

УДК 581.5

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ РАСТЕНИЙ АЛЬПИЙСКИХ БОЛОТ ТЕБЕРДИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Е.Н. Лидер¹, Е.С. Казанцева², Т.Г. Елумеева³, В.Г. Онипченко⁴

Закономерности варьирования усредненных эколого-морфологических признаков растений показывают, что при увеличении влажности и богатства почвы усиливается роль растений с более эффективным фотосинтезом, высокой удельной листовой поверхностью и большой удельной длиной корней. Однако, внутривидовое варьирование этих признаков не всегда соответствует межвидовому. Мы изучили площадь и толщину листа, массу листа во влажном и сухом состояниях, содержание воды, удельную листовую поверхность – УЛП, удельную длину корней, содержание азота и углерода в листьях 13 видов растений, произрастающих на альпийских болотах Тебердинского заповедника. Эуτροφные болотные сообщества альпийского пояса имеют высокую продукцию и значительное увлажнение почвы. Изученные признаки варьировали в широких пределах. Толщина листьев болотных растений в среднем составляет $0,24 \pm 0,03$ мм и варьирует от $0,12 \pm 0,01$ мм у *Agrostis vinealis* до $0,47 \pm 0,01$ мм у *Gentiana pyrenaica*. Средняя площадь листьев составила $5,7$ см², самые крупные листья у *Cirsium simplex* ($30,8 \pm 3,4$ см²), самые мелкие – у *Cerastium cerastoides* ($0,10 \pm 0,01$ см²). Среднее значение УЛП 207 ± 22 см²/г, наиболее «дешевые» листья с высоким значением УЛП у *Cardamine uliginosa* (314 ± 22 см²/г), с низким – у *Gentiana pyrenaica* (50 ± 12 см²/г). Средняя величина удельной длины корней (УДК) на болотах составила 124 ± 14 м/г, она изменялась от $52,8 \pm 0,1$ м/г у *Carex nigra* до $188,4 \pm 2,4$ см/г у *Cardamine uliginosa*. Направление внутривидового варьирования изученных признаков не всегда совпадало с общим трендом при увеличении увлажнения.

Ключевые слова: удельная длина корней, удельная листовая поверхность, площадь листа, альпийское болото, толщина листа, Северо-Западный Кавказ.

Эколого-морфологические (функциональные) признаки растений – это пластичные признаки, влияющие на приспособленность особей и отражающие их адаптацию к среде (Cornelissen et al., 2003). Они прямо связаны с эколого-ценотическими стратегиями растений (Кипкеев и др., 2014; Grime 2001; Vendramini et al., 2002; Maire et al., 2009; Freschet et al., 2010; Cerabolini et al., 2010; Kipkeev et al., 2015). Изучение разнообразия функциональных признаков и их сочетаний актуально для понимания механизмов сосуществования растений в фитоценозах, в связи с чем необходимо использовать стандартизированные методы для их измерения (Pérez-Harguindeguy, 2013).

К эколого-морфологическим признакам, важным для изучения стратегий растений, описанных Ф.Граймом (Grime, 2001), относятся особенности листового аппарата, такие как толщина листа, содержание воды в насыщенном состоянии, площадь листа и удельная листовая поверхность (УЛП, площадь одного грамма листа). Кроме собствен-

но морфологических признаков, важным отражением стратегий является содержание элементов минерального питания (ЭМП) в органах и тканях. Адаптации растений к бедным и богатым почвам принципиально различаются (Chapin, 1980; Grime, 2001). Так, например, растения богатых почв обычно имеют более высокую относительную скорость роста, связанную с высокой интенсивностью фотосинтеза и/или высокой удельной листовой поверхностью (Shiple, 2002). Длина единицы сухой массы корня (УДК) – один из важных параметров корневых систем, используемых в функциональной морфологии растений (Cornelissen et al., 2003). УДК оценивает затраты органических веществ, необходимые растению для образования единицы длины корней (Салпагарова и др., 2012). Свойства корней и надземных органов растений часто взаимосвязаны. Например, содержание азота и углерода в листьях оказалось значимо связано с удельной длиной и содержанием азота и углерода в корнях (Салпагарова и др., 2013).

¹Лидер Елена Николаевна – аспирант кафедры геоботаники биологического факультета МГУ (Elena_kuraz@mail.ru); ²Казанцева Елена Сергеевна – аспирант кафедры геоботаники биологического факультета МГУ (biolenok@mail.ru); ³Елумеева Татьяна Георгиевна – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (elumeeva@yandex.ru); ⁴Онипченко Владимир Гертрудович – зав. кафедрой геоботаники биологического факультета МГУ, докт. биол. наук (vonipchenko@mail.ru).

Альпийские экосистемы Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (ТГПБЗ) довольно подробно изучены (Onipchenko, 2004). К настоящему времени исследованы эколого-морфологические признаки многих видов сосудистых растений альпийских пустошей, пестроовсянищевых и гераниево-копеечниковых лугов, альпийских ковров, включая признаки как листьев (Шидаков, Онипченко, 2007; Текеев и др., 2012; Tekeev et al., 2012), так и корней (Салпагарова, 2012; Салпагарова и др., 2013; Salpagarova et al., 2014). Аналогичные признаки растений высокогорных болот ранее не были исследованы.

