

**Изменение размеров клеток как основа адаптации
углерод-ассимилирующих тканей *Betula platyphylla* Sukacz.
к аридности климата**

**Changes in sizes of mesophyll cells underlies the adaptation
of *Betula platyphylla* Sukacz.
leaf to increased climate aridity**

Мигалина С. В.^{1,2}, Иванов Л. А.^{1,2}, Иванова Л. А.^{1,2}

Migalina S. V.^{1,2}, Ivanov L. A.^{1,2}, Ivanova L. A.^{1,2}

¹ Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург, Россия. E-mails: Fterry@mail.ru, ivanova.larissa@list.ru

¹ Botanic Garden UB RAS, Yekaterinburg, Russia

² Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия

² Tyumen State University, Tyumen, Russia

Реферат. В связи с наблюдающимися климатическими изменениями на территории Центральной Азии особенно актуальными становятся исследования сукцессионных процессов, трансформации экосистем и адаптации растений к меняющимся условиям среды. Функциональные механизмы адаптации растений связаны с изменениями в микроструктуре листа, и прежде всего, в архитектуре углерод-ассимилирующих тканей. В данной работе изучено строение мезофилла листа *Betula platyphylla* Sukacz. из 6 географических районов в южной части Восточной Сибири и Монголии с разной степенью аридности климата. Исследования проводили в популяциях берез, представляющих зональный ряд от средней тайги до лесостепи. Показано, что вдоль градиента аридности климата происходило изменение структуры мезофилла листа, в основе которого лежало значительное уменьшение (на 38–43 %) размеров клеток и увеличение отношения поверхности к объему мезофилла. Такая структурная перестройка мезофилла обеспечивает более высокую скорость внутрилистовой диффузии CO₂ и поддержание высокого уровня фотосинтеза в условиях водного дефицита. Сделан вывод о том, что изменение размеров углерод-ассимилирующих клеток лежит в основе перестройки трехмерной организации листа, обеспечивающей регуляцию газообмена, и является ключевым механизмом адаптации фотосинтетической функции *Betula platyphylla* к усилению аридности климата.

Ключевые слова. Адаптация, аридность климата, размеры клеток мезофилла, углеродный баланс растений, *Betula platyphylla*.

Summary. Climate changes in Central Asia attract increasing attention to studies in successions, ecosystem transformations and plant adaptation. Functional mechanisms of plant adaptation are related to the changes in leaf structure, first of all, the architecture of carbon-assimilating tissues. We studied leaf mesophyll structure of *Betula platyphylla* Sukacz. from geographical regions in the southern part of East Siberia and Mongolia with different climate aridity. Birch populations represented a latitudinal range from the middle taiga to the forest-steppe. According our results changes in mesophyll structure occurred along the aridity gradient, which manifested in a significant decrease (by 38–40 %) in cell sizes and an increase in surface area and volume ratio of mesophyll. Such rearrangement of mesophyll structure provides a higher rate of intraleaf diffusion of CO₂ and the maintenance of high level of photosynthesis under water deficiency. We concluded that changes in the sizes of carbon-assimilating cells which underlies the restructuring of leaf three-dimensional organization provides regulation of gas exchange, and is a key mechanism for the adaptation of the photosynthetic function of *Betula platyphylla* to increased aridity of the climate.

Key words. Adaptation, *Betula platyphylla*, climate aridity, leaf parameters, mesophyll cells sizes.

Глобальные климатические изменения относятся к числу наиболее актуальных проблем современной экологии. В этой связи влияние климата на сукцессионные процессы и трансформацию эко-

систем на территории Центральной Азии (Гунин и др., 2004, 2010) является предметом серьезных научных исследований. Особое значение при этом имеет понимание механизмов адаптации растений, функционирующих в условиях аридного и семиаридного климата. В основе адаптации фотосинтетической функции растений к воздействию среды лежит изменение листовых параметров, направленное на обеспечение необходимого объема поглощения CO_2 (Terashima et al., 2011). Значительную роль в формировании функционального отклика растений играет изменение трехмерной структуры листа, и прежде всего, структурная перестройка мезофилла, обеспечивающая регуляцию водного и углеродного баланса (Flexas et al., 2013; Ivanova et al., 2017, 2019). В настоящее время появляется все больше данных о структурных и физиологических особенностях растений, распространенных на территориях с засушливым климатом (Ivanov et al., 2009, 2013; Юдина и др., 2017; Ivanova et al., 2017; Ronzhina et al., 2019). Вместе с тем практически нет сведений о механизмах адаптации к климату древесных видов. В данной работе были определены направления структурных изменений мезофилла листа у березы плосколистной при смене климатических условий произрастания.

