

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ



УДК 581.552

Функциональные признаки листьев и стратегии растений субальпийских ветвистых лугов северо-западного Кавказа

Т.В. Полошевец¹ , В.Г. Онипченко^{1, 2, *} , Е.В. Сандалова¹,
Т.М. Джатдоева³, Т.Г. Елумеева¹

¹Биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12;

²Тебердинский национальный парк, Россия, Карачаево-Черкесская Республика, 369210, г. Теберда, пер. Бадукский, д. 1;

³Медицинский институт, Северо-Кавказская государственная академия,
Россия, Карачаево-Черкесская Республика, 369015, г. Черкесск, ул. Космонавтов, д. 100

*e-mail: vonipchenko@mail.ru

Анализ функциональных признаков растений и их стратегий — магистральное направление изучения механизмов формирования состава и структуры растительных сообществ. Сравнение средних по видам значений признаков со случайной выборкой местной флоры позволяет определить, насколько тот или иной признак важен для формирования состава сообщества. Сравнение средних и средневзвешенных значений показывает роль признака в доминировании. Целью работы было изучение роли функциональных признаков листьев и вклада CSR-стратегий Ф. Грейма (аббревиатура от названий трех стратегий: С — competitors, S — stress-tolerants, R — ruderals) в формировании наиболее распространенных на северо-западном Кавказе субальпийских ветвистых лугов. Надземная биомасса в этих сообществах — 384 ± 21 г/м² (среднее и его ошибка), масса ветви прошлых лет — 393 ± 40 г/м². Доля злаков в сообществе $57,1 \pm 2,9\%$, разнотравья — $32,9 \pm 2,6\%$, бобовых — $8,9 \pm 1,4\%$, осок и ситников — $1 \pm 0,3\%$. Доминируют три вида: *Calamagrostis arundinacea* (26,5% от всей фитомассы), *Festuca varia* (23,3%), *Hedysarum caucasicum* (8%). Доминанты сообщества имеют большую сухую массу листа, меньшее содержание воды в листе, меньшую удельную листовую поверхность. Компоненты сообщества характеризуются меньшей массой водонасыщенного листа, меньшей долей сухой массы и большей удельной листовой поверхностью, чем доминанты. Для доминантов и всех компонентов в сообществе характерен большой вклад стресс-толерантной стратегии, по сравнению со случайным значением.

Ключевые слова: функциональные признаки, экологические стратегии, субальпийские луга, *Calamagrostis arundinacea*, надземная биомасса, средневзвешенные значения

DOI: 10.55959/MSU0137-0952-16-79-1-3

Введение

Функциональные признаки — это признаки, прямо или косвенно влияющие на приспособленность [1]. Существование видов в сообществе зависит от соответствия этих признаков абиотической и биотической среде, отбор видов в состав сообществ связан с этими признаками [2, 3]. Анализ функциональных признаков растений и их стратегий — магистральное направление изучения механизмов формирования состава и структуры растительных сообществ. Для оценки роли отдельных признаков используется сравнение средних по видам значений признаков со случайной выборкой местной флоры, что позволяет определить, насколько тот или иной признак важен для

формирования состава сообщества. В качестве местной флоры взято большинство растений альпийского пояса Тебердинского нацпарка, выявленных с помощью базы данных [4]. С другой стороны, сравнение средних и средневзвешенных значений показывает роль признака для доминирования в том или ином сообществе [5].

Функциональные признаки растений можно разделить на первичные (непосредственно измеряемые — например, высота растений, толщина и масса листа) и вторичные, которые рассчитываются на базе первичных (например, удельная листовая поверхность — УЛП — площадь на единицу массы листа). Особое место занимают комбинированные признаки, среди которых часто

используют относительный вклад CSR-стратегий (аббревиатура от названий трех стратегий: конкуренты — competitors; стресс-толеранты — stress-tolerants; рудералы — ruderals) системы Раменского-Грайма [6, 7], количественная оценка которых возможна на базе методики С. Пирса с соавт. [8]. В работе В.Г. Онипченко и др. [9] была проверена гипотеза о том, что в альпийских сообществах, при общей склонности растений к S-стратегии, в разных ландшафтах повышается роль других стратегий. Так, на продуктивных лугах (гераниево-копеечниковые луга) относительно большую роль играет С-стратегия, а в сообществах с коротким вегетационным периодом (альпийские ковры) — R-стратегия [9].

