

Структура мезофилла листа и биомасса берез из разных природно-климатических зон Северной Евразии

Leaf mesophyll structure and tree biomass of birches from different climatic zones in Northern Eurasia

Мигалина С. В.^{1,2}, Калашникова И. В.^{1,2}

Migalina S. V.^{1,2}, Kalashnikova I. V.^{1,2}

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

¹ Botanic Garden UB RAS, Yekaterinburg, Russia

² Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия

² Tyumen State University, Tyumen, Russia

Реферат. В условиях глобальных климатических изменений все более актуальной становится необходимость изучения адаптации лесообразующих видов, оценки их продуктивности и прогноза трансформации лесных экосистем. В данной работе представлены результаты анализа структуры мезофилла листа и биомассы деревьев в популяциях *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh вдоль глобальной зонально-климатической трансекты, представляющей широтный ареал распространения этих видов в Северной Евразии. Показано, что при удалении от климатического оптимума в популяциях берез происходит уменьшение биологической продуктивности, а также структурная перестройка мезофилла листа, основанная на изменении размеров клеток и направленная на поддержание положительного углеродного баланса. Найдены высокие корреляции между размерами фотосинтетических клеток листа и биомассой ствола деревьев. Сделан вывод о том, что изменение размеров клеток мезофилла является ключевым механизмом структурной адаптации фотосинтеза к климату, определяющим продуктивность берез при смене условий роста. Размеры фотосинтетических клеток могут рассматриваться в качестве предикторов в прогностических моделях продуктивности лесообразующих видов и трансформации лесных экосистем под воздействием глобальных климатических флуктуаций.

Ключевые слова. Адаптация, биомасса, климат, размеры клеток мезофилла, *Betula pendula*, *Betula pubescens*.

Summary. In the context of global climate change, it is becoming increasingly important to study the adaptation of forest-forming species, assess their productivity and predict the transformation of forest ecosystems. Here we present the analysis of leaf mesophyll structure and tree biomass in populations of *Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh. along the global climatic transect representing the latitudinal distribution area of these species in Northern Eurasia. It has been shown that with distance from climatic optimum, biological productivity decreases and a structural rearrangement of leaf mesophyll based on a change in cell size and providing a positive carbon balance occurs. High correlations between photosynthetic cells volumes and stem biomass were found. It was concluded that mesophyll cells sizes underlie the structural adaptation of photosynthesis to climate, that determine birch productivity under changing growth conditions. The sizes of photosynthetic cells can be considered as a good predictors of woody species productivity and transformation of forest ecosystems under global climatic changes.

Key words. Adaptation, biomass, *Betula pendula*, *Betula pubescens*, climate, mesophyll cells sizes.

В настоящее время имеются многочисленные данные о влиянии глобальных климатических флуктуаций на продуктивность лесных экосистем и состояние растительного покрова (Елсаков, Марущак, 2010; Моисеев и др., 2016). В этой связи все более актуальной становится необходимость оценки продуктивности лесообразующих видов и прогноза трансформации лесных фитоценозов в условиях изменения климата. Центральное место в адаптации и формировании продуктивности растений занимает скорость метаболического превращения CO₂ в углерод в процессе фотосинтеза (Roddy et al., 2019). При этом регуляция газообмена, лежащая в основе функциональной реакции растений на воздействие среды, связана с изменением структуры мезофилла (Terashima et al., 2001; Ivanova et al., 2019). В литературе появляется все больше сведений о влиянии параметров листа на формирование биомассы растений. Известно, что к числу показателей, тесно связанных с фотосинтезом и определяющих

