

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ МАРКЕРЫ РАСТЕНИЙ В ОЦЕНКЕ ПРОДУКТИВНОСТИ И МОНИТОРИНГЕ БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Т.В. Рогова, Т.А. Борисова

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия, tatiana.rogova@kpfu.ru

Функциональные показатели – площадь листовой поверхности (LA), сухая масса листа (LDM), удельная площадь листа (SLA), содержание хлорофилла (SPAD), длина побегов (L) – использованы в исследовании для оценки функциональной структуры травяно-кустарничкового яруса болотных экосистем. Показатели LA и LDM устойчиво имеют положительную корреляцию, SLA и SPAD отрицательную. В сообществе березняка пушицево-сфагнового средневзвешенные значения SWM SLA и биомасса группы граминоидов в два раза выше по сравнению со значениями в сосняке сфагновом. Моховой ярус имеет наибольшую биомассу среди видов приземного покрова (2,65 т/га).

Одним из основных индикаторов состояния и трансформации природных систем является функциональная структура сообществ и их продуктивность. Экосистемы болот играют существенную роль в глобальном круговороте углерода биосферы. Именно здесь происходит его стагнация вследствие аккумуляции углерода в виде биомассы и торфяных отложений. Процессы образования и разложения органического вещества, являясь основой функционирования биосферы [6], определяются составом и экологическими свойствами продуцентов, участвующих в этих процессах. При структурном подходе исследователи рассматривают закономерности распределения видов в сообществе и развитие растений во времени и пространстве [1]. Современное глобальное потепление климата вызывает сокращение численности и вымирание болотных видов [14].

Все чаще используется понятие функциональной структуры сообществ. В.В. Мазинг в 1973 г. интерпретировал это понятие как совокупность связей между компонентами экосистемы [9]. Функциональное разнообразие, определяемое по аналогии с видовым, может являться одним из проявлений функциональной структуры сообщества. В настоящий момент данный термин чаще всего связывают с функциональными признаками растений в сообществе [3, 5, 10, 12].

Каждый вид растений имеет своеобразное морфологическое строение и модальность приспособления к окружающей среде, что отражается в особенностях строения вегетативных и генеративных органов и может быть охарактеризовано рядом функциональных признаков. Признаки растений, которые используются при выделении функциональных типов растений, – это количественные характеристики растений, оказывающие влияние на жизнеспособность и имеющие значение для их адаптационных возможностей. Наиболее часто используют такие признаки как фитомасса особи, разветвленность побегов, морфология и анатомия листьев, SLA, биохимический состав. Виды растений, сходные по определенным свойствам и признакам [7], могут быть отнесены к одной функциональной группе в составе сообщества.

Важным преимуществом функционального подхода является его объективность за счет количественной оценки функциональных признаков. Еще одно достоинство состоит в том, что признаки растений индифферентны по отношению к их таксономическому положению. Следовательно, их можно использовать для сравнения совершенно разных и географически

удаленных экосистем, даже в случае отсутствия близкородственных видов [8].

Болотные экосистемы, формирующиеся в условиях избыточного увлажнения, наиболее распространены в ландшафтах тундровой и лесной зон, получающих достаточно большое количество атмосферных осадков. Южнее, на границе лесной зоны и в лесостепном экотоне, существование болотных массивов зависит от рельефа местности, поверхностного стока, количества и уровня залегания грунтовых вод. В современных условиях глобального потепления и интенсивного использования природных ландшафтов юго-восточной части Российской Федерации наблюдается сокращение фито-разнообразия флоры и растительности болотных местообитаний, что требует проведения мониторинговых наблюдений за их динамикой, включая местообитания на особо охраняемых природных территориях.

Целью исследования был мониторинг болотных экосистем Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (ВКГПБЗ) и выявление функциональных маркеров растений для оценки их продуктивности. Растительный покров заповедника сформирован елово- и сосново-широколиственными лесами и производными вариантами от них липовыми, березовыми и осиновыми лесами. На супесчаных и песчаных почвах долин малых рек Сумки и Сер-Булак, пересекающих третью и четвертую левобережные террасы Волги, устойчивы сообщества сосновых лесов, от сухих лишайниково-мшистых, кустарничково-зеленомошных и смешанных липово-сосновых до сосняков сфагновых.