Хотя болота на территории ТГПБЗ не занимают больших площадей (Онипченко, Павлов, 2009; Onipchenko, Pavlov, 2009), они являются типичными экосистемами высокогорий. В системе классификации альпийской растительности они отнесены к классу эутрофных болот *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* R. Tx. 1937, союзу *Caricion fuscae* Koch 1926 em Klika 1934, ассоциации *Caro caucasici—Caricetum nigrae* (Onipchenko, 2002).

Сообщества этой ассоциации приурочены к плоским участкам на днищах долин и нижних частях склонов, часто между озерами и водотоками со слабым дренажем. Почвы обычно насыщены водой в течение всего сезона, однако горизонтальный проток холодной, богатой кислородом воды предотвращает оглеение в верхних слоях грунта. На участках болот происходит значительное накопление снега, который сходит во второй половине июня. Доминируют *Carex nigra*, *Aulacomnium palustre*, *Nardus stricta*. Важную роль в составе сообществ играют также *Primula auriculata*, *Cirsium simplex*, *Luzula multiflora* и *Cardamine uliginosa*. Проективное покрытие мохообразных значительное (около 55%), примерно равное покрытию сосудистых растений. Роль лишайников незначительна (Onipchenko, 2002).

Изучение средневзвешенных по надземной биомассе признаков растений показало тенденцию к увеличению размеров листьев, удельной листовой поверхности и содержания воды в ряду сообществ от более сухих альпийских пустошей к гераниево-копеечниковым лугам и коврам (Onipchenko, Rozhin, 2013). Болотные сообщества отличаются высоким увлажнением и продукцией, поэтому представляет интерес выяснить, насколько отмеченные выше тенденции проявляются на внутривидовом уровне. Цель нашей работы – анализ эколого-морфологических признаков

растений альпийских болот Тебердинского заповедника в сравнении с признаками растений других высокогорных фитоценозов.

Методика

Работа выполнена на высокогорном стационаре МГУ ТГПБЗ г. Малая Хатипара, высота 2750–2800 м над ур. моря (координаты 43°26,6' с.ш. 41°41,3' в.д.). Исследованы два участка болот – один располагался по берегам небольшой реки со слабым дренажем, а второй у озера на днище долины со слоем торфа 0,5 м. Сборы полевого материала проведены в вегетационный период с июля до середины августа 2013 г. Объектами исследования послужили 13 типичных видов растений, обитающих на болотах. Для каждого вида выбраны 10 особей, произрастающих не ближе 0,5 м друг от друга. С каждой особи отбирали по одному среднему по размеру, хорошо развитому, не поврежденному фитофагами или грибными инфекциями листу.

Определение удельной длины корня (УДК) проведено по стандартной методике (Cornelissen et al., 2003). Для сбора корней выкапывали участок дернины с находящимися на нем растениями, стараясь при этом не повредить их корневую систему. Дернины с растениями помещали (замачивали) на некоторое время в воду (горный ручей), а затем отделяли от почвы подземные части растений и разбирали корни по видам. Корни растений каждого вида тщательно отмывали. Для определения УДК собирали образцы потенциально всасывающих корней – это наиболее здоровые, т.е. светлые упругие участки корня с диаметром менее 2 мм (два последних порядка ветвления). Для одной повторности собирали корни общей длиной около 50 см (повторность пятикратная).

Латинские названия растений приведены по региональной флоре (Онипченко и др., 2011).

Толщину листовой пластинки (Т) измеряли с помощью микрометра у листьев в состоянии тургора с точностью до 0,01 мм. При наличии выступающих жилок измерения проводили на участках листовой пластинки, где жилки первого и второго порядков отсутствовали.

Для измерения массы влажного и сухого листа, а также содержания в них воды, листья помещали во влажную камеру со смоченной водой тканью на 3–6 ч. Излишки воды с поверхности удаляли фильтровальной бумагой непосредственно перед взвешиванием отдельных листьев. Крупные черешки перед взвешиванием и сканированием были удалены. Взвешивание проводили с точностью до 1 мг. После взвешивания листья вы-

сушили в термостате при 80°C в течение 6 ч, а затем повторно взвешивали с точностью до 0,1 мг. Содержание воды вычисляли по формуле:

$$H_2O (\%) = (m_{\text{вл.}} - m_{\text{сух.}}) \cdot 100 / m_{\text{вл.}}$$

где H_2O – содержание воды (%); $m_{\text{вл.}}$ – масса влажного листа (мг); $m_{\text{сух.}}$ – масса сухого листа (мг).

Площадь поверхности (S) отдельных листьев определяли путем сканирования расплавленных листовых пластинок с разрешением 300 dpi для крупных листьев и 600 dpi для мелких и сильно рассеченных листьев. Сканирование осуществляли сразу после взвешивания до высушивания. Обработка изображения проведена в программе ImageJ. Цветное изображение переводили в черно-белое с ручной коррекцией теней, что позволяло получить наиболее точный контур листьев. Затем на основании подсчета доли темных пикселей рассчитывали площадь отдельных листовых пластинок. Площадь вычисляли по следующей формуле:

$$S = g \times 2,54 \times 2,54 / h^2,$$

где S – площадь поверхности листа (см^2), g – число пикселей, h – разрешение (dpi). Для узколистного злака (*Nardus stricta*), где форма листа является промежуточной между треугольником и прямоугольником (лист выпукло суживающийся к кончику), площадь листьев определяли расчетным путем по формуле:

$$S = 0,75 d \times L,$$

где S – площадь поверхности листа (см^2); L – длина листа (мм); d – ширина листа в средней части (мм). Значение 0,75 – средняя величина коэффициента для определения площади листьев у большинства видов (Уткин и др., 2008).