Для изучения функционального состава растительных сообществ необходимо иметь два набора данных: 1) детальная оценка участия видов растений в сообществе, 2) значения функциональных признаков для растений, образующих сообщество, а также большинства растений местной флоры. Целью настоящей работы было изучение роли функциональных признаков листьев и вклада CSR-стратегий в формировании наиболее распространенных на Северо-Западном Кавказе естественных субальпийских ветвистых лугов. Задачами работы было произвести оценку биомассы этих сообществ в Тебердинском национальном парке, выявить видовую структуру, измерить функциональные признаки листьев (площадь листа, УЛП, масса листа в водонасыщенном и сухом состоянии), рассчитать эколого-ценотические стратегии видов, а также оценить механизмы формирования сообщества за счет сравнения случайных, средних и средневзвешенных значений признаков и стратегий.

Материалы и методы

Субальпийский пояс Кавказа располагается на высоте от 1900 до 2650 м над уровнем моря и граничит с альпийским поясом по верхней границе и с верхнегорным лесным поясом — по нижней [10]. Он отличается благоприятным температурным режимом и интенсивным таянием снега весной. Это продлевает вегетационный период в понижениях рельефа, где накапливается снег, по сравнению с альпийским поясом [10]. Изученные субальпийские луга относятся к ассоциации *Betonici macranthae-Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko 2002. Они занимают в основном крутые склоны (7°–35°) южной экспозиции, с небольшой каменистостью и долей обнаженной почвы. Субальпийские луга этой ассоциации широко распространены в Тебердинском национальном парке и занимают 28,9% площади высокогорий (4867 га) [11].

Для оценки состава надземной фитомассы мы закладывали площадки размером 25 × 25 см, располагая их на случайном расстоянии от 1 до

7 м друг от друга вдоль трансект в субальпийском поясе горы Малая Хатипара и ее окрестностях в Тебердинском национальном парке. Каждая трансекта включала пять площадок и располагалась на высоте 2350–2650 м. Всего было собрано 100 укосов (35 укосов в 2020 г. и 65 — в 2021 г.), которые затем были разобраны по видам и взвешены. Бумажные пакеты сушили сначала на воздухе, а затем в сушильном шкафу (8 ч при 80 °C), сухую биомассу взвешивали на весах с точностью до 0,1 мг. Однофакторный дисперсионный анализ ANOVA в программе STATISTICA 8 по массам видов в разные годы показал, что между укосами 2020 г. и 2021 г. нет статистической разницы ($p = 0,538$), поэтому все укосы обрабатывали единым массивом.

Измерение функциональных признаков было произведено для 102 видов, найденных в укосах, по 10 листьев на один вид.

Для измерения площади листа мы брали полностью раскрывшиеся листья без следов патогенов и болезней. В полевых условиях срезали подходящий побег либо отдельный лист, которые помещали в полиэтиленовый пакет. До момента измерения в лаборатории побег или лист помещали в сосуд с водой, закрывали полиэтиленовым пакетом и ставили в холодильник на 6–8 ч для насыщения водой. Лист без черешка взвешивали и сканировали для измерения его площади с помощью программы ImageJ. Для измерения сухой массы лист высушивали в сушильном шкафу при температуре 80 °C 8 ч, затем сухой лист взвешивали. УЛП рассчитывали как площадь листа, деленную на массу сухого листа. Также мы рассчитали процент сухой массы в листе от полной массы листа.

Для определения стратегий растений мы использовали площадь листа, массу сухого листа и массу насыщенного водой листа. В программе «StrateFy — The global vascular plant CSR strategy calculator tool» [8] по нашим данным о трех функциональных признаках растений мы вычисляли процентное соотношение CSR-стратегий для всех видов. Для полученных данных нашли случайное, среднее и средневзвешенное значения признаков в сообществе. Средневзвешенное значение рассчитывали на основании вклада биомассы («вес вида») и значений признаков [12].

Случайные значения для признаков и стратегий мы рассчитывали в программе R-Studio 4.3.1 (R Core Team, 2021). Для этого мы создавали список, включающий весь набор значений признака или стратегии, а также список с числом видов на каждой из 100 площадок. Затем, с помощью функции sample(), из этого списка случайно брали значения, число которых было равно числу видов на площадке. Таким образом мы получали случайное значение признака для каждой площадки, которое затем сравнивали со средним и средневзвешенным значениями.

В программе R-Studio мы провели сравнение случайных, средних и средневзвешенных значений для трех стратегий (S, C, R) и пяти признаков (сухая и влажная масса листа, содержание сухого вещества в листе, УЛП, площадь листа), а также нашли среднее для случайных значений этих признаков. С помощью теста Шапиро `shapiro.test()` провели проверку на соответствие распределения нормальному. При нормальном распределении сравнение случайных, средних и средневзвешенных проводили с помощью теста Тьюки, в других случаях использовали тест Уилкоксона с поправкой Бонферрони для устранения проблемы множественных проверок.

