

Разнообразие структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата гидрофильных растений реки Максимиха (Республика Бурятия, Россия)

Diversity of structural and functional parameters of the photosynthetic apparatus among hydrophilic plants of the Maksimikha River (Republic of Buryatia, Russia)

Ронжина Д. А.^{1,2}, Рупышев Ю. А.³, Иванова Л. А.^{1,2}, Мигалина С. В.^{1,2}, Иванов Л. А.^{1,2}

Ronzhina D. A.^{1,2}, Rupyshev Yu. A.³, Ivanova L. A.^{1,2}, Migalina S. V.^{1,2}, Ivanov L. A.^{1,2}

¹ Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия.

E-mail: dar03@mail.ru; Ivanova.Larissa@list.ru; fterry@mail.ru; l.a.ivanov@utmn.ru

¹ Institute Botanic Garden, UB RAS, Yekaterinburg, Russia

² Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия

² Tyumen State University, Tyumen, Russia

³ Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия. E-mail: rupyshv@mail.ru

³ Institute of General and Experimental Biology SB RAS, Ulan-Ude, Russia

Реферат. Изучены структурно-функциональные параметры листьев у 21 доминирующих и обильных видов, произрастающих на мелководьях, отмелях и избыточно увлажненных берегах в устье реки Максимиха (Баргузинский район, Республика Бурятия). Анализ коэффициентов вариации выявил, что у гидрофильных растений наиболее переменными были показатели, связанные с размерами листовой пластинки – площадь и толщина листа (170 и 130 % соответственно). Параметры, связанные со структурой листа, – плотность листа и содержание сухого вещества (ССВ) в листе – зависели от степени гидрофильности растений. В среднем листья гидрофитов имели более плотные листья (на 41 %) с большим ССВ (на 38 %), по сравнению с гелофитами. Функциональные показатели фотосинтетического аппарата прибрежно-водных растений, такие как содержание хлорофиллов в единице массы и площади листа, а также скорость поглощения CO₂ были наиболее стабильными среди изученных параметров (коэффициенты вариации – 37, 33 и 29 % соответственно). Функциональные параметры листа, связанные с регуляцией водного обмена, – скорость транспирации и эффективность использования воды – зависели от степени гидрофильности растений. В среднем листья гидрофитов имели на 38 % меньшую скорость транспирации и на 29 % большую эффективность использования воды, по сравнению с гелофитами. Сделано заключение, что при уменьшении степени гидрофильности растений в ряду гелофиты – гидрофиты происходит структурная перестройка листа в сторону увеличения его плотности и содержания сухого вещества, что сопровождается уменьшением скорости транспирации и закономерным возрастанием эффективности использования воды.

Ключевые слова. Гелофиты и гидрофиты, поглощение CO₂, содержание хлорофиллов, толщина и плотность листа, транспирация.

Summary. Structural and functional parameters of leaves were studied in 21 dominant and abundant species growing in shallow waters and excessively moistened banks at the mouth of the Maksimikha River (Barguzinsky district, Republic of Buryatia). The analysis of the variation coefficients revealed that in hydrophilic plants, the most variable were indicators associated with the size of the leaf blade – the area and thickness of the leaf (170 and 130 %, respectively). The parameters associated with the leaf structure, leaf density and dry matter content (DMC), depended on the degree of plant hydrophilicity. On average, the leaves of hygrophytes had denser leaves (by 41 %) with a higher DMC (by 38 %) compared to helophytes. The functional photosynthetic apparatus indicators of wetland plants, such as the content of chlorophylls per unit mass and leaf area, as well as the rate of CO₂ uptake, were the most stable among the studied parameters (variation coefficients were 37, 33, and 29 %, respectively). On average, hygrophyte leaves had a 38 % lower transpiration rate and 29 % higher water use efficiency compared to helophytes. It was concluded that with a decrease in the degree of hydrophilicity of plants in the series helophytes – hygrophytes, the structural rearrangement of the leaf occurs in the direction of increasing its density and dry matter content, which is accompanied by a decrease in the transpiration rate and an increase in the water use efficiency.

