

УДК 581.524+574.24:581(1-924.97)

**Влияние структурного разнообразия листового полога на функциональные свойства степных растительных сообществ**  
**Influence of the structural diversity of leaf canopy on the functional properties of steppe plant communities**

Иванов Л. А.<sup>1</sup>, Золотарева Н. В.<sup>2</sup>, Подгаевская Е. Н.<sup>2</sup>, Ронжина Д. А.<sup>1</sup>, Иванова Л. А.<sup>1</sup>

Ivanov L. A.<sup>1</sup>, Zolotareva N. V.<sup>2</sup>, Podgaevskaya E. N.<sup>2</sup>, Ronzhina D. A.<sup>1</sup>, Ivanova L. A.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144, Россия.  
E-mail: Leonid.Ivanov@botgard.uran.ru

<sup>1</sup> Botanical Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 8 Marta str., 202a, Ekaterinburg, 620144, Russia

<sup>2</sup> Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144, Россия.

<sup>2</sup> Institute of Ecology of Plants and Animals, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 8 Marta str., 202, Ekaterinburg, 620144, Russia

**Реферат.** С целью изучения функциональных свойств сообществ проведены исследования структурно-функциональных параметров растений 6 степных сообществ на двух локальных экологических профилях в Уральском регионе. Выявлена связь между экологическими факторами и распределением разных эколого-биологических групп растений в сообществе. Показано влияние соотношения растений с разными структурными типами листьев на параметры газообмена листового полога сообщества в целом.

**Summary.** To study the functional properties of communities we investigated structural and plant functional traits in six steppe communities arranged along two local ecological profiles in the Urals region. The association between ecological factors and the distribution of different ecological plant groups inside the community has been revealed. Our findings showed the influence of the ratio of plant structural types in the community on the gas exchange parameters of the community's leaf canopy.

Эффект влияния биоразнообразия на функциональные свойства экосистем хорошо известен и его изучение привлекает в последнее время большое внимание (Violle et al., 2015). Функциональная структура растительных сообществ зависит от соотношения жизненных форм или эковиоморф, которое в свою очередь определяется экологическими и климатическими факторами. Однако, традиционные филогенетический (по видовому составу) и биоморфологический (по жизненной форме) подходы не исчерпывают все многообразие реальных единиц растительности, имеющих значение для функционирования экосистем. В связи с этим, большое внимание привлекает концепция функциональных типов растений (ФТР) – групп видов с одинаковыми физиологическими свойствами и обладающие близкой функцией в экосистеме и сходной реакцией на изменение условий среды (Вох, 1996; Иванов и др., 2004, Diaz et al., 2007). Выделение ФТР позволяет свести все разнообразие видов растений к относительно небольшому числу надвидовых групп, имеющих определяющее значение для функционирования экосистем (Noble, Gitay, 1996; Grime et al., 1997). Большинство исследователей сходятся во мнении, что в основе выделения ФТР должен лежать комплекс морфологических и физиологических признаков растений, тесно связанных с климатической и экологической адаптацией растительного организма. Удобным объектом для подобного рода исследований являются степные растительные сообщества, которые характеризуются не только разнообразием видов растений, но и разнообразием их морфологических и функциональных свойств. Кроме того, степные преимущественно травянистые фитоценозы находятся в относительно выровненных условиях освещения и не испытывают такой дифференциации по условиям освещения, как например многоярусные лесные экосистемы (Иванов и др., 2013). Целью нашей работы было выяснить как связаны между собой соотношение растений раз-

ных функциональных групп, климатические и экологические условия обитания и параметры газообмена листового полога сообщества в целом.

