

Особенности роста и функциональные параметры листьев берез при естественном возобновлении на золоотвале Верхнетагильской ГРЭС

Growth parameters and leaf functional traits of birch trees regenerating at the ash dump of the Verkhnetagilskaya power station

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

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

¹ Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, г. Екатеринбург, Россия
E-mail: iren.kalashnikova@gmail.com

¹ Institute Botanic Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

² Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия
² Tyumen State University, Tyumen, Russia

Реферат. Изучены особенности роста и функциональные параметры листьев *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. в древостое, естественно сформировавшемся на золоотвале Верхнетагильской ГРЭС (Свердловская область), и в прилегающем к золоотвалу лесном массиве. Ростовые параметры (высота и диаметр ствола) на золоотвале и в лесном ценозе имели близкие значения, а распределение берез по относительной высоте ствола указывало на то, что деревья на зольном субстрате характеризовались устойчивым развитием. У исследованных видов на золоотвале обнаружено изменение параметров листа, которое проявлялось в существенном увеличении толщины и снижении объемной плотности листовой пластинки. Размеры, форма и поверхностная плотность листовой пластинки не зависели от условий произрастания деревьев. Сделан вывод о том, что адаптация берез к дефициту азота в зольном субстрате основана на изменениях параметров фотосинтетического аппарата, направленных на поддержание уровня фотосинтеза, необходимого для устойчивого роста деревьев в неблагоприятных эдафических условиях.

Ключевые слова. Золоотвал, особенности роста, параметры листа, *Betula pendula*, *Betula pubescens*.

Summary. Growth parameters and leaf functional traits were studied in *Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh. naturally regenerating at the ash dump of the Verkhnetagilskaya power station (Sverdlovsk region), as well as in the forest stand adjacent to the ash dump. The growth parameters (trunk height and diameter) of the trees at the ash substrate and in the forest cenosis had close values, and the distribution of birches according to the relative height of the trunk indicated their sustainable development at the ash dump. Changes in leaf parameters manifested in a significant increase in thickness and a decrease in the bulk density of the leaf blade were found in the trees growing at the ash dump. Leaf size, shape, and specific mass area (LMA) did not depend on the growing conditions of the trees. It was concluded that the adaptation of birch trees to nitrogen deficiency is based on changes in leaf parameters, aimed at maintaining the rate of photosynthesis providing sustainable growth of trees in unfavorable edaphic conditions.

Key words. Ash dump, *Betula pendula*, *Betula pubescens*, growth parameters, leaf parameters.

В крупных промышленных регионах снижение негативного влияния техногенных ландшафтов на окружающую среду и формирование на данных территориях устойчивого растительного покрова относится к актуальным экологическим проблемам. Успешность решения этих проблем связана с изучением особенностей роста и оценкой адаптивного потенциала видов, способных естественным путем заселять техноземы.

Золошлакоотвалы тепловых электростанций (ТЭС) входят в особую категорию техногенных ландшафтов, не имеющих аналогов в природе, и являются специфическим для роста растений субстратом (Махнев и др., 2002; Чибрик и др., 2011). К основным негативным факторам для развития растительности на золошлаках относятся токсичные концентрации тяжелых металлов и растворимых солей, высокая щелочность, дефицит основных элементов питания (прежде всего, азота), нестабильность температурного и водного режима (Махнев и др., 2002; Haynes, 2009). В бореальной зоне наиболее целесообразным методом восстановления растительности на золоотвалах является создание

устойчивых лесных ценозов, что позволяет не только улучшить экологическую ситуацию, но и обеспечивает возвращение нарушенных территорий в лесной фонд. *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. относятся к числу пионерных видов, активно участвующих в процессе естественного зарастания золоотвалов в разных природно-климатических зонах – от северной тайги до лесостепи (Махнев и др., 2002), что вызывает интерес к изучению их адаптивного потенциала. Ключевым механизмом адаптации растений к условиям произрастания и поддержания устойчивого роста является изменение параметров фотосинтетического аппарата на разных уровнях его организации (Иванова и др., 2012; Мигалина и др., 2012). В данной работе был проведен сравнительный анализ ростовых показателей и функциональных параметров листьев *B. pendula* и *B. pubescens*, совместно произрастающих на золоотвале тепловой электростанции.

Исследования проводились в фитоценозе, сформировавшемся в процессе естественного зарастания части золоотвала Верхнетагильской тепловой электростанций (ВТГРЭС, Свердловская область). В качестве контроля был выбран участок естественных лесных насаждений в нескольких километрах от золоотвала. Район исследований расположен на восточном склоне Среднеуральской низкогорной провинции в подзоне южной тайги (Чибрик и др., 2012).

