

УДК 581.5:574

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ ЛИСТЬЕВ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ВАЖНЫ ДЛЯ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СУБАЛЬПЬИНСКИХ БОЛОТ И ВЫСОКОТРАВЬЯ

© 2024 г. Д. М. Гулов^{1, 2, *}, Т. Г. Елумеева¹, Н. И. Федоров², Т. В. Полошвец¹,
Г. В. Клинка³, О. А. Логвиненко⁴, Т. М. Джатдоева⁵, В. Г. Онипченко^{1, 4, 6, **}

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет
Ленинские Горы, 1/12, Москва, 119991 Россия

²Институт биологии Уфимского научного центра РАН
Пр-кт Октября, 69, Уфа, Республика Башкортостан, 450054 Россия

³Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН
Большой Каретный пер., 19, стр. 1, Москва, 127051 Россия

⁴Карачаево-Черкесский государственный университет им. У.Д. Алиева
ул. Ленина, 29, Карачаевск, Карачаево-Черкесская Республика, 369202 Россия

⁵Северо-Кавказская государственная академия, Медицинский институт
ул. Космонавтов, 100, Черкесск, Карачаево-Черкесская Республика, 369015 Россия

⁶Тебердинский национальный парк
Бадукский пер., 1, Теберда, Карачаево-Черкесская Республика, 369210 Россия

*E-mail: davut.gulov.96@mail.ru

**E-mail: vonipchenko@mail.ru

Поступила в редакцию 29.03.2023 г.

После доработки 17.09.2023 г.

Принята к публикации 29.11.2023 г.

Функциональные признаки растений важны для формирования состава растительных сообществ и доминирования в них. Сравнение средних значений признаков у организмов внутри сообщества с таковым для случайных выборок местной биоты позволяет оценить значимость признака для формирования состава сообществ. Сравнение средних и средневзвешенных значений признаков позволяет оценить их роль для доминирования в том или ином сообществе. Мы исследовали функциональные признаки листьев (площадь, масса, удельная листовая поверхность — SLA, содержание сухого вещества — LDMC), а также вклад компонентов CSR (конкуренты — стресс-толеранты — рудералы) стратегий для двух субальпийских сообществ в Тебердинском национальном парке (Северо-Западный Кавказ, Россия). Многие функциональные признаки листьев и стратегии растений значимо различаются на болотах и в высокоотравье от таковых для случайного набора видов из местной высокогорной флоры. Виды, входящие в состав высокоотравных сообществ, имеют большие размеры (площадь и массу) листьев, большую SLA и меньшее LDMC, а также больший вклад С и меньший S и R стратегий. Доминанты этого сообщества отличаются от других видов еще большими размерами листьев, меньшей SLA, большим LDMC, большим вкладом С и меньшим R стратегий. Растения субальпийских болот, по сравнению со случайным набором видов, имеют меньшие размеры листьев, меньшую SLA и большее LDMC, больший вклад стресс-толерантности (S) и меньший вклад С и R стратегий. Доминанты субальпийского болота, по сравнению с другими видами, имели еще более низкую SLA и высокое LDMC, больший вклад S и меньший R стратегий. Таким образом, в сходных климатических условиях в понижениях мезорельефа, но при различных гидрологических условиях в субальпийском поясе гор развиваются контрастные по функциональной структуре растительные сообщества. Это подчеркивает важную роль условий увлажнения в формировании пространственной мозаики высокогорных сообществ.

DOI: 10.31857/S0044459624020015, EDN: vvxihn

Выявление механизмов формирования состава и структуры сообществ различных организмов представляет собой наиболее актуальную задачу современной экологии. Существует несколько различных методологических подходов к ее решению, среди которых анализ функциональных признаков получил наибольшее развитие в последнее время (см., напр., Lachaise et al., 2021; Sporbert et al., 2021). Этот анализ позволяет выявить, с одной стороны, насколько рассматриваемый признак важен для вхождения в состав сообщества, а с другой — насколько он способствует доминированию видов в сообществе. При этом направления изменений признаков у доминирующих и недоминирующих видов могут быть сходными, а могут быть противоположными в связи с асимметричной конкуренцией и изменением среды доминантами (Arnillas et al., 2021). Причиной разнонаправленности этих изменений может быть также разная роль внешних факторов: доминирующие виды больше взаимодействуют с абиотической средой, а недоминирующие — со средой, измененной доминантами.

Среди функциональных (к ним относятся признаки, влияющие на приспособленность (Garnier et al., 2016), хотя Собрал (Sobral, 2021) считает необходимым рассматривать все признаки как функциональные) признаки листьев имеют особо важное значение, поскольку они во многом связаны как с фотосинтезом, так и с водным режимом растений, и могут рассматриваться как ключевые признаки для количественной оценки стратегий растений по системе Грайма (Grime, 2001; Pierce et al., 2017). Среди признаков листьев наиболее часто используют размерные характеристики (площадь и масса), удельную листовую поверхность (SLA — specific leaf area, площадь единицы массы листа), содержание сухого вещества в водонасыщенном состоянии (LDMC — leaf dry matter content), содержание элементов минерального питания. Эти признаки связаны со скоростью роста растений, интенсивностью фотосинтеза и эффективностью использования азота и других элементов листьями (Onoda et al., 2017; Jardine et al., 2020; Bucher et al., 2021; Rada et al., 2021). Выбор таких признаков основан на их высокой экологической пластичности, ведущей роли для фотосинтеза и ростовой конкурентоспособности растений, а также на их использовании для количественной оценки экологических стратегий видов (Pierce et al., 2017). Параметры листьев и индекс листовой поверхности (суммарная площадь листьев на единицу поверхности почвы) используются как хорошие индикаторы интегральных CSR (конкуренты — стресс-толеранты — рудералы) стратегий на больших площадях растительного покрова, так

как эти признаки хорошо диагностируются по аэроснимкам (Kattenborn et al., 2017).

Размеры листьев варьируют более чем на 5 порядков и связаны с климатическими условиями регионов: крупнолистные виды доминируют во влажных, жарких, солнечных условиях, а мелколистные виды типичны для сухих, жарких и солнечных условий, а также для высоких широт и высокогорий (Wright et al., 2017). Размерные характеристики листьев — очень чувствительный признак растений, быстро меняющийся при изменении различных условий внешней среды. Например, в тундровых сообществах при экспериментальном увеличении мощности снежного покрова увеличивались размеры листьев *Bistorta vivipara* и *Luzula arcuata* (Semenchuk et al., 2015). Для лесных сообществ в целом показано, что высокая SLA коррелировала с быстрой скоростью роста и низким конкурентным воздействием на соседние деревья (Kunstler et al., 2016).

