛ и толщины листа. Анатомические исследования проводили на высечках листьев, зафиксированных в 3.5%-ном растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (pH 7.0). Толщину листа, парциальные доли тканей и размеры хлоропластов измеряли на поперечных срезах листьев. Подсчет числа клеток производили в счетной камере Горяева (“Минимед”, Россия) под световым микроскопом с предварительной мацерацией тканей в 20%-ном растворе КОН в 20-кратной повторности. Число хлоропластов в клетке и размеры клеток определяли под световым микроскопом после мацерации тканей листа в 1М HCl в 30-кратной повторности. Объем и площадь поверхности клеток мезофилла определяли проекционным методом [10]. На основании измеренных показателей, рассчитывали производные характеристики. Число хлоропластов в единице площади листа (млн/см²), рассчитывали путем умножения числа клеток в единице площади листа на число хлоропластов в клетке. Общую поверхность наружных мембран клеток (индекс мембран клеток, ИМК) вычисляли путем произ-

ведения числа клеток в единице площади листа и средней площади поверхности клетки палисадного и губчатого мезофилла. Аналогично рассчитывали общую поверхность наружных мембран хлоропластов (индекс мембран хлоропластов, ИМХ). Для определения содержания пигментов (хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды) высечки из средней части листьев замораживали в жидком азоте в трех биологических повторностях. Пигменты экстрагировали 80%-ным раствором ацетона, их концентрацию определяли на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (HACH, США). Содержание хлорофиллов и каротиноидов рассчитывали по формулам Lichtenthaler и Wellburn [17] с пересчетом на единицу площади листа.

Для оценки достоверности различий использовали Тьюки (*Tukey*) HSD тест. Анализ результатов исследований проводили с помощью однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA) по факторам “Вид” (*C. scabiosa*, *E. virgata* и *H. arenarium*), “Район” (1–4 согласно табл. 1) и “Географическое положение” (Урал–Поволжье). Для оценки уровня варьирования признака между географическими районами рассчитывали индекс варибельности I_v – показатель размаха между минимальным (X_{min}) и максимальным (X_{max}) значением в процентах по формуле: $(X_{max} - X_{min})/X_{max}$ [18].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Фактор вида в варьировании параметров листьев

В таблице 2 представлены средние для вида значения параметров листьев, фотосинтетических тканей, клеток и хлоропластов, и содержание пигментов у изученных степных растений. Все виды обладали сходным изопалисадным типом строения мезофилла листа. Однофакторный дисперсионный анализ показал, что ряд количественных параметров структуры листа носил видоспецифичный характер. Так, толщина листа зависела от вида растения на 90%, а параметры клеток и хлоропластов не менее, чем на 70%. Например, *C. scabiosa* характеризовался максимальными значениями площади и толщины листа, но минимальными значениями ОПЛ (табл. 2). Также *C. scabiosa*, по сравнению с двумя другими видами имел более крупные клетки мезофилла и минимальное их количество в единице площади листа. *E. virgata* и *H. arenarium* имели в 6 раз меньшую площадь листовой пластинки и в 1.6 раз меньшую ее толщину. Эти два вида были сходны по размерам клеток и числу клеток в единице площади листа, но различались между собой числом хлоропластов в клетке и объемом хлоропластов. У *H. arenarium* число хлоропластов в клетке было вдвое ниже, но объем хлоропласта был больше. Не выявлено межвидовых различий по сред-

ним значениям интегральных показателей мезофилла, таким как отношение общей поверхности клеток и хлоропластов к поверхности листа (ИМК и ИМХ). Средние значения для видов по содержанию хлорофиллов и каротиноидов в единице площади листа были также сходными. Содержание хлорофиллов в среднем составило 3–4 мг/дм², каротиноидов – 0.7–0.8 мг/дм² (табл. 2).


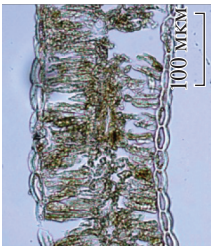

Наиболее варибельными показателями на внутривидовом уровне были площадь листа и содержание фотосинтетических пигментов в единице площади листа. Различия между минимальным и максимальным значениями этих показателей составляли 50–70% (табл. 2). Наиболее стабильными для вида параметрами были толщина листа, число хлоропластов в клетке и объем хлоропласта, индекс варьирования которых был в пределах 10–25%. Параметры мезофилла – размеры клеток, ИМК, ИМХ – изменялись в средних пределах – 30–50%.

Изменение параметров листьев изученных видов в зависимости от географического положения и климата

Географическое положение влияло как на показатели целых листьев, так и на внутреннюю структуру листа. У двух видов – *C. scabiosa* и *E. virgata* – УППЛ была минимальной в северной точке Урала (1) и имела максимальные значения в наиболее аридной точке Поволжья (4), в то время как у *H. arenarium* УППЛ не изменялась (рис. 2в). ОПЛ варьировала у всех видов сходным образом (рис. 2д). В южной, наиболее аридной, точке Поволжья (4) этот показатель имел максимальные значения, а на Урале – минимальные. Толщина листа мало зависела от географии произрастания, а ее изменения носили видоспецифичный характер (рис. 2а).

Анализ соотношения разных типов тканей в листе показал, что географическое положение района исследования в наибольшей степени влияло на парциальный объем склеренхимы и проводящих пучков (рис. 3). Доля этих тканей в листе была максимальной в южной точке Поволжья (4). При этом доля покровных тканей, составлявших 15–20% от объема листа, не зависела от географического положения. Изменение объемной доли межклетников носило видоспецифичный характер. У *C. scabiosa* минимальный размер межклеточных пространств обнаружен в северной точке Уральской трансекты (1) – в районе с наименее аридным климатом. *E. virgata* имел минимальные значения доли межклетников в северных точках Урала и Поволжья (1; 3), а в более аридных южных точках обоих регионов доля межклеточных пространств увеличивалась. У *H. arenarium* этот показатель мало изменялся в разных районах.

