

Связь листовых параметров с экологическим оптимумом и устойчивостью вида у растений ветландов

Leaf trait relationships with species ecological optimum and sustainability across wetland plants

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}, Rupyshv 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

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

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

Реферат. Изучены структурно-функциональные параметры листьев у 19 доминирующих и наиболее обильных видов растительных сообществ на мелководьях, отмелях и избыточно увлажненных берегах в устье реки Максимихи (Баргузинский район, Республика Бурятия). Для характеристики экологического оптимума вида были использованы шкалы Д. Н. Цыганова (1983), для оценки устойчивости – потенциальная экологическая валентность вида по шкале освещенности, а также климатический и почвенный индексы толерантности видов (Жукова и др., 2010). Показано, что индекс климатической толерантности вида отрицательно коррелировал с сухим весом единицы площади листа (УППЛ) ($r = -0,68$) и положительно – с фотосинтетической активностью хлорофилла ($r = 0,51$). Выявлена тенденция уменьшения УППЛ и содержания сухого вещества в листе (ССВ) и увеличения фотосинтетической активности хлорофилла у более теплолюбивых растений ветландов. Площадь листа положительно коррелировала с баллами оптимума вида по шкалам увлажнения и кислотности почв ($r = 0,59$ и $r = 0,72$ соответственно). УППЛ, содержание и фотосинтетическая активность хлорофилла коррелировали с баллами оптимума по шкале обеспеченности почвы азотом ($r = -0,53$, $r = -0,50$ и $r = 0,72$ соответственно). Индекс толерантности вида к почвенным факторам был связан только с содержанием хлорофиллов ($r = 0,68$) и каротиноидов ($r = 0,55$) в единице площади листа. Потенциальная экологическая валентность вида по световому фактору положительно коррелировала с плотностью листа и ССВ ($r = 0,58$ и $r = 0,57$ соответственно). Сделано заключение, что термоклиматический оптимум видов прибрежно-водных растений, а также их устойчивость к климату связаны с изменением УППЛ и фотосинтетической активности хлорофилла. Эдафические факторы оказывали большее влияние на структурно-функциональные параметры листьев, чем климатические, что выразилось в большом числе связей между почвенными шкалами и листовыми чертами. Устойчивость растений ветландов к более широкому диапазону эдафических условий была связана с высоким содержанием хлорофиллов и каротиноидов.

Ключевые слова. Индекс толерантности, климат, содержание хлорофиллов, содержание сухого вещества в листе, плотность листа, площадь листа, УППЛ, фотосинтетическая активность хлорофилла, шкалы Цыганова, эдафические факторы.

Summary. Structural and functional parameters of leaves were studied in 19 dominant and abundant species growing in shallows and wet riversides at the mouth of the Maksimikha River (Barguzinsky district, Republic of Buryatia). To evaluate the species ecological optimum Tsyganov's scales were used (Tsyganov, 1983). To assess the resistance, the potential ecological valence of the species on the illumination scale, as well as the climatic and soil tolerance indices of the species were applied (Zhukova et al., 2010). It was shown that the index of climatic tolerance of the species was negatively correlated with the leaf mass per area (LMA) ($r = -0,68$) and positively with the chlorophyll photosynthetic activity of ($r = 0,51$). A tendency was revealed to decrease in LMA and leaf dry matter content (LDMC) and increase in the chlorophyll photosynthetic activity in more thermophilic wetland plants. Leaf area positively correlated with the scores of the species optimum on the soil moisture and acidity scales ($r = 0,59$ and $r = 0,72$, respectively). LMA, the content and photosynthetic activity of chlorophyll correlated with the optimum scores on the soil nitrogen supply scale ($r = -0,53$,

$r = -0,50$ and $r = 0,72$, respectively). The tolerance index of the species to soil factors was associated only with the content of chlorophylls ($r = 0,68$) and carotenoids ($r = 0,55$) per unit leaf area. The potential ecological valence of the species to illumination was positively correlated with leaf density and LDMC ($r = 0,58$ and $r = 0,57$, respectively). It was concluded that the thermoclimatic optimum of species of wetland plants, as well as their climate sustainability, are associated with changes in the LMA and chlorophyll photosynthetic activity. Edaphic factors had a greater influence on the structural and functional parameters of leaves than climatic ones, which manifested in a large number of relationships between soil scales and leaf traits. Wetland plant tolerance to a wider range of edaphic conditions was associated with a high content of chlorophylls and carotenoids.