Большинство исследований функциональных признаков листьев связывает их изменчивость с **градиентами внешней среды** — климатическими и почвенными. Например, сравнительное изучение лесов Китая и Северной Америки показало, что средневзвешенный размер листьев хорошо коррелирует с климатическими факторами и первичной продукцией экосистем, независимо от жизненной формы растений (Li et al., 2020). В лесах Андо-Амазонского высотного градиента с абсолютной высотой увеличивается плотность листьев, возрастает содержание в листьях воды, неструктурных углеводов и полифенолов. Содержание элементов минерального питания и пигментов фотосинтеза имело незначительный высотный тренд, или тренд отсутствовал (Asner et al., 2017). Обобщение влияния абсолютной высоты на индивидуальные и средневзвешенные функциональные признаки листьев проведено в ряде исследований (Bello et al., 2013; Kichenin et al., 2013). Отмечено, что внутри- и межвидовое варьирование признаков по одному градиенту может происходить в разных направлениях (Onipchenko et al., 2020), для индивидуальных видов площадь и SLA обычно уменьшались с увеличением абсолютной высоты, а содержание сухого вещества увеличивалось. Невзвешенные средние показатели площади листа и SLA в горах Новой Зеландии уменьшались с высотой, содержание сухого вещества увеличивалось. Взвешенные средние показали другие результаты: площадь листьев уменьшалась с высотой, а содержание сухого вещества и SLA от высоты не зависели (Kichenin et al., 2013). Сравнительное изучение чувствительности различных функциональных признаков к изменению

экологических факторов показало, что содержание сухого вещества лучше индицирует богатство почвы, а SLA — световой режим (для деревьев) (Hodgson et al., 2011).

В ряде исследований показана **связь участия (доминирования) видов в сообществах с их функциональными признаками**. Для сообществ на бедных почвах в Канаде была отмечена отрицательная связь между участием видов в их сложении и размерами растений и их листьев (Reader, 1998). На сухих лугах Германии LDMC было положительно связано со встречаемостью видов, что показывало адаптивность стресс-толерантной стратегии в этих условиях (Bergholz et al., 2021). Анализ встречаемости признаков в сообществах в сравнении со случайной моделью выявил многочисленные случаи значимого влияния сообщества на дивергенцию признаков (расхождение предположительно за счет действия биотических факторов), реже наблюдалась конвергенция (сходство признаков за счет средового отбора) (Gotzenberger et al., 2012). При этом наибольшая дивергенция внутри сообщества отмечена для SLA и площади листьев.

Высокогорные растительные сообщества представляют удобные объекты для изучения роли функциональных признаков в их формировании. Они очень контрастны по многим признакам в связи с резкой неоднородностью мезорельефа (Körner, 2003; Onipchenko, 2004). Однако функциональный состав высокогорных сообществ с оценкой роли отдельных признаков относительно мало исследован (Elumeeva et al., 2015; Онипченко и др., 2022; Wu et al., 2023). Выпадение видов из состава альпийских сообществ при изменении условий среды происходит в зависимости от функциональных признаков этих видов. Усиление только засухи ведет к выпадению видов с низким содержанием сухого вещества в листе, усиление засухи и повышение температуры — к выпадению видов с высокой обводненностью и высокой SLA, поступление азота — к выпадению видов с низкой SLA (Losapio, Schöb, 2017). На альпийских лугах Тибета была исследована связь функциональных признаков растений с их участием в составе этих лугов, здесь доминирующие виды на участках с выпасом имели более низкую SLA и более крупные семена (Niu et al., 2016).

В высокогорьях Кавказа ранее нами были исследованы функциональные признаки и стратегии растений альпийских сообществ (Онипченко и др., 2022), отмечено преобладание видов со стресс-толерантной (S) стратегией. В то же время для многих растений субальпийских сообществ показана большая роль конкурентной (виолентной, C) стратегии (Дудова и др., 2019). Но на уровне сообществ

субальпийского пояса роль отдельных признаков и стратегий не была исследована. Детальное изучение состава надземной биомассы сообществ субальпийского высокотравья и субальпийских болот (Гулов и др., 2022, 2023) позволило нам выполнить настоящее исследование, призванное решить три задачи:

- 1) оценить роль функциональных признаков листьев в формировании состава субальпийских растительных сообществ двух типов — высокотравья и болот;
- 2) оценить роль функциональных признаков листьев для доминирования растений в этих сообществах;
- 3) изучить количественный вклад CSR стратегий в состав и доминирование растений в этих сообществах.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Субальпийский пояс в горах Северо-Западного Кавказа отличается от альпийского преобладанием в отрицательных элементах мезорельефа наиболее продуктивных высокотравных сообществ (Onipchenko, 2002; Гулов и др., 2022), в то время как в альпийском поясе аналогичные местообитания занимают низкопродуктивные альпийские ковры. Обычно границы между этими поясами в районе исследований проходят на абсолютных высотах 2500—2600 м над ур.м. Субальпийские сообщества отдельными участками заходят глубоко в лесной пояс до высот около 1500 м. По западинам и днищам долин в местах выхода грунтовых вод и обильного увлажнения в субальпийском поясе развиваются также сообщества низинных болот, которые резко отличаются по составу, структуре и продукции от высокотравья (рис. 1). В настоящей работе мы исследовали и сравнили эти сообщества по функциональным признакам листьев и стратегиям образующих их растений.

Сообщества субальпийского высокотравья в нашем случае представлены двумя ассоциациями: *Anthriscio sylvestris* — *Rumicetum alpini* (вторичное высокотравье в местах заброшенных стоянок скота) и *Cephalario giganteae* — *Ligusticetum alani* (условно первичные флористически богатые сообщества). Обе ассоциации относят к союзу субальпийских лугов *Rumicion alpini* порядка *Rumicetalia alpini* класса *Mulgedio-Aconitetea* (синтаксономия по: Onipchenko, 2002; Michl et al., 2010), описанному из Альп. Здесь доминируют виды разнотравья: *Angelica tatianae*, *Ligusticum alatum*, *Cephalaria gigantea*, *Rumex alpinus*, *Heracleum asper*, а также злак *Milium effusum* (номенклатура здесь и далее по: Онипченко, Зернов,



Рис. 1. Субальпийские болота (СБ) и высокотравье (СВ) занимают сходные формы мезорельефа по нижним частям склонов и днищам долин в субальпийском поясе. На фото — участки сообществ в ущелье Малая Хатипара, абсолютная высота 2540 м.

2022). Детально состав надземной биомассы этих сообществ описан ранее (Гулов и др., 2022).

Субальпийские болота принадлежат ассоциации *Swertio ibericae* — *Caricetum nigrae* (Onipchenko, 2002) класса эвтрофных болот *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* R. Tx. 1937, порядку *Caricetalia fuscae* Koch 1926 em. Br.-Bl. 1949. Их диагностическая комбинация видов включает *Potentilla erecta*, *Swertia iberica*, *Dactylorhiza euxina*, *Campylium stellatum*, *Pinguicula vulgaris*. Доминирующим видом этих болот выступает *Carex nigra* aggr., имеющий на Кавказе много синонимов (*C. dacica* Neuff., *C. transcaucasica* Egorova и др.). Детально состав надземной биомассы этих сообществ описан в работе Д.М. Гулова и соавт. (2023). Участки высокотравных и болотных сообществ могут непосредственно примыкать друг к другу, сообщества обоих типов развиваются в сходных климатических условиях, но кардинально отличаются по обводненности почвы и другим почвенным свойствам, связанным с водным режимом. Субальпийские болота развиваются на маломощных (обычно 0.5—1 м) торфах с содержанием органического вещества в верхних горизонтах свыше 70%, а содержание К, Са, Mg, N на сухую массу почвы здесь существенно выше, чем в почвах под высокотравьем (Волков, 1999).

