

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ



УДК: 581.55

Функциональные признаки растений и разнообразие субальпийских пестрокостровых лугов Северо-Западного Кавказа**С.Д. Варыбок¹, В.Г. Онипченко^{1, 2, 3, *} , Д.М. Гулов⁴ , Т.Г. Елумеева¹** ¹*Биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12;*²*Карачаево-Черкесский университет имени У.Д. Алиева, Россия, 36920, г. Карачаевск, Карачаево-Черкесская Республика, ул. Ленина, д. 29;*³*Тебердинский национальный парк, Россия, 369210, Карачаево-Черкесская Республика, г. Теберда, пер. Бадукский, д. 1;*⁴*Институт биологии, Российская академия наук, Россия, 450054, Республика Башкортостан, г. Уфа, пр. Октября, д. 69*
**e-mail: vonipchenko@mail.ru*

На примере субальпийских пестрокостровых лугов (ПКЛ) Северо-Западного Кавказа оценена роль функциональных признаков листа (площади, массы, удельной листовой поверхности, содержания воды) и высоты растений, а также эколого-ценотических CSR-стратегий Ф. Грайма для формирования состава сообщества и доминирования в нем растений. ПКЛ развиваются в условиях бесснежной зимы и глубокого промерзания почв, служат уникальными пастбищами для высокогорных копытных. В работе проверена гипотеза, согласно которой значения функциональных признаков и стратегий растений на ПКЛ отличны от полученных ранее значений для других высокогорных фитоценозов Кавказа в сторону большей выраженности стресс-толерантности (S) и рудеральности (R). Запасы надземной биомассы составляют 349 ± 15 г/м². Все изученные признаки важны для отбора в состав сообщества: показатели размерных характеристик листа на ПКЛ в 10 раз ниже, чем в модельном фитоценозе. Доминированию в сообществе способствуют более мелкие сухие и жесткие листья при большей функциональной высоте особи. Средние значения вклада C:S:R-стратегий составили 26:45:29%. Высокий вклад стресс-толерантной стратегии важен как для отбора видов в сообщество, так и для доминирования в нем. Высокое функциональное богатство зафиксировано по признаку содержания воды в листе, функциональная дивергенция высока только по размерным признакам листа.

Ключевые слова: функциональные признаки, эколого-ценотические стратегии, функциональное разнообразие, субальпийские луга, надземная биомасса, удельная листовая поверхность

DOI: 10.55959/MSU0137-0952-16-79-4-16

Введение

Одна из центральных задач современной экологии — выявление зависимости механизмов изменения состава и структуры сообществ от их функционального разнообразия [1], оценка которого базируется на анализе функциональных признаков растений [2]. Исследования в рамках функционального подхода позволят лучше предсказывать динамику фитоценозов в ответ на антропогенное влияние [3], в том числе — на глобальное изменение климата [4].

Чаще всего в качестве функциональных признаков выступают признаки листа — например, размерные характеристики: площадь (LA, leaf area) и масса, удельная листовая поверхность

(УЛП). Они изменчивы в широких пределах в зависимости от условий среды [5], а также позволяют оценить эффективность поглощения и использования ресурсов организмом [6]. Высота растения также — один из самых репрезентативных признаков [7], она играет важную роль в исходе конкуренции [8]. Комбинации признаков характеризуют экологические CSR стратегии видов Раменского-Грайма: C — competitor, «конкурент», S — stress-tolerant, «стресс-толерант» и R — ruderal, «рудерал» [9]. Их вклад возможно количественно оценить на основании функциональных признаков листьев [10].

В процессе описания функционального разнообразия рассчитывают средние, средневзвешен-

ные по участию (community weighted mean, CWM) и случайные средние значения. Последние — на основе предположения о том, что вид мог бы обладать любым значением признака, встречающимся у видов региональной флоры. Сравнение среднего со случайным выявляет, важен ли признак для вхождения в состав сообщества. Сравнение средних с CWM показывает, важен ли признак для доминирования вида в фитоценозе. Индексы функционального разнообразия: функциональное богатство (functional richness, FRic), выравненность (functional evenness, FEve), дивергенция (functional divergence, FDiv) связаны с характером распределения значений признаков в фитоценозе [11, 12]. Они позволяют оценить относительное влияние среды на состав сообщества. Значительное влияние абиотических факторов приводит к конвергенции, схождению признаков, низким FDiv и FRic. Влияние биотических факторов приводит к локальному увеличению внутривидовой изменчивости и дивергенции, расхождению признаков особей, высокому FDiv [13].

