

Смещение спектра листовых параметров у двух видов берез вдоль глобального климатического градиента в Северной Евразии¹

Ключевую роль в регуляции фотосинтеза играет структурная перестройка фотосинтетического аппарата на разных уровнях его организации [2; 7], обеспечивающая необходимый уровень газообмена при смене внешних условий. Эффективным методом определения механизмов адаптации фотосинтеза к климату является изучение изменения листовых параметров растений вдоль глобальных и локальных климатических градиентов. При этом биогеографические исследования близких таксонов позволяют отделить результат эволюционной дивергенции от пластической реакции вида на изменение климата.

Целью данной работы было оценить смещение спектра листовых параметров в природных популяциях берез вдоль зонально-климатической трансекты, включающей основные ботанико-географические зоны северной Евразии от степи до лесотундры. В качестве объектов исследования были выбраны филогенетически близкие лесообразующие виды – *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh., совместно произрастающие в широком спектре климатических условий. Климатические условия районов исследования характеризовали на основе средних многолетних значений температуры воздуха, количества осадков [10], а также коэффициента увлажнения. Кроме того, оценивали погодные условия года. Комплекс исследованных листовых параметров включал морфологические показатели и параметры структуры мезофилла. Для каждой популяции определяли размеры, плотность жилкования и коэффициент формы листовой пластинки. Анализ внутренней структуры листа проводили на основе метода «мезоструктуры фотосинтетического аппарата» [7], усовершенствованного методикой определения трехмерных параметров клеток сложной формы [5] и современными методами компьютерного анализа изображений и трехмерной реконструкции листа [3]. Измеряли толщину листа, размеры клеток мезофилла, определяли число хлоропластов в клетке и количество клеток. На основе этих показателей рассчитывали интегральные параметры мезоструктуры листа. Кроме того, для оценки изменения трехмерной структуры мезофилла в зависимости от климата был проведен анализ парциальных объемов тканей.

Полученные результаты показали, что в градиенте климатических условий у исследованных видов берез происходило сопряженное изменение размеров и плотности жилкования листа, что могло способствовать оптимизации газообмена и транспирационных потерь. Направления изменения данных параметров вдоль трансекты зависели от экологических и функциональных свойств видов. У *B. pendula*, доминирующей на хорошо дренированных почвах и обладающей большей конкурентоспособностью [1; 8; 12], площадь листа увеличивалась при удалении от оптимальных для роста берез условий, в то время как у *B. pubescens*, более мезофитной и устойчивой к стрессовым условиям среды (заболачиванию, затенению и низким температурам) [Там же], в неблагоприятных климатических условиях, напротив, отмечена редукция листа. Размеры листа высоко коррелировали со среднемноголетними значениями количества осадков и температуры. При этом исследованные виды отличались противоположным характером этой связи на северном и южном участках трансекты [4].

* С. В. Мигалина, Л. А. Иванова, Ботанический сад УрО РАН (Екатеринбург).
E-mail: Fterry@mail.ru

¹ Работа выполнена в рамках госзадания по теме № АААА-А17-117072810009-8.

Плотность жилкования была отрицательно связана с площадью листа, что свидетельствует о перераспределении массы листа между фотосинтетическими и структурными тканями [13]. Уменьшение плотности жилкования в северных и южных популяциях *B. pendula* свидетельствует о сокращении механических и проводящих элементов и увеличении доли фотосинтетических тканей в листе. В противоположность этому, у *B. pubescens* в южной и северной частях трансекты формировались листья с более высокой плотностью жилкования. Результаты двухфакторного ANOVA подтверждают значительное влияние климата района произрастания на размеры и плотность жилкования листа (табл. 1).

Изменение коэффициента формы листа преимущественно определялось климатическими условиями года (табл. 1).

Таблица 1

Влияние климата на изменение морфологических параметров листа берез по результатам двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA)

| Параметры листа | <i>Betula pendula</i> | <i>Betula pubescens</i> |
|-------------------------|--|--|
| Площадь листа | $F_{\text{геогр.}}(5; 17) = 5,9, P < 0,01$ $F_{\text{год}}(2; 17) = 2,6, P = 0,12$ | $F_{\text{геогр.}}(6; 20) = 19,0, P < 0,0001$ $F_{\text{год}}(2; 20) = 7,1, P < 0,01$ |
| Плотность жилкования | $F_{\text{геогр.}}(5; 17) = 4,0, P < 0,05$ $F_{\text{год}}(2; 17) = 6,1, P < 0,05$ | $F_{\text{геогр.}}(6; 20) = 22,9, P < 0,0001$ $F_{\text{год}}(2; 20) = 8,1, P < 0,01$ |
| Коэффициент формы листа | $F_{\text{геогр.}}(5; 17) = 8,3, P < 0,0001$ $F_{\text{год}}(2; 17) = 57,5, P < 0,0001$ | $F_{\text{геогр.}}(6; 20) = 8,0, P < 0,0001$ $F_{\text{год}}(2; 20) = 41,7, P < 0,0001$ |

$F_{\text{геогр.}}$ – 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.