Key words. Chlorophyll content, chlorophyll photosynthetic activity, climate, edaphic factors, LDMC, leaf area, leaf density, LMA, tolerance index, Tsyganov' scales.

Введение. Растения ветландов представляют собой таксономически и морфологически разнообразную группу видов, занимающих обводненные и переувлажненные экотопы, такие как мелководья и берега водоемов, отмели и заболоченные луга. Листья гидрофильных растений имеют структурно-функциональные особенности, отличающие их от видов зональных растительных сообществ, которые выражаются в меньшем сухом весе единицы площади листа (УППЛ) и содержании углерода вследствие низкого содержания сухого вещества (ССВ) и развития аэренхимы в листе (Wetzel, 2001; Ronzhina, P'yankov, 2001; Ronzhina et al., 2009, 2019). Обнаружены также изменения листовых параметров у растений ветландов вдоль широтных градиентов, которые отражают адаптацию фотосинтетического аппарата к климатическим условиям (Ronzhina et al., 2019). В то же время отсутствуют исследования связи между структурно-функциональными чертами листьев и экологическим оптимумом и устойчивостью вида. Это связано, прежде всего, со сложностью количественного определения таких характеристик вида. Одним из подходов эмпирической оценки экологических потребностей видов являются шкалы Д. Н. Цыганова (1983), представленные в виде интервальной оценки условий в баллах по 10 климатическим и эдафическим факторам. Использование этих шкал позволяет рассчитать балл условно оптимального режима по каждому фактору. Для характеристики устойчивости вида можно использовать потенциальную экологическую валентность вида, а также климатический и почвенный индексы толерантности (Жукова и др., 2010). Целью нашей работы было выявить, какие структурно-функциональные признаки листьев могут быть количественно связаны с экологическим оптимумом и устойчивостью вида у прибрежно-водных растений.

Материалы и методы. Исследования проведены в сообществах прибрежно-водных растений в устье реки Максимиha, впадающей в озеро Байкал, в Баргузинском р-не Республики Бурятия. Были изучены листовые черты у 19 доминирующих и наиболее обильных видов, произраставших на мелководьях, отмелях и избыточно увлажненных берегах. Среди них были 12 видов класса однодольных: *Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L., *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin., *Carex acuta* L., *Carex vesicata* Meinsh., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Glyceria triflora* (Korsh.) Kom., *Juncus gerardii* subsp. *vvedenskii* (V. I. Krecz.) Novikov, *Juncus filiformis* L., *Schoenoplectus tabernaemontani* (C. C. Gmel.) Palla, *Sparganium emersum* Rehm., *Triglochin palustre* L., и 7 видов класса двудольных: *Bidens cernua* L., *Bidens tripartita* L., *Naumburgia thyrsoflora* (L.) Reichend., *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Grey, *Persicaria hydropiper* (L.) Delarbre, *Persicaria minor* (Huds.) Opiz и *Veronica anagalis-aquatica* L. Для анализа отбирали хорошо развитые растения, находившиеся в фазе цветения (выметывания, колошения). Максимальную скорость поглощения CO_2 и скорость транспирации измеряли с помощью системы газоанализа Li-6400xt (Li-COR, США) при освещенности 1800 мкмоль/(м²/с), содержании CO_2 380 ppm, влажности 50 % и температуре 24 °C. Для определения содержания пигментов брали высечки из свежесобранных листьев и экстрагировали пигменты 80%-м ацетоном. Оптическую плотность экстрактов измеряли на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (HACH, США). Содержание хлорофиллов и каротиноидов рассчитывали по формулам (Wellburn, 1994) с пересчетом на единицу площади листа. Фотосинтетическую активность хлорофилла вычисляли делением скорости поглощения CO_2 на содержание хлорофиллов в единице площади листа (Ronzhina, 2020). 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). Измеренные параметры (площадь, толщина, сухой вес листа) использовали для расчёта сухого веса единицы площади листа (УППЛ), плотности листа и содержания сухого вещества в листе (ССВ) (Ronzhina, 2017). В соответствии с общеприняты-