Удобный объект для исследования функционального разнообразия — высокогорные сообщества. Они мало нарушены человеком, имеют богатый флористический состав и сомкнутую структуру, благодаря чему неоднородные условия среды обеспечивают высокую контрастность фитоценозов [12, 14]. Однако функциональная структура данных сообществ относительно мало исследована [15]. Ранее в фитоценозах альпийского пояса Кавказа были измерены функциональные признаки и оценены CSR-стратегии [15, 16]. Наравне с преобладанием видов S-стратегии, в некоторых сообществах высок средний вклад как C-, так и R-стратегий. Показано, что функциональные признаки листьев важны как для возможности произрастания видов в составе альпийских сообществ, так и для доминирования в них [16]. Подобные работы в субальпийском поясе единичны. Отмечено, что наравне с S-стратегией в некоторых сообществах высок вклад C-стратегии [8]. Пестрокостровые луга (ПКЛ) развиваются по наветренным платообразным возвышенностям и крутым склонам южной экспозиции в уникальных для субальпийского пояса условиях: они не покрыты снегом в зимнее время, вследствие чего из-за глубокого промерзания почвы снижена микробиологическая активность и растения испытывают недостаток элементов минерального питания (ЭМП). Также ПКЛ служат основными осенне-зимними и весенними пастбищами для туров, серн и оленей. Поедание фитомассы высокогорными копытными повышает интенсивность круговорота на ПКЛ, а оставленные продукты жизнедеятельности — продуктивность. В связи с этим мы рассматриваем гипотезу доминирования на ПКЛ видов стресс-толерантов наряду с относительно большим участием рудералов. Цель

настоящей работы — проверка этой гипотезы и оценка роли функциональных признаков листьев и высоты в формировании структуры субальпийских ПКЛ, изучение параметров их функционального разнообразия. Для достижения цели поставлены задачи: 1) изучить состав надземной биомассы ПКЛ; 2) оценить роль CSR-стратегий и функциональных признаков листьев, а также высоты растений для формирования состава и доминирования видов на ПКЛ; 3) рассчитать показатели функционального разнообразия для оценки влияния биотических и абиотических факторов на структуру ПКЛ.

Материалы и методы

Материал для исследования надземной фитомассы собрали методом укосов на Северо-Западном Кавказе в 2021 и 2022 гг. с июля по август на территории Тебердинского национального парка в окрестностях г. Малая Хатипара. Вдоль трансект на высоте 2300–2600 м над уровнем моря преимущественно в сообществах с преобладанием в структуре *Bromus variegatus* на случайных расстояниях заложили 100 пробных площадок 25 × 25 см. С них срезали надземную биомассу, собрали мортмассу, мхи и эпигейные лишайники и в свежем состоянии разобрали на соответствующие фракции, надземную биомассу — по видам сосудистых растений (определение видов произвели в камеральных условиях). Номенклатура в работе дана согласно В.Г. Онипченко и А.С. Зернову [17]. Пожелтевшие листья прибавили к биомассе соответствующего вида.

После разбора образцы поместили в бумажные пакеты и сушили пробы до постоянной массы (8–36 ч при 80°C). Затем взвесили на технических весах (точность до 0,1 г), более мелкие образцы — на полуаналитических весах (точность до 0,0001 г). Все значения пересчитали на один м². Рассчитали надземную фитомассу как сумму мортмассы, биомассы сосудистых растений, массы мхов и лишайников. На основе данных о составе биомассы рассмотрели ранговое распределение видов в сообществе по биомассе.

Функциональные признаки измерили согласно международному протоколу [18]. Для каждого вида собрали не менее 10 хорошо развитых и неповрежденных листьев. Их в водонасыщенном состоянии взвесили и отсканировали для определения LA, а после высушили при температуре 80°C не менее 6 ч до постоянной массы и вновь взвесили. УЛП (в см²/г) рассчитали как отношение LA к сухой массе листа. Высоту измерили 25 раз для каждого вида как кратчайшее расстояние от верхних хорошо развитых листьев до субстрата. Детально методика измерений изложена ранее [8]. Для вычисления степени выраженности CSR-стратегий для каждого вида использовали калькулятор StrateFy [10].

Рассчитали средние и средневзвешенные (по надземной биомассе видов) признаки и стратегии на 100 площадках сообщества. В среде R-Studio 4.3.1 (R Core Team, 2021) также рассчитали случайные средние: имея данные с показателями для 443 вида высокогорной флоры Тебердинского национального парка, мы случайным образом выбрали из них значения для каждой площадки в соответствии с числом видов на ней и находили среднее. Возможность повторного выбора значения признака или стратегии была исключена. Случайный выбор для всех 100 площадок провели 100 раз. Затем сравнили все 100 выборок случайных значений со средними с помощью непараметрического критерия Вилкоксона для сопряженных пар. Его же использовали при сравнении средних и средневзвешенных, распределение которых также часто отличалось от нормального.

