

УДК 581.55

КАКИЕ СТРАТЕГИИ РАСТЕНИЙ СПОСОБСТВУЮТ ИХ ДОМИНИРОВАНИЮ В АЛЬПИЙСКИХ СООБЩЕСТВАХ?

© 2020 г. В. Г. Онипченко¹, К. В. Дудова^{1, *}, А. А. Ахметжанова¹, М. И. Хомутовский¹,
Т. М. Джатдоева², Д. К. Текеев³, Т. Г. Елумеева¹

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

²КЧР ГБПОО “Технологический колледж”
ул. Свободы, 62А, Черкесск, 369000 Россия

³Тебердинский государственный природный биосферный заповедник
Бадукский пер., 1, Теберда, 369210 Россия

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

Поступила в редакцию 08.07.2019 г.

После доработки 20.07.2019 г.

Принята к публикации 25.10.2019 г.

Выраженность признаков экологических стратегий (по классификации Грайма) может способствовать доминированию растений в тех или иных условиях среды. Альпийские растения традиционно рассматриваются как стресс-толеранты (S), адаптированные к низким температурам и бедным почвам. Мы проверили гипотезу о возрастании роли видов конкурентной (C) стратегии в условиях более продуктивных сообществ альпийского пояса и усилении черт рудеральной (R) стратегии в условиях укороченного вегетационного периода на участках с большой мощностью снежного покрова. В сообществах четырех типов (альпийские лишайниковые пустоши — АЛП, пестроовсянищевые луга — ПЛ, гераниево-копеечниковые луга — ГКЛ, альпийские ковры — АК) исследована структура надземной биомассы (соотношение между видами) и параметры листьев всех видов сосудистых растений. На основании этих величин рассчитан вклад C-, S-, R-составляющих в общую стратегию каждого вида (по методике С. Пирса с соавторами) и средневзвешенные величины вклада стратегий для каждого сообщества. Априорная гипотеза была подтверждена, при этом у доминирующих видов показано усиление роли стресс-толерантности на АЛП и ПЛ и конкурентности на ГКЛ, что говорит об адаптивности этих стратегий в рассматриваемых сообществах. Вклад C и S хорошо согласуется с ролью конкуренции в формировании различных сообществ — она максимальна для ГКЛ, где велика выраженность C-стратегии, и минимальна для ПЛ, где в наибольшей степени выражена стресс-толерантность.

DOI: 10.31857/S0044459620010054

Многие исследователи уделяли большое внимание вопросам связи конкурентоспособности растений с их эколого-ценотическими стратегиями (Романовский, 1989а, б; Миркин, Наумова, 1998; Cerabolini et al., 2010а). Согласно Т.А. Работнову (1975), стратегией жизни вида называется совокупность приспособлений, обеспечивающих ему возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующих экосистемах. В мировой практике наибольшее распространение получила трехкомпонентная (CSR: C — конкуренты, S — стресс-толеранты, R — рудералы) концепция Грайма (Grime, 1974, 1979, 2001; Grime, Pierce, 2012), которая показывает отношение видов к стрессу и нарушениям. Она сходна с системой фитоценотипов Л.Г. Раменского (1935, 1938). Грайм (Grime, 1979)

рассматривает функциональную классификацию видов растений как проявление их стратегий. Под стратегиями он понимает “группы сходных или аналогичных, генетически определенных признаков, которые часто повторяются среди видов или популяций растений и вызывают у них проявляющееся сходство в экологии” (Grime, 2001, p. 19). Он выделяет два важнейших фактора организации растительного покрова и дифференциации видов растений, которые непосредственно связаны с почвенными условиями, — нарушение и стресс. Под стрессом он понимает “набор явлений, которые ограничивают фотосинтетическую продукцию, таких как недостаток света, воды и элементов минерального питания или субоптимальные температуры” (Grime, 2001, p. 7). Нарушения же “связаны с частичным или полным разрушением

биомассы растений и возникают в результате деятельности фитофагов, патогенов, человека или в результате действия условий среды” (Grime, 2001, p. 8). В зависимости от сочетания этих факторов выделяются четыре типа местообитаний и три типа растений (поскольку существование в условиях сильного стресса и нарушений вряд ли возможно) — конкуренты, стресс-толеранты и рудералы. Таким образом, конкуренты (растения конкурентной стратегии) произрастают и доминируют на богатых почвах с невысоким уровнем нарушений. Местообитания стресс-толерантов характеризуются различными неблагоприятными факторами в сопряжении с недостатком элементов минерального питания (ЭМП). Рудералы (виды рудеральной стратегии) приурочены к местообитаниям со значительным уровнем нарушений, которые, в отличие от стресса, вызывают гибель растений или их частей, т.е. повреждают уже сформировавшуюся биомассу.

В отличие от дискретного подхода к выделению стратегий, который был предложен Граймом (Grime, 1979; Grime et al., 1988), ряд исследователей рассматривали стратегии как направления отбора в тех или иных условиях и, соответственно, разную степень выраженности свойств тех или иных стратегий у организмов (Романовский, 1989а, 1998). Отсюда возникла необходимость количественно выразить степень представленности стратегий на основании легко измеряемых признаков. Для этих целей наиболее часто использовали функциональные признаки листьев, массу семян, размеры растений, особенности их фенологического развития (Caccianiga et al., 2006; Pierce et al., 2013, 2014; Huseyinoglu, Yalcin, 2017; Wang et al., 2018). Поскольку многие признаки были скоррелированы друг с другом, основной задачей описания стратегий стала минимизация и стандартизация числа исследованных признаков. Итогом решения этой задачи стала методика количественной оценки конкурентности, стресс-толерантности и рудеральности вида или популяции на основании анализа трех функциональных признаков листа (сухой и влажной массы и площади), которые несложно измерить в полевых условиях (Pierce et al., 2017). Этот подход базируется как на многомерной статистике и общих представлениях об усилении конкурентности при увеличении площади листа, рудеральности — при увеличении содержания воды (до границы суккулентности) и стресс-толерантности — при уменьшении размеров листа и удельной листовой поверхности (поверхности единицы массы листа), так и экспертной корректировки алгоритма, в которой принимали участие многие коллективы исследователей в разных странах. В нашей работе использован именно этот подход.