ми представлениями структурно-функциональные показатели листьев определяли в трех биологических повторностях. Для характеристики экологического оптимума вида были использованы шкалы Д. Н. Цыганова (1983). Балл условно оптимального режима по каждому фактору был рассчитан как среднее из минимума и максимума амплитуды толерантности вида. Для оценки устойчивости вида использованы потенциальная экологическая валентность вида по шкале освещенности, а также климатический и почвенный индексы толерантности видов, которые взяты из работы Л. А. Жуковой с соавт. (2010). Индексы толерантности представляют собой суммы потенциальных экологических валентностей видов, рассчитанных по шкалам Д. Н. Цыганова отдельно для климатических и почвенных факторов. Метод корреляции Спирмена был применен для определения силы и характера связей между изученными листовыми параметрами и баллами, соответствующими оптимуму вида, и индексами толерантности.

Результаты и их обсуждение. Анализ коэффициентов корреляции между структурно-функциональными параметрами листьев и баллами, соответствующими термоклиматическому оптимуму вида, выявил тенденцию уменьшения УППЛ и ССВ у более теплолюбивых растений ветландов (табл.).

Таблица

Коэффициенты корреляции значений листовых параметров с баллами по шкалам факторов Д. Н. Цыганова (1983), соответствующими оптимуму вида, индексами толерантности (Жукова и др., 2010) и потенциальной экологической валентностью вида по фактору освещенности у растений ветландов ($n = 19$) в устье р. Максимиха

| Показатели | Шкалы | | | | ПЭВ Lc | Индекс толерантности | |
|---|-------|------|-------|------|-----------|----------------------|------|
| | Tm | Hd | Nt | Rc | | ITc | ITs |
| Площадь листа, см ² | ns | 0,59 | ns | 0,72 | ns | ns | ns |
| УППЛ, г/м ² | -0,57 | ns | -0,53 | ns | ns | -0,68 | ns |
| Плотность листа, г/см ³ | ns | ns | ns | 0,64 | 0,58 | ns | ns |
| ССВ, мг/г сухого веса | -0,49 | ns | ns | ns | 0,57 | ns | ns |
| Содержание хлорофиллов, мг/дм ² | ns | ns | -0,50 | ns | ns | ns | 0,68 |
| Содержание каротиноидов, мг/дм ² | ns | ns | ns | ns | ns | ns | 0,55 |
| Поглощение CO ₂ , мкмоль/(г хлорофилла ⁴ с) | 0,53 | ns | 0,72 | ns | ns | 0,51 | ns |

Примеч.: коэффициенты корреляции достоверны при $p < 0,05$, ns – не значимы; УППЛ – сухой вес единицы площади листа, ССВ – содержание сухого вещества в листе; ПЭВ – потенциальная экологическая валентность, Tm – термоклиматическая, Hd – шкала увлажнения почв, Nt – шкала богатства почв азотом, Rc – шкала кислотности почв, Lc – шкала освещенности, ITc – климатический индекс толерантности, ITs – почвенный индекс толерантности.

Вероятно, это связано с преобладанием среди изученных видов с высокими баллами по термоклиматической шкале (6 из 9 видов) двудольных растений. Ранее нами было показано, что двудольные виды имели листья с меньшим в 2 раза УППЛ и в 1.4 раза ССВ, по сравнению с однодольными растениями ветландов (Ронжина и др., 2019, 2021). В то же время положительная корреляция между фотосинтетической активностью хлорофилла и термоклиматическим оптимумом вида (табл.) не была связана

с преобладанием двудольных растений, поскольку ранее были обнаружены сходные значения этого параметра у прибрежно-водных растений разных порядков (Ronzhina, 2023). Тенденция увеличения фотосинтетической активности хлорофилла у более теплолюбивых растений ветландов может быть обусловлена более высокой скоростью карбоксилирования, которая имеет тесную связь с температурой (Yang et al., 2018). Корреляции между структурно-функциональными параметрами листьев прибрежно-водных растений и баллами, соответствующими оптимуму вида по другим климатическим шкалам Д. Н. Цыганова (континентальности, влажности и морозности) не обнаружены.

