

FEATURES OF LEAF STRUCTURAL ADAPTATION TO CLIMATE IN WHITE BIRCHES (*BETULA PENDULA* ROTH AND *B. PUBESCENS* EHRH.)

Migalina S.V.

The Botanical Garden, Urals Branch of Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia, E-mail: Fterry@mail.ru

Abstract. Climate depended changes of leaf parameters have been revealed in *B. pendula* and *B. pubescens* along latitude transect. Birch species differed in directions of morphological parameters changes along transect. Leaf sizes and venation parameters had no relations with weather conditions, while leaf form depended on conditions of vegetation season. Interspecies differences of mesophyll structure and directions of mesophyll changes along transect have been defined. Investigations, which have been carried out in geographical cultures of birches, have proved the heritability of morphology and mesophyll structure of leaf in *B. pendula* and *B. pubescens*. It was concluded, that *B. pendula* and *B. pubescens* have different ways of adaptation of leaf structure to climate. All adaptive changes of leaf parameters provide photosynthesis level, necessary to life of *B. pendula* and *B. pubescens* under certain climatic conditions.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНОЙ АДАПТАЦИИ ЛИСТА БЕЛЫХ БЕРЕЗ (*BETULA PENDULA* ROTH И *B. PUBESCENS* EHRH.) К КЛИМАТУ

Мигалина С.В.

Ботанический сад УРО РАН, г. Екатеринбург, ул. Билимбаевская, 32-а, тел 8(343)322-56-34. E-mail: Fterry@mail.ru

В основе формирования адаптивных реакций растений лежит изменение листовых параметров под воздействием факторов среды, которое является одним из направлений экологической адаптации фотосинтеза [12, 6, 8]. В этой связи целью данной работы было изучение закономерностей изменения морфологических параметров и структуры мезофилла *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. вдоль глобального климатического градиента. Исследования проводили в течение трех вегетационных сезонов в природных популяциях *Betula pendula* и *B. pubescens*, вдоль зональной трансекты протяженностью 1600 км, представляющей основные природно-климатические зоны Урала и Западной Сибири, а также в географических популяционных культурах берез, созданных на полусибирской основе.

Адаптивные изменения листового аппарата берез изучали на разных уровнях его организации. Морфологию листа оценивали на основе определения размерных параметров, параметров жилкования и параметров формы. Изучение структурной организации листа на тканевом и клеточном уровнях проводили с использованием методики определения количественных параметров мезофилла [1, 8].

Betula pendula и *B. pubescens* имеют обширный совместный ареал, но при этом различаются по своим экологическим свойствам [3]. Для *B. pendula* оптимальными являются экотопы с хорошо дренированными почвами, в то время как *B. pubescens* занимает ниши с достаточно увлажненными и более кислыми почвами. В северных районах Урала и Западной Сибири ареал *B. pubescens* включает лесотундру, а распространение *B. pendula* ограничено северотаежной подзоной. На юге в степной зоне доминирует *B. pendula*, в то время как произрастание *B. pubescens* приурочено к понижениям рельефа с более влажными почвами [5].

Анализ изменения размеров листа вдоль трансекты показал, что центральный участок зональной трансекты (южная тайга) являлся переломным для обоих видов берез. При этом *B. pendula* и *B. pubescens* имели противоположные направления изменения этих параметров при удалении от климатического оптимума. На северном и южном участках трансекты размеры листа у *B. pendula* увеличивались, у *B. pubescens*, напротив, имели минимальное значение. Погодные условия конкретного вегетационного сезона не отражались на изменении средних значений размеров листа у деревьев из разных климатических зон.

Показана связь размерных параметров листа берез с показателями климата. На северном участке трансекты у *B. pendula* обнаружена сильная отрицательная связь площади листа со среднемесячной температурой, а у *B. pubescens* – положительная (рис.). На южном участке трансекты у обоих видов характер этой связи менялся на противоположный. В южных районах размеры листа у

B. pendula отрицательно коррелировали со среднемноголетним количеством осадков, у *B. pubescens* положительно. На наш взгляд, разный характер зависимости размеров листьев от климатических факторов у *B. pendula* и *B. pubescens* связан с экологическими и физиологическими свойствами этих видов. Увеличение площади листа *B. pendula* при удалении от оптимальных для роста берез условий, является проявлением ее конкурентных свойств [9]. Напротив, редукция листа у *B. pubescens* связана с ее устойчивостью к экологическому стрессу [12], что позволяет ей успешно адаптироваться к низким температурам и продвигаться далеко на север.