Стратегии высокогорных растений остаются мало исследованными (Onipchenko et al., 1998).

В целом Грайм (Grime, 2001) рассматривает альпийские и арктические виды как типичные стресс-толеранты, однако многие данные свидетельствуют о широком спектре стратегий растений высокогорий, включающих типичных конкурентов (например, *Rumex alpinus*) и рудералов (*Draba hispida*) (Дудова и др., 2019). Адаптивность этих стратегий связана с наличием в высокогорьях как участков нарушений (например, в результате роющей деятельности мелких млекопитающих; Фомин и др., 1989; Зенякин, Онипченко, 1997; Sherrod, Seastedt, 2001; Liu et al., 2013), так и относительно благоприятных условий для развития высокопродуктивных сообществ, где существенна роль конкуренции (Onipchenko et al., 2009). Особый интерес представляют альпийские ковры — сообщества, развивающиеся в условиях обильного зимнего снегонакопления и короткого вегетационного периода. В этих условиях растениям необходим быстрый рост и развитие, что является признаками рудеральной стратегии, которая была показана для многих растений альпийских ковров по относительной скорости роста, почвенному банку семян и другим признакам (Onipchenko et al., 1998).

Выраженность признаков тех или иных стратегий может быть очень четко связана с участием видов в сложении сообществ. Например, для травяных сообществ, развитых на бедных песчаных почвах в Канаде, показана положительная линейная связь участия растений по биомассе со степенью выраженности у них признаков стресс-толерантной стратегии (Reader, 1998). Поэтому связь отдельных признаков и стратегий в целом с участием видов в сложении естественных сообществ представляет большой интерес для понимания механизмов их формирования. С продукцией и другими параметрами экосистем наиболее тесно связано функциональное разнообразие стратегий доминирующих видов, которое позволяет более эффективно использовать ресурсы среды (Cerrabolini et al., 2010b).

При богатом спектре адаптивности той или иной стратегии в условиях отдельных сообществ может быть оценена по выраженности этой стратегии у доминантов по сравнению с другими видами, или более корректно по сравнению средних (для всех видов сообщества) и средневзвешенных (рассчитанных с учетом участия, например, биомассы) величин вклада различных стратегий. В настоящей работе мы проверили гипотезу, что в альпийских сообществах на фоне общего преобладания S-стратегии на более продуктивных лугах сильнее выражена C-стратегия, а в сообществах с коротким вегетационным периодом (например, альпийские ковры) — R-стратегия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследований послужили четыре типичных сообщества альпийского пояса Северо-Западного Кавказа, занимающие разные части склонов и образующие ряд по градиенту мощности снежного покрова и длительности вегетационного периода (детальное описание см. в Onipchenko, 2002; Alpine Ecosystems..., 2004).

Альпийские лишайниковые пустоши (АЛП) — низкопродуктивные сообщества с доминированием кустистых лишайников (главным образом *Cetraria islandica*) и низким травостоем (до 10 см) (Дудова и др., 2019), приуроченные к наветренным бесснежным гребням и склонам с наиболее контрастными температурными условиями. Среди сосудистых растений доминируют *Anemone speciosa*, *Antennaria dioica*, *Festuca ovina*, *Trifolium polyphyllum*, *Carex sempervirens*, *C. umbrosa* (номенклатура по: Зернов и др., 2015).

Пестроовсянищевые луга (ПЛ) — среднепродуктивные сообщества с доминированием плотнодерновинных злаков (*Festuca varia*, *Nardus stricta*). Они отличаются высоким флористическим богатством. Мощность снега зимой составляет 0.5–1.5 м, снег сходит в конце мая—июне. Для этого сообщества характерен большой запас надземной мортмассы (ветоши), составляющий около 900 г/м² (Онипченко, 1990).

Гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ) — наиболее высокопродуктивные разнотравные альпийские сообщества с доминированием герани голостебельной (*Geranium gymnocaulon*) и копеечника кавказского (*Hedysarum caucasicum*). Эти фитоценозы занимают нижние части склонов и небольшие западины со значительной аккумуляцией снега (2–3 м). Снег сходит в конце июня или начале июля, вегетационный сезон продолжается 2.5–3 месяца (Alpine Ecosystems..., 2004). Значительное участие в составе травостоя принимают злаки: *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca brunnescens*, *Deschampsia flexuosa*, *Nardus stricta* и *Phleum alpinum*.

Альпийские ковры (АК) — низкопродуктивные хионофитные сообщества западин и днищ цирков с обильным (около 4 м) снегонакоплением зимой. Доминируют виды шпалерного и розеточного разнотравья, такие как *Sibbaldia procumbens*, *Taraxacum stevenii*, *Minuartia aizoides*. Вегетационный период длится около 2–2.5 месяцев, снег обычно сходит в июле.

Функциональные признаки листьев альпийских растений (масса в сухом и водонасыщенном состоянии, площадь листа) были взяты из нашей ранней публикации (Шидаков, Онипченко, 2007), методика их определения соответствует международным протоколам (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). В основе определения вклада стратегий лежит ординация функциональных признаков по методу главных компонент, которая позволяет выделить основные оси варьирования признаков (Pierce et al., 2017). Для вычисления

степени выраженности трех базовых стратегий для каждого вида использованы три признака листьев (масса в сухом и водонасыщенном состоянии, площадь листа), расчеты производились в приложении StrateFu для MS Excel, опубликованном в работе Пирса с соавт. (Pierce et al., 2017).