Большее число связей было установлено между листовыми чертами и шкалами почвенных факторов. Так, площадь листа положительно коррелировала с баллами оптимума вида по шкалам увлажнения и кислотности почв (табл.). Связь размеров листа с условиями увлажнения ранее неоднократно показана при исследовании больших наборов видов (Wright et al., 2017; Yang et al., 2018). Недостаток влаги в засушливых условиях ограничивает рост клеток растяжением, что сокращает листовую поверхность растений (Lambers et al., 1998). При закислении почвы растения могут испытывать физиологическую сухость и дефицит питательных элементов (Горышина, 1979), что также должно привести к сокращению площади листьев. Меньшие значения УППЛ были обнаружены у видов, предпочитающих более богатые азотом почвы. Поскольку у гидрофильных растений УППЛ положительно коррелирует с количеством пигментов в единице площади листа (Ronzhina et al., 2004, 2019), у видов с большими баллами оптимума по шкале обеспеченности почвы азотом обнаружено также уменьшение содержания хлорофиллов, в то время как фотосинтетическая активность хлорофилла у этих видов, напротив, была больше (табл.). Последнее демонстрирует, что изменение содержания хлорофиллов у видов, предпочитающих более богатые азотом почвы, не сопровождается уменьшением скорости поглощения CO_2 . Известно, что улучшение обеспеченности растений азотом положительно влияет на скорость процессов карбоксилирования (Yamori et al., 2011).

Анализ показателей, характеризующих устойчивость вида к факторам среды, выявил, что они были связаны с некоторыми листовыми чертами у растений ветландов. Так, потенциальная экологическая валентность вида по световому фактору положительно коррелировала с плотностью листа и ССВ (табл.). Вероятно, это связано с преобладанием среди изученных видов с большим диапазоном устойчивости к уровню освещенности однодольных растений (5 из 8 видов). Ранее нами было показано, что однодольные виды прибрежно-водных растений имели листья с большей плотностью и ССВ, по сравнению с двудольными (Ронжина и др., 2021). Индекс климатической толерантности вида отрицательно коррелировал с УППЛ и положительно с фотосинтетической активностью хлорофилла (табл.). Это показывает, что устойчивость прибрежно-водных растений к климату связана с изменением структуры и функциональной активности листа. Корреляции УППЛ с температурой воздуха и количеством осадков ранее неоднократно были обнаружены при исследовании больших наборов видов (Wright et al., 2005; Yang et al., 2018). Индекс толерантности вида к почвенным факторам положительно коррелировал только с параметрами пигментного комплекса листа у растений ветландов (табл.). Это показывает, что для видов с большим содержанием хлорофиллов и каротиноидов характерна устойчивость к более широкому диапазону эдафических условий. Ранее связь между количеством пигментов и экологическими факторами обнаружена у растений разных эколого-биологических групп из зональных и интразональных сообществ в Монголии (Слемнев и др., 2012; Ivanov et al., 2022).

Сделано заключение, что термоклиматический оптимум видов прибрежно-водных растений, а также их устойчивость к климату связаны с изменением таких функциональных признаков листьев, как УППЛ и фотосинтетической активности хлорофилла. В целом, эдафические факторы оказывали большее влияние на структурно-функциональные параметры листьев, чем климатические, что выразилось в большом числе связей между почвенными шкалами и листовыми чертами. Площадь листа коррелировала с баллами оптимума вида по шкалам увлажнения и кислотности почв, в то время как, УППЛ, содержание и фотосинтетическая активность хлорофилла коррелировали с баллами оптимума по шкале обеспеченности почвы азотом. Устойчивость растений ветландов к более широкому диапазону эдафических условий была связана с большим содержанием хлорофиллов и каротиноидов в единице площади листа.

