

УДК 581.1

ЛИСТОВЫЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ЧЕРТЫ И БИОМАССА РАСТЕНИЙ ВЕТЛАНДОВ В ЛЕСНОЙ И СТЕПНОЙ ЗОНАХ

© 2019 г. Д. А. Ронжина^{a, b, 1}, Л. А. Иванова^{a, b}, Л. А. Иванов^{a, b}

^aФедеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

^bФедеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

Поступила в редакцию 29.12.2017 г.

После доработки 20.02.2018 г.

Принята к публикации 26.02.2018 г.

Изучены листовые параметры, скорость газообмена и биомасса у 5 плюризональных видов (*Alisma plantago-aquatica* L., *Carex acuta* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Phalaris arundinacea* L., *Typha angustifolia* L.) воздушно-водных растений при произрастании в ветландах лесной (Средний Урал) и степной (Южный Урал) зоны. Установлено, что изменение толщины листа, сухого веса единицы площади листа (LMA), скорости транспирации, а также показателей пигментного комплекса при увеличении аридности климата было видоспецифичным. Общим направлением структурной перестройки листьев воздушно-водных растений при произрастании в условиях степного ветланда было увеличение плотности листьев в 1.2–2 раза и сокращение их площади на 42–54%. Это сопровождалось уменьшением скорости фотосинтеза как в расчете на 1 м² (в 1.2–3.4 раза), так и на 1 г хлорофилла (на 29–63%). У двух видов, *P. arundinacea* и *T. angustifolia*, обнаружено снижение проводимости устьиц в 2 и 4.8 раза соответственно в более аридных условиях произрастания. Анализ межвидовых корреляций продуктивности растений и параметров листьев показал, что как на Среднем, так и на Южном Урале биомасса растений положительно коррелировала с площадью листа ($r = 0.84$, $p < 0.01$), а также со скоростью фотосинтеза единицы площади листа ($r = 0.97$, $p < 0.001$). В целом, структурные изменения листьев, которые были связаны с адаптацией растений к особенностям водного режима в семиаридных условиях, привели к снижению фотосинтетической активности листьев и, как следствие, к уменьшению роста и продуктивности воздушно-водных растений в условиях степного ветланда.

Ключевые слова: растения ветландов – надземная биомасса – листовые параметры – LMA – хлорофилл – каротиноиды – фотосинтез – транспирация – эффективность использования воды – аридность

DOI: 10.1134/S0015330319030126

ВВЕДЕНИЕ

Изучение функциональных параметров листьев у растений в контрастных климатических условиях позволяет выявить механизмы адаптации фотосинтетического аппарата к действию факторов среды. Мало изученными в этом отношении являются интразональные растения ветландов – переувлажненных территорий с водонасыщенным грунтом покрытых тонким слоем воды. Многие виды растений ветландов могут успешно произрастать как в лесной, так и степ-

ной зонах, поскольку постоянная доступность воды сглаживает зональные климатические различия. Исследования растений ветландов в условиях гумидного климата показали, что надводные листья макрофитов имеют большое структурное и физиологическое сходство с родственными видами наземных растений [1, с. 529; 2–4]. В то же время, водные растения отличались от наземных из тех же климатических условий более толстой листовой пластинкой с развитой аэренхимой, низким сухим весом единицы площади листа (LMA, leaf mass per area) и большей долей фотосинтетических тканей [5].

Увеличение аридности климата в степной зоне по сравнению с лесной сопряжено с воздействием целого комплекса неблагоприятных для растений факторов среды – высокая инсоляция и температу-

Сокращения: LAR (leaf area ratio) – отношение площади листьев к массе целого растения, LMA (leaf mass per area) – сухой вес единицы площади листа или удельная поверхностная плотность листа.

¹ Адрес для корреспонденции: Ронжина Дина Александровна. 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а. Электронная почта: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

Таблица 1. Климато-географическая характеристика районов исследований

№	Район, координаты (с. ш., в. д.)	Природная зона	<i>H</i> , м	<i>Q</i> , (кВт ч)/(м ² день)	<i>T</i> , °С	<i>P</i> , мм	<i>Ia</i>
1	Средний Урал, г. Екатеринбург 56°48', 60°36'	Южная тайга	283	2.88	2.1	494	41
2	Южный Урал, "Оренбургский" заповедник 50°57', 61°13'	Средняя степь	296	3.56	2.7	253	20

Примечание. *H* – высота над уровнем моря, *Q* – инсоляция на горизонтальной поверхности, *T* – среднегодовое количество осадков, *Ia* – индекс аридности де Мортонна.

ра, низкая влажность воздуха и почвы. Исследования фотосинтетического аппарата растений степной зоны традиционно сосредоточены на ксерофитных видах, входящих в состав зональных типов растительных сообществ [6–9]. Изучены общие механизмы структурной адаптации листьев ксерофитов при увеличении аридности климата. Они заключаются, прежде всего, в склерификации листьев, увеличении их толщины и плотности и возрастании LMA [6–10]. Кроме того, при повышении аридности климата у степных растений возрастает доля нефотосинтетических тканей в листе, увеличивается индекс мембран клеток мезофилла и снижается содержание пигментов в единице массы листа [6, 7, 11].

Бессточные водоемы являются неотъемлемым компонентом степного пояса Евразии. Несмотря на это, исследования по влиянию комплекса факторов семиаридного климата на функционирование растений ветландов отсутствуют. Ранее для растений гумидного климата было показано, что у надводных листьев гелофитов (воздушно-водных растений), завершающих рост в воздушной среде, формируется фотосинтетический аппарат, сходный по структуре и функциональной активности с листьями наземных растений этого климатического района произрастания [12]. В связи с этим мы предполагаем, что у плюризональных видов воздушно-водных растений, произрастающих в степных ветландах, должна происходить структурно-функциональная перестройка листа, направленная на оптимизацию водного обмена и фотосинтетической активности в более аридных условиях. Для проверки этой гипотезы мы исследовали 5 видов растений ветландов в двух разных климатических районах – в лесной и степной зоне. Целью нашей работы было выявить изменения листовых параметров гелофитов (воздушно-водных растений) при адаптации к семиаридному климату и установить связь функциональных параметров листьев с газообменом и продуктивностью растений, а также обнаружить различия между растениями ветландов и зональных типов сообществ по механизмам приспособления к увеличению аридности климата.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Районы исследований. Исследования были проведены в двух географических районах – в условиях лесной зоны на Среднем Урале (окрестности г. Екатеринбург) и степной зоны на Южном Урале (Оренбургский заповедник, участок "Ащисайская степь"). В обоих районах исследования для изучения были выбраны растения, произрастающие на берегу небольших пресных водоемов с водопокрытым грунтом (около 3–5 см). Минерализация воды в водоемах имела сходные значения: 150 ± 6 мг/дм³ – на Среднем Урале и 161 ± 5 мг/дм³ – на Южном Урале. Сравнительная характеристика климатических показателей районов исследования дана в таблице 1. Данные об инсоляции на горизонтальной поверхности (кВт ч)/(м² день) взяты за период 1983–2005 гг. из базы данных NASA (Surface Meteorology and Solar Energy (SSE), Release 6.0 Data Set (Jan 2008); https://eosweb.larc.nasa.gov/sse/global/text/global_radiation). Среднегодовые температура и осадки вычислены за период 1980–2010 г. с использованием данных из Climate Data Archives [13, 14]. Индекс аридности рассчитывали по De Martonne [15]:

$$Ia = P / (T + 10),$$

где *P* – среднегодовое количество осадков, *T* – среднегодовая температура.