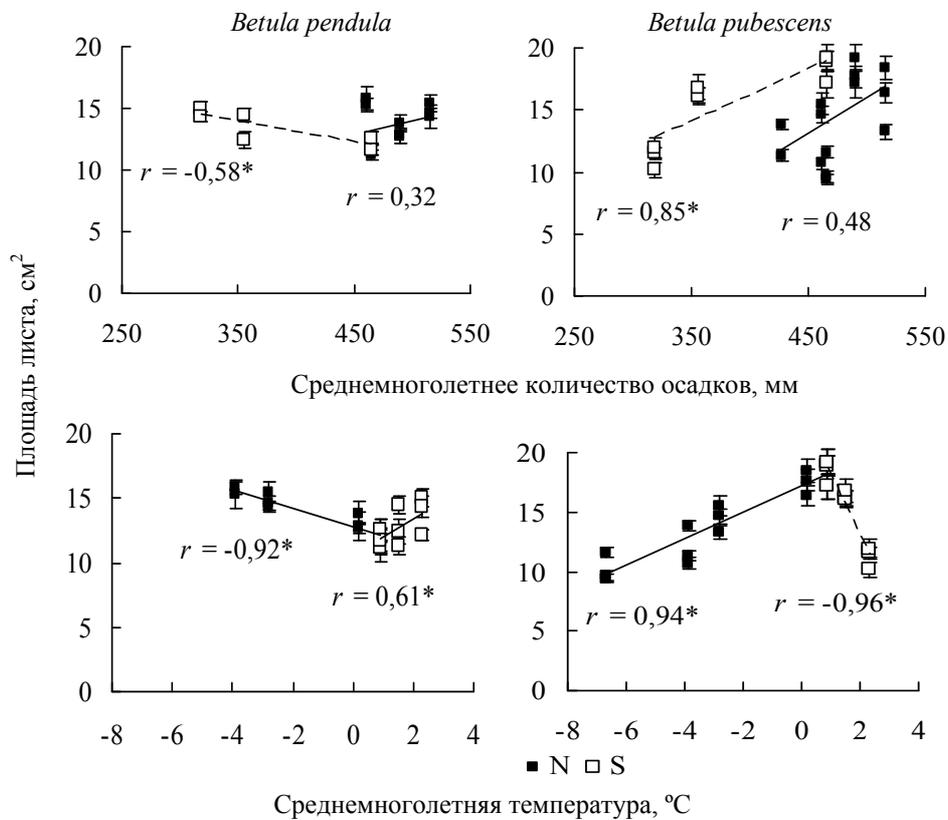


Рисунок. Связь площади листа *B. pendula* и *B. pubescens* со среднемноголетними параметрами климата.

N – северный участок трансекты (южная тайга-лесотундра), S – южный участок трансекты (южная тайга-степь). *корреляции достоверны при $p < 0.05$

Размеры листа являются производными от параметров системы жилкования [2]. Популяции, находящиеся на разных участках зональной трансекты, различались по средним значениям длин боковых жилок первого порядка, расстояний между ними и углам отхождения от центральной оси. У *B. pendula* в крайних точках широтного ряда увеличивались длины боковых жилок и расстояние между ними, при этом углы отхождения боковых жилок от центральной оси уменьшались. У *B. pubescens*, напротив, в северных и южных популяциях длины боковых жилок и расстояние между ними уменьшались. При этом углы ответвления увеличивались. Размеры боковых жилок первого порядка, расстояние между ними и углы ответвления от центральной оси вносят наибольший вклад в изменение величины листовой пластинки [5]. Поскольку у *B. pendula* и *B. pubescens* параметры жилкования изменялись сопряжено с размерами листа в различных направлениях в широтном ряду, можно предположить, что виды имели сходный механизм формирования листовой поверхности, который заключался в изменении размеров сегментов листа между крупными жилками.