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

ЛИТЕРАТУРА

- Горьшина Т. К.** Экология растений. – М.: Высш. школа, 1979. – 368 с.
- Жукова Л. А., Дорогова Ю. А., Турмухаметова Н. В., Гаврилова М. Н., Полянская Т. А.** Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2010. – 368 с.
- Ронжина Д. А., Иванов Л. А., Иванова Л. А.** Разнообразие листовых параметров у прибрежно-водных растений Монголии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – Т. 18, № 1. – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2019. – С. 523–526. DOI: 10.14258/pbssm.2019110 137
- 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.
- Слемнев Н. Н., Шереметьев С. Н., Маслова Т. Г., Цоож Ш., Алтанцоож А.** Разнообразие фотосинтетического аппарата растений: анализ биологических, экологических и эволюционных рядов // Бот. журн., 2012. – Т. 97. – С. 1377–1396.
- Цыганов Д. Н.** Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойношироколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 198 с.
- Ivanov L. A., Migalina S. V., Ronzhina D. A., Tumurjav S., Gundsambuu T., Bazha S. N., Ivanova L. A.** Altitude-dependent variation in leaf structure and pigment content provides the performance of a relict shrub in mountains of Mongolia // Ann. Appl. Biol., 2022. – Vol. 181. – P. 321–331. DOI: 10.1111/aab.12778
- Lambers H., Chapin F. S., Pons T. L.** Plant physiological ecology. – New York: Springer-Verlag, 1998. – 540 pp.
- Ronzhina D. A.** Distribution, competitive ability, and seed production of *Bidens frondosa* L. in the Middle Urals // Russ. J. Biol. Invasions, 2017. – Vol. 8. – P. 351–359. DOI: 10.1134/S2075111717040099
- Ronzhina D. A.** Ecological differentiation between invasive and native species of the genus *Epilobium* in riparian ecosystems is associated with plant functional traits // Russ. J. Biol. Invasions, 2020. – Vol. 11. – P. 132–142. DOI: 10.1134/S2075111720020071
- Ronzhina D. A.** Variation in leaf pigment complex traits of wetland plants is related to taxonomy and life forms // Diversity, 2023. – Vol. 15. – Article number 372. DOI: 10.3390/d15030372
- Ronzhina D. A., Ivanov L. A., Lambers G., P'yankov V. I.** Changes in chemical composition of hydrophyte leaves during adaptation to aquatic environment // Russ. J. Plant Physiol., 2009. – Vol. 56. – P. 355–362. DOI: 10.1134/S102144370903008X
- Ronzhina D. A., Ivanova L. A., Ivanov L. A.** Leaf functional traits and biomass of wetland plants in forest and steppe zones // Russ. J. Plant Physiol., 2019. – Vol. 66. – P. 393–402. DOI: 10.1134/S1021443719030129
- Ronzhina D. A., Nekrasova G. F., P'yankov V. I.** Comparative characterization of the pigment complex in emergent, floating, and submerged leaves of hydrophytes // Russ. J. Plant Physiol., 2004. – Vol. 51. – P. 21–27. DOI: 10.1023/B:RUP P.0000011299.93961.8f
- Ronzhina D. A., P'yankov V. I.** Structure of the photosynthetic apparatus in leaves of freshwater hydrophytes: 1. General characteristics of the leaf mesophyll and a comparison with terrestrial plants // Russ. J. Plant Physiol., 2001. – Vol. 48. – P. 567–575. DOI: 10.1023/A:1016733015194
- Wellburn A. R.** The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // J. Plant Physiol., 1994. – Vol. 144. – P. 307–317. DOI: 10.1016/S0176-1617(11)81192-2
- Wetzel R. G.** Limnology. Lake and River Ecosystems. – San Diego: Academic Press, 2001. – 678 p.
- Wright I. J., Dong N., Maire V., Prentice I. C., Westoby M., Diaz S., Gallagher R. V., Jacobs B. F., Kooyman R., Law E. A., Leishman M. R., Niinemets Ü., Reich P. B., Sack L., Villar R., Wang H., Wilf P.** Global climatic drivers of leaf size // Science, 2017. – Vol. 357. – P. 917–921. DOI: 10.1126/science.aal4760
- Wright I. J., Reich P. B., Cornelissen J. H. C., Falster D. S., Groom P. K., Hikosaka K., Lee W., Lusk C. H., Niinemets Ü., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Warton D. I., Westoby M.** Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate // Global. Ecol. Biogeogr., 2005. – Vol. 14. – P. 411–421. DOI: 10.1111/j.1466-822x.2005.00172.x
- Yamori W., Nagai T., Makino A.** The rate-limiting step for CO₂ assimilation at different temperatures is influenced by the leaf nitrogen content in several C₃ crop species // Plant, Cell and Environ., 2011. – Vol. 34. – P. 764–777. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02280.x
- Yang Y., Wang H., Harrison S. P., Prentice I. C., Wright I. J., Peng C., Lin G.** Quantifying leaf-trait covariation and its controls across climates and biomes // New Phytologist, 2018. – Vol. 221. – P. 155–168. DOI: 10.1111/nph.15422