

УДК 582.491+252.5(581.522.5+574.24)(517.3)

**Изменение листовых параметров *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh.  
вдоль градиента аридности климата**

**Shifts in leaf parameters of *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh.  
along the gradient of the climate aridity**

Мигалина С. В., Иванова Л. А., Калашникова И. В.

Migalina S. V., Ivanova L. A., Kalashnikova I. V.

Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: Fterry@mail.ru

Institute Botanic Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

**Реферат.** Изучены листовые параметры двух видов берез из южно-таежной, лесостепной и степной зон Южного Зауралья. Показано, что с усилением аридности климата у исследованных видов увеличивается толщина листа, уменьшаются размеры клеток и число хлоропластов в клетке, возрастает отношение поверхность/объем клеток мезофилла, а также суммарный объем хлоропластов в клетке. Данные структурные изменения листа направлены на снижение мезофильного сопротивления и увеличение скорости диффузии CO<sub>2</sub> при адаптации берез к условиям водного дефицита.

**Summary.** Leaf parameters of two birch species from southern taiga, forest-steppe and steppe zones of the Southern Trans-Urals were studied. It was shown that the cell sizes and the number of chloroplasts in the cell decrease, while leaf thickness, the surface/volume ratio of mesophyll cells and also the total chloroplast volume in the cell increase with the enhancing in the climate aridity. These structural changes in the leaf are aimed at reducing the diffusion resistance to CO<sub>2</sub> and increasing the diffusion rate of CO<sub>2</sub> when adapting birch trees to the conditions of water deficiency.

В условиях глобальных изменений климата все более актуальной становится необходимость изучения механизмов адаптации древесных видов, являющихся основным компонентом лесных сообществ. Одним из важных механизмов адаптогенеза растений является изменение структуры и функции фотосинтетического аппарата на разных уровнях его организации (Мокроносов, 1978; Иванова, Пьянков, 2002), обеспечивающее регуляцию фотосинтетической способности при смене внешних условий. В этой связи изучение листовых параметров близких таксонов вдоль климатических градиентов является эффективным методом определения эволюционно обусловленных изменений структуры фотосинтетического аппарата под воздействием климата. Целью данной работы было определение направления структурных изменений листа двух таксономически близких видов берез при усилении аридности климата.

Выбранные в качестве объектов *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. относятся к основным лесообразующим видам и имеют протяженный совместный ареал в Северной Евразии. Исследования проводили в течение трех вегетационных сезонов в популяциях берез из южно-таежной, лесостепной и степной зон Южного Зауралья. Климатические условия районов исследования характеризовали на основе средних многолетних значений температуры воздуха ( $T$ ), количества осадков ( $P$ ) (Matsuura, Willmott, 2007) и индекса аридности Э. де Мортонна ( $I$ ),  $I = P/(T+10)$  (Encyclopedia of Earth Sciences, 1987). Кроме того, оценивали погодные условия года. В каждой популяции для анализа с 20–25 деревьев отбирали полностью сформированные листья в нижней трети кроны южной экспозиции. Определяли толщину и удельную поверхностную плотность листа, размеры клеток мезофилла, определяли число хлоропластов в клетке и количество клеток. На основе этих показателей рассчитывали интегральные параметры мезоструктуры листа. Толщину листа определяли на поперечных срезах. Размеры клеток, их количество и число хлоропластов определяли после мацерации высечек листьев с использованием

системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (Россия, г. Екатеринбург). Анализ климатических параметров показал, что в лесостепной и степной зонах, где при положительных среднегодовых температурах резко снижается количество осадков, дефицит влаги является основным лимитирующим фактором (табл. 1).

Таблица 1

Местоположение, ботанико-географическая зона и климатические условия районов исследования

| Географическое положение           | Ботанико-географическая зона (подзона) | <i>I</i> | <i>P</i> , мм | <i>T</i> , °С |
|------------------------------------|--|----------|---------------|---------------|
| Южный Урал, Челябинская область    | степь                                  | 26       | 300           | 2,3           |
| Южный Урал, Челябинская область    | лесостепь                              | 31       | 425           | 1,5           |
| Средний Урал, Свердловская область | южная тайга                            | 43       | 530           | 0,9           |

Примечание: *P* – среднемноголетнее количество осадков; *T* – среднемноголетняя температура воздуха; *I* – индекс аридности.

На основе полученных результатов установлено, что у исследованных видов толщина листа определялась географическим положением популяции и не зависела от погодных условий вегетационного сезона (табл. 2). Минимальные значения данного параметра зафиксированы в популяциях берез из лесостепной подзоны, максимальные – в крайней южной точке трансекты (рис.). Утолщение листовой пластинки в степных популяциях берез обеспечивает увеличение диффузионного сопротивления между межклеточным пространством и центрами карбоксилирования (Terashima et al., 2011), что можно рассматривать как адаптацию исследованных видов к усилению аридности климата. Во всех случаях популяции *B. pubescens* отличались более высокими величинами толщины листа.