Минимальное абсолютное значение индекса соответствует максимальной аридности климата. На Южном Урале инсоляция на горизонтальной поверхности и среднегодовая температура выше на 24 и 29% соответственно, а среднегодовое количество осадков и значение индекса аридности в 2 раза меньше, чем на Среднем Урале.

Растительный материал. Пять видов однодольных плюризональных гелофитов (*Alisma plantago-aquatica* L., *Carex acuta* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Phalaris arundinacea* L., *Typha angustifolia* L.) были изучены в двух географических районах. У растений были определены надземная биомасса, листовые параметры и интенсивность газообмена. Для анализа отбирали хорошо развитые растения, находившиеся в фазе цветения (вы-

метывания, колошения). Измерения проводили на неповрежденных третьем и четвертом листьях, расположенных вниз от соцветия (метелки или колоса). На третьем листе определяли скорость газообмена и содержание фотосинтетических пигментов. Четвертый лист использовали для определения листовых параметров (площадь, толщина, плотность и количество воды в листьях). У афильного растения *E. palustris* все параметры и скорость газообмена были изучены на фотосинтезирующих стеблях, где материал отбирали в средней части стебля. В соответствии с общепринятыми представлениями высоту и массу растений определяли в 10 биологических повторностях, а функциональные и биохимические показатели листьев — в 5 биологических повторностях.

Высота и биомасса растений. За высоту растения принимали расстояние от поверхности почвы до максимальной точки расположения его листового полога. После измерения высоты надземную часть растений срезали, высушивали и взвешивали для определения биомассы. Суммарную площадь листьев определяли путем фотографирования и измерения на цифровом анализаторе Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия). Отношение площади листьев к массе целого растения (LAR, leaf area ratio (см²/г)) вычисляли делением суммарной площади всех листьев растения на его сухую массу.

Листовые параметры. На свежесобранных листьях измеряли толщину листа с помощью цифрового микрометра РК-1012E («Mitutoyo Corp.», Япония). Затем листья фотографировали, высушивали и взвешивали. Площадь отдельного листа определяли с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия). Удельную поверхностную плотность листа (LMA, leaf mass per area (г/м²)) рассчитывали, как отношение сухого веса листа к его площади. Объемную плотность листа (LD, leaf density (г/см³)) вычисляли делением LMA на толщину листа.

Газообмен. Максимальную скорость поглощения CO₂ (A_{max}, мкмоль/(м² с)), скорость транспирации (E, ммоль H₂O/(м² с)), а также проводимость устьиц (g_s, моль H₂O/(м² с)) измеряли с помощью системы газоанализа Li-6400xt (Li-COR, США) при освещенности 2000 мкмоль/(м² с), содержании CO₂ 380 ppm, влажности 35% и температуре 25°C. Эффективность использования воды (A_{max}/g_s, мкмоль CO₂/моль H₂O) определяли делением скорости фиксации CO₂ на проводимость устьиц.

Содержание фотосинтетических пигментов. Для измерения содержания пигментов брали высечки из тех же листьев, на которых определяли газообмен, и немедленно замораживали их в жидком азоте. Затем в лабораторных условиях пигменты экстрагировали 80% ацетоном и измеряли опти-

ческую плотность экстрактов на спектрофотометре Odyssey DR/2500 («НАСН», США). Содержание хлорофиллов и каротиноидов рассчитывали по формулам [16] с пересчетом на единицу площади листа. Фотосинтетическую активность хлорофилла (A_{chl}, мкмоль CO₂/(г Хл с)) рассчитывали делением скорости поглощения CO₂ на единицу площади листа на содержание пигментов в единице площади листа.

Статистический анализ. Для установления влияния отдельных факторов «Вид» (*A. plantago-aquatica*, *C. acuta*, *E. palustris*, *P. arundinacea*, *T. angustifolia*), «Место произрастания» (Средний и Южный Урал) и их взаимодействия на показатели продуктивности и листовые функциональные параметры был проведен двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Для оценки достоверности различий между средними значениями использовали Тьюки (Tukey) HSD тест с вероятностью безошибочного прогноза 0.95. Метод парной корреляции Пирсона был применен для определения силы и характера связей между изученными параметрами. На графиках приведены средние значения показателей со стандартной ошибкой.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что видовая принадлежность растения, место произрастания и взаимодействие этих двух факторов оказывали значительное влияние на большинство изученных листовых и продукционных параметров. Исключение составили LAR, LMA, эффективность использования воды, содержание пигментов в единице площади листа и соотношение форм пигментов (табл. 2). Эти показатели не зависели от места произрастания и были видоспецифичными (73–97%) или зависели от взаимодействия двух факторов (33–64%). Варьирование высоты, биомассы, параметров структуры листа, содержания пигментов, скорости фотосинтеза и транспирации в большей степени было связано с видовой принадлежностью растения, а фотосинтетическая активность хлорофилла — с местом произрастания. Взаимодействие двух факторов оказывало меньшее влияние на варьирование показателей, чем каждый из факторов, кроме трех показателей — эффективность использования воды, отношение хлорофиллов *a/b* и отношение хлорофиллов к каротиноидам (табл. 2).

Продукционные показатели. Общим направлением изменения продукционных показателей у изученных видов было уменьшение высоты и надземной биомассы растений в более аридных условиях. На Южном Урале все виды, кроме *A. plantago-aquatica* были ниже по высоте распо-

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа продукционных и листовых параметров в зависимости от вида (*A. plantago-aquatica*, *E. palustris*, *C. acuta*, *P. arundinacea* и *T. angustifolia*; $df = 4$), места произрастания (Средний Урал, Южный Урал; $df = 1$) и взаимодействия этих факторов ($df = 4$)

Показатели	Факторы		
	Вид	Место произрастания	Вид × Место произрастания
Высота растения, см	574*** (77%)	341*** (11%)	75*** (10%)
Надземная масса растения, г	280*** (63%)	162*** (9%)	108*** (24%)
LAR, см ² /г	1048*** (97%)	2 ^{нд} (0.04%)	14*** (1%)
Площадь листа, см ²	163*** (78%)	94*** (11%)	14*** (7%)
Толщина листа, мкм	653*** (86%)	152*** (5%)	62*** (8%)
Плотность листа, г/см ³	172*** (78%)	132*** (15%)	5** (2%)
LMA, г/м ²	713*** (92%)	3 ^{нд} (0.1%)	54*** (7%)
LDMC, мг/г сыр. веса	162*** (80%)	34*** (4%)	22*** (11%)
Содержание хлорофиллов, мг/дм ²	168*** (86%)	1 ^{нд} (0.1%)	19*** (9%)
Содержание каротиноидов, мг/дм ²	148*** (88%)	0.02 ^{нд} (0%)	10*** (6%)
Отношение хлорофиллов <i>a/b</i>	9*** (18%)	1 ^{нд} (0.6%)	34*** (64%)
Отношение хлорофиллов к каротиноидам	15*** (38%)	0.1 ^{нд} (0.1%)	16*** (39%)
A _{max} , мкмоль CO ₂ /(м ² с)	345*** (52%)	514*** (19%)	177*** (27%)
E, ммоль H ₂ O/(м ² с)	120*** (73%)	19*** (3%)	32*** (19%)
A _{max} /g _s , мкмоль CO ₂ /моль H ₂ O	6*** (25%)	2 ^{нд} (2%)	8*** (33%)
A _{chl} , мкмоль CO ₂ /(г Хл с)	29*** (22%)	282*** (54%)	22*** (17%)