Объектами исследования были местообитания болотных комплексов ВКГПБЗ, кв. 47, 120 и 132.

Согласно классификации, заболоченный участок квартала 47 относится к типу болотных массивов, которые развиваются в замкнутых западинах эолового, эрозионного и суффозионного происхождения с округлыми или лопастовидными очертаниями депрессий в условиях междюнных понижений [4]. Для данного типа характерна глубина не более 1,5 метров, застойное и переменное увлажнение. Растительный покров здесь представлен сосняками и березняками сфагновыми. Исследования проведены в ассоциации березняка пушицево-сфагнового. Формула древостоя: 10Б. Подрост представлен с оценкой по шкале Друде видами *Betula pubescens* Ehrh. (sp) и *Populus tremula* L. (sp). В кустарничковом покрове: *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench (cop 1), *Ledum palustre* L. (sp), *Vaccinium myrtillus* L. (sp), в травостое – *Eriophorum vaginatum* L. (cop 1), *Carex rostrata* Stokes (sp), *Menyanthes trifoliata* L.

(sp). В моховом покрове *Sphagnum angustifolium* (Russ) G. Lens (cop 2), *Sph. centrale* C.E.O. Jensen (cop 2).

Болотные массивы квартала 120 (оз. Долгое) и квартала 132 (оз. Гнилое) развиваются в замкнутых котловинах озер и имеют лимногенное происхождение. Увлажнение здесь характеризуется как застойное и постоянное. Большое значение имеют карстовые процессы, что обусловлено более близким залеганием здесь коренных пермских пород [4]. В квартале 120 исследования проведены в ассоциации сосняка пушицево-сфагнового. Формула средневозрастного древостоя: 10С+Б, подрост представлен видами *Pinus sylvestris* L. (sp) и *Betula pubescens* Ehrh. (sp). В кустарничковом ярусе – *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench (cop1), *Andromeda polifolia* L. (sp), *Oxycoccus palustris* Pers. (cop 1), в травостое – *Eriophorum vaginatum* L. (cop 1), *Carex rostrata* Stokes (sp), *Scheuchzeria palustris* L. (sp), *Rhynchospora alba* (L.) Panz.ex Link, *Drosera rotundifolia* L. (sp), в моховом покрове *Sphagnum medium* Limpr. (cop 2), *Sph. flexuosum* Dozy et Molk (cop 2).

В квартале 132 исследования проведены в ассоциации сосняка пушицево-сфагнового с березой. Формула старовозрастного древостоя: 10С+Б. Подрост представлен видами *Pinus sylvestris* L. (sp) и *Betula pubescens* Ehrh. (sp), в кустарничковом покрове – *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench (cop 1), *Andromeda polifolia* L. (cop 1), *Ledum palustre* L. (cop 1), *Vaccinium myrtillus* L. (sp), *Vaccinium uliginosum* L. (sp), *Oxycoccus palustris* Pers. (cop 1), в травостое – *Eriophorum vaginatum* L. (cop 1), в моховом покрове *Sphagnum medium* Limpr. (cop 2), *Sph. centrale* C.E.O. Jensen (cop 2).

Материалом для анализа послужили результаты полевых исследований в июле 2022 г. В каждой ассоциации заложены пробные площади размером 20×20 м, проведен учет древостоя, определен состав травостоя и мохового покрова, обилие видов по шкале Друде. Определены координаты. На 10 раункиеровских площадках размером 50×50 см определяли проективное покрытие видов (%) и рассчитывалась встречаемость вида в %. Для видов трав и кустарничков (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Andromeda polifolia* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Ledum palustre* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Carex rostrata* Stokes, *Scheuchzeria palustris* L., *Rhynchospora alba* (L.) Panz. ex Link, *Menyanthes trifoliata* L., *Drosera rotundifolia* L. в полевых условиях было произведено измерение высоты побегов (L) и собраны образцы (345 листьев) для измерения функциональных признаков, прибором SPAD-502 Plus определяли содержание хлорофилла в листьях в условных единицах относительного значения измерителя SPAD, которое, как показали исследования, пропорционально концентрации хлорофилла в образце [13].