Плотность жилкования листьев у обоих видов берез была связана с географическим положением популяции и не зависела от погодных условий сезона. Изученные виды берез имели разные

направления изменения плотности жилкования вдоль трансекты. У *B. pendula* в северных и южных популяциях плотность жилкования уменьшалась, что свидетельствует о сокращении механических и проводящих элементов и увеличении доли фотосинтетических тканей в листе. Напротив, у *B. pubescens* в южной и северной частях трансекты формировались листья с более высокой плотностью жилкования. Уменьшение плотности жилкования, прямо пропорциональной гидравлической проводимости листа [17] в условиях водного дефицита, у *B. pendula* может способствовать компенсаторному снижению скорости тока воды внутри листа и уменьшению испарения. У *B. pubescens* увеличение плотности жилкования в южной части трансекты свидетельствует о повышении гидравлической проводимости листа и усилении потока воды от магистральных проводящих путей к устьицам. В связи с этим распространение *B. pubescens* в районах с засушливым климатом приурочено к микропонижениям рельефа, где скапливаются запасы воды.

Нами также показано наличие у *B. pendula* и *B. pubescens* сильной отрицательной корреляции между площадью листа и численной плотностью жилкования [5], что свидетельствует о перераспределении массы листа между фотосинтетическими и структурными тканями [14].

Форма листа также определяется системой жилкования [2, 10]. *B. pendula* отличалась более высокими значениями коэффициента формы по сравнению с *B. pubescens*. Это означает, что лист *B. pendula* имеет более сложную форму, которая связана с большей вытянутостью верхней части листовой пластинки [4, 5]. У изученных видов берез не обнаружено связи между параметрами формы листа и географическим положением популяции, а также среднесезонными параметрами климата. При этом в отличие от размеров листа, параметры формы у обоих видов берез значительно различались между вегетационными сезонами (табл. 1). В условиях теплого и засушливого 2003 года оба вида формировали листья более округлой формы с меньшими значениями коэффициента формы.

Таблица 1. Влияние климатических и погодных условий района произрастания на изменение коэффициента формы листа ($F2d$) берез

Betula pendula	Betula pubescens
Природные популяции	
Fгод = 57,5, $p < 0,0001$ Fгеогр = 8,3, $p < 0,0001$ Fвзаим = 7,9, $p < 0,0001$	Fгод = 41,7, $p < 0,0001$ Fгеогр = 8,0, $p < 0,0001$ Fвзаим = 3,0, $p < 0,0001$
Культуры	
Fгод = 96,6, $p < 0,0001$ Fгеогр = 2,4, нд Fвзаим = 4,8, $p < 0,0001$	Fгод = 82,3, $p < 0,0001$ Fгеогр = 1,2, нд Fвзаим = 7,7, $p < 0,0001$

Примечание – приведены значения критерия Фишера для оценки влияния погодных условий текущего сезона ($F_{год}$), географического положения популяции ($F_{геогр}$) и их взаимодействия ($F_{взаим}$), p – уровень значимости F критерия, нд – F критерий не достоверен.

Поскольку форма листа может влиять на сопротивление пограничного слоя воздуха (прилегающего к листу) при диффузии газов и теплообмене [13], изменение параметров формы листа, на наш взгляд, может отражать акклиматизацию фотосинтетического аппарата к условиям сезона [5].

В культурах у обоих видов берез сохранялись закономерности изменения размеров, жилкования и формы листа вдоль зонального градиента.

Плотность листа (УППЛ), тесно связанная с важными физиологическими параметрами [16, 19], у обоих видов берез зависела от географического положения популяции (табл. 2). *B. pendula* и *B. pubescens* имели разные направления изменения вдоль зональной трансекты. Максимальные значения УППЛ у *B. pendula* отмечены в центральной части градиента, минимальные – в крайней северной точке трансекты. У *B. pubescens* УППЛ увеличивалась в северных популяциях. Кроме того, *B. pubescens* отличалась более высокими средними значениями плотности листа по сравнению с *B. pendula*.

Толщина листа тесно положительно коррелирует с объемом клеток мезофилла и количеством слоев этих клеток внутри листовой пластинки, таким образом определяя эффективность поглощения света ассимилирующей поверхностью [7]. Для *B. pubescens* отмечены более высокие средние значения толщины листа. У обоих видов берез толщина листа была связана с широтой произрастания (табл. 2) и увеличивалась вдоль трансекты в направлении с юга на север. При этом толщина листа у обоих видов берез не зависела от погодных условий сезона, но имела тесные корреляции с

температурными параметрами. В культурах значения данного параметра также увеличивались в северных происхождениях и отличались более высокими значениями у *B. pubescens*.

