

**ВОПРОСЫ ИНТРОДУКЦИИ: ВЛИЯНИЕ ЗАСОЛЕНИЯ
НА ПРОЦЕССЫ ГАЗООБМЕНА ПРОРОСТКОВ
Hedysarum grandiflorum Pall.***

Е. В. Думачева, доктор биологических наук
**Е. В. Усольцева, П. В. Максимова, А. В. Гаар,
Д. А. Сопин, А. В. Биюшкина, А. В. Акимов**

ФНЦ «ВИК им. В. Р. Вильямса», г. Лобня Московской области, Россия,
laboratory_ph@mail.ru

*Копеечник крупноцветковый (Hedysarum grandiflorum Pall.) — многолетнее красивоцветущее растение с узкой экологической амплитудой, перспективное для интродукции и ведения в культуру. В контролируемых условиях, с использованием системы анализа процессов фотосинтеза LI-6800 от LI-COR (США) изучена динамика показателей интенсивности фотосинтеза, транспирации и сопровождающих физиологических процессов, связанных с газообменом у семядольных листьев *H. grandiflorum* на фоне воздействия различными уровнями освещенности (1500, 1000, 500, 200, 100, 50, 0 $\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{c}$) в условиях засоления. Установлено, что фотосинтетический аппарат проростков копеечника крупноцветкового достаточно хорошо адаптируется к условиям засоления и существенное угнетение фотосинтеза на 17,4 % наблюдается только при уровне ФАР 300 $\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{c}^1$. При этом наблюдается существенное снижение скорости испарения воды поверхностью семядольных листьев под влиянием условий засоления — на 36,5–54,3 %. Полученные данные указывают на потенциально высокую адаптационную способность проростков *H. grandiflorum* за счет саморегуляции процессов газообмена.*

Ключевые слова: засоление, транспирация, фотосинтез, копеечник, газообмен, ассимиляция, устьичная проводимость, межклеточная концентрация CO_2 .

Hedysarum grandiflorum Pall. — ценный вид бобовых, произрастающий в южной части центральных и восточных областей Европейской России [1–3]. Копеечник характеризуют как ксерофит и кальцефил, т. е. растения *H. grandiflorum* способны выдерживать условия засухи, а также высокую карбонатность почвенного покрова [4–6]. Популяции *H. grandiflorum* можно встретить на почвах с выходами мела и мергеля, а также на плотном чистом мелу, на меловой щебенке, рухляке, на ка-

*Исследование выполнено при поддержке Нацпроекта «Наука и университеты»: Грант 31.05.2021 г. № 075-15-2021-541 (внутренний номер 09.ССЦ.21.0008) на создание и развитие «Центра по кормовым культурам для создания и внедрения в агропромышленный комплекс современных технологий на основе собственных разработок Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр кормопроизводства и агроэкологии имени В. Р. Вильямса» (ФНЦ «ВИК им. В. Р. Вильямса»); Госзадание FGGW-2022-0013 «Разработка теоретических основ ускорения интродукции, селекции и повышения эффективности семеноводства сельскохозяйственных растений на основе оценки сопряженности фундаментальных физиологических процессов».

менистых склонах; на сильно задернованных участках и др. [7]. Одновременно с высокой устойчивостью к сложным экологическим условиям, отмечают, что *H. grandiflorum* является видом-ксенобионтом, т. е. имеет узкую экологическую амплитуду. Это делает его перспективным модельным видом для изучения механизмов устойчивости фотосинтетического аппарата к комплексу стрессоров, включая условия засоления.

Изучение вопросов введения вида *H. grandiflorum* приобретает особую важность в последние годы, так как растения обладают ценными свойствами: содержат комплекс биологических активных противовирусных веществ, в первую очередь мангиферин [8]. Из травы и корней видов *Hedysarum* извлечен комплекс из 155 биологически активных веществ: терпенов, сапонинов, цианогенных гликозидов, флавонов, изофлавонов, дубильных веществ, кумаринов, жирных соединений, бензофурана и других; установлено их противоопухолевое, кардиопротекторное, антидиабетическое действие, а также антипролиферативное в отношении линий раковых клеток человека [9].

Интересны для зеленого строительства и декоративные свойства этого красивоцветущего растения [10; 11].

