

На правах рукописи



Тумуржав Шинэхуу

**ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА  
ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РАСТЕНИЙ СТЕПЕЙ  
ЮЖНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРНОЙ МОНГОЛИИ**

1.5.15 – Экология (биологические науки)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Тюмень – 2024

Работа выполнена в Федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Тюменский государственный университет» и Федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина»

Научный руководитель

**Иванова Лариса Анатольевна,**

кандидат биологических наук

Официальные оппоненты:

**Розенцвет Ольга Анатольевна,**

доктор биологических наук, Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук – Филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Самарского Федерального исследовательского центра Российской академии наук, главный научный сотрудник лаборатории исследования экосистем

**Евлаков Пётр Михайлович,**

кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г. Ф. Морозова», главный научный сотрудник научного центра лесных биотехнологий и постгеномных технологий Научно-исследовательского института «Инновационных технологий и лесного комплекса»

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения Российской академии наук

Защита состоится 17 декабря 2024 г. в 11:00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202. Факс: (343) 260-82-56, e-mail: [dissovet@ipae.uran.ru](mailto:dissovet@ipae.uran.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru>.

Автореферат разослан «    » \_\_\_\_\_ 2024 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** В настоящее время в результате глобальных климатических изменений и несбалансированного режима природопользования происходит расширение площади засушливых территорий. Для понимания механизмов адаптации растений к засухе необходимо изучение функциональных признаков, отражающих связь растений с условиями среды. Известно, что наиболее информативные признаки, отражающие связь растений с климатом, - показатели листьев [Пьянков, Мокроносов, 1993; Воронин и др., 2003; Шереметьев, 2005; Reich et al., 2014; Wright et al., 2017]. Адаптация растений тесно связана с перестройкой мезофилла листа [Цельникер, 1978; Горышина, 1989; Evans, 1999; Зверева, 2000; Мигалина и др., 2014]. В то же время, при исследованиях в естественных экосистемах сложно разграничить действие разных факторов на функционирование растений. Внутривидовые вариации признаков под влиянием факторов среды часто выходят за рамки межвидовых различий [Nicotra et al., 2010; Ivanov et al., 2022]. В конце 1970-х гг. академиком РАН А. Т. Мокроносовым был предложен метод исследования мезоструктуры фотосинтетического аппарата растений, который включал разные уровни организации: целого листа, мезофилла, клеток и хлоропластов. Этот метод был развит его учеником и последователем профессором В.И. Пьянковым (1993) и успешно использован для изучения растений на внутривидовом уровне [Иванова, Пьянков, 2002; Пьянков, Кондрачук, 2003; Ронжина, 2003; Юдина и др., 2017; Розенцвет и др., 2022], при межвидовых сравнениях растений разных ботанико-географических зон [Пьянков, 1993; Кондрачук, 1999; Иванова, 2001] и для оценки функциональных свойств сообществ [Ivanova et al., 2018, 2019]. Экосистемы Южной Сибири и Северной Монголии остаются недостаточно изученными в отношении функционального разнообразия растений, и особенно, на уровне функциональных свойств растительных сообществ. Имеющиеся данные или основаны на небольшом числе видов [Dulamsuren et al., 2009; Vazha et al., 2020] и сообществ [Юдина и др., 2020], или ограничены узким набором функциональных показателей, включающим лишь структурные или, наоборот, только биохимические или физиологические параметры [Горшкова, Зверева, 1988; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Буинова, 1988; Слемнев, 1996; Цоож, 2012; Цэрэнханд, 2016].

**Цель работы:** исследовать влияние климата и степени антропогенной трансформации сообщества на функциональные характеристики листьев растений

степей Центрально-Азиатского региона и выявить наиболее информативные признаки листьев для индикации связи растений с условиями среды на внутри- и межвидовом уровне, а также на уровне функциональных свойств растительного сообщества.

**Были поставлены следующие задачи:**

1. Изучить структурные, биохимические и физиологические показатели листьев растений степей Южной Сибири и Северной Монголии и выявить влияние климата районов исследования на функциональное разнообразие растений.
2. Изучить внутривидовое варьирование функциональных показателей степных растений в зависимости от климатических условий и степени антропогенной трансформации сообщества.
3. Выявить влияние экологических условий и антропогенного нарушения на функциональные свойства степных растительных сообществ.

**Научная новизна.** Впервые выполнен комплексный анализ функциональных признаков листьев растений степей Центрально-Азиатского региона с учетом положения видов в сообществе. Впервые выявлены механизмы структурно-функциональной адаптации растений к изменению климата и антропогенной трансформации сразу на нескольких уровнях: внутривидовом, межвидовом и на уровне сообщества в целом. Результаты работы существенно расширяют имеющиеся в литературе представления о связи продуктивности растительного сообщества с функциональными показателями листьев растений. Впервые показана зависимость надземной фитомассы травяных сообществ Центрально-Азиатского региона от фотосинтетической способности и внутренней структуры листьев, доминирующих и преобладающих в сообществе видов.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты работы имеют большое значение для решения фундаментальных проблем экологии растений, связанных с разработкой подхода к оценке функционального состояния растительности и прогнозирования ее изменений при возможных климатических и антропогенных воздействиях. Выявленные закономерности внутривидового и межвидового варьирования функциональных показателей растений позволяют прогнозировать пределы климатического распространения видов растений Центрально-Азиатского региона. Исследование функциональных свойств растительности в экосистемах с разной степенью антропогенной трансформации позволяет оценить адаптационный

потенциал видов и сообществ и прогнозировать возможную смену доминантов растительных сообществ. Полученные результаты имеют значение для выявления индикаторов функционального ответа растений и растительных сообществ на климатические и антропогенные воздействия. Полученные данные могут быть использованы в лекционных и практических курсах по широкому кругу дисциплин: ботанике, анатомии, морфологии, физиологии, биохимии и экологии растений. Данные о связи структуры мезофилла с интенсивностью фотосинтеза и характеристики растений разных экологических групп используются в курсах дисциплин «Экологическая физиология растений» и «Экология» в Тюменском государственном университете.

### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Растения степей характеризуются большим разнообразием значений функциональных признаков, но уровень варьирования зависит от признака. Структурные признаки – толщина листа, объем клетки и число хлоропластов в клетке – обладают высокой видоспецифичностью, в то время как физиологические показатели – фотосинтетическая способность, содержание пигментов и эффективность использования воды – в большей степени зависят от условий произрастания, чем от вида растения.

2. Интегральные показатели внутренней структуры листьев растений – общее число хлоропластов и общая поверхность мезофилла в единице площади листа – являются наиболее информативными признаками для связи растений с климатом и антропогенным воздействием, а также с уровнем продуктивности травяного растительного сообщества.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Полученные результаты имеют высокую степень надежности и достоверности, которая основывается на анализе обширного по объему фактического материала: 214 образцов 121 вида растений, собранных в 23 растительных сообществах в 5 разных географических районах, охвативших более 600 км вдоль широтного градиента в Центрально-Азиатском регионе. Для анализа большого объема данных применены методы статистики – однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализы (ANOVA), многофакторный анализ по методу главных компонент. Материалы исследований были представлены на IV Всероссийской научной конференции с международным участием «Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии» (Улан-Удэ, 15-18 июня 2021 г.), V

международной ботанической конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 25-28 апреля 2022 г.), LVII Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: Факты, гипотезы, модели» (Екатеринбург, 17-21 марта 2023 г.). Работа получила поддержку из средств государственного задания на НИР Министерства науки и высшего образования РФ № FEWZ-2024-007.

**Личный вклад автора.** Автором лично изучено 214 образцов, принадлежащих к 121 виду растений Южной Сибири и Северной Монголии, по более чем 30 функциональным показателям. Полевые работы в 2018 году проведены при личном участии автора в составе Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и Академии наук Монголии (АНМ) в рамках проекта по исследованию экосистем бассейна озера Байкал. Геоботанические исследования проведены научным сотрудником Института общей и экспериментальной биологии СО РАН, канд. биол. наук Ю. А. Рупышевым. Лабораторные исследования, анализ, интерпретация и обобщение результатов выполнены Тумуржав Шинэхуу лично, текст диссертации написан самостоятельно. Автор принимал непосредственное участие в подготовке всех публикаций, представлял результаты исследований на конференциях.