Размеры клеток мезофилла у обоих видов берез в значительной степени зависели от климата (табл. 2), что выражалось в их линейном 1,5–2–кратном увеличении вдоль трансекты в направлении с юга на север. При этом размеры клеток не зависели от погодных условий года (табл. 2). Виды берез различались по средним значениям объемов клеток. У *B. pubescens* во всех точках трансекты объемы клеток мезофилла были примерно на 20 % больше по сравнению с *B. pendula*.

Таблица 2. Влияние климатических условий района произрастания и погодных особенностей вегетационного сезона на изменение параметров мезоструктуры *B. pendula* и *B. pubescens* (по результатам двухфакторного дисперсионного анализа)

	УПШЛ	Тл	V _{ккл}	Хл	N _{кл}
<i>Betula pendula</i>					
Год	**	нд	нд	нд	***
Географическая широта	***	***	***	***	*
Географическая широта*год	нд	нд	нд	нд	**
<i>Betula pubescens</i>					
Год	нд	нд	нд	нд	***
Географическая широта	***	***	***	***	***
Географическая широта*год	нд	нд	нд	нд	*

Примечание – Тл – толщина листа, V_{ккл} – объем клетки, Хл – число хлоропластов в клетке, N_{кл} – количество клеток в единице площади листа. Звездочками обозначены уровни статистической значимости F-критерия: *p < 0,05, ** p < 0,01, *** p < 0,001, нд – F-критерий не имеет статистической значимости.

Количество хлоропластов в клетке, так же как размеры клеток, у обоих видов берез было тесно связано с параметрами климата и увеличивалось в северных широтах. При этом число хлоропластов не зависело от погодных условий сезона (табл. 2). Для *B. pubescens* отмечено более высокое число хлоропластов в клетках по сравнению с *B. pendula*.

Суммарный объем хлоропластов в объеме клетки у обоих видов берез уменьшался вдоль трансекты в направлении с юга на север и не различался между сезонами. Для *B. pendula* были характерны более высокие значения данного параметра по сравнению с *B. pubescens*.

Количество клеток на единицу площади листа у *B. pendula* и *B. pubescens* уменьшалось вдоль трансекты в направлении с юга на север и в значительной степени зависело от погодных условий года (табл. 2): в 2004 г. значения этого параметра были на 25 %, в 2003 г. – на 37 % меньше по сравнению с 2002 г. Для *B. pubescens* отмечены более низкие значения данного параметра по сравнению с *B. pendula*. В культурах сохранялись средние значения и закономерности изменения данного параметра в зависимости от широты происхождения и погодных условий сезона.

Внутрилистовая поверхность, образуемая суммарной поверхностью клеток мезофилла, определяет мезофилльное сопротивление диффузии CO₂ к центрам карбоксилирования и скорость фотосинтеза [11]. Индекс общей поверхности клеток (ИМК) в природных популяциях и культурах увеличивался в направлении с юга на север вдоль трансекты за счет значительного увеличения размеров клеток. При этом ИМК различался между сезонами. В 2003 и 2004 гг. у обоих видов суммарная поверхность клеточных мембран была ниже.

Индексы мембран хлоропластов (ИМХ) в популяциях и культурах *B. pendula* и *B. pubescens* увеличивались в зональном ряду в направлении с юга на север за счет значительного увеличения количества хлоропластов клеток. Индексы мембран хлоропластов также значительно различались между вегетационными сезонами. В 2003 и 2004 гг. значения данных параметров были ниже у обоих видов берез.

Нами показана связь параметров мезоструктуры с климатом и погодными условиями сезона. У обоих видов берез толщина листа, объемы клеток и число хлоропластов в клетке тесно отрицательно коррелировали с температурой воздуха. При этом объемы клеток и количество хлоропластов в них были положительно связаны с количеством осадков. Число хлоропластов на единицу площади листа, индексы мембран клеток и хлоропластов тесно положительно коррелировали с количеством осадков за год. У *B. pubescens*, кроме того, обнаружена отрицательная связь между ИМК и среднегодовыми значениями температуры.