Примечание. Представлены значения *F*-критерия и его достоверность (^{нд} – не достоверно, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0.001$). В скобках указана доля дисперсии фактора в общей дисперсии признака. Показатели: LAR – отношение площади листьев к массе целого растения, LMA – удельная поверхностная плотность листа, LDMC – содержание сухого вещества в листе, A_{max} – максимальная скорость фотосинтеза, E – скорость транспирации, A_{max}/g_s – эффективность использования воды, A_{chl} – фотосинтетическая активность хлорофилла (Хл).

ложения листового полога, чем на Среднем Урале (рис. 1а). Несмотря на отсутствие различий по высоте у *A. plantago-aquatica* надземная биомасса этого вида в аридных условиях была в 3.8 раза меньше (рис. 1б). У *T. angustifolia* обнаружено максимальное уменьшение биомассы на Южном Урале – в 3.9 раза, при уменьшении высоты растений на 45%. *P. arundinacea*, имевший различия по высоте в изученных районах (9%), не отличался по надземной биомассе растений на Среднем и Южном Урале (рис. 1а, 1б). Высота и биомасса растений положительно коррелировали между собой ($r = 0.86$, $p < 0.01$). LAR у *T. angustifolia* при увеличении аридности климата увеличивалось на 41% соответственно, а у *E. palustris* отношение площади поверхности фотосинтезирующего побега к его надземной массе уменьшалось на 11% (рис. 1в). У остальных трех видов LAR на Среднем и Южном Урале не различалось.

Листовые параметры. Исследования показали, что уменьшение биомассы наблюдалось у тех же видов (*A. plantago-aquatica*, *C. acuta*, *T. angustifolia*), у которых происходило уменьшение площади листа в

семиаридных условиях на 42–54% (рис. 1б, г). Обнаружена положительная корреляция между надземной биомассой и площадью листа ($r = 0.84$, $p < 0.01$). У афилльных побегов *E. palustris* площадь фотосинтезирующей поверхности на Южном Урале была в 1.8, а биомасса – в 1.4 раза меньше, чем на Среднем Урале (рис. 1б, г). Толщина листа у трех видов (*A. plantago-aquatica*, *C. acuta* и *P. arundinacea*) была сходной и не зависела от условий произрастания. У *E. palustris* и *T. angustifolia*, имевших в несколько раз большую толщину фотосинтетических органов по сравнению с другими видами, она уменьшалась на Южном Урале на 42 и 35% соответственно (рис. 2а). Плотность листа у всех видов в условиях степного ветланда была выше (рис. 2б). Максимальное увеличение этого показателя в 2 раза обнаружено для фотосинтезирующих побегов *E. palustris*, а минимальные изменения – на 20% – для листьев *T. angustifolia*. Поскольку LMA представляет собой произведение толщины листа и его плотности [17, с. 308], то изменение LMA зависит от направления и степени варьирования этих параметров. Так, у *E. palustris*

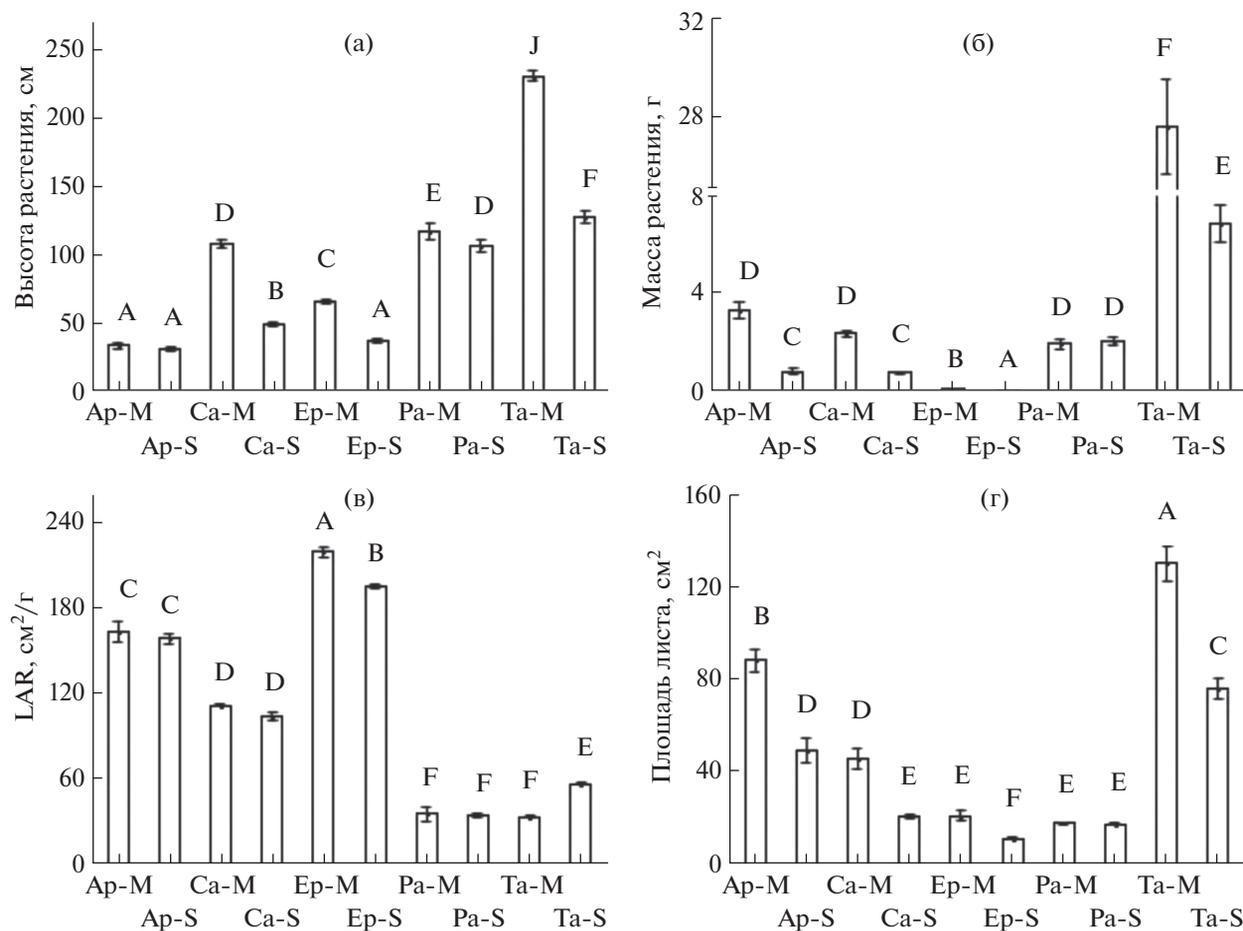


Рис. 1. Продукционные показатели у 5 видов растений ветландов на Среднем (М) и Южном (S) Урале. Ap – *Alisma plantago-aquatica* L., Ca – *Carex acuta* L., Ep – *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., Pa – *Phalaris arundinacea* L., Ta – *Typha angustifolia* L. LAR – отношение площади листьев к массе целого растения. Латинскими буквами обозначена достоверность различий ($p < 0.05$), одинаковые буквы обозначают отсутствие достоверных различий.