Исследования проведены на Урале, на двух локальных экологических профилях. На каждом профиле были выбраны три контрастных степных фитоценоза – наиболее ксерофитный и мезофитный варианты степной растительности для данной точки, а также промежуточный вариант. Каждый экологический профиль начинается сообществом петрофитной степи и заканчивается луговой разнотравно-злаковой степью. Сообщество, занимающее центральное положение на профиле – это ковыльная или пустынно-овсецовая степь. В связи с тем, что в Челябинской области равнинные степи практически уничтожены, исследования проводили на склонах восточных гор Уральского хребта. Для исследования выбирали степные фитоценозы практически не испытывающие антропогенную трансформацию. Северный профиль расположен в окрестностях г. Екатеринбурга (56°41' с. ш., 60°50' в. д.), в подзоне южной тайги бореально-лесной зоны, где степная растительность является экстразональным элементом растительного покрова и встречается на крутых берегах рек южной экспозиции. Исследованные фитоценозы относятся к подтипу луговых степей, представлены их петрофитными вариантами. Южный профиль располагается в степной зоне – мелкосопчник по левому берегу р. Урал у с. Богдановского (52°32' с. ш., 59°02' в. д.) (Челябинская область). Исследованные фитоценозы относятся к настоящим дерновиннозлаковым богаторазнотравным степям, их петрофитным вариантам и фрагментам луговых степей.

В изученных сообществах проведены геоботанические описания мест исследований и определены параметры листового полога: проективное покрытие каждого вида (ППвида), суммарное проективное покрытие сообщества (сумма ПП), индекс листовой поверхности (отношение общей площади листьев к площади сообщества), доля каждого вида в проективном покрытии сообщества (%ППвида). Проведена оценка продукционных показателей сообщества.

Основные показатели мезофилла получены согласно методике мезоструктуры листа (Иванова, 2014). Были определены следующие показатели: число, объем и площадь поверхности палисадных и губчатых клеток мезофилла; размеры и число хлоропластов в клетках и в единице площади листа. На основе измеренных показателей рассчитывали общую площадь поверхности наружных мембран клеток (индекс мембран клеток, ИМК) и хлоропластов (индекс мембран хлоропластов, ИМХ) в единице площади листа, см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup>. Параметры газообмена листьев определяли с помощью газоанализатора Li-6400xt (Li-Cor, США).

Используя количественные параметры внутренней структуры листа растений разных эколого-биологических групп, рассчитаны структурно-функциональные показатели листового полога изученных сообществ. Для анализа структурно-функциональных показателей листового полога в каждом сообществе были выбраны виды с проективным покрытием более 1 %, которые в сумме составили от 70 до 98 % общего проективного покрытия (ПП) сообщества. Для оценки влияния структуры листьев на газообмен растительного сообщества были рассчитаны следующие интегральные структурно-функциональные показатели на уровне сообщества: 1) ИМК/лп – индекс мембран клеток листового полога, т. е. отношение общей поверхности клеток мезофилла к площади листового полога сообщества. Показывает, во сколько раз величина внутрилиственной ассимиляционной поверхности тканей превышает внешнюю площадь листового полога. 2) ИГ/лп – интенсивность газообмена сообщества – количество CO<sub>2</sub>, поглощаемое единицей площади сообщества в единицу времени при оптимальных условиях (мкмоль CO<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> в сек). Этот показатель рассчитывали, как сумму произведений газообмена единицы площади листа отдельных видов и их проективного покрытия в сообществе. ИГ/лп = ∑ Amax вида × ППвида.

Исследованные нами экологические профили существенно различались по климатическим показателям. Индекс аридности де Мортонна для северного профиля составлял 40, а для южного 26. Фитоиндикационный анализ экологических условий фитоценозов показал, что на исследованных экологических профилях наблюдается увеличение увлажнения от ксерофитного фитоценоза к мезофитному. Оценка однородности растительности экологических профилей показала, для северного профиля среднее значение коэффициента Чекановского-Сьеренсена составляет 0,38, а для южного – 0,23. Низкие значения рассматриваемого коэффициента свидетельствует о значительных отличиях видового состава фитоценозов, составляющих экологические профили. Наиболее контрастны фитоценозы ис-

следованны на южном профиле. Несмотря на существенные различия в видовом составе выбранных сообществ, соотношение экологических групп, определенное по совокупному проективному покрытию составляющих их видов, свидетельствует о закономерном увеличении доли мезофитов и ксеромезофитов в проективном покрытии фитоценозов от ксерофитного к мезофитному сообществу вдоль обоих экологических градиентов (рис. 1). В этом же направлении на обоих профилях увеличивалось число видов и суммарное проективное покрытие.

