

**ЯРУСНА МІНЛИВІСТЬ МОРФОМЕТРИЧНИХ І ФІТОХІМІЧНИХ
ОЗНАК ЛИСТКІВ *BETULA PENDULA* ROTH.****А. Ф. ЛІХАНОВ**, кандидат біологічних наук, доцент*Національний університет біоресурсів і природокористування України***Н. В. МІРОШНИК**, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник*ДУ «Інститут еволюційної екології НАН України»***М. О. ШЕВЧУК**, кандидат сільськогосподарських наук, доцент*Національний університет біоресурсів і природокористування України***М. Ю. ДУБЧАК**, кандидат сільськогосподарських наук, старший викладач*Національний університет біоресурсів і природокористування України***М. Ю. МАЗУРА**, кандидат біологічних наук, науковий співробітник*ДУ «Інститут еволюційної екології НАН України»*

E-mail: likhanov.bio@gmail.com

<https://doi.org/10.31548/dopovidi2020.04.016>

Анотація. Морфометричні показники листків *Betula pendula* Roth. вимірювали за допомогою спеціалізованої програми для обробки цифрових зображень. Кількісні показники вмісту в листках загальних фенолів, катехинів і флавоноїдів визначали спектрофотометричними методами.

Встановлено, що листки *B. pendula* у центральній частині крони були найменшими за лінійними розмірами і площею. Ярусна залежність параметрів листків (довжина і ширина листкової пластинки, площа) описується логнормальною функцією з точністю апроксимації від 0,955 до 0,996.

Розподіл фенольних сполук у тканинах листків був відносно рівномірним. Просторовий розподіл флавоноїдів у листках мав обернену залежність, яка описується лінійною функцією. Різниця між максимальною і мінімальною кількістю складала 25%. Концентрація катехинів навпаки прямо залежала від висоти ярусу крони. На верхівці крони цей показник досягав 48 мг/г сирової маси, у нижній частині крони він був майже удвічі меншим. Виявлено обернений зв'язок між висотою ярусу крони і відношенням вмісту в листках флавоноїдів до катехинів, що вказує на перевагу у вторинному метаболізмі синтезу катехинів, нагромадження яких у листках тісно пов'язане з розташуванням метамерів у кроні. Показано, що вертикальна, або метамерна і фітохімічна ярусна мінливість листків *B. pendula* за показниками вмісту фенольних сполук є результатом пристосування рослини до градієнту абіотичних чинників.

Висловлено припущення, що для інтродуцентів роду *Betula* L., за умов стабільно активного росту і розвитку, показники ярусної мінливості листків може

Ліханов А. Ф., Мірошник Н. В., Шевчук М. О., Дубчак М. Ю., Мазура М. Ю.

бути показником інтродукційного потенціалу рослин, який дозволяє робити певні прогнози щодо їхнього поширення.

Ключові слова: деревні рослини, катехіни, вторинні метаболіти, феноли, флавоноїди, урбофітоценози

Актуальність. Для пристосування до певних кліматичних умов і різноманітних погодних аномалій рослини здатні синтезувати широкий спектр низькомолекулярних органічних сполук, які відносяться до класу вторинних метаболітів (ВМ) (Семенов, 2000; Запрометов, 1993). ВМ виконують різноманітні функції у внутрішньоклітинних процесах, забезпечують екофізіологічну стабільність і життєздатність рослинного організму, є складовими екологічних взаємодій на рівні організму, популяції та екосистеми (Харборн, 1985; Seigler et al., 1976).

Аналіз останніх досліджень та публікацій. Варіативність форми листової пластинки *Betula pendula* Roth. вже давно і успішно використовується як індикатор стану навколишнього середовища (Іванов и др., 2009). За даними Кавеленової зі співавторами (Кавеленова и др., 2001) кількість водорозчинних фенолів у листках *B. pendula* має сезонну динаміку з максимумом у першій-другій декаді травня, дещо зниженою кількістю до середини червня з поступовим збільшенням наприкінці вегетаційного періоду. У межах одного рослинного організму індивідуальна

різниця якісного і кількісного біохімічного складу зазвичай має функціональне значення та пов'язана з тканинспецифічністю органів, або з зовнішніми чинниками, які викликають у рослин відповідні фізіологічні реакції. Вертикальна фітохімічна варіабельність листків деревних видів розкриває екологічну пластичність рослин, яка в цілому реалізується в межах певного ареалу. Важливість просторового розподілу певного класу сполук і окремих речовин вторинного метаболізму в першу чергу обумовлена їхнім функціональним значенням, що важливо для оцінки адаптивного потенціалу рослин, відбору селекційного матеріалу для мікроклонального розмноження і плантаційного лісовирощування.

Мета дослідження. Вивчити особливості вертикальної (ярусної) мінливості морфометричних показників і вмісту фенольних сполук у листках рослин *B. pendula* в умовах лісових і паркових фітоценозів м. Києва.

