

УДК 630.18:630.181:630.182

С.В.Мигалина, А.К.Махнев  
(Ботанический сад УРО РАН, Екатеринбург)**ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО  
АППАРАТА ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ БЕРЕЗ  
(*BETULA PENDULA* ROTH И *B.PUBESCENS* EHRLH.)**

*Изучено строение мезофилла двух основных лесообразующих видов берез на Урале – *Betula pendula* Roth и *B.pubescens* Ehrh. На основе количественной характеристики проведен сравнительный анализ структуры фотосинтетического аппарата данных берез в популяциях разных ботанико-географических зон Урала, определены особенности их эколого-физиологической изменчивости.*

Исследование экологической устойчивости и оценка адаптивного потенциала видов на популяционном уровне позволяет прогнозировать степень и направление смещения границ их распространения со сменой природно-климатических условий. Сравнительный анализ внутривидовой изменчивости двух видов белых берез: повислой (*Betula pendula* Roth) и пушистой (*B.pubescens* Ehrh.) по комплексу структурно-физиологических параметров ассимилирующей системы выявил адаптивные стратегии, обеспечивающие преимущество этих видов в разных физико-географических зонах.

Работы проводились в популяциях берез повислой и пушистой в широтном градиенте Уральского региона: г. Салехард (лесотундра), г. Березово (северная тайга), п. Октябрьский (северная часть средней тайги), п. Демьянка (южная часть средней тайги), г. Екатеринбург (южная тайга), г. Троицк (лесостепь), п. Бреды (степь).

Для изучения структуры фотосинтетического аппарата в естественных древостоях изучаемых видов берез с 20-30 деревьев каждого географического происхождения отбирались листья с побегов предыдущего года из нижней трети кроны с южной стороны. Для определения физиологических показателей с каждого образца брали высечки из 60 листьев (по 20 шт. в трех повторностях) и определяли их сырой и сухой вес. Сорок дисков из этих же листьев фиксировались в 3,5%-ном растворе глутарового альдегида для исследования мезоструктуры. Комплекс морфологических параметров также определялся на листьях, с которых были отобраны диски для структурно-физиологических исследований.

Для исследования особенностей эколого-физиологической изменчивости берез повислой и пушистой и механизмов адаптации их к основным экологическим факторам использовался комплексный подход изучения мезоструктуры, включающий в себя определение морфологических и струк-

турно-функциональных показателей фотосинтетического аппарата, дополненный новым проекционным методом определения трехмерных характеристик фотосинтетических клеток тканей при помощи программы «Siams Mesoplant». В каждой популяции было изучено более 50 параметров фотосинтетического аппарата, в том числе количество и размеры элементов хлоренхимы (клеток и хлоропластов), клеточный объем хлоропластов, развитие внутренней ассимилирующей поверхности, удельная поверхностная плотность листовой пластинки, процентное содержание воды, объемно-поверхностное отношение фотосинтезирующих клеток и тканей.

В работах ряда исследователей показано, что для *Betula pendula* и *B. pubescens* максимальная продуктивность и наилучшее состояние древесного ствола характерны для подзоны южной тайги (Ермаков, 1986; Махнев, 1987), характеризующейся оптимальными для роста лесобразующих видов показателями климата – достаточно высокие значения среднегодового количества осадков (550 мм в год) и положительные значения среднегодовой температуры воздуха ( $+1,5^{\circ}\text{C}$ ). В подзонах средней, северной тайги и лесотундры основным фактором, отрицательно влияющим на рост и развитие растений, являются низкие температуры (среднегодовая температура воздуха составляет  $-1,0-3,2^{\circ}\text{C}$ ), а уровень осадков на этом участке широтного ряда изменяется незначительно. На юге ареала, в лесостепной и степной подзонах, рост древесных растений ограничивается дефицитом влаги (300-400 мм осадков в год и среднегодовая температура воздуха  $1,4-1,6^{\circ}\text{C}$ ).

На основе сравнительного анализа анатомических и структурно-функциональных параметров листьев выявлены значительные различия между исследованными видами берез в направлениях изменчивости фотосинтетического аппарата вдоль широтного градиента. В условиях севера (Октябрьская и Березовская популяции) у *B. pendula* наблюдается увеличение площади листа и уменьшение его толщины. У *B. pubescens*, напротив, в северной части ареала (Октябрьское – Березово – Салехард) формируются сравнительно более толстые листья с меньшей площадью (рис.1).

Содержание воды в листьях у обоих видов берез является относительно стабильным и составляет в среднем 54-63%. Значительных межвидовых различий по данному признаку не обнаружено.