Key words. Chlorophyll content, CO₂ uptake, helophytes and hygrophytes, leaf thickness and density, transpiration.

Введение. Структурно-функциональные параметры листьев отражают адаптацию фотосинтетического аппарата к климату и локальным условиям местообитания (Ронжина и др., 2010, 2019; Pan et al., 2020). Благодаря сравнительному анализу гидрофильных видов с растениями мезофитами были выявлены основные механизмы приспособления растений к произрастанию в условиях избытка влаги, которые заключаются в развитии аэренхимы, увеличении доли мезофилла и возрастании скорости транспирации (Ронжина, Пьянков, 2001; Wetzel, 2001). Тем не менее гидрофильные растения занимают большой спектр обводненных и переувлажненных экотопов и представляют собой разнообразную группу с разной степенью зависимости от водной среды: гидрофиты, гелофиты, гигрофиты, мезогигрофиты и гигромезофиты.

Целью нашей работы было изучить разнообразие структурно-функциональных параметров листьев у видов прибрежно-водных растений с разной степенью гидрофильности.

Материалы и методы. Исследования проведены в Баргузинском р-не Республики Бурятия летом 2020 г. в устье р. Максимиха, впадающей в озеро Байкал. Были определены структурно-функциональные параметры листьев у 21 вида доминирующих и обильных видов, произрастающих на мелководьях, отмелях и избыточно увлажненных берегах. Изученные виды прибрежно-водных растений относились к группам с разной степенью зависимостью от водной среды. Среди них были 2 вида гидрофитов (*Persicaria amphibia* (L.) S.F. Grey и *Veronica anagalis-aquatica* L.), 6 видов гелофитов (*Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Naumburgia thyrsoflora* (L.) Reichend., *Scirpus hippolyti* (V.I. Krecz.) V.I. Krecz. ex Grossh. и *Sparganium emersum* Rehm.), 10 видов гигрофитов (*Bidens cernua* L., *Bidens tripartita* L., *Carex acuta* L., *Carex appendiculata* (Trautv. et C.A. Mey.) Kuk., *Carex vesicata* Meinsh., *Glyceria triflora* (Korsh.) Kom., *Juncus atrofuscus* Rupr., *Persicaria hydropiper* (L.) Delarbre, *Persicaria minor* (Huds.) Opiz и *Triglochin palustre* L.) и 3 вида гигромезофитов (*Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Epilobium adenocaulon* Hausskn. и *Juncus filiformis* L.).

На свежесобранных листьях измеряли толщину листа с помощью цифрового микрометра РК-1012E (Mitutoyo Corp., Япония). Затем листья фотографировали, высушивали и взвешивали. Площадь листьев определяли с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия). Используя измеренные параметры (площадь, толщина, сухой вес листа), рассчитывали сухой вес единицы площади листа, плотность листа и содержание сухого вещества в листе (Ронжина, 2017).

Максимальную скорость поглощения CO₂ и скорость транспирации измеряли с помощью системы газоанализа Li-6400xt (Li-COR, США) при освещенности 1800 мкмоль/(м² с), содержании CO₂ 380 ppm, влажности 50 % и температуре 24 °С.

Для измерения содержания пигментов брали высечки из тех же листьев, на которых определяли газообмен. Пигменты экстрагировали 80%-м ацетоном и измеряли оптическую плотность экстрактов на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (HACH, США). Содержание хлорофиллов и каротиноидов рассчитывали по формулам (Lichtenthaler, Wellburn, 1983) с пересчетом на единицу сухого веса и площади листа. Долю хлорофиллов, входящих в светособирающий комплекс, определяли, используя подход О. А. Дымовой и Т. К. Головки (2007). Фотосинтетическую активность хлорофилла рассчитывали делением скорости поглощения CO₂ на единицу площади листа на содержание пигментов в единице площади листа (Ронжина, 2020).