продуктивность растений, относятся размеры листовой поверхности (Niinemets et al., 2002; Migalina et al., 2009; Ronzhina et al., 2019; Li et al., 2020), плотность листа (Niinemets et al., 2002), толщина листа (Weraduwage et al., 2015). Вместе с тем практически нет данных о влиянии структурных изменений мезофилла на формирование биомассы растений в условиях климатических воздействий. В данной работе представлены результаты анализа изменения строения мезофилла листа и продукционных параметров деревьев в популяциях *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. вдоль зональной трансекты от степи до лесотундры, представляющей широтный ареал распространения этих видов в Северной Евразии. Выбранные в качестве объектов исследования виды относятся к основным лесообразующим породам и имеют протяженный совместный ареал. Они не различаются по относительной скорости роста, уровню нетто-ассимиляции, общей площади листьев на единицу биомассы, а также доле корней и листьев в массе растения (Niinemets et al., 2002). *B. pendula* характеризуется большей конкурентоспособностью, а *B. pubescens* более устойчива к заболачиванию, затенению и низким температурам (Niinemets et al., 2002). В степной зоне доминирует более засухоустойчивая *Betula pendula*, в то время как *B. pubescens* представлена микропопуляциями в понижениях рельефа. В северных широтах граница ареала *B. pendula* ограничена подзоной северной тайги, а распространение *B. pubescens* захватывает лесотундру (Махнев, 1987). Для исследований в каждой популяции берез были выбраны 30–40 деревьев в возрасте 40–70 лет. Измеряли высоту (H), диаметр (D) ствола на высоте 1,3 м, на основе которых вычисляли объем и массу ствола согласно Анучину, 1977; Демиденко, 2011. Для анализа листовых параметров отбирали полностью сформированные листья в нижней, хорошо освещенной части кроны. Размеры клеток мезофилла определяли на основе метода анализа мезоструктуры фотосинтетического аппарата (Ivanova et al., 2018) с использованием уникальной системы видеоанализа Siams Mesoplant (Екатеринбург, Россия). Климатические условия районов исследования оценивали на основе среднегодовых значений количества осадков, температуры (Matsuura, Willmott, 2007) и коэффициента увлажнения $K = P/E$, где P – годовое количество осадков, E – годовая величина испаряемости для данной местности (Географический атлас, 1981) (табл.). В северных широтах основным лимитирующим фактором развития растений являются низкие температуры, так как при $K > 1$ биологическая продуктивность не зависит от увлажнения (Исаченко, 1990). В лесостепных и степных районах, где при положительных среднегодовых температурах воздуха резко снижается количество осадков, рост растений ограничивается дефицитом влаги. Статистический анализ данных проводили с использованием t-теста.

Таблица

Ростовые параметры, биомасса ствола и размеры клеток мезофилла в популяциях *Betula pendula* и *B. pubescens* из разных природно-климатических зон

Природно-климатическая зона	P, мм	T, °C	K	<i>B. pendula</i>				<i>B. pubescens</i>			
				H	D	M	Vкл	H	D	M	Vкл
Степь	300	2,3	0,5	18,1	24,4	235,0	2,8	17,8	23,4	213,3	3,3
Лесостепь	425	1,5	0,6	19,3	27,9	325,0	3,1	18,6	26,6	284,6	3,7
Южная тайга	530	0,9	0,9	22,6	28,7	396,4	3,3	22,0	28,4	376,3	4,2
Средняя тайга, южная часть	490	0,2	1,1	20,0	28,3	355,2	4,0	18,9	27,6	324,0	4,7
Средняя тайга, северная часть	515	-2,8	1,6	19,1	27,5	322,8	4,3	18,4	26,8	298,0	5,1
Северная тайга	461	-3,9	1,7	17,8	24,8	247,6	4,6	16,9	23,0	204,8	5,5
Лесотундра	427	-6,7	2,3	-	-	-	-	7,3	11,0	27,8	6,4

Примеч.: P – среднеегодовое количество осадков, T – среднеегодовое температура воздуха, K – коэффициент увлажнения. H – высота ствола (м); D – диаметр ствола на высоте 130 см (см), M – масса ствола (кг), Vкл – объем клетки палисада. Приведены средние для популяции значения параметров.

Полученные результаты показали, что изменение продукционных параметров берез вдоль зональной трансекты носит нелинейный характер. Для двух видов максимальные значения высоты, диаметра и биомассы стволов деревьев зафиксированы в условиях климатического оптимума (подзона южной тайги). На южном и северном участках трансекты отмечено уменьшение значений этих показателей (табл.). Полученные данные подтверждаются проведенными ранее исследованиями (Махнев, 1987).

