

Влияние систематического положения на уровне семейства на функциональные черты листьев степных растений

П. К. ЮДИНА^{1, 2}, Л. А. ИВАНОВ^{1, 2}, Д. А. РОНЖИНА^{1, 2}, О. А. АНЕНХОНОВ³, Л. А. ИВАНОВА^{1, 2}

¹Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а
E-mail: yudina.p@yandex.ru

²Тюменский государственный университет
625003, Тюмень, ул. Володарского, 6

³Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6

Статья поступила 20.02.2020

После доработки 05.04.2020

Принята к печати 06.04.2020

АННОТАЦИЯ

Изучено значение систематического положения для параметров листа, мезофилла, хлоропластов и пигментного комплекса у степных растений трех многовидовых семейств Asteraceae, Poaceae и Rosaceae из разных географических районов России и Монголии. Показано, что принадлежность вида к определенному семейству влияет прежде всего на параметры целого листа – толщину и плотность листа, а также на размеры и число клеток мезофилла. В противоположность этому интегральные показатели мезофилла и характеристики пигментного состава не зависят от таксона и отражают конвергентный ответ растений разных таксонов на климат.

Ключевые слова: экология таксонов, аридность климата, структура листа, мезофилл, размеры клетки, хлорофиллы.

Таксоны в современной филогенетической системе растений, основанной прежде всего на признаках генеративной сферы, объединяют виды, весьма разные по экологии, стратегии и реакции на условия среды [Василевич, 2016]. Среди листовых признаков к систематически и филогенетически значимым относятся, например, расположение листьев на стебле, форма листа и тип жилкования [Тахтаджян, 1966]. Определенное филогенетическое значение имеют некоторые мало ва-

рирующие в зависимости от условий произрастания признаки структуры листьев, такие как строение покровных и проводящих тканей [Василевская, 1954; Эсау, 1969; Гамалей, 2004]. Таксономически важные признаки отражают родственную связь между видами, тогда как функциональные признаки – отношение видов к условиям произрастания [Иванова, 2014; Mlambo, 2014; Jooste et al., 2016]. Под функциональными понимают параметры, связанные с основными жизненными процессами

растений – ростом, выживанием, размножением, и таким образом влияющие на приспособление растений к условиям окружающей среды [Violle et al., 2007; Perez-Harguindeguy et al., 2013] или отражающие функциональное состояние растения [Perez-Harguindeguy et al., 2013]. Логично предположить, что функциональные и таксономические признаки должны описывать различные аспекты взаимодействия между растениями и окружающей средой [Mlambo, 2014]. Функциональные параметры листьев могут служить индикаторами ответа растений на изменение климата, так как именно параметры листьев, характеризующие особенности приспособления фотосинтетической функции к условиям среды, являются наиболее информативными для обнаружения связи растений с климатом [Violle et al., 2007; Shipley et al., 2016]. Однако не все листовые параметры имеют одинаковое значение для установления связи между растениями и средой. Некоторые являются слабыми индикаторами ответа растений на климат, так как зависят не только от внешних условий, но и от эндогенных факторов. Известна значительная связь таких функциональных параметров листа, как удельная поверхностная плотность листа (УППЛ) и объемная плотность листа (ОПЛ), не только с условиями произрастания, но и с таксономическим положением [He et al., 2010; Villar et al., 2013]. В работе R. Villar et al. [2013] для 26 видов древесных растений показано, что 37 % варьирования УППЛ и 47 % ОПЛ объяснялось систематической принадлежностью на уровне семейства. Для 171 вида травянистых растений в 174 пунктах на территории Китая значение УППЛ зависело от принадлежности к определенному семейству только на 7 % [He et al., 2010]. В другой работе [Yang et al., 2019] для 483 видов из 43 районов Китая вклад принадлежности к определенному семейству в варьирование УППЛ составил около 20 %. Таким образом, остается не ясным, в какой степени и в каких экологических условиях принадлежность к определенному семейству влияет на листовые параметры.

Многочисленные исследования параметров листьев демонстрируют зависимость параметров фотосинтетических тканей от условий произрастания – освещения, температуры,

влагообеспеченности, богатства почвы, засоления и др. [Nobel, 1976; Мокроносков, 1978; Цельникер, 1978; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Горышина, 1989; Terashima et al., 2006]. В настоящее время авторы сходятся во мнении, что количественные параметры мезофилла листа отражают приспособление фотосинтетической функции к условиям произрастания и являются в большей степени функциональными [Terashima et al., 2006, 2011; Иванов и др., 2013; Ivanova et al., 2018, 2019]. Например, для степных растений с увеличением аридности климата у представителей разных таксонов сходным образом возрастают интегральные параметры мезофилла листа, такие как общая поверхность клеток мезофилла и хлоропластов (индекс мембран клеток и хлоропластов – ИМК и ИМХ соответственно) [Ivanova et al., 2018, 2019]. Известны существенные различия именно по этим параметрам у растений разных экологических групп [Ронжина, Пьянков, 2001а, б; Иванова, 2014] и функциональных типов [Иванов и др., 2008]. При этом некоторые количественные показатели мезофилла – объем клетки и число хлоропластов в клетке – показаны высоковидоспецифичными [Villar et al., 2013; Мигалина и др., 2014; Юдина и др., 2017].

Таким образом, для понимания механизмов адаптации растений необходимо установить, какие именно функциональные параметры и в какой степени связаны с систематическим положением видов, являясь таксоноспецифичными, а какие изменяются под действием условий среды независимо от систематической принадлежности. Одним из наиболее информативных подходов к выявлению таксономической специфичности признаков является изучение вариабельности их параметров у таксонов в разных условиях среды. Например, для пяти видов растений ветландов, принадлежащих к разным семействам, установлено, что изменение толщины листа, УППЛ, скорости транспирации, а также показателей пигментного комплекса при увеличении аридности климата было таксоноспецифичным [Ронжина и др., 2019]. В то же время общим направлением структурной перестройки листьев для всех видов ветландов было увеличение ОПЛ в 1,2–2 раза и сокращение их площади на 42–54 %. Возможно, вклад систематического положения и условий среды

в вариабельность признаков может различаться в пределах разных биомов или географических районов. Для растений степей этот вопрос остается неизученным.

Семейства Asteraceae и Poaceae возглавляют списки ведущих по числу видов семейств флоры во всех изученных лесостепных и степных регионах [Флора..., 1983; Пешкова, 2001; Солянов, 2001; Куликов, 2005; Сагалаев, 2008]. Семейство Rosaceae в этих флорах также относится к многовидовым, входящим в первую десятку (а часто и в первую пятерку) по числу видов, но с различными вариациями занимаемого ранга. Сведения о роли этих трех семейств в степных флорах иллюстрируются тем, что, например, на территории Челябинской области во флоре лесостепной и степной зон доля представителей семейства Asteraceae составляет 12–15 %, Poaceae – 9–10 %, Rosaceae – 5–7 %. Всего доля трех ведущих семейств в лесостепной и степной зонах составляет 29 % от всего числа видов [Куликов, 2005]. В степной флоре Бурятии доля Asteraceae составляет 14,7 %, Poaceae – 12,2 %, Rosaceae – 7,6 % [Пешкова, 2001], а совокупная доля этих трех семейств – 34,5 %.