Удельную листовую поверхность рассчитывали делением площади листа на его массу (во влажном и сухом состояниях):

$$\text{УЛП} = S / m.$$

Содержание азота и углерода в листьях определяли в лаборатории Токийского университета сельского хозяйства и технологии (Tokyo University of Agriculture and Technology, Япония). Листья высушивали при температуре 80°C в течение трех дней. После этого образцы были размолоты и повторно высушены в течение пяти дней. Для измерения содержания азота и углерода использовали анализатор «CN CORDER MT-700».

Статистическая обработка. Для каждого исследованного признака рассчитывали средние значения и ошибку среднего и сравнивали их значения на болотах и в других сообществах. Для

проверки соответствия переменных нормальному распределению использовали тест Колмогорова–Смирнова. Различия между признаками листьев у видов, встречающихся и на болоте, и в других альпийских сообществах оценивали с помощью t -критерия Стьюдента для переменных с нормальным распределением. При отклонении распределения значений от нормального перед анализом проводили логарифмическую трансформацию данных (по основанию десятичного логарифма). Такая трансформация потребовалась для массы и площади листьев, а также для содержания воды. Если после логарифмирования распределение все еще отличалось от нормального, дальнейший анализ проводили с помощью непараметрического теста Манна–Уитни (Mann–Whitney U-test). Связь между исследуемыми признаками определяли на основании расчетов коэффициента корреляции Пирсона в программе Statistica 6.0.

Результаты

Толщина листа. Толщина листьев изученных болотных растений в среднем составляла $0,24 \pm 0,03$ мм и варьировала от $0,12 \pm 0,01$ мм (среднее и его ошибка) у *Agrostis vinealis* до $0,47 \pm 0,01$ мм у *Gentiana pyrenaica* (табл. 1). У большинства видов растений толщина листа оказалась значительно меньше на болотах, чем в других сообществах: например, у *Agrostis vinealis* (по сравнению с гераниево-копеечниковыми лугами и альпийскими коврами), у *Carum caucasicum* (по сравнению с альпийскими пустошами), у *Cerastium cerastoides* (по сравнению с альпийскими коврами). Напротив, у *Gentiana pyrenaica* и *Nardus stricta* толщина листа была значительно выше на болотах по сравнению с пестроовсяницевыми и гераниево-копеечниковыми лугами и альпийскими коврами (табл. 4).

Площадь и масса листа. Средняя площадь листьев изученных видов растений составила $5,7 \pm 2,3$ см^2 . Самые крупные ($30,8 \pm 3,4$ см^2) листья (как по площади, так и по сухой массе) отмечены у *Cirsium simplex* – характерного вида альпийских болот. Самые мелкие ($0,10 \pm 0,01$ см^2) листья отмечены у *Cerastium cerastoides* (табл. 1, 2). Среди изученных видов встречаются растения, у которых площадь листа на болотах больше, чем в других сообществах. Так, у *Gentiana pyrenaica* листья на болотах значительно крупнее, чем на альпийских пустошах, а у *Sibbaldia procumbens* и *Briza marcowiczii* крупнее, чем на альпийских коврах. Однако встречаются виды (*Nardus stricta*, *Agrostis vinealis* и *Carum caucasicum*), образующие на болотах более мелкие листья, чем в других фитоценозах. (табл. 4).

Т а б л и ц а 1

Площадь и толщина листа, содержание воды в листьях и удельная длина корней болотных альпийских растений

Вид	S , см ²	T , мм	H ₂ O, %	УДК, м/г
<i>Agrostis vinealis</i>	2,31±0,19	0,12±0,01	69,5±0,7	179,1±4,1
<i>Briza marcowiczii</i>	2,85±0,29	0,14±0,01	69,4±0,7	60,8±0,4
<i>Cardamine uliginosa</i>	3,74±0,25	0,25±0,01	86,1±0,8	188,4±2,4
<i>Carex nigra</i>	11,4±0,6	0,22±0,01	69,4±1,8	52,8±0,1
<i>Carum caucasicum</i>	1,39±0,06	0,27±0,01	77,7±2,1	147,4±5,1
<i>Cerastium cerastoides</i>	0,10±0,01	0,23±0,01	79,3±1,5	186,9±2,5
<i>Cirsium simplex</i>	30,8±3,4	0,37±0,01	86,3±0,4	109,5±4,2
<i>Gentiana pyrenaica</i>	0,14±0,03	0,47±0,01	80,8±0,1	142,1±1,5
<i>Luzula multiflora</i>	2,50±0,14	0,17±0,01	76,4±0,1	155,0±1,4
<i>Nardus stricta</i>	0,67±0,03	0,22±0,01	58,1±0,6	87,8±0,7
<i>Poa pratensis</i>	2,86±0,25	0,14±0,01	67,8±1,4	147,1±3,9
<i>Primula auriculata</i>	6,32±0,70	0,37±0,01	83,8±1,3	66,1±2,1
<i>Sibbaldia procumbens</i>	5,68±0,15	0,15±0,02	71,5±1,7	86,9±1,9

О б о з н а ч е н и я: S – площадь листа, T – толщина листа, H₂O – содержание воды в листьях.