По всем площадкам и для каждого функционального признака в R-Studio 4.3.1 вычислили три показателя функционального разнообразия. Для расчета FRic, FEve использовали функцию 'dbFD' из пакета 'FD' [19]. FDiv рассчитали непосредственно по формуле [11].

Для полученных случайных значений признаков по 100 площадкам также вычислили FRic, FEve, FDiv. Структуру сообществ по биомассе на

каждой площадке оставили неизменной. Затем сравнили полученные для модели 100 значений каждого индекса по всем признакам с наблюдаемым распределением показателей на ПКЛ с помощью критерия Вилкоксона.

Результаты

Надземная биомасса составила 349 ± 15 г/м² (среднее и его ошибка, $n=100$, здесь и далее), мортмасса – 293 ± 17 г/м², общая надземная фитомасса – 664 ± 26 г/м², масса эпигейных лишайников – $1,6 \pm 0,7$ г/м² и мхов – $22,2 \pm 4,44$ г/м². В составе фитомассы сосудистые растения составляли $54,2 \pm 1,5\%$, мортмасса – $42,9 \pm 1,4\%$, мхи – $2,9 \pm 0,6\%$. Наибольшую долю мхов составил *Rhytidium rugosum*. Номенклатура дана согласно Е.А. Игнатовой и др. [20]. Печеночники не были встречены. ПКЛ принадлежат к злаково-разнотравным лугам. Разнотравье образует около $42,2 \pm 2,0\%$ надземной биомассы, злаки – $27,4 \pm 2,1\%$, осоки и ситники – $22,0 \pm 1,8\%$, бобовые – $7,2 \pm 1,0\%$, древесные – $1,2 \pm 0,6\%$.

Число видов сосудистых растений, отмеченных на укусных площадках, варьировало от 7 до 21, в среднем $11,7 \pm 0,3$. Максимальная биомасса наблюдается при большем, нежели среднее, числе видов. На ПКЛ отмечены 6 доминантов (видов,