Помимо видовой разнообразия этих семейств, отдельные их представители являются доминантами растительных сообществ. В наибольшей степени это характерно для Poaceae, играющего выдающуюся фитоценологическую роль в составе степной растительности Евразии [Лавренко и др., 1991]. Большинство доминантов степной растительности относится именно к Poaceae, например, к родам *Stipa*, *Festuca*, *Poa*, *Koeleria*, *Agropyron* и др. Представители некоторых родов Asteraceae, особенно *Artemisia*, и в меньшей степени *Filifolium*, *Saussurea*, *Heteropappus* также являются доминантами ряда степных сообществ. Вместе с тем многие астровые, в частности представители таких родов, как *Aster*, *Centaurea*, *Chrysanthemum*, *Scorzonera*, *Youngia* и др., представляют собой постоянные (хотя, обычно, и необильные) компоненты степных сообществ. В составе Rosaceae заметна фитоценологическая значимость представителей родов *Spiraea*, *Chamaerhodos*, *Cotoneaster* и, особенно, *Potentilla*. Последний, отличается также и многочисленностью степных ксерофильных видов.

Целью нашей работы стало изучение функциональных параметров листьев на разных уровнях организации у степных растений трех ведущих по числу видов семейств, представленных в разных географических районах Северной Евразии, и выяснение зависимости количественных параметров листа от систематического положения на уровне семейств.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в разных географических районах, расположенных в лесостепной и степной зонах Поволжья, Урала, Западного Забайкалья и Монголии (табл. 1). Изученные районы относились к разным типам степной растительности и существенно различались по климату: районы Поволжья – наиболее высокими значениями среднегогодовой температуры, Монголия – наиболее низкими значениями среднегодового количества осадков (см. табл. 1). Индекс аридности (I) определяли по формуле Э. де Мартона $I = P / (T + 10)$, где P – среднеегодовое количество осадков; T – среднеегодовая температура воздуха [Encyclopedia..., 1987].

В каждом из районов отобраны образцы листьев степных растений семейств Asteraceae, Poaceae и Rosaceae. Данные для растений Поволжья взяты из нашей статьи [Ivanova et al., 2018], для степных растений Забайкалья и Монголии – из работы [Ivanova et al., 2019], данные по содержанию хлорофиллов и каротиноидов растений Урала – частично из статьи [Иванов и др., 2013]. Всего в исследование вовлечено 65 образцов листьев растений, относящихся к 47 видам (табл. 2).

Для исследования отбирали листья каждого вида с 10–20 растений, находившихся в фазе бутонизации-цветения, закончивших рост, из среднего листового яруса. Количественные исследования структуры мезофилла листа проводили в соответствии с методикой изучения мезоструктуры [Мокронос, 1978; Иванова, Пьянков, 2002; Иванова и др., 2006], количественные измерения листьев, тканей, клеток и хлоропластов – с помощью компьютерной системы анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО “СИАМС”, Екатеринбург, Россия) и светового микроскопа Zeiss Axiostar (Carl Zeiss, Германия).

Т а б л и ц а 1
Климато-географическая характеристика районов исследований

Район	Место исследования и координаты	Ботанико-географическая подзона	T, °C	P, мм	I
Поволжье	1 с. Красное поле, Пензенская обл. 52°51', 46°18'	Южная лесостепь	4,6	508	34,8
	2 г. Камышин, Волгоградская обл. 50°18', 45°13'	Настоящая степь	7,3	350	20,2
	3 пос. Царев, Волгоградская обл. 48°41', 45°27'	Опустыненная степь	8,8	328	17,4
Урал	4 д. Ключи, Сысертский р-н, Свердловская обл. 56°36', 61°04'	Подтайга	2,4	501	40,4
	5 с. Ясные Поляны, Челябинская обл. 54°11', 61°26'	Южная лесостепь	2,9	379	29,4
	6 пос. Аркаим, Челябинская обл. 52°38', 59°32'	Северная степь	2,5	324	25,9
Западное Забайкалье и Монголия	7 г. Северобайкальск, Республика Бурятия 55°40', 109°22'	Южная тайга	-2,6	349	47,2
	8 ст. Сульфат, Республика Бурятия 51°22', 106°35'	Настоящая степь	-1,1	249	28,0
	9 пос. Унджул, Монголия 46°50', 105°47'	Опустыненная степь	1,5	199	17,3

П р и м е ч а н и е. T – среднееголетняя температура воздуха; P – среднегодовое количество осадков; I – индекс аридности Э. де Мартона. Данные по регионам: Поволжье – [Ivanova et al., 2018]; Урал – [Иванов и др., 2013] (частично); Забайкалье и Монголия – [Ivanova et al., 2019].

Т а б л и ц а 2
Список изученных видов растений семейств Asteraceae, Rosaceae и Rosaceae, тип строения мезофилла листа и значения листовых параметров

Вид	ТМ	ЭГ	Район	Тл	УППЛ	V _{кл}	N _{хлп}
1	2	3	4	5	6	7	8
Asteraceae							
<i>Achillea leptophylla</i> M. Bieb.	ИП	К	3	262	568	7,9	26,2
<i>Artemisia austriaca</i> Jacq.	ИП	МК	2	116	491	8,9	32,7
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	ИП	МК	6	143	619	4,1	22,2
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	ИП	МК	7	287	794	6,6	23,6
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	ИП	МК	8	236	780	8,9	20,1
<i>Artemisia lerceana</i> Weber ex Stechm.	ИП	К	3	219	797	4,6	19,7
<i>Artemisia pontica</i> L.	ИП	МК	5	138	612	4,2	18,1
<i>Artemisia scoparia</i> Waldst. et Kit.	ИП	КМ	8	Н. д.	879	3,2	17,0
<i>Artemisia sericea</i> Weber ex Stechm.	ДВ	КМ	1	206	707	21,1	35,8
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	ИП	КМ	1	272	569	15,2	39,9
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	ИП	КМ	2	277	787	10,7	28,0
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	ИП	КМ	5	291	527	12,8	35,2
<i>Echinops crispus</i> S. Majorov	ДВ	КМ	4	154	714	12,7	30,3
<i>Echinops ruthenicus</i> M. Bieb [E. <i>crispus</i> S. Majorov nom. prov.]	ДВ	КМ	1	225	875	29,5	47,3
<i>Filifolium sibiricum</i> (L.) Kitam.	ИП	К	8	614	1440	13,9	37,8
<i>Galatella villosa</i> (L.) Rchb. f.	ИП	МК	6	202	537	11,1	32,8
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	ИП	МК	1	178	530	5,9	20,0
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	ИП	МК	2	141	509	4,2	20,2
<i>Heteropappus altaicus</i> (Willd.) Novopokr.	ИП	МК	8	285	840	4,5	19,0
<i>Heteropappus altaicus</i> (Willd.) Novopokr.	ИП	МК	9	232	1187	4,7	16,7
<i>Inula hirta</i> L.	ДВ	КМ	1	166	653	8,0	34,7