Матеріали і методи дослідження. Морфометричний аналіз і дослідження якісного складу ВМ листків *B. pendula* проводили у 2019 р. З п'яти дерев, що ростуть в умовах Голосіївського

Ліханов А. Ф., Мірошник Н. В., Шевчук М. О., Дубчак М. Ю., Мазура М. Ю.

парку ім. Максима Рильського ($n = 3$) та Національного природного парку «Голосіївський» ($n = 2$) (м. Київ), зі східної зовнішньої частини крони генеративних рослин за допомогою секатора, закріпленого на телескопічній штанзі довжиною 3,5 м, відбирали сформовані листки на висоті – 1,5; 2,5; 3,5; 4,5; 5,5 м. Кількість листків для морфометричного аналізу за кожним ярусом – 25 шт. Всього було проаналізовано – 125 листків. Для фітохімічних досліджень використовували середню частину листової пластинки. Екстракцію виконували метанолом ($v/v - 1:10$).

Кількісне визначення вмісту загальних фенолів. Загальний вміст фенольних сполук у листках і деревині визначали спектрофотометричним методом (СФ Optizen Pop, Південна Корея) за допомогою реактиву Фоліна-Чекольтеу (Сибгатуллина, 2011). Калібрувальний графік будували за гисловою кислотою.

Кількісне визначення вмісту флавоноїдів. Кількісний вміст флавоноїдів у рослинному матеріалі визначали спектрофотометричним методом (СФ Optizen Pop, Південна Корея) за $\lambda = 419$ нм. До 300 мкл екстракту послідовно додавали 200 мкл 0,1М розчину хлориду алюмінію ($AlCl_3$) і 300 мкл 1М ацетату натрію (CH_3COONa). Калібрувальний графік

будували за кверцетином (Sigma, Germany).

Кількісне визначення вмісту катехинів. Уміст катехинів визначали за реакцією на ваніліновий реактив. До 100 мкл екстракту поступово додавали 900 мкл метанолу, 2,5 мл 1 % розчину ваніліну та 2,5 мл 9 Н H_2SO_4 в метанолі. Визначення оптичної густини (D) реакційної суміші проводили через 30 хв за $\lambda = 500$ нм. Повторність фітохімічних досліджень – 5-ти кратна.

Морфометричний аналіз просканованих листків виконували в спеціалізованій програмі Image Pro-Premier 9.1 (Media Cybernetics, USA). Визначали параметри максимальної довжини, ширини, площі листової пластинки та їхнє співвідношення. Регресійний аналіз проводили за допомогою програми Sigma Plot 12.0 (Systat Software, Inc., 2011).

Результати дослідження та їх обговорення. Для розуміння динаміки вмісту ВМ у рослин необхідно враховувати вік рослини, період вегетації та її загальний стан. Також важливо виявляти чинники, що безпосередньо впливають на морфогенез, регуляторні функції і поділ клітин.

В аспекті вертикальної мінливості важливо розуміти як відбувається розподіл продуктів вторинного синтезу, оскільки вони забезпечують системну стійкість рослини особливо в

Ліханов А. Ф., Мірошник Н. В., Шевчук М. О., Дубчак М. Ю., Мазура М. Ю.

стресових умовах, а також у випадках порушення цілісності тканин і органів. Як показали наші дослідження, морфометричні параметри листків *B. pendula* суттєво залежать від розташування в просторі крони. Цей вид світлолюбний і має ажурну крону, що дозволяє відносно рівномірно розподіляти світлову енергію. Завдяки цьому в межах крони окремих дерев гетерогенність середовища за режимом

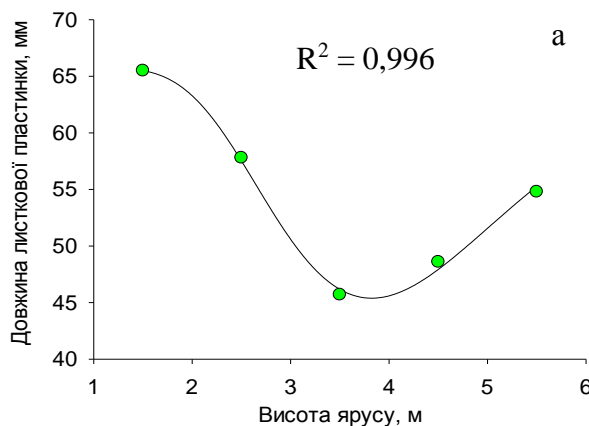
освітленості дещо нівелюється, що зменшує його вплив на морфогенез. Однак, нами встановлено, що у центральній частині крони досліджених рослин листки були меншими за лінійними розмірами і площею. Ярусна залежність морфометричних показників (довжина і ширина листкової пластинки, площа) описувалась логнормальною функцією виду:

