

УДК 581.5:574

РАСТЕНИЯ РАЗНЫХ СЕМЕЙСТВ ОДНОДОЛЬНЫХ РАЗЛИЧАЮТСЯ ПО СОДЕРЖАНИЮ АЗОТА И ФОСФОРА В ЛИСТЬЯХ

© 2024 г. А. А. Бетехтина¹*, Н. А. Реутова¹, Д. В. Веселкин²

Представлено академиком РАН В.Н. Большаковым

Поступило 25.03.2024 г

После доработки 30.03.2024 г.

Принято к публикации 30.03.2024 г.

Исследовали содержание N и P в листьях растений пяти семейств однодольных: Poaceae, Cyperaceae, Orchidaceae, Iridaceae, Amaryllidaceae. Установлено, что виды разных семейств однодольных имели разные композиции N и P в листьях. Содержание N было низким у Iridaceae, а высоким — у Amaryllidaceae. Содержание P было самым низким у Cyperaceae и Poaceae, а самым высоким — у Amaryllidaceae и Iridaceae. Минимальное соотношение N/P было у Iridaceae, максимальное — у Poaceae. Таким образом, получены свидетельства определенной специфики содержания азота и фосфора в растениях разных семейств однодольных.

Ключевые слова: однодольные, Poaceae, Cyperaceae, Orchidaceae, Iridaceae, Amaryllidaceae, типы почвенного питания, функциональное разнообразие, plant traits

DOI: 10.31857/S2686738924040075

Азот (N) и фосфор (P) — ключевые биогенные элементы, доступность которых контролирует структуру и продуктивность биологических сообществ [1, 2]. Изучение закономерностей азотного и фосфорного питания растений имеет большое теоретическое и практическое значение. В частности, прогресс в области производства продовольствия в значительной степени является следствием того, что современные сельскохозяйственные технологии позволяют устранить или снизить лимитирующее рост растений влияние недостатка N и P в почвах [3].

С увеличением содержания N в почве содержание N в растениях увеличивается в глобальном [4] и региональном [5] масштабах. Но разные виды растений обычно различаются по содержанию N и P [6], в том числе в одних и тех же сообществах [7, 8]. Это связывают, прежде всего, с дифференциацией растений на разные функциональные типы, у которых выражены различия в протекании основных жизненных процессов — росте, выживании и размножении. Основной физиологический показатель, имеющий

наиболее важное значение в формировании функционального типа растения — интенсивность фотосинтеза; он сильно коррелирует с содержанием рибулозобисфосфаткарбоксилазы, на долю которого приходится до 75% азота листьев [9]. Содержание N тесно коррелирует с содержанием P. В основе продукции растений лежит сопряжение процессов фотосинтеза и поглощения N и P подземными органами. Эффективность процессов поглощения N и P различается у растений с разными типами почвенного питания — со способностью корней поглощать элементы минерального питания автономно или с помощью симбиотических приспособлений. У бореальных однодольных автономные (корни и корневые волоски разного строения, морковидные корни [10, 11]; аэренхима) и симбиотические (арбускулярная микориза [12, 13]; микориза орхидных [14]; темные септированные эндифиты) приспособления по-разному проявляются у разных таксонов, что приводит, в частности, к своеобразию синдромов строения корней Cyperaceae, Iridaceae, Poaceae и Orchidaceae [13]. На основании этого можно предположить, что содержание N и P в листьях однодольных растений может различаться у растений разных семейств. Цель работы — проверить предположение о различии в содержании N и P в листьях видов пяти семейств однодольных.

Проанализировали листья 41 вида пяти семейств — Amaryllidaceae, Cyperaceae, Iridaceae,

¹Уральский федеральный университет
им. первого Президента России Б.Н. Ельцина,
Екатеринбург, Россия

²Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Екатеринбург, Россия

*e-mail: A.A.Betektina@urfu.ru

Orchidaceae и Poaceae. Листья растений Cyperaceae, Orchidaceae и Poaceae отобрали в разных, преимущественно естественных местообитаниях в пределах Белоярского южно-таежного ботанико-географического округа Свердловской области. 8 видов Cyperaceae: *Carex acuta*, *C. digitata*, *C. montana*, *C. nigra*, *C. palescens*, *C. supina*, *C. vesicaria*, *Carex* sp. Четыре вида Orchidaceae: *Cypripedium guttatum*, *Dactylorhiza fuchsii*, *Goodyera repens*, *Platanthera bifolia*. 11 видов Poaceae отобрали в естественных местообитаниях: *Alopecurus pratensis*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *Deschampsia cespitosa*, *Elytrigia repens*, *Helictotrichon desertorum*, *Melica nutans*, *Phleum phleoides*, *Ph. pratense*, *Phragmites australis*. Листья еще двух видов Poaceae — *Avena sativa* и *Miscanthus sacchariflorus* — отобрали у растений, росших на окультуренных почвах в Ботаническом саду УрФУ. При этом *Avena sativa* выращивали как без дополнительного внесения удобрений в год сбора материала, так и при дополнительном внесении один раз за вегетацию комплексного NPK удобрения в дозе 96 кг N и 96 кг P на гектар. Листья растений семейств Amaryllidaceae и Iridaceae отобрали в Ботаническом саду УрФУ и в Ботаническом саду УрО РАН. 10 видов Amaryllidaceae: *Allium aflatunense*, *A. altaicum*, *A. angulosum*, *A. ciantorum*, *A. cyathophorum* var. *Farreri*, *A. obliquum*, *A. ramosum*, *A. rubens*, *A. victorialis*, *A. zebdanse*. 6 видов Iridaceae: *Iris aphylla*, *I. halophila*, *I. pseudacorus*, *I. ruthenica*, *I. setosa*, *I. sibirica*.

Исследовали завершившие рост листья среднего яруса с 10–15 особей каждого вида. Из всех образцов каждого вида формировали 2–3 пробы массой по 10 г листьев в свежем состоянии. Пробы сушили 48 ч при 70°C, затем тонко измельчали. Содержание N определяли в трехкратной повторности методом мокрого сжигания по Кьельдалю (с использованием Heating Digestor DK 20 Velp и Distillation Unit UDK 12 Velp) и титриметрическим окончанием. Содержание общего фосфора измеряли спектрофотометрически после мокрого сжигания по Кьельдалю.

Растения разных семейств в среднем значительно различались между собой по содержанию N и P и по соотношению N/P. Об этом свидетельствовал результат многомерного дисперсионного анализа (MANOVA), в который включили все три переменные: $\lambda_{Wilks} = 0.20$; $F = 6.37$; $df_{effect} = 12$; $df_{error} = 90.25$; $P < 0.0001$. Парные сравнения с использованием критерия Бонферрони (таблица 1) показали следующее. Содержание N было низким у Iridaceae, а высоким — у Amaryllidaceae (рис. 1). Содержание P было самым низким у Cyperaceae и Poaceae, а самым высоким — у Amaryllidaceae и Iridaceae. Минимальное соотношение N/P было у Iridaceae, максимальное — у Poaceae.

В целом у тех растений, в листьях которых было больше N, было также больше P. В полном массиве измерений между концентрациями N и P была

значимая положительная корреляция ($r = 0.38$; $P = 0.0144$; $n = 41$). В результате среднее массовое соотношение N/P у четырех семейств варьировало в диапазоне 10–16 и только у Iridaceae это соотношение было около 5. Средние геометрические величины содержания N, P и N/P, установленные нами (20.4 мг/г; 2.0 мг/г и 10.4), и опубликованные [15] значения (19.4 мг/г; 1.3 мг/г и 15.3) были близкими.

Таким образом, виды разных семейств однодольных имели разные композиции N и P в листьях. В нашем массиве только у Orchidaceae не установлено экстремальных характеристик химического состава. У четырех семейств минимум одна характеристика была в статистически значимом экстремуме. На качественном уровне это заключение хорошо соотносится с феноменом специфичности корневых синдромов семейств однодольных [13]. Однако представленный результат не кажется тривиальным. Поскольку стехиометрия N и P связана с пластическим и энергетическим обменом организмов [6], априорно не было оснований предполагать заметную таксономическую детерминацию этих свойств.

Дифференциация растений по содержанию N в листьях — результат эволюции и адаптации к актуальным условиям. Высокое содержание N и P в листьях — это показатель доступности питательных веществ и одновременно — признак конкурентно-рудеральных свойств, что обычно сопровождается высокой интенсивностью фотосинтеза. Усиление этих свойств обеспечено строением поглощающих корней, которые реализуют высокую поглощающую способность. Растения бедных местообитаний отличаются высокой эффективностью использования N и P, а строение их корней обеспечивает поглощение питательных веществ при их низких концентрациях с низкой скоростью.