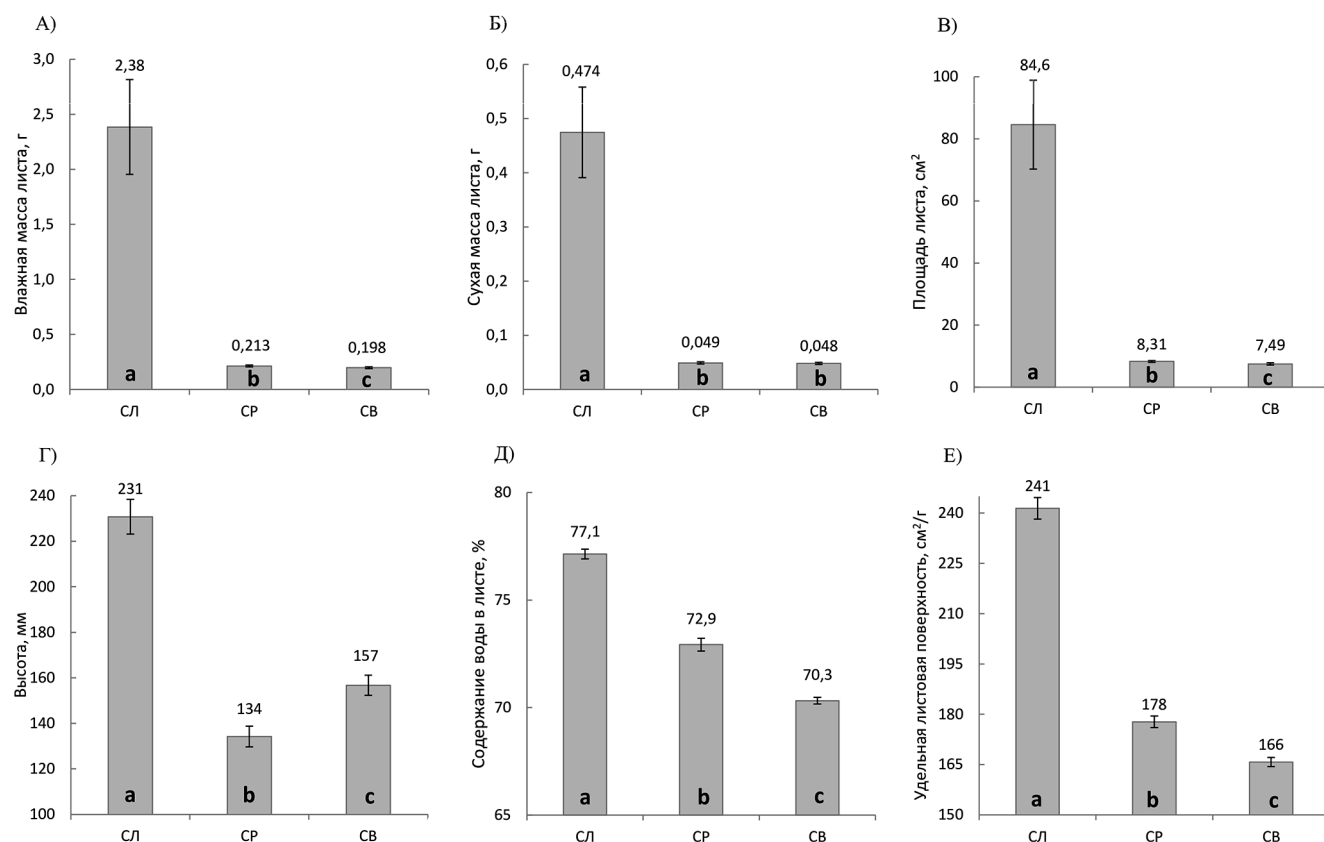


Рис. 1. Сравнение случайных (СЛ), средних (СР) и средневзвешенных (СВ) значений шести функциональных признаков: А – влажной массы листа, Б – сухой массы листа, В – площади листа, Г – высоты, Д – содержания воды в листе, Е – удельной листовой поверхности. Непересекающиеся буквы **a, b, c** показывают отличия по тесту Вилкоксона на уровне значимости $p < 0,05$, $n = 100$. Значения, не отличающиеся по тесту, отмечены одинаковыми буквами. Вертикальный отрезок (усы) показывает ошибку среднего.

образующих более 5% надземной массы — согласно Т.А. Работнову [21]): *Carex humilis* (15,9%), *Bromus variegatus* (15,6%), *Plantago atrata* (8,9%), *Scabiosa caucasica* (8,7%), *Calamagrostis arundinacea* (5,7%), *Festuca ovina* (5,2%) и 38 редких видов, чей вклад в биомассу составил < 0,1% (для отдельных видов). У видов наблюдается схожесть значений биомассы, при этом в ранговом распределении изменение показателей неравномерно, а ступенчато, особенно у доминантов, распределенных попарно.

Средние значения размерных характеристик листа, УЛП, содержания воды в листе, высоты растений на ПКЛ ниже, чем случайные средние (рис. 1). При этом для размерных характеристик показатели различаются в 10 раз.

На ПКЛ преобладают стресс-толеранты со средним вкладом $45,5 \pm 0,6\%$. Высокий вклад данной стратегии важен как для отбора в сообщество, так и для доминирования в нем (рис. 2). При этом в ПКЛ отбираются виды с меньшим вкладом конкурентной и рудеральной стратегий, а доминируют виды с меньшим вкладом R-стратегии.

Получены наблюдаемые и случайные индексы функционального разнообразия для шести признаков (таблица). Высокое богатство зафиксировано лишь по признаку содержания воды в листе (0,71): виды по-разному реагируют на водный стресс, на площадках сосуществуют суккуленты и ксерофиты. Богатство по признакам высоты (0,12), сухой массы листа (0,17) и УЛП (0,38) ниже случайной величины, тогда как влажной массы (0,23) и площади листа (0,18) — выше. Дивергенция высока только по размерным признакам листа (0,76–0,83). Судя по низкой дивергенции оставшихся признаков, на площадках сосуществуют виды с мягкими крупными листьями и мелкими жесткими, обводненными и сухими, виды разной высоты. FDiv по всем рассмотренным признакам на ПКЛ выше, чем на модельном лугу, за исключением содержания воды в листе (0,07). Функциональная выравненность всех признаков оказалась сходной (от 0,391 до 0,466), FEve принимает средние значения. При этом на ПКЛ по сравнению с модельным сообществом наблюдается большая выравненность по всем признакам (таблица).