Таблица 2. Средние для вида значения параметров листьев, показателей структуры фотосинтетических тканей и содержания фотосинтетических пигментов, и результаты однофакторного дисперсионного анализа

Вид	<i>Centauria scabiosa</i>		<i>Euphorbia virgata</i>		<i>Helichrysum arenarium</i>	
	Среднее значение	I_{ν} %	Среднее значение	I_{ν} %	Среднее значение	I_{ν} %
Поперечный срез листа						
Параметр	<i>F</i>	I_{ν} %	Среднее значение	I_{ν} %	Среднее значение	I_{ν} %
Площадь листа, см ²	5.5*	72	44.3 ± 7.5 ^a	48	3.2 ± 0.2 ^b	59
Толщина листа, мкм	33.4***	8	284 ± 5 ^a	25	171 ± 5 ^c	26
УППЛ, мг/дм ²	1.0	33	602 ± 38 ^a	45	498 ± 15 ^a	14
ОПЛ, г/см ³	3.4	36	0.21 ± 0.01 ^a	39	0.30 ± 0.02 ^b	34
Объем клетки, тыс. мкм ³	14.0***	47	14.7 ± 2.4 ^a	25	4.7 ± 0.7 ^b	30
Число клеток, тыс./см ²	8.9**	36	832 ± 89 ^a	31	1556 ± 248 ^b	37
Число хлоропластов в клетке, шт.	12.7**	30	35.7 ± 3.2 ^a	29	19.6 ± 0.5 ^b	7
Объем хлоропласта, мкм ³	14.1**	25	27.9 ± 2.0 ^a	17	27.9 ± 1.6 ^a	14
Число хлоропластов, млн/см ²	5.2*	34	28.0 ± 3.1 ^a	37	29.2 ± 4.3 ^{ab}	35
ИМК, см ² /см ²	0.6	45	28.1 ± 4.5 ^a	29	25.7 ± 5.2 ^a	43
ИМХ, см ² /см ²	1.0	19	13.0 ± 0.7 ^a	40	13.8 ± 2.4 ^a	39
Содержание Хл (<i>a</i> + <i>b</i>), мг/дм ²	0.6	51	3.82 ± 0.66 ^a	56	3.01 ± 1.00 ^a	60
Содержание Хл (<i>a</i> + <i>b</i>) в хлоропласте, 10 ⁻⁹ мг	2.8	30	1.35 ± 0.12 ^a	70	1.00 ± 0.19 ^a	38

Примечание. *F* – значение *F*-критерия при однофакторном дисперсионном анализе. Уровень значимости *F*-критерия: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$. Представлены среднее значение и стандартная ошибка среднего, I_{ν} – индекс варибельности. Латинскими буквами (*a*, *b*, *c*) обозначена достоверность ($p < 0.05$) различий между видами, одинаковые буквы обозначают отсутствие достоверных различий. УППЛ – удельная поверхностная плотность листа; ОПЛ – удельная поверхностная плотность листа; ИМК – индекс мембран клеток; ИМХ – индекс мембран хлоропластов; Хл – хлорофиллы.

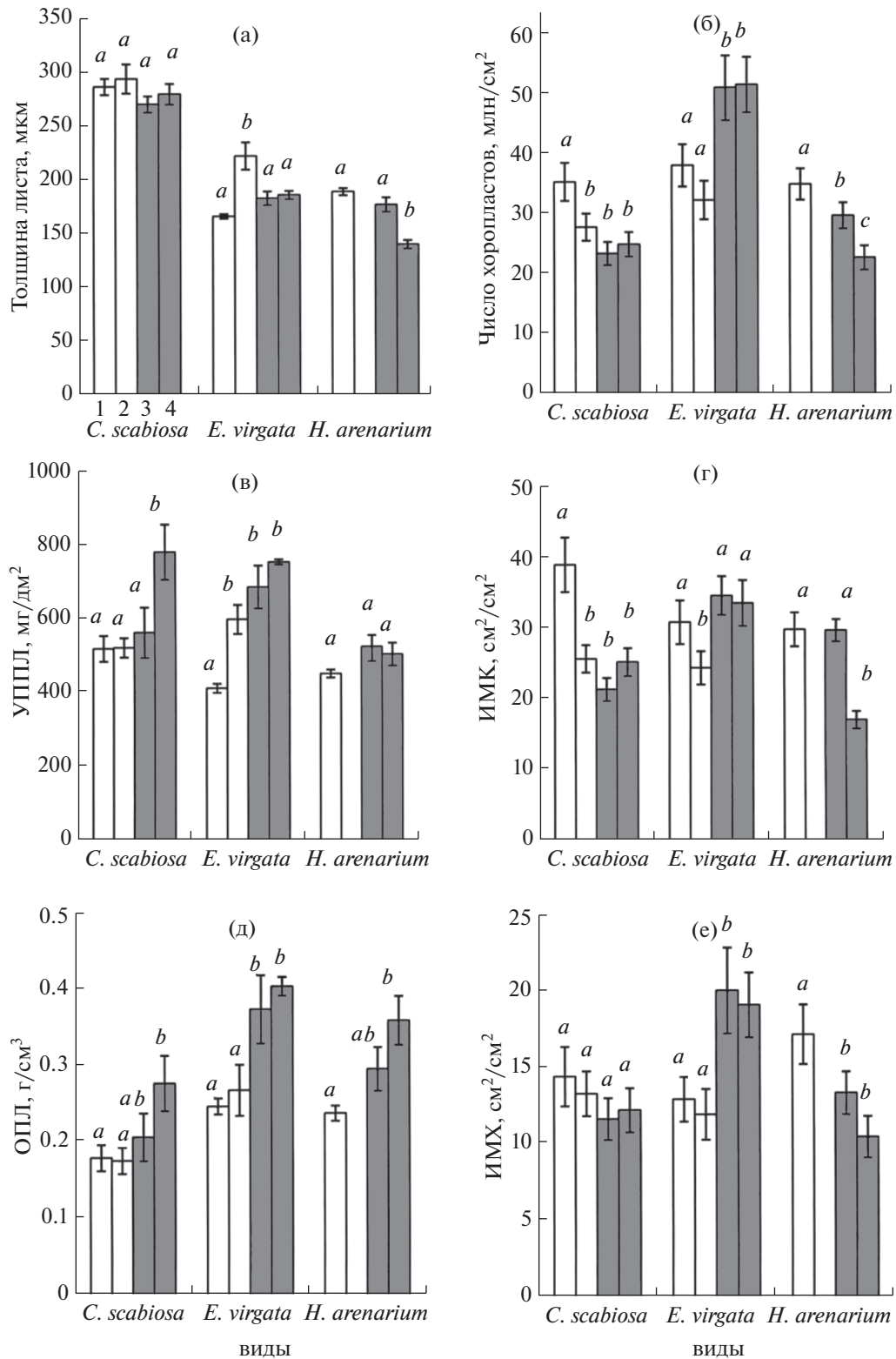


Рис. 2. Параметры листьев: толщина листа (а), число хлоропластов (б), УППЛ (в), ИМК (г), ОПЛ (д), ИМХ (е) изученных видов в разных географических районах. Белые столбики – районы Урала, серые столбики – районы Поволжья. 1 – Средний Урал, с. Бекленишева, 2 – Южный Урал, г. Троицк, 3 – Среднее Поволжье, с. Красное поле, 4 – Нижнее Поволжье, г. Камышин. Данные по *H. arenarium* в точке 2 (г. Троицк) отсутствуют. Латинскими буквами обозначена достоверность различий ($p < 0.05$), одинаковые буквы обозначают отсутствие достоверных различий внутри каждого вида.