По всей видимости, интенсивно поглощают N и P корни видов Amaryllidaceae, в листьях которых этих элементов было много. Строение поглощающих корней видов данного таксона систематически не исследовалось, поэтому связывать особенности состава их листьев с особенностями строения корней можно исключительно гипотетически.

Таблица 1. Средние значения ($\pm$ SE) и соотношение N и P в листьях видов пяти семейств однодольных. В каждом столбце гомогенные по критерию Бонферрони значения отмечены одинаковыми буквенными индексами

Семейство	N, мг/г	P, мг/г	N/P
Amaryllidaceae	30.65 $\pm$ 2.38 ^c	3.23 $\pm$ 0.36 ^b	10.21 $\pm$ 0.89 ^{ab}
Cyperaceae	15.69 $\pm$ 1.23 ^{ab}	1.29 $\pm$ 0.17 ^a	13.64 $\pm$ 1.69 ^{ab}
Iridaceae	14.09 $\pm$ 0.99 ^a	3.33 $\pm$ 0.62 ^b	4.95 $\pm$ 0.97 ^a
Orchidaceae	21.05 $\pm$ 1.28 ^{ab}	2.14 $\pm$ 0.14 ^{ab}	9.98 $\pm$ 1.02 ^{ab}
Poaceae	22.15 $\pm$ 1.41 ^b	1.74 $\pm$ 0.22 ^a	15.70 $\pm$ 2.23 ^b

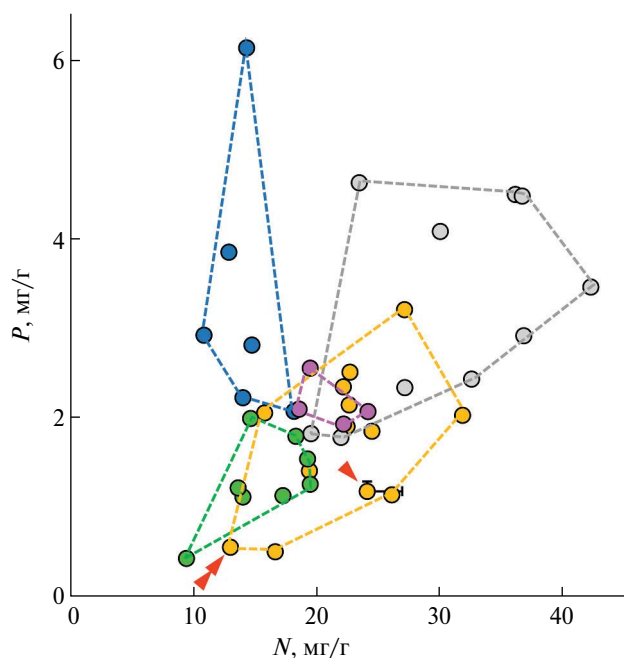


Рис. 1. Распределение видов семейств однодольных (* — Amaryllidaceae; • — Cyperaceae; • — Iridaceae; • — Orchidaceae; • — Poaceae) в пространстве, задаваемом содержанием N и P в листьях.

Одиночной красной стрелкой отмечена точка, характеризующая содержание N и P в листьях *Avena sativa* на окультуренной почве без дополнительного внесения удобрений. Диапазон содержания N и P в листьях этого вида при выращивании на дополнительно удобренной почве показан горизонтальными и вертикальными размахами. Двойной красной стрелкой отмечена точка, характеризующая содержание N и P в листьях *Miscanthus sacchariflorus*.

Высокое содержание P у Amaryllidaceae указывает на вероятность высокой интенсивности арбускулярной микоризы. Необходимо также исследовать, не связано ли активное поглощение N и P у Amaryllidaceae с частым формированием у видов этого семейства аэренхимы, присутствие которой обеспечивает доступ к дополнительным источникам N и P [16]. Вместе с тем наличие аэренхимы не может быть исчерпывающим объяснением высоких концентраций N и P в листьях, так как аэренхима нередка и у Cyperaceae и у Poaceae.