В каждом исследованном сообществе было определено соотношение структурно-функциональных типов (СФТР) на основе жизненной формы, экологической группы и типа строения мезофилла листа. Каждый из СФТР характеризуется определенной структурой фотосинтетических тканей, соотношением числа и размеров фотосинтезирующих клеток, формирующих в результате трехмерные характеристики внутренней структуры листьев – ИМК, поверхность/объем, плотность сложения тканей и форма и объем межклеточных пространств. Ведущим фактором, обуславливающим различия между видами в ИМК, была принадлежность к экологической группе. Наибольшие различия в размерах фотосинтетических клеток, поверхностно–объемных отношениях и плотности упаковки мезофилла связаны с жизненной формой растений. Особенной структурой отличались злаки и осоки – плотная упаковка клеток сложной формы дает высокие значения ИМК, высокую плотность тканей и низкий парциальный объем межклеточников. Тип строения мезофилла определяет степень дифференцировки внутренних тканей листа и его оптические свойства.

На основании этих трех признаков среди изученных видов было выделено 8 структурно-функциональных типов и определено соотношение этих типов в каждом изученном сообществе (рис. 1). В

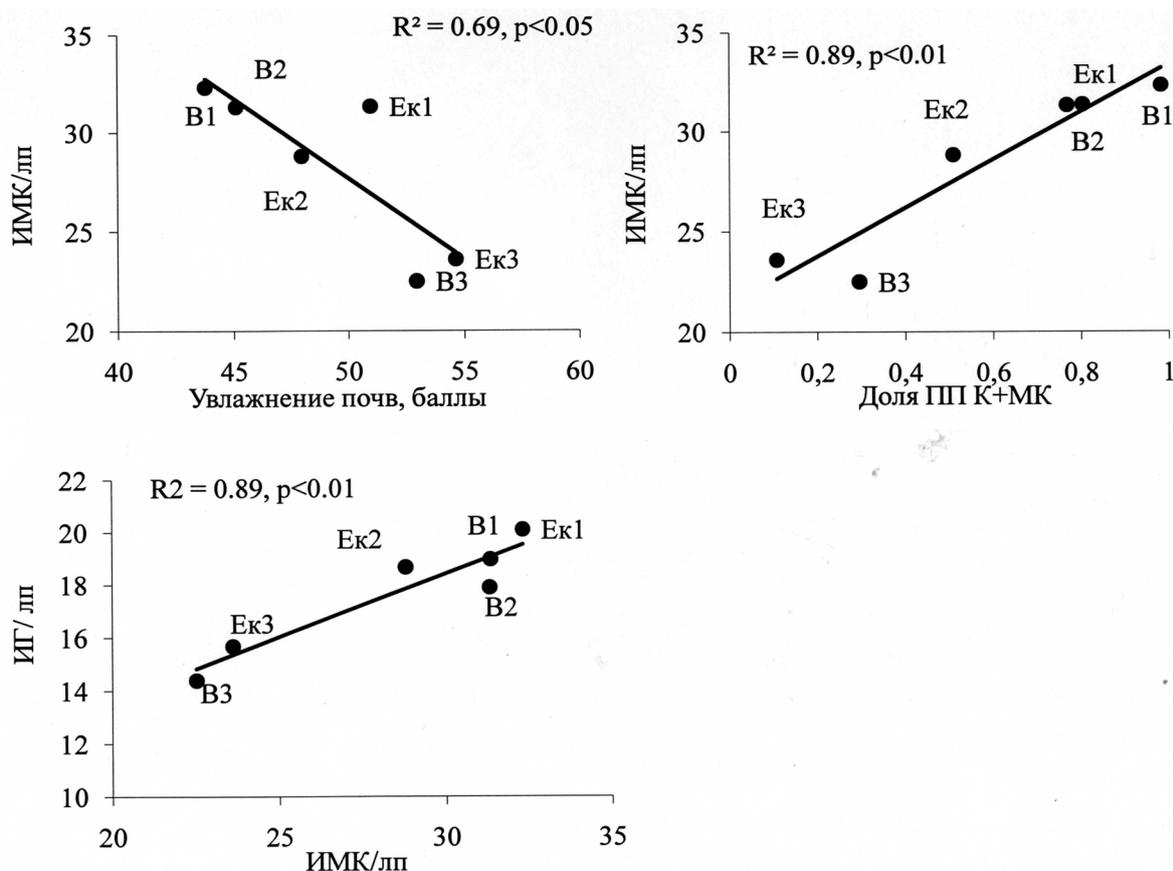


Рис. 1. Соотношение структурно–функциональных типов растений (СФТР) в проективном покрытии изученных сообществ. Представлены два экологических профиля: Ек – Северный профиль, Б – Южный профиль. СФТР: жизненная форма + экологическая группа + тип строения мезофилла. Жизненные формы: Куст – кустарники, Пкч – полукустарнички, Грам – граминоиды (злаки и осоки), ТДМ – травы двудольные многолетние. Экологические группы: М/КМ – мезофиты и ксеромезофиты, К/МК – ксерофиты и мезоксерофиты. Типы мезофилла: Гом – гомогенный, ДВ – дорзовентральный, ИП – Изопалисадный.