Материалы и методы. Исследования параметров газообмена *H. grandiflorum* на ювенильной стадии онтогенеза проводили в лаборатории физиологии сельскохозяйственных растений селекцентра по кормовым культурам ФНЦ «ВИК им. В. Р. Вильямса» с использованием стандартных методов, принятых в физиологии растений и геоэкологии [12–14]. Скарифицированные семена *H. grandiflorum* помещали для прорастания в климатокамеру при температуре 24 °С. опыты проводили в условиях водной культуры. Имитацию условий засоления проводили по методикам, принятым в физиологических исследованиях: контроль — вода (H₂O), опыт — 0,15 М NaCl. Повторность в опыте трехкратная. Для изучения процессов фотосинтеза, темнового дыхания и транспирации использовали семядольные листья *H. grandiflorum*. В опытах использовали портативную систему измерения газообмена растений (модель LI-6800, LI-COR, США; прибор приобретен при финансовой поддержке гранта в форме субсидии на создание селекционно-семеноводческого центра ФНЦ «ВИК им. В. Р. Вильямса от 31.05.2021 г. № 075-15-2021-541) по методикам [13; 14].

Освещали проростки светодиодными лампами ULTRAFLASH (излучаемые длины волн: красный — 650 нм, синий — 450 нм, инфракрасный — 750 нм), PAR (фотосинтетически активное излучение) — 26 μmol , PPF (фотосинтетически активное излучение в секунду) 10 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ при 26 ± 2 °С в режиме «14 ч света – 10 ч темноты». Для ис-

следований использовали семядольные листья. Площадь листьев определяли с использованием автоматизированной программы Petiol.

Динамика показателей интенсивности фотосинтеза, транспирации и сопровождающих физиологических процессов, связанных с газообменом у семядольных листьев *H. grandiflorum*, оценивалась на фоне воздействия различными уровнями фотосинтетически активной радиации (ФАР) (1500, 1000, 500, 200, 100, 50, 0 $\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{c}^1$). Температура в листовой камере поддерживалась в диапазоне 24–26 °С. За величину темнового дыхания (Rd) принимали значение ассимиляции CO_2 при ФАР, равном нулю [15].

Результаты статистически обработаны с использованием пакета прикладных программ Excel.

Результаты и обсуждение. Основная ценотическая роль семян состоит в расселении популяции, проростков — в приживании в сообществе. Стадия семени (se) является латентным онтогенетическим периодом, стадия проростка (p) — первой фазой прегенеративного периода [16].

Многокомпонентный энергетический обмен реагирует на стрессовые факторы (засуху, температуру, избыточную инсоляцию и т. д.) угнетением фотосинтеза как центрального звена метаболизма [17]. Информацию о степени устойчивости фотосинтетического аппарата к комплексу абиотических факторов в естественных условиях дают световые кривые фотосинтеза. Насыщение фотосинтетической активности (максимальную интенсивность нетто-фотосинтеза), транспирацию и интенсивность темнового дыхания рекомендуют оценивать как важные характеристики ассимиляции CO_2 , отражающие условия экотопа и основной показатель при сравнении параметров фотосинтеза у различных видов растений в естественных условиях произрастания. Семядоли, как первая фотосинтезирующая система прорастающего организма, являются центром энергетического и пластического обмена, тесно связанного с физиологическими процессами на начальных этапах онтогенеза. Однако сведения об активности и соотношении интенсивности ассимиляции CO_2 в семядольных листьях в процессе прорастания семян в литературе весьма ограничены.

Динамика показателей интенсивности темнового дыхания и фотосинтеза у семядольных листьев копечника крупноцветкового в зависимости от освещенности приведена в таблице 1.

Темновое дыхание на уровне растения является интегральным показателем, который зависит от целого комплекса внутренних и внешних факторов: стадии онтогенеза, влияния экотопа, физиологического состояния изучаемых органов растения и других [18]. При прорастании интенсивность темнового дыхания увеличивается в связи с мобилизацией

ей метаболических путей дыхания роста, направленных на обеспечение проростков энергией и пластическими веществами [19].