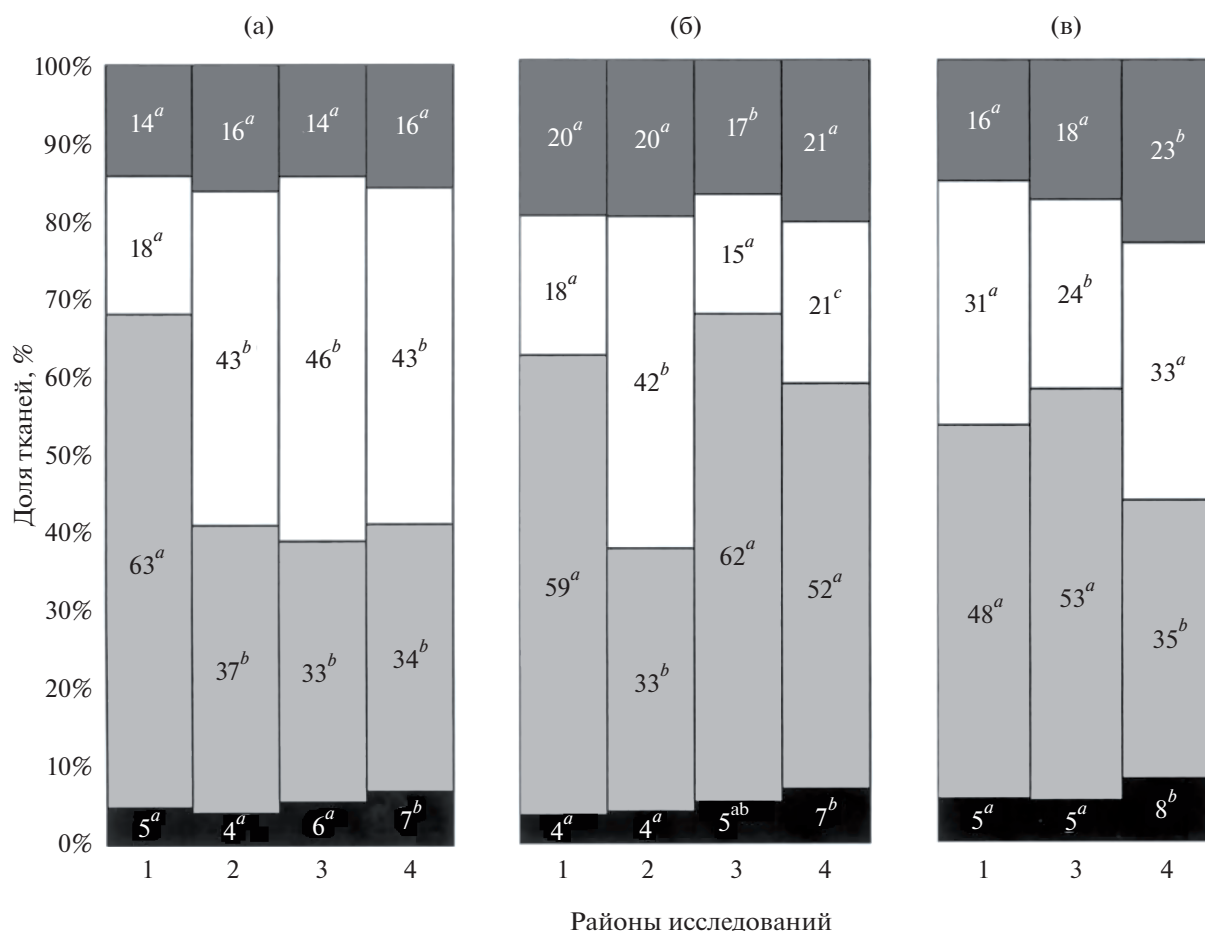


Рис. 3. Парциальные объемы разных тканей изученных видов: *Centaurea scabiosa* (а), *Euphorbia virgata* (б), *Helichrysum arenarium* (в). 1 – Средний Урал, с. Бекленищева, 2 – Южный Урал, г. Троицк, 3 – Среднее Поволжье, с. Красное поле, 4 – Нижнее Поволжье, г. Камышин. Латинскими буквами обозначена достоверность различий ($p < 0.05$), одинаковые буквы обозначают отсутствие достоверных различий внутри вида для каждого типа ткани. ■ – покровные ткани; □ – межклетники; ■ – мезофилл; ■ – склеренхима и проводящие ткани.

Параметры отдельных клеток и хлоропластов обнаружили высокую видовую специфичность изменений в зависимости от климатических условий (рис. 4). У *C. scabiosa*, обладавшего большими размерами клеток мезофилла, объем клетки значительно уменьшался с усилением аридности климата. При этом, у мелкоклеточных листьев *E. virgata* и *H. arenarium* размеры клеток практически не изменялись в зависимости от условий произрастания. Число клеток у *C. scabiosa* и *E. virgata* изменялось не линейно, а у *H. arenarium* при увеличении аридности климата число клеток снижалось (рис. 4б). Размеры хлоропластов мало зависели от условий произрастания, но значимо различались между видами во всех изученных точках. Число хлоропластов в клетке у *C. scabiosa* уменьшалось с увеличением аридности климата вслед за уменьшением размеров клетки (рис. 4а, г). У *E. virgata* число хлоропластов в клетке было выше в обеих точках Поволжья, а у *H. arenarium* оставалось стабильным независимо от климатических условий.

Интегральные показатели мезофилла были стабильными для каждого вида в широком диапазоне условий, однако в отдельных районах были отмечены 1.3–1.5-кратные изменения, которые носили видоспецифичный характер (рис. 2г). У *C. scabiosa* ИМК в северной точке на Урале (1) отличался от других районов, а у *E. virgata* значение параметра снижалось в южной точке Урала (2) относительно других районов. У *H. arenarium* снижение ИМК отмечено в наиболее аридном районе Поволжья (4). Общая поверхность наружных мембран хлоропластов (ИМХ) у всех видов вдоль градиента аридности изменялась аналогично изменению числа хлоропластов в расчете на единицу площади (рис. 2б, е). Отмечено уменьшение значения этих показателей с усилением аридности у *H. arenarium* и *C. scabiosa*, а у *E. virgata* в Поволжье число хлоропластов и ИМХ были значимо выше, чем на Урале.

