

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 581.55

КОНКУРЕНТНАЯ СТРАТЕГИЯ РАСТЕНИЙ СУБАЛЬПИЙСКОГО
ВЫСОКОТРАВЬЯ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КAVKAZAК.В. Дудова^{1,*}, Т.М. Джатдоева², С.В. Дудов¹, А.А. Ахметжанова¹, Д.К. Текеев³,
В.Г. Онипченко^{1,3}¹Кафедра геоботаники, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д.1, стр. 12;²«Технологический колледж» Карачаево-Черкесской республики, Россия, 369000, г. Черкесск, ул. Свободы, д. 62А;³Тебердинский государственный природный биосферный заповедник, Россия, г. Теберда, 369210, Бадукский пер., д.1

*e-mail: k.v.dudova@yandex.ru

С помощью измерений функциональных признаков листьев исследовали спектр экологических (CSR) стратегий для сообществ высокотравных субальпийских лугов Северо-Западного Кавказа (Тебердинский заповедник). Эти сообщества развиваются во влажных западинах, долинах рек и ложбинах стока в субальпийском высоком поясе и являются характерным элементом растительности Кавказа. Доминантами выступают крупнотравные виды, такие как *Rumex alpinus*, *Senecio platyphylloides*, *Cephalaria gigantea*, *Ligusticum alatum* и др. Для оценки экологических стратегий растений измеряли три функциональных признака: площадь листа, массы водонасыщенного и сухого листа. На их основе рассчитывали необходимые показатели для 42 видов сосудистых растений. Большинство растений субальпийского высокотравья имеют черты конкурентной и конкурентно-рудеральной стратегий. 11 видов отнесены алгоритмом к конкурентной стратегии (например, *Angelica purpurascens*, *A. tatianae*, *Cirsium chlorocomos*, *Heracleum asperum*, *H. leskovii*, *H. sosnowskyi* и др.). Конкурентно-рудеральная (CR) стратегия выявлена для *Aconitum nasutum*, *Cirsium simplex*, *Geranium sylvaticum*, *Hesperis voronovii*, *Rumex alpestris* и др. Два вида (*Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*) отнесены к CS-стратегии. Стресс-толерантная стратегия выявлена лишь для трех видов: *Veronica filiformis*, *Lilium monadelphum*, *Millium effusum*. Смешанная CSR-стратегия показана для двух видов (*Trifolium pratense*, *Astrantia maxima*). Большинство (93%) изученных видов имеют ярко выраженные черты конкурентности. При этом процентный вклад черт этой стратегии положительно коррелирует со средней вегетативной высотой вида. Значительное число изученных видов также имеет черты рудеральной экологической стратегии (в среднем, 26%). Мы предполагаем, что это результат использования высокогорных фитоценозов этого региона под пастбища в течение многих столетий. Полученные нами результаты вступают в некоторое противоречие с распространенной точкой зрения, что в высокогорьях преобладают стресс-толерантные виды. Это можно объяснить тем, что изученные луга занимают наиболее благоприятные местообитания в высокогорьях, в которых конкурентные преимущества имеют быстрорастущие крупнотравные виды. Нами подтверждена гипотеза о том, что константные виды субальпийского высокотравья Северо-Западного Кавказа имеют значительно (до 95%) выраженные черты конкурентной стратегии (за исключением *V. filiformis*).

Ключевые слова: функциональные признаки, CSR-стратегии, экологические стратегии, высокотравье, субальпийские луга, высота растения, Тебердинский заповедник

Низкие температуры являются основным фактором экологического стресса в высокогорьях, который препятствует произрастанию древесных растений [1]. Поэтому для растений вы-

сокогорий наиболее характерной считается стресс-толерантная стратегия по сравнению с растениями других областей [2–6] (хотя анализ стратегий растений холодных биомов показывает также значительную роль рудеральности [7]). Однако мы предположили, что в наиболее благоприятных условиях субальпийского пояса Кавказа растения лугового высокотравья обладают хорошо выраженными чертами конкурентной стратегии.

Высокотравье — характерный элемент высокогорной растительности Кавказа [8]. Высокотравные сообщества развиваются в долинах рек, в западинах, а также по склонам малой крутизны субальпийского пояса на высотах от 1800 до 2600 м над уровнем моря. Поступление элементов минерального питания за счет выноса вещества из верхних поясов во время снеготаяния и лавин обуславливает достаточное увлажнение и высокую доступность элементов минерального питания [8]. В этих травяных растительных сообществах доминируют крупнолистные, часто корневищные, травы, т.н. «высокотравье» [9]. В первую очередь это — виды родов *Heracleum*, *Angelica*, *Ligusticum*, *Chaerophyllum*, *Senecio*, *Campanula*, а также *Anthriscus silvestris*, *Telekia speciosa* и др. [8]. В рамках эколого-флористической классификации данные сообщества относятся к союзу субальпийских лугов *Rumicetum alpini* [10]. На Северо-Западном Кавказе представлены высокотравные сообщества, относящиеся к двум ассоциациям: для *Anthriscus silvestris*—*Rumicetum alpini* отмечено 69 видов сосудистых растений, а для *Cephalario giganteae*—*Ligusticetum alani* — 77 видов. При каких-либо нарушениях в этих фитоценозах часто развиваются различные типы вторичного (рудерального) высокотравья с участием *Rumex alpinus*, *Veratrum album* и др. [11].