Т а б л и ц а 2

Масса листа и удельная листовая поверхность (УЛП) растений альпийских болот

Вид	Масса, мг (среднее ± ошибка)*		УЛП, см ² /г (среднее ± ошибка)*	
	сухая	влажная	влажная	сухая
<i>Agrostis vinealis</i>	8,1±0,4	27,9±1,1	82,1±3,9	274±15
<i>Briza marcowiczii</i>	15,4±2,4	50,1±3,1	58,2±6,1	193±21
<i>Cardamine uliginosa</i>	18,9±1,4	142,5±8,3	40,3±3,0	314±22
<i>Carex nigra</i>	62,4±3,0	208±11	55,8±3,2	184,5±7,7
<i>Carum caucasicum</i>	61,6 ±2,9	140±16	51,4±3,9	250±33
<i>Cerastium cerastoides</i>	0,47±0,04	2,3 ±0,1	42,1±1,4	219±24
<i>Cirsium simplex</i>	154±22	1126±152	28,3±1,9	179,5±9,5
<i>Gentiana pyrenaica</i>	2,1±0,1	15,5±0,3	9,8±2,4	50±12
<i>Luzula multiflora</i>	9,9±0,2	61,1±3,1	61,0±1,2	261±11
<i>Nardus stricta</i>	9,0±0,1	22,1±0,2	30,6±0,7	74,8±3,1
<i>Poa pratensis</i>	15,8±1,6	59,8±1,6	58,7±2,6	184,9±8,9
<i>Primula auriculata</i>	25,5±0,4	160,9±7,9	40,6±5,4	252±30
<i>Sibbaldia procumbens</i>	25,6±1,6	90,6±2,9	62,9±1,5	232,7±21,8

*Среднее и его ошибка ($n = 10$).

Т а б л и ц а 3

Содержание азота и углерода в листьях

Вид	C,%	N,%	C:N
<i>Agrostis vinealis</i>	38,8±0,3	3,4±0,1	11,3
<i>Briza marcowiczii</i>	33±1	1,1±0,1	16,4
<i>Cardamine uliginosa</i>	40,3±0,4	4,6±0,2	8,8
<i>Carex nigra</i>	44,9±0,4	2,5±0,2	13,4
<i>Carum caucasicum</i>	33,3±0,6	2,9±0,1	11,0
<i>Cerastium cerastoides</i>	30,7±0,3	1,8±0,2	17,1
<i>Cirsium simplex</i>	44,5±0,4	1,9±0,2	23,9
<i>Gentiana pyrenaica</i>	38,5±0,3	2,3±0,1	17,0
<i>Luzula multiflora</i>	31,6±0,4	2,0±0,1	16,0
<i>Nardus stricta</i>	32,4±0,2	1,1±0,1	16,3
<i>Poa pratensis</i>	39,3±0,3	3,4±0,2	12,0
<i>Primula auriculata</i>	37,1±0,5	3,1±0,1	11,9
<i>Sibbaldia procumbens</i>	40,0±0,4	3,6±0,1	11,2

П р и м е ч а н и е. Среднее и его ошибка ($n = 5$).

Средние показатели массы влажного или сухого листа всех исследуемых видов на болоте равны соответственно 162 ± 83 и 32 ± 12 мг. Масса исследованных листьев варьировала в широких пределах, она тесно связана с площадью листа, поэтому, как и в случае площади, самые мелкие по сухой массе листья отмечены у *Cerastium cerastoides* ($0,47 \pm 0,04$ мг), а самые крупные – у *Cirsium simplex* (154 ± 22 мг) (табл. 2). Большинство растений на болотах имели также более высокую массу листа по сравнению с растениями других сообществ: *Briza marcowiczii* и *Sibbaldia procumbens* (по сравнению с альпийскими коврами), *Gentiana pyrenaica* (по сравнению с альпийскими пустошами), *Luzula multiflora* (по сравнению с гераниево-копеечниковыми лугами) (табл. 4). Более мелкие по массе листья отмечены у *Agrostis vinealis* и *Carum caucasicum* (табл. 2).

Удельная листовая поверхность. Величина УЛП в среднем составила 207 ± 22 см²/г. Среди исследованных видов наиболее «дешевые» листья (высокая УЛП) характерны для *Cardamine uliginosa* (314 ± 22 см²/г). Низкие величины характерны для *Gentiana pyrenaica* (50 ± 12 см²/г) (табл. 2). У ряда видов УЛП на болотах значимо меньше, чем в других сообществах, например у *Gentiana pyrenaica* (по сравнению с альпийскими пустошами), у *Briza marcowiczii* (по срав-

нению с альпийскими коврами), у *Nardus stricta* (по сравнению с пестроовсяницевыми лугами, гераниево-копеечниковыми лугами и альпийскими коврами). Два вида имеют УЛП на болотах выше: у *Carum caucasicum* (по сравнению с альпийскими пустошами) и *Agrostis vinealis* (по сравнению с альпийскими коврами) (табл. 4).