Как высокотравье, так и субальпийские болота отличаются относительно высокой подземной продукцией и интенсивным биологическим круговоротом, показателем которого может быть высокая скорость разложения растительных остатков в почве (Онипченко и др., 2021).

МЕТОДИКА РАБОТЫ

Работа включала три типа данных: 1) видовой состав надземной биомассы; 2) функциональные признаки листьев отдельных видов растений, образующих высокотравье и субальпийские болота; 3) показатели видовых вкладов CSR стратегий. На базе этих данных рассчитывали средние, средне-взвешенные и средние случайные величины признаков и стратегий, сравнение которых явилось основной целью исследования.

Видовой состав и надземная биомасса была определена на 100 площадках 25 × 25 см после разбора укосов по видам, высушивания (обычно не менее 36 ч при 80 °C, крупные фракции — дольше) и взвешивания. Площадки были заложены в 4 ущельях на 6 трансектах в случайном порядке внутри визуального контура сообщества. Детально методика и данные по биомассе представлены в предшествующих публикациях (Гулов и др., 2022, 2023).

Функциональные признаки листьев определяли по стандартным рекомендациям (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Развитые неповрежденные листья (10—15 штук с разных растений) взвешивали после насыщения водой (без черешков), затем сканировали для определения площади и высушивали (не менее 6 ч при 80 °C). На основании данных по массе и площади листьев рассчитывали SLA — удельную листовую поверхность (площадь, деленная на сухую массу) и LDMC — содержание сухого вещества (доля массы сухого листа от водонасыщенного). Детально методика измерений изложена в предшествующих публикациях (Шидаков, Онипченко, 2007; Дудова и др., 2019).

Количественное определение вклада CSR стратегий проведено по методике Пирса с соавт. (Pierce et al., 2017) на основе данных по массе водонасыщенного и сухого листа и его площади. Виды конкурентной стратегии имеют большую площадь листьев, рудеральной — высокое содержание воды в живых листьях и, соответственно, низкое содержание сухого органического вещества, стресс-толеранты — мелкие листья с низким содержанием воды. Для расчетов использован калькулятор стратегий StrateFy (Pierce et al., 2017).

Для каждого признака листьев и показателя стратегий рассчитывали средние по 100 площадкам показатели и средневзвешенные показатели с учетом участия (“веса”) отдельных видов, в качестве меры последнего выступала надземная биомасса. Затем вычисляли среднее значение признаков для случайных выборок видов из базы данных по высокогорной флоре Тебердинского национального парка, включающей 443 вида. В этот пул вошли все виды, отмеченные на пробных площадях 8 сообществ альпийского и субальпийского поясов, а также все виды, отмеченные в 5 описаниях и более в базе данных высокогорной растительности Тебердинского национального парка (Onipchenko, 2002), т.е. около 90% реальных видов, образующих высокогорные сообщества, включая немногочисленные виды древесных растений верхней границы леса. Для каждой площадки средняя случайная выборка определялась отдельно для того же числа видов сосудистых растений, которое было отмечено при разборе укосов надземной биомассы с этой площадки.

В связи с тем, что распределение изучаемых признаков часто отличалось от нормального, для сравнения средних и случайных средних значений, а также средних и средневзвешенных значений использовали непараметрический критерий Вилкоксона для сопряженных пар (Wilcoxon Matched Pairs Test) (Благовещенский и др., 1987).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размерные признаки листьев (площадь, сухая и водонасыщенная масса) растений **высокотравных сообществ** превышают таковые для случайной выборки высокогорных растений в 2.5—4 раза (рис. 2). С другой стороны, средние и средневзвешенные значения размерных признаков значимо не различаются, что говорит об их небольшом значении для доминирования в этом сообществе.

Средняя удельная листовая поверхность растений высокотравья значимо выше случайной и средневзвешенной (рис. 3). Напротив, содержание сухого вещества показывает противоположную

зависимость, средние значения ниже случайных и средневзвешенных. Таким образом, растения, образующие высокотравные сообщества, имеют менее плотные и более мягкие листья, по сравнению со случайной выборкой, однако эти признаки работают в противоположную сторону для доминирующих видов, здесь величины SLA и LDMC не отличаются от случайных.

Растения субальпийского высокотравья имеют больший вклад С (конкурентной) стратегии и меньший — S (стресс-толерантной) и R (рудеральной) стратегий, по сравнению со случайными выборками из растений высокогорий (рис. 4). При этом доминирующие виды растений имеют еще более выраженное преобладание С стратегии и меньший вклад R стратегии по сравнению с другими видами этого сообщества.

Другая картина наблюдается на **субальпийских болотах** (рис. 2—4). Здесь средние и средневзвешенные размерные характеристики значимо не различаются, но они в 5—10 раз ниже случайных величин. Таким образом, в состав болот подбираются относительно мелколистные растения, но размеры листьев не существенны для доминирования в этом сообществе.

SLA значимо снижается, а LDMC повышается в ряду “случайная выборка — среднее значение — средневзвешенное значение” (рис. 3). Таким образом, растения, произрастающие на болотах, имеют более жесткие листья с большим содержанием сухого вещества по сравнению с другими высокогорными растениями, эта зависимость еще сильнее проявляется у доминантов в сравнении с другими видами.

Растения субальпийских болот характеризуются в целом менее выраженными С и R стратегиями и более выраженной S стратегией (рис. 4), при этом у доминирующих видов еще более возрастает вклад S стратегии и снижается вклад R стратегии. Средневзвешенные оценки стратегий по площадкам показывают меньший разброс, чем стратегии отдельных видов (рис. 5). Треугольные схемы Грайма также четко показывают смещение средневзвешенных значений стратегий на болотах к S углу, а площадок высокотравья — к С углу (рис. 5б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Нами впервые получены данные по функциональным признакам листьев и стратегиям растений на уровне сообществ субальпийского пояса Северо-Западного Кавказа. Наши результаты во многом оказались контринтуитивными, поскольку для сообществ двух типов, развивающихся бок о бок в сходных климатических условиях (рис. 1),