Общее проективное покрытие высокотравных лугов достигает 100%, а средняя высота полога составляет не менее 30 см [12]. Несмотря на значительное проективное покрытие высокотравья, основной вклад в видовое разнообразие лугов вносят более низкие виды под его пологом [8]. В связи с этим сосуществование высоких крупнолистных видов с более низкими, произрастающими под их пологом, позволяет поставить вопрос о механизмах их взаимодействия между собой и стратегиях существования каждого внутри сообщества. Один из возможных путей описания поведения отдельных видов в сообществе — это определение их экологических стратегий [13].

Ф. Грайм [13–15] разработал теорию, получившую в экологии растений наиболее широкое распространение. Выделение стратегий проис-

ходит на основании сочетания двух факторов, которые автор полагает основными в организации растительности: стресс и нарушения. Конкуренты (C) развиваются в условиях со слабым стрессом и слабыми нарушениями, стресс-толеранты (S) — в условиях сильного стресса и слабого нарушения, а рудералы (R) — в условиях сильных нарушений [2, 14]. Эти стратегии, которые включают наиболее фундаментальные особенности организма (потребление ресурсов, рост, размножение), называются базовыми [15]. Для визуализации результатов предложена схема «треугольника Грайма», где в углах треугольника располагаются первичные типы стратегий [13]. При этом теория разработана для взрослых, сформированных, особей растений [15].

Начиная с конца XX века, предпринимались неоднократные попытки определения стратегий как набора особых генетически закрепленных признаков. Наиболее успешным в этой области оказался — функциональный подход, в рамках которого было предложено использовать для определения типа стратегии видов растений значения их функциональных признаков [16].

В настоящее время это направление активно развивается в системе представлений о стратегиях Грайма, который определяет их как «группы сходных или аналогичных, генетически определенных признаков, которые часто повторяются среди видов или популяций растений и обуславливают их сходство в механизмах адаптации к условиям окружающей среды» [13, 14]. Функциональные признаки — это морфологические, физиологические и фенологические признаки, которые косвенно влияют на приспособленность растений через их основные функции: рост, размножение и выживание [17]. Возможность применения функциональных признаков для выявления типов стратегий на настоящий момент показана для широкого спектра видов [18]. Первоначально CSR-ординация была основана на исследовании высоты полога, максимальной относительной скорости роста и др. [13]. В дальнейшем для ординации использовались и другие наборы признаков [2]. Пирс с соавт. [19, 20] разработали метод выделения стратегий на основе данных по удельной листовой поверхности (SLA, specific leaf area) и доле сухого вещества листа (LDMC, leaf dry matter content). Эти признаки определяют две основные оси варьирования признаков при ординации: «экономического спектра» листа (LES, leaf economics spectrum) и размеров растения. Эти оси в основном определяют положение видов в пространстве треугольной CSR-ординации. «Экономический спектр»

отражает соотношение между вкладом ресурсов в их дальнейшее использование и запасание. 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 [18, 19].

Преимущество функционального подхода к изучению стратегий — это в первую очередь возможность его единовременного применения к большому числу видов и особей внутри сообщества [19]. Несмотря на активное развитие направления за рубежом, для нашей страны такие исследования единичны и покрывают незначительную часть территории России. Исследования стратегий растений высокогорий нашей страны с позиций функциональных признаков практически не проводились.

Целью настоящего исследования является оценка спектра экологических стратегий видов сосудистых растений субальпийских высокогорных лугов Кавказа и проверка гипотезы о том, что у этих видов наиболее выражена конкурентная стратегия.

Материалы и методы

Сбор полевого материала проводили с 2014 по 2018 гг. в летние месяцы на территории Тебердинского государственного биосферного заповедника (Карачаево-Черкесская республика, Россия).

Исследовали сообщества субальпийских высокогорных лугов на абсолютных высотах от 1800 до 2400 м над уровнем моря. Доминантами изученных лугов выступают крупнотравные виды, такие как *Rumex alpinus*, *Senecio platyphylloides*, *Cephalaria gigantea*, *Ligusticum alatum* и др. [8].