Изучение биомассы проводили на маленьких площадках размером 25 × 25 см во второй половине вегетационного периода (конец июля—август). Надземные части растений срезали ножницами на уровне почвы. Полученные укосы складывали в полиэтиленовые пакеты с указанием номера и сообщества. С АЛП было собрано 104 укоса, из всех остальных сообществ — по 92 укоса. Укосы разбирали по видам. Сложенные в бумажные пакеты образцы высушивали сначала на воздухе до воздушно-сухого состояния. Перед взвешиванием образцы высушивали вторично в течение 8 ч при температуре 80°C. Образцы взвешивали на электронных весах HF-300G с точностью до 1 мг, а крупные укосы весом более 10 г взвешивали на электронных технических весах CS-200 с точностью до 0.1 г.

Расчет средневзвешенных стратегий производили на основании значений вклада стратегий и биомассы видов по отдельным площадкам по формуле:

$$X_w = \sum_{i=1}^{i=n} (X_i B_i) / \sum_{i=1}^{i=n} B_i,$$

где X_w — средневзвешенное значение признака (стратегии) X , X_i — значение признака для i -того вида, n — общее число видов на площадке, B_i — биомасса i -того вида на этой площадке. Таким образом, в отличие от среднего арифметического, в значение которого вносят равный вклад все виды площадки или сообщества, вклад в средневзвешенное значение пропорционален “весу” (в нашем случае биомассе) каждого вида на площадке или в сообществе. Соответственно, средневзвешенное значение в основном зависит от значения признаков доминирующих видов. Для получения параметров варьирования этих значений рассчитывали среднее и его ошибку со всех площадок каждого сообщества. Значимость различий средневзвешенных вкладов стратегий между сообществами оценивали на основании однофакторного дисперсионного анализа для S- и R-стратегий, распределение которых не отличалось от нормального, с последующим апостериорным тестом Тьюки (расчеты проведены в программе Statistica 10.0). Для C-стратегий использовали однофакторный непараметрический дисперсионный анализ (Kruskal–Wallis ANOVA).

Рассматривая полученные величины вклада отдельных стратегий как функциональные признаки, мы рассчитали параметры функционального разнообразия изучаемых растительных сообществ: функциональное богатство, выравниваемость и дивергенцию. Функциональное богатство (FR) показывает размах значений функционального признака (в нашем случае вклада стратегии)

внутри фитоценоза. Индекс функциональной выравненности (FE) выявляет, насколько равномерно распределены средневзвешенные вклады отдельных стратегий по изученным площадкам внутри сообщества. Функциональная дивергенция (FD) отражает степень расхождений средневзвешенных значений вкладов стратегий по изученным площадкам внутри сообщества. Высокие значения индекса возникают в случае сильного расхождения значений вклада той или иной стратегии между площадками внутри сообщества (Mason et al., 2005; Schleuter et al., 2010; Garnier et al., 2016). Методика расчетов подробно описана в нашей предыдущей статье (Дудова и др., 2019), расчеты проведены в среде R v.3.4.4.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выраженность рассмотренных стратегий широко варьирует среди изученных видов альпийских растений. В меньшей степени альпийским растениям свойственны черты конкурентности: среднее по всем видам 19.5%, максимум 57% у *Polygonum bistorta*, минимум 0% у *Galium verum* и видов р. *Minuartia* (табл. 1). В наибольшей степени, как и ожидалось, изученные виды характеризуются стресс-толерантностью — в среднем 46.4% (максимум 100% у *Minuartia aizoides*, минимум 0% у *Fritillaria collina*, *Matricaria caucasica*, *Taraxacum stevenii* и др.). Вклад рудеральной стратегии в среднем составил 34.2%, он варьировал от 0% у *Festuca varia* и *Helictotrichon versicolor* до 79.3% у *Matricaria caucasica* (табл. 1). Среди всех изученных видов четыре вида по вкладу рассматриваемых стратегий наиболее близки к средним по всем видам значениям — это *Carum meifolium*, *Erigeron alpinus*, *Trifolium polyphyllum*, *Viola altaica*; они могут рассматриваться как наиболее типичные представители альпийской флоры. Распределение вкладов различных стратегий обычно одновершинное и значимо не отличается от нормального по критерию Колмогорова—Смирнова, что в целом свидетельствует о едином оптимуме вклада в различные стратегии у большинства видов растений альпийского пояса.

Во всех изученных сообществах средневзвешенные величины вклада стресс-толерантности (пациентной стратегии) выше, чем других стратегий. В то же время доля стресс-толерантности значимо различается между сообществами: в наибольшей степени она свойственна растениям пестроовсянищевых лугов (79%), а в наименьшей — растениям гераниево-копеечниковых лугов (50%). Выраженность стресс-толерантной стратегии значимо различается между всеми изученными сообществами.

Вклад рудеральной (эксплерентной) стратегии также значимо различается между сообществами (табл. 2): он минимален у растений пестроовсянищевых лугов (8.0%) и максимален у растений альпийских ковров (32.5%). Эти данные согласо-

уются с гипотезой о большей выраженности рудеральной стратегии в условиях короткого вегетационного периода.

Конкурентная (виолентная) стратегия также выражена у исследованных альпийских растений. Ее вклад минимален у низкорослых растений альпийских ковров (10.9%) и максимален в высокопродуктивном сообществе гераниево-копеечниковых лугов (26.2%); пустоши и пестроовсянищевые луга характеризуются незначительным вкладом (табл. 2). Эти данные также подтверждают гипотезу об относительно большей роли конкурентной стратегии в более продуктивных сообществах.