Таблица 2

Влияние климата на изменение структурных параметров листа берез по результатам ANOVA

| Параметры листа             | <i>Betula pendula</i>  | <i>Betula pubescens</i>   |
|-----------------------------|--|---|
| Толщина листа               | $F_{\text{геогр}}(2; 269) = 6.6, P < 0.01$<br>$F_{\text{год}}(2; 269) = 2.2, P = 0,11$     | $F_{\text{геогр}}(6; 256) = 17.3, P < 0.0001$<br>$F_{\text{год}}(2; 256) = 0.5, P < 0.63$ |
| УППЛ                        | $F_{\text{геогр}}(2; 89) = 14.2, P < 0.0001$<br>$F_{\text{год}}(2; 89) = 2.5, P = 0.09$    | $F_{\text{геогр}}(2; 89) = 18.5, P < 0.0001$<br>$F_{\text{год}}(2; 89) = 2.9, P = 0.06$   |
| Объем клетки мезофилла      | $F_{\text{геогр}}(2; 269) = 9.2, P < 0.001$<br>$F_{\text{год}}(2; 269) = 0.4, P = 0.69$    | $F_{\text{геогр}}(2; 269) = 17.8, P < 0.0001$<br>$F_{\text{год}}(2; 269) = 0.1, P = 0.94$ |
| Число хлоропластов в клетке | $F_{\text{геогр}}(2; 269) = 14.0, P < 0.0001$<br>$F_{\text{год}}(2; 269) = 0.06, P = 0.94$ | $F_{\text{геогр}}(2; 269) = 3.7, P < 0.05$<br>$F_{\text{год}}(2; 269) = 0.04, P = 0.96$   |
| $S/V_{\text{кл}}$           | $F_{\text{геогр}}(2; 269) = 7.5, P < 0.001$<br>$F_{\text{год}}(2; 269) = 1.0, P = 0.38$    | $F_{\text{геогр}}(2; 269) = 24.5, P < 0.0001$<br>$F_{\text{год}}(2; 269) = 2.37, P = 0.1$ |

Примечание:  $F_{\text{геогр}}$  – критерий Фишера при анализе фактора географического положения популяции;  $F_{\text{год}}$  – критерий Фишера при анализе фактора влияния погодных условий текущего вегетационного сезона. В скобках приведено число степеней свободы. УППЛ – удельная поверхностная плотность листа;  $S/V_{\text{кл}}$  – отношение поверхность/объем клетки мезофилла.

Удельная поверхностная плотность листа (УППЛ) также зависела от климатических условий произрастания берез (рис., табл. 2). При этом виды различались по направлениям изменения данного параметра в градиенте аридности. Максимальные значения плотности листа у *B. pendula* отмечены в популяциях из южной тайги, у *B. pubescens* – в степной зоне.

Структурные параметры мезофилла у *B. pendula* и *B. pubescens* изменялись сходным образом и не зависели от погодных условий сезона (рис., табл. 2). С увеличением аридности района произраста-

