

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.12:581.13:581.5

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА
HIBISCUS SYRIACUS L. В УСЛОВИЯХ ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ, ИНСОЛЯЦИИ
И ЗАГРЯЗНЕНИЯ****Н.Г. Акиншина^{1,*}, А.А. Азизов¹, Н.И. Штонда², А.И. Халмурзаева², Н.Ш. Рахматуллина¹**¹Национальный университет Узбекистана имени Мирзо Улугбека,
Узбекистан, 100174, г. Ташкент, ул. Университетская, 4;²Ташкентский ботанический сад АН РУз имени академика Ф.Н. Русанова,
Узбекистан, 100125, г. Ташкент, ул. Богишамол, 232

*e-mail: n.akinshina@yahoo.com

В статье представлены результаты изучения пигментного состава, скоростей видимого фотосинтеза (чистой продукции кислорода) и темнового дыхания листьев гибискуса сирийского (*Hibiscus syriacus* L.) в условиях комплексного воздействия высоких летних температур, интенсивной инсоляции, загазованности и запылённости воздушной среды. Исследования проводились в период активной вегетации в 2017 г. на трёх территориях — Ташкентский ботанический сад АН РУз, сквер в центре города Ташкента и горная турбаза. Результаты экспериментов показали, что гибискус обладает высоким адаптивным потенциалом и в условиях достаточного полива хорошо приспособлен к экстремальным факторам среды обитания семиаридной зоны. Экологическая пластичность фотосинтетического аппарата гибискуса играет существенную роль в приспособлении вида к условиям среды обитания. Выявлено, что в условиях затенения у растений Ташкентского ботанического сада формируются крупные, широкие и тонкие “теневые” листовые пластинки, т.е. проявляются сциоморфные черты. Гелиоморфные признаки отмечены у листьев растений в горной местности, где в условиях сильной инсоляции формируются “световые” листья, которые имеют утолщённую и уплотнённую листовую пластинку гораздо меньшего размера. Адаптивный смысл подобных структурных перестроек листа — усиление мощности ассимиляционного аппарата, компенсирующее недостаток света (в случае сциоморфоза), и, напротив, — взаимное затенение фотосинтетических элементов, как защитная мера против повреждающего влияния избыточного света (в случае гелиоморфоза). Таким образом, обеспечивается необходимый растению постоянный уровень ассимиляции углекислого газа и продукции органических веществ, для поддержания энергетического баланса в разных условиях среды обитания. Изучение температурной зависимости скоростей темнового дыхания и видимого фотосинтеза показало, что эти процессы более устойчивы к температурным повреждениям в условиях обитания при более экстремальных значениях факторов среды. При этом устойчивость увеличивается и с возрастом листа, т.е. растение адаптируется в процессе онтогенеза к возможным перепадам температуры. В разных условиях произрастания скорость видимого фотосинтеза листьев гибискуса в период активной вегетации при оптимальных параметрах измерения примерно одинакова — $0,20 \pm 0,05$ мкмоль O_2 / (дм²·с), это — норма реакции данного показателя и является видоспецифичной характеристикой фотосинтетического аппарата *H. syriacus* L.

Ключевые слова: *Hibiscus syriacus* L., пигменты, видимый фотосинтез, темновое дыхание, экологическая пластичность, высокая температура, инсоляция

Гибискус сирийский (вид *Hibiscus syriacus* L., род *Hibiscus*, сем. Malvaceae) — листопадный кустарник или небольшое дерево до 5–6 м высоты с продолжительным периодом цветения крупными цветками разного цвета. Родина — Китай, Индия и Малая Азия. Используется для озеленения как солитер или в групповых посадках для создания живых изгородей и аллей. Размножается семенами, черенками, прививками, отводками. Растёт быстро, выдерживает стрижку, способен к самосеву, что указывает на высокую степень адаптивности данного вида. Предпочитает рыхлую, плодородную влаж-

ную почву. Переносит заморозки до -22°C . В диком виде гибискус сирийский практически не встречается. Имеется множество гибридных форм.

Исследования химического состава листьев, цветков и корней *Hibiscus syriacus* L. свидетельствуют о наличии в них веществ, применяемых в медицинской практике. Например, экстракты коры корней растения содержат тритерпеноиды, включая бетулин и его производные, которые ингибируют рост и вызывают апоптоз клеток рака легких человека [1–4]. Выделенные из коры корней и стеблей *H. syriacus* L. кумарины и флавоноиды

проявляют ярко выраженные антиоксидантные свойства и ингибируют перекисное окисление липидов [5–8]. Описан антидиабетический эффект спиртового экстракта цветков гибискуса [9].

Очевидно, что гибискус сирийский представляет интерес не только для специалистов декоративного садоводства, а также, для медиков и фармакологов, как лекарственное растение. Для научно обоснованного культивирования вида в разных почвенно-климатических условиях необходимо обладать информацией об экологической пластичности и его адаптивном потенциале. Однако, несмотря на большое число работ, посвященных изучению химического состава тканей гибискуса, имеются лишь единичные исследования эколого-физиологических особенностей данного вида.

Так, в литературе отмечается устойчивость гибискуса сирийского к загрязнению почвы и воздушной среды, рекомендуется выращивать его для восстановления земель в местах захоронения отходов [10]. Показано, что гибискус чувствителен к холодному стрессу, что проявляется в редуции фотосинтеза [11]. Описано ингибирующее действие дефицита воды на показатели водного обмена и фотосинтеза гибискуса, чувствительность растения к содержанию калия в почве [12]. Вместе с тем, имеются данные о повышенной адаптивности отдельных сортов вида к засухе, о том, что гибискус занимает промежуточное положение между мезофитами и ксерофитами [13], в засушливых условиях у него проявляются характерные признаки ксероформных структур [14].

Гибискус традиционно применяется в озеленении населённых пунктов Узбекистана. Экстремально высокие температуры и практическое отсутствие атмосферных осадков являются наиболее неблагоприятными абиотическими факторами в период активной вегетации, несмотря на это, гибискус сирийский хорошо растёт здесь в условиях полива. В связи с этим, изучение влияния высоких температур, интенсивной инсоляции и загрязнения воздушной среды на состояние данного вида, исключая воздействие водного дефицита, представляет несомненный научный и практический интерес.

Фотосинтез и дыхание — ключевые физиологические процессы в жизни растения, их характеристики специфичны для каждого вида, и, вместе с тем, обладают высокой экологической лабильностью и зависят от многих факторов среды обитания. Любое стрессовое воздействие отражается на их интенсивности. Именно адаптация этих взаимосвязанных процессов позволяет растениям выживать в меняющихся условиях [15, 16]. Поскольку известно, что гибискус характеризуется высокой экологической пластичностью, есть основания предполагать наличие у него различных механизмов адаптации на уровне структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата (ФА). Фотосинтетические пигменты хлоропластов являются материальной основой фотосинтеза. Их

состав и количественные соотношения обуславливают интенсивность фотосинтеза и устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды обитания [17].