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Inula hirta</i> L.	ДВ	КМ	6	198	676	13,2	47,7
<i>Ixeridium graminifolium</i> (Ledeb.) Tzvelev	ИП	К	8	191	507	10,0	26,0
<i>Neopallasia pectinata</i> (Pall.) Poljakov	ИП	К	8	360	860	12,2	19,8
<i>Pilosella echioides</i> (Lumn.) F. W. Schultz & Sch. Bip.	ИП	КМ	5	322	431	26,5	42,3
<i>Psephellus sibiricus</i> (L.) Wagenitz	ИП	КМ	4	275	508	10,8	35,0
<i>Saussurea salicifolia</i> (L.) DC.	ДВ	К	8	367	1146	33,2	38,0
<i>Scorzonera radiata</i> Fisch. ex Ledeb.	ДВ	К	7	331	457	29,7	53,5
<i>Tanacetum achilleifolium</i> (M. Bieb.) Sch. Bip.	ИП	К	3	208	575	9,4	32,4
Poaceae							
<i>Achnatherum splendens</i> (Trin.) Nevski	Гр	К	8	Н. д.	1480	1,7	12,0
<i>Achnatherum splendens</i> (Trin.) Nevski	Гр	К	9	Н. д.	1179	2,5	13,8
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn	Гр	К	7	266	1410	11,4	41,3
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn	Гр	К	8	191	1195	12,0	56,0
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn	Гр	К	9	Н. д.	1445	17,3	29,4
<i>Agropyron pectinatum</i> (M. Bieb.) P. Beauv.	Гр	КМ	2	239	1661	11,8	69,2
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	Гр	КМ	1	208	585	9,9	45,9
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	Гр	КМ	4	237	720	8,0	34,7
<i>Festuca albifolia</i> Reverd.	Гр	К	7	Н. д.	985	7,8	31,4
<i>Festuca beckeri</i> (Hack.) Trautv.	Гр	КМ	1	381	1617	8,2	37,2
<i>Festuca rupicola</i> Heuff.	Гр	МК	6	168	1323	9,0	23,7
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin.	Гр	К	2	265	1018	4,2	19,8
<i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Nevski	Гр	МК	6	201	1620	5,9	19,6
<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	Гр	КМ	4	136	432	3,0	12,9
<i>Stipa capillata</i> L.	Гр	К	3	439	2428	4,1	20,0
<i>Stipa dasyphylla</i> (Lindem.) Trautv.	Гр	МК	1	256	1304	3,3	16,6
<i>Stipa krylovii</i> Roshev.	Гр	К	9	Н. д.	1856	3,7	8,3
<i>Stipa lessingiana</i> Trin & Rupr.	Гр	К	3	300	1819	2,8	19,7
<i>Stipa pennata</i> L.	Гр	МК	2	265	1212	3,0	16,0
<i>Stipa pennata</i> L.	Гр	МК	4	207	1107	1,7	16,9
<i>Stipa pennata</i> L.	Гр	МК	5	212	1042	3,7	19,9
<i>Stipa zalesskii</i> Wilensky	Гр	К	6	155	1078	2,1	20,6
Rosaceae							
<i>Chamaerhodos erecta</i> (L.) Bunge.	ДВ	МК	7	273	1034	4,7	13,6
<i>Chamaerhodos erecta</i> (L.) Bunge.	ДВ	МК	8	186	687	2,0	19,0
<i>Fili pendula vulgaris</i> Moench.	ДВ	КМ	1	166	533	2,0	13,5
<i>Fragaria viridis</i> (Duchesne) Weston	ДВ	КМ	1	107	526	1,6	11,2
<i>Fragaria viridis</i> (Duchesne) Weston	ДВ	КМ	4	104	516	1,5	26,0
<i>Fragaria viridis</i> (Duchesne) Weston	ДВ	КМ	5	126	499	1,6	12,5
<i>Potentilla argentea</i> L.	ДВ	КМ	1	158	658	2,4	15,8
<i>Potentilla argentea</i> L.	ДВ	КМ	5	138	730	2,3	19,8
<i>Potentilla bifurca</i> L.	ИП	МК	8	199	967	3,2	20,0
<i>Potentilla bifurca</i> L.	ИП	МК	9	220	1001	2,3	13,4
<i>Potentilla humifusa</i> Willd. ex Schlecht.	ДВ	КМ	4	204	678	3,7	14,3
<i>Potentilla nudicaulis</i> Willd. ex Schltldl.	ДВ	К	8	226	714	4,5	20,0
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	ДВ	М	5	228	482	8,2	28,0
<i>Sibbaldianthe adpressa</i> (Bunge) Juz.	ДВ	К	8	208	855	2,1	21,0

П р и м е ч а н и е. ТМ – тип мезофилла; ИП – изопалисадный, ДВ – дорзовентральный, Гр – граминоидный; ЭГ – экологическая группа; Тл – толщина листа, мкм; УППЛ – удельная поверхностная плотность листа, мг/дм²; V_{кл} – объем клетки, тыс. мкм³; N_{хлп} – число хлоропластов в клетке, шт. Номера районов см. табл. 1; Н. д. – нет данных. Названия растений даны по <https://www.plantarium.ru>.

Площадь листа определяли в 10-кратной повторности весовым методом и на цифровых фотографиях листьев. Для определения УППЛ ($\text{мг}/\text{дм}^2$) брали диски известной площади или высечки из средней части листа. У растений с мелкими листьями (площадью менее 2 см^2) исследовали целые листья, с узкими и длинными листьям (злаки) – отрезки определенной длины из средней части листа. Площадь отрезков измеряли на цифровых фотографиях с помощью технологии компьютерного анализа изображений. Высечки или диски из листьев взвешивали после сушки при $80 \text{ }^\circ\text{C}$ в течение 24 ч. Объемную плотность листа (сухой вес единицы объема листа, ОПЛ, $\text{г}/\text{см}^3$) рассчитывали как отношение УППЛ к толщине листа.

Исследования мезоструктуры проводили на высечках листьев, зафиксированных в 3,5%-м растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (рН 7,4). Толщину листа в 10-кратной повторности и размеры хлоропластов в 30-кратной повторности измеряли на поперечных срезах листьев. Подсчет числа клеток проводили в счетной камере Горяева (“Минимед”, Россия) под световым микроскопом с предварительной мацерацией тканей при нагревании в 20%-м растворе КОН до $80\text{--}90 \text{ }^\circ\text{C}$. Число хлоропластов в клетке и размеры клеток определяли под световым микроскопом после мацерации листовых тканей в 1Н НСІ. Согласно методике число клеток в мацерате было подсчитано в 20-кратной повторности, количество хлоропластов в клетке и размеры клеток и хлоропластов – в 30-кратной. Размеры клеток измеряли на цифровых изображениях с помощью системы анализа изображения Simagis Mesoplant (ООО “СИАМС”, Екатеринбург, Россия). При анализе данных для видов с двумя типами тканей (палисадной и губчатой) количественные параметры вычисляли отдельно для каждого типа ткани, при этом на рисунках и в таблицах приводили число хлоропластов в клетке палисадной ткани. Объем и площадь поверхности клеток и хлоропластов определяли с помощью проекционного метода [Иванова, Пьянков, 2002; Иванова и др., 2006]. На основании измеренных показателей рассчитывали размеры общей ассимиляционной поверхности клеток (ИМК) и хлоропластов (ИМХ), число хлоропластов, клеточный объем хлоропласта (КОХ).

Содержание пигментов изучено в двух регионах – для 32 видов растений Поволжья и 34 – Урала. Для определения содержания пигментов брали высечки из 20–30 листьев с 10–15 растений каждого вида и замораживали в жидком азоте в трех повторностях. Пигменты экстрагировали 80%-м раствором ацетона, их концентрацию определяли на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (НАСН, США). Содержание хлорофиллов и каротиноидов вычисляли по формулам Н. К. Lichtenthaler и А. Р. Wellburn [1983] с пересчетом на единицу площади листа. Кроме того, рассчитано отношение хлорофиллов a/b и отношение хлорофиллы/каротиноиды. Содержание хлорофиллов в одном хлоропласте (C_{AB} , 10^{-9} мг) рассчитывалось путем деления содержания хлорофиллов в площади листа и числа хлоропластов в этой площади.