Содержание воды. Среднее содержание воды в листьях растений альпийских болот составило 75%. Наименьшее водонасыщение ($58,1 \pm 0,6\%$) характерно для узколистного злака *Nardus stricta*, наибольшее ($86,1 \pm 0,8\%$) – для *Cardamine uliginosa*. Близкие величины отмечены у *Gentiana pyrenaica* ($80,8 \pm 0,1\%$), *Primula auriculata* ($83,8 \pm 1,3\%$) и *Cirsium simplex* ($86,3 \pm 0,4\%$) (табл. 1). Интересно отметить, что высокое содержание воды характерно как для крупнолистных, так и для мелколистных видов растений. Вопреки исходному предположению, большинство видов растений альпийских болот содержат меньше воды по сравнению с растениями других сообществ, например *Agrostis vinealis*, *Briza marcowiczii* (по сравнению с альпийскими коврами), *Nardus stricta* (по сравнению с пестроовсяницевыми лугами, гераниево-копеечниковыми лугами и альпийскими коврами). Напротив, у *Gentiana pyrenaica* большее водонасыщение листьев отмечено на болотах (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

Эколого-морфологические признаки растений альпийских сообществ (по: Шидаков, Онипченко, 2007; Рожин, личное сообщение)

<i>T</i>	<i>S</i>	УЛП _{сух.}	УЛП _{вл.}	H ₂ O	<i>m</i> _{сух.}	<i>m</i> _{вл.}
<i>Agrostis vinealis</i> (АК)						
0,17±0,01	3,93±0,37	228,4±9,2	58,5±1,8	74,11±0,98	17,6±1,8	68,8±7,4
<i>Agrostis vinealis</i> (ГКЛ)						
0,17±0,01	3,51±0,35	241±17	55,2±1,7	76,4±0,9	14,9±0,9	64,5±4,9
<i>Briza marcowiczii</i> (АК)						
0,15±0,03	2,32±0,15	248±10	65,2±2,2	73,6±0,8	9,5±0,8	36,1±2,7
<i>Carum caucasicum</i> (АЛП)						
0,29±0,02	7,1±1,5	123,9±4,4	31,7±1,3	74,5±0,3	57,1±3,1	224±12
<i>Gentiana pyrenaica</i> (АЛП)						
0,42±0,05	0,28±0,03	160,7±7,5	38,1±1,9	76,1±1,0	1,8±0,2	7,8±0,9
<i>Cerastium cerastoides</i> (АК)						
0,32±0,03	0,27±0,01	430,3±65,7	46,2±4,6	89,2±0,3	0,64±0,03	6,0±0,3
<i>Nardus stricta</i> (ПЛ)						
0,17±0,004	1,41±0,01	121,7±2,9	43,1±0,1	64,5±0,2	9,3±0,8	27,7±2,3
<i>Nardus stricta</i> (АК)						
0,17±0,001	1,17±0,08	129,0±2,9	42,7±0,8	62,8±0,8	12,2±0,7	35,4±2,7
<i>Nardus stricta</i> (ГКЛ)						
0,19±0,01	1,41±0,04	117,7±4,2	43,6±1,1	66,9±0,3	12,5±0,8	32,8±1,7
<i>Sibbaldia procumbens</i> (АЛП)						
0,19±0,01	5,33±0,41	195,2±4,6	56,4±0,9	71,1±0,4	27,3±2,1	94,8±7,7
<i>Sibbaldia procumbens</i> (АК)						
0,16±0,03	2,93±0,38	233±6,8	59,1±1,2	74,5±0,7	12,4±1,4	50,1±6,9
<i>Luzula multiflora</i> (АЛП)						
0,23±0,01	2,5±0,1	265±26	59,8±3,7	74,8±2,7	10,4±1,2	42,3±2,8

Обозначения: *S* – площадь листа, *T* – толщина листа, H₂O – содержание воды в листьях, УЛП_{сух.} – удельная листовая поверхность сухая, УЛП_{вл.} – удельная листовая поверхность влажная, *m*_{сух.} – масса листа сухая, *m*_{вл.} – масса листа влажная, (АК – альпийские ковры, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсяницевые луга). Среднее и его ошибка (*n* = 5).

Содержание азота и углерода в листьях. Наибольшее содержание (процент сухой массы) азота в листьях отмечено у *Cardamine uliginosa* (4,6±0,2) и *Sibbaldia procumbens* (3,6±0,1), а содержание углерода – у *Carex nigra* (44,9±0,4) и *Cirsium simplex* (44,5±0,4). Наименьшее содержание азота было в листьях *Nardus stricta* (1,1±0,1) и *Briza marcowiczii* (1,1±0,1), а содержание углерода – у *Cerastium cerastoides* (30,7±0,3) и *Luzula multiflora* (31,6±0,4). Среднее содержание азота и углерода всех исследуемых видов составило 2,7±0,3 и 36,4±1,2 соответственно (таб. 3)

Связь между исследуемыми параметрами листьев. Корреляционный анализ подтвердил ожидаемую тесную связь массы влажного и сухого

листа с его площадью. Толщина листа положительно скоррелирована с содержанием воды и отрицательно – с удельной листовой поверхностью. Более толстые листья содержат больше воды и органического вещества на единицу площади. Содержание углерода в листьях было положительно скоррелировано с площадью листа и его массой, но не было скоррелировано с содержанием азота (рисунок). Содержание азота в листьях положительно скоррелировано с удельной листовой поверхностью.