Золошлаки ВТГРЭС являются продуктом сгорания бурого угля и представляют собой рыхлый супесчаный субстрат (60,84 % – физический песок, 19,69 % – физическая глина) с высокой водо- и воздухопроницаемостью и слабой теплопроводностью (Чибрик и др., 2011). Реакция среды слабощелочная (рН – 8,5). Зола характеризуется высоким содержанием обменных фосфатов (P_2O_5 – 23,5 мг/100 г), низким содержанием подвижных форм калия (K_2O – 7,0 мг/100 г) и следовым количеством легкогидролизуемого азота. По содержанию Ni, Zn, Pb, Cu зола ВТГРЭС превосходит зональные почвы (Махнев и др., 2002).

На каждом участке у 20 деревьев *B. pendula* и *B. pubescens* измеряли диаметр и высоту ствола. Для анализа листовых параметров с нижней, хорошо освещенной части кроны отбирали полностью сформированные листья без признаков повреждения, для которых определяли площадь листовой пластинки (с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия)), коэффициент формы листа (как отношение квадрата периметра листа к его площади), толщину листа (электронным цифровым микрометром РК–1012E («Mitutoyo Corp.», Япония)), удельную поверхностную плотность листа (УППЛ, сухой вес единицы площади листа) и объёмную плотность листа (отношение УППЛ к толщине листа). Статистический анализ влияния факторов на изменчивость листовых параметров проведен по критерию Крускала–Уоллиса (при $df = 1$ и $n = 80$), попарное сравнение выборок – по критерию Манна–Уитни. На графиках указаны средние значения параметров листьев и ошибки среднего.

Золоотвал ВТГРЭС был выведен из эксплуатации в начале 60-х гг. XX в. (Чибрик и др., 2011), после чего началось естественное восстановление растительного покрова и формирование лесного фитоценоза. В настоящее время древесный полог древостоя на исследованном участке золоотвала имеет двурядную структуру, сомкнутость крон достигает 65–70 %. В верхнем ярусе доминирует *B. pendula* (75 % от численности), также присутствуют *Populus tremula* L., *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris* L. Подрост представлен видами, формирующими верхний ярус, и единичными экземплярами *Picea obovata* Ledeb. и *Pinus sibirica* Du Tour. В подлеске доминируют виды рода *Salix*.

Анализ ростовых параметров берез показал, что деревья на золоотвале и в лесном массиве имели близкие средние значения высот и диаметров ствола, а также сходный характер связи данных параметров (табл.). Относительная высота (отношение высоты дерева к его диаметру на высоте 1,3 м) определяет форму ствола, которая является результатом сопряженного роста дерева по диаметру и высоте и отражает отклик древесных видов на условия произрастания (Высоцкий, 1962; Бузыкин и др., 2002). При ухудшении эколого-ценотических условий происходит более активный прирост деревьев по высоте, чем по диаметру, что выражается высокими величинами относительной высоты ствола. Значения относительной высоты выше 100 свидетельствуют о нарушении устойчивого роста деревьев вследствие высокой конкурентной нагрузки (Кузьмичев, 2013) или влияния других внешних факторов. В наших исследованиях распределение берез по относительной высоте не зависело от экотопа. У двух видов большинство деревьев (на участке леса 77 %, на золоотвале – 71 % от общего числа измеренных берез) имели $H/D_{1,3}$ в пределах 60–100, что указывает на отсутствие критического влияния эколого-ценотических факторов на их развитие. У 23–29 % деревьев относительная высота варьировала в преде-

лах 101–120. Соразмерность развития ствола по диаметру и высоте, низкие относительные высоты и сходство морфометрических параметров ствола с деревьями в лесном массиве свидетельствуют о том, что на данном этапе формирования древостоя березы на золоотвале характеризуются устойчивым ростом.

Таблица 1

Морфометрические параметры ствола *Betula pendula* и *B. pubescens* в разных условиях произрастания

Параметры	Статистические показатели	Условия произрастания			
		золоотвал		участок леса	
		<i>B. pendula</i>	<i>B. pubescens</i>	<i>B. pendula</i>	<i>B. pubescens</i>
Диаметр ствола ($D_{1,3}$), см	Хср.± m	15,2 ± 0,88	11,2 ± 0,53	12,1 ± 0,53	13,9 ± 0,98
	lim	9,5–22,0	8,3–15,5	10,0–16,5	9,5–21,7
	Cv, %	26	21	16	29
Высота ствола (H), м	Хср.± m	12,9 ± 0,36	10,8 ± 0,28	11,5 ± 0,40	11,8 ± 0,41
	lim	10,5–15,5	8,4–13,2	9,0–14,3	9,8–14,6
	Cv, %	13	12	13	13
Относительная высота ($H/D_{1,3}$)	Хср.± m	87,9 ± 3,47	98,3 ± 3,55	95,1 ± 2,81	88,7 ± 4,32
	lim	68–119	78–120	80–113	64–116
	Cv, %	18	14	11	18

Примеч.: в таблице представлены средние значения параметра (Хср) и ошибки среднего (m), пределы варьирования (lim) и коэффициент вариации (Cv).