По итогам анализа имеющейся базы данных геоботанических описаний [8], включающей 40 описаний высокогорных сообществ, нами был выбран 41 вид сосудистых растений. Это:

- диагностические виды класса (*Mulgedio-Aconitetea* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944), союза (*Rumicion alpini* Rubel ex Klika in Klika et Hadač 1944) и ассоциаций (*Anthriscio sylvestris-Rumicetum alpini* Onipchenko 2002, *Cephalario giganteae-Ligusticetum alani* Onipchenko 2002) с высокой встречаемостью [8];

- константные виды (присутствие более чем в 5 описаниях из 40 с баллами проективно-покрытия больше 1) [18];

- виды, которые известны как характерные для сообщества в литературных источниках (*Angelica tatiana*, *Heracleum sosnowskyi*, *Telekia speciosa*) [8].

Перечень изученных видов дан в таблице.

Для оценки экологических стратегий растений оценивали три функциональных признака листа: площадь, масса водонасыщенного листа и масса сухого листа, по которым рассчитывали необходимые показатели (таблица). Измерения проводили согласно международному протоколу измерений [16, 20].

Для каждого вида обычно собирали по 10 (редко 5) хорошо развитых, не поврежденных срединных листьев с разных растений в генеративном состоянии. После сбора их ставили в стакан с небольшим количеством воды, накрывали полиэтиленом и оставляли на ночь в холодильнике для насыщения листьев влагой. Затем водонасыщенные листья взвешивали на аналитических весах для измерения массы и сканировали для дальнейшего вычисления площади. После этого образцы сушили в отдельных пакетах при комнатной температуре 5–7 сут и затем — при температуре 80°C в сушильном шкафу до постоянного веса в течение 24 ч. Далее листья взвешивали повторно. Площадь листьев рассчитывали по сканированному изображению в программе GIMP 2.8.22.

Высоту растений измеряли как кратчайшее расстояние от почвы до верхних хорошо развитых листьев, исключая присоцветные [20]. Для каждого вида провели 25 измерений. Значения высоты в статье приводятся в миллиметрах с указанием стандартной ошибки среднего.

В основе определения стратегий лежит ординация функциональных признаков по методу главных компонент, которая позволяет выделить основные оси варьирования признаков [7]. Для вычисления степени выраженности трех базовых стратегий для каждого вида существует приложение StrateFu для MS Excel [7], которое мы использовали в настоящей работе. Полученные таким образом данные анализировали в этом пакете и R-пакетах *ggplot2* (построение графиков), *ggtern* (построение графиков-треугольников), *stats* (получение статистики выборок), *base* (базовые инструменты для работы в среде).

Номенклатура сосудистых растений приведена в соответствии со списком флоры Тебердинского заповедника [21].

Результаты

Из 41 проанализированного вида 11 имеют ярко-выраженную конкурентную стратегию, а остальные 28 характеризуются смешанными. Большинство растений субальпийского высокогорья имеет черты конкурентной и конкурентно-рудеральной стратегий (рис. 1, таблица). Многие изученные виды были отнесены авто-

Таблица

Значения функциональных признаков и выраженность экологических стратегий у видов субальпийских высокогорных лугов Кавказа