Betula platyphylla Sukacz. относится к числу основных древесных растений, широко распространенных на территориях с семиаридным и аридным климатом. Строение мезофилла листа изучали в популяциях из таежных и лесостепных районов южной части Восточной Сибири (Бурятия) и Монголии. Для анализа листовых параметров в каждой популяции с 5 деревьев отбирали полностью сформированные листья в нижней, хорошо освещенной части кроны. Определение размеров клеток проводили на основе метода мезоструктуры фотосинтетического аппарата (Ivanova et al., 2017, 2019) с использованием системы анализа мезоструктуры листа Siams Mesoplant (ООО «СИАМС», Екатеринбург, Россия). Климатические условия районов исследования характеризовали на основе индекса аридности Э. де Мортонна, $I = P/(T+10)$, где T – средние многолетние значения температуры воздуха, P – среднее многолетнее количество осадков. Индекс аридности уменьшался с уменьшением географической широты с 55,5 в горнотаежных районах Бурятии до 34,5 в лесостепных местообитаниях на территории Монголии, что указывает на увеличение засушливости климата. Статистический анализ данных проводили с использованием t-теста.

Полученные результаты показали, что в изученных популяциях берез происходили изменения количественных параметров мезофилла листа, связанные с климатическими условиями произрастания. Обнаружено значительное уменьшение объемов фотосинтетических клеток, достигающее 38–43 % при сравнении берез из таежных и лесостепных районов (рис. 1).

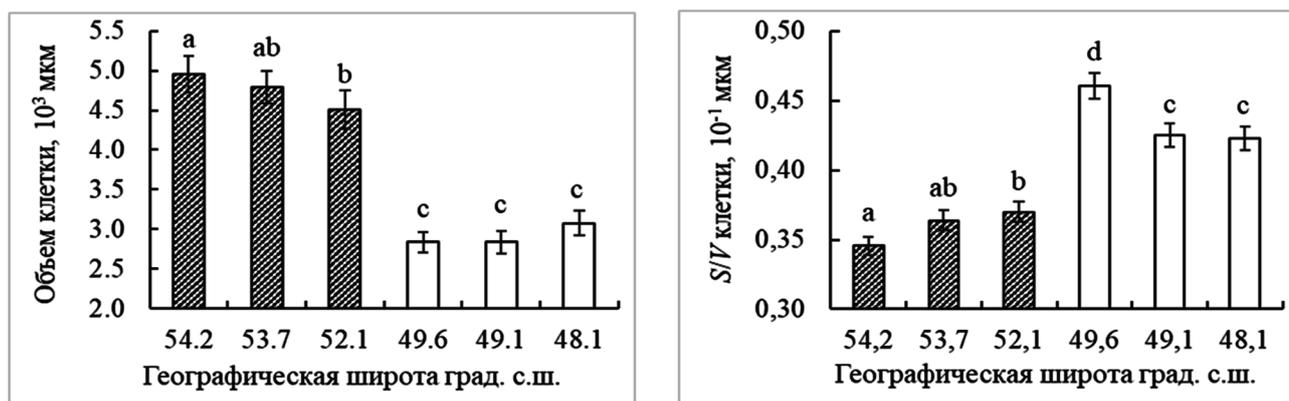


Рис. 1. Показатели клеток мезофилла березы плосколистной в разных географических районах Бурятии и Монголии. Условные обозначения: темные столбики – популяции *Betula platyphylla* из Бурятии, светлые столбики – популяции *Betula platyphylla* из Монголии. S – площадь поверхности клетки, V – объем клетки. Разными буквами обозначены значимые различия при $p \leq 0,05$.

Известно, что в аридных условиях высокая инсоляция, температура и водный дефицит являются основными критическими факторами, лимитирующими фотосинтетическую активность и формирование первичной продуктивности растений (Flexas et al., 2004; Galmes et al., 2012). Поэтому физиологическая адаптация растений к аридному стрессу связана с регуляцией фотосинтеза и углеродного баланса. Размеры фотосинтезирующих клеток являются ключевым параметром трехмерной структу-

ры листа, который имеет большое значение в регуляции процессов фотосинтетического газообмена (Ivanova et al., 2006). Ранее в популяциях *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. из разных природно-климатических зон было обнаружено, что при удалении от климатического оптимума вида происходит изменение размеров фотосинтетических клеток, которое сопровождается изменением отношения поверхности к объему мезофилла (Migalina et al., 2014). В наших исследованиях уменьшение размеров клеток в более засушливых районах приводило к увеличению поверхностно-объемного отношения (рис. 1). Более мелкие клетки имеют большую поверхность в расчете на единицу объема, что способствует увеличению скорости диффузии CO₂ из межклеточных пространств внутрь клетки (Ivanova et al., 2006). Следовательно, значительное уменьшение размеров фотосинтетических клеток у берез из более засушливых лесостепных районов направлено на увеличение скорости переноса CO₂ через поверхность мезофилла, что позволяет поддерживать высокий уровень фотосинтеза и обеспечивает положительный углеродный баланс в условиях водного дефицита.