Обсуждение

Изученные эколого-морфологические признаки растений альпийских болот варьировали

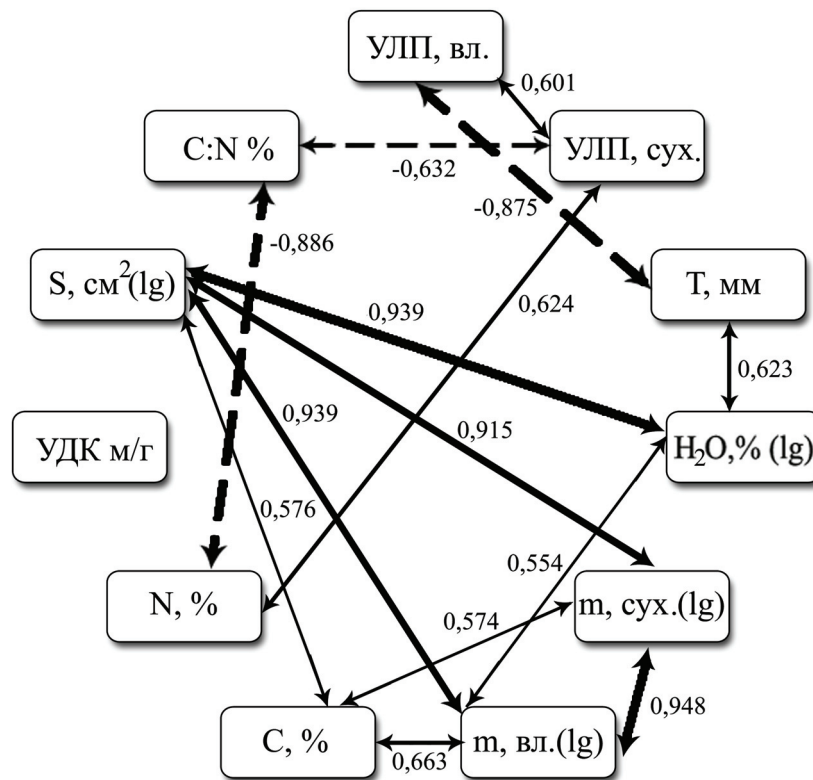
в широких пределах. Средняя величина УЛП несколько выше на болотах ($207 \pm 22 \text{ см}^2/\text{г}$) по сравнению с усредненными данными по многим высокогорным регионам ($180 \text{ см}^2/\text{г}$ – Kötner, 1996), и для не болотных альпийских растений Тебердинского заповедника ($187 \pm 21 \text{ см}^2/\text{г}$ – Шидаков, Онипченко, 2007). Это подтверждает закономерное увеличение УДК при увеличении продукции и увлажнения сообществ (Wright, 2002; Prock, 1996).

Для альпийских растений показано, что виды с более крупными листьями имеют более высокую УЛП (Шидаков, Онипченко, 2007), хотя в пределах отдельных видов зависимость противоположная (Ахметжанова и др., 2011). У исследованных нами видов связь отсутствовала, что, возможно, связано с узкой амплитудой экологических факторов, в которых развиваются исследованные виды.

По данным С.Н. Шереметьева (2002), площадь листа увеличивается от сухих местообитаний к

влажным. Это не согласуется с нашими данными, где средняя величина площади листьев на болоте составила $5,7 \pm 2,3 \text{ см}^2$, что ниже средней величины площади листьев для всех исследованных видов альпийских растений ($7,6 \text{ см}^2$ – Шидаков, Онипченко, 2007), но больше площади листьев альпийских растений Тибета ($2,4 \text{ см}^2$ – Елумеева и др., 2015).

Средняя величина УДК на болотах, составляющая $24 \pm 14 \text{ м/г}$, незначимо меньше по сравнению с УДК альпийских растений других растительных сообществ ($134 \pm 11 \text{ м/г}$ – Салпагарова, Онипченко, 2012). Более интенсивное разложение органики в болотах (Елумеева и др., личное сообщение) способствует обогащению почвы элементами минерального питания, что может приводить к снижению УДК. Полученные нами результаты согласуются с выводами многих исследователей, показавших снижение УДК при увеличении доступности почвенных



Связь между эколого-морфологическими параметрами. УЛП_{вл.} – удельная листовая поверхность (влажный лист), УЛП_{сух.} – удельная листовая поверхность (сухой лист), T – толщина листа, H₂O – содержание воды в листьях, lg (трансформация данных перед анализом по основанию десятичного логарифма), m_{сух.} – масса сухого листа, m_{вл.} – масса влажного листа, C, % – содержание углерода в листьях, N, % – содержание азота в листьях, УДК – удельная длина корней, S – площадь листа; сплошные линии – положительная корреляция, пунктир – отрицательная корреляция; толщина стрелок пропорциональна абсолютной величине коэффициента корреляции)

ресурсов (Ахметжанова и др., 2011; Fitter, 1985; Eissenstat, Caldwell, 1988).

В целом для изученных видов отмечается разнообразная внутривидовая изменчивость функциональных признаков, часто не совпадающая по направленности с изменением средневзвешенных показателей для изученных сообществ. Изменения последних могут больше зависеть от изменения