Вид	LA	LDW	LDMC	SLA	№	C	S	R	CSR	H
<i>Achillea millefolium</i>	2679	208	24	13	1	50	37	13	CS	25±0,8
<i>Aconitum nasutum</i>	2087	94	18	22	2	47	10	42	CR	49±0,2
<i>Aconitum orientale</i>	30017	1133	17	26	3	78	2	20	C	66±0,3
<i>Angelica purpurascens</i>	143854	5560	15	26	18	88	0	12	C	119±3,6
<i>Angelica tatianae</i>	378987	30600	20	12	19	93	4	3	C	84±3,6
<i>Astrantia maxima</i>	2041	85	29	24	4	30	40	30	CSR	13±0,6
<i>Asyneuma campanuloides</i>	1551	50	21	31	20	32	22	47	CSR	48±1,5
<i>Athyrium distentifolium</i>	14498	506	20	29	5	65	9	27	C	32±2,3
<i>Campanula lactiflora</i>	2124	81	21	26	21	38	21	41	CR	124±3,5
<i>Cephalaria gigantea</i>	18396	727	17	25	6	75	1	24	CR	101±3,2
<i>Cerastium davuricum</i>	1070	26	15	41	7	30	0	70	CR	25±1,4
<i>Chaerophyllum aureum</i>	17217	394	20	44	22	60	9	31	CR	52±2,9
<i>Cirsium chlorocomos</i>	17336	1786	21	10	23	85	15	0	C	98±6,2
<i>Cirsium obvallatum</i>	8898	380	11	23	24	70	0	30	CR	110±3,2
<i>Cirsium pugnax</i>	5898	448	17	13	25	81	4	15	CR	37±1,9
<i>Cirsium simplex</i>	1381	68	15	20	26	50	0	50	CR	19±1,3
<i>Dactylis glomerata</i>	3579	208	31	17	8	40	42	18	CS	66±3,6
<i>Delphinium schmalghausenii</i>	8102	500	25	16	27	58	27	15	C	58±1,5
<i>Geranium sylvaticum</i>	4634	143	19	32	28	49	9	41	CR	40±1,5
<i>Heracleum asperum</i>	119764	3690	17	32	9	85	1	14	C	56±1,9
<i>Heracleum leskovii</i>	369435	30233	18	12	29	95	2	3	C	56±2,0
<i>Heracleum sosnowskyi</i>	459150	25380	15	18	30	92	0	8	C	133±5,1
<i>Hesperis voronovii</i>	1792	67	14	27	31	46	0	54	CR	37±0,3
<i>Inula helenium</i>	173941	9915	15	18	32	93	0	7	C	106±3,2
<i>Lamium album</i>	2821	113	21	25	10	44	19	37	CR	25±1,6
<i>Lapsana communis</i>	2397	38	14	63	11	35	0	65	CR	52±2,4
<i>Ligusticum alatum</i>	55058	2398	25	23	12	75	12	12	C	81±3,1
<i>Lilium monadelphum</i>	986	71	30	14	33	27	57	16	S	56±2,9
<i>Milium effusum</i>	2100	121	50	17	34	24	61	15	S	64±1,8
<i>Pedicularis atropurpurea</i>	11538	461	17	25	35	69	3	28	CR	75±2,7
<i>Petasites albus</i>	78133	2508	14	31	36	84	0	16	C	82±4,0
<i>Rumex alpestris</i>	2736	104	13	26	13	52	0	48	CR	21±0,7
<i>Rumex alpinus</i>	16165	2103	14	8	14	40	60	0	CS	66±4,3
<i>Senecio platyphylloides</i>	36489	1450	18	25	38	79	3	18	C	98±0,3
<i>Seseli libanotis</i>	12555	803	26	16	39	63	25	12	C	33±1,5
<i>Silene multifida</i>	2994	95	17	31	40	49	1	50	CR	77±2,8
<i>Symphytum asperum</i>	8624	227	14	38	41	60	0	40	CR	70±2,2
<i>Telekia speciosa</i>	124464	3880	15	32	42	86	0	14	C	116±3,1
<i>Trifolium pratense</i>	1182	56	24	21	43	30	36	34	CSR	27±1,4
<i>Veratrum album</i>	33214	1609	15	21	15	84	0	16	C	70±3,1
<i>Veronica filiformis</i>	120	6	46	19	17	4	73	22	SR	3±0,2
<i>Vicia tenuifolia</i>	1271	46	21	27	16	31	23	46	CSR	42±2,2

LA — площадь листа мм², LDW — масса сухого листа, мг; LDMC — содержание сухого вещества, %, SLA — удельная листовая поверхность, мм²/мг; № — номер вида на схеме «треугольнике Грайма» (рис. 1); C — вклад конкурентной стратегии, %; S — вклад стресс-толерантной стратегии, %; R — вклад рудеральной стратегии, %, CSR — экологическая стратегия вида; H — вегетативная высота вида с ошибкой среднего, см, n=25

матическим алгоритмом к двум типам (C/CR, R/CR, S/SR, CR/CSR и пр., таблица). Для них характерно наличие достаточно сильно выраженных черт двух групп. Например, для *Aconitum orientale* в большей степени характерна С-стратегия, но также его можно отнести и к CR. При построении ординационной диаграммы и дальнейшем анализе данных подобные случаи мы относили к той группе, черты которой являются более выраженным в процентном соотношении. В чистом виде конкурентная стратегия (C) показана для *Angelica purpurascens*, *A. tatianae*, *Cirsium chlorocomos*, *Heracleum asperum*, *H. leskovii*, *H. sosnowskyi*, *Inula helenium*, *Petasites albus*, *P. hybridus*, *Telekia speciosa*, *Veratrum album*. Конкурентно-рудеральную (CR) стратегию имеют такие виды, как *Aconitum nasutum*, *Cirsium simplex*, *Geranium sylvaticum*, *Hesperis voronovii*, *Rumex alpestris*, *Silene multifida*, *Symphytum asperum*. Остальные типы стратегий включают в себя максимум 4 вида. Группа CS включает в себя два вида: *Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*. Три вида имеют сильно выраженные черты стресс-толерантной (S) стратегии: *Veronica filiformis*, *Lilium monadelphum*, *Millium effusum*. Выявлены примеры смешанной CSR-стратегии, при которой примерно в равной степени выражены черты всех трех типов (*Trifolium pratense*, *Astrantia maxima*).