Анализ листовых параметров показал, что у *B. pendula* и *B. pubescens* на золоотвале наблюдалось увеличение толщины листа по сравнению с деревьями, произрастающими на участке леса (рис.). Формирование более толстых листьев у берез на зольных субстратах отмечалось ранее в работах (Чукина и др., 2016; Калашникова, Мигалина, 2018). Существует мнение, что утолщение листовой пластинки может быть связано с повышением устойчивости растений к недостатку почвенного питания (Cunningham et al., 1999; Fonseca et al., 2000). У листопадных древесных видов увеличение толщины листа может быть связано с увеличением таких параметров мезофилла, как количество хлоропластов на листовую поверхность, количество клеток мезофилла и площадь поверхности хлоропластов на единицу площади листа (Terashima et al., 2011; Ivanova et al., 2018), что обеспечивает усиление фотосинтетической способности листового аппарата (Terashima et al., 2011; Flexas et al., 2013; Новичонок и др., 2018). Известна также положительная связь толщины листа с содержанием азота в единице листовой поверхности (Niinemets, 1999). В предыдущих исследованиях нами было показано, что у *B. pendula* и *B. pubescens* утолщение листа на зольном субстрате сопровождалось увеличением интенсивности фотосинтеза и более высоким содержанием азота в единице площади листа (Kalashnikova et al., 2021). Поскольку зольные субстраты отличаются крайне низкой концентрацией доступных для растений форм азота (Махнев и др., 2002; Чибрик и др., 2011), увеличение толщины листовой пластинки, очевидно, является адаптивной реакцией берез, направленной на регуляцию газообмена и поддержание высокой фотосинтетической активности в условиях дефицита азота. Сравнение видов показало, что *B. pubescens* отличается более толстыми листьями, по сравнению с *B. pendula* (рис.), что согласуется с полученными ранее данными (Калашникова, Мигалина, 2018).

Значения УППЛ существенно не различались как между видами ($H_{\text{вид}} = 3,3$; $P = 0,069$), так и между деревьями из разных экотопов ($H_{\text{тип}} = 1,0$; $P = 0,317$). При этом у двух видов на золоотвале наблюдалось значительное снижение объемной плотности листа (рис.), что указывает на формирование более рыхлой структуры тканей, обеспечивающей снижение сопротивления диффузии водяных паров и оптимизацию газообмена внутри листа (Иванова и др., 2012; Ронжина, 2017). Независимо от условий произрастания, *B. pubescens* отличалась более низкими значениями данного параметра (рис.).

Размеры и форма листа не зависели от условий произрастания, но четко различались между видами (рис.). Во всех случаях *B. pubescens* отличалась более высокими значениями площади листовой пластинки, в то время как листья *B. pendula* характеризовались более высоким коэффициентом

формы. Данные различия между видами были показаны в широком спектре эколого-ценотических условий в природных популяциях (Мигалина и др., 2010; Мигалина, 2012) и на техногенных субстратах (Калашникова, Мигалина, 2018).

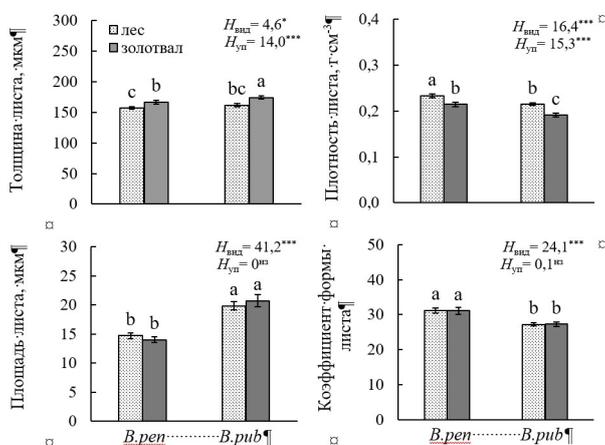


Рис. 1. Параметры листьев *Betula pendula* и *B. pubescens* в разных условиях произрастания. Значения N – критерий Краскела-Уоллеса, отражают значимость влияния факторов «вид» ($N_{\text{вид}}$) и «условия произрастания» ($N_{\text{уп}}$), * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$; нз – влияние не значимо. Разными буквами (a, b, c) указаны значимые различия по параметрам листа ($P < 0,05$).