Полевые работы выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 11-04-01215 и № 14-04-00214). Обработка, анализ материалов и написание статьи осуществлены при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 14-50-00029).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г., Эльканова М.Х., Стогова А.В., Текеев Д.К. Изменение эколого-морфологических параметров листьев альпийских растений при внесении элементов минерального питания // Журн. общ. биол. 2011. Т. 72. Вып. 5. С. 388–400 [Akhmetzhanova A.A., Onipchenko V.G., El'kanova M.Kh., Stogova A.V., Tekeev D.K. Izmenenie ekologo-morfologicheskikh parametrov list'ev al'piiskikh rastenii pri vnesenii elementov mineral'nogo pitaniya // Zhurn. obsh. biol. 2011. T. 72. Vyp. 5. S. 388–400].
- Елумеева Т.Г., Онипченко В.Г., У Янь. Функциональные признаки листьев растений высокогорных пастбищ востока Цинхай-Тибетского нагорья (Сычуань, КНР) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2015. Вып. 1. С. 46–52 [Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., U Yan'. Funktsional'nye priznaki list'ev rastenii vysokogornnykh pastbishch vostoка Tsinkhai-Tibetskogo nagor'ya (Sychuan', KNR) // Vestn. Mosk. Un-ta. Ser. 16. Biologiya. 2015. Vyp. 1. S. 46–52].
- Кипкеев А.М., Онипченко В.Г., Текеев Д.К., Эркенова М.А., Салпагарова Ф.С. Возраст первого цветения травянистых альпийских многолетников Северо-Западного Кавказа // Журн. общ. биол. 2014. Т. 75. Вып. 4. С. 315–323 [Kipkeev A.M., Onipchenko V.G., Tekeev D.K., Erkenova M.A., Salpagarova F.S. Vozrast pervogo tsveteniya travyanistykh al'piiskikh mnogoletnikov Severo-Zapadnogo Kavkaza // Zhurn. obshch. biol. 2014. T. 75. Vyp. 4. S. 315–323].
- Онипченко В.Г., Зернов А.С., Воробьева Ф.М. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (Флора и фауна заповедников. Вып. 99А). М., 2011. 144 с. [Onipchenko V.G., Zernov A.S., Vorob'eva F.M. Sosudistye rasteniya Teberdinskogo zapovednika (Flora i fauna zapovednikov. Vyp. 99A). M., 2011. 144 s.].
- Онипченко В.Г., Павлов В.Н. Флористическая насыщенность альпийских сообществ зависит от занимаемой ими площади // Докл. АН. 2009. Т. 427. Вып. 5. С. 710–712 [Onipchenko V.G., Pavlov V.N. Floristicheskaya nasyshchennost' al'piiskikh soobshchestv zavisit ot zanimaeмой imi ploshchadi // Dokl. AN. 2009. T. 427. Vyp. 5. S. 710–712].
- Салпагарова Ф.С., Онипченко В.Г., Агафонов В.А., Аджиев Р.К. Удельная длина корней альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117. Вып. 4. С. 69–76 [Salpagarova F.S., Onipchenko V.G., Agafonov V.A., Adzhiev R.K. Udel'naya dlina kornei al'piiskikh rastenii Severo-Zapadnogo Kavkaza // Byul. MOIP. Otd. biol. 2012. T. 117. Vyp. 4. S. 69–76].
- Салпагарова Ф.С., Р. ван Логтестайн, Онипченко В.Г., Ахметжанова А.А., Агафонов В.А. Содержание азота в тонких корнях и структурно-функциональные адаптации высокогорных растений // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. Вып. 3. С. 190–200. [Salpagarova F.S., R. van Logtestain, Onipchenko V.G., Akhmetzhanova A.A., Agafonov V.A. Soderzhanie azota v tonkikh kornyakh i strukturno-funktsional'nye adaptatsii vysokogornnykh rastenii // Zhurn. obshch. biol. 2013. T. 74. Vyp. 3. S. 190–200].
- Текеев Д.К., Семенова Р.Б., Онипченко В.Г. Интегральная оценка отавности альпийских растений // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2012. Вып. 1. С. 36–40. [Tekeev D.K., Semenova R.B., Onipchenko V.G. Integral'naya otsenka otavnosti al'piiskikh rastenii // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 16. Biologiya. 2012. Vyp. 1. S. 36–40].
- Уткин А.И., Ермолова Л.С., Уткина И.А. Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование. М., 2008. 292 с. [Utkin A.I., Ermolova L.S., Utkina I.A. Ploshchad' poverkhnosti lesnykh rastenii: sushchnost', parametry, ispol'zovanie. M., 2008. 292 s.].
- Шидаков И.И., Онипченко В.Г. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 4. С. 42–50 [Shidakov I.I., Onipchenko V.G. Sravnenie parametrov listovogo apparata rastenii al'piiskogo poyasa Teberdinskogo zapovednika // Byul. MOIP. Otd. biol. 2007. T. 112. Vyp. 4. S. 42–50].
- Шереметьев С.Н. Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. III. Содержание воды в листьях // Бот. журн. 2002. Т. 87. Вып. 11. С. 27–49. [Sheremet'ev S.N. Vodnyi rezhim travyanistykh rastenii na gradiente vlazhnosti pochvy. III. Soderzhanie vody v list'yakh // Bot. zhurn. 2002. T. 87. Vyp. 11. S. 27–49].
- Cerabolini B.E.L., Brusa G., Ceriani R.M., De Andreis R., Luzzaro A., Pierce S. Can CSR classification be generally applied outside Britain // Plant Ecology. 2010. Vol. 210. N 2. P. 253–261.
- Cornelissen J. H.C., Lavorel S., Garner E., Diaz S., Buchmann N., Gurrich D.E., Reich P.B., ter Steege H., Morgan H.D., van der Heijden M.G.A., Pausas J.G., Poorter H.A. Handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian J. Bot. 2003. Vol. 51. P. 335–380.
- Chapin F.S. III The mineral nutrition of wild plants // Ann. Rev. of Ecol. and Sys. 1980. Vol. 11. P. 233–260.

