

Изменение параметров фотосинтетического аппарата берез при возобновлении на золоотвалах тепловых электростанций¹

В основе адаптации растений к условиям произрастания лежит изменение параметров фотосинтетического аппарата [10; 7]. В исследовании адаптивных реакций растений на воздействие техногенных факторов большое значение имеет анализ изменения листовых параметров древесных видов, способных возобновляться на техногенных ландшафтах.

Золоотвалы ТЭС являются специфическим, не имеющим аналогов в природе субстратом для роста растений [4]. К неблагоприятным факторам, ограничивающим развитие растительности на данных отвалах, относятся высокая щелочность, токсичные концентрации тяжелых металлов и растворимых солей, низкое содержание основных элементов питания, нестабильность температурного и водного режимов [Там же].

В данной работе изучались морфологические и структурно-функциональные показатели листьев берез (*Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh.), возобновляющихся на золоотвалах тепловых электростанций. Исследования проводили в 2016–2017 гг. в фитоценозах, сформировавшихся в процессе естественного зарастания золоотвалов тепловых электростанций – Рефтинской ГРЭС (РГРЭС) и Верхнетагильской ГРЭС (ВТГРЭС), расположенных на территории Свердловской области. В качестве контроля в каждом районе были выбраны участки естественных лесных насаждений. Районы исследований относятся к разным лесорастительным зонам: золоотвал РГРЭС расположен в западной части Зауральской равнинной провинции, округа сосново-березовых предлесостепных лесов, золоотвал ВТГРЭС – в южнотаежном округе Среднеуральской низкогорной провинции [2]. На каждом участке с 20 деревьев *B. pendula* и *B. pubescens* с хорошо освещенных укороченных побегов в нижней трети кроны отбирали полностью сформированные листья без признаков повреждения. Для каждого дерева определяли площадь, коэффициент формы и толщину листа, а также удельную поверхностную плотность листьев (УППЛ). Влияние факторов на изменчивость признаков оценивалась по критерию Крускала – Уоллиса (при $df = 1$ и $n = 160$). Парное сравнение выборок проведено по критерию Манна – Уитни. На графиках указаны средние за 2 года значения параметров листьев и ошибки среднего.

Анализ индивидуальной изменчивости признаков внутри вида показал, что наиболее стабильным параметром являлась толщина листовой пластинки ($CV = 6–11\%$). Сильнее варьировали площадь листа ($CV = 15–22\%$), коэффициент формы ($CV = 8–22\%$) и удельная поверхностная плотность ($CV = 9–20\%$). Значимой связи амплитуды изменчивости признаков с условиями произрастания и видовой принадлежностью не отмечено.

Результаты исследований показали, что размеры листа не зависели от района произрастания берез ($H = 2,1$, $p = 0,145$) и эколого-ценотических условий ($H = 2,5$, $p = 0,115$). Определенное влияние на размер листовой пластинки оказывали погодные условия года ($H = 23,8$, $p < 0,000$). Однако наиболее четкие различия по площади листа отмечены между видами ($H = 80,4$, $p < 0,000$). Во всех случаях *B. pubescens* имела более высокие значения площади листа, в сравнении с *B. pendula* (рисунок), что совпадает с полученными ранее данными [5].

* И. В. Калашникова, С. В. Мигалина, Ботанический сад УрО РАН (Екатеринбург).
E-mail: iren.kalachnikova@gmail.com

¹ Работа выполнена в рамках бюджетной темы № АААА-А17-117072810009-8.