**Публикации.** По материалам исследований опубликовано 13 научных работ, из них 4 – в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 280 источников, из них 119 на английском языке, и двух приложений. Работа изложена на 185 страницах. Основной текст диссертации включает 10 таблиц и 41 рисунок.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность научному руководителю канд. биол. наук Л. А. Ивановой, первому проректору ТюмГУ канд. биол. наук, доц. А. В. Толстикovu за неоценимую помощь и поддержку, а также коллегам канд. биол. наук Л. А. Иванову (ТюмГУ), сотрудникам БС УрО РАН канд. биол. наук Д. А. Ронжиной, канд. биол. наук С. В. Мигалиной, канд. биол. наук П. К. Юдиной и особую признательность канд. биол. наук Г. Цэрэнханд (АНМ). Автор выражает глубокую благодарность канд. биол. наук Ю. А. Рупышеву за материалы геоботанических исследований, а также сотрудникам Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ и лично д-ру биол. наук П. Д. Гунину и канд. биол. наук С. Н. Баже за помощь в организации полевых исследований.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

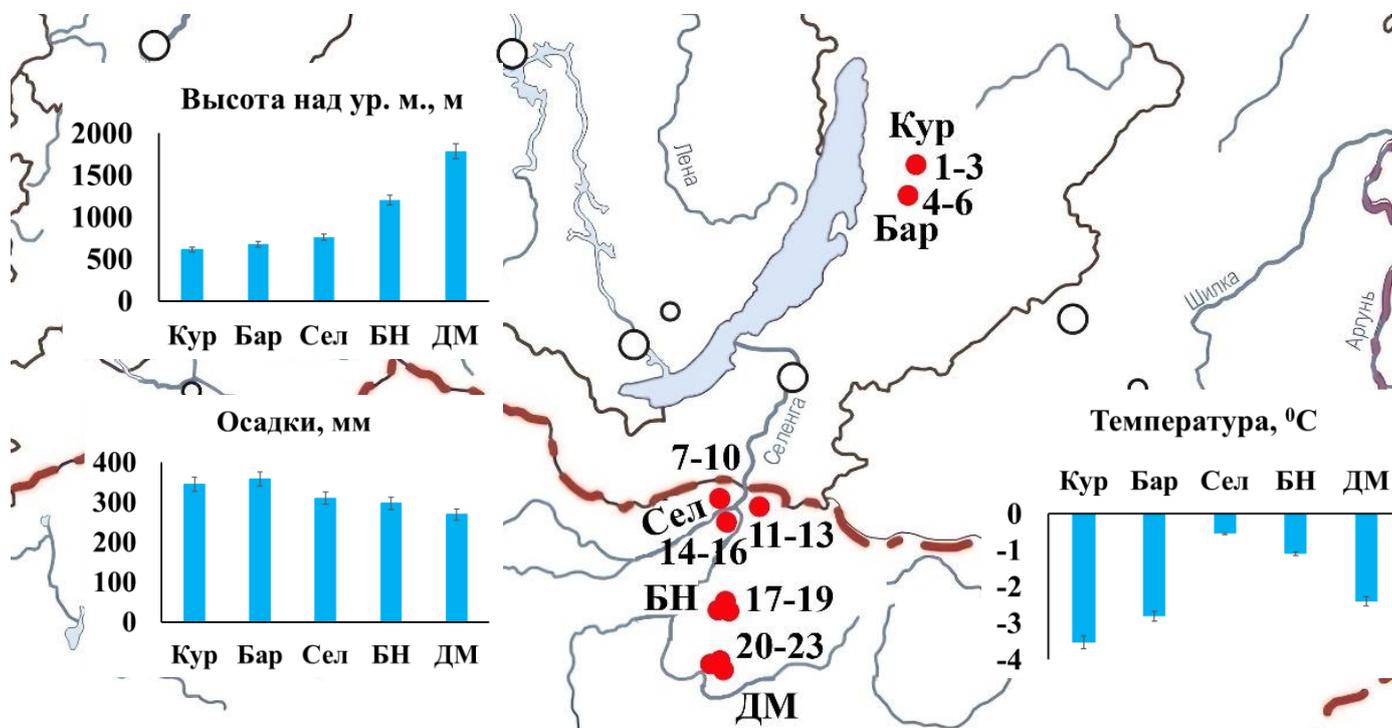
### Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Представлена общая характеристика степи как зонального типа ландшафта, отличающегося наличием обширных сухих безлесных пространств. Охарактеризованы особенности климата, почв и растительности степей Южной Сибири и Северной Монголии, относящихся к гиперконтинентальному степному сектору в Центрально-Азиатском регионе. Описаны биологические особенности основных жизненных форм степных растений, среди которых преобладают длительно вегетирующие, поликарпические, микротермные ксерофильные травянистые растения. Рассмотрены основные адаптации степных растений к дефициту воды и питательных веществ, которые включают физиологические (фотосинтез, устьичная регуляция), структурные (морфология и анатомия листьев) и фенологические особенности. Обсуждается значение структурно-функциональной организации листьев для адаптации растений к засушливому климату. Проанализированы имеющиеся в литературе данные об особенностях газообмена, пигментного комплекса и структуры листьев растений засушливых территорий, а также о влиянии выпаса животных на функциональные показатели растений и показана недостаточная изученность функционального разнообразия степных растений Центрально-Азиатского региона.

### Глава 2. РАЙОНЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в 5 географических районах Южной Сибири и Северной Монголии (Рисунок 1). Климат региона резко континентальный, обусловленный сложным рельефом и удаленностью от океанов. Три первых района широтного градиента (Курумканский, Баргузинский, Селенгинский) находились приблизительно на одинаковой высоте 600-800 м над уровнем моря. В Северной Монголии высота районов исследования повышалась до 1800 м над ур. м., что было сопряжено со снижением среднесуточной температуры и уменьшением аридности. Всего исследовали 23 растительных сообщества (Рисунок 1), как ненарушенных, так и с разной степенью антропогенной трансформации в результате выпаса и вспашки, которую оценивали по коэффициенту антропогенной трансформации (КАТ).  $КАТ = \frac{ПП_{диг}}{СПП} \times 100$ , где  $ПП_{диг}$  - проективное покрытие (ПП) дигрессионных и рудеральных видов,  $СПП$  - суммарное проективное покрытие сообщества. В каждом сообществе отбирали наиболее обильные виды с ПП не менее 1% с условием, чтобы

вместе отобранные виды составляли не менее 70% от СПП сообщества. Материал собирали в Южной Сибири РФ в июле 2018 г., а в Монголии – со второй половины июля до середины августа 2018 г.



Районы исследования (сообщества): Кур – Курумканский (1-крыловоковыльное, 2-веничнопопынное, 3-ледебуропопынное); Бар – Баргузинский район (4-крыловоковыльное, 5-твердоватоосоковое, 6-твердоватоосоковое); Сел – Селенгинский (7-бесстебельнолапчатковое, 8-гребенчатожитняковое, 9-китайскоколосняковое, 10-веничнопопынное, 11-коржинскоосоковое, 12-ланцетноосоковое, 13-коржинскоосоковое, 14-ланцетоосоковое, 15-караганово-большехвостоосоковое, 16-сибирскоовсяницевое); БН – Бор-Нур (17-дазифоро-типчаковое, 18- дазифоро-типчаковое, 19-холоднопопынное); ДМ – Дзун-Мод (20, 21 и 23-кобрезиевое, 22-большехвостоосоковое)

Рисунок 1 – Географическое положение и среднемноголетние показатели климата районов исследований

Всего в исследованных сообществах было изучено 214 образцов, принадлежащих к 121 виду растений из 32 семейств. Среди изученных видов преобладали представители семейства *Asteraceae* (21 вид), *Poaceae* (19 видов), *Rosaceae* (14 вида), *Fabaceae* (10 видов), *Superaceae* (6 видов) и *Lamiaceae* (5 видов), что составляло 60% всех изученных видов. 54% видов относились к мезофитам и ксеромезофитам, 91% были многолетними травами, 27% имели изопалисадный тип строения листа, 34% – дорзовентральный тип, 29% – граминоидный.