толщина фотосинтезирующего побега уменьшалась в 2 раза, а плотность листа увеличивалась в 2 раза, поэтому LMA был постоянным в условиях разной аридности (рис. 2а–2в). У *T. angustifolia* на Южном Урале листья были на 35% тоньше, но на 20% плотнее, чем на Среднем Урале, что привело к уменьшению LMA в 1.3 раза в условиях степного ветланда. У остальных трех видов ведущим фактором было увеличение плотности листа в семиаридных условиях, которое стало причиной возрастания LMA у этих видов на Южном Урале (рис. 2а–2в). Направления изменения содержания сухого вещества в листе (LDMC) при усилении аридности были аналогичны изменениям LMA у этих видов (рис. 2в, г).

Содержание пигментов и газообмен листа. Содержание хлорофиллов в единице площади листа при увеличении аридности возрастало у двух видов – *A. plantago-aquatica* и *P. arundinacea* – на 17 и 29% соответственно, а отношение хлорофиллов *a/b*, напротив, уменьшалось (рис. 3а, б). Значение

этих показателей у *C. acuta* в разных условиях произрастания не различались. У двух видов с наиболее толстыми фотосинтезирующими органами – *T. angustifolia* и *E. palustris* – на Южном Урале листья содержали хлорофиллов в 1.3 и 1.2 раза меньше, а отношение хлорофиллов *a/b* было больше, чем на Среднем Урале. Содержание каротиноидов в единице площади листа при увеличении аридности у *P. arundinacea* увеличивалось на 23%, а у *E. palustris* уменьшалось на 30% (рис. 3в). Значение этого показателя у трех других видов в разных условиях произрастания не различались. Изменение хлорофиллов и каротиноидов в единице площади листа было связано с варьированием LMA ($r = 0.77, p < 0.01$ и $r = 0.78, p < 0.01$ соответственно).

Фотосинтетическая активность хлорофилла (A_{chl}) у всех видов на Южном Урале снижалась от 29% у *C. acuta* до 63% у *T. angustifolia* (рис. 3г). Эта тенденция была обусловлена уменьшением в аридных условиях у всех видов скорости фикса-

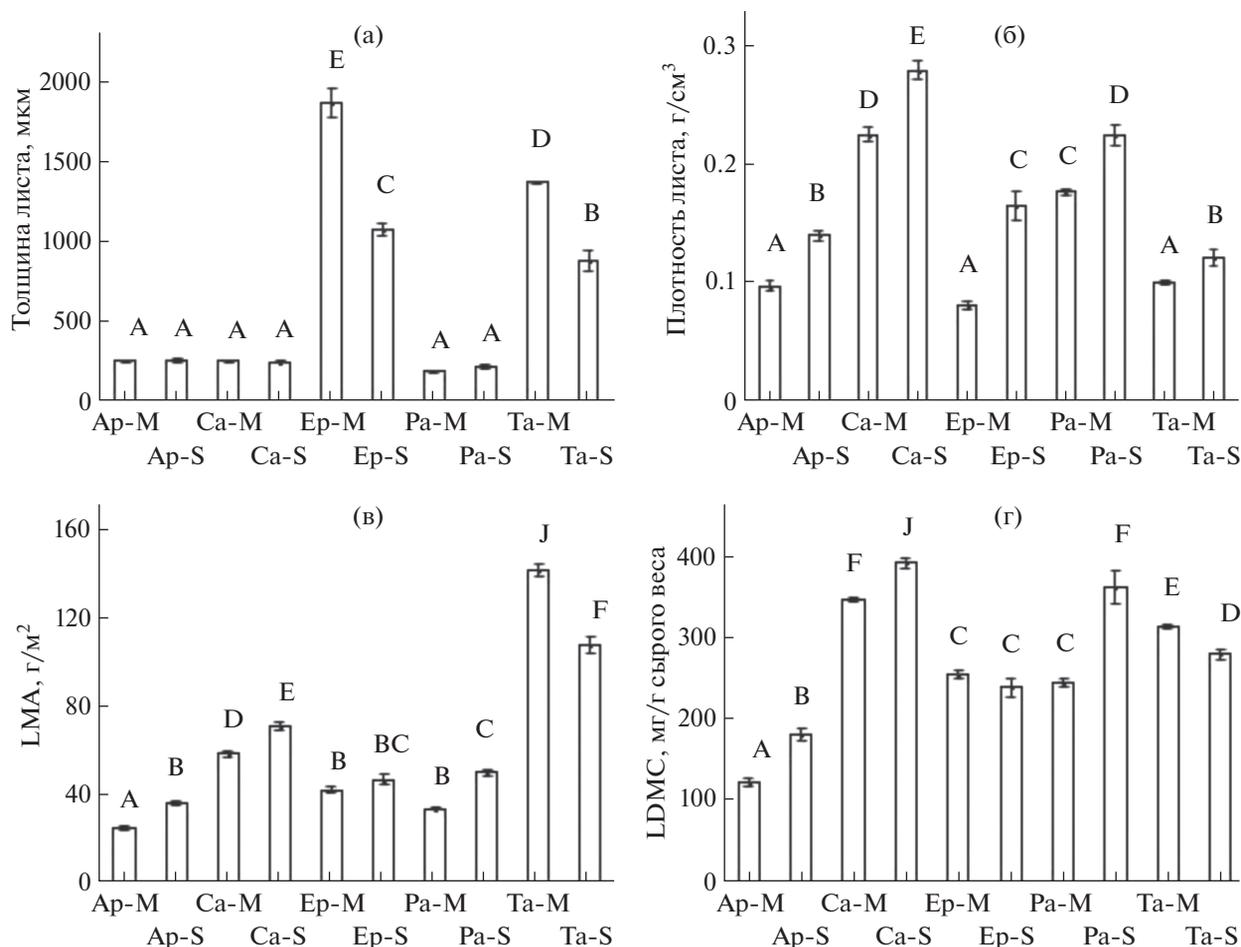


Рис. 2. Листовые параметры у 5 видов растений ветландов на Среднем (М) и Южном (S) Урале. Ap – *Alisma plantago-aquatica* L., Ca – *Carex acuta* L., Ep – *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., Pa – *Phalaris arundinacea* L., Ta – *Typha angustifolia* L. LMA – удельная поверхностная плотность листа, LDMC – содержание сухого вещества в листе. Латинскими буквами обозначена достоверность различий ($p < 0.05$), одинаковые буквы обозначают отсутствие достоверных различий.