Обнаружена тесная зависимость показателей пигментного комплекса от географической широ-

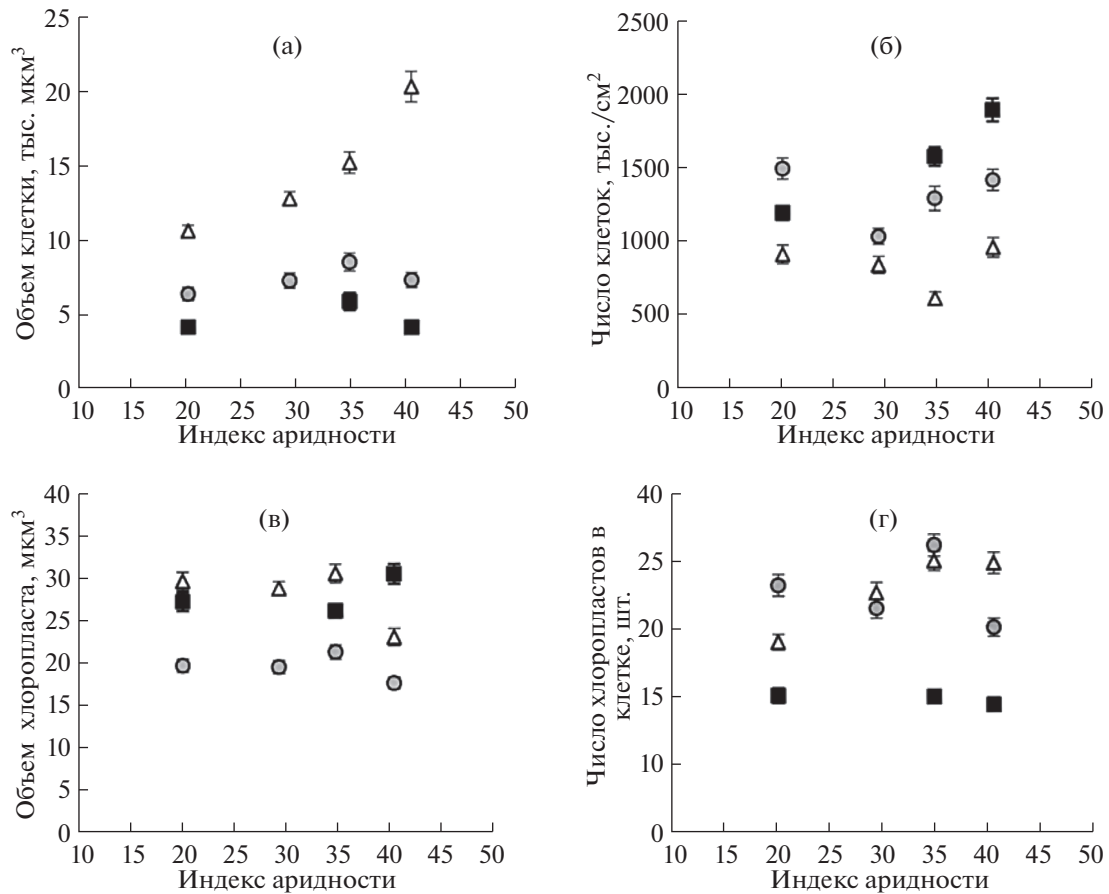


Рис. 4. Изменение параметров клеток мезофилла (а, б) и хлоропластов (в, г) у изученных видов в зависимости от аридности климата. Значения индекса аридности: Средний Урал, с. Бекленишева – 40, Южный Урал, г. Троицк – 30, Среднее Поволжье, с. Красное поле – 34, Нижнее Поволжье, г. Камышин – 20. Представлены средние значения и ошибка среднего. Треугольниками обозначен *C. scabiosa*, кружочками – *E. virgata*, квадратами – *H. arenarium*.

ты произрастания видов. Содержание хлорофиллов и каротиноидов уменьшалось в направлении южных широт (рис. 5а, б). Отношение хлорофиллов a/b увеличивалось с уменьшением широты, а отношение хлорофиллы/каротиноиды, напротив, снижалось. Кроме того, внутри каждого района исследований не обнаружено межвидовых различий по соотношению форм пигментов. Содержание хлорофилла в единичном хлоропласте у всех видов имели минимальные значения в южной точке в Поволжье.

ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика параметров листьев изученных видов

Нами исследованы параметры листьев от показателей целого листа до клеточного уровня у трех видов степных растений – *C. scabiosa*, *E. virgata* и *H. arenarium* – в разных климатических условиях. В литературе по этим видам данных о параметрах структуры фотосинтетических органов и тканей не обнаружено. В целом, по пара-

метрам листьев степных растений существуют разрозненные данные. Например, степные растения Гоби имели средние значения толщины листа 500–600 мкм, площади листа – 1.1–1.4 см², УППЛ – 800–1200 мг/дм² [8]. По сравнению с ними изученные нами степные виды в Поволжье и на Урале отличались более тонкими и крупными листьями с меньшей поверхностной плотностью. По этим параметрам листьев изученные виды были более близки к травянистым растениям лесостепи и южной тайги Урала [4, 19, 20]. В то же время, число клеток и хлоропластов в единице площади листа у них было более высоким, чем в среднем у бореальных растений с числом клеток 400–600 тыс. и хлоропластов 8–12 млн на 1 см² площади листа [20]. По концентрации фотосинтезирующих клеток и хлоропластов в листе изученные нами виды были более близки к степным ксерофитам Гоби [8] с числом клеток 1000–1800 тыс./см², а хлоропластов 30–50 млн/см². Для степных растений Тувы с изолатеральным строением мезофилла указаны еще большие значения числа клеток 2500–5400 тыс./см² и хлоропластов 30–95 млн/см²