Значимость различий между выборками оценивали с помощью Тьюки HSD теста. Для анализа всего комплекса данных применяли однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В табл. 3 показаны средние значения и пределы варьирования параметров листьев для изученных семейств, полученные при общем анализе данных. Наиболее значимые различия между семействами обнаружены для УППЛ и ОПЛ. Семейство *Roaceae* характеризовалось наибольшими значениями этих параметров, в то время как представители *Asteraceae* отличались низкими значениями ОПЛ. Такие различия между семействами сохранялись независимо от района исследований – в Поволжье, на Урале, в Западном Забайкалье и Монголии (рис. 1, а, б). В отличие от плотности листа средняя площадь листа не различалась между тремя сравниваемыми семействами (см. табл. 3). Систематическое положение имело существенное значение для размеров клеток мезофилла и связанных с ними параметров – числа хлоропластов в клетке и объема клетки, приходящегося на один хлоропласт (КОХ). Представители семейства *Asteraceae* характеризовались наиболее крупными клетками по сравнению с другими семействами (рис. 1, в). Во всех исследованных географических районах средние размеры клеток представителей семейства

Средние значения (mean) и пределы варьирования (min-max) листовых параметров для семейств, показателей структуры фотосинтетических тканей и содержания фотосинтетических пигментов и результаты однофакторного дисперсионного анализа (*F*)

Параметр	<i>F</i>	Семейство		
		Asteraceae	Rosaceae	Rosaceae
		mean, min-max		
Площадь листа, см ²	0,6	9,6 ± 4,7 ^a	5,5 ± 2,6 ^a	10,2 ± 5,6 ^a
		0,04–86,0	0,1–47,4	0,3–54,9
Толщина листа, мкм	5,2**	246 ± 19 ^a	243 ± 19 ^a	182 ± 13 ^a
		116–614	136–439	104–273
УППЛ, мг/дм ²	24,9***	710 ± 44 ^b	1296 ± 96 ^a	706 ± 51 ^b
		431–1440	432–2428	482–1034
ОПЛ, г/см ³	19,1***	0,31 ± 0,02 ^c	0,53 ± 0,04 ^a	0,40 ± 0,02 ^b
		0,13–0,51	0,28–0,81	0,21–0,53
Объем клетки, тыс. мкм ³	11,5***	12,0 ± 1,5 ^a	6,2 ± 0,9 ^b	3,0 ± 0,5 ^b
		3,2–33,2	1,7–17,3	1,5–8,2
Число хлоропластов в клетке, шт.	5,4**	30,1 ± 1,9 ^a	26,6 ± 3,3 ^{ab}	17,7 ± 1,4 ^b
		16,7–53,5	8,3–69,2	11,2–28,0
Число клеток, тыс./см ²	5,8**	864 ± 74 ^b	1623 ± 327 ^a	1838 ± 207 ^a
		324–1917	251–6736	672–3632
Объем хлоропласта, мкм ³	4,4*	28,3 ± 1,0 ^a	24,2 ± 1,8 ^{ab}	22,0 ± 2,0 ^b
		17,1–42,7	9,4–40,6	10,7–38,9
КОХ, мкм ³	12,4***	376 ± 30 ^a	235 ± 24 ^b	187 ± 23 ^b
		190–876	100–590	90–360
Число хлоропластов, млн/см ²	2,7	22,5 ± 1,3 ^a	30,7 ± 3,9 ^a	28,2 ± 2,8 ^a
		8,0–41,8	10,4–93,0	16,9–48,3
ИМК, см ² /см ²	0,5	21,8 ± 1,1 ^a	23,4 ± 3,1 ^a	19,8 ± 2,1 ^a
		9,1–31,5	8,1–74,1	11,1–36,3
ИМХ, см ² /см ²	0,9	10,5 ± 0,6 ^a	12,2 ± 1,3 ^a	10,8 ± 1,0 ^a
		4,0–17,8	4,5–28,7	5,3–18,3
Содержание хлорофиллов <i>a</i> + <i>b</i> , мг/дм ²	0,7	3,10 ± 0,22 ^a	3,58 ± 0,67 ^a	2,68 ± 0,34 ^a
		1,42–4,53	1,36–9,01	0,97–3,51
Содержание каротиноидов, мг/дм ²	0,9	0,62 ± 0,04 ^a	0,76 ± 0,13 ^a	0,57 ± 0,06 ^a
		0,31–0,94	0,28–1,83	0,46–0,76
Отношение хлорофиллов <i>a/b</i>	0,4	1,93 ± 0,10 ^a	2,06 ± 0,11 ^a	2,00 ± 0,26 ^a
		1,45–2,85	1,64–2,88	1,49–2,68
Отношение хлорофиллы/каротиноиды	2,0	4,97 ± 0,20 ^a	4,62 ± 0,19 ^a	5,58 ± 0,75 ^a
		3,70–6,68	3,52–5,65	4,0–7,05
Содержание хлорофилла в одном хлоропласте, 10 ⁻⁹ мг	1,0	1,62 ± 0,24 ^a	1,34 ± 0,20 ^a	1,10 ± 0,19 ^a
		0,44–4,40	0,32–2,77	0,34–1,82

П р и м е ч а н и е. УППЛ – удельная поверхностная плотность листа; ОПЛ – объем плотность листа; КОХ – клеточный объем хлоропласта; ИМК – индекс мембран клеток; ИМХ – индекс мембран хлоропластов; *F* – значение критерия Фишера. Звездочкой обозначена значимость *F*-критерия: * – *p* < 0,05, ** – *p* < 0,01, *** – *p* < 0,001. Латинскими буквами обозначена значимость различий между семействами.