Показана положительная корреляция выраженности конкурентной стратегии у вида с его вегетативной высотой ($r=0,58$, $p<0,05$, рис. 2). Виды выделенных стратегий имеют значимые различия по высоте (ANOVA, $p<0,05$). По результатам апостериорного теста Геймса-Ховела показаны значимые отличия высот видов С-стратегии от высот для CSR и R-стратегий ($p<0,05$) (рис. 3).

Обсуждение

Для высокотравных субальпийских лугов Центрального Кавказа показано, что основная масса листьев сосредоточена в верхней части полога, который располагается на высоте 900–1300 мм. Средняя высота изученных нами луговых растений составляет 620 ± 50 мм ($n=42$), однако для видов конкурентной и конкурентно-рудеральных стратегий, которые, как правило, имеют оценку проективного покрытия более «2» по шкале Браун-Бланке (более 5% покрытия) в исследуемых сообществах [6], средняя высота составляет 849 ± 70 мм. Это виды, которые, во многом обуславливают облик высокотравья и приводятся в литературных источниках как «характерные» [5]. Для них типичны крупные горизонтально расположенные листья (со средней площадью $0,26\pm 0,1$ м²), затеняющие более низкие растения. При этом

виды других экологических групп значимо ниже конкурентов, но между собой по высоте не различаются. Схожая структура (отсутствие выраженной ярусной структуры) была показана для ряда кустарниковых сообществ Альп, а также для высокотравных сообществ Камчатки [22].

Полученный нами спектр стратегий значительно отличается от полученных с помощью той же методики, но в других регионах и фитоценозах. Так, для малонарушенных альпийских лугов Тибетского плато (Китай), а также для песчаных дюн северо-восточной Бразилии показано абсолютное доминирование видов стресс-толерантной стратегии [23, 24].

В изученных нами фитоценозах доминируют виды стратегий С и CR. Сходные результаты получены в исследованиях высокотравных лугов Швейцарских Альп, где выявлено наибольшее число видов с CSR-стратегией, а следующие по многочисленности группы – это С- и CS-стратегии [25]. На субальпийских

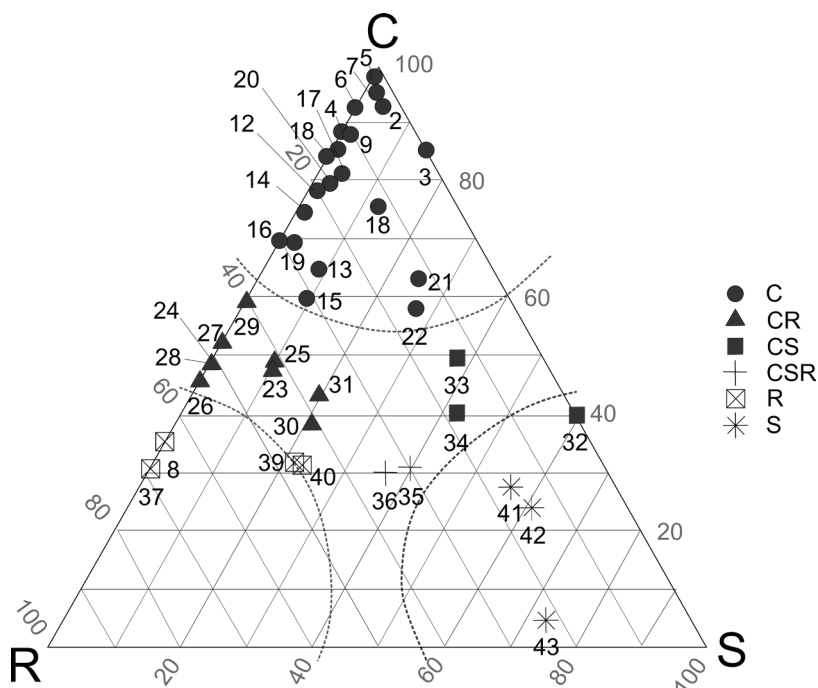


Рис. 1. Ординация видов в «треугольнике Грайма».

Номера точек соответствуют номерам видов в таблице. С — конкурентная стратегия, S — стресс-толерантная стратегия, R — рудеральная стратегия. Пунктирными дугами показаны области базовых стратегий (C, S, R) в «чистом» виде.