В отличие от средневзвешенных величин вклада стратегий, средние значения, рассчитанные по видовым спискам сообществ, значимо не различаются между сообществами, но многие из них отличаются от средневзвешенных для тех или иных сообществ (табл. 2). Список видов того или иного сообщества больше характеризует потенциальные возможности произрастания в нем растений (“абиотическое сито”), в то время как средневзвешенные оценки больше показывают выраженность стратегий у доминирующих видов, т.е. наиболее адаптивные стратегии в условиях конкуренции. Для альпийских пустошей (АЛП) и пестроовсянищевых лугов (ПЛ) характерно доминирование видов с сильно выраженной стресс-толерантной стратегией, ее вклад значимо выше, а вклад других стратегий значимо ниже для средневзвешенных значений по сравнению со средними (табл. 2). Таким образом, в этих сообществах признаки стресс-толерантности очень важны для поддержания высокого участия растений в их сложении.

На наиболее продуктивных гераниево-копеечниковых лугах (ГКЛ) повышается роль конкурентной стратегии, но ее вклад по средневзвешенным величинам не отличается от среднего, хотя и имеет тенденцию быть существенно выше (26.2 и 19.2% соответственно, $p = 0.112$ по критерию Вилкоксона). С другой стороны для обильных видов этого сообщества характерна более низкая степень рудеральности (средневзвешенные оценки 23.6% при средней 35.4%). Это свидетельствует о лучшей выраженности рудеральной стратегии у более редких видов, которые в этом сообществе могут занимать участки пороев полевков (Фомин и др., 1989).

На альпийских коврах (АК) наблюдается другая картина. Здесь вклад рассматриваемых стратегий по средневзвешенным и средним оценкам практически не различается (табл. 2), поэтому можно считать, что функциональные признаки растений, связанные с их стратегиями, не являются определяющими для доминирования в условиях альпийских ковров.

Что касается функционального разнообразия средневзвешенного вклада отдельных стратегий, то на альпийских лишайниковых пустошах отме-

Таблица 1. Биомасса растений в четырех альпийских сообществах (г/м²) и вклад CSR стратегий (%), оцененный по методике Пирса с соавторами (Pierce et al., 2017)

Вид	АЛП		ПЛ		ГКЛ		АК		C	S	R
	M	SE	M	SE	M	SE	M	SE			
<i>Agrostis vinealis</i>	—	—	0.2	0.09	4.1	0.59	1.8	0.35	16	58	27
<i>Alchemilla caucasica</i>	3.4	0.84	—	—	—	—	—	—	17	69	14
<i>Anemone speciosa</i>	10.2	0.93	—	—	—	—	—	—	43	29	28
<i>Antennaria dioica</i>	7.6	1.02	1.8	0.97	—	—	—	—	8	57	35
<i>Anthemis cretica</i>	—	—	1.3	0.54	1.3	0.63	—	—	30	7	63
<i>Anthemis marschalliana</i>	—	—	—	—	0.2	0.23	—	—	23	57	20
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	—	—	5.6	1.03	14.9	1.89	0.5	0.24	14	65	21
<i>Arenaria lychnidea</i>	2.6	1.05	—	—	—	—	—	—	4	73	23
<i>Aster alpinus</i>	1.1	0.33	—	—	—	—	—	—	10	61	29
<i>Campanula collina</i>	0.8	0.23	0.8	0.17	0.0	0.02	—	—	33	33	34
<i>Campanula tridentata</i>	9.4	1.04	1.5	0.56	0.7	0.38	+	—	12	60	27
<i>Carex atrata</i>	—	—	3.5	1.33	5.8	0.98	1.0	0.49	19	65	16
<i>Carex oreophila</i>	—	—	—	—	—	—	2.4	0.58	8	64	28
<i>Carex pyrenaica</i>	—	—	—	—	—	—	0.4	0.12	4	66	30
<i>Carex sempervirens</i>	0.4	0.27	—	—	—	—	—	—	12	73	15
<i>Carex umbrosa</i>	18.6	1.77	2.8	0.77	—	—	—	—	11	67	22
<i>Carum caucasicum</i>	6.1	0.65	0.1	0.06	—	—	+	—	30	54	16
<i>Carum meifolium</i>	—	—	+	—	3.5	0.48	1.9	0.71	23	39	37
<i>Catabrosella variegata</i>	—	—	—	—	1.0	0.50	5.8	0.52	14	59	28
<i>Cerastium purpurascens</i>	—	—	0.2	0.11	0.2	0.16	—	—	19	11	70
<i>Chaerophyllum roseum</i>	—	—	0.3	0.14	—	—	—	—	30	45	25
<i>Corydalis conorhiza</i>	—	—	—	—	—	—	0.3	0.11	38	16	46
<i>Deschampsia flexuosa</i>	—	—	12.7	2.59	7.2	1.59	+	—	4	83	13
<i>Erigeron alpinus</i>	0.2	0.05	—	—	—	—	—	—	17	44	39
<i>Erigeron caucasicus</i>	—	—	0.2	0.14	0.4	0.33	—	—	30	18	53
<i>Eritrichium caucasicum</i>	0.5	0.12	—	—	—	—	—	—	6	79	16
<i>Euphrasia ossica</i>	0.4	0.11	+	—	0.1	0.03	—	—	2	24	74
<i>Festuca brunnescens</i>	—	—	3.0	1.13	14.1	2.49	0.5	0.30	6	87	7
<i>Festuca ovina</i>	22.9	1.33	2.5	0.68	0.8	0.36	1.6	0.48	3	92	5
<i>Festuca varia</i>	—	—	160.0	16.85	2.6	2.29	—	—	14	87	0
<i>Fritillaria collina</i>	0.1	0.05	+	—	—	—	—	—	30	0	70
<i>Gagea fistulosa</i>	—	—	—	—	+	—	+	—	30	0	70
<i>Galium verum</i>	—	—	0.4	0.23	—	—	—	—	0	55	45
<i>Gentiana biebersteinii</i>	0.1	0.03	—	—	—	—	—	—	14	14	72
<i>Gentiana pyrenaica</i>	2.8	0.48	1.7	0.48	0.7	0.31	0.1	0.06	1	58	41
<i>Gentiana septemfida</i>	0.4	0.16	1.0	0.95	—	—	—	—	18	4	78
<i>Gentiana verna</i>	0.1	0.04	—	—	—	—	—	—	11	68	21
<i>Geranium gymnocaulon</i>	—	—	0.3	0.23	125.2	13.39	+	—	35	41	24
<i>Gnaphalium supinum</i>	—	—	+	—	+	—	10.1	1.72	2	19	79
<i>Hedysarum caucasicum</i>	—	—	+	—	47.8	6.76	—	—	44	26	31
<i>Helictotrichon versicolor</i>	5.6	0.57	—	—	—	—	—	—	13	87	0
<i>Hieracium lactucella</i>	—	—	0.1	0.10	0.8	0.74	—	—	26	0	74
<i>Hyalopoa pontica</i>	—	—	—	—	—	—	0.8	0.19	13	39	48