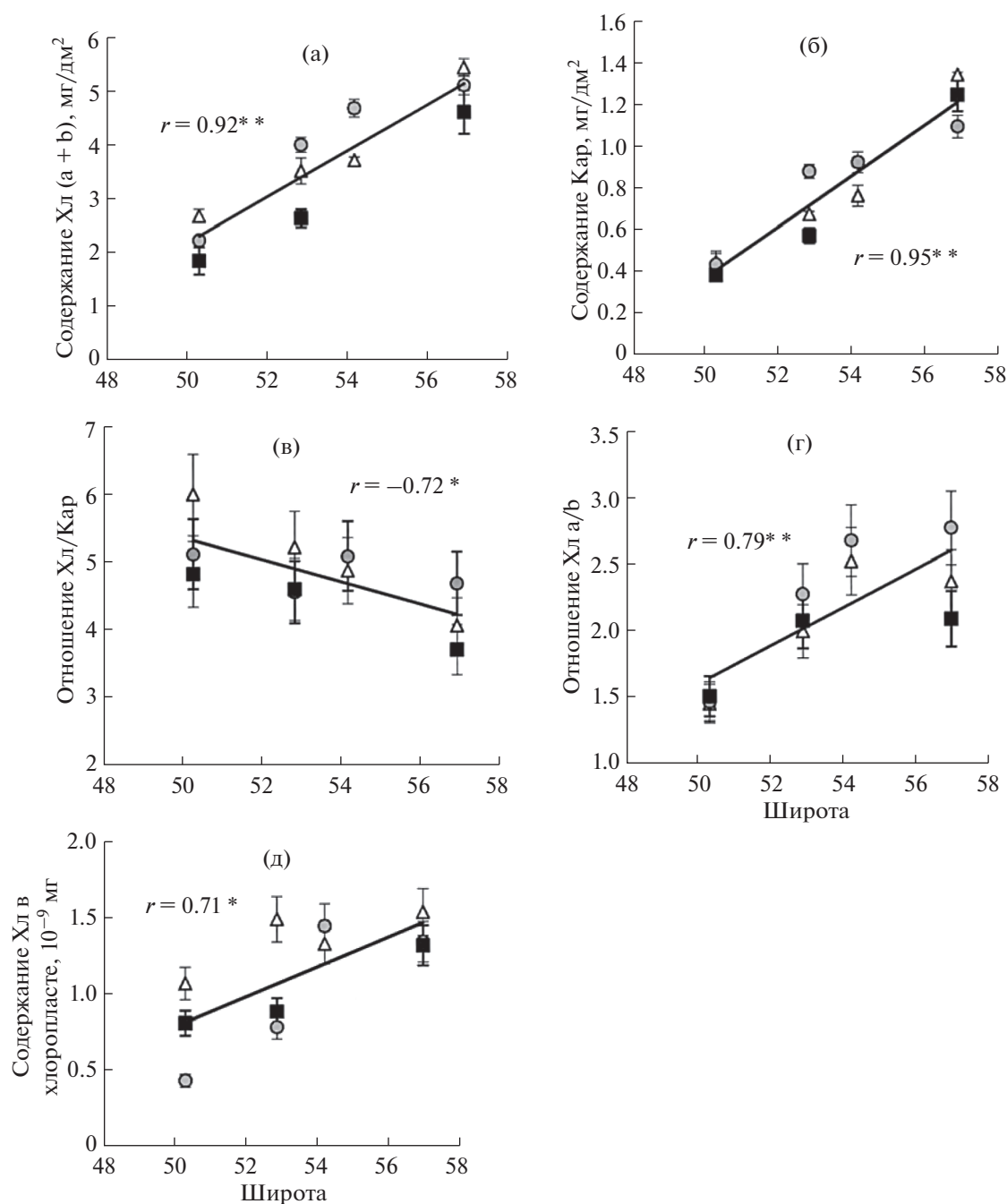


Рис. 5. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов на единицу площади листа (а, б), отношения форм пигментов (в, г) и содержания хлорофиллов в единичном хлоропласте (д) у изученных видов степных растений в зависимости от географической широты. Представлены средние значения и ошибка среднего. r – коэффициент корреляции. Звездочкой обозначена достоверность коэффициента корреляции при $p < 0.05$, двумя звездочками – при $p < 0.01$. Сплошной линией указана линия регрессии для всех видов. Хл – хлорофиллы, Кар – каротиноиды. Треугольниками обозначен *C. scabiosa*, кружочками – *E. virgata*, квадратами – *H. arenarium*.

[7]. Размеры клеток мезофилла изученных нами степных растений не отличались от размеров клеток бореальных видов или степных растений Гоби и Тувы. В то же время, в литературе часто указывается на мелкоклеточность мезофилла листа у растений из сухих местообитаний [13]. Однако при межвидовом сравнении растений разных

экологических групп не было выявлено существенных различий в размерах клеток между мезофитными и ксерофитными видами [21]. Основные различия состояли в интегральных показателях мезофилла – у ксерофитных видов отмечены более высокие значения ИМК, ИМХ, числа хлоропластов в единице площади листа по сравне-

нию с мезофитами. У исследованных нами видов высокая концентрация клеток и хлоропластов обеспечила высокие значения ИМК и ИМХ, которые в 2–4 раза превышали средние значения этих показателей для мезофитов бореальной зоны и были близки к значениям мезоксерофитов бореальной зоны [21] и ксерофитам степей и пустынь Гоби [8]. Увеличение параметров ИМК и ИМХ, характеризующие величину поверхности обмена для диффузии CO_2 из межклеточных пространств к местам карбоксилирования в хлоропластах, имеет важное физиологическое значение при адаптации растений к высокой инсоляции и водному дефициту [16, 22]. Характерно, что исследованные нами виды не различались по величине этих показателей между собой (табл. 2). Действительно, изученные виды являются типичными представителями лесостепных и степных сообществ, и близки по своим экологическим характеристикам. При этом даже при изменении интегральных показателей мезофилла в зависимости от условий произрастания их значения не выходили за пределы свойственной им экологической группы [21].

Содержание пигментов у растений семиаридных и аридных территорий обычно характеризуется как не высокое [23, 24]. Например, у 11 видов растений сухой степи на хребте Хамар-Дабан содержание хлорофиллов изменялось в пределах 1.4–3.3 мг/дм² [24]. При этом у разных видов пустынных растений Каракумов и Гоби отмечено большое разнообразие содержания пигментов, связанное с видовыми особенностями [23]. У них содержание хлорофиллов составляло от 1.7 мг/дм² у *Artemisia frigida* Willd. до 6.2 мг/дм² у *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski. В наших исследованиях, изученные три вида растений характеризовались двухкратным разбросом значений содержания хлорофиллов в разных районах (рис. 5а) – от 2 до 5 мг/дм², что находится в пределах известных в литературе значений для растений хорошо освещенных и засушливых местообитаний [25]. Исследованные нами виды произрастали в типичных для них местах с высоким уровнем инсоляции, где достаточно небольшого количества пигментов на единицу площади листа для эффективного поглощения солнечного света.

Пределы внутривидового варьирования параметров листа

Виды растений могут различаться между собой не только по значениям параметров листьев, но и по диапазону их варьирования. Степень варьирования может зависеть от изучаемого признака – структуры низких порядков (хлоропласты) обычно отличаются меньшим уровнем варьирования, чем структуры более высоких порядков (лист, растение), а морфологические показатели обыч-

но варьируют меньше, чем биохимические [12, 16]. Так, в наших исследованиях для параметра площадь листа индекс варибельности составил 60–70%, в то время как для объема хлоропласта этот показатель был в пределах 14–25%. Ранее было показано значительное варьирование размеров листьев внутри вида при адаптации к аридности климата [26]. В отличие от площади листа, толщина и плотность листа варьировали в меньшей степени: 8–26% и 14–45% соответственно (табл. 2). Содержание фотосинтетических пигментов в единице площади листа было одним из наиболее варибельных показателей – индекс варибельности составил 50–70%. Другими авторами также показан значительный уровень внутривидового варьирования содержания хлорофиллов в единице площади листа [18, 24, 27] и в хлоропласте [27]. Параметры клеток и хлоропластов у трех изученных нами видов обладали средним уровнем варьирования – в пределах 30–50%. У пяти бореальных видов, при исследовании в контрастных условиях увлажнения число клеток варьировало в пределах 35–60%, а размеры клеток – 6–39% [10]. Размах значений числа хлоропластов в клетке не превышал 30%, что согласуется с существующими представлениями о стабильности этого показателя для вида [16]. В целом, внутривидовое варьирование количественных параметров фотосинтетических тканей под действием климатических условий составило 20–40%, и этот размах был намного ниже, чем межвидовые различия растений разных экологических групп в пределах бореальной зоны [21] или различия между сообществами из разных климатических зон [2, 4, 19]. При анализе 629 растительных сообществ было показано, что внутривидовое варьирование функциональных параметров растений составляет 25% от уровня варьирования этих показателей внутри сообщества и 32% от общего варьирования между сообществами [12]. Таким образом, уровень внутривидового варьирования структурно-функциональных показателей мезофилла, обусловленный приспособлением вида к изменению климатических условий, существенно ниже, чем различия средних значений между сообществами, сформированными в разном климате.