Результаты

Средняя надземная фитомасса (масса сосудистых растений, мхов и ветоши прошлых лет) на площадке составляла 777 ± 50 г/м² (среднее значение $\pm$ ошибка среднего, $n = 100$), общая надземная биомасса (масса сосудистых растений и мхов) — 384 ± 21 г/м², масса ветоши прошлых лет (ВПЛ) — 393 ± 40 г/м², масса сосудистых растений — 383 ± 21 г/м², масса мхов — $0,85 \pm 0,26$ г/м². Эпигейные лишайники полностью отсутствовали. Всего обнаружено 105 видов сосудистых растений, в среднем в укосе встречалось $10 \pm 0,3$ видов растений. Зависимости между биомассой на площадке и числом видов не обнаружено (коэффициент корреляции Спирмена $\rho = -0,096$, $p = 0,342$). Доля злаков в сообществе составила $57,1 \pm 2,9\%$, разнотравья — $32,9 \pm 2,6\%$, бобовых — $8,9 \pm 1,4\%$, осок и ситников — $1,0 \pm 0,3\%$. Есть положительная зави-

симость между фитомассой на площадке и долей злаков и отрицательная — между фитомассой и долей разнотравья (коэффициент корреляции Спирмена $\rho = 0,34$, $p < 0,001$ и $\rho = -0,321$, $p < 0,001$).

На субальпийских лугах 80% всей фитомассы образуют 13 видов из 105: *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (26,5%), *Festuca varia* Haenke (23,3%), *Hedysarum caucasicum* M. Bieb. (8%), *Pulsatilla aurea* (Sommier & Levier) Juz. (3,9%), *Poa longifolia* Trin. (3,7%), *Betonica macrantha* K. Koch (2,8%), *Agrostis vinealis* Schreb. (2,3%), *Trollius ranunculinus* (Sm.) Stearn (2,2%), *Anemone narcissiflora* L. (2,2%), *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. (1,8%), *Bupleurum falcatum* L. (1,7%), *Geranium sylvaticum* L. (1,5%), *Veratrum album* L. (1,5%). Только три первых вида, образующие более 5% биомассы, можно считать доминантами сообщества [13].

При сравнении случайных и средних значений признаков оказалось, что среднее значимо выше случайного у массы сухого листа ($p = 0,015$) и процента сухого вещества в листе ($p < 0,001$), и ниже — у массы водонасыщенного листа ($p = 0,006$) и УЛП ($p < 0,001$). Не найдено значимых различий между случайными и средними величинами массы водонасыщенного листа и площади листа ($p = 0,428$). Средневзвешенное значение значимо отличается от среднего и выше у массы водонасыщенного листа ($p = 0,036$), массы сухого листа ($p = 0,002$) и процента сухой массы в листе ($p < 0,001$), а ниже — у УЛП ($p < 0,001$). Не было значимых различий между средними и средневзвешенными площади листа ($p = 0,125$) (рис. 1).