1. Результаты изучения интенсивности темнового дыхания ($\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{c}^1$) и фотосинтеза ($\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{c}^1$) у семядольных листьев *H. grandiflorum* в зависимости от засоления и ФАР

ФАР, $\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{c}^1$	M	m	Cv	M	m	Cv	t
	Контроль (H_2O)			Опыт (0,15 М NaCl)			
0	-2,38	0,77	63,4	-3,83	0,45	46,9	1,6
50	1,29	0,28	24,2	1,22	0,45	99,8	1,2
150	2,17	0,87	52,9	2,15	1,17	77,3	1,3
300	3,27	0,03	49,2	2,70	0,03	6,9	8,2
600	4,99	1,34	43,0	3,02	0,72	25,6	0,6
900	6,55	0,32	13,7	4,23	0,02	16,7	1,0
1200	7,67	0,74	45,5	4,48	2,16	68,1	1,3
1500	5,55	0,35	8,94	2,47	1,50	28,4	1,2
t_{05}	—	—	—	—	—	—	2,7

Примечание: M — среднее; m — ошибка среднего; Cv — коэффициент вариации; t — коэффициент Стьюдента.

Интенсивность темнового дыхания при отсутствии освещения в контрольном варианте была ниже, чем в опытном на 37,8 % при высоких уровнях вариации признака (46,9–63,4 %). При этом существенная разница по интенсивности темнового дыхания между контрольным и опытными вариантами не наблюдалась.

В условиях засоления интенсивность фотосинтеза у семядольных листьев снижалась в среднем на 5,7–125,6 %. При этом существенная разница для показателей с использованием t-критерия Стьюдента установлена только при уровне ФАР 300 $\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{c}^1$.

Насыщение фотосинтетической активности, иначе — выход на плато световой кривой фотосинтеза у семядольных листьев из семян изученных ценопопуляций, наступало у семядольных листьев в контрольном варианте при уровне ФАР 1200 $\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{c}^1$ и в опытном варианте — при ФАР 900 $\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{c}^1$.

Проведенный анализ полученных данных позволяет моделировать адаптационные процессы фотосинтетического аппарата проростков копеечника в стрессовых условиях. Световые кривые интенсивности ассимиляции CO_2 с высоким коэффициентом аппроксимации кривой ($R^2 = 0,931$ в контрольном варианте и $R^2 = 0,791$ при засолении) описываются уравнением полинома второго (в контроле) и третьего (при засолении) порядка:

$$Y_{\text{H}_2\text{O}} = -7\text{E}-06x^2 + 0,0151x - 0,9552;$$

$$Y_{\text{NaCl}} = 3\text{E}-09x^3 - 1\text{E}-05x^2 + 0,0146x - 1,7843.$$

Интенсивность транспирации, в отличие от процессов фотосинтеза, существенно зависела от условий проведения эксперимента (табл. 2).

2. Результаты изучения интенсивности транспирации (М/м²/с) у семядольных листьев *H. grandiflorum* в зависимости от засоления и ФАР

ФАР, $\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{c}^1$	M	m	Cv	M	m	Cv	t
	Контроль (H ₂ O)			Опыт (0,15 М NaCl)			
0	0,0046	0,0006	33,3	0,0021	0,0001	36,4	2,84
50	0,0048	0,0006	32,9	0,0021	0,0006	30,8	2,82
150	0,0050	0,0005	32,6	0,0029	0,0005	22,6	3,11
300	0,0052	0,0005	33,1	0,0033	0,0003	14,1	3,40
600	0,0055	0,0005	33,1	0,0036	0,0001	1,0	3,79
900	0,0057	0,0005	33,5	0,0040	0,0002	7,5	3,13
1200	0,0059	0,0004	33,2	0,0043	0,0004	12,3	2,79
1500	0,0062	0,0003	8,0	0,0046	0,0004	13,0	2,97
t ₀₅	—	—	—	—	—	—	2,78

Примечание: M — среднее; m — ошибка среднего; Cv — коэффициент вариации; t — коэффициент Стьюдента.

Разница между транспирацией семядольных листьев проростков в контрольном и опытном вариантах была существенной при всех уровнях ФАР: транспирация у семядольных листьев опытных растений была в среднем выше на 36,5–54,3 %.