ции CO_2 ($r = 0.95$, $p < 0.05$). Минимальное снижение скорости фотосинтеза в 1.2 раза было обнаружено у *A. plantago-aquatica*, а максимальное – в 2.3 и 3.4 раза у видов с толстыми фотосинтезирующими органами (*E. palustris* и *T. angustifolia*) (рис. 4а). В отличие от фотосинтетической активности листа, изменение скорости транспирации было видоспецифичным (табл. 2). Так, у афильного вида *E. palustris* интенсивность транспирации не зависела от условий произрастания (рис. 4б). У *A. plantago-aquatica* и *C. acuta* на Южном Урале скорость транспирации возрастала на 35 и 42% соответственно, а у *P. arundinacea* и *T. angustifolia* – снижалась на 19 и 46% соответственно. У последних двух видов обнаружено также уменьшение проводимости устьиц в 2 и 4.8 раза соответственно в более аридных условиях произрастания (рис. 4в).

Эффективность использования воды, выраженная показателем $A_{\text{max}}/\text{g}_s$, у трех изученных видов, кроме *E. palustris* и *T. angustifolia*, была одина-

кова в разных климатических условиях (рис. 4г). У афильного вида *E. palustris* значение этого показателя уменьшалось на 50%, а у вида с толстыми листьями *T. angustifolia* – увеличивалось на 50% на Южном Урале. Эффективность использования воды не была связана с листовыми параметрами и скоростью фотосинтеза и отрицательно коррелировала с проводимостью устьиц ($r = -0.90$, $p < 0.05$).

Связь между продукционными, листовыми параметрами и скоростью фиксации CO_2 . Анализ межвидовых корреляций продуктивности растений и параметров листьев показал, что как на Среднем, так и на Южном Урале биомасса растений положительно коррелировала с площадью листа ($r = 0.84$, $p < 0.01$), LMA ($r = 0.84$, $p < 0.01$), а также со скоростью фотосинтеза и транспирации единицы площади листа ($r = 0.97$, $p < 0.001$ и $r = 0.93$, $p < 0.001$ соответственно). Скорость фиксации CO_2 была положительно связана с содержанием хлорофиллов ($r = 0.79$, $p < 0.01$). Таким образом, характер связи

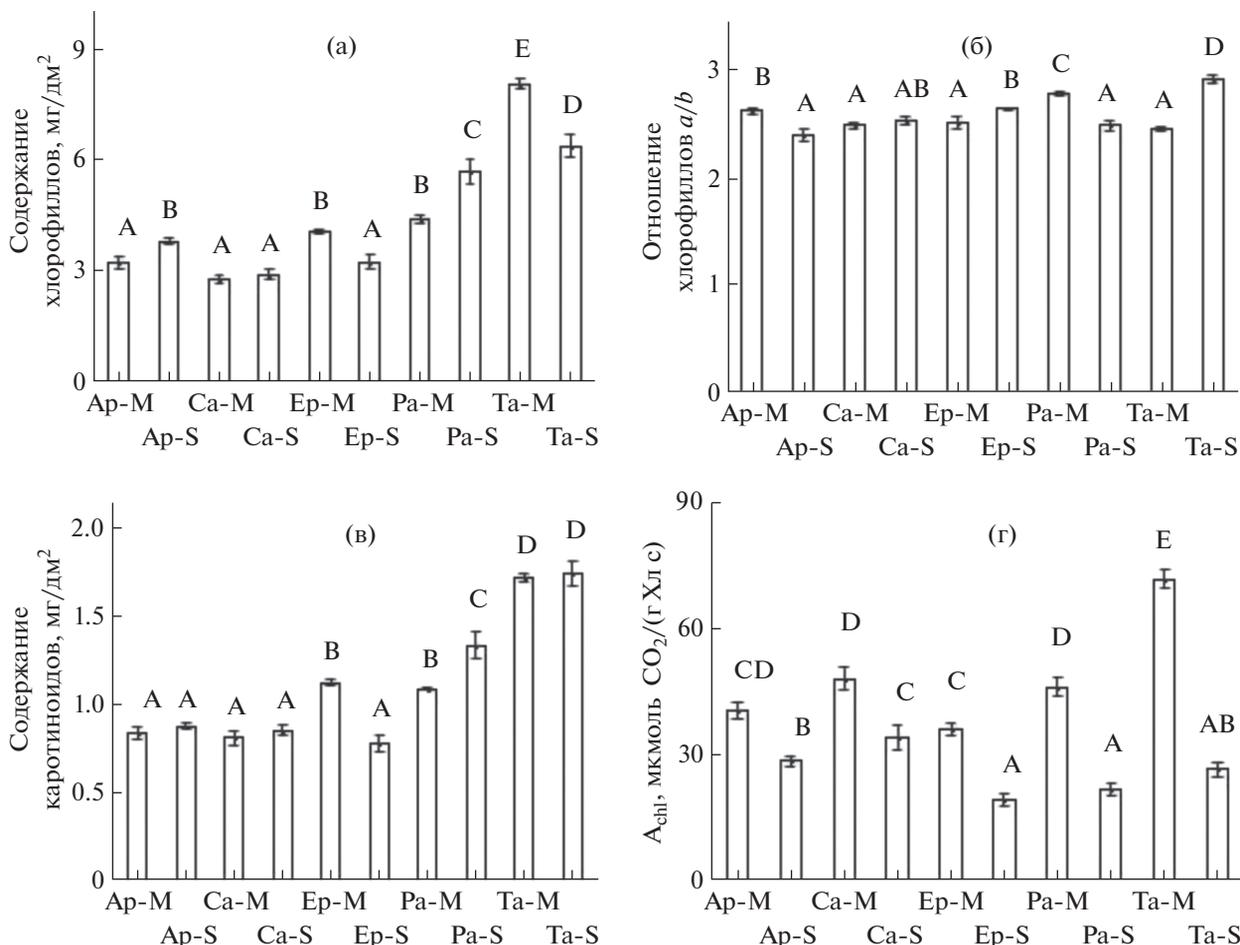


Рис. 3. Показатели пигментного комплекса у 5 видов растений ветландов на Среднем (М) и Южном (S) Урале. Ap – *Alisma plantago-aquatica* L., Ca – *Carex acuta* L., Ep – *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., Pa – *Phalaris arundinacea* L., Ta – *Typha angustifolia* L. A_{chl} – фотосинтетическая активность хлорофилла (Хл). Латинскими буквами обозначена достоверность различий ($p < 0.05$), одинаковые буквы обозначают отсутствие достоверных различий.

между параметрами листьев, скоростью фотосинтеза и продуктивностью растений был универсальным и не зависел от аридности климата.