## Полевые измерения

## Лабораторные измерения



ПП-проективное покрытие; LT-толщина листа; LMA-поверхностная плотность листа; LD-объемная плотность листа;  $V_{cell}$ -объем клетки;  $S_{cell}$ -площадь поверхности клетки;  $N_{cell}/A$ -число клеток в единице площади листа; Chl-число хлоропластов в клетке;  $V_{chl}$ -объем хлоропласта;  $S_{chl}$ -площадь поверхности хлоропласта;  $N_{chl}/A$ -число хлоропластов в площади листа;  $A_{mes}/A$ -общая площадь поверхности клеток;  $A_{chl}/A$ -общая площадь поверхности хлоропластов;  $C_{ab}/A(M)$ -содержание хлорофиллов  $a+b$  в единице площади (массы) листа;  $Car/A(M)$ -содержание каротиноидов в единице площади (массы) листа;  $C_{ab}/Chl-st$ -содержание хлорофиллов в одном хлоропласте;  $A_{max}(M)$ -максимальная скорость фотосинтеза на единицу площади (массы) листа;  $E(M)$ -скорость транспирации на единицу площади (массы) листа;  $WUE$ -эффективность использования воды;  $A_{max}/Chl-st$ -фотосинтетическая активность хлоропласта;  $TR_{mes}$ -скорость переноса углекислого газа через поверхность мезофилла;  $TR_{chl}$ -скорость переноса углекислого газа через поверхность хлоропласта;  $A_{max}/C_{ab}$ -фотосинтетическая активность на единицу массы хлорофилла

Рисунок 2 – Методы исследований

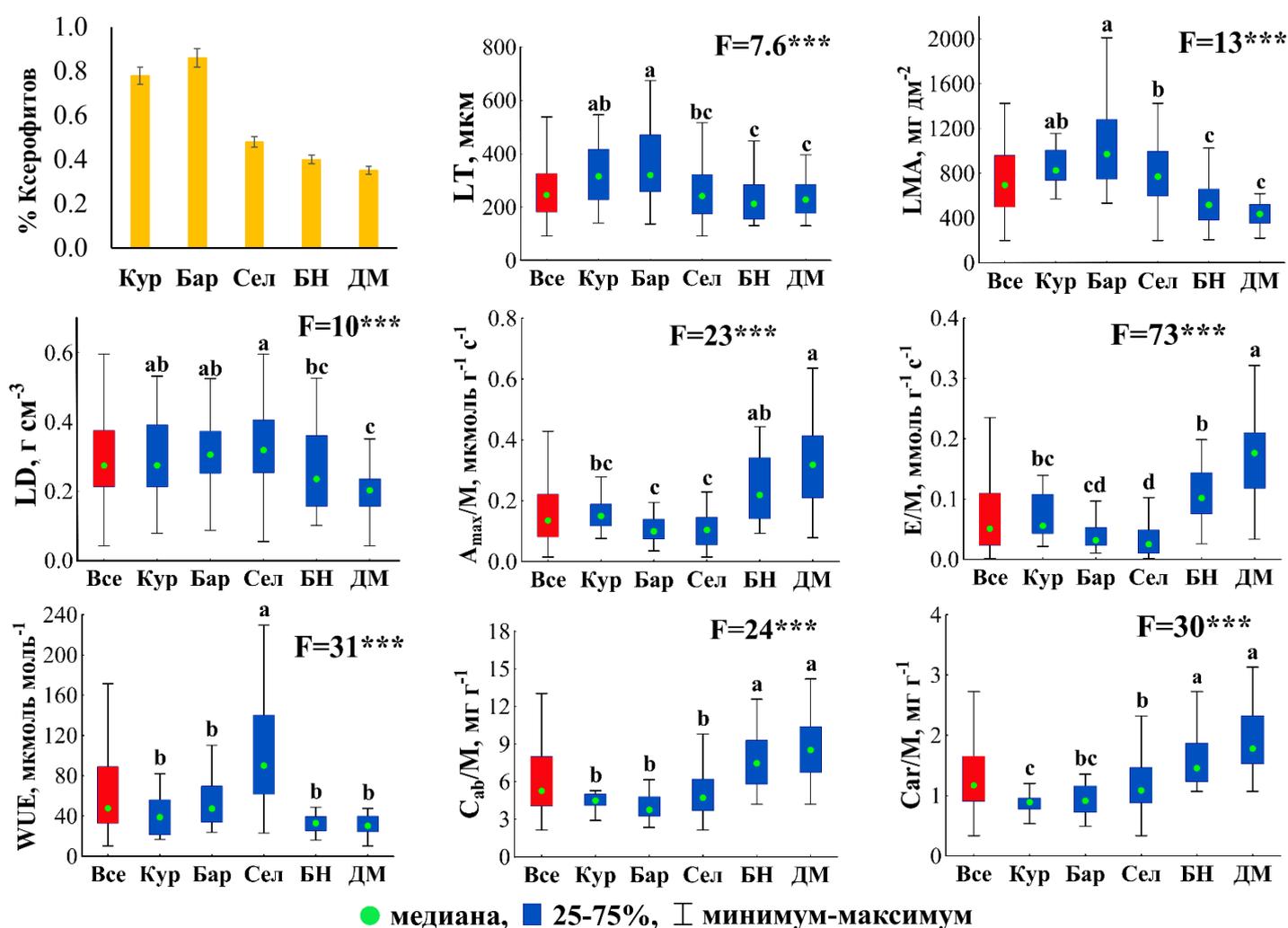
В полевых условиях измеряли параметры газообмена и содержание фотосинтетических пигментов, затем фиксировали материал в 3,5%-ном растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (pH 7,4) для анатомического анализа

(Рисунок 2). Максимальную интенсивность фотосинтеза ( $A_{max}$ ) и транспирации ( $E$ ) измеряли с помощью портативной фотосинтетической системы Li-6400 XT (Li-COR, США). Содержание пигментов определяли в 80%-ном ацетоне на спектрофотометре (Odyssey DR/2500, Hach, США). В лабораторных условиях изучали количественные показатели мезофилла листа в соответствии с методом мезоструктуры фотосинтетического аппарата [Мокроносов, 1978; Ryankov et al., 1998] и проекционным методом определения параметров клеток и хлоропластов [Иванова, Пьянков, 2002]. На поперечных срезах листьев, изготовленных с использованием микротомы (Thermo Scientific HM525NX, Германия), измеряли толщину листа и размеры хлоропластов с помощью светового микроскопа (Axiostar plus, Zeiss, Германия). С помощью мацерации листовых тканей определяли число клеток в единице площади листа, число хлоропластов в клетке и размеры клеток. Все количественные измерения листьев, тканей, клеток и хлоропластов проводили с помощью системы анализа изображений Simagis Mesoplant™ (ООО «СИАМС», Екатеринбург, Россия).

Для анализа функциональных свойств на уровне сообщества рассчитывали среднее арифметическое (Параметр<sub>ср</sub>), средневзвешенное (Параметр<sub>взв</sub>), а также абсолютное значение параметра на единицу площади сообщества (Параметр<sub>сom</sub>) по формулам:  $\text{Параметр}_{ср} = \sum_{i=1}^n \text{Параметр}_i / n$  где  $\text{Параметр}_i$  – значение параметра для вида,  $n$  – число изученных видов в сообществе.  $\text{Параметр}_{взв} = \sum_{i=1}^n m_i \times \text{Параметр}_i$ , где  $m_i$  – доля вида в суммарном проективном покрытии наиболее обильных видов [Garnier et al., 2004].  $\text{Параметр}_{сom} = \text{Параметр}_{взв} \times \text{СПП} / \text{ПП}_{дом}$ , где СПП – суммарное ПП травяно-кустарничкового яруса,  $\text{ПП}_{дом}$  – ПП наиболее обильных видов. Статистический анализ данных проводили в программах «MS Excel 2016» и STATISTICA 13 (США) с использованием одно- и двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA), многомерного анализа по методу главных компонент (PCA), корреляционного анализа Пирсона. На графиках представлен  $r$  – коэффициент корреляции, и его значимость: \* $p \leq 0.05$ , \*\* $p \leq 0.01$ , \*\*\* $p \leq 0.001$ . Для сравнения одноименных видов в двух вариантах произрастания использовали также парный  $t$ -тест для зависимых переменных. Значимость различий между выборками при межвидовых сравнениях оценивали с помощью теста наименьшей существенной разницы (LSD-теста).

### Глава 3. РАЗНООБРАЗИЕ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТЬЕВ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ ЮЖНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРНОЙ МОНГОЛИИ

Проведен анализ встречаемости значений функциональных показателей среди всей выборки образцов и отдельно по районам исследования (Рисунок 3). Выявлено большое разнообразие как структурных, так и физиологических показателей листьев (Рисунок 3), при этом климат района исследования имел значимое влияние на варьирование признаков. Растения из разных районов различались по толщине и плотности листьев с максимальными значениями в Курумканском и Баргузинском районах Южной Сибири и более низкими значениями в горных районах Северной Монголии. Содержание хлорофиллов, интенсивность фотосинтеза и транспирации, напротив, увеличивались в этом направлении.