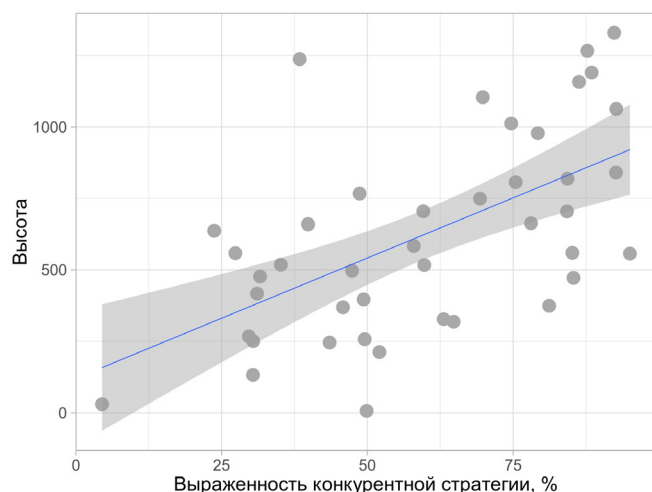


Рис. 2. Зависимость выраженности конкурентной стратегии от средней высоты вида. Показана линия регрессии линейной модели, светло-серый цвет — доверительный интервал 0,95; $r=0,58$, $p<0,05$

лугах в Италии (1780 м над уровнем моря) в условиях низкого выпаса и значительного удобрения доминируют виды CR- и SR-стратегий, а на выпасаемых малоудобряемых лугах для доминантов более характерны S- и CSR-стратегии [26]. Среди изученных нами видов CS-стратегия показана только для *Rumex alpinus*. Несколько видов, которые можно в равной степени отнести к смешанной CSR-стратегии (*Campanula lactiflora*, *Lamium album*, *Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*), обладают широкой экологической амплитудой и распространены в обширном круге экотопов [10].

Высокую степень конкурентности видов высокотравных лугов можно объяснить следующим образом. Для этих фитоценозов характерно высокое проективное покрытие (в среднем, 95%) со средней высотой больше 600 мм (для сравнения, средняя высота растений лугов альпийского пояса Тебердинского заповедника составляет 108 мм). Основной полог перехватывает большую часть света и затрудняет рост более низкорослых и медленно растущих растений. В связи с этим сосуществующие виды вынуждены достигать сходной (и большей) высоты для получения достаточного количества солнечного света. Увеличение высоты ведет к общему увеличению линейных размеров растения [17]. Это обуславливает низкую флористическую насыщенность сообществ (около 10–15 видов на пробной площади) [8] и позволяет объяснить, почему виды С-стратегии получают преимущество в этих условиях. Выбранные нами для анализа виды являются константными, доминантными и характерными для этого типа

фитоценозов. Они составляют почти половину из общего видового пула таких лугов (около 80 видов) и занимают более 80% проективного покрытия на пробных площадях [8]. Виды, не включенные в данную статью, имеют значительно более низкую встречаемость (менее 5 раз в 40 описаниях) и проективные покрытия не больше 1 по шкале Браун-Бланке [8].

Подавляющее большинство (72%) изученных видов имеет в той или иной степени выраженные черты R-стратегии (в среднем $26\pm2\%$). Можно предположить, что это связано с активным использованием высокогорных ценозов в качестве пастбищ на протяжении многих столетий. Под влиянием выпаса в субальпийских ценозах крупные и быстрорастущие виды с рудеральными чертами имеют конкурентное преимущество перед другими растениями.

Встречающиеся в обсуждаемых сообществах виды с чертами S-стратегии морфологически сильно различаются. *Veronica filiformis* произрастает под пологом лугов в напочвенном ярусе

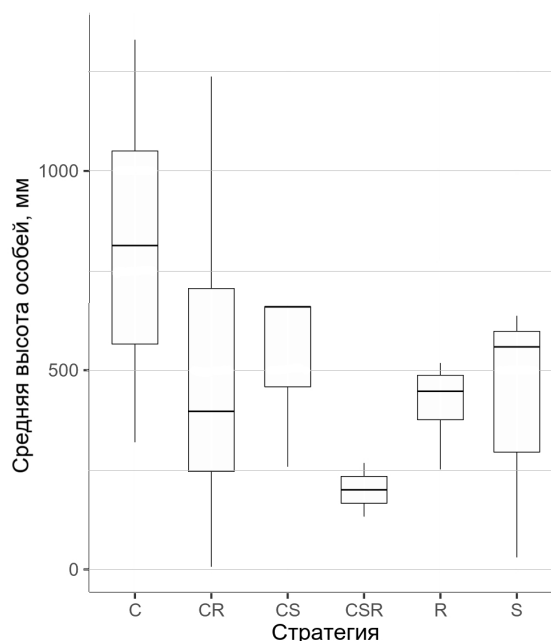


Рис. 3. Диаграмма размаха высот видов растений субальпийского высокотравья различных стратегий. По оси ординат — средние значения высоты особей внутри видов. Тип графика — «ящик с усами»

(средняя высота — 30 ± 2 мм), в условиях затенения листьями более крупных доминантов. *Lilium monadelphum* встречается в ценозах спорадически, растения этого вида имеют среднюю высоту листьев 558 ± 30 мм с одиночным облиственным стеблем и линейно-ланцетными листьями [8]. *Millium effusum* — один из немногих злаков, произрастающих на высокотравных лугах с вегетативной высотой 637 ± 18 мм.