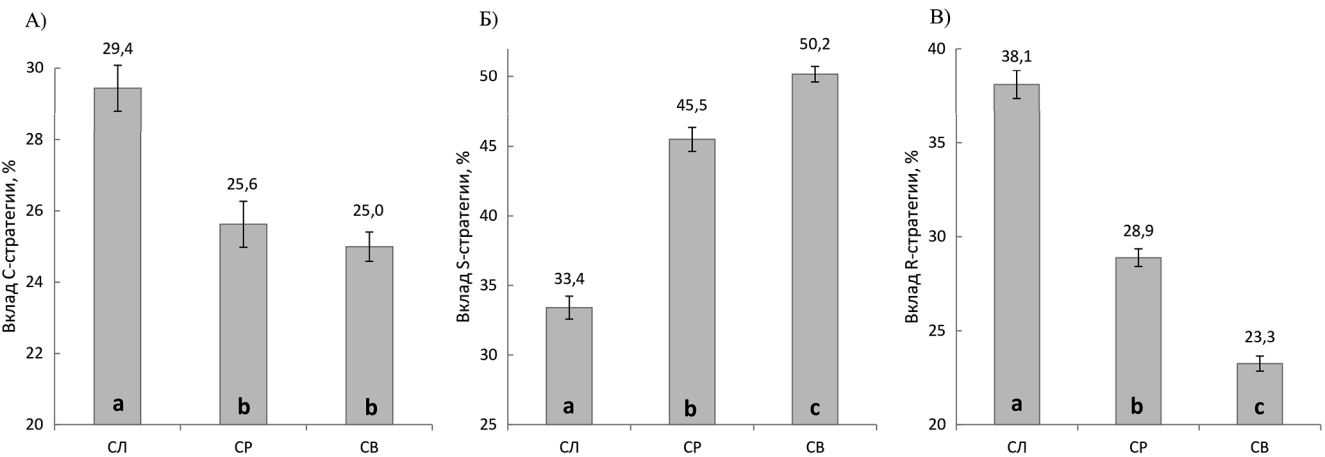


Рис. 2. Сравнение случайных (СЛ), средних (СР) и средневзвешенных (СВ) значений: А — вклада С-стратегии, Б — вклада S-стратегии, В — вклада R-стратегии. Непересекающиеся буквы **a, b, c** показывают отличия по тесту Вилкоксона на уровне значимости $p < 0,05$, $n = 100$. Значения, не отличающиеся по тесту, отмечены одинаковыми буквами. Вертикальный отрезок (усы) показывает ошибку среднего.

Таблица

Сравнение индексов функционального разнообразия в модельном сообществе (случ.) и на пестрокопцовых лугах (набл.) по шести функциональным признакам

Индекс Показатель	FRic наблюдаемый	FRic случайный	FEve наблюдаемый	FEve случайный	FDiv наблюдаемый	FDiv случайный
Высота	0,12±0,01	0,23±0,01	0,45±0,02	0,42±0,02	0,62±0,02	0,73±0,01
Влажная масса листа	0,23±0,01	0,05±0,02	0,39±0,02	0,33±0,01	0,83±0,01	0,94±0,00
Сухая масса листа	0,17±0,01	0,21±0,04	0,42±0,02	0,26±0,01	0,79±0,01	0,97±0,00
Площадь листа	0,18±0,01	0,06±0,01	0,40±0,02	0,24±0,01	0,76±0,02	0,96±0,00
Содержание воды в листе	0,71±0,01	0,73±0,02	0,47± 0,01	0,41±0,01	0,07±0,00	0,05±0,00
УЛП	0,38±0,01	0,59±0,01	0,44±0,02	0,37±0,01	0,28±0,01	0,42±0,01

Примечания: Полужирным шрифтом отмечены различающиеся по критерию Вилкоксона индексы FRic — функционального богатства, FEve — функциональной выравненности и FDiv — функциональной дивергенции на уровне значимости $p < 0,05$, $n = 100$. УЛП — удельная листовая поверхность.

Обсуждение

Впервые исследована структура надземной фитомассы ПКЛ. Значение надземной биомассы оказалось схожим с таковым для альпийских гераниево-копеечниковых и пестроовсяницевых лугов [14]. На вейниковых лугах [22] и в высокотравье (здесь и далее согласно Д.М. Гулову и др. [23]) Северо-Западного Кавказа биомасса выше. Это ожидаемо, поскольку продукция растений часто уменьшается в бесснежных сообществах [14]. Более низкие значения отмечены на субальпийских болотах [24], а также на альпийских лишайниковых пустошах и коврах [14]. Для большинства высокогорных сообществ надземная биомасса колеблется от 100 до 600 г/м² и в среднем составляет 200 г/м² [12]. Относительно высокое значение биомассы на ПКЛ вероятно связано с деятельностью копытных, за счет экскрементов которых повышается богатство почв и продуктивность сообществ.

Мортмасса ПКЛ оказалась в среднем ниже, чем на вейниковых лугах, но сравнимой с показателем высокотравья и выше, чем для болот. В альпийских сообществах лишь на пестроовсяницевых лугах мортмасса гораздо выше. Небольшие запасы на ПКЛ связаны с их использованием в качестве зимних пастбищ, а в высокотравье — интенсивным биологическим круговоротом [23].