ОБСУЖДЕНИЕ

В аридных условиях в связи с дефицитом осадков и снижением влажности воздуха адаптивное значение, прежде всего, имеет редукция испаряющей поверхности, поэтому преобладают виды с небольшой площадью листа [10]. Известно, что сокращение площади листа сопровождается увеличением плотности жилкования [18], благодаря чему уменьшается гидравлическая уязвимость листьев в засушливых условиях [19]. Несмотря на отсутствие водного дефицита в почве в условиях степного ветланда (водопокрытый грунт), поступление солнечной радиации и температура воздуха на Южном Урале на 24 и 29% выше, по сравнению со Средним Уралом (табл. 1), что должно способствовать большему нагреву листьев растений. При

увеличении температуры листа значительно возрастает разница между давлением водяного пара в межклетниках и в окружающем лист воздухе, что должно повышать транспирацию [17, с. 188]. Кроме того, структурной особенностью воздушно-водных растений является развитие аэренхимы, в том числе и в листьях. Благодаря этому со свободной поверхности клеток, обращенной в воздушные полости, происходит интенсивное испарение воды, что обеспечивает исключительно высокую скорость транспирации у растений ветландов [1, с. 535; 20, с. 160]. В то же время, гелофиты не способны переносить даже незначительное обезвоживание – при самых небольших потерях водного запаса (водный дефицит 10–12%) начинается отмирание части листовой пластинки [21, с. 152]. Значительный нагрев листьев в аридных условиях в сочетании со структурно-функциональными особенностями листьев воздушно-водных растений, такими как большая площадь листьев, хорошо развитая аэренхима и высокая степень чув-

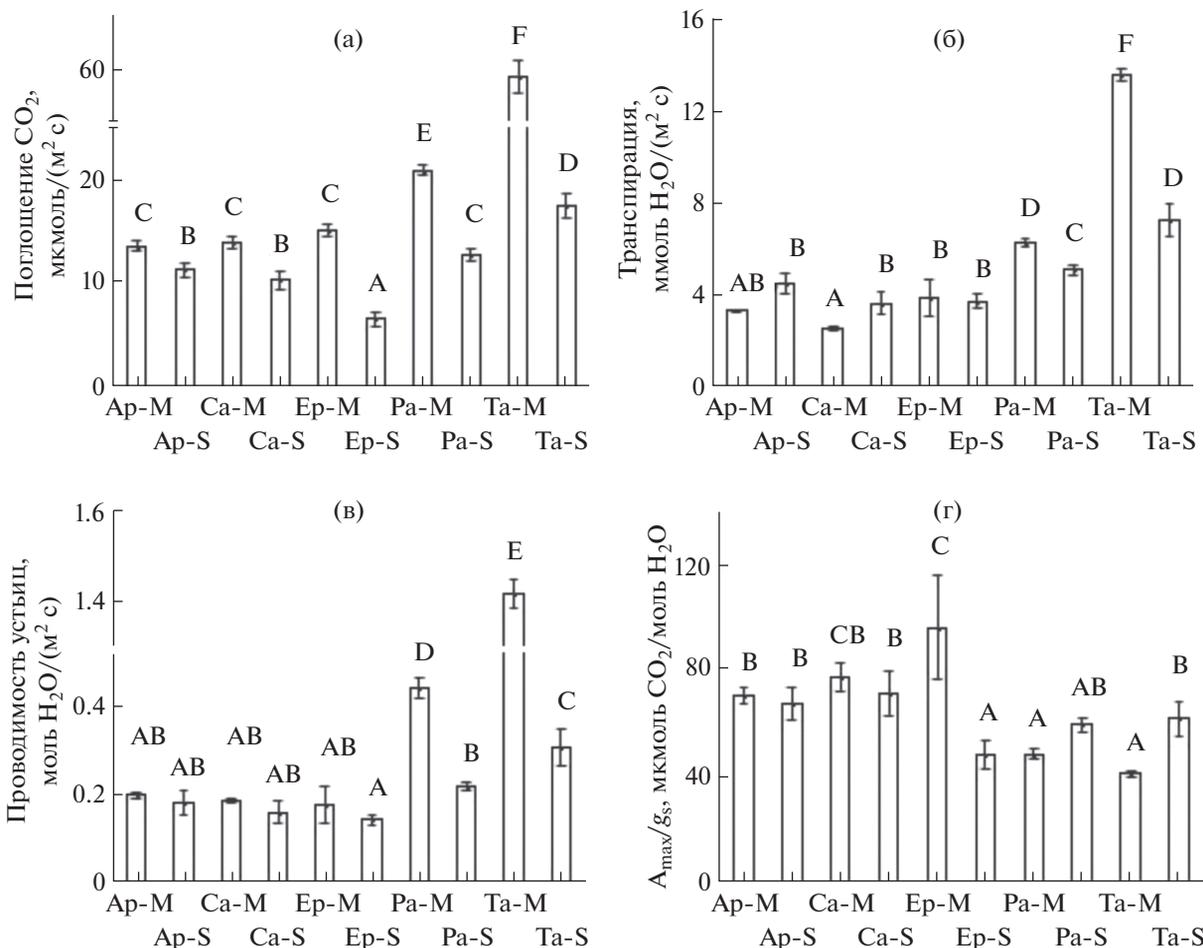


Рис. 4. Показатели газообмена листьев у 5 видов растений ветландов на Среднем (М) и Южном (S) Урале. Ap – *Alisma plantago-aquatica* L., Ca – *Carex acuta* L., Ep – *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., Pa – *Phalaris arundinacea* L., Ta – *Typha angustifolia* L. A_{max}/g_s – эффективность использования воды. Латинскими буквами обозначена достоверность различий ($p < 0.05$), одинаковые буквы обозначают отсутствие достоверных различий.

ствительности к обезвоживанию, вероятно, могут вызывать необходимость регуляции размеров испаряющей поверхности у растений степных ветландов даже при водопокрытом грунте. Сокращение площади листа, сопровождающееся обычно увеличением плотности жилкования, должно обеспечить необходимую скорость поступления воды в лист для поддержания высокой интенсивности транспирации и достаточного содержания воды в листьях, что позволит предотвратить перегрев и повреждение листьев, а также снизить их гидравлическую уязвимость в условиях аридного климата. Наши исследования показали, что у трех видов с наиболее крупными листовыми пластинками (от 46 до 131 см²) происходило сокращение площади листа в среднем на 50% (рис. 1г). У *P. arundinacea* с относительно небольшой площадью листа (18 см²) значение этого параметра не зависело от условий произрастания.

Редукция листовой поверхности в аридных условиях у растений зональных типов растительных со-

обществ обычно сопровождается увеличением плотности сложения листовых тканей [9, 10]. Листья с большей плотностью характеризуются большей устойчивостью к засухе [22]. Как было отмечено ранее, у растений ветландов увеличение плотности листа наблюдалось при изменении гидрологического режима в сторону уменьшения глубины воды в водоеме [23]. Наши исследования показали, что в более аридных условиях у растений степного ветланда также происходило увеличение плотности листа (рис. 2б), что, видимо, связано с адаптацией к климатическим условиям, поскольку толщина слоя воды, покрывающего грунт, на Среднем и Южном Урале была одинаковой. Ранее было показано, что уплотнение тканей может быть обусловлено уменьшением размеров клеток, а также увеличением доли нефотосинтетических тканей в листе [6, 9, 10]. Поскольку у гелофитов доля воздухоносных полостей в листе велика, и установлено, что интенсивность транспирации тесно связана с размерами аэренхимы [20, с. 160], мы предполагаем, что повышение плотно-

сти листа вызвано сокращением относительного объема аэренхимы в листе и направлено на уменьшение свободной поверхности клеток мезофилла, обращенной в межклеточные пространства. Другой причиной увеличения плотности листа может быть возрастание доли проводящих тканей в листе вследствие сокращения площади листа, которое, как показано ранее [18, 19], обычно сопровождается повышением плотности жилкования. Такие структурные изменения листа должны обеспечить баланс между поступлением воды и транспирацией растений ветландов в аридных условиях.