Таким образом, можно заключить, что с усилением аридности климата в листьях *Betula platyphylla* происходят изменения в структуре мезофилла, связанные со значительным уменьшением размеров клеток. Обнаруженные закономерности позволяют рассматривать изменение размеров клеток в качестве ключевого механизма адаптации фотосинтетического аппарата *Betula platyphylla* к аридизации климата.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН №ААА-А-А17-117072810011-1 и проекта ТюмГУ, поддержанного Министерством науки и высшего образования РФ FEWZ-2020-0009.

ЛИТЕРАТУРА

Гунин П. Д., Золотокрылин А. И., Виноградова В. В., Бажа С. Н. Динамика состояния растительного покрова Южной Монголии по данным NDVI // Аридные экосистемы, 2004. – Т. 10, № 24–25. – С. 29–35.

Гунин П. Д., Бажа С. Н., Данжалова Е. В., Цэрэнханд Г., Дробышев Ю. И., Ариунболд Э. Современная структура и динамика растительных сообществ на южной границе сухих степей Центральной Монголии // Аридные экосистемы, 2010. – Т. 16, № 2 (42). – С. 65–75.

Юдина П. К., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Золотарева Н. В., Иванов Л. А. Варьирование параметров листьев и содержания пигментов у трех видов степных растений в зависимости от аридности климата // Физиология растений, 2017. – Т. 64, № 2. – С. 1–14. DOI: 10.7868/S0015330317020142

Flexas J., Bota J., Loreto F., Cornic G., Sharkey T. D. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plant // Plant Biol., 2004. – Vol. 6. – P. 269–279.

Flexas J., Scoffoni C., Gago J., Sack L. Leaf Mesophyll Conductance and Leaf Hydraulic Conductance: an Introduction to their Measurement and Coordination // J. Exp. Bot., 2013. – Vol. 64. – P. 3965–3981. DOI: 10.1042/BST20190312

Galmes J., Flexas J., Medrano H., Niinemets U., Valladares F. Ecophysiology of photosynthesis in semi-arid environments // Terrestrial Photosynthesis in a Changing Environment. A Molecular, Physiological and Ecological Approach / Flexas, J., Loreto, F., Medrano, H. (eds). – Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2012. – P. 448–464. DOI: 10.1017/CBO9781139051477

Ivanov L. A., Ivanova L. A., Ronzhina D. A. Changes in the specific density of leaves of Eurasian plants along the aridity gradient // Dokl. Biol. Sci., 2009. – Vol. 428. – P. 430–433. DOI: 10.1134/S0012496609050111

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. – P. 812–820. DOI: 10.1134/S1021443713050075

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 packing // Russian Journal of Plant Physiology, 2006. – Vol. 53, № 3. – P. 316–324. DOI: 10.1134/S1021443706030058

Ivanova L. A., Ivanov L. A., Ronzhina D. A., Yudina P. K., Migalina S. V., Shinehуu T., Tserenkhанд G., Voronin P. Yu., Anenkhonov O., 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. DOI: 10.1016/j.flora.2018.10.008

Ivanova L. A., Yudina P. K., Ronzhina D. A., Ivanov L. A., Holzel N. Quantitative Mesophyll Parameters Rather than Whole-leaf traits Predict Response of C₃ Steppe Plants to Aridity // New Phytologist, 2017. – Vol. 217, iss. 2. – P. 558–570. DOI: 10.1111/nph.14840

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 Akademii Nauk, 2014. – Vol. 459, №. 6. – P. 765–768. DOI: 10.1134/S0012496614060106

Terashima, I., Hanba, Y. T., Tholen, D., Niinemets, U., Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis // Plant Physiol., 2011. – Vol. 155. – P. 108–116.

Ronzhina D. A., Ivanova L. A., Ivanov L. A. Leaf Functional Traits and Biomass of Wetland Plants in Forest and Steppe Zones // Russian Journal of Plant Physiology, 2019. – Vol. 66, № 3. – P. 393–402. DOI: 10.1134/S1021443719030129