Площадь поверхности листа (LA) была определена методом сканирования модельных листьев и вычисления мобильным приложением «Petiole» (версия 3.0.1). Масса листа определялась для полностью высушенных листьев (LDM). Рассчитан индекс удельной листовой поверхности (SLA, specific leaf area) – часть площади листа, приходящаяся на единицу его массы, измеряющаяся в см²/г. Статистическая обработка полученных результатов проведена в программе «RStudio» (версия 2021.9.1.0).

Результаты исследований. В лесных заболоченных сообществах наряду с древесным ярусом не меньшее значение имеет видовой состав мохового и травянисто-кустарничкового ярусов. Анализируя состав и проективное покрытие видов нижних ярусов по жизненным формам, видим (таблица), что моховидные явно преобладают по этому показателю на всех участках. Однако в кв. 47, в березняке пушицево-сфагновом, проективное покрытие мхов существенно ниже, что возможно связано с влиянием листового березового опада на них, в то время как граминоиды имеют сходные значения покрытия. В ярусе трав выделена отдельная функциональная группа граминоидов, к которой отнесли растения, имеющие удлиненные листья с параллельным жилкованием по типу злаковых и осоковых. Выделен также и гетеротрофный вид *Drosera rotundifolia* L., функционально, отличающийся от активно фотосинтезирующих листьев других видов. Существенное увеличение покрытия кустарничков в кв. 120 по сравнению с кв. 132 и кв. 47 можно объяснить более высоким освещением.

Самыми показательными функциональными признаками из рассмотренных являются SLA и SPAD. Эти показатели зависят от анатомических и структурных свойств листьев, определяющих успешность синтеза органического вещества. Посредством измерения SLA можно сравнить разные по размерам листья, принадлежащие разным таксонам. Высокие значения SLA свидетельствуют о большом количестве света, перехваченного на единицу массы. Данный индекс может быть использован для оценки стратегии видов по отношению к факторам окружающей среды.

По результатам анализа данных (рисунки 1-4) по показателям SLA и SPAD в ассоциациях сосняка сфагнового (кв. 132, см. рисунок 3; кв. 120, см. рисунок 2) и березняка пушицево-сфагнового (кв. 47, см. рисунок 1) наглядно видно, что виды кустарничкового яруса по показателю SLA существенно отличаются от видов травянистого яруса более высокими значениями. Из видов кустарничков максимальные значения имеют *Vaccinium myrtillus* L. и *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, минимальное – *Ledum palustre* L., *Andromeda polifolia* L. и *Oxycoccus palustris* Pers. Все виды травянистых растений, отнесенные к граминоидам по морфологическим особенностям их листьев, имеют низкие значения SLA (*Eriophorum vaginatum* L., *Carex rostrata* Stokes, *Scheuchzeria palustris* L., *Rhynchospora alba* (L.) Panz. ex Link). Значительно более высокие значения имеют травянистые виды – *Menyanthes trifoliata* L. и *Drosera rotundifolia* L. Лидером по показателю SLA является *D. rotundifolia* L. (168 см²/г), имея при этом наименьшие значения площади и массы листьев.

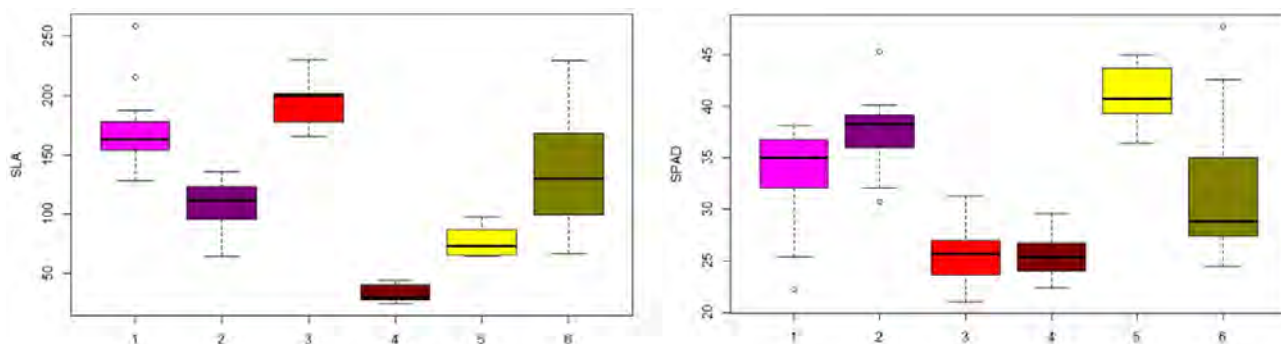
Анализируя данные показателя содержания хлорофилла в листьях SPAD, можно прийти к заключению, что виды кустарничкового яруса и граминоиды не столь существенно отличаются как по показателю SLA. При этом минимальные значения SPAD отмечены у *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Vaccinium myrtillus* L. и *Vaccinium uliginosum* L., а максимальные у *Andromeda polifolia* L. и *Ledum palustre* L. Виды травянистого яруса *Carex rostrata* Stokes, и *Menyanthes trifoliata* L. в условиях пониженного освещения (кв. 47) имеют значения содержания хлорофилла выше. Наименьшими среди всех видов, как и ожидалось, значениями