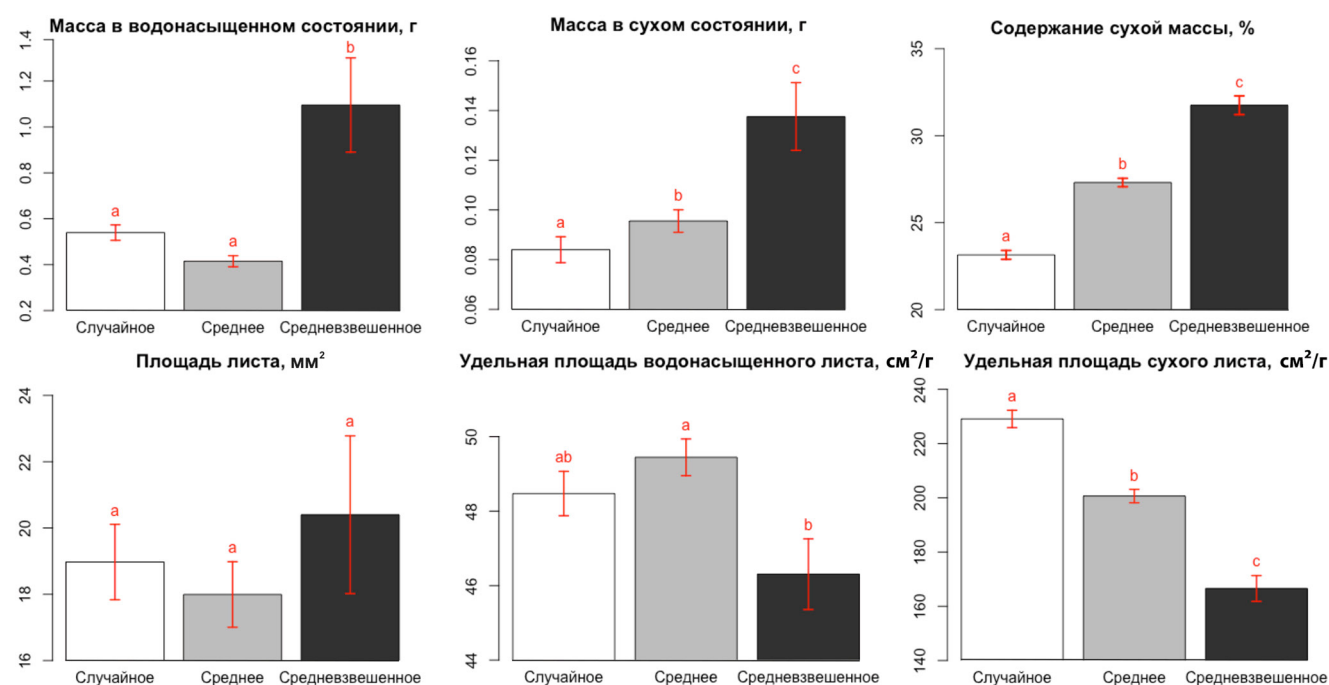


Рис. 1. Сравнение средних, средневзвешенных и случайных значений для шести функциональных признаков, $n = 100$. Усы — ошибка среднего. Разными буквами обозначены значимо отличающиеся варианты, одинаковые буквы говорят об отсутствии значимых отличий. При нормальном распределении сравнение проводили с помощью теста Тьюки, в других случаях использовали тест Уилкоксона с поправкой Бонферрони.

Средневзвешенные значения R-стратегии ($19,8 \pm 0,8\%$) были значимо ниже средних и случайных ($31,5 \pm 0,5\%$ и $35,7 \pm 0,6\%$ соответственно), а средневзвешенные значения S-стратегии ($51,8 \pm 1,6\%$), напротив, были больше средних и случайных ($46,6 \pm 0,8\%$ и $35,1 \pm 0,8\%$). Для C-стратегии не было значимых отличий между всеми значениями (рис. 2). В целом, среди компонентов сообщества преобладает стресс-толерантная стратегия, так как выявлено такое распределение средних значений: S – $46,6 \pm 0,8\%$, C – $29 \pm 0,6\%$, R – $31,5 \pm 0,5\%$.

Доминанты сообщества имеют следующие стратегии: *Calamagrostis arundinacea* (биомасса 101 г/м^2) – S/CSR, *Festuca varia* (89 г/м^2) – S, *Hedysarum caucasicum* (31 г/м^2) – CR/CSR (рис. 3). Наиболее выраженная конкурентная стратегия отмечена у *Veratrum album*, а рудеральная – у *Cerastium arvense*. Вклады S-стратегии и C-стратегии не имеют значимых корреляций с биомассой. Доля R-стратегии связана с уменьшением биомассы ($r = -0,349$, $p < 0,001$).