В культурах сохранялись средние значения и направления изменения параметров мезоструктуры вдоль климатического градиента.

Интенсивность фотосинтеза, рассчитанная по содержанию азота в листьях [17], имела постоянные значения, за исключением самых крайних точек трансекты, где у обоих видов берез отмечены более высокие значения данного параметра.

Таким образом, *B. pendula* и *B. pubescens* имеют разные механизмы адаптации листового аппарата к климату. *B. pubescens*, как более стрессоустойчивый вид, приспосабливается к неблагоприятным условиям за счет редукции листовой поверхности, увеличения толщины и плотности листа в результате увеличения объемов клеток. *B. pendula* при ухудшении условий произрастания увеличивает листовую поверхность при постоянных значениях толщины и плотности листа, что связано с более высокой конкурентоспособностью данного вида.

Все адаптивные изменения листовых параметров направлены на поддержание уровня фотосинтеза, необходимого для жизнедеятельности данных видов берез в определенных климатических условиях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Иванова Л.А., Пьянков В.И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Бот. журнал. 2002. Т. 87. № 12. С. 17–28.
2. Корона В.В. Васильев А.Г. Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории. Екатеринбург.: УрО РАН, 2002. 222 с.
3. Махнев А.К. О внутривидовой изменчивости и популяционной структуре белых берез на Урале // Экология и физиология основных лесобразующих видов Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С. 3–14.
4. Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. М.: Наука, 1987. 128 с.
5. Мигалина С.В., Иванова Л.А., Махнев А.К. Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вне климатического оптимума // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 5. С. 948–953.
6. Мокронос А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 5–30.
7. Пьянков В.И., Кондрачук А.В. Основные типы структурных перестроек мезофилла листа растений Восточного Памира при адаптации к высокогорным условиям // Физиология растений, 2003. Т. 50. С. 34–42.
8. Цельникер Ю.Л. Регуляция хлоропластов и ее значение для фотосинтеза // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 30–45.
9. Atkinson M.D. Biological flora of British Islands. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) *B. pubescens* Ehrh. // J. of Ecology, 1992. Vol. 80. №. 175. P. 837–870
10. Dengler N.G., Kang J. Vascular patterning and Leaf Shape // Current Opinion in Plant Biology, 2001. Vol. 4. P. 50–56.
11. Evans J.R., von Caemmerer S., Setchel B.A., Hudson G.S. The relationship between CO₂ transfer and leaf anatomy in transgenic tobacco with a reduced content of rubisco // Aust. J. Plant Physiol., 1994. Vol. 21. P. 475–495.
12. Givnish T. J., Vermeij G. J. Sizes and shapes of liane leaves // Am. Nat., 1976. Vol. 100. P. 743–78.
13. Niinemets Ü, Sack L. Structural determinants of leaf light-harvesting capacity and photosynthetic potentials // Progress in Botany, 2006. Vol. 67. P. 385–419.
14. 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. Vol. 21. P. 28–40.
15. Nobel P.S. Internal leaf area and cellular CO₂ resistance: Photosynthetic implications of variations with growth conditions and plant species // Physiol. Plant., 1977. Vol. 40. P. 137–144.
16. Poorter H, Remkes C. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate // Oecologia, 1990. Vol. 83. P. 553–559.
17. Reich P.B., Ellsworth D.S., Walters M.B., Vose J. M., Gresham C., Volin J.C., Bowman W.D. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes // Ecology, 1999. Vol. 80. P. 1955–1969.
18. Sack L., Frole K. Leaf Structural Diversity is Related to Hydraulic Capacity in Tropical Rain Forest Trees // Ecology, 2006. Vol. 87. P. 483–491.
19. Wright, I. J., Reich P.B., Westoby M., Ackerly D.D., Barusch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin F.S., Cornelissen J.H.C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P.K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B.B., Lee T., Lee W., Lusk C., J.J. Midgley, M.-L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V.I. Pyankov, C. Roumet, S.C. Thomas, Tjoelker M.G., Veneklaas E.J., Villar R. The worldwide leaf economics spectrum // Nature, 2004. Vol. 428. P. 821–827.