$$f = y_0 + a \cdot \exp \left[-0,5 \left(\frac{x-x_0}{b} \right)^2 \right],$$

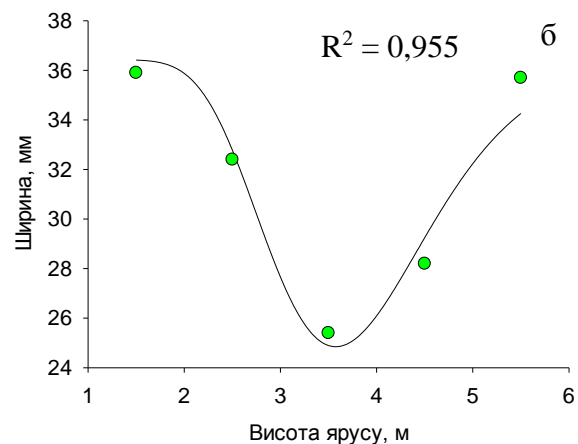
де, y_0 – значення морфометричного показника листка, що відповідає нижньому ярусу крони дерев, a – коефіцієнт, який визначає амплітуду загальної варіабельності досліджуваного параметру, x_0 – висота крони, де певний показник досягає критичних значень (для лінійних параметрів умовна межа, яка ділить крону на верхню і нижню зони, за динамікою ярусної мінливості морфометричних показників листків), b – коефіцієнт, що визначає швидкість зміни певного показника залежно від висоти крони.

Точність апроксимації (R^2) залежності морфометричних параметрів листків від їхнього розташування в кроні дерева дозволяє розглядати логнормальною функцією як модель, що достатньо точно описує закономірність.

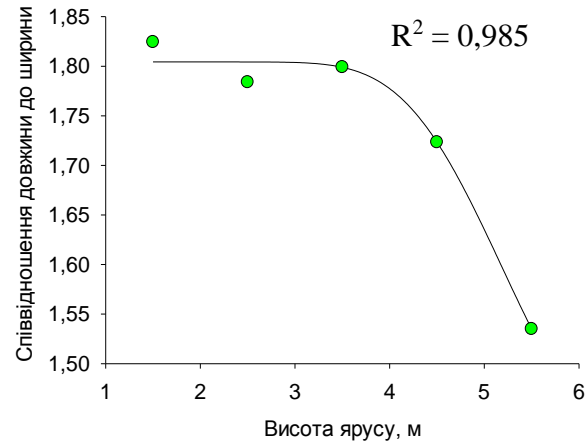
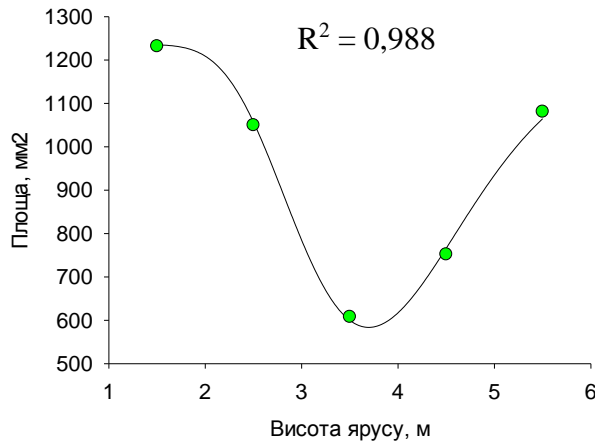
На висоті 2,5 м довжина і ширина листкових пластинок зменшувалась на 30% (рис. 1, а-б). Площа листків одночасно могла зменшуватись до 50% (рис. 1, в).



В



Г



1. Залежність параметрів листкових пластинок від висоти ярусу крони генеративних дерев *B. pendula*

Вище за висотою ярусу крони параметри листків поступово зростали, але швидше збільшувалась ширина пластинки. На графіку (рис. 1, г) чітко виділяється стрімке зменшення показника співвідношення довжини до ширини листкової пластинки на висоті 4,5 м. Такий ефект пов'язаний з особливостями розвитку тканин листка і, в першу чергу, активністю меристем. Уповільнення росту листка в довжину свідчить про домінування росту бічних жилок і безпосередньо пов'язаних з ними маргінальних меристем над центральною жилкою, перенос поживних речовин і гормонів у якій пов'язаний з загальною транспортною системою рослини. У той час як клітини маргінальної меристеми частково автономні і здатні компенсувати нестачу необхідних пластичних речовин, зокрема

вуглеводнів і амінокислот через фотопродукцію в мезофілі.

Виявлена тенденція зазвичай свідчить про дефіцит елементів живлення і транзитних гормонів, зокрема цитокінінів, які також відповідальні за регуляцію поділу клітин. Переважна більшість цих проблем обумовлена станом кореневої системи, яка в міських системах часто суттєво страждає через вібрацію дорожнього покриття, ущільнення ґрунту і токсичність засобів для боротьби з ожеледдю і снігом. Оскільки рослини *B. pendula* мають широку екологічну валентність, невибагливі до якості ґрунту і достатньо добре ростуть на кам'янистих і збіднених ґрунтах, головною причиною вищезначених явищ може бути натрієва засоленість ґрунту.

Крутизна кривої зменшення показника співвідношення лінійних

Ліханов А. Ф., Мірошник Н. В., Шевчук М. О., Дубчак М. Ю., Мазура М. Ю.