обладает *Drosera rotundifolia* L. Это объясняется тем, что росянка – насекомоядное растение, которой фотосинтез нужен для формирования генеративного побега и размножения, а основную часть питательных веществ на обедненном болотном субстрате она получает, поедая насекомых.

Во всех сообществах отмечается сильная положительная корреляция между массой листа, площадью его поверхности и высотой побега, за исключением кв. 47, где отсутствует связь между площадью поверхности листьев и высотой побегов.

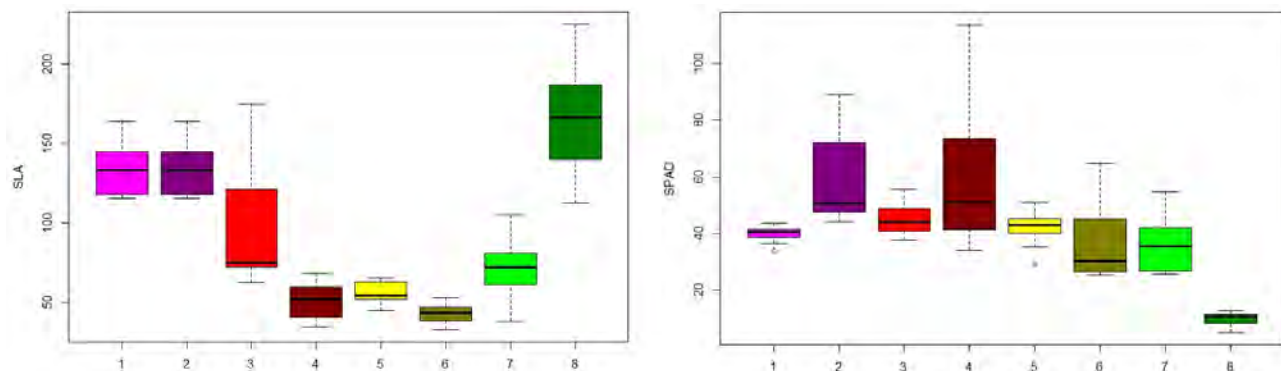
Таблица – Среднее значение проективного покрытия (%) и встречаемости (%) видов по ярусам

Жизненные формы	Березняк пушицево-сфагновый (47 квартал)		Сосняк пушицево-сфагновый (120 квартал)		Сосняк пушицево-сфагновый с березой (132 квартал)	
	проективное покрытие	встречаемость	проективное покрытие	встречаемость	проективное покрытие	встречаемость
Кустарнички						
<i>Andromeda polifolia</i> L.	-	-	31,5	100,0	13,0	40,0
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	10,0	50,0	36,5	100,0	11,0	70,0
<i>Ledum palustre</i> L.	12,0	70,0	-	-	32,5	100,0
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	-	-	31,5	100,0	40,5	100,0
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	41,0	80,0	-	-	1,5	20,0
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	-	-	-	-	35,0	90,0
Граминоиды						
<i>Carex rostrata</i> Stokes.	4,5	10,0	15,5	60,0	-	-
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	34,0	90,0	39,5	100,0	20,0	100,0
<i>Rhynchospora alba</i> (L.) Panz. ex Link	-	-	2,0	22,0	-	-
<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	-	-	1,5	20,0	-	-
Травы						
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	-	-	7,0	30,0	-	-
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	5,0	10,0	-	-	-	-
Мхи						
<i>Sphagnum angustifolium</i> (Russ) G. Lens, <i>Sphagnum centrale</i> C.E.O. Jensen	57,9	100,0	-	-	88,0	100,0
<i>Sphagnum medium</i> Limpr., <i>Sphagnum flexuosum</i> Dozy et Molk	-	-	87,0	100,0	-	-