Массы мхов и эпигейных лишайников на ПКЛ превышают показатели субальпийских фитоценозов, исключение составляют болота. В альпийских сообществах масса мохообразных существенно ниже, чем на ПКЛ, тогда как представленность эпигейных лишайников, наоборот, выше [14]. На вейниковых лугах и в высокотравье высокое проективное покрытие сосудистых растений, лишайники вовсе не встречаются. Наличие мхов определяется как наличием открытых участков [14], так и доступностью воды, ЭМП [25]. В аналогичных ПКЛ местообитаниях в альпийском поясе располагаются лишайниковые пустоши, где свободные от сосудистых растений надземные участки заняты лишайниками. На ПКЛ более благоприятные значения температуры и влажности, и в прогалинах лишайники вытесняются мхами, имеющими более высокую скорость роста: их продукция ежегодно составляет около 30% от биомассы.

Анализ видового состава надземной биомассы сосудистых растений выявил шесть доминантных видов. Существует предположение, что направления изменения признаков у доминирующих и недоминирующих видов могут быть противоположными в связи изменением среды доминантами [26]. Если считать доминирование показателем приспособленности [13], то в нашем случае «пара» граминоидов с наибольшей биомассой — наиболее приспособленная к абиотическим факторам группа, поэтому отвечает общей закономерности «повышения стресс-толерантности». Вторая же пара разнотравных видов про-

тивоположно отвечает на окружающую среду, уже преобразованную доминантами [26].

При сравнении средних и случайных значений функциональных признаков выявлено, что отбор идет в пользу особей с более мелкими, жесткими листьями с низким содержанием воды. В результате сравнения средних со средневзвешенными показано, что доминированию в сообществе способствуют более мелкие сухие и жесткие листья при большей высоте особи.

Средневзвешенные размерные характеристики листа на ПКЛ были ниже, чем в других субальпийских сообществах Тебердинского национального парка: в 1,5–2 раза ниже, чем на вейниковых лугах [22] и болотах, и более чем в 30 раз ниже, чем в высокотравье [27]. Эти же показатели были выше на ПКЛ в 1,5–2 раза по сравнению с альпийскими фитоценозами, за исключением гераниево-копеечниковых лугов [15]. С увеличением площади листа возрастает конкурентоспособность [28]. Аналогично в сообществах с большей, чем на ПКЛ, средней площадью листа, в среднем выше вклад видов конкурентной стратегии.

Средневзвешенная УЛП на ПКЛ ниже, чем в высокотравье и болотах [27], но значительно выше, чем на вейниковых лугах. Она же выше, чем на пестроовсяницевых лугах и на альпийских пустошах, но несколько ниже, чем на коврах, сложенных преимущественно видами разнотравья [15]. Средняя УЛП на ПКЛ ниже, чем в альпийских сообществах в Давосе (190 см²/г) [12]. Снижение средней УЛП в порядке «высокотравье > вейниковые луга > болота > пестроостровые луга» может быть связано со снижением доступности ЭМП [29].

На ПКЛ преобладают стресс-толеранты. В пределах субальпийского пояса более высокие значения стресс-толерантности отмечены только на вейниковых лугах, на болотах — они схожи со значениями на ПКЛ. В альпийских сообществах средневзвешенный вклад S-стратегии почти во всех случаях превышал полученные значения для ПКЛ [16]. Средневзвешенный вклад R-стратегии выше в высокотравье, что, возможно, объясняется деятельностью полевков и медведей [14], и также выше на болотах и на альпийских коврах. В последнем случае — в связи с коротким вегетационным сезоном [16]. При этом средневзвешенный вклад для видов остальных фитоценозов был ниже. Относительно высокий вклад рудералов на ПКЛ может объясняться регулярным отчуждением биомассы копытными.

Высокое функциональное богатство (FRic) зафиксировано на ПКЛ лишь по признаку содержания воды в листе. В целом, растения высокогорий вынуждены адаптироваться скорее к суровым условиям местообитания, нежели к высокой конкуренции, и лишь немногие виды устойчивы к недостатку тепла или аридности, поэтому функциональное разнообразие травянистых растений

уменьшается от мезофитных сообществ к более сухим [30]. FRic на ПКЛ по признаку УЛП и высоты сильно ниже, чем случайные значения, что может быть связано со значительным влиянием абиотических факторов [13]. Также на ПКЛ по сравнению с модельным сообществом наблюдается большая выравненность по распределению всех признаков, поскольку «сборка» сообщества подчинена экологическим закономерностям. Дивергенция высока только по размерным признакам листа, она может служить показателем конкуренции. Низкая дивергенция по оставшимся функциональным признакам — УЛП, содержанию воды в листе, высоте — говорит о сосуществовании в сообществе видов с мягкими крупными листьями и мелкими жесткими, обводненными и сухими, видов разной высоты. Вероятно, на разброс почти всех признаков сильнее влияют абиотические факторы [13], большинство видов подчиняется закономерности повышения вклада стресс-толерантной стратегии, конвергируют (случайные FDiv ниже наблюдаемых). Исключение составляет признак содержания воды в листе: виды в сообществе дивергируют (случайная FDiv выше наблюдаемой), вероятно, ввиду конкуренции за воду [13].