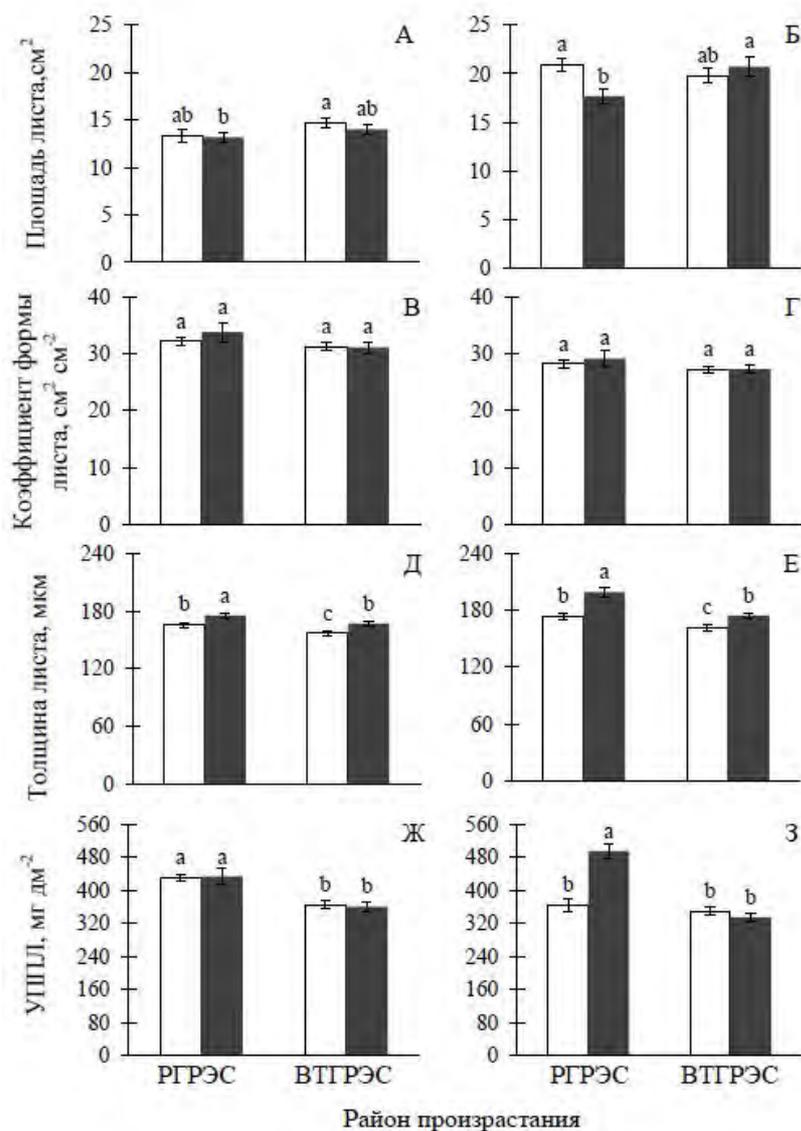


Рис. Параметры листьев *Betula pendula* (А, В, Д, Ж) и *B. pubescens* (Б, Г, Е, З) в разных условиях произрастания. (□) – лесные насаждения, (■) – естественные ценозы на золоотвалах Рефтинской ГРЭС (РГРЭС) и Верхнетагильской ГРЭС (ВТГРЭС). Разными буквами (a, b, c) указаны значимые различия внутри каждого вида ($p < 0,05$)

Изменение коэффициента формы листа зависело только от видовой принадлежности деревьев ($H = 33,5$, $p < 0,000$). Листья *B. pendula* отличались высоким коэффициентом формы, что определяется более сложной геометрией листа [3] и является отличительным признаком данного вида [6]. Не установлено существенных различий по коэффициенту формы листьев у берез, произрастающих в разных районах ($H = 3,1$, $p = 0,076$) и экотопах ($H = 0,1$, $p = 0,801$). Погодные условия вегетационного сезона также не оказывали влияния на изменение данного параметра ($H = 2,05$, $p = 0,152$).

Наибольший вклад в варьирование толщины листа вносили экологические условия произрастания деревьев ($H = 25,6$, $p = 0,000$), прежде всего эдафические. Независимо от района произрастания, березы на зольном субстрате отличались большей толщиной листа, в сравнении с деревьями, произрастающими на зональных лесных почвах (рисунок). Известно, что толщина листа определяется структурой мезофилла и положительно коррелирует с фотосинтетической активностью

листового аппарата [10], а также с содержанием азота в единице площади листа [9]. Ранее у берез на золотвале РГРЭС нами было отмечено увеличение интенсивности фотосинтеза на единицу площади листа, по сравнению с контрольными условиями, а также установлена тесная связь толщины листа с максимальной интенсивностью фотосинтеза [1]. Поскольку зольные субстраты отличаются очень низким содержанием доступных для растений форм азота [4], увеличение толщины листовой пластинки, очевидно, является адаптивной реакцией исследованных видов, направленной на оптимизацию газообмена и поддержание необходимого уровня фотосинтеза в условиях дефицита азота. На изменение толщины листовой пластинки также оказывали влияние район произрастания берез ($H = 19,6$, $p < 0,000$) и особенности вегетационного сезона ($H = 18,6$, $p < 0,000$). Кроме того, по данному параметру наблюдались существенные межвидовые различия ($H = 13,40$, $p = 0,000$). Во всех случаях у *B. pubescens* отмечено формирование более толстых листьев (рис.), что согласуется с полученным ранее данным [7] и является видоспецифичным признаком.