Низкое содержание P в листьях Cyperaceae может быть связано с условиями их произрастания, в которых, как правило, рост растений органичен низким содержанием минеральных форм P, что объясняет слабое образование арбускулярной микоризы [10, 13]. Предположительно, осоки поглощают P из органических соединений с помощью автономных приспособлений — корневых волосков и моркововидных корней [10], которые, вероятно,

отличаются низкой интенсивностью поглощения. Приспособлением к поглощению P служат также тонкие корни осок, имеющие большую площадь контакта с почвой на единицу объема корня [17].

Одна из особенностей корней видов Iridaceae, у которых было мало N и много P, — их большая толщина [13], что связывают с адаптацией к дефициту азота [18]. Высокое содержание P у Iridaceae может объясняться обильной арбускулярной микоризой у них [13]. Но известно, что при интенсивном развитии арбускулярной микоризы из-за высокой потребности грибных симбионтов в азоте поступление N в растения может ограничиваться [19].

Неожиданно, что мы не нашли специфики содержания N и P у Orchidaceae, учитывая крайне специализированное строение их очень толстых неразветвленных корней с особым, свойственным только Orchidaceae, типом микоризы [13, 14]. Не исключено, что для надежного суждения об особенностях состава листьев Orchidaceae необходимо увеличение числа обследованных видов. Промежуточное положение Poaceae по содержанию N и P более ожидаемо, поскольку значения большинства признаков строения корней у Poaceae также были промежуточными между другими семействами [13]. Единственный признак, который у Poaceae в экстремуме, — короткие корневые волоски, в среднем, самые короткие из Cyperaceae, Iridaceae, Orchidaceae и Poaceae [13].

Наши материалы не позволяют быть абсолютно уверенными, что наблюдаемое содержание биогенов в растениях обусловлено исключительно принадлежностью вида к тому или иному семейству, а не к тем или иным условиям. Например, виды Cyperaceae и Orchidaceae преимущественно приурочены к почвам с высоким содержанием органики и дефицитом минеральных форм N, а травы с арбускулярной микоризой (Amaryllidaceae, Iridaceae, Poaceae) предпочитают почвы с большей доступностью неорганических соединений N [20]. Мы собирали листья Amaryllidaceae и Iridaceae в ботанических садах в крупном городе, хотя и не всегда на окультуренных почвах. Не обусловлено ли большее содержание P у видов этих семейств местом сбора? Этот вопрос требует специальной проверки. Но два вида злаков — *Avena sativa* и *Miscanthus sacchariflorus* также собраны в ботаническом саду, а *Avena sativa* при этом — на окультуренной почве и при дополнительном внесении N и P в год выращивания растений. Несмотря на это, у *Avena sativa* и *Miscanthus sacchariflorus* содержание N низкое или среднее, а содержание P — низкое. Следовательно, таксономический сигнал в массиве наших измерений реален, а амплитуда экологической изменчивости содержания N и P, хотя и оцененная фрагментарно, не велика и, вероятно, не имеет решающего значения.

Заключение. В этом исследовании мы впервые представили данные по содержанию N и P и по соотношению N/P у видов пяти семейств однодольных растений, различающихся по строению корней, т.е. в связи с разнообразием способов почвенного питания, свойственных разным таксонам. Невозможность исчерпывающего объяснения установленных закономерностей указывает на фрагментарность существующих знаний о биоэкологических особенностях однодольных в подземной сфере. Например, не ясны причины, обуславливающие сходство содержания N и P у орхидей и злаков, хотя строение корней и типы микоризы у них очень контрастно различаются. Необходимы также специальные исследования функциональных черт, обуславливающих высокое содержание N и P у Amaryllidaceae. Однако в целом можно уверенно считать, что у бореальных однодольных выражена заметная специфика содержания N и P, коррелирующая с принадлежностью к тому или иному семейству. Следовательно, есть основания утверждать, что специфичность морфологического строения корней семейств однодольных сопровождается сходного масштаба специфичностью содержания N и P.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-26-00248, <https://rscf.ru/project/24-26-00248/>