Одним из важных показателей активности физиологических процессов в растении является, по мнению некоторых исследователей, удельная поверхностная плотность листа (УППЛ), или сухой вес единицы площади листа, тесно связанный со скоростью роста, интенсивностью фотосинтеза и газообмена (Иванова, Пьянков, 2002; Cornelissen, Castro-Deiz, Hunt, 1996; Garnier, 1991; Lambers, Poorter, 1992). В популяциях *B. pendula*, расположенных в широтном градиенте к северу (Октябрьское, Березово) и югу (Троицк, Бреды) от оптимума произрастания, УППЛ существенно ниже (см. рис. 1). У *B. pubescens* значения УППЛ имеют тенденцию к увеличению как в северной (Березово, Салехард), так и в южной (Бреды) частях ареала.

Можно предположить, что с увеличением напряженности основных факторов среды (низкие температуры на севере, дефицит влаги на юге) функциональная активность фотосинтетического аппарата и эффективность обменных процессов у березы повислой снижается, в то время как для березы пушистой характерны наращивание интенсивности ассимиляции и оптимизация метаболизма в условиях климатического стресса, что свидетельствует о высокой экологической пластичности данного вида.

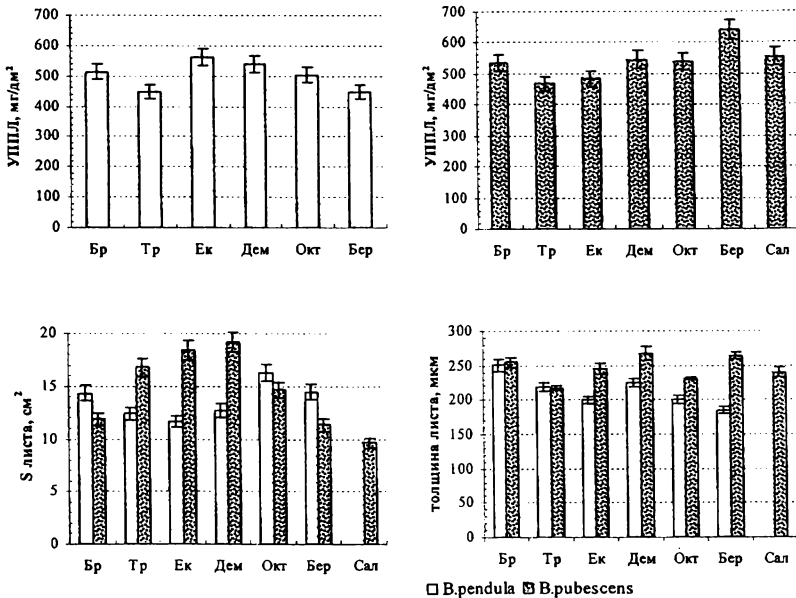


Рис.1. Структурно-функциональные параметры листьев *B. pendula* и *B. pubescens* в градиенте широтной изменчивости. Широтный ряд, здесь и далее: Бр – Бреды, Тр – Троицк, Ек – Екатеринбург, Окт – Октябрьское, Бер – Бerezovo, Сал – Салехард

Изучение видовых особенностей строения фотосинтетического аппарата берез повислой и пушистой показало, что оба вида имеют сходные механизмы его структурной адаптации к изменению климатических условий, заключающиеся в варьировании размерных («объемных») показателей клеток мезофилла, суммарного объема хлоропластов в объеме клетки, количества хлоропластов в пересчете на единицу площади листовой пластинки, а также индексы внутрилистовой ассимилирующей поверхности

(рис. 2). При этом такие показатели, как число клеток в единице площади листовой пластинки, количество хлоропластов в клетке и объемы хлоропластов достаточно стабильны.

Вместе с тем детальное сравнение двух видов берез по изученным параметрам структуры мезофилла показало наличие между ними существенных различий. Так, например, у *Betula pendula* на единицу площади листа приходится значительно больше клеток мезофилла (в среднем 1900-2100 тыс./см<sup>2</sup>) и хлоропластов (42-54 млн/см<sup>2</sup>). Кроме того, для березы повислой характерно достоверно более высокое значение таких показателей, как суммарный объем хлоропластов в объеме клеток (31-43%) и индексы внутрелистовой ассимиляционной поверхности (ИМК и ИМХ, варьирующие в пределах 20,8-26,3 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> и 24,6-30,6 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> соответственно). Индексы мембран клеток (ИМК) и хлоропластов (ИМХ), характеризующие общую площадь поверхности наружных мембран клеток и хлоропластов в расчете на единицу площади листа, определяют мезофилльное сопротивление диффузии CO<sub>2</sub> к центрам карбоксилирования и скорость фотосинтеза (Longstreth, Hartsock, Nobel, 1980; Nobel, Walker, 1985). Кроме того, показатели ИМК и ИМХ тесно коррелируют с уровнем ассимиляции CO<sub>2</sub> (Nobel, Walker, 1985; Evans et al., 1994). Хорошая проводимость мезофилла и высокая скорость фотосинтеза обеспечивают березе повислой возможность интенсивного роста и расселения в более благоприятных местообитаниях.