Поверхностная плотность листа (УППЛ) различалась между деревьями из разных районов произрастания ($H = 40,3$, $p = 0,000$) и была выше у берез в районе РГРЭС. Обнаружить значимое влияние других факторов на изменение УППЛ не удалось. При этом анализ изменения плотности листа отдельно по каждому виду показал, что на золотвале Рефтинской ГРЭС у *B. pubescens* наблюдается увеличение УППЛ, по сравнению с участком леса (рисунок), независимо от условий сезона. Увеличение плотности листа часто связывают с реакцией видов на ухудшение водно-минеральных условий произрастания [8; 11]. Можно предположить, что золотвал РГРЭС отличается менее благоприятными условиями для роста *B. pubescens*.

Таким образом, общим направлением изменения параметров листа у *Betula pendula* и *B. pubescens* при естественном возобновлении на золотвалах ТЭС в разных лесорастительных зонах является увеличение толщины листовой пластинки. Поскольку толщина листа влияет на диффузионное сопротивление мезофилла и тесно связана с интенсивностью фотосинтеза и содержанием азота в единице площади листа, увеличение данного параметра является адаптацией исследованных видов берез, направленной на оптимизацию газообмена и поддержание необходимого уровня фотосинтеза в условиях дефицита почвенного азота.

Литература

1. Калашникова И. В., Мигалина С. В., Иванова Л. А., Иванов Л. А. Структурно-функциональная адаптация фотосинтетического аппарата берез к условиям золотвалов тепловых электростанций // Экспериментальная биология растений: фундаментальные и прикладные аспекты. – М., 2017. – С. 180.
2. Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области : практ. руководство. – Свердловск : УНЦ АН СССР, 1973. – 176 с.
3. Махнев А. К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. – М. : Наука, 1987. – 128 с.
4. Махнев А. К., Чибрик Т. С., Трубина М. Р., Лукина Н. В., Гебель Н. Э., Терин А. А., Еловигов Ю. И., Топорков Н. В. Экологические основы и методы биологической рекультивации золотвалов тепловых электростанций на Урале. – Екатеринбург : УрО РАН, 2002. – 356 с.
5. Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вдали от климатического оптимума // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 6. – С. 948–953.
6. Мигалина С. В., Иванова Л. А., Махнев А. К. Изменение морфологии листа *B. pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. вдоль зонально-климатической трансекты Урала и Западной Сибири // Экология. – 2010. – № 4. – С. 257–265.

7. Мигалина С. В. Изменение размеров и удельной поверхностной площади листьев у деревьев вдоль зонально-климатической трансекты Урала // Ботан. журн. – 2012. – Т. 97, № 10. – С. 45–52.
8. Cunningham S. A., Summerhayes B., Westoby M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients // Ecology. – 1999. – Vol. 69 (4). – P. 569–588.
9. 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. – Vol. 144. – P. 35–47.
10. 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. – Leiden : Backhuys, 1998. – P. 71–87.
11. Wright I. J., Westoby M., Reich P. B. Convergence towards higher leaf mass per unit area in dry and nutrient poor habitats has different consequences for leaf life span // J. of Ecology. – 2002. – Vol. 90. – P. 534–543.

I. V. Kalashnikova, S. V. Migalina,
Botanical Garden, Ural Branch,
Russian Academy of Sciences (Ekaterinburg)

SHIFTS IN LEAF PARAMETERS OF BIRCHES IN NATURAL ECOSYSTEMS ON ASHES OF POWER STATIONS

Leaf parameters of *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. (leaf area, leaf shape coefficient, thickness and LMA) were studied in natural phytocoenoses at ashes of power stations, located in different forest zones. It was shown that in two birch species leaf thickness was largely determined by the edaphic conditions of growth and was higher at the ashes. Leaf area and leaf shape coefficient were species specific and did not vary under the influence of environmental factors. The LMA varying was influenced by the geographical location of the ashes. It was concluded that shifts in leaf thickness reflects the adaptive response of *B. pendula* and *B. pubescens* to the growth on the ash substrates.