УДК 581.526.3:581.522.5+581.45(571.54) DOI: 10.14258/pbssm.2026062

Разнообразие листовых параметров растений ветландов в лесостепной зоне Республики Бурятии

Leaf traits diversity of wetland plants in the forest-steppe zone of the Republic of Buryatia

Ронжина Д. А.[1], Мигалина С. В.[1], Иванов Л. А.[1, 2], Рупышев Ю. А.[3], Юдина П. К.[1], Шинэхуу Т.[4], Иванова Л. А.[1, 2]

Ronzhina D. A.[1], Migalina S. V.[1], Ivanov L. A.[1, 2], Rupyshev Yu. A.[3], Yudina P. K.[1], Shinehuu T.[4], Ivanova L. A.[1, 2]

[1] *Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия. E-mail: dar03@mail.ru; fterry@mail.ru; yudina.p@yandex.ru*
[1] *Botanical Garden, UB RAS, Yekaterinburg, Russia*

[2] *Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия. E-mail: leonidiv72@mail.ru; ivanova.larissa@list.ru*
[2] *University of Tyumen, Tyumen, Russia*

[3] *Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия. E-mail: rupyshev@mail.ru*
[3] *Institute of General and Experimental Biology SB RAS, Ulan-Ude, Russia*

[4] *Ботанический сад и научно-исследовательский институт МАН, г. Улан-Батор, Монголия. E-mail: tumurjaws@gmail.com*
[4] *Botanic Garden and Research Institute of MAS, Ulaanbaatar, Mongolia*

Реферат. Водоемы и водотоки являются неотъемлемым компонентом степного пояса Евразии. Несмотря на это, исследования разнообразия листовых параметров растений ветландов в условиях семиаридного климата немногочисленны. В данной работе изучены структурно-функциональные показатели листьев у 22 доминирующих и наиболее обильных видов растительных сообществ на мелководьях, отмелях и избыточно увлажненных берегах оз. Гусиное, оз. Соленое и р. Баян-Гол Селенгинского района Республики Бурятия. Установлено, что у прибрежно-водных растений ветландов лесостепной зоны наиболее вариабельными были параметры, связанные с размерами листовой пластинки – площадь и толщина листа, наименее вариабельными – содержание сухого вещества (ССВ) и плотность листа, промежуточное положение занимала удельная поверхностная плотность листа (УППЛ). В среднем однодольные виды имели более крупные (в 2,6 раза) и толстые (в 2 раза) листья с более высокими величинами УППЛ (в 1,6 раза) и ССВ (в 1,5 раза), чем двудольные. Сравнительный анализ выявил сходство модальных классов изученных показателей у растений ветландов лесостепной зоны Республики Бурятия и Монголии. Обнаружены различия листовых параметров между растениями ветландов и зональными травянистыми растениями лесостепной зоны Республики Бурятия. Для листьев интразональных растений были характерны меньшие значения модальных классов ССВ и УППЛ по сравнению с зональными, что связано с уменьшением степени воздействия аридного стресса на растения в условиях ветланда.

Ключевые слова. Двудольные, однодольные, площадь листа, прибрежно-водные растения, содержание сухого вещества, толщина листа, УППЛ.

Summary. Water bodies and streams are an integral component of the Eurasian steppe belt. Despite this, there are few studies of the diversity of leaf parameters in wetland plants under semiarid climate. This study examined the structural and functional parameters of leaves in 22 dominant and most abundant plant community species in the shallows, shoals, and wetlands of Lake Gusinoe, Lake Solenoe, and the Bayan-Gol River in the Selenginsky District of the Republic of Buryatia. It was found that in riparian plants in the forest-steppe wetlands, the most variable parameters were related to leaf blade size – leaf area and thickness, the least variable were dry matter content (LDMC) and leaf density, with leaf specific surface density (LMA) occupying an intermediate position. On average, monocotyledonous species had larger (2.6 times) and thicker (twice as large) leaves with higher LMA (1.6 times) and LDMC (1.5 times) values than dicotyledonous species. The comparative analysis revealed similarities of the modal classes of the studied parameters in wetland plants in the forest-steppe zone of the Republic of Buryatia and Mongolia. Differences in leaf parameters were found between wetland plants and zonal herbaceous plants in the forest-steppe zone of the Republic of Buryatia. Leaves of intrazonal plants were characterized by lower values of the LDMC and LMA modal classes compared to zonal ones, which is related to the reduced impact of arid stress on plants in wetlands.

Key words. Dicots, leaf area, leaf thickness, LMA, LDMC, monocots, riparian plants.