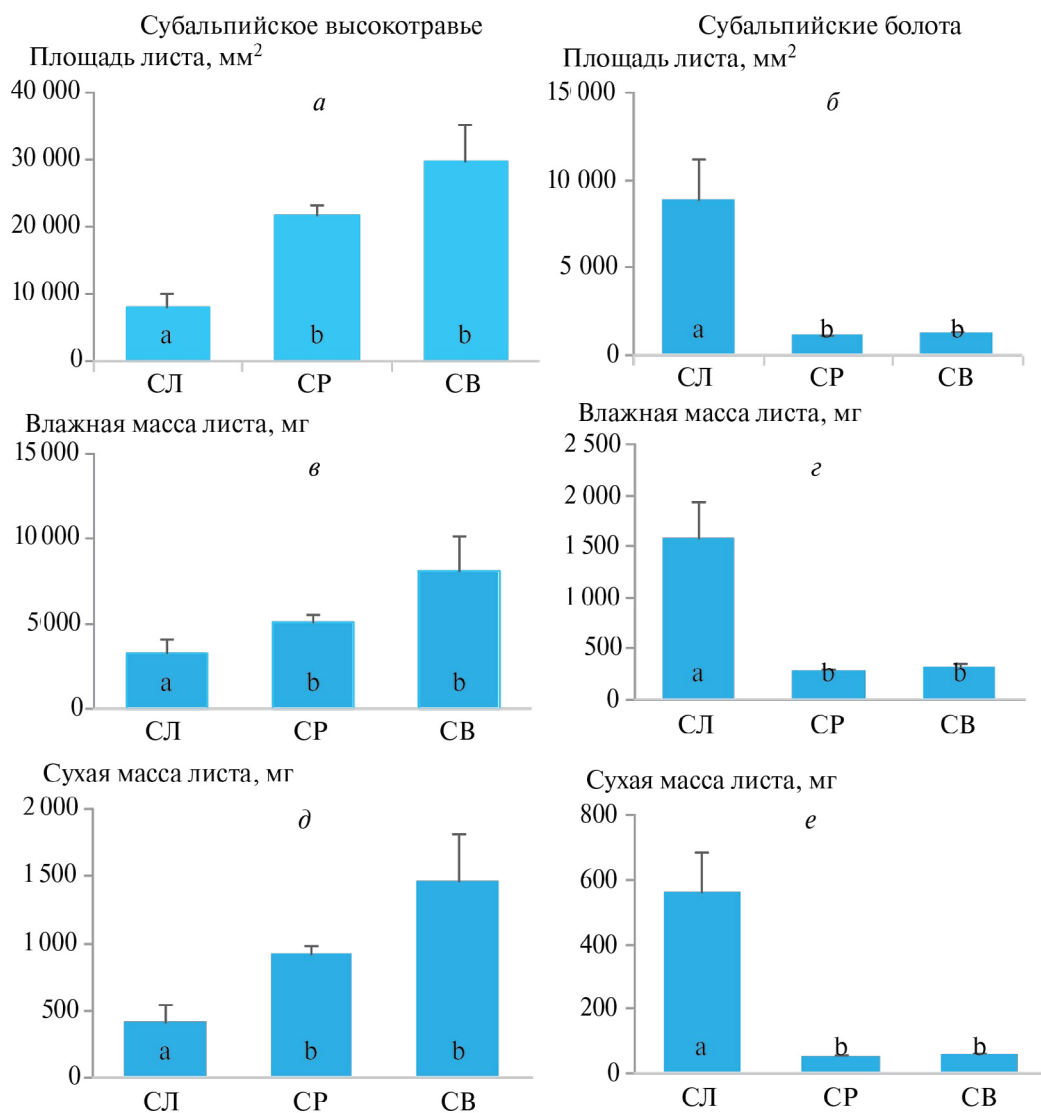


Рис. 2. Размерные признаки (а, б — площадь; в, г — влажная масса; д, е — сухая масса) листа растений субальпийского высокоотравья (а, в, д) и субальпийских болот (б, г, е). СЛ — случайная выборка из высокогорной флоры, СР — среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ — средневзвешенное по видам с учетом надземной массы растений, $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего. Значимость различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар отмечена буквами — непересекающиеся буквы показывают отличия на уровне значимости $p < 0.05$.

отмечены контрастные сочетания признаков. Если для растений высокоотравья характерны крупные листья, высокий вклад конкурентной и относительно низкий — стресс-толерантной стратегии, то для болотных растений — обратное сочетание признаков (мелкие листья, низкая SLA, высокое содержание сухого вещества в листе, низкий вклад конкурентной и рудеральной стратегий и высокий — стресс-толерантной). Наиболее важное экологическое различие между сообществами — содержание воды в почве. Если почвы под высокоотравьем хорошо дренированы, то болотные почвы (торфа) насыщены водой из постоянных водных потоков

(родников, ручьев). Эти почвы имеют существенные различия по многим свойствам, при этом по формальным показателям болотные почвы содержат больше элементов минерального питания, т.е. должны рассматриваться как более плодородные (Волков, 1999). Однако по крайней мере надземная продукция высокоотравных сообществ в 2.5—3 раза выше, чем субальпийских болот (Гулов и др., 2022, 2023). Наши результаты также не соответствуют многочисленным наблюдениям изменения функциональных признаков по градиентам среды — обычно при увеличении увлажнения возрастают размеры листьев и/или удельная листовая поверхность

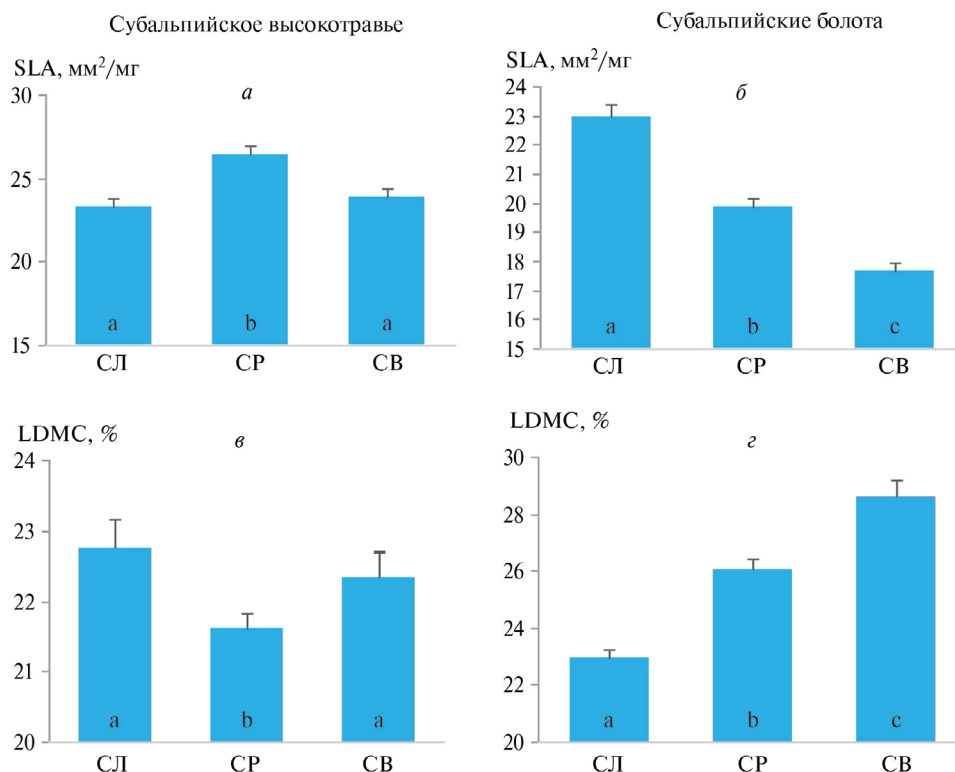


Рис. 3. Удельная листовая поверхность (SLA; *a, б*) и содержание сухого вещества в листе (LDMC; *в, г*) листа растений субальпийского высокоотравья (*a, в*) и субальпийских болот (*б, г*). СЛ — случайная выборка из высокогорной флоры, CP — среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, CB — средневзвешенное по видам с учетом надземной массы растений, $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего. Значимость различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар отмечена буквами — непересекающиеся буквы показывают отличия на уровне значимости $p < 0.05$.