Заключение

Надземная биомасса ПКЛ составила 349 ± 15 г/м², мортмасса — 293 ± 17 г/м², масса эпигейных лишайников — $1,6 \pm 0,7$ г/м², мхов — $22,2 \pm 4,44$ г/м² и общая надземная фитомасса — 664 ± 26 г/м². Средние

значения размерных характеристик листа, УЛП, содержания воды в листе, высоты растений на ПКЛ ниже, чем случайные средние для данного фитоценоза. Следовательно, эти показатели важны для отбора видов в состав сообщества. Средневзвешенные значения влажной массы листа, содержания воды в листе, площади листа и УЛП на ПКЛ меньше средних, а высота — больше. Это свидетельствует о важности более мелких сухих и жестких листьев при большей функциональной высоте особи для доминирования в сообществе. Преобладающей стратегией для видов ПКЛ является стресс-толерантная. Большая стресс-толерантность и меньшая конкурентность и рудеральность способствуют отбору видов на ПКЛ, а доминированию в сообществе способствует еще больший вклад S-стратегии и меньший вклад R-стратегии. Зафиксирован высокий показатель дивергенции по размерным характеристикам листа. Функциональное богатство для всех признаков было небольшим, за исключением содержания воды в листе: виды имеют разные адаптации водному стрессу, на ПКЛ встречаются как ксерофиты, так и суккуленты.

Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова № 121032500089-1. Работа проведена без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Myers-Smith I., Thomas H., Bjorkman A. Plant traits inform predictions of tundra responses to global change. *New Phytol.* 2019;221(4):1742–1748.
- Violle C., Navas M., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. Let the concept of trait be functional! *Oikos*. 2007;116(305):882–892.
- Laliberte E., Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*. 2010;91(1):299–305.
- Joswig J., Wirth C., Schuman M. et al. Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. *Nat. Ecol. Evol.* 2022;6(1):36–50.
- Wright I., Dong N., Maire V., et al. Global climatic drivers of leaf size. *Science*. 2017;357(6354):917–921.
- Onoda Y., Wright I., Evans J., Hikosaka K., Kitajima K., Niinemets Ü., Poorter H., Tosens T., Westoby M. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economic spectrum. *New Phytol.* 2017;214(4):1447–1463.
- Moles A., Warton D., Warman L., Swenson N.G., Laffan S.W., Zanne A.E., Pitman A., Hemmings F.A., Leishman M.R. Global patterns in plant height. *J. Ecol.* 2009;97(5):923–932.
- Dudova K.V., Dzhatdоеva T.M., Dudov S.V., Akhmetzhanova A.A., Tekeev D.K., Onipchenko V.G. Competitive strategy of subalpine tall-grass species of the Northwestern Caucasus. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2019;74(3):140–146.
- Grime J.P. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd ed. Chichester: John Wiley and Sons; 2001. 417 pp.
- 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.
- Mason N.W.H., Mouillot D., Lee J.B., Wilson W.G. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*. 2005;111(1):112–118.
- Körner C. *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. 2nd ed. Berlin: Springer; 2003. 344 pp.
- Garnier E., Navas M.L., Grigulis K. *Plant functional diversity*. Oxford: Oxford Univ. Press; 2016. 249 pp.
- Onipchenko V.G. Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus. Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Academic Publishers; 2004. 421 pp.
- Онипченко 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. *Журнал Общей Биологии*. 2022;83(2):127–137.
- Онипченко В.Г., Дудова К.В., Ахметжанова А.А., Хомутовский М. И., Джатдоева Т.М., Текеев Д.К., Елу-

меева Т.Г. Какие стратегии растений способствуют их доминированию в альпийских сообществах? *Журнал Общей Биологии*. 2020; 81(1):37–46.

17. Онипченко В.Г., Зернов А.С. *Сосудистые растения Тебердинского национального парка, вып. 99Б*. М.: Флора и фауна заповедников. 2022. 177 с.

18. Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E. et al. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 2013;61(3):167–234.

19. Laliberté E., Legendre P., Shipley B. 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0–12. <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/index.htm>

20. Игнатов Е.А., Игнатов М.С., Константинова Н.А., Золотов В.И., Федосов В.Э., Онипченко В.Г. *Флора мохообразных Тебердинского национального парка, вып. 112а*. М.: Флора и фауна заповедников; 2022. 108 с.

21. Работнов Т.А. *Луговедение*. М.: Изд-во МГУ; 1974. 384 с.