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 (Ронжина и др., 2022). Постоянная доступность влаги в значительной степени сглаживает зональные климатические различия, благодаря чему многие виды водных и прибрежно-водных растений являются интразональными. Исследования растений ветландов в условиях гумидного климата показали, что несмотря на разнообразие структурно-функциональной организации листьев, гидрофильные растения отличаются от наземных из тех же климатических условий (Ронжина, Пьянков, 2001а, б; Wetzel, 2001; Ронжина и др., 2009; Vernescu, Ryser, 2009; Ронжина и др., 2022). Листовые параметры растений ветландов семиаридных и аридных территорий изучены в меньшей степени (Ронжина и др., 2019а, б; Zhang et al., 2022; Xu et al., 2023). Целью наших исследований было изучить разнообразие листовых параметров растений ветландов в лесостепной зоне Республики Бурятии и сравнить значения этих параметров у растений ветландов и зональных типов сообществ.

Материалы и методы. Исследования проведены на растениях ветландов лесостепной зоны в Селенгинском р-не Республики Бурятия. Были изучены листовые черты у 22 доминирующих и наиболее обильных видов, произраставших на мелководьях, отмелях и избыточно увлажненных берегах оз. Гусиное, оз. Соленое и р. Баян-Гол. Среди них были 14 видов класса однодольных: *Alisma plantago-aquatica* L., *Blysmus rufus* (Huds.) Link, *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern., *Butomus umbellatus* L., *Carex acuta* L., *Carex appendiculata* (Trautv. et C. A. Mey.) Kük., *Carex laxa* Wahlenb., *Carex vesicaria* L., *Glyceria spiculosa* (F. Schmidt) Roshev., *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Schoenoplectus tabernaemontani* (C. C. Gmel.) Palla, *Triglochin palustre* L., *Typha laxmannii* Lepech., и 8 видов класса двудольных: *Epilobium fastigiato-ramosum* Nakai, *Glaux maritima* L., *Halerpestes salsuginosa* (Pall. ex Georgi) Greene, *Hippuris vulgaris* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichend., *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze, *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Grey, *Primula nutans* Georgi.

Для анализа отбирали хорошо развитые растения, находившиеся в фазе цветения (выметывания, колошения). На свежесобранных листьях измеряли толщину листа с помощью цифрового микрометра PK-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) (Ронжина, 2020). В соответствии с общепринятыми представлениями структурно-функциональные показатели листьев определяли в трех биологических повторностях.

Результаты и обсуждение. Анализ коэффициентов вариации листовых параметров выявил, что у прибрежно-водных растений степных ветландов наиболее вариабельными были показатели, связанные с размерами листовой пластинки – площадь и толщина листа, наименее вариабельными – ССВ и плотность листа, промежуточное положение занимала УППЛ (табл. 1).

Площадь листа изменялась от 0,07 см^2 у *Hippuris vulgaris* до 19 см^2 у *Alisma plantago-aquatica*, толщина листа – от 179 мкм у *Epilobium fastigiato-ramosum* до 1486 мкм у *Typha laxmannii*. Большая изменчивость площади и толщины листа обусловлена систематической принадлежностью видов, а именно: однодольные виды имели более крупные (в 2,6 раза) и толстые (в 2 раза) листья, по сравнению с двудольными. Ранее сходные результаты были получены нами для гидрофильных растений таежной зоны Республики Бурятия (Ронжина и др., 2021).

Параметры, связанные со структурой листа, – ССВ и плотность листа – имели низкие коэффициенты вариации (табл. 1). В среднем ССВ в листьях однодольных растений было в 1,5 раза больше, чем у двудольных, а плотность листа не различалась между этими систематическими группами (табл. 1). Наименьшее ССВ обнаружено у *Triglochin palustre* (149 мг/г сыр. веса), а максимальное значение этого параметра – у *Carex acuta* (355 мг/г сыр. веса).

Сделано заключение, что высокая вариабельность площади и толщины листа у растений ветландов лесостепной зоны Республики Бурятия связана со значительными различиями размеров листовой пластинки у однодольных и двудольных гидрофильных растений. Низкие значения ССВ и УППЛ у интразональных растений по сравнению с зональными связаны с уменьшением степени воздействия аридного стресса на растения в условиях ветланда.

Средний уровень варьирования УППЛ был выявлен у гидрофильных растений степных ветландов (табл. 1). УППЛ изменялась от 26 г/м^2 у *Naumburgia thyrsiflora* до 111 г/м^2 у *Triglochin palustre*.

Таблица 1. Листовые параметры (среднее со стандартной ошибкой) однодольных и двудольных растений ветландов лесостепной зоны

Показатели	Коэффициент вариации, %	Класс	
		однодольные (*n*=14)	двудольные (*n*=8)
Площадь листа, см^2	91	16 ± 3 *a*	6 ± 2 *b*
Толщина листа, мкм	66	622 ± 131 *a*	305 ± 33 *b*
УППЛ, г/м^2	43	72 ± 7 *a*	46 ± 4 *b*
Плотность листа, г/см3	37	0,16±0,02 *a*	0,14 ± 0,02 *a*
ССВ, мг/г сыр. веса	31	259 ± 20 *a*	176 ± 6 *b*

Примеч.: УППЛ – удельная поверхностная плотность листа, ССВ – содержание сухого вещества, *n* – число изученных видов; буквами (*a*, *b*) обозначена достоверность отличий по критерию Стьюдента при $p < 0,05$.