Данная работа посвящена исследованию пигментного состава листьев, скоростей видимого фотосинтеза (чистой продукции кислорода) и темнового дыхания гибискуса сирийского (*H. syriacus* L.) в условиях комплексного воздействия высоких температур, инсоляции, техногенного загрязнения на фоне достаточного орошения.

Материалы и методы

Листья гибискуса сирийского, *H. syriacus* L., сорта Red heart являлись объектом данного исследования. Наблюдения проводились на трёх участках: (1) Ташкентский ботанический сад АН РУз (условно фоновая точка города, 480 м над уровнем моря, хорошее проветривание, уход, полив, притенение); (2) сквер Амира Тимура (центр города Ташкента, “остров тепла” в городе, высокая сухость воздуха, загазованность и запыленность, хороший полив, высокая инсоляция) и (3) турбаза “Янгиабад” (120 км от Ташкента, 1500–2000 м над уровнем моря, горная местность, более резкая континентальность по сравнению с городом, более высокая влажность воздуха, более мягкие летние температуры, разреженность воздуха, высокая инсоляция, повышенная доля ультрафиолетового излучения в спектре солнечного света, хороший полив, каменистые почвы). Выбранные для исследования территории достаточно отличаются друг от друга температурным режимом, инсоляцией и составом воздушной среды. Так, по данным Гидрометцентра РУз, средние суточные температуры воздуха в июле 2017 г. в точках 1, 2 и 3 соответственно были равны +29,9°C, +34°C и +21,5°C, центр города является наиболее тёплой зоной. По степени чистоты воздушной среды участки наблюдения располагаются в следующем порядке: самая загрязнённая — точка 2 (сквер А.Тимура), затем — 1 (Ботанический сад) и, наконец, 3 (турбаза “Янгиабад” в горах).

Отбор образцов проводили в период интенсивной вегетации 2017 г., с мая по октябрь; отбирали листья в утреннее время (8:00–8:30 утра), с 3–4-го междоузлия веток на высоте примерно полтора-два метра.

Стандартным весовым методом измеряли общее содержание воды в листьях (сушка при 105°C до постоянного веса), содержание минеральных компонентов (сжигание при 600°C) [18] и рассчитывали удельный вес листовой пластинки [19].

Концентрацию хлорофиллов и каротиноидов определяли спектрофотометрически при 662, 644 и 440 нм на приборе Jasco V-450 (Jasco, Япония) после быстрой гомогенизации в фарфоровой ступке высушенной при комнатной температуре высечки листа диаметром 1 см и экстракции из гомогената 80% водным раствором ацетона. Число повторов

составляло 5–7. Работы проводились на холоду (при +5...+9°C). Для определения концентрации пигментов в суммарной вытяжке использовали формулу Веттштейна (Wettstein, 1957) в пересчёте на 1 см² листовой пластинки.

Показатели скоростей видимого фотосинтеза и темнового дыхания измеряли в лабораторных условиях на высеках свежесорванных листьев при помощи прибора PlantVital 5030 (INNO-Concept GmbH, Германия) с электрохимическим сенсором MF 41-INN (Sortertechnik Meinsberg, Германия); температуры измерения +17°C, +27°C, +37°C и +42°C. Измерение длилось 20–25 мин. Освещение измеряемой пробы осуществляли люминесцентным диодом в области красного спектра (635–650 нм) [20].

Статистическую обработку полученных данных выполнили в программе OriginPro 7.5, графики построили в Microsoft Office Excel 2010. На рисунках и в таблицах представлены среднеарифметические значения измерений и их среднеквадратические отклонения. Вычисляли достоверность различий между средними с помощью 1-факторного дисперсионного анализа ANOVA при уровне статистической значимости 0,05. В работе обсуждаются только статистически значимые различия.

Результаты и обсуждение

Лист – это очень чувствительный орган, отражающий влияние любых экологических факторов на растение в целом. Несмотря на то, что структура листа обусловлена генетически и сформирована в процессе филогенеза вида, под действием условий обитания возможны анатомические и морфологические изменения, имеющие адаптационное значение в жизни растений [16, 21, 22].

Измерения биометрических показателей листьев гибискуса, проведённые в конце вегетации, выявили достоверные различия между размерами листьев у городских и горных растений. Листовые пластинки гибискуса, произрастающего в условиях гор, в сентябре были примерно в 2 раза меньшего размера по сравнению с городскими растениями (длина листа горного гибискуса меньше показателей растений из ботанического сада на 53%, ширина – на 56%) (табл. 1). У растений в условиях города, на участках 1 и 2, изменения в размерах листа были статистически не достоверны.

Результаты проведенных наблюдений показали постепенное увеличение удельной плотности листовой пластинки (УПЛП) у всех исследуемых растений в процессе вегетации (рис. 1). В сентябре УПЛП в точках 2 (центральная часть города) и 3 (горная местность) были выше показателей гибискусов ботанического сада примерно на 23–24%.

Также было обнаружено, что в начале вегетации, в мае, содержание минеральных компонентов в тканях листа гибискуса составляет около 9% от сухого вещества, в сентябре в сухом веществе

листьев содержится порядка 22% минеральных веществ. Интересно, что этот показатель был примерно равным в листьях всех групп исследуемых растений, несмотря на существенные различия в загрязненности воздушной среды мест обитания. Можно предположить, что *H. syriacus* L. не аккумулирует загрязняющие минеральные вещества из воздуха и почвы в биомассе листьев.

Таблица 1

Длина и ширина листовой пластинки *Hibiscus syriacus* L. (Ташкент и Ташкентская область, 3–6 сентября, 2017 г.)

Место отбора проб	Длина листовой пластинки, см	Ширина листовой пластинки, см
1	10,16±0,95	6,81±0,80
2	8,81±1,22	6,09±0,97
3	4,79±0,59	3,01±0,45

Примечание: 1 – Ботанический сад АН РУз, 2 – Сквер А. Тимура (центр г. Ташкента), 3 – горная турбаза “Янгиабат”. В таблице представлены среднеарифметические значения измерений и их среднеквадратические отклонения.