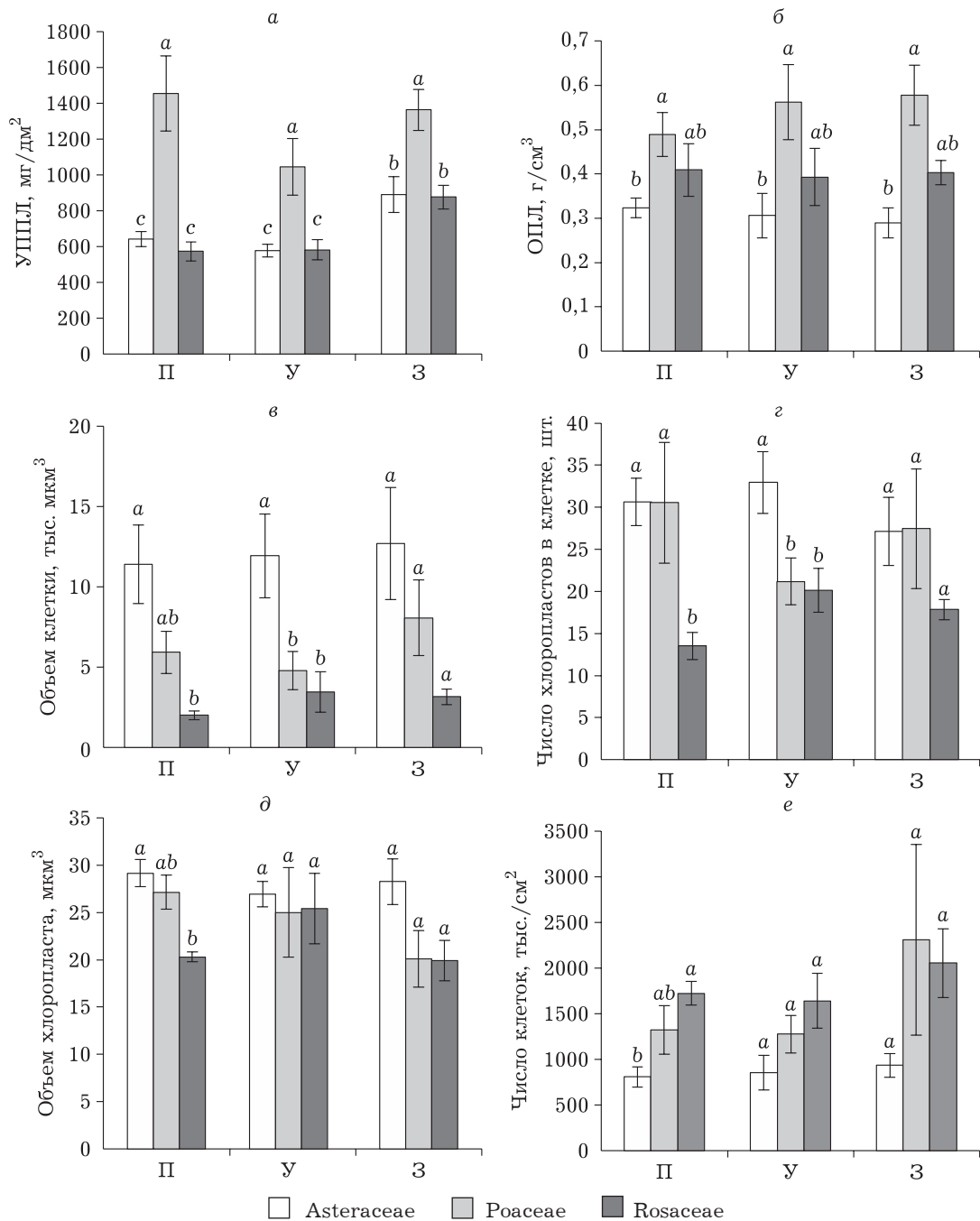


Рис. 1. Параметры листьев, клеток и хлоропластов растений изученных семейств разных географических районов. Представлены средние значения и стандартные ошибки среднего. П – Поволжье; У – Урал; З – Забайкалье и Монголия. a, b, c – значимость различий между семействами

Asteraceae были больше 10 тыс. мкм³, тогда как у Poaceae не превышали 8 тыс. мкм³, а у представителей Rosaceae – не более 4 тыс. мкм³. Вслед за объемом клетки число хлоропластов в клетке и объем хлоропласта также были максимальными у представителей семейства Asteraceae (рис. 1, г, д). При этом виды

семейства Asteraceae отличались наименьшим количеством клеток в единице площади листа – 800–900 тыс./см² по сравнению с представителями Poaceae и Rosaceae, имеющими вдвое большее количество клеток (рис. 1, е).

Интегральные параметры мезофилла – ИМК, ИМХ, число хлоропластов на единицу

площади, так же как и параметры пигментного комплекса, не различались между сравниваемыми семействами (см. табл. 3). В то же время обнаружена зависимость числа клеток на единицу площади листа (рис. 2, в), интегральных параметров мезофилла листа от климата (рис. 2, з, д, е). Показано, что с увеличением аридности климата происходит возрастание значений числа хлоропластов на единицу площади листа, ИМК и ИМХ.

Климатические условия влияли также на параметры пигментного комплекса. Отношение хлорофиллов a/b уменьшалось в целом вдоль градиента нарастания аридности (рис. 2, з), а также внутри семейств Asteraceae ($r = 0,71$) и Rosaceae ($r = 0,89$). Кроме того, содержание хлорофиллов в одном хлоропласте снижалось с увеличением аридности климата (рис. 2, ж). Наиболее существенные изменения этого параметра обнаружены в семействе Asteraceae ($r = 0,62$).

Небольшая зависимость от климата обнаружена и для УППЛ и ОПЛ, значения которых увеличивались при возрастании сухости климата, особенно у злаков. При общем анализе не выявлено изменений размеров клеток и числа хлоропластов в них (рис. 2, а, б), но в пределах Asteraceae при увеличении аридности климата уменьшались размеры клеток ($r = 0,37$) и число хлоропластов в клетке ($r = 0,38$).

Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что таксономическая принадлежность (фактор “Семейство”) в большей степени влияла на параметры целого листа, размеры и число клеток, число хлоропластов в клетке, в то время как фактор “Аридность климата” – на интегральные параметры мезофилла листа и параметры пигментного комплекса (табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты нашего исследования показали разную зависимость функциональных показателей листьев от систематического положения видов степных растений. Наиболее зависимыми были параметры целого листа и размеры клеток мезофилла. УППЛ и ОПЛ на 40 % определялись систематическим положением видов и на 11 % зависели от климатических условий произрастания (см. табл. 4). В целом,

высокая объемная плотность листа является отличительной чертой степных растений [Ivanova et al., 2018]. Увеличение плотности листа, отражающее компактность расположения тканей, приводит к росту его механической прочности [Niklas, 1991] и устойчивости к засухе [Wright et al., 2001]. Высокие значения объемной плотности способствуют снижению внутренней проводимости для паров воды и уменьшению транспирационных потерь. Показано, что растения из засушливых местообитаний характеризуются меньшей интенсивностью транспирации при той же скорости фотосинтеза, что и растения из более влажных районов [Wright et al., 2001]. При этом злаки имели наиболее плотные листья, что определяется особым типом их анатомии и неоднократно отмечалось в литературе [Гамалей, Шийревдамба, 1988; Зверева, 2000]. Этот тип характеризуется высокой плотностью сложения тканей, небольшой долей мезофилла в листе и низкой долей межклетников [Гамалей, Шийревдамба, 1988; Зверева, 2014]. Высокие значения объемной плотности часто обусловлены большой долей склеренхимных и проводящих элементов [Van Arendonk, Poorter, 1994; Niinemets, 1999; Castro-Diez et al., 2000; Alvarez-Clare, Kitajima, 2007], как это наблюдается у злаков [Ivanova et al., 2018]. Особенности строения склеренхимы и проводящих пучков являются достаточно консервативными признаками и также могут являться систематическими и филогенетическими признаками, отражающими пути адаптации таксонов к условиям произрастания [Гамалей, 2004].

В отличие от злаков, имеющих граминоидный тип строения мезофилла [Ivanova et al., 2018], листья представителей Asteraceae и Rosaceae представлены двумя типами строения мезофилла листа – изопалисадным и дорзовентральным. Для листьев с данными типами мезофилла характерны низкая доля склеренхимы и вдвое больший относительный объем мезофилла в листе по сравнению со злаками [Ivanova et al., 2018, 2019]. В связи с этим большинство степных злаков отличаются более высокими значениями УППЛ и ОПЛ, чем астровые и розоцветные.