Световые кривые интенсивности транспирации с высоким коэффициентом аппроксимации кривой ($R^2 = 0,994$ в контрольном варианте и $R^2 = 0,998$ при засолении) описываются уравнением полинома третьего порядка:

$$Y_{\text{H}_2\text{O}} = 9\text{E}-13x^3 - 2\text{E}-09x^2 + 3\text{E}-06x + 0,004;$$

$$Y_{\text{NaCl}} = 4\text{E}-13x^3 - 1\text{E}-09x^2 + 3\text{E}-06x + 0,002.$$

Заключение. Таким образом, тенденции, выявленные в наших исследованиях, указывают, что в семенах на этапе прорастания включаются адаптационные физиологические механизмы, направленные на выживание и оптимальную приспособленность к условиям экотопа.

Установлено, что фотосинтетический аппарат проростков копеечника крупноцветкового достаточно хорошо адаптируется к условиям засоления и существенное угнетение фотосинтеза на 17,4 % наблюдается только при уровне ФАР 300 $\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{c}$. При этом наблюдается существенное снижение скорости испарения воды поверхностью семядольных листьев под влиянием условий засоления: на 36,5–54,3 %. Полученные

данные указывают на потенциально высокую адаптационную способность проростков *H. grandiflorum* за счет саморегуляции процессов газообмена.

Литература

1. Дегтярь О. В., Чернявских В. И. О состоянии степных сообществ юго-востока Белгородской области // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Серия: Биология. – 2004. – № 2. – С. 254–258.
2. Думачева Е. В., Чернявских В. И. Биоресурсный потенциал бобовых трав на меловых обнажениях и карбонатных почвах Европейской России. – Белгород : Издательский дом «Белгород», 2014. – 144 с. – ISBN 978-5-9571-0914-3.
3. Использование биоресурсного потенциала ботанического сада для разработки экскурсионных программ / Е. В. Думачева, В. И. Чернявских, А. А. Польшина, М. Е. Комарова // Научный результат. Серия: Технология бизнеса и сервиса. – 2014. – Т. 1, № 1(1). – С. 4–14.
4. Лаврентьев М. В. Синтаксономическое положение фитоценозов с участием *Hedysarum grandiflorum* Pall. в южной части Приволжской возвышенности // Бюллетень ботанического сада Саратовского государственного университета. – 2019. – Т. 17, № 2–3. – С. 102–114. –DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-102-114.
5. Influence of ecological conditions of various habitats on individual morpho-biological and physiological features of *Hedysarum grandiflorum* Pall. seeds / L. D. Sajfutdinova, V. M. Kosolapov, V. I. Cherniavskih, E. V. Dumacheva // Materials V International Youth Applied Research Forum “Oil Capital”: Conference Series “Oil Capital” 23–24 March 2022 Khanty-Mansyisk Autonomous Okrug-Yugra, Russia. – AIP Conf. Proc. – 2023. – Vol. 2929. № 1. – P. 040005. – DOI: 10.1063/5.0179494.
6. Impact of endemic calciphilous flora of the Central Russian Upland on the nitrogen regime of carbonate soils and sub-soils / V. I. Cherniavskih, E. V. Dumacheva, F. N. Lisetsky [et al.] // Bioscience Biotechnology Research Communications. – 2019. – Vol. 12, No. 3. – P. 594–600. – DOI: 10.21786/bbrc/12.3/7.
7. Morphological, Physiological, and Biochemical Characteristics of Adaptation of Calcephytes of the Genus *Hedysarum* / O. A. Rozentsvet, E. S. Bogdanova, G. N. Tabalenkova, S. N. Rozina // Contemporary problems of ecology. – 2021. – V. 14, № 5. – P. 465–471. – DOI: 10.1134/S1995425521050139.
8. Имачуева Д. Р., Серебряная Ф. К., Зилфикаров И. Н. Количественное определение суммы ксантонов в пересчете на мангиферин в надземных органах видов рода копеечник (*Hedysarum* L.) методом УФ-спектрофотометрии // Химия растительного сырья. – 2020. – № 3. – P. 179–186. – DOI: 10.14258/jcprm.2020034553.
9. Phytochemicals and biological studies of plants in genus *Hedysarum* / Y.-M. Dong, D. Tang, N. Zhang [et al.] // Chem. Cent. J. – 2013. – V. 7, № 124. – <https://bmcchem.biomedcentral.com/articles/10.1186/1752-153X-7-124>.
10. Многолетние травы для пастбищ, газонов и рекультивации: селекция и практика / В. М. Косолапов, С. И. Костенко, Е. В. Думачева, В. И. Чернявских // Кормопроизводство. – 2022. – № 10. – С. 14–17.
11. Растительный мир Белгородской области / В. И. Чернявских, О. В. Дегтярь, А. В. Дегтярь, Е. В. Думачева. – Белгород : Белгородская областная типография, 2010. – 472 с. – ISBN 978-5-86295-227-8. – EDN DMFTEC.
12. Мокронос А. Т., Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. – М. : Академия, 2006. – 448 с.