Итак, в условиях гор (точка 3) листья гибискуса были наименьшего размера с наибольшей плотностью листовой пластинки, более высоким содержанием органического вещества на единицу поверхности. Скорее всего, это связано с адаптационными изменениями листа, вызванными в первую очередь уровнем освещённости места обитания. Следует отметить, что листья гибискусов ботанического сада имеют выраженные сциоморфные признаки “теневого” листьев, а листья гибискусов с горной турбазы имеют “световые” черты (гелиоморфные), листья центральной части города занимают промежуточное положение. Известно, что сциоморфные черты возникают при формировании листовой пластинки в затенении. Так, в условиях ботанического сада, под пологом крупных деревьев при сниженной интенсивности света тормозится рост клеток листа в высоту (перпендикулярно поверхности листа), но продолжается рост в ширину, в результате чего формируются крупные, широкие и тонкие листовые пластинки [22]. Гелиоморфные черты формируются у растений в условиях сильной инсоляции. Многими исследованиями доказано, что сильное освещение оказывает стимулирующее действие на рост клеток мезофилла в высоту, это приводит к образованию у световых листьев утолщённой и плотно сложенной палисадной ткани и к общему утолщению листовой пластинки. Вместе с тем, поверхностный рост отстаёт, в итоге образуются более мелкие листья. Именно поэтому у горных растений листья мелкого размера и увеличена УПЛП. Следует отметить, что часто наблюдается сочетанное воздействие инсоляции, сильного нагревания и загрязнения воздушной среды (как в условиях обитания

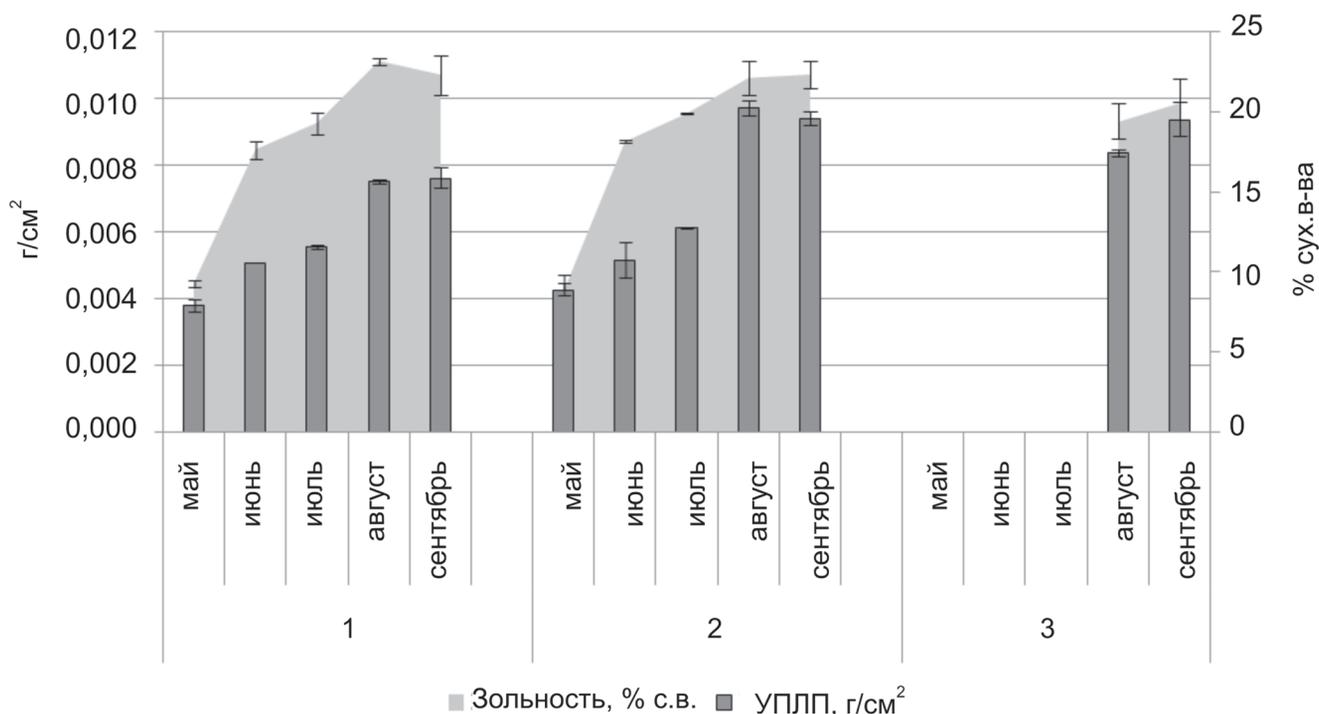


Рис. 1. Динамика изменения показателей удельной плотности листовой пластинки (УПЛП) и зольности листьев *Hibiscus syriacus* L. в период активной вегетации 2017 г. (Территории исследования: 1 – Ташкентский ботанический сад АН РУз, 2 – центральная часть Ташкента, сквер А. Тимура, 3 – горная турбаза “Янгиабат”)

в центре города) или воздействие инсоляции, повышенной доли ультрафиолетовых лучей и разреженности воздуха (как в горах). Комплексное влияние сразу нескольких экологических факторов вызывает комплексные адаптации, которые труднее идентифицировать.

Изучение содержания пигментов фотосинтеза в единице площади листа показало, что в процессе активного роста и развития растений (с мая по сентябрь) происходит увеличение общего количества пигментов в листьях гибискуса (табл. 2). В октябре-ноябре этот показатель снижается, что связано с завершением вегетации и деструктивными процессами в тканях листа, в конце ноября листья с первыми заморозками желтеют и опадают.

Результаты измерений показали, что в мае общее количество пигментов в единице поверхности листа у гибискусов, выращиваемых в центре города и в ботаническом саду было примерно одинаковым (соответственно 34,65 мкг/см² и 31,33 мкг/см²). Причём, содержание хлорофилла *b* (Хл *b*) в группе растений из сквера в центре Ташкента было на 26,5% достоверно выше, чем у растений ботсада.

Сравнение этих же показателей в конце вегетации (среднее за август и сентябрь) не выявило достоверных отличий в общем количестве пигментов, у гибискусов в центре города сумма всех пигментов была 44,66 мкг/см², в ботаническом саду – 44,43 мкг/см². При этом, количество каротиноидов в листьях растений центральной части города на 17% было ниже, чем у гибискусов ботсада.

К концу вегетации у гибискусов ботанического сада, обитающих в условиях притенения, отмечен наибольший прирост содержания пигментов в единице поверхности листа. Так, по сравнению с показателями мая, содержание хлорофилла *a* (Хл *a*) в сентябре у растений этой группы увеличилось на 78,6%, Хл *b* – на 50,7%, каротиноидов – на 86,2%. В листьях гибискусов из центральной части города (в условиях высокой инсоляции и загазованности/запыления) к сентябрю содержание Хл *a* выросло на 54%, каротиноидов – на 51%, (повышение содержания Хл *b* было статистически не достоверно).

Статистический анализ данных не выявил достоверных отличий в содержании Хл *a* в сентябре в листьях растений Ташкентского ботанического сада и центральной части города, 28,52±2,27 мкг/см² и 26,99±2,63 мкг/см² соответственно. Вместе с тем, у растений с горной турбазы этот показатель был достоверно выше на 30 и 36% относительно показателей городских гибискусов (36,81±6,52 мкг/см²).

Содержание Хл *b* в тканях листьев гибискуса из ботанического сада и со сквера достигло в сентябре 11,49±2,17 мкг/см² и 10,40±1,47 мкг/см² соответственно, в листьях растений с горной турбазы – 15,96±0,88 мкг/см², что на 39 и 54% превышает показатели городских растений.