Другой причиной высоких значений ОПЛ и УППЛ может быть более плотная структура мезофилла листа [Niinemets, 1999], которая

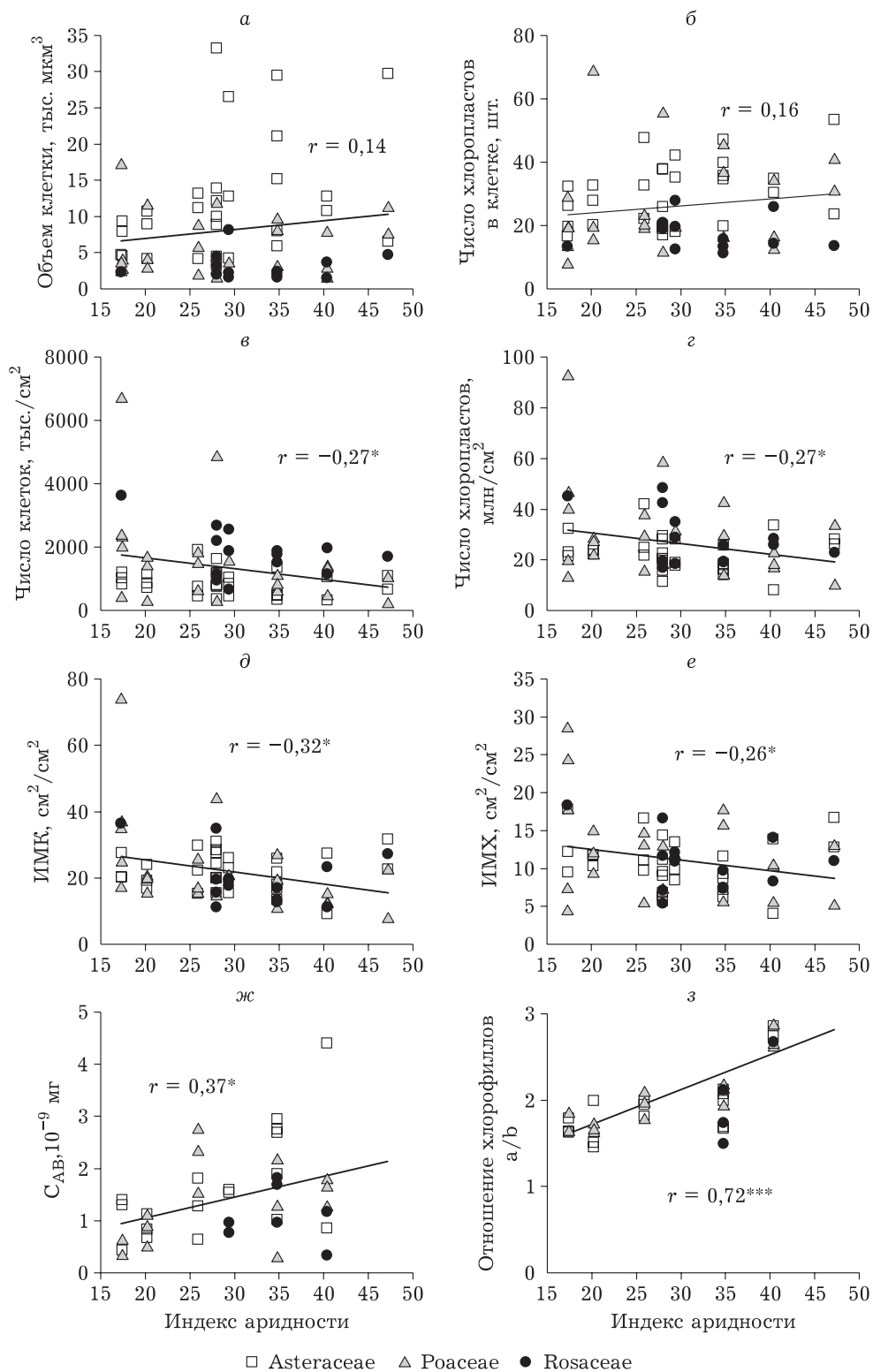


Рис. 2. Изменение параметров клеток и хлоропластов и интегральных параметров мезофилла листа у семейств Asteraceae, Poaceae и Rosaceae вдоль градиента аридности. S_{AB} – содержание хлорофилла в хлоропласте

Результаты дисперсионного анализа листовых параметров степных растений в зависимости от аридности климата (аридность) и систематического положения (семейство)

Параметр	Вклад фактора, %	
	аридность	семейство
Площадь листа, см ²	7,2	1,3
Толщина листа, мкм	9,3	13,3*
УППЛ, мг/дм ²	11,3**	40,7***
ОПЛ, г/см ³	11,1*	38,5***
Объем клетки, тыс. мкм ³	4,5	28,7***
Число хлоропластов в клетке, шт.	6,5	15,7**
Объем хлоропласта, мкм ³	8,7	13,8**
КОХ, мкм ³	2,4	29,4***
Число клеток, тыс./см ²	13,3*	15,3**
Число хлоропластов, млн/см ²	10,6	6,8
ИМК, см ² /см ²	19,1**	0,6
ИМХ, см ² /см ²	15,7*	0,9
Содержание хлорофиллов <i>a + b</i> , мг/дм ²	6,7	4,9
Содержание хлорофиллов <i>a + b</i> в хлоропласте, 10 ⁻⁹ мг	16,2	11,4
Содержание каротиноидов, мг/дм ²	9,4	4,4
Соотношение хлорофиллов <i>a/b</i>	78,8***	2,0
Отношение хлорофиллы/каротиноиды	48,2***	5,3

Примечание. Индекс аридности: участки степи в лесной зоне ($I = 40-50$), лесостепь ($I = 28-35$), степь ($I = 20-26$), пустынная степь ($I < 20$). Сила влияния фактора (%) рассчитана как $SS_{100}/SS_{общая}$, где SS – сумма квадратов. Звездочками обозначена значимость F -критерия: * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$.

зависит от числа и размеров мезофилльных клеток [Иванова и др., 2006; Villar et al., 2013]. На наш взгляд, обнаруженные различия между представителями семейств Asteraceae, Roaseae и Rosaceae также во многом связаны и со способом клеточной “упаковки” мезофилла листа. Согласно полученным нами результатам, размеры клеток степных растений зависели только от систематического положения и не зависели от условий произрастания. Более крупные клетки мезофилла и меньшее их количество в единице площади листа обусловили более “рыхлую упаковку” мезофилла и меньшие значения объемной плотности листьев у семейства Asteraceae по сравнению с Rosaceae.

Таким образом, высокая зависимость УППЛ и ОПЛ от систематического положения обусловлена преобладанием в данном семействе определенного структурно-функционального типа листьев, характеризующегося определенным соотношением типов тканей в листе и размерами клеток мезо-

филла. Ряд авторов также показали преимущественное влияние функционального типа листа на значения УППЛ в сравнении с влиянием условий произрастания [Castro-Diez et al., 2000; Poorter et al., 2009]. Например, выявлено, что в одних и тех же условиях среды у древесных растений УППЛ выше, чем у травянистых; у вечнозеленых растений – выше, чем у листопадных; у многолетних – выше, чем у однолетних [Poorter et al., 2009]. В то же время внутри каждого структурно-функционального типа листа наблюдался двукратный разброс УППЛ, что частично может быть связано с влиянием климата (табл. 4). Действительно, согласно результатам наших исследований аридность климата также значимо влияла на значения УППЛ и ОПЛ. Однако в большей степени климат влиял на интегральные функциональные параметры мезофилла и параметры пигментного комплекса.