и снижается содержание сухого вещества в листе (Zirbel et al., 2017; Wright et al., 2017; Yang et al., 2019). Однако насыщенные водой почвы болот в связи со спецификой экологических условий не могут рассматриваться в одном ряду увеличения влажности с другими наземными экосистемами (Moog et al., 2017). Эти условия характеризуются высоким стрессом, частично аналогичным недостатку влаги, что ведет к преобладанию стресс-толерантной стратегии доминирующих видов растений. Наши данные полностью подтверждают эти закономерности.

Причины различий функциональных признаков и стратегий растений изучаемых сообществ могут лежать в доступности элементов минерального питания (ЭМП) в почве. Большинство растений высокоотравных сообществ может получать ЭМП в условиях хорошего дренажа от грибов арбускулярной микоризы (Нозадзе, 1968). В водонасыщенных грунтах субальпийских болот, которые чаще имеют и более низкую температуру, развитие арбускулярных микориз незначительно (Deerika, Kothamasi, 2015), а эрикоидные микоризы также мало представлены в связи с крайне малым участием вересковых кустарничков в составе субальпийских болот.

Осоки, доминирующие на болотах, также обычно безмикоризны в почвах с высоким содержанием воды (Miller et al., 1999; Веселкин и др., 2014).

Наши результаты показывают как различную роль функциональных признаков листьев в формировании состава субальпийских сообществ, так и разные направления изменений признаков для видов, входящих в состав сообщества, и для видов, доминирующих в нем. Можно выделить три типа таких изменений:

1) однонаправленные изменения: средневзвешенные значения функциональных признаков доминирующих видов отличаются от его средних в ту же сторону, что и средние от случайных, т.е. для доминирования важно еще большее отклонение от случайного, чем просто для участия в составе сообществ. Сюда относятся размерные характеристики листьев растений высокоотравья (площадь, влажная и сухая масса) и вклад C стратегии. В этом случае мы имеем ряд значимых различий: случайное < среднее < средневзвешенное. Для субальпийских болот такая же закономерность характерна для содержания сухого вещества и вклада S стратегии (случайное < среднее < средневзвешенное), а также

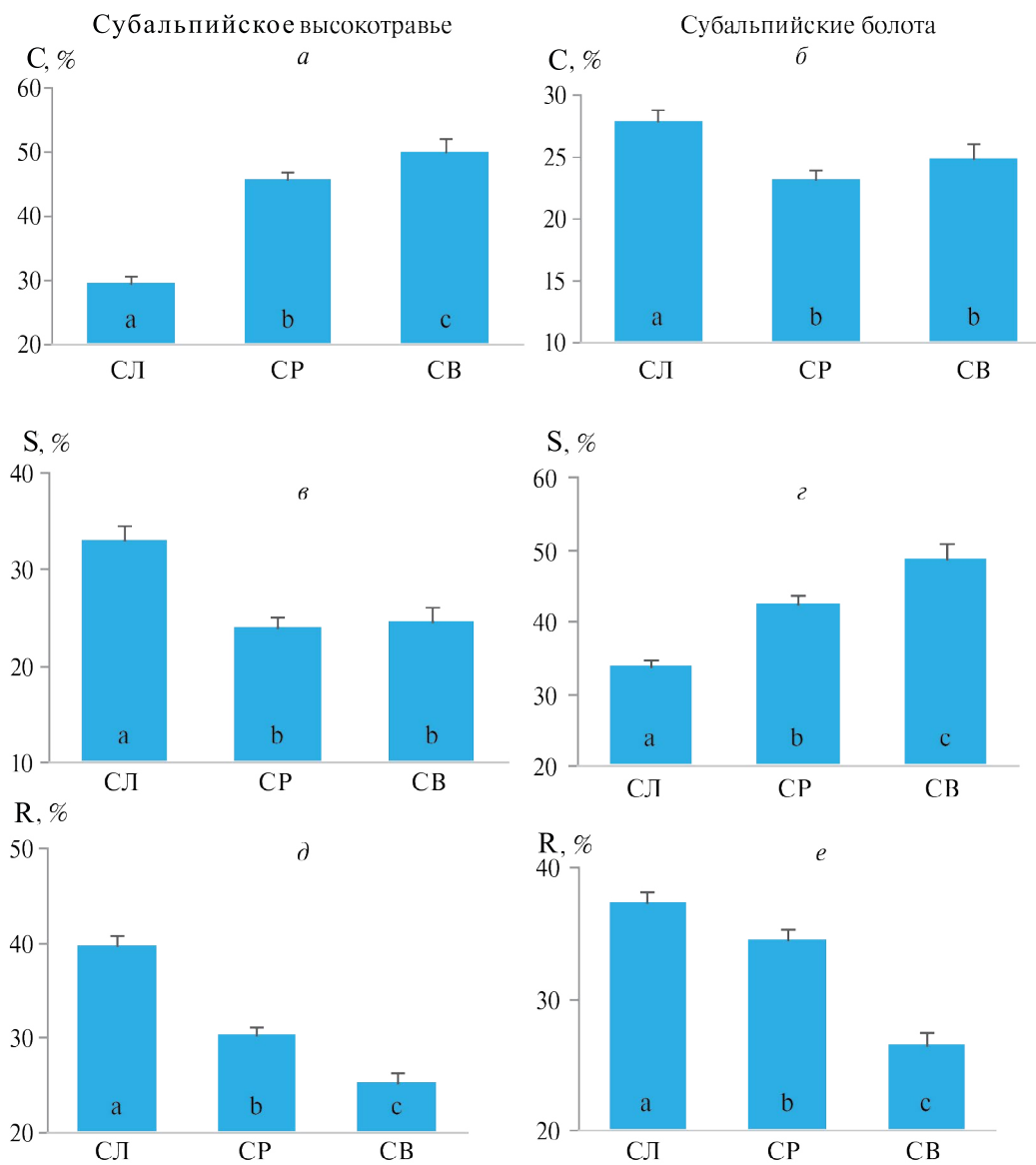


Рис. 4. Вклады CSR стратегий Грейма (а, б — конкурентности (C); в, г — стресс-толерантности (S); д, е — рудеральности (R)) для растений субальпийского высокоотравья (а, в, д) и субальпийских болот (б, г, е). СЛ — случайная выборка из высокогорной флоры, СР — среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ — средневзвешенное по видам с учетом надземной массы растений, $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего. Значимость различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар отмечена буквами — непересекающиеся буквы показывают отличия на уровне значимости $p < 0.05$.