13. Некоторые подходы к оценке антропогенного влияния на фитобиоту / В. К. Тохтарь, М. Ю. Третьяков, В. И. Чернявских [и др.] // Проблемы региональной экологии. – 2011. – № 2. – С. 92–95.
14. Флористические находки адвентивных и раритетных видов растений на юго-западе Среднерусской возвышенности / А. Ю. Курской, В. К. Тохтарь, В. И. Чернявских // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2014. – № 9–3. – С. 78–82.
15. Lawrence E. H., Stinziano J. R., Hanson D. T. Using the rapid A-Ci response (RA-CiR) in the LI-COR 6400 to measure developmental gradients of photosynthetic capacity in poplar // Plant, Cell & Environment. – 2019. – V. 42(2). – P. 740–750. – DOI: 10.1111/pce.13436.
16. Riches M., Lee D., Farmer D. K. Simultaneous leaf-level measurement of trace gas emissions and photosynthesis with a portable photosynthesis system // Atmos. Meas. Tech. – 2020. – Vol. 13. – P. 4123–4139. – <https://doi.org/10.5194/amt-13-4123-2020>.
17. Сравнительная оценка вклада компонентов CO₂/H₂O обмена в процесс адаптации к засухе у ксерогалофитов семейства Chenopodiaceae с разным типом фотосинтеза / З. Ф. Рахманкулова, Е. В. Шуйская, М. Ю. Прокофьева, [и др.] // Физиология растений. – 2020. – Т. 67, № 3. – С. 298–311. DOI: 10.31857/S0015330320030197.
18. Емельянова А. В., Обуховская Л. В., Аверина Н. Г. Фотосинтез и дыхание в растениях озимого рапса (*Brassica Napus*), обогащенных антоцианами, под влиянием 5-аминолевулиновой кислоты // Весті Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2018. – Т. 63, № 2. – С. 155–162. – DOI: 10.29235/1029-8940-2018-63-2-155-162.
19. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (2). – P. 1–31. – DOI: 10.21685/2500-0578-2016-2-1.

INTRODUCTION ISSUES: INFLUENCE OF SALINITY ON GAS EXCHANGE PROCESSES OF SEEDLINGS HEDYSARUM GRANDIFLORUM PALL.

**E. V. Dumacheva, E. V. Usoltseva, P. V. Maksimova, A. V. Gaar,
D. A. Sopin, A. V. Biyushkina, A. V. Akimov**

*The large-flowered sweetvetch (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) is a perennial beautiful-flowering plant with a narrow ecological amplitude, promising for introduction and cultivation. Under controlled conditions using the LI-6800 instrument, LI-COR, USA, the dynamics of indicators of photosynthesis intensity, transpiration and accompanying physiological processes related to gas exchange in *H. grandiflorum* seedling leaves under different light levels (1500, 1000, 500, 200, 100, 50, 0 $\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{s}$) in saline conditions was studied. It has been established that photosynthetic apparatus of *H. grandiflorum* seedlings adapts well enough to saline conditions and significant photosynthesis suppression by 17.4 % is observed only at PAR level of 300 $\mu\text{M}/\text{m}^2/\text{s}$. At the same time, a significant decrease in the rate of water evaporation by the surface of cotyledon leaves under the influence of salinity conditions — by 36.5–54.3 % is observed. The obtained data indicate a potentially high adaptive capacity of *H. grandiflorum* seedlings due to self-regulation of gas exchange processes.*

Keywords: *salinisation, transpiration, photosynthesis, sweetvetch, gas exchange, assimilation, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration.*