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ И СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Elser J.J. et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems // *Ecology letters*. 2007. Т. 10. №. 12. С. 1135–1142.
2. Bui E.N., Henderson B.L. C: N: P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors // *Plant and soil*. 2013. Т. 373. С. 553–568.
3. Awasthi P., Laxmi A. Root Architectural Plasticity in Changing Nutrient Availability // *Rhizobiology: Molecular Physiology of Plant Roots*. 2021. С. 25–37.
4. He M. et al. Leaf nitrogen and phosphorus of temperate desert plants in response to climate and soil nutrient availability // *Scientific Reports*. 2014. Т. 4. №. 1. С. 6932. 1.
5. Зубкова Е.В., Стаменов М.Н., Припутина И.В., Грабовский В.И. Использование методов фитоиндикации для оценки связи содержания азота в растениях с условиями их произрастания (на примере лесов Южного Подмосквья) // *Ботанический журнал*. 2023. Т. 108. №10. С. 896–913.
6. Güsewell S.N. P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance // *New phytologist*. – 2004. Т. 164. №. 2. С. 243–266. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01192.x>
7. Бетехтина А.А. и др. За 50 лет зарастания отвала золы содержание азота и фосфора изменилось в эмбриоземе, но не изменилось в растениях // *Экология*. 2023. №. 4. С. 281–290.
8. Онипченко В.Г. и др. Химический состав листьев растений как функциональный признак формирования альпийских растительных сообществ // *Экология*. 2023. №. 6. С. 407–415.
9. Chapin F.S. et al. Plant responses to multiple environmental factors // *Bioscience*. 1987. Т. 37. №1. С. 49–57.
10. Konoplenko M.A., Güsewell S., Veselkin D.V. Taxonomic and ecological patterns in root traits of *Carex* (Cyperaceae) // *Plant and Soil*. 2017. Т. 420. С. 37–48.
11. Lambers H. Phosphorus acquisition and utilization in plants // *Annual Review of Plant Biology*. 2022. Т. 73. С. 17–42.
12. van Der Heijden M.G.A. et al. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future // *New phytologist*. 2015. Т. 205. №4. С. 1406–1423.
13. Betekhtina A.A., Tukova D.E., Veselkin D.V. Root structure syndromes of four families of monocots in the Middle Urals // *Plant Diversity*. 2023.
14. Minasiewicz J. et al. Stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus is closely linked to trophic modes in orchids // *BMC Plant Biology*. 2023. Т. 23. №. 1. С. 422.
15. Wang Z. et al. Divergent nitrogen and phosphorus allocation strategies in terrestrial plant leaves and fine roots: A global meta-analysis // *Journal of Ecology*. 2022. Т. 110. №. 11. С. 2745–2758.
16. Postma J.A., Lynch J.P. Root cortical aerenchyma enhances the growth of maize on soils with suboptimal availability of nitrogen, phosphorus, and potassium // *Plant physiology*. 2011. Т. 156. №3. С. 1190–1201.
17. Gahoonia T.S., Nielsen N.E. Barley genotypes with long root hairs sustain high grain yields in low-P field // *Plant and Soil*. 2004. Т. 262. С. 55–62.
18. Roumet C. et al. Root structure–function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy // *New Phytologist*. 2016. Т. 210. №3. С. 815–826.

19. Yang X. *et al.* How arbuscular mycorrhizal fungi drives herbaceous plants' C: N: P stoichiometry? A meta-analysis // *Science of The Total Environment*. 2023. T. 862. C. 160807.
20. Макаров М.И. Роль микоризы в трансформации соединений азота в почве и в азотном питании растений (обзор) // *Почвоведение*. 2019. №2. С. 220–233.

PLANTS OF VARIOUS MONOCOT FAMILIES DIFFER IN NITROGEN AND PHOSPHORUS CONTENT IN LEAVES

A. A. Betekhtina^{a, #}, N. A. Reutova^a, D. V. Veselkin^b

^a*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russian Federation*

^b*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russian Federation*

[#]*e-mail: A.A. Betekhtina@urfu.ru*

Presented by Academician of the RAS V.N. Bolshakov

The content of N and P in the leaves of the following five families of monocots was studied: Poaceae, Cyperaceae, Orchidaceae, Iridaceae, Amaryllidaceae. It was found that species of different families of monocots had different N and P content and ratio in their leaves. N content was low in Iridaceae and high in Amaryllidaceae. P content was the lowest in Cyperaceae and Poaceae and the highest in Amaryllidaceae and Iridaceae. The minimum N/P ratio was in Iridaceae, the maximum in Poaceae. Thus, the content of N and P and their ratio is specific in different families of monocots.

Keywords: monocotyledons, Poaceae, Cyperaceae, Orchidaceae, Iridaceae, Amaryllidaceae, types of soil nutrition, functional diversity, plant traits