Соотношение Хл *a*/Хл *b* у городских растений в сентябре было 2,6; у листьев гибискусов с горной турбазы – 2,3. Считается, чем больше это соотношение, тем выше интенсивность фотосинтеза у растений, в норме оно должно соответствовать 2,2–3,0. Значит, этот показатель гибискуса сирийского на-

Таблица 2

Содержание пигментов фотосинтеза в листьях *Hibiscus syriacus* L. в период интенсивной вегетации (Ташкент и Ташкентская область, 2017 г.)

Место отбора проб	Время отбора проб	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	Кар	Хл <i>a/b</i>	Хл/Кар
		мкг/см ²				
1	май	15,97±0,89	7,63±0,70	7,73±0,37	2,09	3,05
	июнь	20,54±0,26	7,01±0,52	8,77±0,12	2,93	3,14
	июль	22,00±1,46	7,00±0,94	8,00±2,02	3,14	3,63
	август	24,94±0,46	9,77±0,74	12,51±0,27	2,55	2,78
	сентябрь	28,52±2,27	11,49±2,17	14,40±0,69	2,61	2,88
	октябрь	22,31±0,23	8,00±0,55	10,15±0,10	2,79	2,99
2	май	17,51±0,12	9,65±0,22	7,49±0,00	1,81	3,63
	июнь	24,08±0,95	9,16±0,19	8,44±0,53	2,63	3,94
	июль	25,00±1,29	8,22±0,98	7,05±0,84	3,04	4,71
	август	27,63±1,28	8,80±0,22	11,05±0,91	3,14	3,30
	сентябрь	26,99±2,63	10,40±1,47	11,31±0,56	2,60	3,30
	октябрь	18,01±3,19	7,33±3,74	8,98±2,99	2,46	2,82
3	август	26,49±1,71	12,42±1,48	11,84±3,06	2,13	3,29
	сентябрь	36,81±6,52	15,96±0,88	16,21±2,06	2,31	3,26

Примечание: Места отбора проб: 1 – Ботанический сад АН РУз, 2 – Сквер А. Тимура (центр г. Ташкента), 3 – горная турбаза “Янгибад”. Сокращения: Хл *a* – содержание хлорофилла *a*, Хл *b* – содержание хлорофилла *b*, Кар – содержание каротиноидов, Хл *a/b* – отношение содержания хлорофилла *a* к содержанию хлорофилла *b*, Хл/ Кар – отношение общего содержания хлорофиллов к содержанию каротиноидов.

ходится в пределах нормы, ФА растений достаточно хорошо адаптирован к условиям среды обитания в городе Ташкенте и на территории горной базы.

При этом соотношение общего количества хлорофилла к количеству каротиноидов в августе-сентябре у гибискусов ботанического сада (в условиях притенения) составляло примерно 2,8, а у гибискусов центральной части города и горной турбазы (в условиях высокой инсоляции) этот показатель был равен 3,3. Как правило, хлорофилла в листьях приблизительно в 3 раза больше, чем каротиноидов. Уменьшение данного показателя свидетельствует о снижении светособирающей функции пигментного комплекса листа под воздействием неблагоприятных факторов среды обитания. В данном случае, высокие летние температуры и недостаточная освещённость явились “неблагоприятным” фактором для гибискуса сирийского, что может свидетельствовать о светолюбовности данного вида. Пигментные комплексы листа гибискуса сирийского при хорошем поливе лучше адаптированы к высокой инсоляции и загрязнению воздушной среды, чем к недостатку света в сочетании с высокой температурой.

Концентрация каротиноидов в листьях гибискусов, выращиваемых в горных условиях, в сентябре была больше, чем в центральной части Ташкента на 43%, и составляла 16,21±2,06 мкг/см²,

разница в содержании каротиноидов в листьях растений с гор и ботанического сада была статистически не достоверна.

Увеличение количества каротиноидов связано с адаптивными перестройками ФА клеток листа для защиты от избыточной солнечной радиации. Известно, что в условиях высокой инсоляции и жёсткого ультрафиолетового излучения (характерных для горного участка 3) происходит накопление каротиноидов, которые защищают реакционные центры ФА от фотоингибирования и индуцированных температурой повреждений, таких как фотоокислительное разрушение элементов пигментного аппарата и электронно-транспортной цепи, улавливая активизированный (синглетный) кислород [23, 24]. Как описано в ряде работ [23, 25], в ответ на действие высокой температуры, возможна такая же реакция, что объясняет накопление каротиноидов в листьях растений ботанического сада.

Наименьшее количество каротиноидов отмечено в листьях растений в центре города (точка 2), что можно объяснить высокой степенью запылённости воздушной среды на данной территории и оседанием пыли на листовой пластинке. Возможно, пыль в данном случае защищала от избыточных солнечных лучей.

Таким образом, результаты исследования показали, что листья растений 3-й исследуемой группы (на территории горной турбазы в условиях среднегорья) в конце вегетации содержат больше пигментов (Хл *a*, Хл *b*, Кар) в единице поверхности, чем городские растения (группы 1 и 2). Скорее всего, это связано с гелиоморфными и, отчасти, ореофильными особенностями листьев горных гибискусов, а именно, с многорядностью палисадной ткани и высокой плотностью хлоропластов в клетке листа. Многочисленность хлоропластов в данном случае может быть обусловлена стимулирующим действием сильного света на их репликацию [22]. Выявленные у растений ботанического сада сциоморфные признаки обуславливают меньшую насыщенность единицы площади листа хлоропластами при одновременном увеличении содержания в них пигментов. Адаптивный смысл подобных структурных перестроек ФА листа – усиление мощности ассимиляционного аппарата, компенсирующее недостаток света (в случае сциоморфоза), и, напротив, – взаимное затенение фотосинтетических элементов, как защитная мера против повреждающего влияния избыточного света (в случае гелиоморфоза). К тому же, по литературным данным [22], в листьях с высокой концентрацией хлоропластов значительно снижается сопротивление диффузии CO_2 в мезофилл, что имеет важное значение для горных растений, где ощущается низкое парциальное давление углекислого газа.

Известно, что функциональная активность фотосинтеза, оцениваемая по скорости продукции кислорода, значительно зависит от температурного фактора. На разных стадиях зрелости листа гибискуса были проведены измерения скорости видимого фотосинтеза, а также, скорости темнового дыхания, причём измерения проводили при разных температурных режимах в измерительной ячейке. Результаты измерений представлены на рис. 2.

Обнаружено, что у молодых листьев (июнь), как правило, наблюдается прямая корреляционная зависимость между уровнем газообмена и температурой, то есть, с повышением температуры увеличиваются скорости дыхания и фотосинтеза в них.