Интегральные параметры мезофилла напрямую связаны с приспособлением фото-

синтетической функции к условиям среды [Ivanova et al., 2018, 2019]. Из анализа следует, что действительно эти параметры зависят от аридности климата и не связаны с систематическим положением видов. Увеличение числа клеток и хлоропластов направлено на увеличение общей внутрелистовой поверхности, способствующей оптимизации проводимости мезофилла для диффузии CO_2 [Wright et al., 2001; Terashima et al., 2006; Flexas et al., 2012]. Увеличение ИМК и ИМХ улучшает проводимость внутри листа, что положительно влияет на фотосинтез единицы площади листа [Niinemets, 1999]. Значительные различия между растениями степного биома и бореальными растениями обнаружены также в величинах общей поверхности клеток и хлоропластов на единицу площади листа, выраженной индексами ИМК и ИМХ. Значения ИМК у большей части растений бореальной зоны находились в пределах 7–16, тогда как у изученных степных растений были вдвое больше – 17–27 $\text{см}^2/\text{см}^2$. Таким образом, изменение интегральных параметров мезофилла является универсальным механизмом адаптации растений к климату независимо от таксономической принадлежности.

Изменение соотношения форм пигментов в зависимости от климатических условий показано как для отдельных степных видов [Юдина и др., 2017], так и в целом для степных сообществ [Иванов и др., 2013]. Отношение хлорофиллов a/b в обоих случаях увеличивалось, а отношение хлорофиллы/каротиноиды снижалось при продвижении в направлении к более южным широтам, что сопряжено с соответствующими изменениями климатических условий. Вместе с тем при исследовании отдельных видов не обнаружено видоспецифичности изменений соотношения форм пигментов на градиенте аридности климата [Юдина и др., 2017]. В то же время у растений ветландов данные показатели пигментного комплекса проявляли высокую видоспецифичность [Ронжина и др., 2019]. Полученные нами результаты показали, что независимость параметров пигментного комплекса от систематического положения и сходный характер изменения соотношения форм пигментов вдоль градиента аридности характерны для степных растений и могут отличаться у растений других биомов.

Изученные представители трех многовидовых семейств степных растений характеризовались большим варьированием значений функциональных черт листьев, зависящим от систематического положения и условий произрастания. Размеры клеток мезофилла, число хлоропластов в клетке и объем хлоропласта зависели от систематического положения на уровне семейства независимо от района произрастания. Поверхностная и объемная плотность листа (УППЛ и ОПЛ) и число клеток мезофилла в единице площади листа определялись как семейством, так и аридностью климата. При этом влияние систематического положения на эти параметры было выражено сильнее. Независимо от таксона с увеличением аридности климата возрастали интегральные параметры мезофилла листа – число хлоропластов в площади листа, ИМК, ИМХ, и уменьшались отношение хлорофиллов a/b и содержание хлорофилла в одном хлоропласте. Таким образом, принадлежность вида к определенному таксону ранга семейства влияет, прежде всего, на параметры целого листа и размеры отдельных клеток, в то время как интегральные показатели мезофилла и характеристики пигментного состава отражают конвергентный ответ растений разных таксонов на климат.

Работа выполнена в рамках бюджетной темы Ботанического сада УрО РАН; проектов ААА-А-А17-117011810036-3, а также при поддержке грантов РФФИ № 19-54-53015 и 17-29-05019.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевич В. И. Функциональное разнообразие растительных сообществ // Ботан. журн. 2016. Т. 101, № 7. С. 776–795.
- Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 182 с.
- Гамалей Ю. В., Шийревдамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов: сб. науч. тр. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1988. С. 44–106.
- Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2004. 422 с.
- Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1989. 203 с.
- Зверева Г. К. Эколого-биологические особенности растений степей Центральной Тувы // Ботан. журн. 2000. Т. 85, № 3. С. 29–39.

- Зверева Г. К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae): 2-е изд. Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2014. 202 с.
- Иванова Л. А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология. 2014. № 2. С. 109–118. [Ivanova L. A. Adaptive Features of Leaf Structure in Plants of Different Ecological Groups // Rus. J. Ecol. 2014. Vol. 45, N 2. P. 107–115.]
- Иванова Л. А., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. 2002. Т. 49, № 3. С. 467–480. [Ivanova L. A., Pyankov V. I. Structural Adaptation of the Leaf Mesophyll to Shading // Russ. J. Plant Physiol. 2002. Vol. 49, N 3. P. 419–431.]
- Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Юдина П. К. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале // Физиология растений. 2013. Т. 60, № 6. С. 856–864. [Ivanov L. A., Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Yudina P. K. Changes in the Chlorophyll and Carotenoid Contents in the Leaves of Steppe Plants along a Latitudinal Gradient in South Ural // Rus. J. Plant Physiol. 2013. Vol. 60, N 6. P. 812–820.]
- Иванова Л. А., Петров М. С., Кадушников Р. М. Определение диффузионного сопротивления мезофилла *Chamaerion angustifolium* методом трехмерной реконструкции клеточной упаковки листа // Физиология растений. 2006. Т. 53, № 3. С. 354–363. [Ivanova L. A., Petrov M. S., Kadushnikov R. M. Determination of Mesophyll Diffusion Resistance in *Chamaerion angustifolium* by the Method of Three-Dimensional Reconstruction of the Leaf Cell Packig // Rus. J. Plant Physiol. 2006. Vol. 53, N 3. P. 316–324.]
- Иванов Л. А., Ронжина Д. А., Иванова Л. А. Изменение листовых параметров как показатель смены функциональных типов степных растений вдоль градиента аридности // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 3. С. 332–339. [Ivanov L. A., Ronzhina D. A., Ivanova L. A. Changes in Leaf Characteristics as Indicator of the Alteration of Functional Types of Steppe Plants along the Aridity Gradient // Rus. J. Plant Physiol. 2008. Vol. 55, N 3. P. 301–307.]
- Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения) Екатеринбург-Миасс: Геотур, 2005. 537 с.
- Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1991. 46 с.
- Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Генетическая детерминированность объема клетки мезофилла листа берез как адаптация фотосинтетического аппарата к климату // Докл. АН. 2014. Т. 459, № 6. С. 765–768. [Migalina S. V., Ivanova L. A., Makhnev A. K. Genetically Determined Volume of Mesophyll Cells of Birch Leaves as an Adaptation of the Photosynthetic Apparatus to Climate // Dokl. Biol. Sci. 2014. Vol. 459, N 1. P. 354–357.]
- Мокронос А. Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 5–30.
- Пешкова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 2001. 192 с.
- Ронжина Д. А., Пьянков В. И. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов. I. Общая характеристика мезофилла листа и сравнение с наземными растениями // Физиология растений. 2001а. Т. 48, № 5. С. 661–669. [Ronzhina D. A., Pyankov V. I. Structure of the Photosynthetic Apparatus in Leaves of Freshwater Hydrophytes: 1. General Characteristics of the Leaf Mesophyll and a Comparison with Terrestrial Plants // Rus. J. Plant Physiol. 2001a. Vol. 48, N 5. P. 567–575.]
- Ронжина Д. А., Пьянков В. И. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов. II. Количественная характеристика мезофилла листа и функциональная активность листьев с разной степенью погружения // Физиология растений. 2001б. Т. 48, № 6. С. 836–845. [Ronzhina D. A., Pyankov V. I. Structure of the Photosynthetic Apparatus in Leaves of Freshwater Hydrophytes: II. Quantitative characterization of leaf mesophyll and the functional activity of leaves with different degrees of submersion // Rus. J. Plant Physiol. 2001b. Vol. 48, N 6. P. 723–732.]
- Ронжина Д. А., Иванова Л. А., Иванов Л. А. Листовые функциональные черты и биомасса растений ветландов в лесной и степной зонах // Физиология растений. 2019. Т. 66, № 3. С. 207–217. [Ronzhina D. A., Ivanova L. A., Ivanov L. A. Leaf Functional Traits and Biomass of Wetland Plants in Forest and Steppe Zones // Rus. J. Plant Physiol. 2019. Vol. 66, N 3. P. 393–402.]
- Сагалаев В. А. Общая характеристика флоры Волгоградской области // Краеведение: биологическое и ландшафтное разнообразие природы Волгоградской области: метод. пособие. М.: Глобус, 2008. 272 с.
- Солянов А. А. Флора Пензенской области. Пенза: Пензенский гос. пед. ун-т им. В. Г. Белинского, 2001. 310 с.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Флора Восточного Хангая (МНР). М.: Наука, 1983. 185 с.
- Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 212 с.
- Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 585 с.
- Юдина П. К., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Золотарева Н. В., Иванова Л. А. Варьирование параметров листьев и содержания пигментов у трех видов степных растений в зависимости от аридности климата // Физиология растений. 2017. Т. 64, № 3. С. 190–203. [Yudina P. K., Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Zolotareva N. V., Ivanov L. A. Variation of Leaf Traits and Pigment Content in Three Species of Steppe Plants Depending on the Climate Aridity // Rus. J. Plant Physiol. 2017. Vol. 64, N 3. P. 410–422.]
- Alvarez-Clare S., Kitajima K. Physical defense traits enhance seedling survival of Neotropical tree species // Functional. Ecol. 2007. Vol. 21. P. 1044–1054.
- Castro-Diez P., Puyaravaud J. P., Cornelissen J. H. C. Leaf Structure and Anatomy as Related to Leaf Mass per Area Variation in Seedlings of a Wide Range of Woody Plant Species and Types // Oecologia. 2000. Vol. 124. P. 476–486.
- Encyclopedia of Earth Sciences. V. XI // Encyclopedia of World Climatology / Eds.: Oliver J. E., Fairbridge R. W. N. Y.: Van Nostrand Reinold, 1987. 103 p.
- Flexas J., Barbour M. M., Hernan Ol. B., Carriqui M. C. M., Diaz-Espejo A., Douth C., Dreyer E., Ferrio J. P.,