Таким образом, всего для изученных видов показано шесть типов стратегий, при этом многие виды можно отнести к смешанным стратегиям. Нами подтверждена гипотеза о том, что константные виды субальпийского высокоотравья Северо-Западного Кавказа имеют значительно (до 95%) выраженные черты конкурентной стратегии (за исключением *V. filiformis*). Показано, что в большинстве случаев они сочетаются с чертами рудеральности. Степень выра-

женности конкурентной стратегии возрастает с увеличением линейных размеров растений.

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

Исследования выполнены без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin: Springer, 2003. 345 pp.
2. Grime J.P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Chichester: John Wiley & Sons, 2001. 176 pp.
3. Caccianiga M., Luzzaro A., Pierce S., Ceriani R.M., Cerabolini B. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification // Oikos. 2006. Vol. 112. N 1. P. 10–20.
4. Huseyinoglu R., Yalcin E. Competitive, stress-tolerant and ruderal based classification of some plant species in an Alpine community of the Giresun Mountains in Turkey // J. Env. Biol. 2017. Vol. 38. N 5. P. 761–769.
5. Barba-Escoto L., Ponce-Mendoza A., García-Romero A., Calvillo-Medina R.P. Plant community strategies responses to recent eruptions of Popocatepetl volcano, Mexico // J. Veg. Sci. 2019. Vol. 30. N 2. P. 375–385.
6. Petriccione B., Bricca A. Thirty years of ecological research at the Gran Sasso d'Italia LTER site: climate change in action // Nat. Conserv. 2019. Vol. 34. N 1. P. 9–39.
7. Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E., et al. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes worldwide // Funct. Ecol. 2017. Vol. 31. N 2. P. 444–457.
8. Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Zurich: Geobotanisches Institut ETH, 2002. 130 pp.
9. Anten N.P.R., Hirose T. Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow // J. Ecol. 1999. Vol. 87. N 4. P. 583–597.
10. Michl T., Dengler J., Huck S. Montane-subalpine tall-herb vegetation (*Mulgedio-Aconitetea*) in central Europe: Large-scale synthesis and comparison with northern Europe // Phytocoenologia. 2010. Vol. 40. N 2–3. P. 117–154.
11. Pickering C.M., Growcock A.J. Impacts of experimental trampling on tall alpine herbfields and subalpine grasslands in the Australian Alps // J. Environ. Manage. 2009. Vol. 91. N 2. P. 532–540.
12. Rehder H. Nitrogen relations of ruderal communities (*Rumicion alpini*) in the Northern Calcareous Alps // Oecologia. 1982. Vol. 55. N 1. P. 120–129.
13. Grime J.P. Vegetation classification by reference to strategies // Nature. 1974. Vol. 250. N 5461. P. 26–31.
14. Grime J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am. Nat. 1977. Vol. 111. N 982. P. 1169–1194.
15. Grime J.P. The CSR model of primary plant strategies—origins, implications and tests // Plant evolutionary biology. Dordrecht: Springer, 1988. P. 371–393.
16. Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // Aust. J. Bot. 2013. Vol. 61 N 3. P. 167–234.
17. Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K. Plant functional diversity: organism traits, community structure, and ecosystem properties. Oxford Univ. Press, 2016. 231 pp.
18. Cerabolini B.E., Brusa G., Ceriani R.M., De Andreis R., Luzzaro A., Pierce S. Can CSR classification be generally applied outside Britain? // Plant Ecol. 2010. Vol. 210. N 2. P. 253–261.
19. Pierce S., Brusa G., Vagge I., Cerabolini B.E. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants // Funct. Ecol. 2013. Vol. 27. N 4. P. 1002–1010.
20. Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., ter Steege H., Morgan H.D., van der Heijden M.G.A.,

Pausas J.G., Poorter H. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide // *Aust. J. Bot.* 2003. Vol. 51. N 4. P. 335–380.

21. Ониищенко В.Г., Зернов А.С., Воробьева Ф.М. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) / Под ред. И.А. Губанова. М.: Макс Пресс, 2011. 144 с.

22. Tappeiner U., Cernusca A. Microclimate and fluxes of water vapour, sensible heat and carbon dioxide in structurally differing subalpine plant communities in the Central Caucasus // *Plant, Cell Environ.* 1996. Vol. 19. N 4. P. 403–417.

23. Silva J.L.A., Souza A.F., Caliman A., Voigt E.L., Lichston J.E. Weak whole-plant trait coordination in a seasonally dry South American

stressful environment // *Ecol. Evol.* 2018. Vol. 8. N 1. P. 4–12.

24. 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. Vol. 29. N 9. P. 2920–2931.