каждом сообществе было обнаружено от 4 до 6 основных типов. При этом их набор изменялся сходным образом вдоль экологических профилей в зависимости от условий увлажнения. Отличительной чертой наиболее ксерофитных степных сообществ в каждом профиле (Ек1, Б1) была большая доля в общем ПП сообщества мезоксерофитных полукустарничков с изопалисадной структурой листа. Двудольные травы с дорзовентральным типом мезофилла появлялись в значительном количестве в наиболее мезофитных вариантах степей. Злаки были представлены во всех типах сообществ с увеличением их доли в средних вариантах степи каждого профиля.

Анализ корреляционных взаимосвязей показал, что величина внутрилистовой ассимиляционной поверхности листового полога (ИМК/лп) имела отрицательную корреляцию с увлажнением почв и уменьшалась в пределах каждого экологического профиля в направлении от наиболее ксерофитного к мезофитному сообществу (рис. 2). Существенное влияние на ИМК/лп оказывал состав СФТР – ИМК/лп положительно коррелировал с долей ксерофитных видов в ПП сообщества. Учитывая прямую связь ИМК/лп с газообменом (ИГ/лп) (рис. 2) можно утверждать, что структурный состав степных сообществ, формируемый под действием экологических факторов, оказывает влияние на интенсивность газообмена целого сообщества. Таким образом, опираясь на состав СФТР сообществ можно проводить оценку потенциального  $CO_2$ -газообмена сообществ и прогнозировать его изменение под действием климатических факторов.