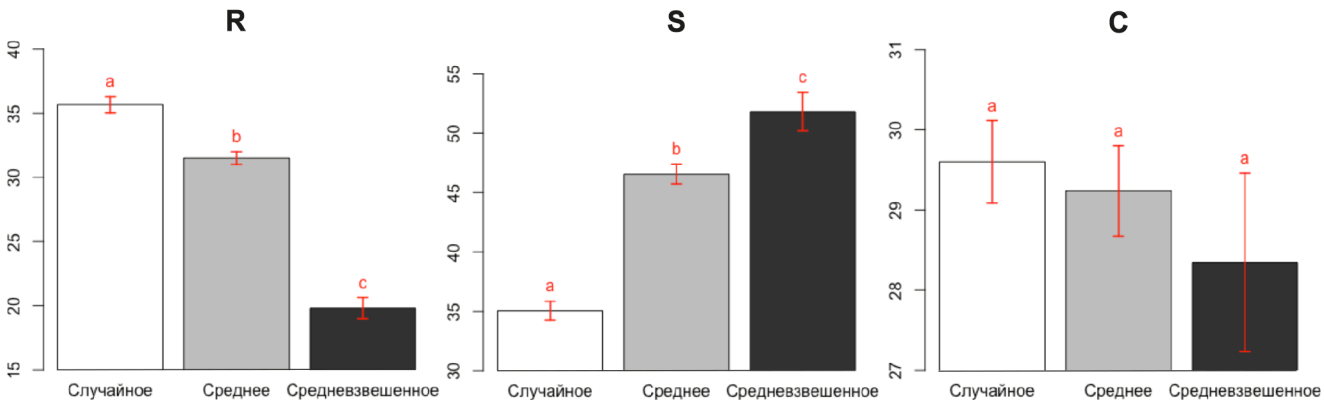


Рис. 2. Сравнение средних, средневзвешенных и случайных значений для R-стратегии, S-стратегии, C-стратегии, n = 100. Усы – ошибка среднего. Разными буквами обозначены значимо отличающиеся варианты, одинаковые буквы говорят об отсутствии значимых отличий. При нормальном распределении сравнение проводили с помощью теста Тьюки, в других случаях использовали тест Уилкоксона с поправкой Бонферрони.

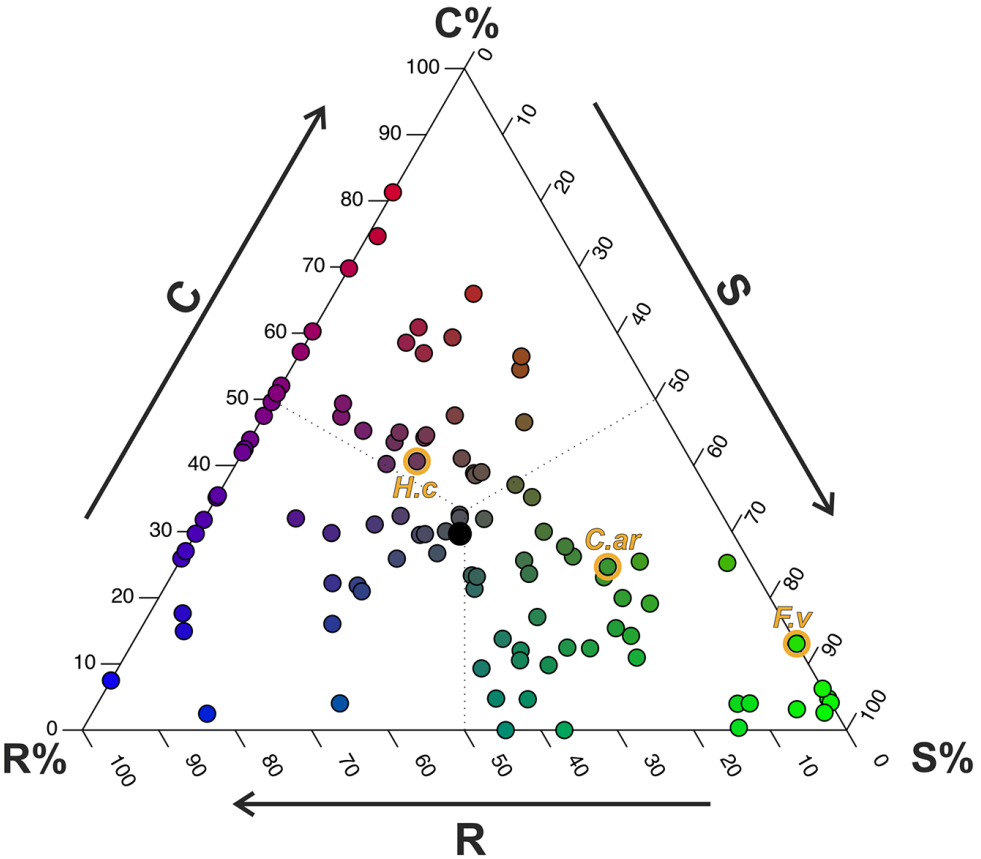


Рис. 3. Распределение видов в треугольнике CSR-стратегий. H.c – *Hedysarum caucasicum*, C.ar – *Calamagrostis arundinacea*, F.v – *Festuca varia*.