Таблица 1. Окончание

Вид	АЛП		ПЛ		ГКЛ		АК		С	S	R
	<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>M</i>	<i>SE</i>			
<i>Leontodon hispidus</i>	—	—	5.1	2.27	4.7	1.07	—	—	36	0	65
<i>Luzula multiflora</i>	—	—	0.1	0.09	0.4	0.17	+	—	12	42	46
<i>Luzula spicata</i>	1.0	0.19	—	—	—	—	—	—	11	65	24
<i>Lloydia serotina</i>	0.2	0.12	—	—	—	—	—	—	35	0	65
<i>Matricaria caucasica</i>	—	—	0.1	0.06	7.7	1.26	—	—	21	0	79
<i>Minuartia aizoides</i>	—	—	0.6	0.26	2.5	0.77	20.8	1.88	0	100	0
<i>Minuartia circassica</i>	1.0	0.47	0.3	0.10	—	—	—	—	0	77	23
<i>Minuartia recurva</i>	—	—	0.4	0.19	0.3	0.13	—	—	0	91	10
<i>Myosotis alpestris</i>	—	—	0.2	0.15	—	—	—	—	22	22	56
<i>Nardus stricta</i>	—	—	8	7.37	33.3	4.58	16.3	2.54	5	95	0
<i>Oxytropis kubanensis</i>	2.2	0.91	—	—	—	—	—	—	26	55	20
<i>Pedicularis caucasica</i>	0.5	0.20	—	—	—	—	—	—	14	64	22
<i>Pedicularis condensata</i>	—	—	—	—	0.2	0.20	—	—	37	38	25
<i>Pedicularis comosa</i>	0.4	0.17	+	—	—	—	—	—	28	49	23
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	—	—	—	—	—	—	2.8	0.53	20	20	59
<i>Phleum alpinum</i>	—	—	—	—	17.8	2.65	2.5	0.92	15	62	22
<i>Plantago atrata</i>	1.4	0.54	0.4	0.26	—	—	—	—	45	43	12
<i>Polygonum bistorta</i>	0.2	0.07	—	—	—	—	—	—	57	16	27
<i>Potentilla gelida</i>	2.4	0.83	0.3	0.33	—	—	—	—	14	63	23
<i>Potentilla verna</i>	—	—	—	—	0.1	0.05	1.4	0.73	25	36	39
<i>Primula algida</i>	0.3	0.09	—	—	—	—	—	—	22	18	60
<i>Ranunculus oreophilus</i>	1.2	0.24	0.2	0.08	0.1	0.08	—	—	30	30	40
<i>Rumex alpestris</i>	—	—	0.1	0.05	0.6	0.39	—	—	52	0	48
<i>Scorzonera cana</i>	+	—	5.6	0.98	3.9	0.66	—	—	23	31	45
<i>Seseli alpinum</i>	—	—	0.3	0.17	—	—	—	—	27	45	27
<i>Sibbaldia procumbens</i>	—	—	0.2	0.11	4.2	1.18	65.3	4.37	12	56	32
<i>Taraxacum confusum</i>	—	—	4.3	1.48	—	—	—	—	51	0	49
<i>Taraxacum stevenii</i>	1.1	0.22	—	—	+	—	17.2	1.48	27	0	74
<i>Trifolium polyphyllum</i>	7.9	1.49	—	—	—	—	—	—	18	50	32
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	31.9	5.98	—	—	—	—	—	—	3	96	2
<i>Veronica gentianoides</i>	0.7	0.14	1.6	0.50	1.6	0.37	—	—	48	25	28
<i>Viola altaica</i>	—	—	1.9	0.29	+	—	—	—	14	48	38

Примечание. Здесь и далее *M* — среднее, *SE* — ошибка среднего; альпийские сообщества: АЛП — альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ — пестроовсянищевые луга, ГКЛ — гераниево-копеечниковые луга, АК — альпийские ковры. Знаком + отмечены величины менее 0.1 г/м².

чено большое разнообразие вклада С-стратегии, а также низкая выравненность и высокая дивергенция (расхождение) по вкладу С- и R-стратегий (табл. 3). Растения этих стратегий не играют существенной роли в сложении АЛП, поэтому их высокая пространственная вариабельность, видимо, не является важным селективным признаком и, скорее всего, связана с локальной неоднородностью условий микроместообитания.