В соответствии с общепринятыми представлениями структурно-функциональные показатели листьев определяли в трех биологических повторностях.

Результаты и их обсуждение. Анализ коэффициентов вариации структурно-функциональных параметров выявил, что у гидрофильных растений наиболее вариabельными были показатели, связанные с размерами листовой пластинки – площадь и толщина листа (табл.).

Площадь листа изменялась у прибрежно-водных растений от 2 см² у *Persicaria minor* и *Triglochin palustre* до 39 см² у *Glyceria triflora*, толщина листа – от 100 мкм у *Persicaria minor* до 990 мкм у *Juncus atrofuscus*. Различие средних значений этих двух параметров между группами гелофитов и гигрофитов не обнаружено (табл.). Ранее нами было показано, что большая изменчивость площади и толщины листа у гидрофильных растений устья р. Максимиха обусловлена систематической принадлежностью видов, а именно – однодольные виды имели более крупные (в 1,3 раза) и толстые (в 3 раза) листья, по сравнению с двудольными (Ронжина и др., 2021).

Напротив, параметры, связанные со структурой листа, – плотность листа и содержание сухого вещества (ССВ) в листе – зависели от степени гидрофильности растений. Так, наименьшие плотности листьев и ССВ обнаружены у гидрофита *Veronica anagalis-aquatica* (0,082 г/см³ и 109 мг/г сыр. веса соответственно), а максимальные значения этих параметров у гигромезофита *Persicaria minor* (0,419 г/см³ и 425 мг/г сыр. веса соответственно). В среднем листья гигрофитов имели более плотные листья (на 41 %) с большим ССВ (на 38 %), по сравнению с гелофитами (табл.).

Таблица

Листовые параметры (среднее со стандартной ошибкой) гидрофильных растений с разной степенью связи с водной средой

Показатели	Коэффициент вариации, %	Группы	
		Гидрофиты и гелофиты (n = 8)	Гигрофиты и мезогигрофиты (n = 13)
Площадь листа, см ²	170	33 ± 21 a	14 ± 3 a
Толщина листа, мкм	130	700 ± 300 a	370 ± 80 a
Сухой вес единицы площади листа, г/м ²	60	61 ± 16 a	48 ± 6 a
Плотность листа, г/см ³	57	0,13 ± 0,02 a	0,18 ± 0,03 b
Содержание сухого вещества, мг/г сыр. веса	46	188 ± 23 a	260 ± 33 b
Содержание хлорофиллов, мг/г сух. веса	37	8,7 ± 1,2 a	8,9 ± 0,9 a
Содержание каротиноидов, мг/г сух. веса	37	1,9 ± 0,2 a	2,0 ± 0,2 a
Содержание хлорофиллов, мг/дм ²	33	4,1 ± 0,5 a	3,9 ± 0,4 a
Содержание каротиноидов, мг/дм ²	29	0,91 ± 0,11 a	0,83 ± 0,06 a
Доля хлорофиллов светособирающего комплекса, %	15	60 ± 4 a	61 ± 3 a
Поглощение CO ₂ , мкмоль/(г хлорофилла*с) (фотосинтетическая активность хлорофилла)	29	27 ± 4 a	28 ± 2 a
Скорость транспирации, ммоль H ₂ O/(м ² *с)	57	4,1 ± 0,8 a	2,6 ± 0,3 b
Эффективность использования воды, мкмоль CO ₂ /моль H ₂ O	37	51 ± 9 a	66 ± 6 b

Примеч.: n – число изученных видов; буквами (a, b) обозначена достоверность отличий по критерию Стьюдента при p < 0,05.