УППЛ положительно коррелировала с толщиной листа (r=0,82, $p < 0,0001$), и в среднем у однодольных растений была в 1,6 раза больше по сравнению с двудольными.

Сравнительный анализ полученных нами значений листовых параметров у прибрежно-водных растений ветландов и зональных травянистых растений лесостепной зоны Республики Бурятия показал, что интразональные и зональные растения сходны по толщине листа, но различаются по ССВ и УППЛ (табл. 2). Для листьев растений ветландов были характерны меньшие модальные классы ССВ и УППЛ, что связано с уменьшением степени воздействия аридного стресса на растения в условиях ветланда. При одинаковой толщине листа у зональных и интразональных растений низкие значения этих параметров обусловлены развитием межклеточного воздушного пространства (аэренхимы) в листьях прибрежно-водных растений (Ронжина, Пьянков, 2001а; Ронжина и др., 2019б). В то же время выявлено сходство значений листовых параметров у растений ветландов лесостепной зоны Республики Бурятия и Монголии (табл. 2).

Таблица 2. Листовые параметры (50% модальный класс) зональных травянистых растений лесостепной зоны и интразональных растений ветландов

Показатели	Степные растения (*n*=66) (Ivanova et al., 2019)	Растения ветландов	
		Республика Бурятия (*n*=22)	Монголия (*n*=16) (Ронжина и др., 2019б)
Толщина листа, мкм	200–500	250–450	200–500
УППЛ, г/м^2	70–120	45–70	30–60
ССВ, мг/г сыр. веса	300–400	150–300	150–250

Примеч.: УППЛ – удельная поверхностная плотность листа, ССВ – содержание сухого вещества, *n* – число изученных видов.

Благодарности. Работа выполнена в рамках госзадания Ботанического сада УрО РАН (№ госрегистрации: 123112700111-4).

ЛИТЕРАТУРА

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

Ронжина Д. А., Иванов Л. А., Иванова Л. А. Разнообразие листовых параметров у прибрежно-водных растений Монголии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2019б. – Т. 18. – С. 523–526. https://doi.org/10.14258/pbssm.2019110 137

Ронжина Д. А., Иванов Л. А., Ламберс Г., Пьянков В. И. Изменение химического состава листьев гидрофитов при адаптации к водной среде // Физиология растений, 2009. – Т. 56, № 3. – С. 359–402.

Ронжина Д. А., Пьянков В. И. Структура фотосинтетического аппарата листьев пресноводных гидрофитов: 1. Общая характеристика мезофилла листа и сравнение с наземными растениями // Физиология растений, 2001а. – Т. 48, № 5. – С. 661–669.

Ронжина Д. А., Пьянков В. И. Структура фотосинтетического аппарата листьев пресноводных гидрофитов: 2. Количественная характеристика мезофилла листа и функциональная активность листьев с разной степенью погружения // Физиология растений, 2001б. – Т. 48, № 6. – С. 836–845.

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 (Улан-Удэ, 15–18 июня 2021 г.). – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2021. – С. 391–394.

Ронжина Д. А., Рупышев Ю. А., Иванова Л. А., Мигалина С. В., Иванов Л. А. Разнообразие структурно-функциональных параметров фотосинетического аппарата гидрофильных растений реки Максимиха (Республика Бурятия, Россия) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2022. – Т. 21, № 2. – С. 171–174. https://doi.org/10.14258/pbssm.2022077

Ivanova L. A., Ivanov L. A., Ronzhina D. A., Yudina P. K., Migalina S. V., Shinehuu T., Tserenkhand G., Voronin P. Yu., Anenkhonov O. A., Bazha S. N., Gunin P. D. Leaf traits of C3- and C4-plants indicating climatic adaptation along a latitudinal gradient in Southern Siberia and Mongolia // Flora, 2019. – Vol. 254. – P. 122–134. https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.10.008

Vernescu C., Ryser P. Constraints on leaf structural traits in wetland plants // American Journal of Botany, 2009. – Vol. 96. – P. 1068–1074. https://doi.org/10.3732/ajb.0800312

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

Xu Z., Liu H., Wen L., Zhang J., Xin X., Hu J., Kou X., Liu D., Zhuo Y., Wang L. Temperature explains intraspecific functional trait variation in *Phragmites australis* more effectively than soil properties // Frontiers in Plant Science, 2023. – Vol. 14. – 1285588. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1285588

Zhang R., Liu H. M., Kou X., Xu Z. C., Yu X. W., Cao X. A., Wen L., Ma L. Q., Wang L. X. Functional traits of domi-nant plants and their adaptations in lakeshore wetlands of the Inner Mongolia Plateau // Acta Ecologica Sinica, 2022. – Vol. 42. – P. 7773–7784. https://doi.org/10.5846/stxb202110092802