Обсуждение

Биомасса сосудистых растений в альпийских сообществах Тебердинского национального парка — в частности, на гераниево-копеечниковых лугах (318 г/м^2) — сравнима с биомассой на субальпийских [14]. В этом альпийском сообществе, как и на субальпийских вейниковых лугах, один из доминантов — *Hedysarum caucasicum*, в другом же (пестроовсяницево-луговое) — *Festuca varia* [14]. В сообществе субальпийского высокогорья надземная биомасса превышает биомассу нашего сообщества более чем в 2 раза. Однако ВПЛ там было меньше ($280 \pm 18 \text{ г/м}^2$), что связано с высокой скоростью разложения мортмассы в этом сообществе [17]. Субальпийские болота имели меньшую биомассу ($264 \pm 12 \text{ г/м}^2$), фитомассу ($631 \pm 32 \text{ г/м}^2$) и ВПЛ ($168 \pm 11 \text{ г/м}^2$), но гораздо большую массу мхов ($199 \pm 33 \text{ г/м}^2$). Доминантами болот среди функциональных групп были осоки и ситниковые (41%), также 37% составляли виды разнотравья [16]. Фитомасса наших субальпийских лугов превышает фитомассу субальпийских лугов Азербайджана — 350 г/м^2 [17] и субальпийских лугов Западных Альп ($130\text{--}320 \text{ г/м}^2$) [18].

Для компонентов сообщества (на основании сравнения случайных и средних значений) было важно меньшее значение массы водонасыщенного листа и удельной листовой поверхности, и большее значение массы сухого листа и доли сухого вещества. Сравнение средних и средневзвешенных значений признаков в сообществе субальпийских лугов показало, что для доминирования в сообществе важна большая масса листа (как сухая, так и влажная), а также большая доля сухого вещества в листе и меньшая УЛП.

Средняя площадь листа ($19,8 \pm 3,5 \text{ см}^2$) и УЛП ($223,2 \pm 9,0 \text{ см}^2/\text{г}$) в субальпийских сообществах оказались больше, чем в альпийских сообществах Кавказа ($7,6 \text{ см}^2$ и $187 \text{ см}^2/\text{г}$) [12] и больше, чем на высокогорных пастбищах восточной части Цинхай-Тибетского нагорья ($2,4 \text{ см}^2$ и $192 \text{ см}^2/\text{г}$) [19]. УЛП сравнима со значениями для альпийских сообществ Тебердинского национального парка [19, 20]. УЛП в сообществах Альп зависит от высоты: на высоте 600 м над уровнем моря она составляла $230 \text{ см}^2/\text{г}$, а на высоте 3000 м — $190 \text{ см}^2/\text{г}$, что сравнимо с нашим сообществом [21]. В исследовании Росбаха и др. [22], изменение УЛП между сообществами связывают с температурой, влияющей на участие видов в сообществах, что приводит к изменению среднего значения признака. Размер листа является хорошим признаком для изучения изменчивости экологических стратегий растений на крупномасштабных градиентах, а также может прогнозировать реакцию видов на изменение климата [23]. Мелколистные виды характерны

для высоких широт и высокогорий, и это обусловлено перепадами температур между днем и ночью [24].

Преобладающей стратегией для растений субальпийских лугов является стресс-толерантная стратегия, в то время как в сообществе субальпийского высокогорья доминирует конкурентная стратегия [25]. Доминирующая стресс-толерантная стратегия и большой вклад злаков хорошо согласуются с тем, что злаки часто обладают S/CSR-стратегией [8]. Стресс-толерантная стратегия также характерна для горных сообществ, так как в них большое влияние на растительность оказывают факторы стресса, ограничивающие фотосинтетическую продукцию: низкие температуры, недостаток элементов минерального питания и др. [6]. В сообществах альпийского пояса Кавказа — в частности, пестроовсяницево-луговое — растения также демонстрировали выраженность стресс-толерантной стратегии, а выраженность конкурентной стратегии у них была меньше [9]. Рудеральность наших сообществ ниже, чем других — например, горных лугов Тибета и Кордильер [8]. В альпийских сообществах Тибета стресс-толеранты преобладали при низкой интенсивности выпаса, а при увеличении выпаса доминировали конкуренты [26]. В высокогорьях Южных Альп доминировали стресс-толеранты [27], то же самое было отмечено для Французских Альп [28].