Степень изменения параметров мезофилла листа может также зависеть от экологических свойств вида, например, от типа его экологической стратегии [10]. У растений с рудеральным типом стратегии изменялись размеры клеток, в то время как у растений с высокой конкурентоспособностью в большей степени изменялось число клеток [10]. Другие исследования показали, что объем клетки мезофилла в большей степени определялся жизненной формой [28] и являлся генетически детерминированным признаком [11]. В нашем исследовании размеры клеток и хлоропластов и их варьирование были видоспе-

цифичными. *C. scabiosa* отличался крупными клетками мезофилла, объем которых в большей степени изменялся в зависимости от условий произрастания, чем количество клеток в единице площади листа (рис. 4 а, б). У двух других видов были мелкие клетки мезофилла, размеры которых изменялись меньше, чем их количество. На наш взгляд, размеры клеток мезофилла и пределы их варьирования являются результатом адаптивной эволюции этих видов, в то время как интегральные показатели мезофилла и содержание пигментов в большей степени зависели от условий произрастания. При этом изученные виды различались по структурным механизмам формирования интегральных параметров листа при адаптации к климату.

Механизмы формирования параметров листьев при адаптации степных растений к климату

Признаки целого листа находятся в тесной взаимосвязи с параметрами внутренней структуры и биохимии листа. Например, УППЛ зависит от толщины и плотности сложения листовых тканей, которые могут варьировать независимо [6]. УППЛ зависит от особенностей анатомии листа — доли склеренхимы, толщины кутикулы и эпидермиса, плотности упаковки клеток мезофилла, а также толщины клеточных стенок и степени опущенности [1]. Как правило, в более теплых и сухих районах УППЛ увеличивается по сравнению с гумидными районами как на уровне сообществ, так и на уровне видов [5, 6]. Показана положительная корреляция УППЛ с температурой и отрицательная — с осадками [6, 19]. Однако характер изменения УППЛ в степных сообществах вдоль градиента аридности не является линейным, что может быть связано с зональными закономерностями изменений в структуре листьев характерных для сообщества видов [19]. Одной из причин изменения УППЛ является изменение доли нефотосинтетических тканей листа и плотности сложения листовых тканей [2, 4]. Другой механизм формирования УППЛ — изменение клеточной структуры мезофилла [20].

Анализ полученных данных показал, что у трех степных видов не было четкой закономерности в изменении УППЛ в связи с аридностью климата. Значения УППЛ были достаточно стабильными для вида в большинстве районов (рис. 2в). Из всех внешних параметров листьев только ОПЛ изменялась сходным образом у всех видов (рис. 2д). Отмечено увеличение плотности сложения тканей в Поволжье по сравнению с Уралом. Возможно, это связано с тем, что районы в Поволжье отличаются более высокой среднесуточной температурой (табл. 1). При этом максимальные значения ОПЛ для каждого вида отмечены в опустыненной степи Поволжья — в районе с максимальными

температурой и аридностью климата. В этом районе у каждого вида отмечено также увеличение доли склеренхимы и проводящих тканей в листе (рис. 3), что подтверждает прямое влияние доли нефотосинтетических тканей на плотность листа. Однако внутренние причины изменения УППЛ и ОПЛ у изученных видов были разными.

У *C. scabiosa* УППЛ увеличивалось только в наиболее аридной точке — в настоящей степи Поволжья. Это происходило за счет увеличения ОПЛ без изменения его толщины. Причиной увеличения ОПЛ у этого вида, кроме возрастания доли склеренхимы, может быть существенное сокращение размеров клеток, обнаруженное вдоль градиента аридности (рис. 4а). Уменьшение объема клетки приводит к увеличению фракции клеточных стенок в массе листа [29], что прямо приводит к увеличению плотности листа. У *E. virgata* возрастание УППЛ в южной точке на Урале происходило за счет увеличения толщины листа без изменения ОПЛ. В свою очередь, увеличение толщины листа сопровождалось возрастанием количества склеренхимы в листе без изменения их парциального объема. В двух точках Поволжья высокие значения УППЛ у этого вида поддерживались за счет увеличения ОПЛ. При этом увеличение ОПЛ также было обусловлено увеличением концентрации клеток и хлоропластов в единице площади. У *H. arenarium*, также как у двух других видов, в наиболее аридном районе Поволжья возростала ОПЛ в результате уменьшения толщины листа. УППЛ при этом оставалась стабильной во всех изученных районах. Таким образом, механизм формирования УППЛ и ОПЛ был комплексным, включающим изменения в соотношении тканей и клеточной упаковке мезофилла, и зависел от вида. Рассмотрение этого механизма может выявить функциональные различия между видами и во многом объяснить разную реакцию видов на изменения условий среды.

Обычно считается, что изменения в анатомическом строении листьев растений при засухе заключаются главным образом в уменьшении размеров клеток [27]. В наших исследованиях только у одного вида *C. scabiosa* наблюдали существенное — в 2 раза — уменьшение объема клетки мезофилла при увеличении аридности климата (рис. 4а). У двух других изменялась концентрация клеток в единице площади листа. В листе существует определенный баланс между размерами и числом клеток [6, 29, 30]. Объем клетки и концентрация клеток в мезофилле связаны обратно пропорциональным отношением, что определяет сложный механизм формирования УППЛ и толщины листа. Увеличение объема клетки приводит к увеличению толщины листа, что положительно влияет на возрастание УППЛ [29]. С другой стороны, увеличение размеров обычно сопровождается