22. Poloshevets T.V., Onipchenko V.G., Sandalova E.V., Dzhatdueva T.M., Elumeeva T.G. Leaf functional traits and strategies of plants in subalpine Calamagrostis meadows of the North-Western Caucasus. *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2024;79(1):9–14.

23. Гулов Д.М., Онипченко 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.

24. Гулов Д.М., Федоров Н.И., Логвиненко О.А., Онипченко В.Г. Состав надземной фитомассы субаль-

пийских болот в Тебердинском национальном парке. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2023; 128(4):27–37.

25. Sun S.Q., Wu Y.H., Wang G.X., Zhou J., Yu D., Bing H.J., Luo J., 2013. Bryophyte species richness and composition along an altitudinal gradient in Gongga Mountain, China. *PLoS One*. 2013;8(3):e58131.

26. Arnillas C., Borer E., Seabloom E. et al. Opposing community assembly patterns for dominant and nondominant plant species in herbaceous ecosystems globally. *Ecol. Evol.* 2021;11(24):17744–17761.

27. Гулов Д.М., Елумеева Т.Г., Федоров Н.И., Полощевец Т.В., Клинка Г.В., Логвиненко О.А., Джатдоева Т.М., Онипченко В.Г. Функциональные признаки листьев и экологические стратегии важны для формирования растительных сообществ субальпийских болот и высокоотравья. *Журнал Общей Биологии*. 2024;85(2):83–94.

28. 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.

29. Hodgson J.G., Montserrat-Marti G., Charles M. et al. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Ann. Bot.* 2011;108(7):1337–1345.

30. Spasojevic M.J., Grace J.B., Harrison S., Dam-schen E.I. Functional diversity supports the physiological tolerance hypothesis for plant species richness along climatic gradients. *J. Ecol.* 2014;102(2):447–455.

Поступила в редакцию 17.04.2024

После доработки 21.11.2024

Принята в печать 24.12.2024

RESEARCH ARTICLE

Functional plant traits and diversity of subalpine *Bromus variegatus* grasslands of the North-Western Caucasus

S.D. Varybok¹, V.G. Onipchenko^{1, 2, 3, *} , D.M. Gulov^{1, 4} , T.G. Elumeeva¹ 

¹Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskye gory, 1–12, Moscow, 119234, Russia;

²U.D. Aliyev Karachay-Cherkess State University,
ul. Lenina, 29, Karachayevsk, The Karachay-Cherkess Republic, 369200, Russia;

³Teberdinsky National Park, per. Baduisky, 1, Teberda, KCR, 369210, Russia;

⁴Institute of Biology, Russian Academy of Science, October Ave., 69, Ufa, 450054, Republic of Bashkortostan, Russia

*e-mail: vonipchenko@mail.ru

The role of leaf functional traits (leaf area, mass, specific leaf area — SLA, water content), plant height and Grime's CSR strategies in plant community formation and plant dominance was studied for subalpine grasslands of the NW Caucasus. These grasslands occur on snowless slopes with deep soil freezing and serve as pastures for high-mountain ungulates. We tested the hypothesis that plant community combines features of stress-tolerants and ruderals and differs from the previously studied high-mountain communities of the Caucasus. The mean aboveground biomass is 349 ± 15 g/m². Comparison of the mean species trait values with a random sample of a local flora revealed the importance of all studied traits for species selection into community, for instance, leaf size characteristics in grasslands are 10 times lower than in the model community. Comparison of mean and weighted mean shows that dominants of community have smaller dry and stiff leaves at higher functional height of the individual. The

mean values of the C:S:R contribution were 26:45:29%. The high contribution of S-strategy is important for both species selection into grasslands and dominance in them. High richness (FR) was recorded for the leaf water content. Divergence (FD) was high only for leaf size traits.

Keywords: *functional traits, ecological strategies, functional diversity, subalpine grasslands, aboveground biomass, specific leaf area*

Funding: The study was conducted under the state assignment of Lomonosov Moscow State University № 121032500089-1.

Сведения об авторах

Варыбок Софья Дмитриевна — магистрант кафедры экологии и географии растений биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-39-64; e-mail: svarybok@mail.ru

Онипченко Владимир Герtruдович — докт. биол. наук, проф., зав. кафедрой экологии и географии растений биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-39-64; e-mail: vonipchenko@mail.ru. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1626-1171>

Гулов Давут Меретгелдиевич — мл. науч. сотр. кафедры экологии и географии растений биологического факультета МГУ, аспирант Уфимского института биологии УФИЦ РАН. Тел.: 8-347-235-62-47; e-mail: davut.gulov.96@mail.ru. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4888-3223>

Елумеева Татьяна Георгиевна — канд. биол. наук, доц. кафедры экологии и географии растений биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-31-65; e-mail: elumeeva@yandex.ru. ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0589-830X>