Механизм регуляции фотосинтетической функции листа, обеспечивающий формирование продуктивности растений при смене условий роста, основан на изменении трехмерной структуры мезофилла (Earles et al., 2019). Ключевыми параметрами, определяющими пространственную организацию мезофилла, являются размеры клеток (Lehmeier et al., 2017). Известно, что размер и плотность упаковки клеток мезофилла являются основным ограничением максимальной скорости фотосинтеза на единицу листовой поверхности (Roddy et al., 2019). В наших исследованиях размеры фотосинтетических клеток на северном и южном участках трансекты изменялись в противоположных направлениях при удалении от климатического оптимума. В северных популяциях отмечено значительное увеличение размеров клеток мезофилла, в то время как в степных и лесостепных районах березы отличались более мелкими клетками (табл.). Ранее было показано, что изменение размеров фотосинтетических клеток в популяциях *Betula pendula* и *B. pubescens* из разных природно-климатических зон сопровождалось изменением соотношения их поверхности и объема, что имеет большое значение для регуляции листового газообмена (Migalina et al., 2014). Уменьшение размеров фотосинтетических клеток в лесостепных и степных популяциях берез обеспечивает высокую скорость внутрилиствого поглощения CO_2 , поскольку мелкие клетки характеризуются большой поверхностью в расчете на единицу объема, что увеличивает скорость диффузии CO_2 (Ivanova et al., 2008). Это позволяет поддерживать высокий уровень фотосинтеза и обеспечивает положительный углеродный баланс в условиях водного дефицита. Формирование у берез из северных местообитаний более крупных клеток, сопряженное с уменьшением их поверхностно-объемных соотношений, направлено на поддержание оптимальной для холодного климата скорости внутрилиственной диффузии газов, обеспечивающей функционирование и рост деревьев.

Обнаружена тесная зависимость между биомассой ствола берез и размерами клеток мезофилла. В южной части трансекты характер этой связи был положительным, в то время как для северного участка трансекты найдены отрицательные корреляции между данными параметрами (рис.). Это свидетельствует о том, что аккумуляция биомассы в условиях низких температур и дефицита влаги обеспечивается разными механизмами структурной адаптации фотосинтеза.

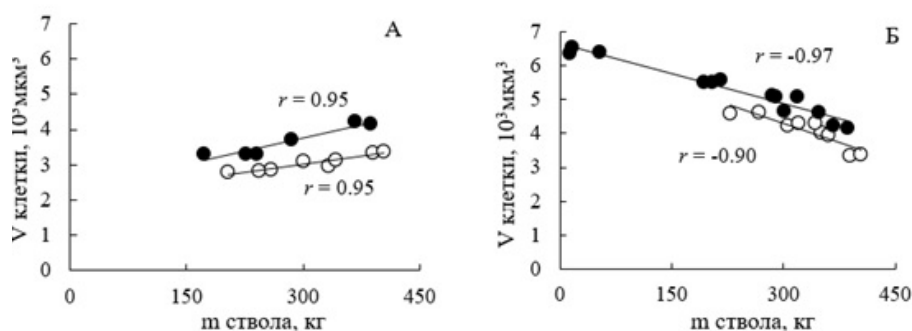


Рис. Связь биомассы ствола берез с размерами клеток мезофилла. Условные обозначения: А – южная часть трансекты (степь–южная тайга), Б – северная часть трансекты (южная тайга–лесотундра). Светлыми символами обозначены популяции *Betula pendula*, темными – популяции *Betula pubescens*. V – объем клетки палисады. Коэффициенты корреляции значимы при $p < 0,01$.

Таким образом, полученные результаты показали, что у *Betula pendula* и *B. pubescens* формирование биомассы при смене климатических условий тесно связано со структурной адаптацией фотосинтеза, ключевым механизмом которой является изменение размеров клеток мезофилла. Обнаруженные закономерности позволяют рассматривать размеры фотосинтетических клеток в качестве предикторов продуктивности лесобразующих видов и трансформации лесных экосистем в условиях глобальных климатических воздействий.

Благодарности. Работа выполнена в рамках бюджетной темы Ботанического сада УрО РАН и проекта ТюмГУ, поддержанного Министерством науки и высшего образования РФ FEWZ-2020-0009.