розмірів листків за ярусами крони рослин у паркових насадженнях може вказувати на інтенсивність дії стресового чинника (табл. 1). Обрана математична модель доволі проста і дозволяє опосередковано оцінювати загальний стан рослини і, зокрема, кореневої системи.

За сприятливих умов росту і розвитку листки *B. pendula* також, як і *Aesculus hippocastanum* L. (Ліханов та

ін., 2016) накопичують фенольні сполуки, переважна більшість яких представлена танінами з високою молекулярною масою та значним антиоксидантним потенціалом. Дослідження специфіки розподілу фенольних сполук у тканинах листків показали, що їхня концентрація в межах листової пластинки є відносно рівномірною.

1. Коефіцієнти функцій і точність апроксимації, що описують ярусну мінливість морфометричних показників листків рослин *B. pendula*

Показник	Коефіцієнт	Значення коефіцієнта	t	P
Довжина (Д)	a	-81,825 ± 5,411	-15,123	0,04
	b	0,316 ± 0,024	12,920	0,05
	x ₀	4,224 ± 0,091	46,198	0,01
	y ₀	65,752 ± 1,101	59,713	0,01
Ширина (Ш)	a	-42,551 ± 9,601	-4,432	0,14
	b	0,235 ± 0,058	4,036	0,16
	x ₀	3,779 ± 0,197	19,226	0,03
	y ₀	36,425 ± 1,923	18,944	0,03
Площа (S _L)	a	-2481,874 ± 122,350	-20,285	0,03
	b	0,243 ± 0,014	17,526	0,04
	x ₀	3,921 ± 0,045	87,703	0,01
	y ₀	1235,722 ± 24,476	50,488	0,01
Відношення довжини до ширини (Д/Ш)	a	-2,610 ± 14,534	-0,1796	0,88
	b	0,218 ± 0,574	0,3799	0,77
	x ₀	6,936 ± 12,078	0,5743	0,67
	y ₀	1,804 ± 0,020	88,437	0,01

У *B. pendula* просторовий розподіл флавоноїдів у листках має обернену залежність, яка описується лінійною функцією (рис. 2, а).

Різниця між максимальною і мінімальною кількістю складає 25 %. Концентрація катехінів навпаки прямо залежала від висоти ярусу крони. На вершині крони цей показник досягав 48

мг/г сирої маси, у нижній частині крони він був майже удвічі меншим (рис. 2, б).

Ярусна мінливість показників сумарного вмісту фенолів у листках була нелінійною (рис. 2, в).

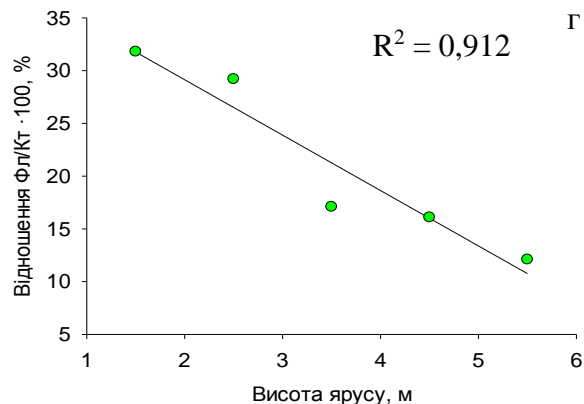
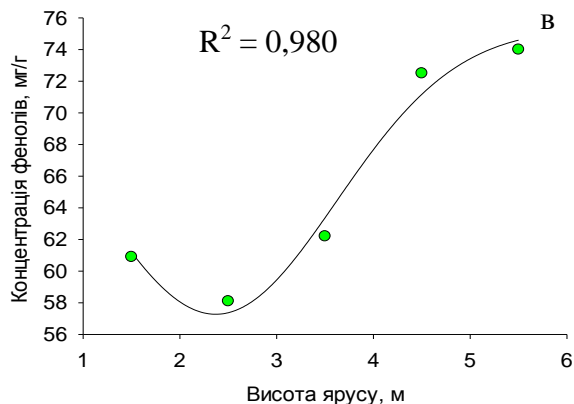
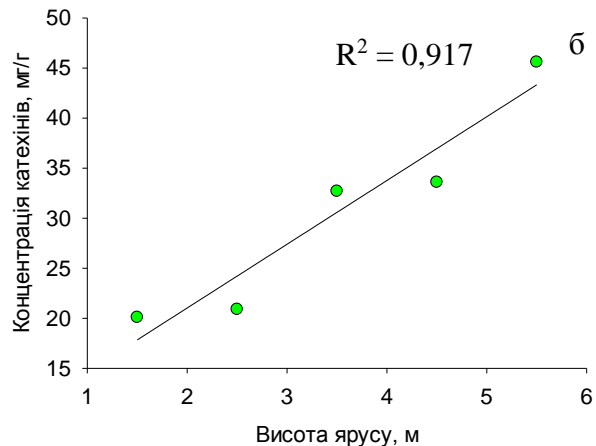
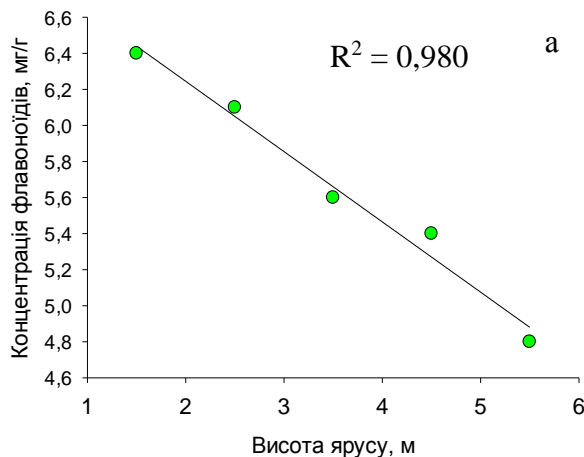
Складний характер їхнього накопичення в листках може бути пов'язаний з дією комплексу чинників,