Чувствительность ФА листа гибискуса к температуре, оцениваемая по степени изменения скорости чистой продукции кислорода, менялась в онтогенезе. Так, амплитуда реакции у молодых (незрелых) листьев в ответ на температурное воздействие была гораздо больше, чем у взрослых. В конце вегетации чувствительность скорости видимого фотосинтеза к температурным воздействиям снижалась до минимума, достоверных изменений относительно контроля ($+27^\circ\text{C}$) часто не наблюдалось. Значения скорости чистой продукции в ответ на повышение температуры до $+37^\circ\text{C}$ и $+42^\circ\text{C}$ у молодых листьев растений из ботанического сада были почти в 2 раза выше, чем у растений из точки 2 (центр города) с более сложными условиями среды, более высокими показателями инсоляции, темпе-

ратуры и загрязнённости. При этом у молодых листьев гибискуса в центре города скорость дыхания в темноте была несколько выше, чем у растений из ботсада.

Более резко снижались показатели газообмена гибискуса из ботанического сада и при воздействии низкой температуры. Если считать $+27^\circ\text{C}$ контрольной температурой, то в ответ на понижение температуры до $+17^\circ\text{C}$ скорость видимого фотосинтеза у молодого листа гибискуса из ботанического сада уменьшалась почти на 60% относительно контроля. Под влиянием высоких температур, $+37^\circ\text{C}$ и $+42^\circ\text{C}$, этот показатель возрастал на 88% и 109% соответственно.

У зрелого листа (в сентябре) с этого же места обитания под влиянием температуры $+17^\circ\text{C}$ скорость видимого фотосинтеза снижалась на 53%, а достоверных изменений в ответ на повышение температуры до $+37^\circ\text{C}$ и $+42^\circ\text{C}$ не наблюдалось.

Гибискус сирийский, выращиваемый в условиях интенсивной инсоляции, высокой температуры воздуха и почвы, загрязнения воздушной среды в центре Ташкента на сквере А. Тимура, проявлял похожую реакцию, но с меньшей амплитудой. Так, у молодых листьев в ответ на воздействие $+17^\circ\text{C}$ скорость видимого фотосинтеза снижалась на 39%. Под влиянием температур $+37^\circ\text{C}$ и $+42^\circ\text{C}$, показатели увеличивались соответственно на 18 и 25% относительно контрольных параметров. В сентябре у листьев гибискуса на сквере статистически достоверных изменений скорости видимого фотосинтеза в ответ на изменения температуры не выявлено.

У растений третьей группы, произрастающих в горных условиях, измерения проводились в августе и сентябре на зрелых листьях (рис. 3). Результаты показали, что скорость видимого фотосинтеза в сентябре достоверно не менялась под воздействием низких или высоких температур и оставалась на постоянном уровне. В августе отмечено, что под влиянием температур $+37^\circ\text{C}$ и $+42^\circ\text{C}$ скорость чистой продукции кислорода увеличивалась на 53,3% и 63% соответственно.

В рамках исследования было изучено влияние температуры на темновое дыхание листьев гибискуса сирийского на разных стадиях онтогенеза. Обнаружено, что скорости дыхания молодых листьев в темноте более резко менялись в ответ на изменения температуры, по сравнению с более зрелыми листьями.

Так, в ответ на понижение температуры до $+17^\circ\text{C}$ у листьев гибискуса из ботанического сада в начале активной вегетации (июнь) скорость дыхания достоверно снижалась на 57% относительно контрольного показателя при $+27^\circ\text{C}$. Повышение температуры до $+37^\circ\text{C}$ и $+42^\circ\text{C}$ приводило к активации дыхания на 89 и 160% соответственно. В августе достоверных изменений в скоростях дыхания у листьев этой группы в ответ на низкую температуру не наблюдалось. Высокие температуры уве-