по вертикальной оси обозначения показателей см. Рисунок 2; по горизонтальной оси районы исследований см. Рисунок 1; F – значение F-критерия при однофакторном дисперсионном анализе, \*\*\* $p \leq 0.001$ ; разными буквами обозначены значимые различия между районами

Рисунок 3 – Распределение значений функциональных признаков изученных растений в разных географических районах

По результатам однофакторного дисперсионного анализа выявлено, что показатели целого листа (LT, LMA и LD) на 6-20% зависели от района исследования, а физиологические параметры и содержание пигментов на 40-60%. Обнаруженные тенденции в ряду изученных районов связаны с изменением климатических условий в сторону более влажных в горных районах Монголии, о чем свидетельствует также снижение доли ксерофитных видов (Рисунок 3).

#### Глава 4. ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ВНУТРИВИДОВОЕ ВАРИИРОВАНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПАРАМЕТРОВ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ

Проведен анализ 9 видов растений, каждый из которых изучен в 2-4 растительных сообществах. Толщина листа и объем клетки мезофилла на 95-98% зависели от вида и не зависели от условий произрастания (Таблица 1). Физиологические показатели ( $A_{max}/M$ ,  $E/M$ , WUE), напротив, больше зависели от условий произрастания, чем от вида растения. При этом общая поверхность мезофилла ( $A_{mes}/A$ ) сильно изменялась внутри вида в зависимости от условий. Однако, направления изменений  $A_{mes}/A$  различались у разных видов, в связи с чем при дисперсионном анализе не был выявлен значимый эффект действия условий произрастания на этот показатель.

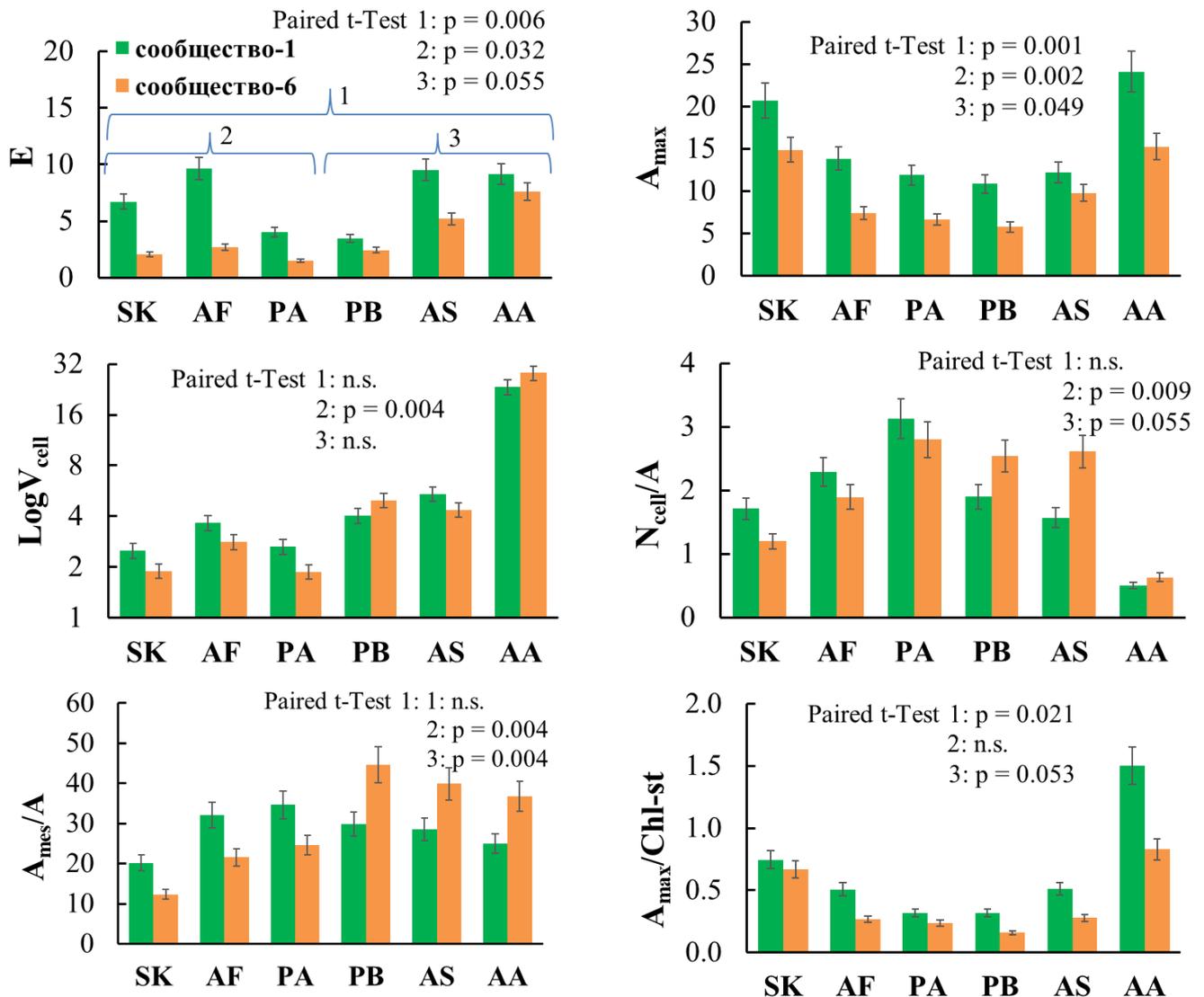
Таблица 1 - Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для 9 видов растений, изученных в разных условиях: вариант 1 – климат (5 районов), вариант 2 – локальные условия (14 сообществ).

Показатель	Вариант 1		Вариант 2	
	Вид, n=9	Климат, n=5	Вид, n=9	Условия, n=14
Толщина листа (LT)	98***	нз	98***	нз
Поверхностная плотность листа (LMA)	79***	нз	61***	36***
Объем клетки ( $V_{cell}$ )	95***	нз	94***	нз
Число клеток в единице площади листа ( $N_{cell}/A$ )	82***	нз	76**	нз
Число хлоропластов в площади листа ( $N_{chl}/A$ )	72***	нз	65**	нз
Общая поверхность хлоропластов ( $A_{chl}/A$ )	78***	нз	74**	нз
Общая поверхность клеток мезофилла ( $A_{mes}/A$ )	нз	нз	нз	нз
Содержание хлорофиллов на единицу массы ( $C_{ab}/M$ )	50**	17*	44*	нз
Содержание каротиноидов на единицу массы ( $Car/M$ )	35**	38***	28*	56**
Фотосинтез на единицу массы ( $A_{max}/M$ )	28*	39***	23*	65***
Транспирация на единицу массы ( $E/M$ )	37**	34***	31***	63***
Эффективность использования воды (WUE)	нз	нз	нз	87***

Примечание – цифрами указан вклад фактора в общее варьирование (%); звездочками обозначена значимость F-критерия: p – \* $\leq 0.05$ , \*\* $\leq 0.01$ , \*\*\* $\leq 0.001$ , нз – не значимо

Корреляционный анализ показал, что виды с крупными клетками мезофилла (*Artemisia commutata*, *Artemisia ledebouriana*, *Allium anisopodium*) обладали большей

толщиной листа и меньшей его плотностью (LMA). Эффективность использования воды (WUE) положительно коррелировала с LMA и отрицательно – с содержанием хлорофиллов на единицу массы ( $C_{ab}/M$ ), что означает, что наиболее плотные листья с низким содержанием пигментов теряют меньше воды при поглощении того же количества  $CO_2$ . Полученные данные позволяют использовать функциональные показатели листьев в качестве индикаторов устойчивости степных растений к засухе.



обозначения параметров см. Рисунок 2; по горизонтальной оси представлены виды растений: SK - *Stipa krylovii*, AF - *Artemisia frigida*, PA - *Potentilla acaulis*, PB - *Potentilla bifurca*, AS - *Artemisia scoparia*, AA - *Allium anisopodium*; Paired t-Test - результаты Т-теста для зависимых переменных в трех вариантах: 1 – все виды, 2 – первые три вида, 3 – последние три вида, n.s. – не значимо