На среднепродуктивных пестроовсянищевых лугах, где в наибольшей степени выражена стресс-толерантность, вклад этой стратегии наиболее стабилен, максимально выравнен и минимально расходится по площадкам. Здесь в наименьшей степени выражена R-стратегия, а ее вклад также сильно выравнен по площадкам. Наибольшее внутриценотическое варьирование в этом сообществе отмечено для вклада С-стратегии. Для наиболее продуктивных гераниево-копеечниковых лугов не отмечены

Таблица 2. Средневзвешенные и средние величины вклада стратегий альпийских растений четырех сообществ (среднее и его ошибка)

Сообщество	<i>n</i>	C, %		S, %		R, %	
		<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>M</i>	<i>SE</i>	<i>M</i>	<i>SE</i>
Средневзвешенные величины для сообществ (<i>n</i> — число площадок)							
АЛП	104	12.9b	0.37	68.9c	0.77	18.1b	0.46
ПЛ	92	12.5ab	0.42	79.4d	1.2	8.0a	0.93
ГКЛ	92	26.2c	0.7	50.2a	1.1	23.6c	0.58
АК	92	10.9a	0.25	56.5b	1.0	32.5d	0.93
Средние величины для видов, образующих сообщество (<i>n</i> — число видов)							
АЛП	36	19.2*	2.4	48.1***	4.5	32.7**	3.6
ПЛ	45	19.9**	2.2	43.9***	4.4	36.2***	3.4
ГКЛ	38	19.2	2.2	45.5	5.0	35.4**	3.8
АК	27	14.5	2.1	55.3	4.9	30.2	3.9

Примечание. Для средневзвешенных оценок показана значимость отличий между сообществами (значимые отличия показаны неперекрывающимися буквами – результаты однофакторного непараметрического дисперсионного анализа для С-стратегии и параметрического дисперсионного анализа для S- и R-стратегии, $p < 0.05$). Для средних значений звездочками показана значимость отличий от соответствующих средневзвешенных величин по непараметрическому критерию Вилкоксона: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

Таблица 3. Средние значения индексов функционального разнообразия по площадкам ($n = 92$, для АЛП $n = 104$)

Сообщество	Показатель	FR			FE			FD		
		C	S	R	C	S	R	C	S	R
АЛП	<i>M</i>	0.43	0.70	0.62	0.45	0.48	0.41	0.84	0.35	0.81
	<i>SE</i>	0.01	0.01	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
ПЛ	<i>M</i>	0.32	0.63	0.40	0.50	0.53	0.64	0.53	0.22	0.44
	<i>SE</i>	0.02	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.03	0.02	0.03
ГКЛ	<i>M</i>	0.37	0.66	0.62	0.52	0.48	0.48	0.62	0.36	0.40
	<i>SE</i>	0.01	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02
АК	<i>M</i>	0.28	0.77	0.60	0.54	0.45	0.52	0.67	0.40	0.46
	<i>SE</i>	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02

Примечание. Индексы функционального разнообразия: FR – функциональное богатство, FE – функциональная выравненность, FD – функциональная дивергенция.

выделяющиеся на фоне других сообществ параметры функционального разнообразия вклада различных стратегий (табл. 3).

Для альпийских ковров, где отмечен более значительный вклад R-стратегов (табл. 2), индексы функционального разнообразия этой стратегии не выделяются на фоне других сообществ (табл. 3). Здесь отмечено минимальное варьирование вклада С-стратегов, но максимальное варьирование и дивергенция вклада S-стратегии.

ОБСУЖДЕНИЕ

При сравнении наших результатов с медианными спектрами стратегий растений различных биомов (Pierce et al., 2017) можно увидеть, что альпийские сообщества Кавказа характеризуются меньшей выраженностью конкурентной страте-

гии, особенно по сравнению с лесными сообществами. Средний показатель стресс-толерантности – один из наиболее высоких среди различных биомов, в то время как рудеральность выражена в средней степени: для альпийских сообществ Теберды она ниже, чем в лесах средиземноморского климата и бореальных лесах, но выше, чем в тропических лесах и саваннах. Полученный нами спектр близок к таковому для равнинных тундр при несколько большем вкладе стресс-толерантности и меньшем рудеральности (Pierce et al., 2017).

В целом наши результаты подтверждают исходную гипотезу, базирующуюся на взглядах Грайма (Grime, 2001), о доминировании растений с преимущественно стресс-толерантной стратегией в условиях высокогорий. Кроме того, аналогично исследованиям сообществ на бедных песчаных почвах холмов провинции Онтарио (Канада)

(Reader, 1998) и нашим наблюдениям за микоризообразованием альпийских растений (Elumeeva et al., 2018), в настоящей работе мы выявили, что более сильная выраженность признаков стресс-толерантной стратегии связана с доминированием растений в условиях АЛП и ПЛ. Мы также подтвердили предположение об относительно большей выраженности конкурентной стратегии в условиях продуктивных ГКЛ и рудеральной стратегии в условиях АК, характеризующихся коротким вегетационным периодом.