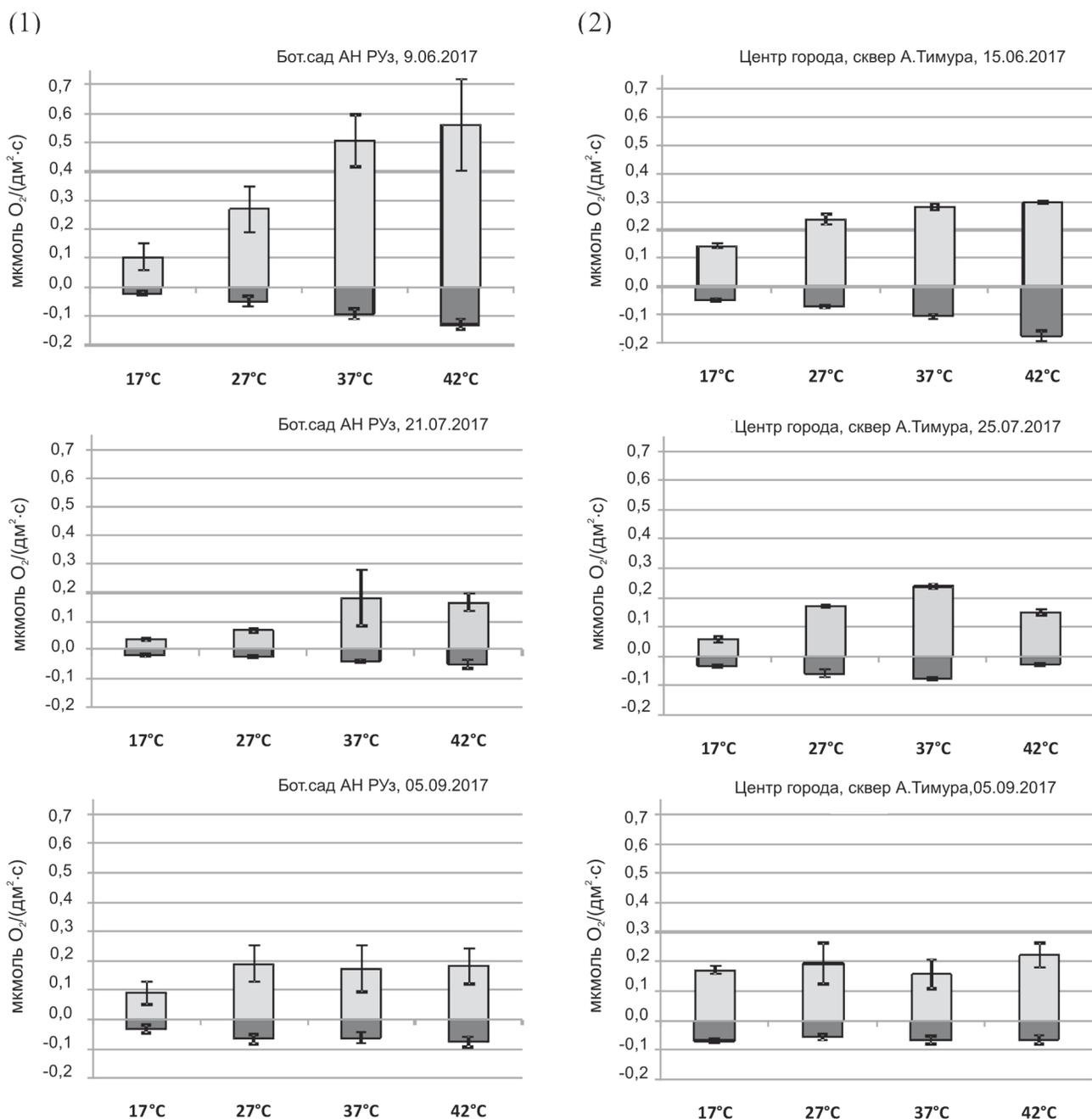


Рис. 2. Скорости видимого фотосинтеза (нетто продукции кислорода, $\mu\text{mol O}_2/(\text{dm}^2 \cdot \text{s})$) и дыхания в темноте (потребления кислорода, $-\mu\text{mol O}_2/(\text{dm}^2 \cdot \text{s})$) у листьев *Hibiscus syriacus* L. в Ташкенте (Территории исследования: (1) Ташкентский ботанический сад АН РУз, (2) центральная часть Ташкента, сквер А. Тимура; измерения проводились на высечках свежих листьев в диапазоне длин волн 635–650 нм, при температурах в измерительной ячейке 17, 27, 37 и 42°C; 9–15 повторов; время измерения – 20–25 мин)

личивали скорости дыхания на 70% (+37°C) и 104% (+42°C). В сентябре изменений в скорости дыхания листьев гибискуса из ботанического сада под влиянием высоких температур не выявлено.

Дыхание листьев растений обитающих в центре города (точка 2) в июне в ответ на температуру +27°C и +37°C не отличалось от показателей растений ботанического сада, хотя под действием +17°C скорости дыхания были выше на 120%, а при +42°C – выше на 18%. При этом сама реакция темнового дыхания на изменение температуры была менее выраженной. Так, скорость темнового дыхания при +17°C снизилась на 35%, относительно

показателя при контрольной температуре +27°C. Повышение температуры до +37°C и +42°C приводило к активации дыхания на 48 и 108% соответственно. В конце вегетации достоверных изменений в скорости дыхания этой группы под влиянием высоких температур не выявлено.

Интересно отметить, что у горных гибискусов, обитающих в условиях постоянного резкого перепада дневных и ночных температур, наблюдалась прямая корреляция между скоростью дыхания и температурой в августе и сентябре. Так, в сентябре, в ответ на понижение температуры до +17°C скорость дыхания в темноте снижается на 47%, а при

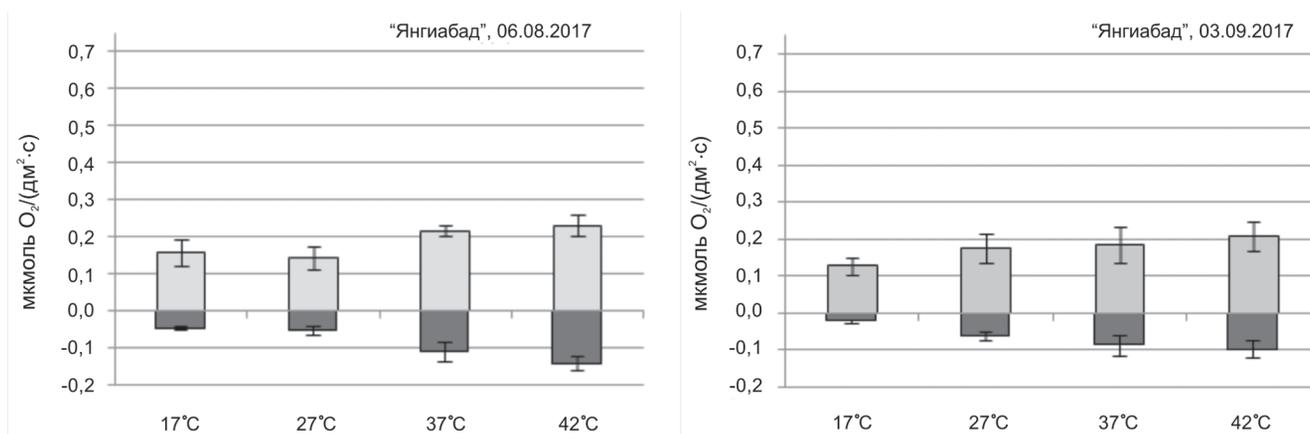


Рис. 3. Скорости видимого фотосинтеза и дыхания в темноте у листьев *Hibiscus syriacus* L. в горных условиях, август и сентябрь, 2017 г.

(Территория исследования: горная турбаза “Янгиабат” в Ташкентской области; измерения проводились на высечках свежих листьев в диапазоне длин волн 635–650 нм и при температурах в измерительной ячейке 17, 27, 37 и 42°C; 9–15 повторов; время измерения – 20–25 мин)

увеличении температуры до +42°C, возрастает на 62%. При этом статистически достоверных отличий от показателей городских растений измеренных в это же время не наблюдается.

В июле у городских растений отмечено уменьшение скорости чистой продукции кислорода, у растений ботанического сада показатель снижается на 75% относительно июня, а у гибискуса со сквера – на 28% (при температуре измерения +27°C). Возможно, это объясняется определёнными физиологическими перестройками, вызванными подготовкой растения к цветению и сдвигом энергетического баланса в сторону катаболических процессов. К тому же, в июле 2017 г. в городе Ташкенте держались экстремально высокие дневные температуры, от +42°C до +44°C, которые, как известно, ингибируют фотосинтез, как световую фазу, так и фиксацию углекислоты [25]. При этом скорость темнового дыхания у листьев растений ботанического сада снижается на 49% по сравнению с показателями июня. У гибискуса, выращиваемого на сквере в условиях самых высоких температур в городе, скорости дыхания в июне и июле не отличаются. Возможно, гибискус сирийский лучше переносит высокие температуры среды обитания в условиях хорошего освещения, чем в условиях притенения.

Итак, чем экстремальнее условия мест обитания гибискуса, тем более устойчив процесс продукции кислорода к температурным воздействиям, причем, устойчивость увеличивается к концу вегетации, т.е. в процессе онтогенеза растение адаптируется к возможным перепадам температуры. Чувствительность темнового дыхания листьев к температурным изменениям несколько ниже, чем чувствительность фотосинтеза.

Максимальные скорости видимого фотосинтеза у гибискуса сирийского в разных условиях обитания (при температуре измерения +27°C) наблюдались в июне и составляли в среднем 0,24–0,27 мкмоль $O_2/(dm^2 \cdot c)$, в июле-августе скорости

нетто-продукции несколько снижались до 0,14–0,24 мкмоль $O_2/(dm^2 \cdot c)$, в сентябре варьировали от 0,18 до 0,19 мкмоль $O_2/(dm^2 \cdot c)$.