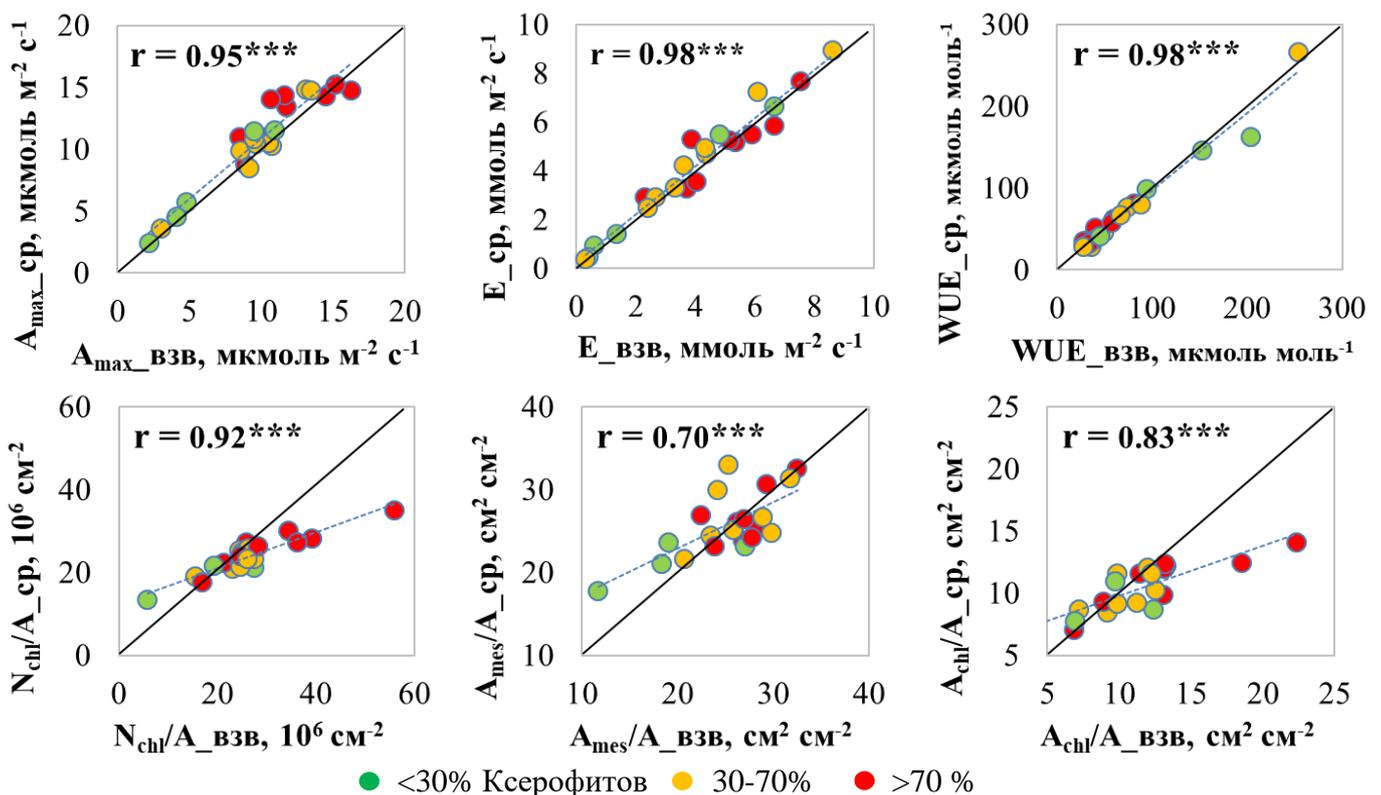
Рисунок 4 – Функциональные показатели листьев 6 видов растений в двух сообществах с разной степенью антропогенной трансформации: сообщество-1 ненарушенная степь, сообщество-6 сильно нарушенная выпасом степь

Для выявления влияния антропогенной трансформации проведен анализ 6 одноименных видов в двух сообществах с близким климатом, но с разной степенью нарушенности растительного покрова (Рисунок 4): сообщество-1 (Курумканский район, ненарушенная настоящая степь) и сообщество-6 (Баргузинский район, сильно нарушенная в результате выпаса степь). Первые три вида – *Stipa krylovii*, *Artemisia frigida* и *Potentilla acaulis* – принадлежали к наиболее распространенным видам ненарушенной степи (сообщество-1) и уменьшали свое обилие в нарушенном сообществе-6. Другие 3 вида – *Artemisia scoparia*, *Potentilla bifurca* и *Allium anisopodium* – были менее обильны в сообществе-1 и увеличивали обилие при нарушении (сообщество-6), где *Artemisia scoparia* даже становилась доминирующим видом. Интенсивность фотосинтеза и транспирации снижались у всех изученных видов при нарушении (Рисунок 4), но в первой группе видов эффективность использования воды при этом повышалась, а во второй группе была стабильной. Изменения в структуре мезофилла также различались между двумя группами видов растений. В первой группе нарушение привело к уменьшению числа и размеров клеток мезофилла и, как результат, к снижению поверхности мезофилла ( $A_{mes}/A$ ). У трех других видов, более обильных при выпасе, напротив, увеличивалось число клеток без изменения их размеров и возрастала  $A_{mes}/A$ , но в то же время снижалась фотосинтетическая активность хлоропласта ( $A_{max}/Chl-st$ ). Таким образом, толщина листа и размеры фотосинтетических клеток являются не только видоспецифическими признаками, но и могут служить индикаторами функциональных групп растений, различающихся по роли в сообществах с разной степенью антропогенной нагрузки. При этом, максимальная интенсивность фотосинтеза, общая поверхность мезофилла и содержание хлорофиллов показывают наиболее сильную связь с условиями среды на внутривидовом уровне, а виды разных функциональных групп различаются по реакции фотосинтетического аппарата на антропогенное нарушение.

## Глава 5. АНАЛИЗ ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ НА УРОВНЕ СООБЩЕСТВА

Для большинства изученных растительных сообществ по физиологическим параметрам – интенсивности фотосинтеза, транспирации и эффективности использования воды – средние арифметические значения были близки к средневзвешенным значениям, что говорит о высокой приспособленности наиболее

обильных видов сообществ к условиям среды. В то же время, для интегральных показателей структуры мезофилла листа средние значения во многих сообществах не совпадали со средневзвешенными (Рисунок 5), причем различия зависели от экологических условий. При высокой доле ксерофитов в сообществе средневзвешенное по этим показателям превышало среднее арифметическое, то есть в условиях водного дефицита давление естественного отбора действовало в сторону увеличения внутрилиственной ассимиляционной поверхности. На наш взгляд, сдвиг в структурных показателях мезофилла листа в ответ на смену экологических условий при стабильности физиологических характеристик показывает, что именно перестройка структуры мезофилла листа является одним из наиболее важных механизмов адаптации растений к аридному стрессу, что оптимизирует процессы диффузии газов внутри листа и обеспечивает необходимый уровень углеродного и водного баланса растения.

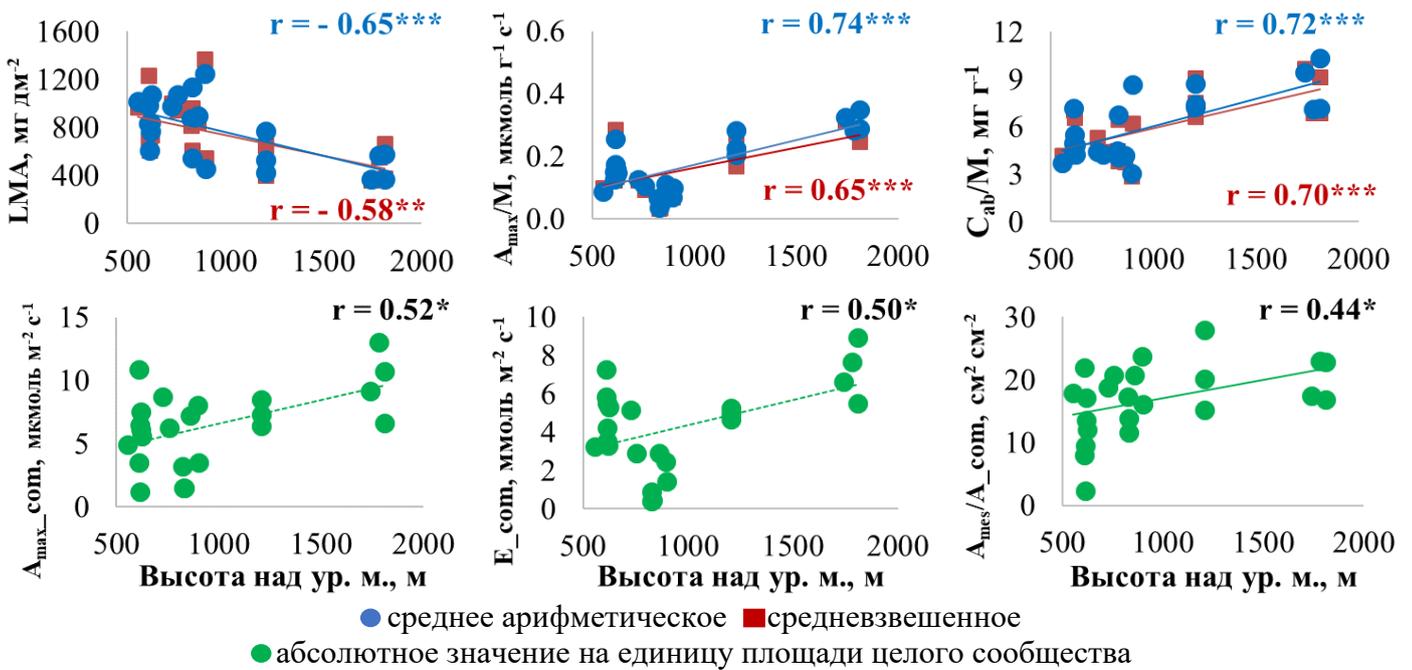


обозначения параметров см. Рисунок 2; по вертикальной оси средние значения для сообщества; по горизонтальной оси – средневзвешенные значения; сплошная линия обозначает отношение значений 1:1; пунктиром обозначена линия регрессии;  $r$  - коэффициент корреляции Пирсона, \*\*\*  $p \leq 0.001$