для SLA болотных растений и R стратегии растений высокоотравья и болот (но здесь случайное > среднее > средневзвешенное);

2) признак важен для формирования состава сообщества, но не важен для доминирования в нем. В этом случае средние и средневзвешенные величины значимо не отличаются, но обе величины отличаются от случайных. Сюда относятся размерные характеристики листьев и вклада С стратегии болотных растений (случайное > среднее $\approx$ средневзвешенное) и вклада S стратегии у растений высокоотравья;

3) наиболее интересен третий вариант — разнонаправленное изменение средних и средневзвешенных величин. Он отмечен в двух связанных случаях у растений высокоотравья, здесь случайные величины не отличаются от средневзвешенных, а средние величины значимо больше (SLA) или меньше (LDMC) их. Предполагается, что в этом случае отбор признаков по-разному действует на вхождение видов в состав сообщества и на доминирование в нем.

Последний вариант изменения признаков ранее также отмечался в литературе. Например, для горных лугов в Аргентине показано, что присутствие

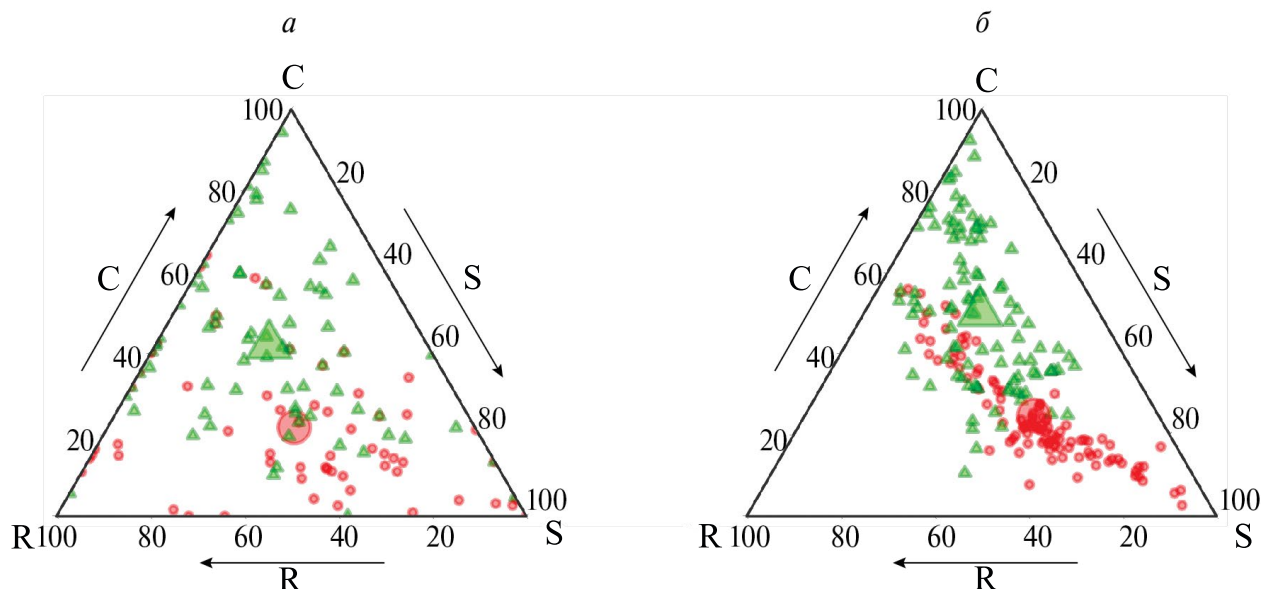


Рис. 5. Ординация видов (а) и средневзвешенных значений по площадкам (б) стратегий в треугольнике Грайма. Красными кружками показаны растения и площадки субальпийских болот, зелеными треугольниками — растения и площадки высокогорья. Крупными фигурами показаны средние (центрированные) значения вклада CSR стратегий.

вида и его высокое участие в составе сообществ не всегда связаны с одними и теми же признаками (Cingolani et al., 2007).

Сравнивая полученные величины функциональных признаков листьев растений изучаемых сообществ с таковыми для других горных систем, можно отметить, что средняя площадь листа растений высокогорья (21 600 мм²) существенно выше, чем средняя площадь листа видов разнотравья в Альпах (90 мм²; Körner et al., 1989), альпийских сообществ в Тибете (240 мм²; Elumeeva et al., 2015) и южно-американского парамо (2670 мм²; Cruz, Lasso, 2021). Средние данные для субальпийских болот (1081 мм²) также превосходят приведенные значения для Альп и Тибета, но уступают таковым для парамо. Средняя удельная листовая поверхность (SLA) у растений высокогорья существенно выше, чем у болотных растений, а у последних близка к средней SLA высокогорных растений Альп (18.9 мм²·мг⁻¹; Körner et al., 1989). Это подтверждает наш вывод о формировании высокогорных сообществ преимущественно растениями с крупными и мягкими листьями.

Сравнивая роль функциональных признаков листьев в формировании изучаемых сообществ с таковой для альпийских сообществ, можно отметить, что по размерным характеристикам листа болотные сообщества близки к альпийским пустошам и пестрокустовым лугам (Онипченко и др., 2022). Высокогорье и его доминанты образованы более крупнолистными видами растений, чем модельные сообщества из случайных выборок, что делает высокогорье сходным с наиболее продуктивными

сообществами альпийского пояса — гераниево-копеечниковыми лугами (Онипченко и др., 2022).

В целом высокогорные растения характеризуются преобладанием S (стресс-толерантной, или патиентной) стратегии (Grime, 2001). Это количественно подтвердилось для всех альпийских сообществ Тебердинского заповедника (Онипченко и др., 2020). Изучаемое субальпийское высокогорье принципиально отличается высоким вкладом C (конкурентной, или виолентной) стратегии, причем выраженность этой стратегии возрастает у доминантов (средние случайные < средние < средневзвешенные величины). Видимо, мы впервые показали возможность преобладания C стратегии в субальпийских фитоценозах. На субальпийских болотах, напротив, выраженность S стратегии важна как для формирования состава этих сообществ, так и для доминирования в них. В этом смысле субальпийские болота являются более типичными представителями высокогорных сообществ, стресс в которых связан с переувлажненностью почвы и, возможно, ее низкими температурами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы показали, что многие функциональные признаки листьев и стратегии растений в двух исследованных субальпийских сообществах — болотах и высокогорье — значимо отличаются от таковых для случайного набора видов из местной высокогорной флоры. Виды, входящие в состав высокогорных сообществ, имеют большие размеры (площадь

и массу) листьев, большую SLA и меньшее LDMC, а также больший вклад С и меньший S и R стратегий. Доминанты этого сообщества отличаются от других видов еще большими размерами листьев, меньшей SLA, большим LDMC и большим вкладом С и меньшим R стратегий.

Растения субальпийских болот, по сравнению со случайным набором видов, имеют меньшие размеры листьев, меньшую SLA и большее LDMC, больший вклад стресс-толерантности (S) и меньший С и R стратегий. Доминанты субальпийского болота, по сравнению с другими видами, имели еще более низкую SLA и высокое LDMC, больший вклад S и меньший R стратегий.