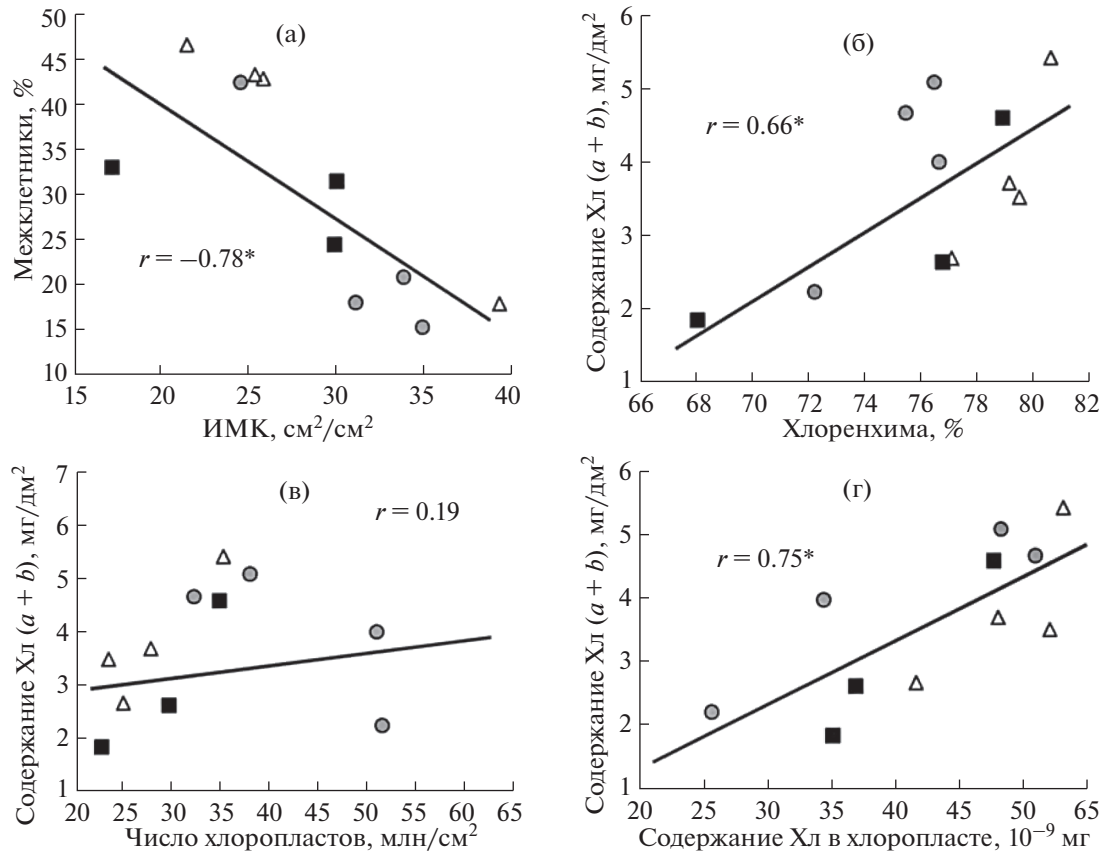


Рис. 6. Связь между параметрами фотосинтетических тканей у трех изученных видов степных растений: доли межклетников и ИМК (а); содержания Хл ($a + b$) и доли хлоренхимы (б); содержания Хл ($a + b$) и числа хлоропластов на единицу площади листа (в); содержания Хл ($a + b$) на единицу площади листа и содержания хлорофилла в единичном хлоропласте (г). Сплошной линией указана линия регрессии всех видов. ИМК – индекс мембран клеток; Хл – хлорофиллы. r – коэффициент корреляции. Звездочкой обозначена достоверность коэффициента корреляции при $p < 0.05$. Треугольниками обозначен *C. scabiosa*, кружочками – *E. virgata*, квадратами – *H. arenarium*.

снижением их количества в единице площади листа, что способствует снижению УППЛ.

Определенное соотношение размеров и количества клеток также влияет на формирование интегрального параметра мезофилла – общую поверхность наружных мембран клеток (ИМК) [10]. В данном исследовании ИМК не имел общей для всех видов зависимости от климатических условий произрастания. Более того, у всех изученных видов ИМК был стабильным в большинстве точек и существенно изменялся лишь в одном районе (рис. 2 г). При этом клеточный механизм изменения ИМК, основанный на изменении размеров и числа клеток, у каждого вида был свой. У *C. scabiosa* высокие значения ИМК в районе с минимальной аридностью климата – северная точка Урала (1) (рис. 2 г) – определялись максимальным объемом клетки (рис. 4 а). У *E. virgata* в южной точке Урала ИМК снижался в результате сокращения числа клеток при сохранении их размеров. У *H. arenarium* в южной точке Поволжья значительное снижение ИМК было результатом снижения числа клеток в единице площади листа.

Несмотря на разные механизмы структурной перестройки мезофилла в зависимости от условий среды, выявлены общие закономерности изменения соотношения интегральных параметров мезофилла. Снижение ИМК сопровождалось увеличением доли межклеточных воздушных пространств приводит к возрастанию свободной поверхности клеток, не занятой межклеточными контактами [28], что способствует увеличению скорости переноса CO_2 через поверхность клеток. Мы предполагаем, что для конкретного вида важно соотношение показателей на разных структурных уровнях организации листа. Если ИМК уменьшается без изменения толщины листа, как у *C. scabiosa*, или при ее увеличении как у *E. virgata*, то возрастает доля свободной поверхности клеток и улучшаются условия для переноса CO_2 через

поверхность мезофилла. Таким образом, у этих видов при изменении условий среды снижение ИМК может компенсироваться увеличением скорости переноса CO_2 через единицу поверхности. Если снижение ИМК происходит при уменьшении толщины листа (*H. arenarium* в южной точке Поволжья), то доля свободной поверхности не изменяется, а условия для диффузии ухудшаются. В этом случае для поддержания процессов роста и продуктивности снижение фотосинтетической способности единицы площади может компенсироваться увеличением листовой площади. Действительно, у *H. arenarium* в южной точке Поволжья площадь листа увеличивается почти в 2 раза — с 1.6 до 2.6 cm^2 , в то время как у двух других видов площадь листа в более южной точке Поволжья сокращается — у *C. scabiosa* с 86 до 24 cm^2 , а у *E. virgata* — с 4.3 до 3.1 cm^2 .

Другой механизм регуляции фотосинтетической способности листа — перестройка пластидного аппарата, связанная с изменением числа хлоропластов и содержанием хлорофилла. У изученных видов выявлено снижение содержания хлорофиллов с севера на юг вдоль географических трансект Урала и Поволжья и в целом в зависимости от географической широты (рис. 5а). Снижение содержания хлорофиллов у растений в низких широтах может быть связано с защитой фотосинтетического аппарата от высокой инсоляции и перегрева [23, 25]. Кроме того, обнаружен общий для трех видов растений характер изменения соотношения форм пигментов, а именно снижение отношения хлорофиллов *a/b* и увеличение отношения хлорофиллы/каротиноиды в южном направлении вдоль широтного градиента. Полученные закономерности хорошо соотносятся с данными, полученными для пяти степных сообществ, расположенных вдоль широтного градиента на Южном Урале [25]. Изменение соотношения форм пигментов связано с перестройкой светособирающего комплекса внутри хлоропластов [25], в то время как изменение содержания хлорофиллов в единице площади листа обычно происходит за счет количественных изменений клеток и тканей [16]. При межвидовых сравнениях показано, что суммарное содержание хлорофиллов прямо пропорционально объемной доле хлоренхимы в листе [4, 23]. В наших исследованиях была также обнаружена положительная связь между этими параметрами (рис. 6б). При этом снижение содержания хлорофиллов в единице площади листа в направлении южных широт было связано с уменьшением содержания хлорофиллов в одном хлоропласте, и не зависело от числа хлоропластов в листе (рис. 6в, г). В целом, содержание хлорофиллов в хлоропласте является важным показателем, который различается у разных видов в зависимости от их экологиче-

ских свойств [16]. Например, у травянистых растений широколиственных лесов значение этого параметра составляло 4–10 мг в расчете на 10^9 хлоропластов, а у степных растений значение параметра варьировало в пределах 0.4–3 мг на 10^9 хлоропластов [7, 16]. По данным А.Т. Мокроносова [16] некоторые пустынные склерофиты содержат всего 0.2–0.3 мг хлорофилла на 10^9 хлоропластов. Таким образом, снижение содержания хлорофилла в хлоропласте может быть связано с адаптацией степных растений к увеличению инсоляции и водного дефицита.