В отличие от установленной ранее тенденции к увеличению толщины листьев для степных растений [6, 10, 11], у воздушно-водных растений толщина листа при усилении аридности климата не увеличивалась, а у двух видов (*E. palustris* и *T. angustifolia*) с очень толстыми фотосинтезирующими органами (1900 и 1400 мкм соответственно), напротив, происходило уменьшение этого показателя на 35–42% (рис. 2а). Кроме того, именно у этих двух видов значительное уменьшение толщины листа привело к тому, что, несмотря на увеличение плотности листа, LMA у *E. palustris* была сходной в разных условиях произрастания, а у *T. angustifolia*, имевшего максимальное значение LMA среди изученных видов, даже уменьшалась в 1.3 раза в аридных условиях (рис. 2б, в). Постоянство значений LMA ранее было также обнаружено при выращивании тростника в условиях водного дефицита [24]. У остальных трех изученных нами видов гелофитов с тонкими листьями LMA возрастал при увеличении аридности (рис. 2в), также как это показано для степных ксерофитов [6–8]. В целом, варьирование LMA отличалось большой степенью видоспецифичности реакции на увеличение аридности (табл. 2). Таким образом, сокращение площади листа и увеличение его плотности у растений ветландов при усилении аридности климата соответствовало направлениям изменения листовых параметров у видов растений из зональных типов растительных сообществ.

Ранее было установлено, что накопление биомассы у растений ветландов тесно связано со значениями листовых параметров. Так, у *Phragmites australis*, *Cladium jamaicense* и *Typha domingensis* выявлены внутривидовые положительные корреляции надземной биомассы с площадью листа [24, 25]. В нашей работе также была обнаружена эта тенденция. Уменьшение площади фотосинтезирующих органов у четырех из пяти изученных видов на Южном Урале сопровождалось уменьшением надземной биомассы растений в 3–4 раза (рис. 1б). Высота растений у большинства видов также уменьшалась, кроме вида с самым низким расположением листового полога *A. plantago-aquatica*, что обусловлено розеточной формой роста это-

го вида (рис. 1а). Уменьшение высоты и биомассы растений ранее было обнаружено при выращивании *Typha latifolia* в условиях периодической засухи [26]. Таким образом, уменьшение площади листьев, высоты и биомассы растений у воздушно-водных растений согласуется с общим направлением структурной изменчивости растений при воздействии аридного стресса — редукция надземных органов [10], что имеет в таких условиях адаптивное значение, поскольку приводит к сокращению испаряющей поверхности. Наши исследования показали, что скорость транспирации у гелофитов была положительно связана с биомассой растений. Это демонстрирует, что в аридных условиях даже для растений ветландов регуляция водного режима имеет первостепенное значение для продуктивности растений и подтверждает то, что структурная перестройка листа воздушно-водных растений направлена, прежде всего, на оптимизацию водного баланса растений.

Для наземных растений из зональных сообществ показано уменьшение содержания хлорофиллов [6, 7, 9, 11] и доли каротиноидов [7, 8] при увеличении аридности климата. Наши исследования не выявили общих направлений изменений показателей пигментного комплекса у растений ветландов при изменении аридности (рис. 3а–3в). Это было обусловлено зависимостью этих параметров от вида растения (содержание хлорофиллов и каротиноидов в единице площади листа) и различной реакцией видов на условия произрастания (соотношение хлорофиллов *a/b* и отношение хлорофиллы/каротиноиды) (табл. 2). Положительная корреляция между содержанием пигментов в единице площади листа и LMA продемонстрировала, что изменение количества пигментов у воздушно-водных растений, так же, как и у водных растений [4] обусловлено изменением структуры листа.

Общим направлением изменения функциональной активности фотосинтетического аппарата у изученных видов растений ветландов в аридных условиях было уменьшение скорости фотосинтеза в расчете на единицу площади листа и фотосинтетической активности хлорофилла (A_{chl}) (рис. 3г, 4а). Ранее снижение скорости поглощения CO_2 было обнаружено у рогоза широколистного в эксперименте по влиянию периодической засухи [26] и у тростника, выращенного в условиях водного дефицита [24]. В обоих исследованиях установлено, что уменьшение скорости фотосинтеза было обусловлено снижением проводимости устьиц. Наши исследования показали, что только у двух видов *P. arundinacea* и *T. angustifolia* с относительно высокими значениями устьичной проводимости (0.4 и 1.4 моль $H_2O/(m^2 \cdot c)$ соответственно) по сравнению с другими видами обнаружено снижение проводимости устьиц в 2 и 4.8 раза на Южном Урале (рис. 4а, в). У остальных трех

видов с небольшой проводимостью устьиц (до $0.2 \text{ моль Н}_2\text{О}/(\text{м}^2 \text{ с})$) значение этого показателя не изменялось в более аридных условиях произрастания. Мы предполагаем, что причиной снижения скорости фотосинтеза у этих видов может быть увеличение плотности листа (рис. 2б). Высокие значения этого показателя указывают на более плотное сложение тканей листа, что имеет важное значение для процесса газообмена. Плотная упаковка клеток внутри листа приводит к уменьшению свободной от клеточных контактов поверхности мезофилла [27], через которую преимущественно осуществляется диффузия газов из межклетников в хлоропласты. Ранее было показано, что при сокращении площади хлоропластов, обращенных в межклеточные пространства, снижались проводимость мезофилла для диффузии CO_2 [28] и уровень фотосинтеза [29]. В целом, структурная перестройка листа была связана с регуляцией водного режима растений и зависела от структурно-функционального типа листа. У видов с тонкой листовой пластинкой (*A. plantago-aquatica*, *C. acuta* и *P. arundinacea*) структурные изменения способствовали поддержанию характерного для вида уровня эффективности использования воды (рис. 2а, 4г). У *T. angustifolia*, имевшего толстые листья с наибольшей скоростью транспирации (рис. 2а, 4б), значительное уплотнение листа и сокращение устьичной проводимости привели (рис. 2б, 4в) к увеличению эффективности использования воды на 50% в более аридных условиях (рис. 4г). Афильный вид *E. palustris* был единственным среди изученных, у которого обнаружено уменьшение эффективности использования воды на Южном Урале. Вероятно фотосинтезирующий стебель обладает меньшими структурными возможностями для приспособления фотосинтетической функции к смене условий произрастания по сравнению со специализированным органом фотосинтеза – листом, поскольку должен обеспечить также функции проведения и поддержания, характерные для стебля. Учитывая результаты новых исследований в области водного режима листа [30], показывающие, что внутрилистовая концентрация водяного пара может варьировать и влиять на расчет эффективности использования воды (A_{max}/g_s), мы полагаем, что необходимо проведение дальнейших исследований в этом направлении у группы воздушно-водных растений.