Заключение

Биомасса субальпийских лугов составила $384 \pm 21 \text{ г/м}^2$, что оказалось меньше, чем в субальпийском высокогорье, но больше, чем на болотах, и была сравнима с альпийскими гераниево-копеечниковыми лугами Тебердинского национального парка. Фитомасса составила $777 \pm 50 \text{ г/м}^2$. В составе сообщества преобладали злаки, их доля составляла $57,1 \pm 2,9\%$. К доминантам отнесены три вида: *Calamagrostis arundinacea* (26,5%), *Festuca varia* (23,3%) и *Hedysarum caucasicum* (8%). Компоненты сообщества, по сравнению с доминантами, имели меньшее значение массы водонасыщенного листа, меньшую долю сухой массы и большее значение УЛП (по результатам сравнения средних и средневзвешенных значений). Для доминирования в сообществе важна большая сухая масса листа, меньшее содержание воды в листе (т.е. большая доля сухого вещества), меньшая УЛП. Стресс-толерантная стратегия была преобладающей.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 19-14-00038п). Работа проведена без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Garnier E., Navas M.L., Grigulis K. *Plant functional diversity*. Oxford: Oxford Univ. Press; 2016. 249 pp.
2. Lachaise T., Bergmann J., Rilling M.C., van Kleunen M. Below- and aboveground traits explain local abundance, and regional, continental and global occurrence frequencies of grassland plants. *Oikos*. 2021;130(1):110–120.
3. Sporbert M., Welk E., Seidler G., et al. Different sets of traits explain abundance and distribution patterns of European plants at different spatial scales. *J. Veg. Sci*. 2021;32(2):e13016.
4. Егоров А.В., Онихченко В.Г. Структура видового разнообразия высокогорных растительных сообществ Тебердинского заповедника. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2011;116(4):65–75.
5. Arnillas C.A., Borer E.T., Seabloom E.W., et al. Opposing community assembly patterns for dominant and nondominant plant species in herbaceous ecosystems globally. *Ecol. Evol.* 2021;11(24):17744–17761.
6. Grime J. P. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester; N.Y; Brisbane; Toronto: J. Wiley and Sons; 1979. 222 pp.
7. Grime J.P. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd ed. Chichester: John Wiley and Sons; 2001. 417 pp.
8. Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B., et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *J. Funct. Ecol.* 2017;31(2):444–457.
9. Онихченко В.Г., Казанцева Е.С., Елумеева Т.Г., Захарова Е.А., Петрова С.Е., Ахметжанова А.А., Царегородцева А.А., Текеев Д.К. Абиотические факторы сильнее влияют на функциональные признаки, чем биотические: эксперименты с пересадками в высокогорьях. *Ж. общ. биол.* 2020;81(5):352–261.
10. Гулисашвили В.З. *Природные зоны и естественно-исторические области Кавказа*. М.: Наука; 1964. 327 с.
11. Onipchenko V.G., Pavlov V.N. Local plant species richness depends on the total area of alpine communities. *Dokl. Biol. Sci.* 2009;427(1):381–383.
12. Онихченко В.Г., Дудова К.В., Гулов Д.М., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Елумеева Т.Г. Функциональные признаки листьев растений важны для формирования состава альпийских растительных сообществ. *Ж. общ. биол.* 2022;83(2):127–137.
13. Работнов Т.А. *Луговоеведение*. М.: Изд-во МГУ; 1974. 384 с.
14. Onipchenko V.G. *Alpine Ecosystems in the Northwest Caucasus*. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers; 2004. 421 pp.
15. Гулов Д.М., Онихченко В.Г., Мартыненко В.Б., Федоров Н.И., Логвиненко О.А., Узденов У.Б., Хубиева О.П. Состав надземной фитомассы субальпийского высокоотравья в Тебердинском национальном парке. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2022;127(5):46–53.
16. Гулов Д.М., Федоров Н.И., Логвиненко О.А., Онихченко В.Г. Состав надземной фитомассы субальпийских болот в Тебердинском национальном парке. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2023;128(4):27–37.
17. Вагабов З.В. Фитомасса луговой растительности малого Кавказа (в пределах Азербайджана). *Проблемы ботаники. Флора и растительность высокогорий СССР и их хозяйственное использование*. Вып. 13. Баку; 1977:66–69.
18. Deleglise C., Loucougaray G., Alard D. Spatial patterns of species and plant traits in response to 20 years of grazing exclusion in subalpine grassland communities. *J. Veg. Sci*. 2011;22(3):402–413.
19. Шидаков И.И., Онихченко В.Г. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2007;112(4):42–50.
20. Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Wu Y. Leaf functional traits of plants of alpine pastures at the eastern Qinghai-Tibetan plateau. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2015;70(1):46–52.
21. Körner C. *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. 2nd ed. Berlin: Springer; 2003. 344 pp.
22. Rosbakh S., Römermann C., Poschold P. Specific leaf area correlates with temperature: new evidence of trait variation at the population, species and community levels. *Alp. Bot.* 2015;125(2):79–86.
23. Moles A.T. Being John Harper: Using evolutionary ideas to improve understanding of global patterns in plant traits. *J. Ecol.* 2018;106(1):1–18.
24. Wright I.J., Dong N., Maire V., et al. Global climatic drivers of leaf size. *Science*. 2017;357(6354):917–921.
25. Dudova K.V., Dudov S.V., Akhmetzhanova A.A., Onipchenko V.G., Dzhatdоеva T.M., Tekeev D.K. Competitive strategy of subalpine tall-grass species of the northwest Caucasus. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2019;74(3):140–146.
26. Wang J., Zhang C., Yang H., Mou C., Mo L., Luo P. Plant community ecological strategy assembly response to yak grazing in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau. *Land Degrad. Dev.* 2018;29(9):2920–2931.
27. Pierce S., Ceriani R.M., Andreis R., de, Luzzaro A., Cerabolini B. The leaf economics spectrum of Poaceae reflects variation in survival strategies. *Plant Biosyst.* 2007;141(3):337–343.
28. Boulangeat I., Lavergne S., Es J., van, Garraud L., Thuiller W. Niche breadth, rarity and ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients. *J. Biogeogr.* 2012;39(1):204–214.