Таким образом, несмотря на отличия в условиях выращивания *H. syriacus* (а именно, в уровне инсоляции, температуре воздуха и почвы, загрязнённости газами и пылевыми частицами) скорость видимого фотосинтеза при оптимальных условиях измерения (+27°C, 635–650 нм) оставалась на одинаковом уровне, $0,20 \pm 0,05$ мкмоль $O_2/(dm^2 \cdot c)$. Интересно отметить, что в более ранней работе американских учёных [12] указано, что скорость чистой продукции гибискуса в условиях достаточного полива варьировала в зависимости от содержания калия в почве от 17,95 до 22,69 мкмоль $O_2/(m^2 \cdot c)$. Таким образом, можно полагать, что полученная нами в эксперименте величина скорости видимого фотосинтеза (чистой продукции кислорода) $0,20 \pm 0,05$ мкмоль $O_2/(dm^2 \cdot c)$ – норма реакции данного показателя и является видоспецифичной характеристикой фотосинтетического аппарата гибискуса.

Можно заключить, что гибискус сирийский (*Hibiscus syriacus* L.) обладает высоким адаптивным потенциалом и в условиях достаточного полива хорошо приспособлен к экстремальным факторам семиаридной зоны. Показано, что экологическая пластичность фотосинтетического аппарата гибискуса играет существенную роль в приспособлении вида к условиям среды обитания. Следует отметить, что в естественных условиях обитания, как правило, наблюдается совместное воздействие разных экологических факторов на растения. Для участка наблюдения в ботаническом саду характерно сочетание таких факторов, как притенение и высокая летняя температура. Интенсивная инсоляция, высокая температура и загрязнение воздушной среды оказывают основное влияние на жизнь растений в центре города. Резкие перепады дневных и ночных температур, высокая инсоляция, повышенная доля ультрафиолетовых лучей в спектре

солнечного света и разреженность воздуха являются важными факторами среды обитания растений на территории горной турбазы. Комплексное влияние сразу нескольких экологических факторов вызывает комплексные адаптации, которые бывает трудно идентифицировать. Тем не менее, у листьев гибискуса сирийского, обнаружены выраженные признаки сциоморфоза и гелиоморфоза, являющиеся результатом адаптации к разным условиям освещенности. Сциоморфные черты проявляются у растений Ташкентского ботанического сада, в условиях затенения у них формируются крупные, широкие и тонкие “теньевые” листовые пластинки. Гелиоморфные признаки выявлены у листьев растений в горной местности, под воздействием сильной инсоляции так называемые “световые” листья имеют утолщенную и уплотненную листовую пластинку гораздо меньшего размера.

Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) в единице поверхности листьев всех исследуемых растений постепенно возрастало с мая по сентябрь. Достоверных различий в общем количестве пигментов в листьях растений, произраставших в городских условиях, не обнаружено.

Листья гибискуса сирийского на территории горной турбазы в конце вегетации содержат больше пигментов (Хл *a*, Хл *b*, Кар) в единице поверхности, чем городские растения. Это связано с их гелиоморфными и, отчасти, ореофильными особенностями, а именно, с высокой плотностью хлоропластов в клетке листа. Сциоморфные признаки, выявленные у растений ботанического сада, обуслав-

ливают меньшую насыщенность единицы площади листа хлоропластами при одновременном увеличении содержания в них пигментов. Адаптивный смысл подобных структурных перестроек ФА листа — усиление мощности ассимиляционного аппарата, компенсирующее недостаток света (в случае сциоморфоза), и, напротив, — взаимное затенение фотосинтетических элементов, как защитная мера против повреждающего влияния избыточного света (в случае гелиоморфоза). Таким образом, обеспечивается необходимый растению постоянный уровень ассимиляции углекислого газа и продукции органических веществ, для поддержания энергетического баланса в разных условиях среды обитания.

Изучение температурной зависимости скоростей темнового дыхания и видимого фотосинтеза показало, что, чем более экстремальными условиями характеризуется место обитания, тем более устойчивы эти процессы к температурным воздействиям. Выявлено, что устойчивость увеличивается с возрастом растения, т.е. растение в онтогенезе адаптируется к возможным перепадам температуры и температурным повреждениям.

Скорость видимого фотосинтеза листьев гибискуса при оптимальных условиях измерения остаётся в разных экологических условиях примерно на одинаковом уровне — $0,20 \pm 0,05$ мкмоль O_2 /(дм²·с). Это — норма реакции данного показателя и является видоспецифичной характеристикой фотосинтетического аппарата *H. syriacus* L.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства инновационного развития РУз (проект БВ-М-Ф-5-001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Hsu R., Hsu Y., Chen S., Fu C., Yu J., Chang F., Chen Y., Liu J., Ho J., Yu C. The triterpenoids of *Hibiscus syriacus* induce apoptosis and inhibit cell migration in breast cancer cells // BMC Complem. Altern. M. 2015. 15:65.
- Shi L.S., Wu C.H., Yang T.C., Yao C.W., Lin H.C., Chang W.L. Cytotoxic effect of triterpenoids from the root bark of *Hibiscus syriacus* // Fitoterapia. 2014. Vol. 97. P. 184–191.
- Yoo I.D., Yun B.S., Lee I.K., Ryoo I.J., Choung D.H., Han K.H. Three naphthalenes from root bark of *Hibiscus syriacus* // Phytochemistry. 1998. Vol. 47. N 5. P. 799–802.
- Yun B.S., Ryoo I.J., Lee I.K., Park K.H., Choung D.H., Han K.H., Yoo I.D. Two bioactive pentacyclic triterpene esters from the root bark of *Hibiscus syriacus* // J. Nat. Prod. 1999. Vol. 62. N 5. P. 764–766.
- Lee S.J., Yun Y.S., Lee I.K., Ryoo I.J., Yun B.S., Yoo I.D. An antioxidant lignan and other constituents from the root bark of *Hibiscus syriacus* // Planta Med. 1999. Vol. 65. N 7. P. 658–660.
- Yun B.S., Lee I.K., Ryoo I.J., Yoo I.D. Coumarins with monoamine oxidase inhibitory activity and antioxidative coumarino-lignans from *Hibiscus syriacus* // J. Nat. Prod. 2001. Vol. 64. N 9. P. 1238–1240.
- Kwon S.W., Hong S.S., Kim J.I., Ahn I.H. Antioxidant properties of heat-treated *Hibiscus syriacus* // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. 2003. Vol. 30. N 1. P. 15–16.
- Kwon S., Kwon H.J., Kim K.S. Calcium extends flower life in *Hibiscus syriacus* L. // Hort. Environ. Biotechnol. 2010. Vol. 51. N 4. P. 275–283.
- Venkatesh S., Thilagavathi J., Shyam Sundar D. Antidiabetic activity of flowers of *Hibiscus rosa sinensis* // Fitoterapia. 2008. Vol. 79. P. 79–81.
- Kim K.D., Lee E.J. Potential tree species for use in the restoration of unsanitary landfills // Environ. Management. 2005. Vol. 36. N 1. P. 1–14.
- Paredes M., Quiles M.J. The effects of cold stress on photosynthesis in *Hibiscus* plants // PLoS ONE. 2015. Vol. 10. N 9. e0137472.
- Egilla J.N., Davies F.T., Boutton T.W. Drought stress influences leaf water content, photosynthesis, and water-use efficiency of *Hibiscus rosa-sinensis* at three potassium concentrations // Photosynthetica. 2005. Vol. 43. N 1. P. 135–140.
- Киселева Г.К., Ненько Н.И., Тыщенко Е.Л. Оценка засухоустойчивости интродуцированных сортов гибискуса сирийского в Краснодарском крае // Плод. виногр. юга России. 2012. № 15(3). С. 124–130.
- Тыщенко Е.Л., Киселева Г.К., Тимкина Ю.В. Анатомо-морфологические особенности строения листовой пластинки *Hibiscus syriacus* L., в связи с приспособительной реакцией сортов к природно-климатическим

условиям юга России // Вест. ВГУ. Сер.: Геогр. Геоэкол. 2011. № 2. С. 67–69.