Преобладание стресс-толерантов в альпийских сообществах Тибета было отмечено для участков с низкой интенсивностью выпаса яков, в то время как при более высокой интенсивности выпаса доминирование переходило к видам конкурентной стратегии (Wang et al., 2018). Это согласуется с полученными нами результатами. В нашем случае выпас скота был прекращен более 75 лет назад, и в настоящее время доминирующие виды стресс-толерантов не испытывают существенного влияния крупных млекопитающих. С другой стороны, относительно большая роль конкурентов в более продуктивных сообществах ГКЛ совпадает с высокой роющей и пищевой активностью кустарниковых полевков в этом сообществе (Фомин и др., 1989). В альпийских сообществах гор Гиресун (Турция) показано преобладание видов рудерально-конкурентной стратегии, что турецкие исследователи связывают с высоким уровнем антропогенных нарушений (выпас и сенокосение) (Huseyinoglu, Yalcin, 2017). При рассмотрении только злаков в высокогорьях Южных Альп (Италия) также было отмечено преобладание стресс-толерантной стратегии, однако оно не было абсолютным (среднее $C : S : R = 26.7 : 46.1 : 27.2\%$) (Pierce et al., 2007a), что хорошо совпадает с полученными нами средними для видов показателями (табл. 2). Стресс-толерантная стратегия растений холодных высокогорий также была отмечена для Французских Альп (Boulangeat et al., 2012). В то же время усиление нарушений приводит к усилению роли видов R-стратегии в альпийских сообществах (Pierce et al., 2007b), что в нашем случае подтверждается большей ролью R-стратегов в сообществе ГКЛ, где высока роющая активность полевков, по сравнению с АЛП и ПЛ, где площадь зоогенных нарушений незначительна. Роль видов рудеральной стратегии велика и на начальных стадиях первичных сукцессий при отступлении ледников в Альпах (Caccianiga et al., 2006). Но в нашем случае повышение роли видов этой стратегии на АК связано с коротким вегетационным периодом и необходимостью быстрого сезонного развития растений, которое характерно для R-стратегов. Эта закономерность подтверждается долговременными (более 50 лет) экспериментами в горах Новой Зеландии с увеличением снежного покрова, которое привело к усилению позиций видов с чертами рудеральной стратегии — большей удель-

ной поверхности листьев и меньшим содержанием сухого вещества в листьях (Mark et al., 2015).

Интересно сравнить полученные данные с ролью конкуренции в формировании рассматриваемых сообществ, изученной экспериментально по методике Голдберг (Goldberg, 1994; Onipchenko et al., 2009). Наибольшая роль конкуренции отмечена на продуктивных гераниево-копеечниковых лугах, где вклад видов с конкурентной стратегией максимален: он более чем вдвое превышает таковой в других сообществах (табл. 2). С другой стороны, в наименьшей степени роль конкуренции в формировании сообществ отмечена для среднепродуктивных пестроовсяницевых лугов. По нашим данным в этом сообществе максимальна роль стресс-толерантов (средневзвешенный вклад S-стратегии — 79.4%; табл. 2). Таким образом, полученные оценки вклада разных стратегий хорошо согласуются с экспериментальными данными по роли конкуренции: она максимальна при наибольшем участии C-стратегов и минимальна при наибольшем участии S-стратегов.

Нами впервые исследовано функциональное разнообразие средневзвешенного вклада отдельных стратегий внутри альпийских сообществ. Выявлено большое разнообразие вклада C-стратегии на АЛП и высокая стабильность стресс-толерантности (абсолютно доминирующей стратегии) на ПЛ. Последнее хорошо согласуется с отмеченным для высокогорий Новой Зеландии жестким средовым отбором и высокой конвергенцией признаков у доминирующих растений по сравнению с редкими видами (Richardson et al., 2012). На ПЛ абсолютный доминант *Festuca varia* характеризуется стресс-толерантной стратегией и обеспечивает высокий и постоянный вклад этой стратегии в функциональную структуру сообщества. На АК отмечено минимальное варьирование вклада C-стратегов, но максимальное варьирование и дивергенция вклада S-стратегии. Это свидетельствует о значительной горизонтальной неоднородности этого сообщества по важнейшему фактору стресса — длительности залегания снежного покрова, что было детально описано в работе А.А. Захарова с соавт. (2002). Поэтому нельзя считать общей закономерностью снижение функционального разнообразия и увеличение выравнивания с уменьшением длины вегетационного периода, которое отмечено для ряда функциональных признаков растений в Пиренеях и Французских Альпах (Komas et al., 2015; Chalmandrier et al., 2017).

В целом можно заключить, что в альпийских растительных сообществах преобладает стресс-толерантная стратегия, в наибольшей степени выраженная у растений пестроовсяницевых лугов. Роль конкурентной стратегии возрастает в условиях более продуктивных гераниево-копеечниковых лугов, а вклад рудеральной стратегии максимален в условиях альпийских ковров при коротком вегетационном периоде.