25. Vittoz P., Randin C., Dutoit A., Bonnet F., Hegg O. Low impact of climate change on subalpine grasslands in the Swiss Northern Alps // *Glob. Chang. Biol.* 2009. Vol. 15. N 1. P. 209–220.

26. Cerabolini B., Pierce S., Luzzaro A., Ossola A. Species evenness affects ecosystem processes in situ via diversity in the adaptive strategies of dominant species // *Plant Ecol.* 2010. Vol. 207. N 2. P. 333–345.

Поступила в редакцию 22.05.2019 г.

После доработки 11.07.2019 г.

Принята в печать 15.07.2019 г.

RESEARCH ARTICLE

COMPETITIVE STRATEGY OF THE SUBALPINE TALLGRASS SPECIES OF NORTHWEST CAUCASUS

K.V. Dudova^{1,*}, T.M. Dzhatdоеva², S.V. Dudov¹, A.A. Akhmetzhanova¹, D.K. Tekeev³, V.G. Onipchenko^{1,3}

¹Department of Geobotany, Biology Faculty, Lomonosov Moscow State University, Leninskiye gory 1–12, Moscow, 119234, Russia;

²«Technological college KCHR», Svobody str. 62A, Cherkessk, 369000, Russia;

³Teberda State Natural Biosphere Reserve, Badukskij per. 1, Teberda, 369210, Russia
*e-mail: k.v.dudova@yandex.ru

We aimed to research the spectrum of the CSR strategies for subalpine tallgrass communities of the Northwest Caucasus (Teberda state natural biosphere reserve). The community is typical of the subalpine zone in the altitude range of 1850 to 2600 m (mean 2300 m). It occupies the lower portions of slopes, valley bottoms and depressions on slopes with significant winter snowpack accumulation. Stable water supply from the upper part of slopes is an important factor increasing its productivity. A few tall and highly productive species have established at such sites, since grazing was stopped. The community dominants are *Rumex alpinus*, *Senecio platyphylloides*, *Cephalaria gigantea*, *Ligusticum alatum* and other. Accomplish this we measured key functional traits of the leaves: leaf area, wet leaf mass, dry leaf mass. On the basis of these traits we calculated CSR-strategies for the 42 species of the tallgrass communities. We defined six types of CSR-strategies and confirmed that most of explored species has strongly pronounced traits of the competitive (C) and competitive-ruderal (CR) strategies. For the 11 species C-strategy was identified (for example, *Angelica purpurascens*, *A. tatianae*, *Cirsium chlorocomos*, *Heracleum asperum*, *H. leskovii*, *H. sosnowskyi*). The degree of C-selection has positive correlation with mean height of the species. CR-strategy was shown for the *Aconitum nasutum*, *Cirsium simplex*, *Geranium sylvaticum*, *Hesperis voronovii*, *Rumex alpestris* and other. Two species (*Achillea millefolium*, *Dactylis glomerata*) have competitive-stress-tolerant strategy (CS). Stress-tolerant (S) strategy has been identified for the three species *Veronica filiformis*, *Lilium monadelphum*, *Millium effusum*. Two species have CSR-strategy (*Trifolium pratense*, *Astrantia maxima*). Also, 70% species have the ruderal strategy features (on average,

26%). We assume it is result of the anthropogenic influence for many centuries. Our results contradict the popular point of view that highland species have stress-tolerant strategy. This can be explained by the ecological conditions in the lower portions of slopes, valley bottoms and depressions on slopes. In this conditions competitive species are most adaptive. Our hypotheses was supported; constant Caucasus species of the subalpine grass communities have significantly developed characteristics of competitive strategies (up to 95%) (except *V. filiformis*).

Keywords: *functional traits, CSR strategies, ecological strategies, tallgrass, subalpine meadows, plant height, Teberda State Reserve*

Сведения об авторах

Дудова Ксения Вячеславовна — аспирант кафедры геоботаники биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-50-21; e-mail: k.v.dudova@yandex.ru

Джатдоева Тамара Магомедовна — преподаватель химии и экологических дисциплин «Технологического колледжа». Тел.: 8-878-795-11-97; e-mail: dzhatdоеva1975@mail.ru

Дудов Сергей Валерьевич — науч. сотр. кафедры геоботаники биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-50-21; e-mail: serg.dudov@gmail.com

Ахметжанова Асем Алиякпаровна — ст. науч. сотр. кафедры геоботаники биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-50-21; e-mail: assemok@mail.ru

Текеев Джамал Кемалович — зам. директора по научной работе Тебердинского государственного биосферного заповедника. Тел.: 8-878-795-11-97; e-mail: jamal_09@mail.ru

Онипченко Владимир Гертрудович — докт. биол. наук, проф., зав. кафедрой геоботаники биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-39-64; e-mail: vonipchenko@mail.ru