Наряду с этим такие структурные параметры мезофилла, как объем клеток и клеточный объем хлоропласта (КОХ) – объем клетки, соответствующий одному хлоропласту, у березы повислой существенно меньше (см. рис. 2). Перечисленные выше особенности мезоструктуры характеризуют хорошо выраженную ксерофитность *B. pendula*, обеспечивающую ей устойчивость к дефициту влаги на юге ареала.

У березы пушистой наблюдаются характерные для мезофитов особенности строения ассимилирующей ткани: уменьшение количества клеток и хлоропластов на единицу поверхности листовой пластинки (1100-1400 тыс./см<sup>2</sup> и 30-39 млн/см<sup>2</sup> соответственно), суммарного объема хлоропластов в объеме клеток (19-30%), индексов ИМК (19,3-24,4 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup>) и ИМХ (17,1-22,4 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup>) и наряду с этим значительное увеличение объема мезофилльных клеток и КОХ (см. рис. 2), что свидетельствует об усилении энергосберегающих функций, снижении интенсивности ассимиляции и ограничении ростовых процессов.

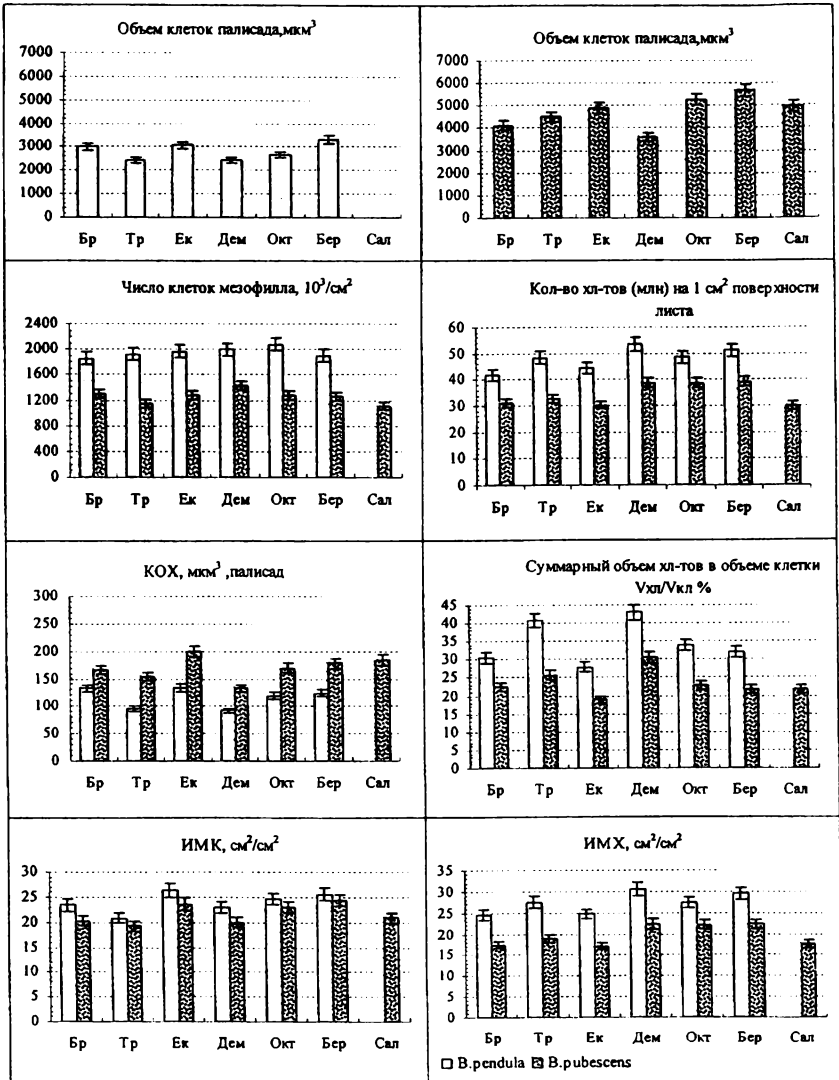


Рис.2. Особенности мезоструктуры *B. pendula* и *B. pubescens* в широтном ряду

Таким образом, показано существование определенных закономерностей изменчивости морфологических, структурных и физиологических признаков двух лесообразующих видов берез, связанных с адаптацией к основным экологическим факторам. Сходные механизмы регуляции на

уровне структурных перестроек мезофилла обуславливают совместное произрастание этих видов на обширной части ареала. Вместе с тем береза повислая, обладающая высокой интенсивностью продукционных процессов и более узкой экологической амплитудой, занимает лучшие по лесорастительным условиям местообитания с хорошо дренированными почвами, как правило, в повышениях рельефа. Хорошо выраженная ксероморфность на уровне структурно-функциональной организации фотосинтетического аппарата обеспечивает *B. pendula* устойчивость к водному дефициту в южных районах обитания, но ограничивает ее продвижение далеко на север.