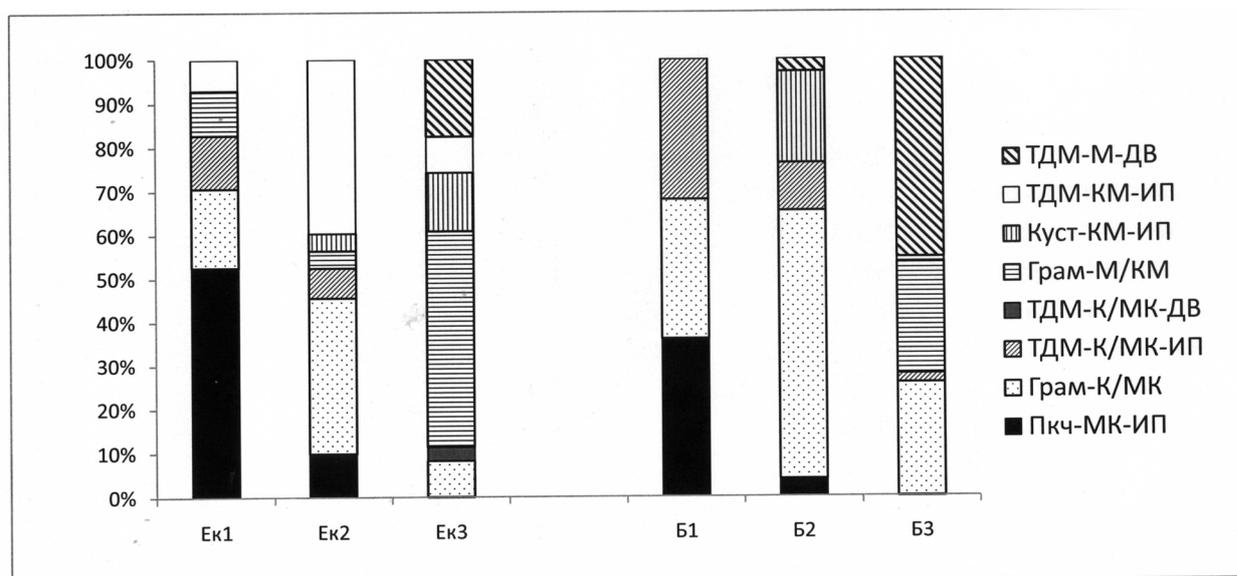


Рис. 2. Зависимость ИМК/лп и ИГ/лп от фитоценологических и климатических факторов. Доля ПП К+МК – доля ксерофитов и мезоксерофитов в суммарном проективном покрытии сообщества.

**Благодарности.** Работа выполнена при поддержке РФФИ № 15-04-06574 и № 15-04-04186.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Чечулин М. Л., Церенханд Г., Гунин П. Д., Пьянков В. И. Структурно-функциональные основы экспансии *Ephedra sinica* в степных экосистемах Монголии // Физиология растений, 2004. – Т. 51, № 4. – С. 521–528.
- Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Юдина П. К. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале // Физиология растений, 2013. – № 6. – С. 856–864.
- Иванова Л. А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология, 2014. – № 2. – С. 109–118.
- Box E. O. Plant functional types and climate at the Global Scale // J. Veg. Sci., 1996. – № 7. – P. 309–320.
- Grime J. P., Thompson K., Hunt R., Hodgson J. G., Cornelissen J. H. C., Rorison I. H., Hendry G. A. F., Ashenden T. W., Askew A. P., Band S. R., Booth R. E., Bossard C. C., Campbell B. D., Cooper J. E. L., Davison A. W., Gupta

P. L., Hall W., Hand D. W., Hannah M. A., Hillier S. H., Hodkinson D. J., Jalili A., Liu Z., Mackey J. M. L., Matthews N., Mowforth M. A., Neal A. M., Reader R. J., Reiling K., Ross-Fraser W., Spencer R. E., Sutton F., Tasker D. E., Thorpe P. C., Whitehouse J. Integrated screening validates primary axis of specialisation in plants // *Oikos*, 1997. – Vol. 79. – P. 259–281.

Díaz S., Lavorel S., de Bello F., Quétier F., Grigulis K., Robson T. M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments // *PNAS*, 2007. – Vol. 104. – P. 20684–20689.

Noble I. R., Gitay H. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes // *J. Veg. Sci.*, 1996. – Vol. 7. – P. 329–336.

Violle C., Choler P., Borge B., Garnier E., Amiaud B., Debarros G., Diquelou S., Gachet S., Jolivet C., Kattge J. Vegetation ecology meets ecosystem science: Permanent grasslands as a functional biogeography case study // *Sci. Total Environ.*, 2015. – Vol. 534. – P. 43–51.