Таким образом, полученные результаты показали, что березы, произрастающие на зольном субстрате, характеризуются устойчивым ростом и являются одним из основных компонентов естественных древостоев, формирующихся на территории золоотвала ВТГРЭС. В основе адаптации исследованных видов к дефициту почвенного азота лежит изменение функциональных параметров листьев, обеспечивающее регуляцию газообмена и поддержание уровня фотосинтеза, необходимого для нормального развития деревьев в неблагоприятных эдафических условиях.

Благодарности. Работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБУН Ботанического сада Уральского отделения Российской академии наук и проекта ТюмГУ, поддержанного Министерством науки и высшего образования РФ FEWZ–2020–0009.

ЛИТЕРАТУРА

- Бузыккин А. И., Пшеничникова Л. С., Суховольский В. Г. Густота и продуктивность древесных ценозов. – Новосибирск: Наука, 2002. – 150 с.
- Высоцкий К. К. Закономерности строения смешанных древостоев. – М.: Гослесбумиздат, 1962. – 177 с.
- Иванова Л. А., Иванов Л. А., Ронжина Д. А., Церенханд Г., Цоож Ш., Бажа С. Н. Листовые параметры и биомасса кустарников лесостепи Монголии в связи с их экологическими свойствами // Аридные экосистемы, 2012. – Т. 18, № 1 (50). – С. 60–71.
- Калашникова И. В., Мигалина С. В. Влияние золошлаков ТЭС на изменение параметров листьев *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. в условиях Зауралья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2018. – № 17. – С. 353–356.
- Кузьмичев В. В. Закономерности динамики древостоев: принципы и модели. – Новосибирск: Наука, 2013. – 208 с.
- 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 золоотвалов тепловых электростанций на Урале. – Екатеринбург: УрО РАН, 2002. – 356 с.
- Мигалина С. В. Изменение размеров и удельной поверхностной площади листьев у деревьев вдоль зонально-климатической трансекты Урала // Бот. журн., 2012. – Т. 97, № 10. – С. 45–52.
- 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. DOI: 10.1134/S106741361004003X
- Новичонок Е. В., Придача В. Б., Николаева Н. Н., Иванова Д. С., Сазонова Т. А. Реакция карельской березы на внесение азотных удобрений // Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та, 2018. – № 8(177). – С. 48–54.

Ронжина Д. А. Распространение, конкурентоспособность и семенная продуктивность *Bidens frondosa* L. на Среднем Урале // Российский журнал биологических инвазий, 2017. – № 3. – С. 68–79. DOI: 10.1134/S207511717040099

Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А. Экологические основы и опыт биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2011. – 268 с.

Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А. Структура и динамика лесных фитоценозов на нарушенных промышленностью землях // Известия Самарского НЦ РАН, 2012. – Т. 14, № 1(5). – С. 1403–1406.

Чукина Н. В., Филимонова Е. И., Файрузова А. И., Борисова Г. Г. Морфофизиологические особенности листьев *Betula pendula* Roth на золоотвалах Среднего Урала // Ученые записки Петрозаводского гос. ун-та. Общая биология, 2016. – № 6 (159). – С. 68–75.

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.

Flexas J., Scoffoni C., Gago J., Sack L. Leaf mesophyll conductance and leaf hydraulic conductance: an introduction to their measurement and coordination // Journal of Experimental Botany, 2013. – Vol. 64(13). – P. 3965–3981. DOI: 10.1093/jxb/ert319

Fonseca C. R., Overton J. M., Collins B., Westoby M. Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients // J. Ecol., 2000. – Vol. 88. – P. 964–977. DOI: 10.1046/j.1365-2745.2000.00506.x

Haynes R. J. Reclamation and revegetation of fly ash disposal sites – Challenges and research needs // J Environ Manage, 2009. – Vol. 90(1). – P. 43–53. DOI: 10.1016/j.jenvman.2008.07.003

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(2). – P. 558–570. DOI: 10.1111/nph.14840

Kalashnikova I. V., Migalina S. V., Ronzhina D. A., Ivanov L. A., Ivanova L. A. Functional response of *Betula* species to edaphic and nutrient stress during restoration of fly ash deposits in the Middle Urals (Russia) // Environmental Science and Pollution Research, 2021. – Vol. 28. – P. 12714–12724. DOI: 10.1007/s11356-020-11200-5

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.

Terashima I., Hanba Y. T., Tholen D., Niinemets U. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis // Plant Physiologist, 2011. – Vol. 155(1). – P. 108–116. DOI: 10.1104/pp.110.165472