Ліханов А. Ф., Мірошник Н. В., Шевчук М. О., Дубчак М. Ю., Мазура М. Ю.

що потребує додаткових досліджень, тому придатнішим для інтерпретації є лінійні процеси вздовж градієнту вимірюваного параметру. Загальний стан рослинного організму характеризують кількісне і якісне співвідношення різних класів фенольних сполук у тканинах листків,

які є динамічними показниками екологічно обумовленої спрямованості вторинного метаболізму.

Виявлено обернений зв'язок між висотою ярусу крони і відношенням умісту в листках флавоноїдів до катехінів (рис. 4.6, г).



2. Ярусна залежність вмісту фенольних сполук у листках *B. pendula*

Цей факт указує на перевагу у вторинному метаболізмі синтезу катехінів, яка пов'язана з висотою положення метамерів у кроні (табл. 2). Катехіни (флаван-3-оли) відносяться до класу поліфенольних сполук, з

надзвичайно високою антиоксидантною активністю. В метаболічних ланцюгах інтенсивність їхнього синтезу є результатом конкуренції з ферментними системами поліфенолів іншого класу за субстрат.

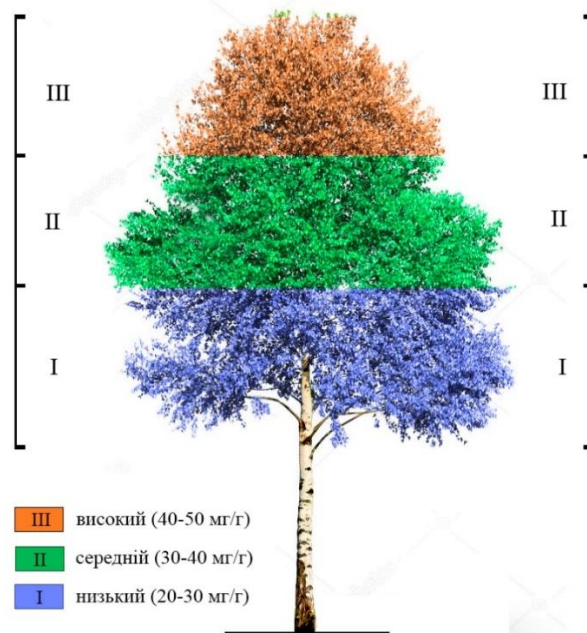
2. Коефіцієнти функцій і точність апроксимації, що описують ярусну мінливість фенольних сполук у листках *B. pendula*

Клас та співвідношення сполук	Коефіцієнт	Значення коефіцієнта	t	P	R ²
Флавоноїди	y ₀	7,025 ± 0,121	57,892	0,0001	0,980
	a	-0,390 ± 0,032	-12,132	0,001	
Катехіни	y ₀	8,285 ± 4,191	1,9768	0,142	0,917
	a	6,370 ± 1,110	5,7375	0,011	
Відношення Фл/Кт	y ₀	39,635 ± 3,538	11,2038	0,0015	0,912
	a	-5,250 ± 0,937	-5,6021	0,0112	
Феноли	a	-18,090 ± 2,90	-6,2278	0,1014	0,980
	b	1,246 ± 0,318	3,9146	0,1592	
	x ₀	2,371 ± 0,175	13,5396	0,0469	
	y ₀	75,36 ± 2,899	26,0003	0,0245	

Тому підвищення кількості одного класу речовин за умов незмінної кількості спільного субстрату буде викликати зменшення іншого. Адитивний вплив підвищеної інсоляції і дефіциту вологи у верхніх ярусах призводить до нагрівання поверхні листків особливо у спекотні дні. Тому збільшення кількості катехінів у листках є захисною реакцією. Фенольні сполуки активно поглинають ультрафіолетові промені світла, нейтралізують надмірне утворення вільних радикалів, полімеризуються за участю ферментів. Форма і розміри клітин залежать від швидкості включення фенолів, зокрема

оксикоричних кислот у структури клітинних стінок рослин. Дефіцит вологи компенсується зменшенням розмірів клітин, формуванням товстішого шару кутикули і підвищеною лігніфікацією вторинних стінок клітин провідних і механічних тканин.