Рисунок 5 – Соотношение между средним и средневзвешенным значениями функциональных параметров для изученных сообществ

Средние арифметические и средневзвешенные значения толщины и плотности листа были отрицательно связаны с увлечением высоты над уровнем моря (Рисунок 6). Действительно, в горных районах Северной Монголии листья растений становятся

более тонкими и менее плотными, что было также показано в главе 3. С увеличением высоты возрастали средние и средневзвешенные значения физиологических показателей ( $A_{\max}/M$  и  $E/M$ ) и пигментов ( $C_{ab}/M$ ,  $C_{ar}/M$ ) в расчете на массу листа. Также с высотой увеличивались абсолютные значения поглощения  $CO_2$ , транспирационных потерь и общей поверхности мезофилла на единицу площади целого сообщества (Рисунок 6).

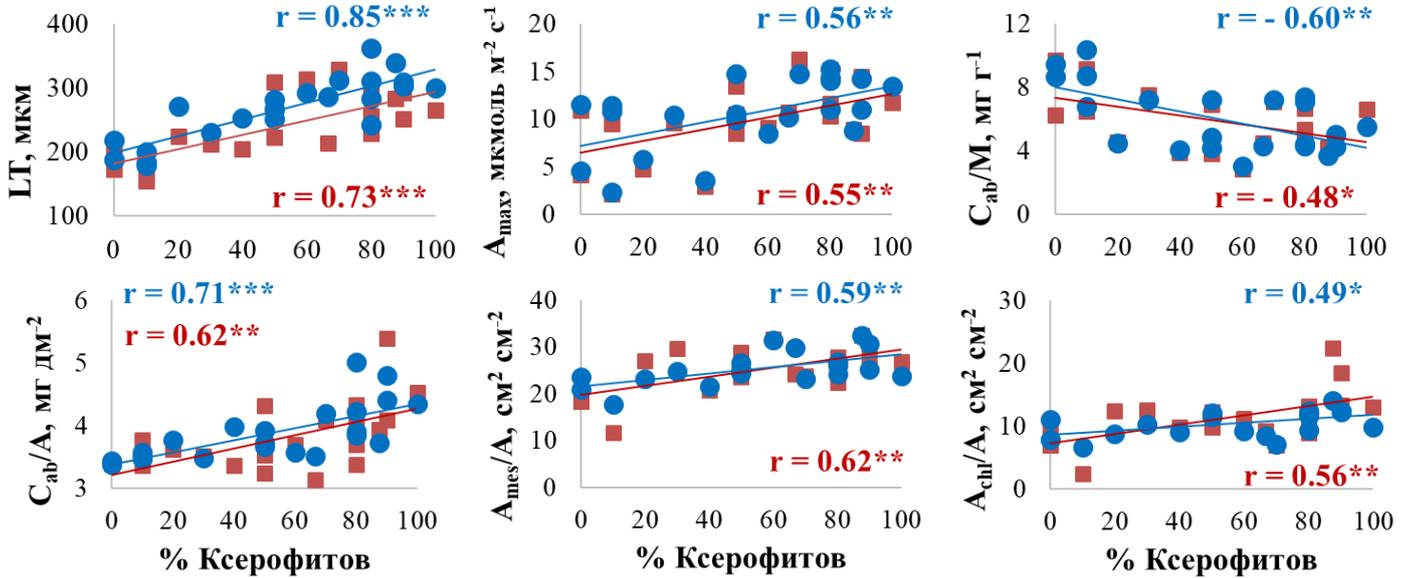


обозначения показателей см. Рисунок 2;  $r$  – коэффициент корреляции, \*  $p \leq 0.05$ , \*\*\*  $p \leq 0.001$

Рисунок 6 – Зависимость функциональных свойств сообществ от высоты произрастания

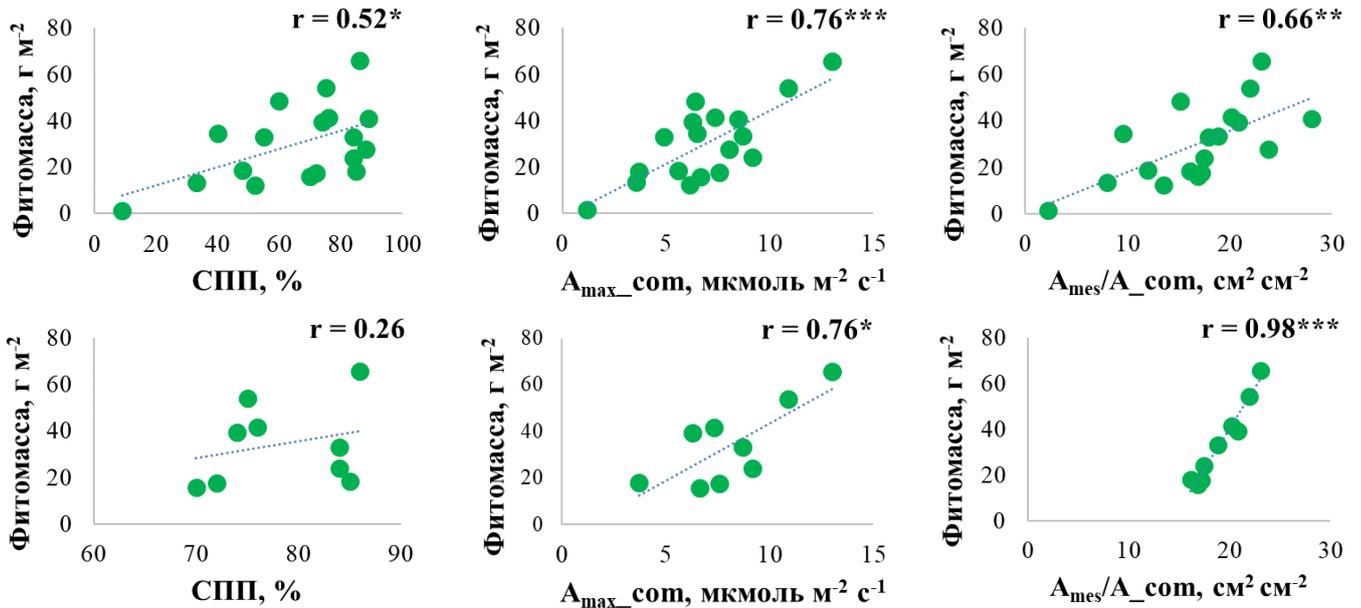
Средние и средневзвешенные значения морфологических параметров листа (LT и LMA) и интенсивности фотосинтеза были положительно связаны с долей ксерофитов в сообществе (Рисунок 7). При этом, в отличие от морфологических показателей целого листа, для структуры мезофилла корреляции взвешенных значений были выше, чем для средних значений, что демонстрирует важность отбора определенных признаков структуры мезофилла для доминирующих видов. Выявлена также отрицательная связь содержания хлорофиллов на единицу массы с увеличением доли ксерофитных видов в сообществе. Данная закономерность снижения концентрации пигментов в единице массы листа у ксерофитов известна из литературы [Попова и др., 1984; Буинова, 1987; Воронин и др., 2003; Слемнев и др., 2012] и связана с увеличением доли нефотосинтетических (гетеротрофных) тканей в листе, выполняющих защитную, проводящую и опорную функцию [Ivanova et al., 2018, 2019; Borsuk, Brodersen, 2019].

Продуктивность изученных сообществ не была связана с видовым богатством, долей ксерофитов в сообществе и с высотой сообщества над уровнем моря. Обнаружена слабая положительная связь надземной фитомассы с суммарным проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса при анализе всех сообществ (Рисунок 8).