15. Семихатова О.А., Чиркова Т.В. Физиология дыхания растений. Учеб. пособие. СПб.: СПбГУ, 2001. 220 с.

16. Markesteijn L., Lourens P., Frans B. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species // Am. J. Bot. 2007. Vol. 94. N 4. P. 515–525.

17. Rohacek K., Bartak M. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some applications // Photosynthetica. 1999. Vol. 37. N 3. P. 339–363.

18. Грязнов В.П., Сиротина Л.В. Практикум по физиологии растений. Белгород: Бел.ГУ, 2000. 68 с.

19. Васфилов С.П. Анализ причин изменчивости отношения сухой массы листа к его площади у растений // Ж. общ. биол. 2011. Т. 72. № 6. С. 436–454.

20. Azizov A., Tauschke M., Lentzsch P. et al. Verfahren zur Bewertung der Vitalität chlorophylltragender biologischer Proben. Deutsches Patentant. DE 112006000480. IPC: G01N 33/483. INNO-Concept GmbH, Strausberg, DE. Anmeldung 06.03.2006. Veröffentlichung 30.04.2015.

21. Valladares F., Wright J.S., Lasso E., Kitajima K., Pearcy R. W. Plastic phenotypic responses to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest // Ecology. 2000. Vol. 81. N 7. P. 1925–1936.

22. Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во Лен. ун-та, 1989. 204 с.

23. Sun X., Wen T. Physiological roles of plastid terminal oxidase in plant stress responses // J. Biosci. 2011. Vol. 36. N 5. P. 951–956.

24. Lichtenthaler H.K. Biosynthesis, accumulation and emission of carotenoids, α -tocopherol, plastoquinone, and isoprene in leaves under high photosynthetic irradiance // Photosynth. Res. 2007. Vol. 92. N 2. P. 163–179.

25. Allakhverdiev S.I., Kreslavski V.D., Klimov V.V., Los D.A., Carpentier R., Mohanty P. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis // Photosynth. Res. 2008. Vol. 98. N 1–3. P. 541–550.

Поступила в редакцию
06.03.2018

Принята к печати
29.05.2018

PLANT PHYSIOLOGY

ECOLOGICAL PLASTICITY OF THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF *HIBISCUS SYRIACUS* L. UNDER PRESSURE OF HIGH TEMPERATURE, INSOLATION AND AIR POLLUTION

N.G. Akinshina^{1,*}, A.A. Azizov¹, N.I. Shtonda², A.I. Khalmurzayeva², N.Sh. Rakhmatullina¹

¹Mirzo Ulugbek National University of Uzbekistan, Uzbekistan, 100174, Tashkent, University street 4;

²Academician F.N. Rusanov Tashkent Botanical Garden of AS of RUz, Uzbekistan, 100125, Tashkent, Bogishamol street 232

*e-mail: n.akinshina@yahoo.com

Integrated effect of high temperature, insolation and anthropogenic pollution on pigment content, net oxygen production and dark respiration rates of *Hibiscus syriacus* L. is described in the paper. There were three observation sites under the study: Tashkent Botanical Garden, public garden in central part of Tashkent city and mountain holiday camp. High adaptive potential of *H. syriacus* L. was revealed; it is recognized as well adapted to environmental stress factors of arid and semiarid zone under good irrigation. Ecological plasticity of photosynthetic apparatus of hibiscus plays key role in the adaptation. It was revealed, that plants under the shade (in Tashkent Botanical Garden) had long, wide and thin leaves, recognized as manifestation of sciomorphosis. Heliomorphosis features of hibiscus' leaves were identified in mountains under the high solar irradiation; there were thickened and compacted leaves of small sizes. Such leaf structure modifications have adaptive significance – it is for strengthening of photosynthetic capacity to compensate deficiency in sun light (in case of sciomorphosis); and on the contrary, – it is for shading of sensitive to redundant solar radiation photosynthetic elements to protect from oxidative damages (in case of heliomorphosis). Thus, the plant needs in carbon dioxide assimilation and organic matter production for maintenance of constant energy balance under different stress environment are provided. It was revealed that unfavorable (extreme) environment improved the resistance of dark respiration and net production of oxygen to temperature injuries (the worse environment, the higher plant resistance to temperature injuries). Besides, the higher resistance was detected for mature age leaves of *H. syriacus* in comparison with young ones. Thus, plants adapt to probable temperature drops gradually during their ontogenesis. Net oxygen production rate of *H. syriacus* (measured at optimal conditions – +27°C and 635–650 nm) was of the same level in different sites under the study during all the time of active vegetation; it was about $0,20 \pm 0,05 \mu\text{mol O}_2/(\text{dm}^2 \cdot \text{s})$. It is considered as norm of reaction of net production (visible photosynthesis) rate of *H. syriacus* and as specific feature of its photosynthetic apparatus.

Keywords: *Hibiscus syriacus* L., pigments, net oxygen production, dark respiration, ecological plasticity, high temperature, insolation

Сведения об авторах

Акиншина Наталья Геннадиевна – канд. биол. наук, вед. науч. сотр. отдела прикладной экологии и устойчивого развития Национального университета Узбекистана. Тел: +998-909325298; e-mail: n.akinshina@yahoo.com

Азизов Азамат Атакузиевич – канд. хим. наук, руководитель отдела прикладной экологии и устойчивого развития Национального университета Узбекистана. Тел: +998-935702752; e-mail: azazizov@rambler.ru

Штонда Нина Ивановна – канд. биол. наук, научный консультант Ташкентского ботанического сада имени академика Ф.Н. Русанова Академии наук Республики Узбекистан. Тел: +998-909708536; e-mail: botanikabogi@exat.uz

Халмурзаева Атыргуль Исаковна – науч. сотр. Ташкентского ботанического сада имени академика Ф.Н. Русанова Академии наук Республики Узбекистан. Тел: +998-905380655; e-mail: botanikabogi@exat.uz

Рахматуллина Нигина Шамильевна – мл. науч. сотр. отдела прикладной экологии и устойчивого развития Национального университета Узбекистана. Тел: +998-909618837; e-mail: rakhmatullina.nigina@mail.ru