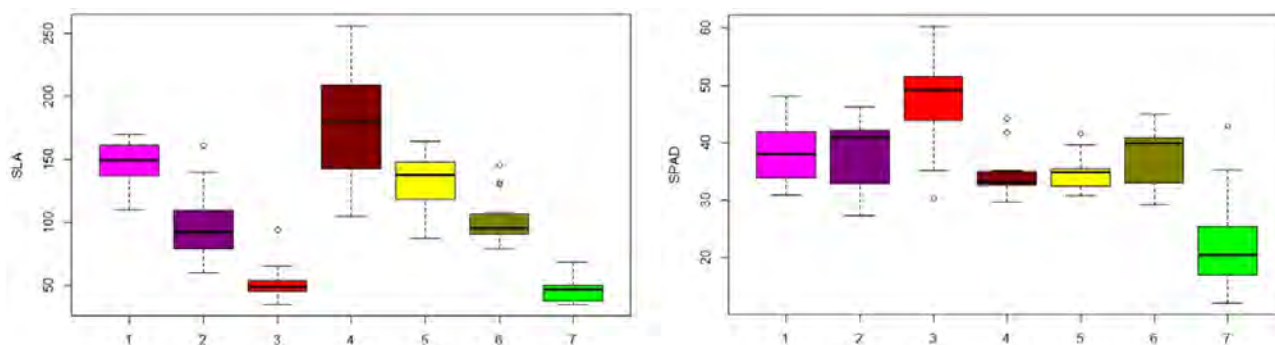
Условные обозначения: 1 – *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, 2 – *Ledum palustre* L., 3 – *Vaccinium myrtillus* L., 4 – *Eriophorum vaginatum* L., 5 – *Carex rostrata* Stokes., 6 – *Menyanthes trifoliata* L.

Рисунок 1 – Значения SLA (см²/г) и SPAD для исследуемых видов растений в березняке пушицево-сфагновом, кв. 47



Условные обозначения: 1 – *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, 2 – *Andromeda polifolia* L., 3 – *Oxycoccus palustris* Pers., 4 – *Eriophorum vaginatum* L., 5 – *Carex rostrata* Stokes., 6 – *Scheuchzeria palustris* L., 7 – *Rhynchospora alba* (L.) Panz. ex Link, 8 – *Drosera rotundifolia* L.

Рисунок 2 – Значения SLA (см²/г) и SPAD для исследуемых видов растений в сосняке пушицево-сфагновом, кв. 120



Условные обозначения: 1 – *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, 2 – *Andromeda polifolia* L., 3 – *Ledum palustre* L., 4 – *Vaccinium myrtillus* L., 5 – *Vaccinium uliginosum* L., 6 – *Oxycoccus palustris* Pers., 7 – *Eriophorum vaginatum* L.

Рисунок 3 – Значения SLA (см²/г) и SPAD для исследуемых видов растений в сосняке пушицево-сфагновом с березой, кв. 132



Рисунок 4 – Корреляционные матрицы в березняке пушицево-сфагновом (кв. 47), в сосняке пушицево-сфагновом (кв. 120), в сосняке пушицево-сфагновом с березой (кв. 132)

Значения SLA со всеми признаками в исследованных сообществах коррелируют отрицательно. В сосняке сфагновом кв. 120 отмечается более сильная отрицательная корреляция со значениями SPAD (-0,74). В березняке сфагновом кв. 47 характерна сильная отрицательная корреляция SLA с высотой побега (-0,73). В сосняке сфагновом кв. 132 отмечена сильная отрицательная связь между SLA и общей биомассой (-0,73).

Значения содержания хлорофилла SPAD положительно коррелируют с массой, площадью листа и высотой побега и отрицательно коррелируют с SLA, за исключением сосняка сфагнового кв.132, где SPAD не имеет связи с SLA и отрицательно коррелирует со всеми остальными показателями.