Толщина листа, тесно связанная с его фотосинтетической способностью [11; 14], не зависела от климатических особенностей сезона (табл. 2) и увеличивалась вдоль трансекты в направлении к северу, а также в популяциях из степной зоны. Поскольку изменения толщины листа влияют на диффузионное сопротивление в газовой фазе [11], утолщение листовой пластинки в северных и южных популяциях означает увеличение диффузионного сопротивления между межклеточным пространством и центрами карбоксилирования и является адаптацией к условиям холодного климата и дефицита влаги. Удельная поверхностная плотность листа (УППЛ), высоко коррелирующая с уровнем газообмена [9; 15] также зависела от географического положения популяции. При этом виды различались по направлениям изменения данного параметра вдоль зональной трансекты. Максимальные значения УППЛ в популяциях *B. pendula* отмечены для центральной части трансекты, минимальные – для подзоны северной тайги. У *B. pubescens* плотность листа увеличивалась в северных широтах в степной зоне.

Структурные параметры мезофилла у исследованных видов имели однонаправленные изменения в градиенте климатических условий. В основе структурной перестройки фотосинтетических тканей листа лежало 1,5–2-кратное увеличение размеров мезофилльных клеток вдоль трансекты в направлении с юга на север, независимо от погодных условий сезона (табл. 2). Межвидовые различия проявлялись в том, что у *B. pubescens* объем клетки в каждой точке трансекты в среднем на 20 % превышал объем клетки *B. Pendula* [5]. Увеличение размеров клеток вдоль зонально-климатической трансекты с юга на север было сопряжено со снижением поверхностно-объемного отношения (S/V) мезофилла, что имеет большое физиологическое значение. Известно, что S/V мезофилла влияет на скорость диффузии из межклеточных пространств внутрь клеток [3]. Уменьшение S/V мезофилла в северных популяциях берез вызывает снижение транспорта CO₂

из внутрилистных пространств к центрам карбоксилирования. Кроме того, более крупные клетки имеют меньшую поверхность в расчете на единицу объема, что позволяет экономить энергетические ресурсы для поддержания необходимого уровня метаболизма в условиях холодного климата [6]. Обнаружена высокая корреляция объема клетки со среднегодовалой температурой воздуха ($r = 0,9$, $P < 0,001$), что также подтверждает влияние температурного режима района произрастания на размеры клеток мезофилла берез.

Число хлоропластов в клетке высоко коррелировало с объемом клетки ($r = 0,95$, $P < 0,001$) и достоверно увеличивалось вдоль трансекты в направлении с юга на север, что, по мнению ряда авторов, является одним из направлений адаптации мезофилла к холодному климату [6]. Погодные условия сезона не оказывали влияния на изменение данного параметра (табл. 2). Популяции *B. pubescens* отличались более высоким числом хлоропластов в клетках. Количество клеток мезофилла в единице площади листа уменьшалось вдоль трансекты в северном направлении на 11–12 % и в значительной степени определялось текущими погодными условиями года (табл. 2).

Таблица 2

Влияние климатических условий произрастания на изменение параметров мезофилла берез по результатам двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA)

| Фактор | УППЛ | Тл | Vкл | Хл | Нкл |
|--|------|-----|-----|-----|-----|
| Погодные условия года | нд | нд | нд | нд | *** |
| Климатические условия района произрастания | *** | *** | *** | *** | ** |
| Взаимодействие факторов | нд | нд | нд | нд | ** |

Примечание. УППЛ – поверхностная плотность листа; Тл – толщина листа; Vкл – объем клетки; Хл – число хлоропластов в клетке; Нкл – число клеток в единице площади листа; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$; нд – F -критерий недостоверен.

Обнаружены изменения трехмерной структуры мезофилла берез вдоль зонально-климатической трансекты. Для двух видов показано увеличение плотности клеточной упаковки палисадной и губчатой ткани в северных популяциях. Березы из северо-таежной подзоны отличались также более высокими величинами общей площади поверхности мезофилла (34–35 мкм²), по сравнению с популяциями в степных районах (29–30 мкм²) и значительным увеличением доли межклеточных контактов (для *B. pendula* установлено 3-кратное, для *B. pubescens* – 5-кратное изменение данного параметра). Кроме того, в северных популяциях обнаружено уменьшение на 9 % отношения общей поверхности мезофилла к объему и значительно более существенное (на 30–34 %) снижение отношения свободной поверхности мезофилла к объему. Увеличение на севере плотности клеточной упаковки, общей поверхности мезофилла, доли межклеточных контактов, сопряженное с уменьшением поверхностно-объемных соотношений ассимилирующих тканей, направлено на поддержание оптимальной для холодного климата скорости диффузии газов внутри листа.