● среднее арифметическое ■ средневзвешенное  
 обозначения параметров см. Рисунок 2;  $r$  – коэффициент корреляции,  
 \*  $p \leq 0.05$ , \*\*  $p \leq 0.01$ , \*\*\*  $p \leq 0.001$

Рисунок 7 – Связь функциональных свойств сообществ с долей ксерофитных видов в сообществе (% Ксерофитов)



обозначения параметров см. Рисунок 2;  $r$  – коэффициент корреляции,  
 \*  $p \leq 0.05$ , \*\*  $p \leq 0.01$ , \*\*\*  $p \leq 0.001$

Рисунок 8 – Зависимость фитомассы от функциональных свойств сообщества для всех изученных сообществ (верхний ряд графиков) и отдельно девяти для сообществ с близким суммарным проективным покрытием (нижний ряд)

Более высокую корреляцию с фитомассой показали абсолютные значения интегральных показателей мезофилла, поглощения  $\text{CO}_2$  и содержания хлорофиллов на единицу площади целого сообщества (Рисунок 8). Полученные результаты показывают, что продуктивность травяного сообщества зависит не только от СПП, но и от функциональных свойств доминирующих видов. Преобладание видов с большей ассимиляционной поверхностью мезофилла и более высокой фотосинтетической активностью листьев способствует увеличению продуктивности травяного сообщества. Действительно, анализ девяти растительных сообществ с примерно одинаковым СПП 70-85% выявил высокую положительную корреляцию фитомассы с фотосинтетической способностью, и особенно с общей поверхностью мезофилла листового полога на площадь целого сообщества ( $A_{\text{mes}}/A_{\text{com}}$ ) (Рисунок 8).

Увеличение степени антропогенной трансформации растительного покрова приводило не только к снижению количества видов в сообществе и их суммарного проективного покрытия, но и к появлению видов с другими функциональными свойствами. С возрастанием КАТ в сообществе начинали преобладать виды с большей толщиной листа и большей поверхностью мезофилла, что обуславливало также их более высокую фотосинтетическую активность (Рисунок 9).

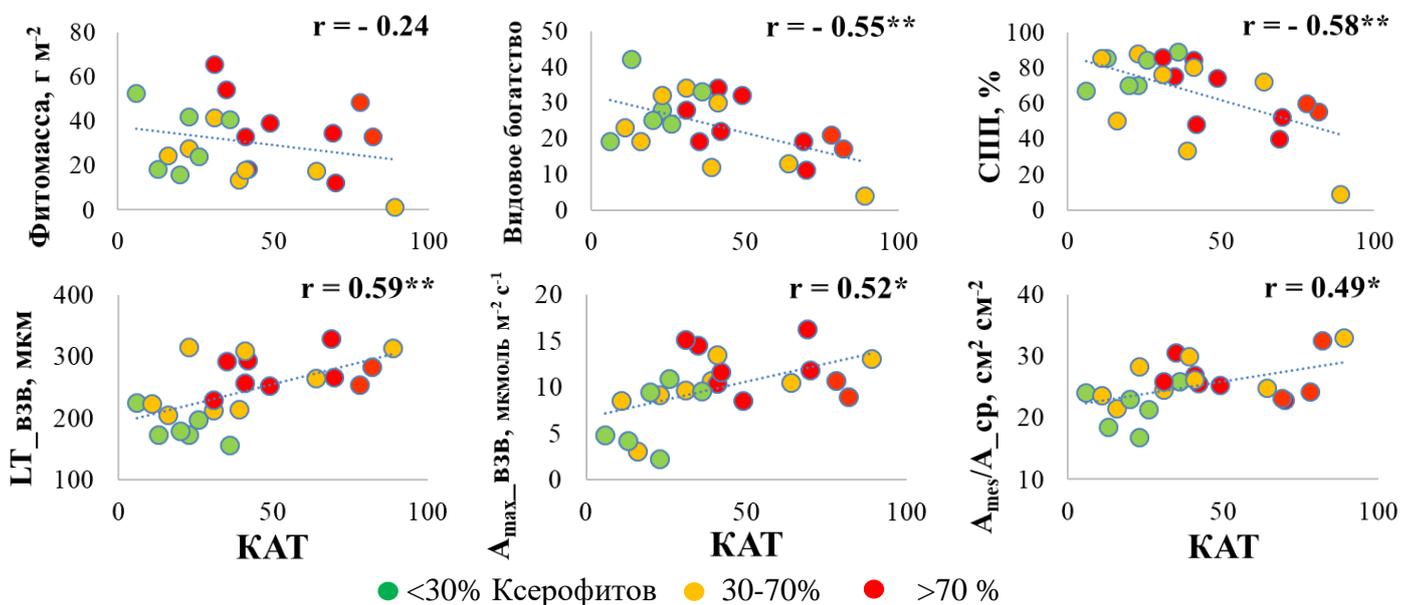


Рисунок 9 – Связь функциональных показателей листьев с коэффициентом антропогенной трансформации (КАТ)

Соответственно, несмотря на снижение общей площади листового полога и видового богатства, преобладание в сообществе видов с большей фотосинтетической способностью компенсировало снижение СПП, в результате чего надземная фитомасса

трансформированных сообществ не отличалась от ненарушенных степей, за исключением условий перевыпаса в сообществе с КАТ >85.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований выявили большое разнообразие функциональных параметров степных растений Центрально-Азиатского региона, которое зависело от целого ряда факторов. Многомерный анализ по методу главных компонент (Рисунок 10) показал, что два главных фактора, выделенные при анализе, могут объяснить 55% общего варьирования признаков. Анализ координат переменных на основе корреляций показал, что фактор 1 в основном определялся климатом и был наиболее тесно связан с интенсивностью фотосинтеза и транспирации, числом клеток и хлоропластов.

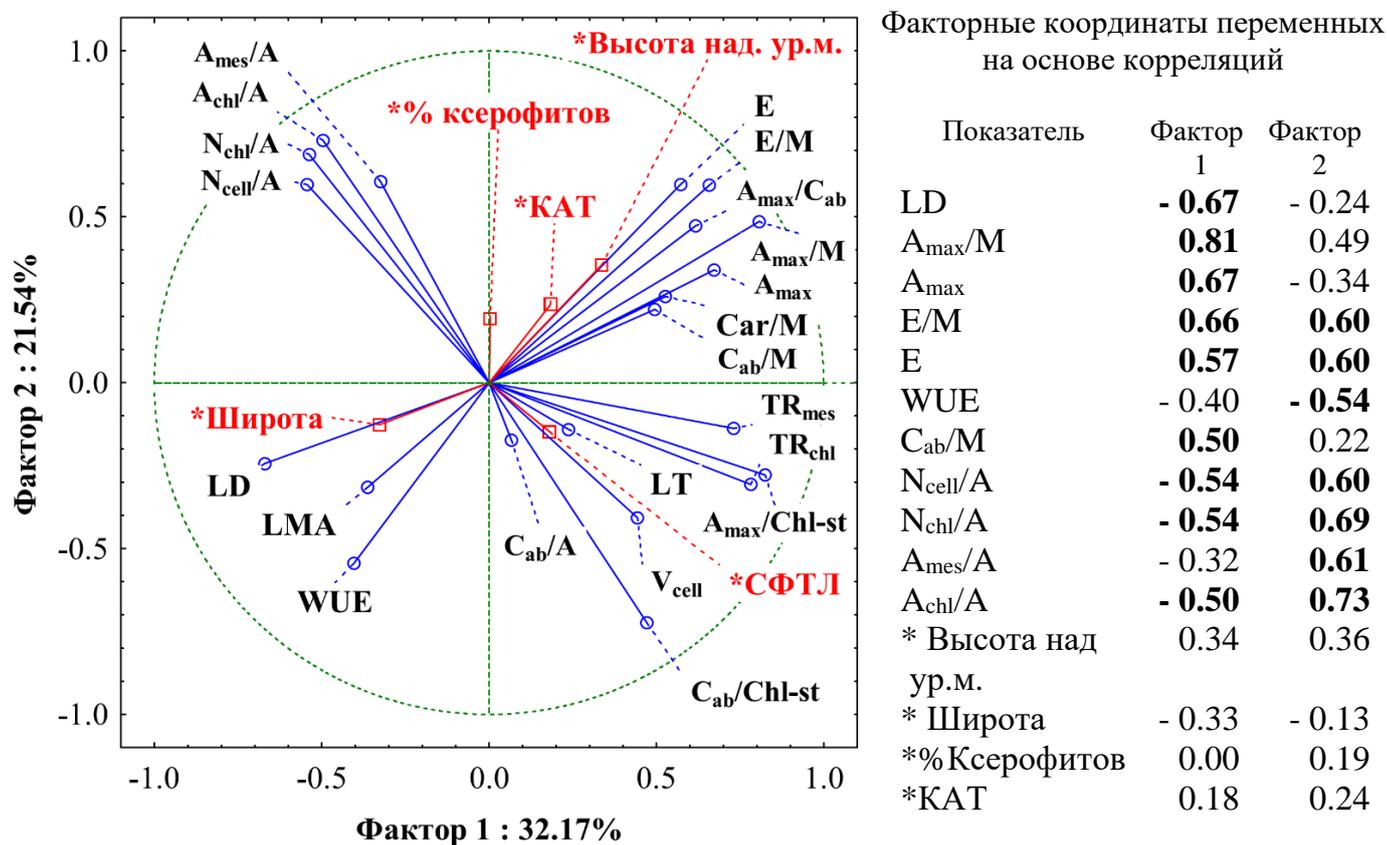


Рисунок 10. Результаты анализа по методу главных компонент для степных травянистых  $C_3$  растений Южной Сибири и Северной Монголии