Наряду с определением значений функциональных показателей по отдельным видам была выполнена оценка средневзвешенных значений показателей для сообщества в целом с учетом относительной значимости видов в структуре ценоза. Расчет осуществлялся по формуле:

$$CWM = \sum_{i=1}^N p_i x_i$$

где N – количество видов, обнаруженных в данном сообществе, p_i – относительная значимость вида i в этом сообществе, x_i – значение признака вида i .

Самые высокие средневзвешенные значения по всем показателям наблюдаются в сообществе березняка пушицево-сфагнового (кв. 47). Высокая сомкнутость крон березы является причиной того, что на поверхность почвы поступает мало солнечной радиации, вследствие чего растения данного сообщества имеют необходимость в увеличении массы листьев (SWM_LDW = 0,062 г), площади их поверхности (SWM_LA = 4,93 см²) и высоты побега (SWM_L = 43,8 см.) для улучшения процесса улавливания солнечных лучей. Следствием является превышение на данном участке более чем в два раза средневзвешенного SLA (SWM_SLA = 137 см²/г) по сравнению с сосняками сфагновыми (кв. 120 SWM_SLA = 56,31 см²/г, а в кв. 132 SWM_SLA = 63 см²/г). По средневзвешенному показателю SPAD значения на трех площадках близки: в кв. 120 SWM_SPAD = 29, кв. 132 SWM_SPAD = 23, в кв. 47 SWM_SPAD = 32.

Для оценки продуктивности исследованных сообществ были произведены отборы проб биомассы травянисто-кустарничкового и мохового ярусов. Для оценки биомассы древостоя на пробных площадках были взяты данные из материалов таксации ВКГПБЗ [11]. В 120 кв. кроме того был проведен учет древостоя и рассчитан запас древесины по полевым данным [2]. Значительно меньшие запасы древесины характерны для березняка сфагнового кв. 47 (рисунок 5) по сравнению с более старыми насаждениями сосняков кв. 120 и 132.

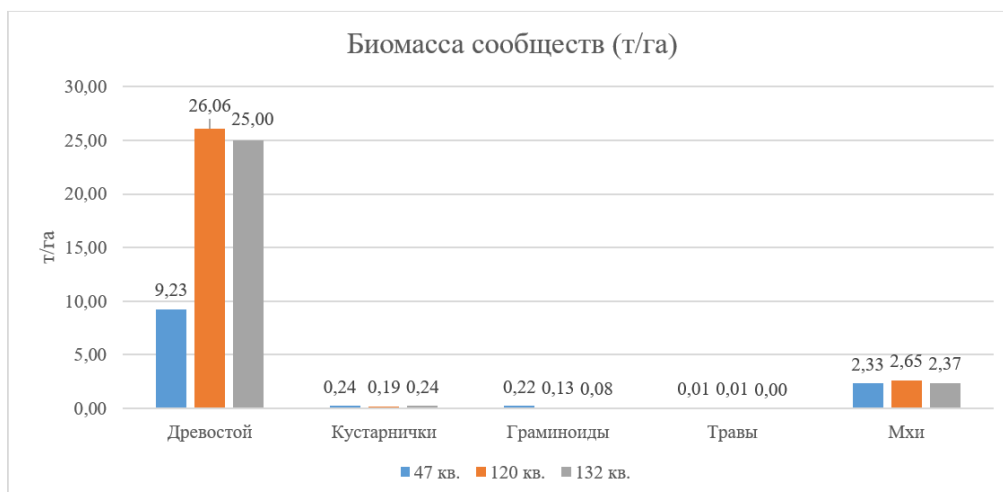


Рисунок 5 – Биомасса сообществ в т/га с учетом древесного яруса

В составе общей биомассы минимальные значения принадлежат травам (0,01 т/га в сосняке пушицево-сфагновом, кв. 120). Биомасса кустарничков также не велика на всех пробных площадях. В березняке пушицево-сфагновом отмечаются высокие значения биомассы граминиоидов по сравнению с другими площадками (0,22 т/га), что возможно обусловлено более ранней стадией сукцессионного развития болота от осоково-сфагнового комплекса к кустарничково-сфагновому. Мхи имеют наибольшую биомассу среди видов приземного покрова, причем она максимальна в кв. 120 – 2,65 т/га.