За кількісними показниками крони рослин *B. pendula*, як і *A. hippocastanum* (Ліханов та ін., 2016) умовно можна умовно поділити на три зони: нижню (I) – з низьким (20-30 мг/г), центральну (II) – середнім (30-40 мг/г) і верхню (III) – високим (40-50 мг/г) умістом катехінів і проантоціанідинів (рис. 3).



3. Вертикальний градієнт нагромадження катехинів у листках *B. pendula* в умовах урбофітоценозів

Закономірності вертикального розподілу різних класів фенольних сполук, зокрема проантоціанідинів і катехинів, є результатом реалізації індивідуальної адаптаційної стратегії рослини. Специфіка просторового розподілу ВМ також залежить від особливостей метаболізму, які притаманні виду, фізико-хімічними властивостями речовин, а також функціями, які ці речовини виконують у тканинах і органах. Висока вибіркова здатність до поглинання ультрафіолету визначає роль поліфенолів у забезпеченні стабільного функціонування фотосинтетичного апарату рослин, особливо на ранніх стадіях онтогенезу. Так, листки *B. pendula* реагують на підвищене УФ-В-випромінювання (315-280 нм)

посиленим синтезом похідних кверцетину (Keski-Saari et al. 2005). Під дією УФ-В у листках сіянців *B. pubescens* та *B. pendula* вміст флавонолу підвищується на 35% та 28% відповідно (Keski-saari, 2005). В умовах парнику в листках *B. pendula* під впливом УФ-В також збільшується вміст 3-галактозид, 3-рамнозид кверцетину, а також кверцетину 3-глюкозиду і глюкуроніду та кверцетину 3-арабінозиду (Tegelberg et al., 2001).

Відомо, що УФ-В опромінення в листках *B. pendula* стимулює активність нітратредуктази (НР) – ферменту, який бере участь у генерації NO (Zhang, 2011). Після опромінення у рослин *B. pendula* цей процес відбувається через експресію гену

Ліханов А. Ф., Мірошник Н. В., Шевчук М. О., Дубчак М. Ю., Мазура М. Ю.

NIA1 (Wilkinson, 1993). NO активізує систему захисних реакцій в рослинних клітинах як сигнальна молекула (Lozano-Juste, 2010). Внаслідок цього у клітинах збільшується кількість флавоноїдів (Zhang, 2011). Водночас існують різні дані відносно якісних і кількісних показників вмісту фенольних сполук у вегетативних органах. Так, фінськими дослідниками (Stark, 2008) виявлено достатньо високе коливання вмісту загальних фенолів у листках *B. pendula* протягом вегетаційного періоду. Уміст деяких флавоноїдів у популяціях також може суттєво коливатись. Також опубліковані дані, що протягом вегетаційного періоду в листках *B. pendula* збільшувалась концентрація розчинних проантоціанідинів, тоді як уміст галотанінів та флавоноїдних глікозидів, пов'язаних з клітинною стінкою, знижувався після завершення росту листків (Riipi, 2002).

Отже, вертикальна (ярусна) мінливість морфометричних параметрів і фізіологічного стану листків *B. pendula* є результатом пристосування рослини до градієнту зовнішніх чинників, а також природнього просторового розподілу необхідних базових ресурсів. Для інтродуцентів, за умов стабільно активного росту і розвитку рослин, значення ярусної мінливості може бути показником їхнього інтродукційного

потенціалу та дозволяє робити певні прогнози щодо їхнього можливого поширення.

Висновки і перспективи.

Вертикальна (ярусна) мінливість параметрів листків (довжина, ширина та площа листкової пластинки) описується логнормальною функцією.

Індекс співвідношення вмісту флавоноїдів до загальних фенолів, і катехінів у рослин *B. pendula* має обернену залежність з висотою ярусу крони. Отже, основними протекторами і регуляторами надлишкової інсоляції, перепадів вологості і добової температури є гідролізовані та конденсовані таніни.

Флавоноїди, які синтезуються в листках у меншій кількості виконують регуляторні та репараційні функції, особливо у разі порушення цілісності тканин і органів. Амплітуда вертикальної мінливості рівня накопичення фенольних сполук у листках є показником загальної чутливості рослинного організму до абіотичних чинників, або їхньої адитивної дії.

Дослідження вертикальної (ярусної) мінливості листків рослин роду *Betula* L. є перспективними для визначення інтродукційного потенціалу видів і розробки прогнозів щодо їхнього поширення в умовах зміни клімату.

Список використаних джерел

1. Запромєтов М. Н. Фенольные соединения. Распространение, метаболизм и функция в растениях: монографія. М. : Наука, 1993, 272 с.

2. Иванов В.П., Марченко С.И., Акименков Н. В. Использование асимметрии площадей листовых пластинок *Betula pendula* в качестве индикатора экологического состояния природной среды. Вестник МарГТУ. 2009. №3. С. 68-74.