Второй фактор был связан с антропогенным нарушением и коррелировал с транспирационными потерями, эффективностью использования воды и интегральными показателями мезофилла. Ряд переменных был тесно связан со структурно-функциональным типом листа (СФТЛ), выделенным по таксономическому положению

(однодольные, двудольные) и типу строения мезофилла (дорзовентральный, изопалисадный, суккулентный). Такими переменными были толщина листа, объем клетки, скорость переноса  $\text{CO}_2$  через поверхность мезофилла и хлоропласта, фотосинтетическая активность хлоропласта, которые мало зависели от условий среды.

### ВЫВОДЫ

1. Выявлено большое разнообразие значений функциональных параметров растений степей Южной Сибири и Северной Монголии. Максимальное межвидовое варьирование обнаружено для толщины листа и размеров клетки мезофилла, минимальный уровень различий между видами отмечен для показателей хлоропластов и отношения форм пигментов. Климат района исследований в большей степени влиял на интегральные показатели структуры мезофилла и фотосинтетическую способность растений, чем на морфологические параметры целого листа и размеры клеток.
2. Внутривидовое варьирование зависело от признака. Такие структурные признаки как толщина листа, размеры клеток мезофилла и число хлоропластов в клетке мало изменялись внутри вида в зависимости от условий среды, в то время как число и поверхность клеток и хлоропластов в единице площади листа отличались высоким варьированием. Внутривидовой уровень варьирования фотосинтетической способности и содержания пигментов превышал межвидовые различия, что подтверждает преимущественное влияние условий среды на функциональную активность листьев по сравнению с филогенетическими факторами.
3. Направление внутривидовых изменений функциональных показателей в ответ на изменение условий среды зависело от экологических свойств вида и его роли в сообществе. Виды-доминанты ненарушенных степных сообществ обнаружили снижение интегральных показателей мезофилла при антропогенном нарушении, в то время как виды, более обильные в трансформированных сообществах, повышали эти показатели при усилении степени трансформации сообщества.
4. Функциональные свойства растительных сообществ тесно связаны с условиями произрастания. С увеличением высоты над уровнем моря обнаружено снижение доли ксерофитных видов в сообществе, уменьшение средних и средневзвешенных значений толщины и плотности листа, площади поверхности клеток и хлоропластов, а также увеличение средних и средневзвешенных значений фотосинтетической способности и содержания пигментов в массе листа. В сообществах с высокой долей ксерофитов средневзвешенные значения интегральных показателей мезофилла были выше средних

арифметических, что свидетельствует о преимущественном давлении естественного отбора в условиях водного дефицита в сторону увеличения площади ассимиляционной поверхности мезофилла в листе.

5. Продуктивность травяного сообщества зависит от функциональных свойств доминантных и наиболее обильных видов. Надземная фитомасса имела более высокую связь с абсолютными значениями максимального поглощения  $\text{CO}_2$  и площади поверхности мезофилла в расчете на единицу площади сообщества, чем с суммарным проективным покрытием. При одинаковом проективном покрытии надземная фитомасса была прямо пропорциональна интегральным показателям мезофилла листового полога сообщества. Полученные результаты позволяют использовать функциональные признаки листьев наиболее обильных видов сообщества для прогнозирования его продуктивности.
6. Антропогенная трансформация растительного покрова приводит не только к снижению количества видов в сообществе и их проективного покрытия, но и к повышению обилия видов с другими функциональными признаками: с большей толщиной листа, большей площадью поверхности мезофилла и более высокой интенсивностью фотосинтеза, что при умеренной степени трансформации компенсирует негативное влияние нарушения на продуктивность травяного сообщества.

#### СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

##### Статьи, опубликованные в научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Ivanova L. A. Leaf traits of  $\text{C}_3$ - and  $\text{C}_4$ -plants indicating climatic adaptation along a latitudinal gradient in Southern Siberia and Mongolia / L. A. Ivanova, L. A. Ivanov, D. A. Ronzhina, P. K. Yudina, S. V. Migalina, **Tumurjav Shinekhoo**, G. Tserenkhand, P. Yu. Voronin, O. A. Anenkhonov, S. N. Bazha, P. D. Gunin // *Flora*. – 2019. – Vol. 254. – p. 122-134.
2. Bazha S. N. Ecological and biological features of the distribution of the Siberian Apricot (*Prunus sibirica* L.) in the Southern part of the Selenga River basin / S. N. Bazha, T. G. Baskhaeva, E. V. Danzhalova, Y. I. Drobyshev, L. A. Ivanov, L. A. Ivanova, S. V. Migalina, Yu. A. Rupyshev, V. I. Ubugunova, E. A. Bogdanov, S. Khadbaatar, E. G. Tsyrempilov, G. Tserenkhand, **Tumurjav Shinekhoo** // *Arid Ecosystems*. – 2020. – Vol. 10(4). – p. 284-292.

3. Ivanov L. A. Altitude-dependent variation in leaf structure and pigment content provides the performance of a relict shrub in mountains of Mongolia / L. A. Ivanov, S. V. Migalina, D. A. Ronzhina, **Tumurjav Shinekhuu**, Gundsambuu Ts., S. N. Bazha, L. A. Ivanova // *Annals of Applied Biology*. – 2022. – p. 1-11.
4. **Tumurjav Shinekhuu**. Species-specific and environment-sensitive functional traits in six steppe plant species with different roles in community / S. Tumurjav, L. A. Ivanova, Yu. A. Rupyshev, S. V. Migalina, S. N. Bazha, L. A. Ivanov // *Historia Naturalis Bulgarica*. – 2024. – V. 46(6). – p. 147-163.

**Статьи и тезисы, опубликованные в других научных изданиях:**

5. Ivanov L. A. Climate and grazing effects on the biomass and photosynthetic capacity of dominant species in Mongolia steppe communities / L. A. Ivanova, L. A. Ivanova, D. A. Ronzhina, P. K. Yudina, **Tumurjav Shinekhuu**, G. Tserenkhand, S. N. Bazha, P. D. Gunin // *The Fourth International Scientific Conference Ecology and Geography of Plants and Plant Communities. Ser. “KnE Life Sciences”*. Ekaterinburg, 2018. – p. 64-71.
6. Иванова Л. А. Функциональные признаки растений Монголии как индикаторы адаптации к аридности климата // Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, С. В. Мигалина, П. К. Юдина, **Тумуржав Шинэхуу**, Г. Цэрэнханд, Л. А. Иванов // *Материалы междунар. конф., посвященной 50-летию СРМКБЭ РАН и АНМ*. Москва, 2019. – с. 76-80.
7. Иванова Л. А. Роль функционального разнообразия растений в формировании фотосинтетического потенциала растительных сообществ / Л. А. Иванова, Ю. А. Рупышев, Д. А. Ронжина, П. К. Юдина, С. В. Мигалина, **Тумуржав Шинэхуу**, С. Н. Бажа, Л. А. Иванов // *Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: материалы IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием*. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2021. – С. 179-182.
8. **Тумуржав Шинэхуу**. Внутривидовое варьирование листовых параметров степных растений Южной Сибири и Монголии / Шинэхуу Тумуржав, Л. А. Иванов, Ю. А. Рупышев, С. В. Мигалина, С. Н. Бажа, Г. Цэрэнханд, Л. А. Иванов // *Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: материалы IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвященной году науки и технологий в РФ. и 40-летию ИОЭБ СО РАН*. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2021. – С. 562-564.
9. **Тумуржав Шинэхуу**. Влияние выпаса на структуру листьев *Allium anisopodium* L. в Южной Сибири / Т. Шинэхуу // *Материалы V (XIII) Междунар. ботанической конф. молодых учёных*. СПб: БИН РАН, 2022. – С. 167.