Таким образом, в сходных климатических условиях в понижениях мезорельефа, но при различных гидрологических условиях в субальпийском поясе гор развиваются контрастные по функциональной структуре растительные сообщества. Это подчеркивает важную роль условий увлажнения в формировании пространственной мозаики высокогорных сообществ.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 19-14-00038П).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А.П. Кораблёву за ценные замечания к тексту работы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Благовещенский Ю.Н., Самсонова В.П., Дмитриев Е.А., 1987. Непараметрические методы в почвенных исследованиях. М.: Наука. 96 с.
- Веселкин Д.В., Коноплёнок М.А., Бетехтина А.А., 2014. Способность к микоризообразованию видов рода *Carex* (Cyperaceae): анализ опубликованных данных // Растительный мир Азиатской России. № 4 (16). С. 26—35.
- Волков А.В., 1999. Зависимость свойств высокогорных почв от растительности и положения в рельефе // Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. Вып. 15. С. 14—40.
- Гулов Д.М., Онинченко В.Г., Мартыненко В.Б., Федоров Н.И., Логвиненко О.А. и др., 2022. Состав надземной фитомассы субальпийского высокотравья в Тебердинском национальном парке // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 127. № 5. С. 46—53.
- Гулов Д.М., Федоров Н.И., Логвиненко О.А., Онинченко В.Г., 2023. Состав надземной фитомассы субальпийских болот в Тебердинском национальном парке // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 128. № 4. С. 27—37.
- Дудова К.В., Джатдоева Т.М., Дудов С.В., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Онинченко В.Г., 2019. Конкурентная стратегия растений субальпийского высокотравья Северо-Западного Кавказа // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. Т. 74. № 3. С. 179—187.
- Нозадзе Л.М., 1968. Микотрофность некоторых компонентов высокогорной травянистой растительности Казбежского района в связи с вертикальной зональностью // Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Т. 64. С. 313—317.
- Онинченко В.Г., Гулов Д.М., Ишбирдин А.Р., Макаров М.И., Ахметжанова А.А. и др., 2021. Анализ особенностей продукции тонких корней в высокогорных сообществах методом вращающегося диска с использованием чайных ситечек // Сиб. экол. журн. № 5. С. 569—579.
- Онинченко В.Г., Дудова К.В., Ахметжанова А.А., Хомутовский М.И., Джатдоева Т.М. и др., 2020. Какие стратегии растений способствуют их доминированию в альпийских сообществах? // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 2. С. 37—46.
- Онинченко В.Г., Дудова К.В., Гулов Д.М., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Елумеева Т.Г., 2022. Функциональные признаки листьев растений важны для формирования состава альпийских растительных сообществ // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 2. С. 127—137.
- Онинченко В.Г., Зернов А.С., 2022. Сосудистые растения Тебердинского национального парка / Флора и фауна заповедников. Вып. 99Б. М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия и ИПЭЭ РАН. 177 с.
- Шидаков И.И., Онинченко В.Г., 2007. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 112. № 4. С. 42—50.
- Arnillas C.A., Borer E.T., Seabloom E.W., Alberti J., Baez S., et al., 2021. Opposing community assembly patterns for dominant and nondominant plant species in herbaceous ecosystems globally // Ecol. Evol. V. 11. № 24. P. 17744—17761.
- Asner G.P., Martin R.E., Anderson C.B., Kryston K. et al., 2017. Scale dependence of canopy trait distributions along a tropical forest elevation gradient // New Phytol. V. 214. № 3. P. 973—988.
- Bello F., de Lavorel S., Laverne S., Albert C.H., Boulangeat I., et al., 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: A case study in the French Alps // Ecography. V. 36. № 3. P. 393—402.

- Bergholz K., Kober K., Jeltsch F., Schmidt K., Weiss L., 2021. Trait means or variance — What determines plant species' local and regional occurrence in fragmented dry grasslands? // *Ecol. Evol.* V. 11. № 7. P. 3357—3365.
- Bucher S.F., Auerswald K., Grün-Wenzel C., Higgins S.I., Römermann C., 2021. Abiotic site conditions affect photosynthesis rates by changing leaf functional traits // *Basic Appl. Ecol.* V. 57. P. 54—64.
- Cingolani A.M., Cabido M., Gurvich D.E., Renison D., Díaz S., 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? // *J. Veg. Sci.* V. 18. № 6. P. 911—920.
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., et al., 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // *Aust. J. Bot.* V. 51. № 4. P. 335—380.
- Cruz M., Lasso E., 2021. Insights into the functional ecology of páramo plants in Columbia // *Biotropica*. V. 53. P. 1415—1431.
- Deepika S., Kothamasi D., 2015. Soil moisture — a regulator of arbuscular mycorrhizal fungal community assembly and symbiotic phosphorus uptake // *Mycorrhiza*. V. 25. № 1. P. 67—75.
- Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Wu Y., 2015. Leaf functional traits of plants of alpine pastures at the Eastern Qinghai-Tibetan Plateau // *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* V. 70. № 1. P. 46—52.
- Garnier E., Navas M.L., Grigulis K., 2016. *Plant Functional Diversity*. Oxford: Oxford UP. 249 p.
- Gotzenberger L., Bello F., de, Brathen K.A., Davison J., Dubius A., et al., 2012. Ecological assembly rules in plant communities — approaches, patterns and prospects // *Biol. Rev.* V. 87. № 1. P. 111—127.
- Grime J.P., 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd ed. Chichester: John Wiley and Sons. 417 p.
- Hodgson J.G., Montserrat-Marti G., Charles M., Jones G., Wilson P., et al., 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? // *Ann. Bot.* V. 108. № 7. P. 1337—1345.
- Jardine E.C., Thomas G.H., Forrestel E.J., Lehmann C.E.R., Osborne C.P., 2020. The global distribution of grass functional traits within grassy biomes // *J. Biogeogr.* V. 47. № 3. P. 553—565.
- Kattenborn T., Fassnacht F.E., Pierce S., Lopatin J., Grime J.P., Schmidtlein S., 2017. Linking plant strategies and plant traits derived by radiative transfer modeling // *J. Veg. Sci.* V. 28. № 4. P. 717—727.
- Kichenin E., Wardle D.A., Peltzer D.A., Morse C.W., Freschet G.T., 2013. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradients // *Funct. Ecol.* V. 27. № 5. P. 1254—1261.
- Körner C., 2003. *Alpine Plant Life*. 2nd ed. Berlin: Springer. 345 p.
- Körner C., Neumayer M., Menendez-Riedl S.P., Smeets-Scheel A., 1989. Functional morphology of mountain plants // *Flora*. V. 182. P. 353—383.
- Kunstler G., Falster D., Coomes D.A., Hui F., Kooyman R.M., et al., 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition // *Nature*. V. 529. P. 204—207.
- Lachaise T., Bergmann J., Rilling M.C., Kleunen M., van, 2021. Below- and aboveground traits explain local abundance, and regional, continental and global occurrence frequencies of grassland plants // *Oikos*. V. 130. № 1. P. 110—120.
- Li Y., Reich P.B., Schmid B., Shrestha N., Feng X., et al., 2020. Leaf size of woody dicots predicts ecosystem primary productivity // *Ecol. Lett.* V. 23. № 6. P. 1003—1013.
- Losapio G., Schöb C., 2017. Resistance of plant-plant networks to biodiversity loss and secondary extinctions following simulated environmental changes // *Funct. Ecol.* V. 31. № 5. P. 1145—1152.
- Michl T., Dengler J., Huck S., 2010. Montane-subalpine tall-herb vegetation (Mulgedio-Aconitetea) in central Europe: Large-scale synthesis and comparison with northern Europe // *Phytocoenologia*. V. 40. № 2—3. P. 117—154.
- Miller R.M., Smith C.I., Jastrow J.D., Bever J.D., 1999. Mycorrhizal status of the genus *Carex* (Cyperaceae) // *Am. J. Bot.* V. 86. № 4. P. 547—553.
- Moor H., Rydin H., Hylander K., Nilsson M.B., Lindborg R., Norberg J., 2017. Towards a trait-based ecology of wetland vegetation // *J. Ecol.* V. 105. № 6. P. 1623—1635.
- Niu K., He J.-S., Lechowicz M.J., 2016. Foliar phosphorus content predicts species relative abundance in P-limited Tibetan alpine meadows // *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* V. 22. № 1. P. 47—54.
- Onipchenko V.G., 2002. *Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus*. Zürich: Veröff. des Geobot. Inst. der ETH, Stiftung Rübel. 168 p.
- Onipchenko V.G. (ed.), 2004. *Alpine Ecosystems in the Northwest Caucasus*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 407 p.
- Onipchenko V.G., Rozhin A.O., Smirnov V.E., Akhmetzhanova A.A., Elumeeva T.G., et al., 2020. Do patterns of intra-specific variability and community weighted-means of leaf traits correspond? An example from alpine plants // *Botanica Pacifica*. V. 9. № 1. P. 53—61.
- Onoda Y., Wright I.J., Evans J.R., Hikosaka K., Kitajima K., et al., 2017. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economic spectrum // *New Phytol.* V. 214. № 4. P. 1447—1463.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., et al., 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide // *Aust. J. Bot.* V. 61. № 3. P. 167—234.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Díaz S., et al., 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // *Funct. Ecol.* V. 31. № 2. P. 444—457.
- Rada F., Sarmiento L., Garcia-Varela S., 2021. Plant functional traits along an old-field succession in the high