3. Кавелєнова Л.М., Лищинская С.Н., Карандаєва Л.Н. Особенности сезонной динамики водорастворимых фенольных соединений в листьях березы повислой в условиях урбосреды в лесостепи (на примере Самары). Химия растительного сырья, 2001. №3. С. 91-96

4. Ліханов А. Ф., Пентелюк О. С., Григорюк І. П., Костєнко С. М. Просторова специфічність нагромадження фенолів у листках рослин гіркокаштана звичайного (*Aesculus hippocastanum* L.). Біоресурси і природокористування. 2016. Т.8. №3-4. С. 5-13.

doi: <http://dx.doi.org/10.31548/bio2016.03.001>

5. Методы определения редокс-статуса культивируемых клеток растений / (Г. В. Сибгатуллина, Л. Р. Хаертдинова, Е. А. Гумєрова и др.). Казань : Казанский (Приволжский) Федер. ун-т., 2011. 61 с.

6. Семенов А.А. Очерк химии природных соединений: монографія. Новосибирск: Наука. Сиб. изд. фирма, 2000. 664 с.

7. Харборн Д. Введение в экологическую биохимию: монографія. М.: Мир, 1985. 312 с.

8. Keski-Saari, S., Pusenius, J., Julkunen-Tiitto, R.. (2005) Phenolic compounds in seedlings of *Betula pubescens* and *B. pendula* are affected by enhanced UVB radiation and different nitrogen regimens during early ontogeny. Glob. Chang. Biol. Vol.11. P.1180-1194. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00964.x

9. Lozano-Juste, J., Leon J. (2010) Enhanced abscisic acid-mediated responses in nia1nia2noa1-2 triple mutant impaired in NIA/NR- and AtNOA1-dependent nitric oxide

biosynthesis in *Arabidopsis*. Plant Physiol. Vol.152. P.891-903.

doi:10.1104/pp.109.148023

10. Riipi M., Ossipov V., Lempa K., Haukioja E., Koricheva J., Ossipova S., Pihlaja K. (2002) Seasonal changes in birch leaf chemistry: are there trade-offs between leaf growth and accumulation of phenolics? Oecologia. Vol.130. P. 380-390. doi:10.1007/s00442-001-0826-z

11. Seigler D.S., Price P.W. (1976) Secondary compounds in plants: primary functions. Am. Nat. Vol.110. P.101-105. <https://www.jstor.org/stable/2459879>

12. Stark S., Julkunen-Tiitto R., Holappa E., Mikkola K., Nikula A. (2008) Concentrations of Foliar Quercetin in Natural Populations of White Birch (*Betula pubescens*) Increase with Latitude Journal of Chemical Ecology. Vol. 34. P.1382-1391. doi:10.1007/s10886-008-9554-8

13. Tegelberg, R., Julkunen-Tiitto, R., Aphalo, P. J. (2001) The effects of long-term elevated UV-B on the growth and phenolics of field-grown silver birch (*Betula pendula*). Glob. Chang. Biol. Vol.7 P. 839-848. doi: 10.1046/j.1354-1013.2001.00453.x

14. Wilkinson, J.Q., Crawford N.M. (1993) Identification and characterization of chlorate-resistant mutant of *Arabidopsis thaliana* with mutations in both nitrate reductase structural genes NIA1 and NIA2. Mol. Gen. Genet. – Vol.239. – P.289-297. <https://doi.org/10.1007/BF00281630>

15. Zhang, M., Dong, J.-F., Jin, H.-H., Sun, L.-N., Xu, M.-J. (2011) Ultraviolet-B-induced flavonoid accumulation in *Betula pendula* leaves is dependent upon nitrate reductase-mediated nitric oxide signaling. Tree Physiology. Vol.31(8). P.798-807. doi:10.1093/treephys/tpz070

References

1. Zaprometov M. N. (1993) Fenolnye soedineniya. Rasprostranenie, metabolizm i funkczija v rasteniyakh. M.: Nauka, 272.

2. Ivanov V.P., Marchenko S.I., Akimenkov N. V. (2009) Ispolzovanie asimmetrii ploshhadej listovykh plastinok *Betula pendula* v kachestve indikatora ekologicheskogo sostoyaniya prirodnoj sredy. Vestnik MarGTU. No3. P. 68-74.

Ліханов А. Ф., Мірошник Н. В., Шевчук М. О., Дубчак М. Ю., Мазура М. Ю.

3. Kavelenova L.M., Lishhinskaya S.N., Karandaeva L.N. (2001) Osobennosti sezonnoj dinamiki vodorastvorimyykh fenolnykh soedinenij v listyakh berezy povisloj v usloviyakh urbosredy v lesostepi (na primere Samary). Khimiya rastitelnogo syrya. No 3. P. 91-96

4. Likhanov A. F., Pentelyuk O. S., Grigoryuk I. P., Kostenko S. M. (2016) Prostorova specifikhnost nagromadzhennya fenoliv u listkakh roslin girkokashtana zvizhajnoho (*Aesculus hippocastanum* L.). Bioresursi i prirodokoristuvannya. T.8 (3-4). P. 5-13.

doi:<http://dx.doi.org/10.31548/bio2016.03.001>

5. Metody opredeleniya redoks-statusa kultiviruemykh kletok rastenij (2011) / (G. V. Sibgatullina, L. R. Khaertdinova, E. A. Gumerova i dr.). – Kazan : Kazanskij (Privolzhskij) Feder. un-t., 61.