Поступила в редакцию 13.10.2023

После доработки 31.03.2024

Принята в печать 25.04.2024

RESEARCH ARTICLE

Leaf functional traits and strategies of plants in subalpine *Calamagrostis* meadows of the North-Western Caucasus

T.V. Poloshevets¹ , V.G. Onipchenko^{1, 2, *} , E.V. Sandalova¹,
T.M. Dzhatdоеva³, T.G. Elumeeva¹ 

¹Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, 1–12 Leninskie Gory, Moscow, 119234 Russia;

²Teberdinsky National Park, lane Baduksky, 1, Teberda, Karachay-Cherkess Republic, 369210, Russia;

³Medical Institute of North Caucasian State Humanitarian Academy,
Kosmonavtov 100, Cherkessk, Karachay-Cherkess Republic, 369015 Russia

*e-mail: vonipchenko@mail.ru

The analysis of plant functional traits and strategies is the main direction to study the formation mechanisms of the composition and structure of plant communities. Comparison of the mean species trait values with a random sample of a local flora allows us to determine the importance of the trait for the plant community formation. Comparison of mean and weighted mean shows the role of the trait in dominance. The aim of this work was to study the role of leaf functional traits and the contribution of Grime's CSR strategies in the formation of *Calamagrostis* subalpine meadows, which are the most widespread in the north-western Caucasus. The aboveground biomass in these communities is 384 ± 21 g/m² (mean and standard error of the mean), the mass of litter of previous years is 393 ± 40 g/m². The share of grasses in the community is $57,1 \pm 2,9\%$, forbs — $32,9 \pm 2,6\%$, legumes — $8,9 \pm 1,4\%$, sedges and rushes — $1 \pm 0,3\%$. The three species can be considered as dominants: *Calamagrostis arundinacea* (26,5% of the total phytomass), *Festuca varia* (23,3%), *Hedysarum caucasicum* (8%). The dominants of community have a high leaf dry mass, a lower leaf water content, a smaller specific leaf area. The community components are characterized by a lower mass of the water-saturated leaf and dry matter content, and a higher specific leaf area. Dominants and components in the community are characterized by a greater contribution of the stress-tolerant strategy.

Keywords: functional traits, ecological strategies, subalpine meadows, *Calamagrostis arundinacea*, aboveground biomass, weighted mean

Funding: The research was funded by Russian Science Foundation, project number 19-14-00038п.

Сведения об авторах

Полошевец Таисия Владимировна — магистрант кафедры экологии и географии растений биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-43-10; e-mail: po.taya@yandex.ru; ORCID: <https://orcid.org/0009-0004-9493-2403>

Онипченко Владимир Гертурдович — докт. биол. наук, зав. кафедрой экологии и географии растений биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-43-10; e-mail: vonipchenko@mail.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1626-1171>

Сандалова Елизавета Владимировна — аспирант кафедры экологии и географии растений биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-43-10; e-mail: cataphyll@list.ru

Джатдоева Тамара Магомедовна — ассистент кафедры биологии Медицинского института Северо-Кавказской государственной академии. Тел.: 8-495-939-43-10; e-mail: dzhatdоеva1975@mail.ru

Елумеева Татьяна Георгиевна — канд. биол. наук, доц. кафедры экологии и географии растений биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-43-10; e-mail: elumeeva@yandex.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0589-830X>