- tropical Andes // *Acta Oecologica*. V. 111. Art. e103738. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103738>
- Reader R.J., 1998. Relationship between species relative abundance and plant traits for an infertile habitat // *Plant Ecol.* V. 134. № 1. P. 43—51.
- Semenchuk P.R., Elberling B., Amtorp C., 2015. Deeper snow alters soil nutrient availability and leaf nutrient status in high Arctic tundra // *Biogeochemistry*. V. 124. № 1—3. P. 81—94.
- Sobral M., 2021. All traits are functional: An evolutionary viewpoint // *Trends Plant Sci.* V. 26. № 7. P. 674—676.
- Sporbert M., Welk E., Seidler G., et al., 2021. Different sets of traits explain abundance and distribution patterns of European plants at different spatial scales // *J. Veg. Sci.* V. 32. № 2. Art. e13016. <https://doi.org/10.1111/jvs.13016>
- Wright I.J., Dong N., Maire V., Prentice I.C., Westoby M., et al., 2017. Global climatic drivers of leaf size // *Science*. V. 357. P. 917—921.
- Wu Y., Elumeeva T.G., Kazantseva E.S., Wu Y., Wang Q., et al., 2023. The CSR strategies of alpine plants and community functional diversity in the Eastern Qinghai-Tibetan mountains // *Botanica Pacifica*. V. 12. № 1. P. 47—54.
- Yang Y., Wang H., Harrison S.P., Prentice I.C., Wright I.J., et al., 2019. Quantifying leaf-trait covariation and its controls across climates and biomes // *New Phytol.* V. 221. № 1. P. 155—169.
- Zirbel C.R., Bassett T., Grman E., Brudvig L.A., 2017. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration // *J. Appl. Ecol.* V. 54. № 4. P. 1070—1079.

Leaf functional traits and ecological strategies are important for the formation of subalpine fens and tall-herb plant communities

D. M. Gulov^{a, b, *}, T. G. Elumeeva^a, N. I. Fedorov^b, T. V. Poloshevets^a, G. V. Klink^c,
O. A. Logvinenko^d, T. M. Dzhatdoeva^e, V. G. Onipchenko^{a, d, f, **}

^aLomonosov Moscow State University, Biological Faculty

Leninskie Gory, 1/12, Moscow, 119991 Russia

^bUfa Institute of Biology, RAS

Prospekt Oktyabrya, 69, Ufa, Republic of Bashkortostan, 450054 Russia

^cHarkevich Institute of Information Transmission Problems, RAS

Bolshoy Karetny Lane, 19/1, Moscow, 127051 Russia

^dAliyevKarachay-Cherkess State University

Lenin str., 29, Karachayevsk, Karachai-Cherkessian Republic, 369202 Russia

^eMedical Institute of North Caucasian State Humanitarian Academy

Kosmonavtov str., 100, Cherkessk, Karachai-Cherkessian Republic, 369015 Russia

^fTeberda National Reserve

Baduisky, 1, Teberda, Karachai-Cherkessian Republic, 369210 Russia

*E-mail: davut.gulov.96@mail.ru

**E-mail: vonipchenko@mail.ru

Plant functional traits are important for the formation of plant communities and for plants' ability to dominate there. The comparison of mean trait values of organisms within community with that for the random samples of the local biota allows estimating the importance of the trait for the formation of the community composition. The comparison of mean and community weighted mean values allow estimating their role for the dominance in any given community. We studied leaf functional traits (leaf area, mass, specific leaf area — SLA, leaf dry matter content — LDMC), as well as the contribution of Grime's CSR strategies scores (competitors — stress-tolerators — ruderals) in two subalpine communities at the Teberda National Reserve (the North-Western Caucasus, Russia). Many leaf functional traits and plant strategies differ significantly in the fens and tall-herb communities from the random set of the species belonging to the local high mountain flora. The tall-herb community species have larger size (area and mass) of leaves, higher SLA and lower LDMC, as well as higher contribution of C and lower contribution of S and R strategies. The dominants of this community differ from the subordinate species by even larger leave size, lower SLA, higher LDMC higher C and lower R strategy scores. The plants of subalpine fens, in compare with random set of species, have smaller leaf size, lower SLA and higher LDMC, higher contribution of stress-tolerancy (S) and lower contribution of C and R strategies scores. In compare with subordinate species, the dominants of subalpine fens have even lower SLA and higher LDMC, higher S and lower R strategy scores. Thus, under the same climate conditions in depressions of mesorelief, but under the different hydrological conditions, in the subalpine belt of mountains there are plant communities with the contrasting functional structure. This underpins the important role of moisture conditions for the establishment of the spatial pattern of high mountain communities.