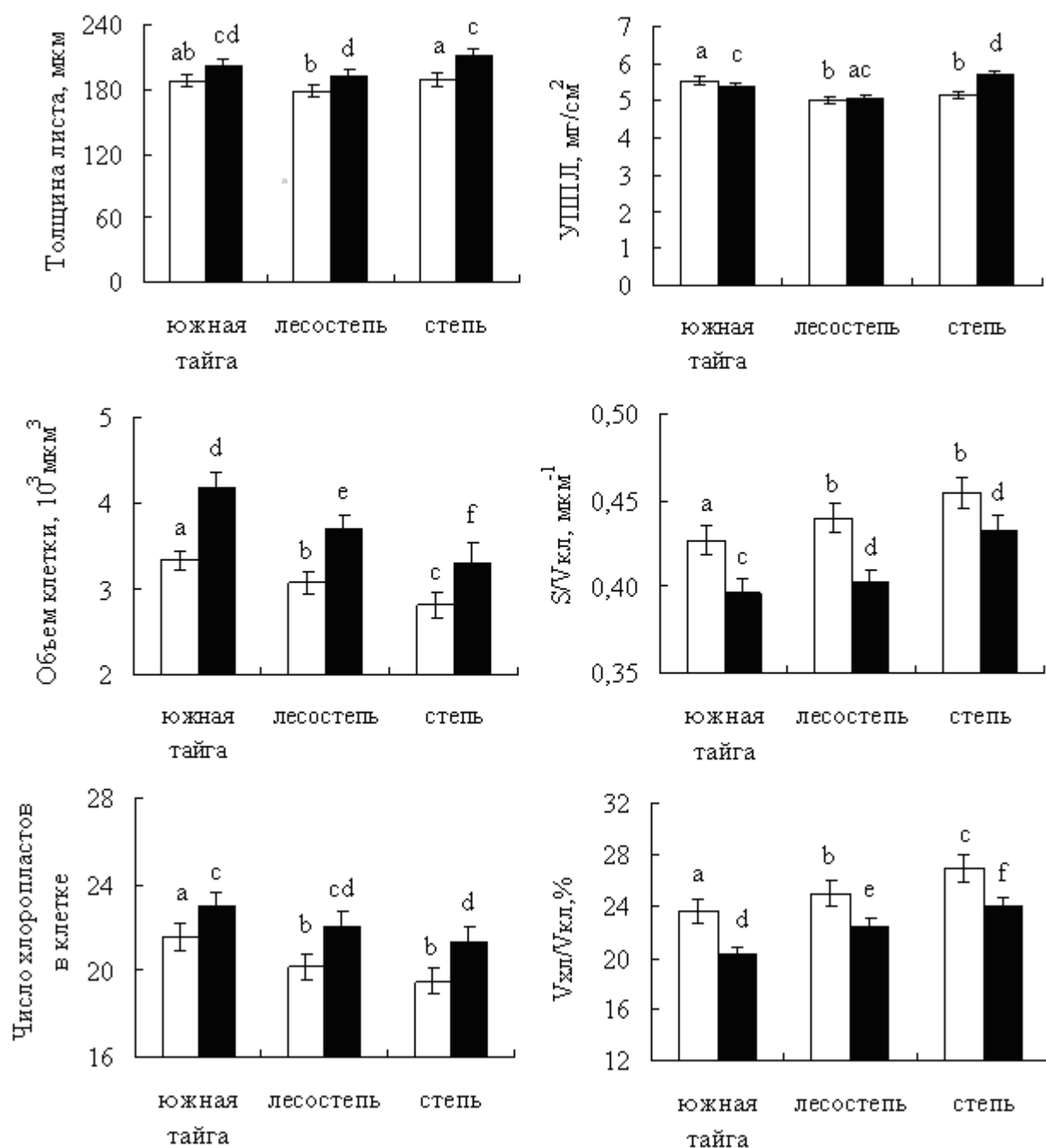


Рис. Параметры листа берез в районах Южного Зауралья с разной степенью аридности климата. УППЛ – удельная поверхностная плотность листа;  $S/V_{кл}$  – отношение поверхность/объем клетки мезофилла;  $V_{хл}/V_{кл}$  – суммарный объем хлоропластов в клетке. □ – *Betula pendula*, ■ – *Betula pubescens*. Буквами а, b, с, d, e, f обозначены значимые различия ( $p < 0.05$ )

ния уменьшались размеры клеток мезофилла (рис.). В популяциях *B. pubescens* объем клетки в среднем на 20 % превышал объем клетки *B. pendula* (Migalina et al., 2014). Уменьшение размеров клеток вдоль зонально-климатической трансекты в направлении южных широт сопровождалось увеличением отношения поверхность/объем ( $S/V$ ) клеток мезофилла. Поскольку  $S/V$  мезофилла прямо влияет на скорость диффузии  $CO_2$  из межклеточных пространств внутрь клеток (Иванова и др., 2006), увеличение значений данного параметра в южных популяциях берез способствует усилению диффузии  $CO_2$  из внутрилистных пространств к центрам карбоксилирования. Влияние температурных условий района

произрастания на размеры клеток мезофилла берез подтверждается высокой корреляцией объема клетки со среднемноголетней температурой воздуха ( $r = 0.9$ ,  $P < 0.001$ ). Число хлоропластов в клетке было тесно связано с объемом клетки ( $r = 0.95$ ,  $P < 0.001$ ) и достоверно уменьшалось в районах с более засушливым климатом (рис.). Суммарный объем хлоропластов в объеме клетки мезофилла, напротив, линейно увеличивался вдоль градиента аридности.

Таким образом, полученные результаты показали, что с усилением аридности климата у исследованных видов берез увеличивается толщина листа, уменьшаются размеры клеток и число хлоропластов в клетке, при этом возрастает  $S/V$  клеток и объемная доля хлоропластов в клетке. Все эти структурные изменения листа направлены на снижение мезофилльного сопротивления и увеличение скорости диффузии  $CO_2$  при адаптации берез к условиям водного дефицита.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках бюджетной темы ФГБУН Ботанического сада Уральского отделения Российской академии наук.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Иванова Л. А., Пьянков В. И.** Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Ботан. журн., 2002. – Т. 87, № 12. – С. 17–28.
- 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, № 2. – С. 354–363.
- Мокронос А. Т.** Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. –Свердловск: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1978. – 147 с.
- Encyclopedia of Earth Sciences, Encyclopedia of World Climatology /J. E. Oliver and R. W. Fairbridge. Eds. –New York: Van Nostrand Reinold, 1987.– Vol. 11.
- Matsuura K., Willmott C. J.** Terrestrial air temperature: 1900–2006 Gridded Monthly Time Series. Terrestrial Precipitation: 1900–2006 Gridded Monthly Time Series Ver. 1.01., – 2007. –URL:<http://climate.geog.udel.edu/climate>.
- 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 // Doklady Biological Sciences, 2014. – Vol. 459. – P. 354–357.
- Terashima I., Hanba Y. T., Tholen D., Niinemets U.** Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis // Plant Physiology, 2011. – Vol. 155. – P. 108–116.