ЛИТЕРАТУРА

- Анучин Н. П.** Теория и практика организации лесного хозяйства. – Москва: Лесная пром-сть, 1977. – 176 с.
Географический атлас / Под ред. Л. Н. Колосова. – Москва, Главное управление геодезии и картографии при СМ СССР, 1981. – 238 с.
- Демиденко С. А.** Объемы стволов березы в чистых березовых древостоях северной и средней подзон тайги Архангельской области // Вестник Поморского университета. Серия: естественные науки, 2011. – № 3. – С. 20–24.
- Елсаков В. В., Марущак И. О.** Тренды климатических изменений лесных фитоценозов западных склонов Приполярного Урала // Известия Самарского научного центра Российской академии наук, 2010. – Т. 12, №1(3). – С. 680–687.
- Исаченко А. Г.** Интенсивность функционирования и продуктивность геосистем // Известия Академии наук СССР. Серия географическая, 1990. – № 5. – С. 5–17.
- Махнев А. К.** Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. – Москва: Изд-во «Наука», 1987. – 128 с.
- Мусеев П. А., Шиятов С. Г., Григорьев А. А.** Климатогенная динамика древесной растительности на верхнем пределе ее распространения на хребте Большой Таганай за последнее столетие. – Екатеринбург: изд-во УМЦ УПИ, 2016. – 136 с.
- Earles J. M., Buckley T. N., Brodersen C. R., Busch F. A., Cano F. J., Choat B., Evans J. R., Farquhar G. D., Harwood R., Huynh M. et al.** Embracing 3D complexity in leaf carbon-water exchange // Trends in Plant Science, 2019. – Vol. 24. – P. 15–24. DOI: 10.1016/j.tplants.2018.09.005
- Ivanova L. A., Ivanov L. A., Ronzhina D. A., P'yankov V. I.** Shading-induced changes in the leaf mesophyll of plants of different functional types // Russ. J. Plant Physiol., 2008. – Vol. 55. – P. 211–219. DOI: 10.1134/S1021443708020076
- 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, 2018. – Vol. 217, Iss. 2.– P. 558–570. DOI: 10.1111/nph.14840
- Ivanova L. A., Ivanov L. A., Ronzhina D. A., Yudina P. K., Migalina S. V., Shinehoo T., Tserenkhand 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
- Lehmeier C., Pajor R., Lundgren M. R., Mathers A., Sloan J., Bauch M., Mitchell A., Bellasio C., Green A., Bouyer D. et al.** Cell density and airspace patterning in the leaf can be manipulated to increase leaf photosynthetic capacity // The Plant Journal, 2017. – Vol. 92. – P. 981–994. DOI: 10.1111/tpj.13727
- Li Y., Reich P. B., Schmid B., Shrestha N., Feng X., Lyu T., Maitner B. S., Xu X., Li Y., Zou D., Tan Z. -H., Su X., Tang Z., Guo Q., Feng X., Enquist B. J., Wang Z.** Leaf size of woody dicots predicts ecosystem primary productivity // Ecology Letters, 2020. – Vol. 23. – P. 1003–1013. DOI: 10.1111/ele.13503
- 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.** Size of the Leaf as a Marker of Birch Productivity at a Distance from the Climatic Optimum // Russian Journal of Plant Physiology, 2009. – Vol. 56, № 6. – P. 857–861. DOI: 10.1134/S102144370906017X
- 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
- 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. – Vol. 89. – P. 191–204. DOI:10.1093/aob/mcf025, available online at www.aob.oupjournals.org.
- Roddy A. B., Théroux-Rancourt G., Abbo T., Benedetti J. W., Brodersen C. R., Castro M., Castro S., Gilbride A. B., Jensen B., Jiang G.F., Perkins J. A., Perkins S. D., Loureiro J., Syed Z., Thompson R. A., Kuebbing S. E., Simonin K. A.** The scaling of genome size and cell size limits maximum rates of photosynthesis with implications for ecological strategies // International J. of Plant Sciences, 2019. – Vol. 181, №1. – P. 3–33. DOI: 10.1086/706186
- 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
- Terashima I., Shin-Ichi M., Hanba Y. I.** Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf // J. Plant Res., 2001. – Vol. 114. – P. 93–105. DOI: 10.1007/PL00013972
- Weraduwage S. M., Chen J., Anozie F. C., Morales A., Weise S. E., Sharkey T. D.** The relationship between leaf area growth and biomass accumulation in *Arabidopsis thaliana* // Frontiers in Plant Science, 2015. – Vol. 6. – P. 3–21. DOI: 10.3389/fpls.2015.00167