6. Semenov A.A. (2000) Oчерк khimii prirodnykh soedinenij. Novosibirsk: Nauka. Sib. izd. Firma, 664.

7. Kharborn D. (1985) Vvedenie v ekologicheskuyu biokhimiю. M.: Mir, 312.

8. Keski-Saari, S., Pusenius, J., Julkunen-Tiitto, R. (2005) Phenolic compounds in seedlings of *Betula pubescens* and *B. pendula* are affected by enhanced UVB radiation and different nitrogen regimens during early ontogeny. Glob. Chang. Biol., 11, 1180-1194. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00964.x

9. Lozano-Juste, J., Leon J. (2010) Enhanced abscisic acid-mediated responses in *nia1nia2noa1-2* triple mutant impaired in NIA/NR- and AtNOA1-dependent nitric oxide biosynthesis in *Arabidopsis*. Plant Physiol., 152, 891-903. doi:10.1104/pp.109.148023

10. Riipi M., Ossipov V., Lempa K., Haukioja E., Koricheva J., Ossipova S., Pihlaja K. (2002) Seasonal changes in birch leaf chemistry: are there trade-offs between leaf growth and accumulation of phenolics? Oecologia, 130, 380-390. doi:10.1007/s00442-001-0826-z

11. Seigler D.S., Price P.W. (1976) Secondary compounds in plants: primary functions. Am. Nat., 110, 101-105. <https://www.jstor.org/stable/2459879>

12. Stark S., Julkunen-Tiitto R., Holappa E., Mikkola K., Nikula A. (2008) Concentrations of Foliar Quercetin in Natural Populations of White Birch (*Betula pubescens*) Increase with Latitude Journal of Chemical Ecology., 34, 1382-1391. doi:10.1007/s10886-008-9554-8

13. Tegelberg, R., Julkunen-Tiitto, R., Aphalo, P. J. (2001) The effects of long-term elevated UV-B on the growth and phenolics of field-grown silver birch (*Betula pendula*). Glob. Chang. Biol., 7, 839-848. doi: 10.1046/j.1354-1013.2001.00453.x

14. Wilkinson, J.Q., Crawford N.M. (1993) Identification and characterization of chlorate-resistant mutant of *Arabidopsis thaliana* with mutations in both nitrate reductase structural genes NIA1 and NIA2. Mol. Gen. Genet., 239, 289-297. <https://doi.org/10.1007/BF00281630>

15. Zhang, M., Dong, J.-F., Jin, H.-H., Sun, L.-N., Xu, M.-J. (2011) Ultraviolet-B-induced flavonoid accumulation in *Betula pendula* leaves is dependent upon nitrate reductase-mediated nitric oxide signaling. Tree Physiology, 31(8), 798-807. doi:10.1093/treephys/tpr070

LAYER VARIABILITY OF MORPHOMETRIC AND PHYTOCHEMICAL SIGNS OF *BETULA PENDULA* ROTH. LEAVES

A. F. Likhanov, N. V. Miroshnik, M. O. Shevchuk,
M. Yu. Dubchak, M. Yu. Mazura

Abstract. Morphometric parameters of *Betula pendula* Roth. leaves were measured using a specialized program for digital image processing. Quantitative indicators of the

Ліханов А. Ф., Мірошник Н. В., Шевчук М. О., Дубчак М. Ю., Мазура М. Ю.

content in the leaves of total phenols, catechins and flavonoids were determined by spectrophotometric methods.

*It was found that the leaves of *Betula pendula* in the central part of the crown were the smallest in linear size and area. The tier dependence of morphometric parameters (length and width of leaf blade, area) was described by a lognormal function with an approximation accuracy of 0.955 to 0.996.*

The distribution of phenolic compounds in leaf tissues was relatively uniform. The spatial distribution of flavonoids in the leaves had an inverse relationship, which was described by a linear function. The difference between the maximum and minimum number was 25%. The concentration of catechins, on the contrary, directly depended on the height of the tier of the crown. At the top of the crown, this figure reached 48 mg/g of raw weight, at the bottom of the crown it was almost twice as small.

*An inverse relationship was found between the height of the crown layer and the ratio of flavonoids to catechins in the leaves, indicating predominance in the secondary metabolism of catechin synthesis, the accumulation of which in the leaves is closely related to the location of metamers in the crown. It is shown that the vertical or tier variability of morphometric parameters and the content of phenolic compounds of *Betula pendula* leaves is the result of plant adaptation to the gradient of abiotic factors.*

*It has been suggested that for introducers of the *Betula L.* genus, under conditions of stable active growth and development, the value of layer variability may be an indicator of the introductory potential of plants, which allows making certain predictions about the possibilities of their spread.*

Key words: *woody plants, secondary metabolites, catechins, phenols, flavonoids, urbophytocenosis*