Береза пушистая благодаря высокой экологической пластичности распространяется и сохраняет господство в условиях высокой напряженности экологических факторов. Адаптивный потенциал *B. pubescens* позволяет эффективно оптимизировать физиологические процессы в условиях низких температур на севере. В то же время характерные для мезофитов особенности мезоструктуры затрудняют функционирование березы пушистой в засушливых южных частях ареала, в связи с чем ее распространение на юге, в лесостепной и степной зонах приурочено к местообитаниям с хорошо увлажненной почвой.

Различия в механизмах структурной адаптации фотосинтетического аппарата изученных видов берез обеспечивают им преимущество на разных участках широтного ряда.

#### Библиографический список

Ермаков, В.И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера [Текст] / В.И. Ермаков. Л.: Наука, 1986. 144 с.

Иванова, Л.А. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа растений [Текст] / Л.А. Иванова, В.И. Пьянков // Бот. жур. 2002. Т.87. №1. С.17 – 27.

Махнев, А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae* [Текст] / А.К. Махнев. М.: Наука, 1987. 128 с.

Cornelissen, J.H.C. Seedlings growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types [Text] / J.H.C. Cornelissen, P. Castro-Deiz, R. Hunt. // J. Ecol. 1996.V. 84. P. 755 – 765.

Evans, J.R., The relationship of CO<sub>2</sub> transfer conductance and leaf anatomy in transgenic tobacco with a reduced content of *Rubisco* [Text] / J.R. Evans [et al.] // Aust. J. Plant Physiol. 1994. Vol. 21. P. 475 – 495.

Garnier, E. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants [Text] / E. Garnier // Trends Ecol. Evol. 1991. Vol.6. P. 126 – 131.

Lambers, H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences [Text]/ H. Lambers, H. Poorter // Adv. Ecol. Res. 1992. Vol. 23. P. 187 – 261.

Longstreth, D.J. Mesophyll cell properties for some C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> species with high photosynthetic rates [Text]/ D.J. Longstreth, T.L. Hartsock, P.S.Nobel // Physiol. Plant. 1980. P. 494-498.

Nobel, P.S. Structure of leaf photosynthetic tissue [Text]/ P.S. Nobel, D.B. Walker // Photosynthetic mechanisms and environment. Amsterdam, 1985. P. 501 – 536.

УДК [630\*181.525:582.475]:665.6

О.Е. Осмачко, Е.Е. Шабанова, А.К. Касимов

(Ижевская государственная сельскохозяйственная академия, Ижевск)

## **ВЛИЯНИЕ НЕФТИ НА ВСХОЖЕСТЬ И ЭНЕРГИЮ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ЕЛИ И СОСНЫ**

*Представлены и проанализированы результаты лабораторных экспериментов влияния различных концентраций нефти на всхожесть и энергию прорастания семян сосны и ели при одно- и трехмесячной консервации нефти в почве.*

Ведущую роль в использовании минерально-сырьевых ресурсов Удмуртской Республики играет нефтедобывающий комплекс. На территории Удмуртии известны 117 месторождений нефти, из них в разработке находятся 63 с проектируемыми к извлечению запасами промышленных категорий от 46 до 148 млн т. В технологическом процессе эксплуатируется более 100 резервуаров с нефтью объемом от 2 до 5 тыс. т. Протяженность нефтепроводов составляет 3,5 тыс. км, а водоводов – 2,5 тыс. км (Артемьев, 1999).

На полигонах нефтедобычи замазучивание почв в основном происходит при обустройстве месторождений, аварийных порывах трубопроводов, при ремонтных работах, в процессе эксплуатации оборудования, сборе и транспортировке природного сырья. Разливы нефти приводят к потере продуктивности земель, нередко до полной деградации ландшафтов. Загрязнение нефтью тормозит окислительно-восстановительные ферментативные процессы почв, ухудшает водно-воздушный режим. Утрата почвенного плодородия связана с непосредственным гербицидным влиянием легких фракций нефти. В почвах в естественном состоянии действуют механизмы самоочищения и адаптации. При сильном загрязнении эти меха-