- Eissenstat D.M., Caldwell M.M.* Seasonal timing of root growth in favorable microsites // *Ecology*. 1988. Vol. 69. N 3. P. 870–873.
- Freschet G.T., Cornelissen J.H.C., van Logtestijn R.S.P., Aerts R.* Evidence of the ‘plant economics spectrum’ in a subarctic flora // *J. Ecol.* 2010. Vol. 98. N 2. P. 362–373.
- Freschet G.T., Cornelissen J.H.C., van Logtestijn R.S.P., Aerts R.* Evidence of the ‘plant economics spectrum’ in a subarctic flora // *J. Ecol.* 2010. Vol. 98. N 2. P. 362–373.
- Fitter A.H.* Functional significance of root morphology and root system architecture / *Ecological Interactions in Soil* (Eds. A.H. Fitter, D.J. Read, D. Atkinson, M.B. Usher). Oxford, 1985. P 87–106.
- Grime J.P.* Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Chichester, 2001. 417 p.
- Kipkeev A.M., Onipchenko V.G., Tekeev D.K., Erkenova M.A., Salpagarova F.S.* Age of maturity in alpine herbaceous perennials in the Northwest Caucasus // *Biol. Bull. Rev.* 2015. Vol. 5. N 5. P. 505–511.
- Maire V., Gross N., Pontes L. da S., Picon-Cochard C., Sousana J.-F.* Trade-off between root nitrogen acquisition and shoot nitrogen utilization across 13 co-occurring pasture grass species // *Functional Ecology*. 2009. Vol. 23. N 4. P. 668–679.
- Onipchenko V.G.* Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus // *Veröffent. des Geobot. Inst. der ETH, Stiftung Rübel, Zürich*. 2002. N 130. P. 168.
- Onipchenko V., Rozhin A.* Do intra-specific and between community variability of leaf traits correspond? An example from alpine plants // *Vegetation patterns and their underlying processes. Abstracts 56th Symposium IAVS*. (Eds. K. Pussa et al.) Tartu, 2013. P. 180.
- Onipchenko V.G., Pavlov V.N.* Local plant species richness depends on the total area of alpine communities // *Docl. Biol. Sci.* 2009. Vol. 427. P. 381–383.
- Prock S., Körner C.* A cross-continental comparison of phenology, leaf dynamics and dry matter allocation in arctic and temperate zone herbaceous plants from contrasting altitudes // *Ecol. Bull.* 1996. Vol. 45. N 1. P. 93–103.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E. et al.* New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide // *Australian J. Bot.* 2013. Vol. 61. N 3. P. 167–234.
- Salpagarova F.S., van Logtestijn R.S.P., Onipchenko V.G., Akhmetzhanova A.A., Agafonov V.A.* Nitrogen content in fine roots and the structural and functional adaptations of alpine plants // *Biol. Bull. Rev.* 2014. Vol. 4. N 3. P. 243–251.
- Shipley B.* Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance // *Functional Ecology*. 2002. Vol. 16. N 5. P. 682–689.
- Tekeev D.K., Semenova R.B., Onipchenko V.G.* Integral assessment of the regrow capacity of alpine plants // *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. 2012. Vol. 67. N 1. P. 31–35.
- Vendramini F., Diaz S., Gurvich D.E., Wilson P.J., Thompson K., Hodgson J.G.* Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species // *New Phytologist*. 2002. Vol. 154. N 1. P. 147–157.
- Wright I.J., Westoby M., Reich P.B.* Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span // *J. Ecol.* 2002. Vol. 90. N 3. P. 534–543.

Поступила в редакцию / Received 19.02.2015
Принята к публикации / Accepted 08.02.2016

FUNCTIONAL PLANT TRAITS IN ALPINE FENS OF THE TEBERDA RESERVE

E.N. Lider¹, E.S. Kazantseva², T.G. Elumeeva³, V.G. Onipchenko⁴

We studied traits of alpine fen plants 13 species of Teberda Biosphere Reserve: leaf thickness, wet and dry mass weight, water content, specific leaf area, specific root length, phosphorus and nitrogen content in the leaves. Mean of leaf thickness of alpine fen plants was $0,24 \pm 0,03$ mm and varied from $0,12 \pm 0,01$ mm (*Agrostis vinealis*) to $0,47 \pm 0,01$ mm (*Gentiana pyrenaica*). Mean of leaf area was $5,7$ cm², *Cirsium simplex* has the largest leaves ($30,8 \pm 3,4$ cm²) and *Cerastium cerastoides* has the smallest ($0,10 \pm 0,01$ cm²). Mean specific leaf area for all fen plants was 207 ± 22 cm²/g. *Cardamine uliginosa* has the most “cheap” leaves with high specific leaf area (314 ± 22 cm²/g) and *Gentiana pyrenaica* has low specific leaf area (50 ± 12 cm²/g). Mean of specific root length was 124 ± 14 m/g and varied from $52,8 \pm 0,1$ m/g (*Carex nigra*) to $188,4 \pm 2,4$ cm/g (*Cardamine uliginosa*).

Key words: specific root length, specific leaf area, alpine fens, leaf thickness, Northwestern Caucasus, nitrogen content.

Acknowledgements. The field work is supported by Russian Foundation for Basic Research (RFBR, grants № 11-04-01215 and 14-04-00214). Data processing, analysis and the preparation of the manuscript were supported by Russian Science Foundation (grant № 14-50-00029).

All the authors are affiliated with the Department of Geobotany, Biological Faculty, MSU: ¹Lider Elena Nikolaevna (Elena_kuraz@mail.ru); ²Kazantseva Elena Sergeevna (biolenok@mail.ru); ³Elumeeva Tatiana Georgievna (elumeeva@yandex.ru); ⁴Onipchenko Vladimir Gertrudovich (vonipchenko@mail.ru).