Таким образом, у исследованных видов вдоль глобальной широтной трансекты происходит смещение значений параметров структуры и функции листа, отражающее адаптацию фотосинтетического аппарата к климату. Морфологические показатели изменялись в градиенте климатических условий в противоположных направлениях, что определялось экологическими и функциональными свойствами видов. При этом основные структурные параметры мезофилла листа в значительной степени зависели от климата, о чем свидетельствует однонаправлен-

ный характер изменения структуры мезофилла во всех исследованных популяциях берез. При смене климатических условий у исследованных видов берез происходило также изменение трехмерной организации мезофилла, обеспечивающее регуляцию внутрилистового газообмена.

Литература

1. Евстигнеев О. И. Популяционные стратегии видов деревьев // Восточно-Европейские леса. Кн. 1 : История в голоцене и современность / под ред. О. В. Смирновой. – М. : Наука, 2004. – С. 177–203.
2. Иванова Л. А., Пьянков В. И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Ботанический журнал. – 2002. – Т. 87, № 12. – С. 17–28.
3. 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.
4. Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Изменение морфологии листа *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. вдоль зонально-климатической трансекты Урала и Западной Сибири // Экология. – 2010. – № 4. – С. 257–265.
5. Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Генетическая детерминированность объема клетки мезофилла листа берез как адаптация фотосинтетического аппарата к климату // Доклады академии наук. – 2014. – Т. 459, № 6. – С. 765–768.
6. Мирославов Е. А., Вознесенская Е. В., Буболо Л. С. Ультраструктурные основы адаптации растений к условиям крайнего севера // Экология в России на рубеже XXI века (надземные экосистемы). – М. : Научный мир, 1999. – С. 236–251.
7. Мокронос А. Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск, 1978. – 147 с.
8. Atkinson M. D. Biological flora of British Isles. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. // J. of Ecology. – 1992. – V. 80, № 175. – P. 837–870.
9. Ellsworth D. S., Reich P. B. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments // Functional Ecology. – 1992. – V. 6. – P. 423–435.
10. 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>
11. Niinemets Ü. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants // New Phytologist. – 1999. – V. 144. – P. 35–47.
12. Niinemets Ü., Portsmouth A., Truus L. Leaf structural and photosynthetic characteristics and biomass allocation to foliage in relation to foliar nitrogen content and tree size in three *Betula* species // Annals of Botany. – 2002. – V. 89. – P. 191–204.
13. Niinemets Ü., Portsmouth A., Tobias M. Leaf shape and venation pattern alter the support investments within leaf lamina in temperate species: a neglected source of leaf physiological differentiation // Functional Ecology. – 2007. – V. 21. – P. 28–40.
14. Pyankov V. I., Ivanova L. A., Lambers H. Quantitative anatomy of photosynthetic tissues of plant species of different functional types in boreal vegetation // Inherent variation in plant growth. Physiological mechanisms and ecological consequences / Eds. H. Lambers, H. Poorter, M. M. I. Vuuren. – Leiden : Backhuys, 1998. – P. 71–87.
15. Wright I. J., Reich P. B., Westoby M., Ackerly D. D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J., Navas M.-L., Niinemets Ü., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V., Roumet C., Thomas S., Tjoelker M., Veneklaas E., Villar R. The worldwide leaf economics spectrum // Nature. – 2004. – V. 428. – P. 821–827.

S. V. Migalina, L. A. Ivanova,
Botanic Garden UB RAS (Ekaterinburg)

**SHIFTS IN LEAF PARAMETERS SPECTRUM
OF TWO BIRCH SPECIES ALONG
THE GLOBAL CLIMATE GRADIENT
IN NORTH EURASIA**

Leaf parameters have been studied in *Betula pendula* and *B. pubescens* populations from different vegetation zones in North Eurasia. Shifts in morphological leaf parameters depend on ecological properties of species. Leaf size and venation density differed between populations with these parameters in the two species changing in opposite directions along the transect. Two species had similar changes in the mesophyll structural parameters in the gradient of climatic conditions. A linear increase in palisade and spongy cell sizes was found in both species along the transect in the direction from the south to the north. The number of mesophyll cells per unit leaf area decreased along the transect in the northern direction and was strongly influenced by weather conditions in the current year. Changes in three-dimensional organization of mesophyll were also observed in populations from different vegetation zones. In northern populations an increase in the density of cell packing, the total mesophyll surface and the percentage of intercellular contacts was associated with a decrease in the surface-volume ratios of assimilating tissues. The conclusion is drawn that shifts in leaf parameters provide the optimum gas diffusion rate inside the leaf for different climate.