Таким образом, анализ количественных параметров фотосинтетических тканей у трех видов степных растений показал, что внутривидовое варьирование под действием климатических условий составило 20–40%. Этот диапазон варьирования намного ниже, чем межвидовые различия растений разных экологических групп и различия средних значений между сообществами, сформированными в разном климате. При адаптации к условиям произрастания у всех видов сходным образом изменялись ОПЛ и содержание пигментов в единице площади листа. ОПЛ увеличивалась с возрастом среднесезонной температуры воздуха и аридности климата. Это было связано с увеличением доли нефотосинтетических тканей листа и плотности упаковки мезофилла. С уменьшением географической широты произрастания и, соответственно, возрастом аридности климата у всех видов происходило снижение содержания пигментов в единице площади листа в основном за счет уменьшения их концентрации в хлоропласте. Кроме того, выявлена общая для трех видов закономерность изменения соотношения интегральных параметров мезофилла: снижение ИМК сопровождалось увеличением доли межклетников. В то же время обнаружены разные механизмы структурной перестройки мезофилла. У вида с относительно крупными клетками *C. scabiosa* варьирование ИМК происходило за счет изменения размеров клеток мезофилла. У мелкоклеточных видов *E. virgata* и *H. arenarium* варьирование ИМК и ИМХ было обусловлено изменением числа клеток и хлоропластов при сохранении их размеров. Таким образом, результатом структурной перестройки мезофилла листа стало формирование определенных значений интегральных параметров, необходимых для оптимизации газообмена растения в конкретных климатических условиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Galmes J., Flexas J., Medrano H., Niinemets Ü., Valldares F. Ecophysiology of photosynthesis in semi-arid environments // Terrestrial Photosynthesis in a Changing Environment: a Molecular, Physiological and Ecological Approach. Cambridge University Press. 2012. P. 448–464.

2. 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. С. 332–339.
3. Гамалей Ю.В., Шийреждамба Ц. Структурные типы пустынных растений. Пустыни Заалтайской Гоби: Характеристика растений-доминантов. Л.: Наука, 1988. С. 44–106.
4. Воронин П.Ю., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Иванов Л.А., Аненхонов 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. С. 680–687.
5. Fonseca C.R., Overton J. McC., Collins B., Westoby M. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients // Journal of Ecology. 2000. V. 88. 964–977.
6. 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 Phytologist. 2009. V. 182. P. 565–588.
7. Зверева Г. К. Эколого-биологические особенности растений степей Центральной Тувы // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 29–39.
8. Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Иванова Л.А., Чечулин М.Л., Белоусов И.В., Гунин П.Д., Пьянков В.И. Структурно-функциональные особенности адаптации растений Гоби к аридизации климата // Аридные экосистемы. 2004. Т. 10. № 24–25. С. 90–102.
9. Castro-Diez P. Functional traits analyses: Scaling-up from species to community level // Plant Soil. 2012. V. 357. P. 9–12.
10. 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. С. 230–239.
11. Мигалина С.В., Иванова Л.А., Махнев А.К. Генетическая детерминированность объема клетки листа берез как адаптация фотосинтетического аппарата к климату // Докл. АН. 2014. Т. 459. № 6. С. 765–768.
12. Siefert A., Violle C., Chalmandrier L., Albert C.H., Taudiere A., Fajardo A., Aarssen L.W., Baraloto C., Carlucci M.B., Cianciaruso M.V., Dantas V.de L., 14 Francesco de Bello, Duarte L. D. S., Fonseca C.R., Freschet G.T., Gaucherand S., Gross N., Hikosaka K., Jackson B., Jung V., Kamiyama C., Katabuchi M., Kembel S.W., Kichenin E., Kraft N.J.B., Lagerström A., Le Bagousse-Pinguet Y., Li Y., Mason N., Messier J., Nakashizuka T., Overton J. McC., Peltzer D.A., Perez-Ramos I.M., Pillar V.D., Prentice H.C., Richardson S., Sasaki T., Schamp B.S., Schöb C., Shipley B., Sundqvist M., Sykes M.T., Vandewalle M., Wardle D.A. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities // Ecology Letters. 2015. V. 18(12). P. 1406–1419.
13. Reich P.B., Wright I.J., Cavender-Bares J., Craine J.M., Oleksyn J., Westoby M., Walters M.B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies // Int. J. Plant Sci. 2003. V. 164. P. 143–164.
14. Encyclopedia of Earth Sciences. V. XI // Encyclopedia of World Climatology / Eds. Oliver J.E., Fairbridge R.W. New York: Van Nostrand Reinold, 1987. 103 p.
15. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург – Миасс: “Геотур”, 2005. 537 с.
16. Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. Москва: Наука, 1981. 196 с.
17. 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.
18. Valladares F., Martinez-Ferri E., Balaguer L., Perez-Corona E., Manrique E. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy // New Phytol. 2000. V. 148. P. 79–91.
19. Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А. Закономерности изменения удельной плотности листьев у растений Евразии вдоль градиента аридности // Докл. АН. 2009. Т. 428. № 1. С. 135–138.
20. Ryankov V.I., Ivanova L.A., Lambers H. Quantitative anatomy of photosynthetic tissues of plant species of different functional types in a boreal vegetation // Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences / Eds Lambers H. et al. Leiden: Backhuys Publ., 1998. P. 71–87.
21. Иванова Л.А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология. 2014. № 2. С. 109–118.
22. Terashima I., Hanba Y. T., Tazoe Y., Uyas P., Yano S. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion // Journal of Experimental Botany. 2006. V. 57. V. 2. P. 343–354.
23. Попова О.Ф., Слемнев Н.Н., Попова И.А., Маслова Т.Г. Содержание пигментов пластид у растений пустынь Гоби и Каракумы // Ботан. журн. 1984. Т. 69. № 3. С. 334–344.
24. Буинова М.Г. Анатомия и пигменты растений Забайкалья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 96 с.
25. 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. С. 856–864.
26. Moreno L., Bertiller M. B. Phenotypic plasticity of morpho-chemical traits of perennial grasses from contrasting environments of arid Patagonia // Journal of Arid Environments. 2015. V. 116. P. 96–102.
27. Горшкова А.А., Зверева Г. К. Экология степных растений Тувы // Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 117 с.
28. Иванова Л.А. Структурная перестройка мезофилла листа в ряду жизненных форм растений // Докл. АН. 2012. Т. 447. № 6. С. 687–690.
29. Ryankov V.I., Kondratchuk V.A., Shipley B. Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan // New Phytol. 1999. V. 143. P. 131–142.
30. Villar R., Ruiz-Roberto J., Uberta J. L., Poorter H. Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: an anatomical analysis of 26 woody species // American Journal of Botany. 2013. V. 100(10). P. 1969–1980.