Суммарная биомасса сообществ составила в сосняке пушицево-сфагновом в кв. 120 – 29,04 т/га, в кв.

132 – 27,7 т/га, в березняке пушицево-сфагновом (кв. 47) – 12,04 т/га. Биомасса сосняка сфагнового имеет положительную корреляцию со всеми функциональными признаками, за исключением слабо выраженной связи с SLA в кв. 120 и сильной отрицательной корреляции в кв. 132 (см. рисунок 4). В березняке сфагновом биомасса отрицательно коррелирует со всеми функциональными признаками, кроме высоты побега (+0,35). Функциональные показатели удельной листовой поверхности и содержания хлорофилла в листьях могут быть использованы в качестве маркеров при оценке функционального статуса видов, их продуктивности и состояния сообщества.

Список литературы

1. Аксенова А.А. Структура надземной фитомассы альпийских лишайниковых пустошей после 15 лет удаления групп доминирующих видов / А.А. Аксенова, Т.Г. Елумеева, В.Г. Онипченко // Растительность Восточной Европы и Северной Азии (Брянск, 29 сентября – 3 октября 2014 г.). – Брянск: ГУП Брянское полиграфическое объединение, 2014. – Т. 24. – С. 5–6.
2. Афанасьев Р.А. Оценка динамики показателей продуктивности насаждений *Pinus sylvestris* L. по модельным деревьям / Р.А. Афанасьев, И.С. Сауткин, М.В. Карпов // III Всероссийская (XVIII) молодежная научная конференция «Молодежь и наука на Севере» (Сыктывкар, 12–16 марта 2018 г.). – Сыктывкар, 2019. – С. 33–34.
3. Ахметжанова А.А. Изменение эколого-морфологических параметров листьев альпийских растений при внесении элементов минерального питания / А.А. Ахметжанова, В.Г. Онипченко, М.Х. Эльканова // Журнал общей биологии. – 2011. – Т. 72, № 5. – С. 388–400.
4. Бакин О.В. Фиторазнообразие и охрана болотных экосистем на юге лесной зоны востока европейской части: диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук: 03. 00. 16 / О.В. Бакин; КФУ. – Казань, 2009. – 211 с.
5. Василевич В.И. Функциональное разнообразие растительных сообществ / В.И. Василевич // Ботанический журнал. – 2016. – Т. 101. – № 7. – С. 776–795.
6. Добровольский Г.В. Функции почв в биосфере и экосистемах: (Экологическое значение почв) / Г.В. Добровольский, Е.Д. Никитин – М.: Наука, 1990. – 261 с.
7. Злобин Ю.А. Основные тенденции развития эколого-функциональных классификаций растений / Ю.А. Злобин // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14, № 1(6). – С. 1470–1472.
8. Кораблев, А.П. Функциональное разнообразие растительности и жизненные формы растений / А.П. Кораблев, В.Э. Смирнов. – 2017. – С. 172–178.
9. Мазинг В.В. Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии / под ред. Т.А. Работнова, Е.М. Лавренко. – М.: Наука, 1973. – С. 148–156.
10. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. – М.: Мир, 1992. – 182 с.
11. Таксационное описание (по состоянию на 01.01.2014 г.) Раифского участкового лесничества Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. Книга 1. Федеральное агентство лесного хозяйства. Казанский филиал ФГУП «Рослесинфорг». – Казань, 2013. – 924 с.
12. Garnier E. Plant functional diversity: organism traits, community structure, and ecosystem properties / E. Garnier, M.-L. Navas, K. Grigulis. – Oxford, UK: Oxford University Press, 2016. – 256 pp.
13. Ling Q. Use of SPAD-502 meter to measure leaf chlorophyll concentration in *Arabidopsis thaliana* / Q. Ling, P. Jarvis, W. Huang // Official Journal of the International Society of Photosynthesis Research. – 2010. – No. 107. – P. 209–214.
14. Sperle T. Climate change aggravates bog species extinctions in the Black Forest (Germany) / T. Sperle, H. Bruehlheide // Divers Distrib. – 2021. – No. 27. – P. 282–295.