Таким образом, общим направлением структурной перестройки листьев воздушно-водных растений, произраставших в условиях степного ветланда, было увеличение плотности листьев и сокращение их площади, а также у двух видов, *P. arundinacea* и *T. angustifolia*, – уменьшение проводимости устьиц. Такие структурные изменения листа должны обеспечить баланс между поступлением

воды и транспирацией растений ветландов в семиаридных условиях. Структурная перестройка листьев гелофитов сопровождалась снижением их фотосинтетической активности и, как следствие, уменьшением роста и продуктивности растений. Сокращение площади листа и увеличение его плотности у растений ветландов при усилении аридности климата соответствовало направлениям изменения листовых параметров у видов растений из зональных типов растительных сообществ.

Авторы выражают благодарность сотрудникам заповедника “Оренбургский” за помощь в проведении исследований.

Работа выполнена в рамках проекта № АААА-А17-117072810011-1, поддержанного Российским федеральным бюджетом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Wetzel R.G.* Limnology. Lake and River Ecosystems. San Diego: Academic Press, 2001. 678 p.
2. *Ронжина Д.А., Пьянков В.И.* Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов: II. Количественная характеристика мезофилла листа и функциональная активность листьев с разной степенью погружения // Физиология растений. 2001. Т. 48. С. 836–845.
3. *Некрасова Г.Ф., Ронжина Д.А., Малева М.Г., Пьянков В.И.* Фотосинтетический метаболизм и активность карбоксилирующих ферментов у надводных, плавающих и погруженных листьев гидрофитов // Физиология растений. 2003. Т. 50. С. 65–75.
4. *Ронжина Д.А., Некрасова Г.Ф., Пьянков В.И.* Сравнительная характеристика пигментного комплекса надводных, плавающих и погруженных листьев гидрофитов // Физиология растений. 2004. Т. 51. С. 27–34.
5. *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. С. 661–669.
6. *Воронин П.Ю., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Иванов Л.А., Аненхонов О.А., Блэк К.К., Гунин П.Д., Пьянков В.И.* Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ при аридизации климата Евразии // Физиология растений. 2003. Т. 50. С. 680–687.
7. *Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Иванова Л.А.* Изменение листовых параметров как показатель смены функциональных типов степных растений вдоль градиента аридности // Физиология растений. 2008. Т. 55. С. 332–339.
8. *Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К.* Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале // Физиология растений. 2013. Т.60. С. 856–864.
9. *Юдина П.К., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Золотарева Н.В., Иванов Л.А.* Варьирование параметров

- листьев и содержания пигментов у трех видов степных растений в зависимости от аридности климата // Физиология растений. 2017. Т. 64. С. 190–203.
10. Гамалей Ю.В. Признаки ксероморфизма // Пустыни Заалтайской Гоби: характеристика растительных доминантов. Л.: Наука, 1988. С. 67–84.
 11. Ivanova L.A., Yudina P.K., Ronzhina D.A., Ivanov L.A., Hölzel N. Quantitative mesophyll parameters rather than whole-leaf traits predict response of C_3 steppe plants to aridity // New Phytologist. 2018. V. 217. P. 558–570. doi 10.1111/nph.14840
 12. Некрасова Г.Ф., Ронжина Д.А., Коробицына Е.Б. Формирование фотосинтетического аппарата в период роста погруженного, плавающего и надводного листа гидрофитов // Физиология растений. 1998. Т. 45. С. 539–548.
 13. Matsuura K., Willmott C.J. Terrestrial air temperature: 1900–2010 gridded monthly time series, 2012. http://climate.geog.udel.edu/~climate/html_pages/Global2011/README.GlobalTsT2011.html.
 14. Matsuura K., Willmott C.J. Terrestrial Precipitation: 1900–2010 Gridded Monthly Time Series, 2012. http://climate.geog.udel.edu/~climate/html_pages/Global2011/Precip_revised_3.02/README.GlobalTsP2011.html.
 15. Encyclopedia of Earth Sciences. V. XI // Encyclopedia of World Climatology / Eds. Oliver J.E., Fairbridge R.W. New York: Van Nostrand Reinold, 1987. 103 p.
 16. 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. V. 603. P. 591–592.
 17. Lambers H., Chapin III F.S., Pons T.L. Plant Physiological Ecology. New York: Springer-Verlag, 1998. 540 p.
 18. Мигалина С.В., Иванова Л.А., Махнев А.К. Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вдали от климатического оптимума // Физиология растений. 2009. Т. 56. С. 948–953.
 19. Scoffoni C., Rawls M., McKown A., Cochard H., Sack L. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture // Plant Physiology. 2011. V. 156. P. 832–843.
 20. Шереметев С.Н. Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 271 с.
 21. Горышина Т.К. Экология растений: Учебное пособие. М.: Высш. школа, 1979. 368 с.
 22. Sack L., Cowan P.D., Jaikumar N., Holbrook N.M. The hydrology of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. // Plant, Cell and Environment. 2003. V. 26. P. 1343–1356.
 23. Muneerpeerakul C.P., Muneerpeerakul R., Miralles-Wilhelm F., Rinaldo A., Rodriguez-Iturbe I. Dynamics of wetland vegetation under multiple stresses: a case study of changes in sawgrass trait, structure, and productivity under coupled plant-soil-microbe dynamics // Ecohydrology. 2011. V. 4. P. 757–790.
 24. Pagter M., Bragato C., Brix H. Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit // Aquatic Botany. 2005. V. 81. P. 285–299.
 25. Miao S., Sindhøj E., Edelstein C. Allometric relationships of field populations of two clonal species with contrasting life histories, *Cladium jamaicense* and *Typha domingensis* // Aquatic Botany. 2008. V. 88. P. 1–9.
 26. Li S., Pezeshki S.R., Goodwin S. Effects of soil moisture regimes on photosynthesis and growth in cattail (*Typha latifolia*) // Acta Oecologica. 2004. V. 25. P. 17–22.
 27. Иванова Л.А., Петров М.С., Кадушиников Р.М. Определение диффузионного сопротивления мезофилла *Chamaerion angustifolium* методом трехмерной реконструкции клеточной упаковки листа // Физиология растений. 2006. Т. 53. С. 1–10.
 28. Kodama N., Cousins A., Tu K.P., Barbour M.M. Spatial variation in photosynthetic CO_2 carbon and oxygen isotope discrimination along leaves of the monocot triticale (*Triticum* × *Secale*) relates to mesophyll conductance and the Péclet effect // Plant, Cell and Environment. 2011. V. 34. P. 1548–1562.
 29. Oguchi R., Hikosaka K., Hirose T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? // Plant, Cell and Environment. 2003. V. 26. P. 505–512.
 30. Воронин П.Ю., Рахманкулова З.Ф., Шуйская Е.В., Маевская С.Н., Николаева М.К., Максимов А.П., Максимов Т.Х., Мясоедов Н.А., Балнокин Ю.В., Рымарь В.П., Валдайских В.В., Кузнецов В.В. Новый метод количественного определения водного потенциала апопласта клеток мезофилла в подустьичной полости листа // Физиология растений. 2017. Т. 64. С. 235–240.