Функциональные показатели фотосинтетического аппарата прибрежно-водных растений, такие как содержание пигментов в единице массы и площади листа, а также скорость поглощения CO₂ были наиболее стабильным среди изученных параметров (табл.). Содержание хлорофиллов изменялось от 2,0 мг/дм² у *Persicaria minor* до 6,7 мг/дм² у *Juncus atrofuscus*. Скорость фотосинтеза варьировала от 9 мкмоль CO₂/(г хлорофилла*с) у *Naumburgia thyriflora* до 42 мкмоль CO₂/(г хлорофилла*с) у *Persicaria amphibia*. Небольшая изменчивость показателей пигментного комплекса у изученных гидрофильных растений обусловлена схожими условиями освещения на мелководьях, отмелях и избыточно ув-

лажных берегах при отсутствии затенения со стороны древесных растений. Сходство средних значений скорости поглощения CO_2 при близком содержании хлорофиллов у гелофитов и гидрофитов свидетельствует об одинаковой фотосинтетической активности хлорофилла у прибрежно-водных растений с разной степенью зависимости от водной среды.

Функциональные показатели листа, связанные с регуляцией водного обмена, – скорость транспирации и эффективность использования воды – зависели от степени гидрофильности растений. В среднем листья гидрофитов имели на 38 % меньшую скорость транспирации и на 29 % большую эффективность использования воды, по сравнению с гелофитами (табл.).

Сделано заключение, что при уменьшении степени гидрофильности растений в ряду гелофиты – гидрофиты происходит структурная перестройка листа в сторону увеличения его плотности и содержания сухого вещества, что сопровождается уменьшением скорости транспирации и закономерным возрастанием эффективности использования воды.

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

ЛИТЕРАТУРА

Дымова О. А., Головки Т. К. Состояние пигментного аппарата растений живучки ползучей в связи с адаптацией к световым условиям произрастания // Физиология растений, 2007. – Т. 54. – С. 521–528.

Ронжина Д. А. Распространение, конкурентоспособность и семенная продуктивность *Bidens frondosa* L. на Среднем Урале // Российский журнал биологических инвазий, 2017. – Т. 10, № 3. – С. 68–79.

Ронжина Д. А. Экологическая дифференциация инвазивных и аборигенных видов рода *Epilobium* в прибрежно-водных экосистемах связана с функциональными особенностями растений // Российский журнал биологических инвазий, 2020. – Т. 13, № 1. – С. 38–51.

Ронжина Д. А., Иванов Л. А., Пьянков В. И. Химический состав листа и структура фотосинтетического аппарата высших водных растений // Физиология растений, 2010. – Т. 57, № 3. – С. 389–397.

Ронжина Д. А., Иванова Л. А., Иванов Л. А. Листовые функциональные черты и биомасса растений ветландов в лесной и степной зонах // Физиология растений, 2019. – Т. 66, № 3. – С. 207–217. DOI: 10.1134/S0015330319030126

Ронжина Д. А., Пьянков В. И. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов: I. Общая характеристика мезофилла листа и сравнение с наземными растениями // Физиология растений, 2001. – Т. 48, № 5. – С. 661–669.

Ронжина Д. А., Рупышев Ю. А., Иванова Л. А., Мигалина С. В., Иванов Л. А. Функциональные свойства прибрежно-водных растений и сообществ в устье реки Максимиха (Республика Бурятия, Россия) // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: материалы IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием (г. Улан-Удэ, 15–18 июня 2021 г.). – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2021. – С. 391–394.

Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // Biochemical Society Transactions, 1983. – Vol. 603. – P. 591–592.

Pan Y., Cieraad E., Armstrong J., Armstrong W., Clarkson B. R., Colmer T. D., Pedersen O., Visser E. J. W., Voeselek L. A. C. J., van Bodegom P. M. Global patterns of the leaf economics spectrum in wetlands // Nature Communications, 2020. – Vol. 11. Article number 4519. DOI: 10.1038/s41467-020-18354-3

Wetzel R. G. Limnology. Lake and River Ecosystems. – San Diego: Academic, 2001. – 678 p.