- Gago J., Galle A., Galmes J., Kodama N., Medrano H., Niinemets U., Peguero-Pina J. J., Pou AL, Ribas-Carbo M., Tomas M., Tosens T., Warren Ch. R. Mesophyll diffusion conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis // *Plant Sci.* 2012. Vol. 193–194. P. 70–84.
- He J.-Sh., Wang X., Schmid B., Flynn D. F. B., Li X., Reich P. B., Fang J. Taxonomic identity, phylogeny, climate and soil fertility as drivers of leaf traits across Chinese grassland biomes // *J. Plant Res.* 2010. Vol. 123. P. 551–561.
- Ivanova L. A., Ivanov L. A., Ronzhina D. A., Yudina P. K., Migalina S. V., Shinehuu T., Tserenkhand G., Voronin P. Yu., Anenkhonov O. A., Bazha S. N., Gunin P. D. Leaf traits of C₃- and C₄-plants indicating climatic adaptation along a latitudinal gradient in Southern Siberia and Mongolia // *Flora.* 2019. Vol. 254. P. 122–134.
- Ivanova L. A., Yudina P. K., Ronzhina D. A., Ivanov L. A., Hölzel N. Quantitative mesophyll parameters rather than whole-leaf traits predict response of C₃ steppe plants to aridity // *New Phytologist.* 2018. Vol. 217, N 2. P. 558–570.
- Jooste M., Dreyer L. L., Oberlander K. C. The phylogenetic significance of leaf anatomical traits of southern African Oxalis // *BMC Evol. Biol.* 2016. Vol. 16. P. 225.
- Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // *Biochem. Soc. Transactions.* 1983. Vol. 603. P. 591–592.
- Mlambo Musa C. Not all traits are 'functional': Insights from taxonomy and biodiversity-ecosystem functioning research // *Biodiversity and Conservation.* 2014. Vol. 23 (3). P. 781–790.
- Niinemets U. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants // *New Phytologist.* 1999. Vol. 144. P. 35–47.
- Niklas K. J. Effects of tissue volume and location on the mechanical consequences of dehydration of petioles // *Am. J. Botany.* 1991. Vol. 78, N 3. P. 361–369.
- Nobel P. S. Photosynthetic rates of sun versus shade leaves of *Hyptis emoryi* Torr. // *Plant Physiol.* 1976. Vol. 58. P. 218–223.
- Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M. S., Cornelwel W. K., Craine J. M., Gurvich D. E., Urcelay C., Veneklaas E. J., Reich P. B., Poorter L., Wright I. J., Ray P., Enrico L., Pausas J. G., de Vos A. C., Buchmann N., Funes G., Quetier F., Hodgson J. G., Thompson K., Morgan H. D., terSteege H., van der Heijden M. G. A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M. V., Conti G., Staver A. C., Aquino S., Cornelissen J. H. C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // *Australian J. Botany.* 2013. Vol. 61 (3). P. 167–234.
- 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. Vol. 182. P. 565–588.
- Shipley B., de Bello F., Cornelissen J. H. C., Laliberte E., Laughlin D. C., Reich P. B. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology // *Oecologia.* 2016. Vol. 180 (4). P. 923–931.
- Terashima I., Hanba Y. T., Tazoe Y., Vyas P., Yano S. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion // *J. Experim. Botany.* 2006. Vol. 57, N 2. P. 343–354.
- Terashima I., Hanba Y. T., Tholen D., Niinemets U. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis // *Plant Physiol.* 2011. Vol. 155. P. 108–116.
- Van Arendonk J. J. C. M., Poorter H. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate // *Plant, Cell and Environment.* 1994. Vol. 17. P. 963–970.
- 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 // *Am. J. Botany.* 2013. Vol. 100, N 10. P. 1969–1980.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. Let the concept of trait be functional! // *Oikos.* 2007. Vol. 116. P. 882–892.
- Wright I. J., Reich P. B., Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats // *Functional Ecol.* 2001. Vol. 15. P. 423–434.
- Yang Y., Wang H., Harrison S. P., Prentice I. C., Wright I. J., Peng Ch., Lin G. Quantifying leaf-trait covariation and its controls across climates and biomes // *New Phytologist.* 2019. Vol. 221 (1). P. 155–168.

Influence of the systematic position at the family level on steppe plant leaf traits

P. K. YUDINA^{1, 2}, L. A. IVANOV^{1, 2}, D. A. RONZHINA^{1, 2}, O. A. ANENKHONOV³, L. A. IVANOVA^{1, 2}

¹*Institute Botanic Garden, Ural Branch of RAS
620144, Ekaterinburg, 8 March str., 202A
E-mail: yudina.p@yandex.ru*

²*Tyumen State University
625003, Tyumen, Volodarsky str., 6*

³*Institute of General and Experimental Biology of SB RAS
670047, Ulan-Ude, Sakhyanova str., 6*

The significance of the systematic position for the traits of the leaf, mesophyll, chloroplasts, and pigment complex in steppe plants of the three main families Asteraceae, Poaceae, and Rosaceae from different geographical regions of Russia and Mongolia was examined. The species belonging to a particular family affects, first of all, the parameters of the whole leaf – the thickness and density of the leaf, as well as the size and number of mesophyll cells. In contrast, mesophyll parameters as well as pigment content independent of the taxon and both reflected the convergent response of plants from different taxa to climate.

Key words: ecology of taxa, climate aridity, leaf structure, mesophyll, cell size, chlorophylls.