Работа выполнена по проекту РНФ (№ 19-14-00038).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дудова К.В., Атабалыев Г.Г., Ахметжанова А.А., Гулов Д.М., Дудов С.В. и др., 2019. Опыт изучения функционального разнообразия альпийских сообществ на примере анализа высоты растений // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 6. С. 439–450.
- Захаров А.А., Герасимова М.А., Онинченко В.Г., 2002. Зависимость распределения растений альпийских ковров от мощности снежного покрова // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 107. № 5. С. 80–83.
- Зенякин С.А., Онинченко В.Г., 1997. Опыт оценки масштабов роющей деятельности кавказского крота (*Talpa caucasica* Satunin) на альпийском лугу Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 102. № 3. С. 52–53.
- Зернов А.С., Алексеев Ю.Е., Онинченко В.Г., 2015. Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики. М.: Т-во науч. изд. КМК. 459 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 1998. Наука о растительности. Уфа: Гилем. 413 с.
- Онинченко В.Г., 1990. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. № 6. С. 52–62.
- Работнов Т.А., 1975. Изучение ценотических популяций в целях выяснения “стратегии жизни” видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 80. № 2. С. 5–17.
- Раменский Л.Г., 1935. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Советская ботаника. Т. 4. С. 25–40.
- Раменский Л.Г., 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. М.: Сельхозгиз. 620 с.
- Романовский Ю.Э., 1989а. Современное состояние концепции стратегии жизненного цикла // Биол. науки. № 11. С. 18–31.
- Романовский Ю.Э., 1989б. Конкуренция за флуктуирующий ресурс: эволюционные и экологические последствия // Журн. общ. биологии. Т. 50. № 3. С. 304–315.
- Романовский Ю.Э., 1998. Стратегии жизненного цикла: синтез эмпирического и теоретического подходов // Журн. общ. биологии. Т. 59. № 6. С. 565–585.
- Фомин С.В., Онинченко В.Г., Сеннов А.В., 1989. Питание и роющая деятельность кустарниковой полевки (*Pitymys majori* Thos.) в альпийских сообществах северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94. № 3. С. 6–13.
- Шидиков И.И., Онинченко В.Г., 2007. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 112. № 4. С. 42–50.
- Alpine Ecosystems in the Northwest Caucasus, 2004 / Ed. Onipchenko V.G. Dordrecht: Kluwer Acad. Publishers. 415 p.
- Boulangeat I., Lavergne S., Es J., van, Garraud L., Thuiller W., 2012. Niche breath, rarity and ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients // J. Biogeogr. V. 39. № 1. P. 204–214.
- Caccianiga M., Luzzaro A., Pierce S., Ceriani R.M., Cerabolini B., 2006. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification // Oikos. V. 112. № 1. P. 10–20.
- Cerabolini B.E.L., Brusa G., Ceriani R.M. et al., 2010a. Can CSR classification be generally applied outside Britain? // Plant Ecol. V. 210. № 2. P. 253–261.
- Cerabolini B., Pierce S., Luzzaro A., Ossola A., 2010b. Species evenness affects ecosystem processes in situ via diversity in the adaptive strategies of dominant species // Plant Ecol. V. 207. № 2. P. 333–345.
- Chalmandrier L., Munkemuller T., Colace M.-P., Renaud J., Aubert S. et al., 2017. Spatial scale and intraspecific trait variability mediate assembly rules in alpine grasslands // J. Ecol. V. 105. № 1. P. 277–287.
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N. et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide // Aust. J. Bot. V. 51. № 4. P. 335–380.
- Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Cornelissen J.H.C., Semenova G.V., Perevedentseva L.G. et al., 2018. Is intensity of plant root mycorrhizal colonization a good proxy for plant growth rate, dominance and decomposition in nutrient poor conditions? // J. Veg. Sci. V. 29. № 4. P. 715–725.
- Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K., 2016. Plant Functional Diversity. Oxford: Oxford Univ. Press. 231 p.
- Goldberg D.E., 1994. Influence of competition at the community level: An experimental version of the null models approach // Ecology. V. 75. № 5. P. 1503–1506.
- Grime J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies // Nature. V. 250. P. 26–31.
- Grime J.P., 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. Chichester: John Wiley and Sons. 371 p.
- Grime J.P., 2001. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. 2nd ed. Chichester: John Wiley and Sons. 417 p.
- Grime J.P., Pierce S., 2012. The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems. Chichester: John Wiley and Sons. 240 p.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R., 1988. Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species. L.: Unwin Hyman. 742 p.
- Huseyinoglu R., Yalcin E., 2017. Competitive, stress-tolerant and ruderal based classification of some plant species in an Alpine community of the Giresun Mountains in Turkey // J. Environ. Biol. V. 38. № 5. P. 761–769.
- Komac B., Pladevall C., Penuelas J., Conesa J.V., Domenech M., 2015. Variations in functional diversity in snowbed plant communities determining snowbed continuity // Plant Ecol. V. 216. № 9. P. 1257–1274.
- Liu Y., Fan J., Harris W., Shao Q., Zhou Y. et al., 2013. Effects of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on net ecosystem carbon exchange of grassland in the Three Rivers Headwaters region, Qinghai-Tibet, China // Plant Soil. V. 366. № 1–2. P. 491–504.
- Mark A.F., Korsten A.C., Guevara D.U., Dickinson K.J.M., Humer-Maegli T. et al., 2015. Ecological responses to 52 years of experimental snow manipulation in high-alpine cushionfield, Old Man Range, south-central New Zealand // Arct. Antarct. Alp. Res. V. 47. № 4. P. 751–772.
- Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W.G., Wilson J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity // Oikos. V. 111. № 1. P. 112–118.
- Onipchenko V.G., 2002. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus. Zurich: Veroffentli-

- chungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel. 168 p.
- Onipchenko V.G., Semenova G.V., van der Maarel E., 1998. Population strategies in severe environments: Alpine plants in the northwestern Caucasus // *J. Veg. Sci.* V. 9. № 1. P. 27–40.
- Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., Gerasimova M.A., Volkova E.V., Cornelissen J.H.C., 2009. Experimental comparison of competition and facilitation in alpine communities varying in productivity // *J. Veg. Sci.* V. 20. № 4. P. 718–727.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H. et al., 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide // *Austr. J. Bot.* V. 61. № 3. P. 167–234.
- Pierce S., Brusa G., Vagge I., Cerabolini B.E.L., 2013. Allocating CSR plant functional types: The use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants // *Funct. Ecol.* V. 27. № 4. P. 1002–1010.
- Pierce S., Ceriani R.M., Andreis R., de, Luzzaro A., Cerabolini B., 2007a. The leaf economics spectrum of Poaceae reflects variation in survival strategies // *Plant Biosyst.* V. 141. № 3. P. 337–343.
- Pierce S., Luzzaro A., Caccianiga M., Ceriani R.M., Cerabolini B., 2007b. Disturbance is the principal α -scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community // *J. Ecol.* V. 95. № 4. P. 698–706.
- Pierce S., Bottinelli A., Bassani I., Ceriani M.R., Cerabolini B.E.L., 2014. How well do seed production traits correlate with leaf traits, whole-plant traits and plant ecological strategies? // *Plant Ecol.* V. 380. № 11. P. 1351–1359.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E., Kattge J., Díaz S. et al., 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // *Funct. Ecol.* V. 31. № 2. P. 444–457.
- Reader R.J., 1998. Relationship between species relative abundance and plant traits for an infertile habitat // *Plant Ecol.* V. 134. № 1. P. 43–51.
- Richardson S.J., Willams P.A., Mason N.W.H., Buxton R.P., Courtney S.P. et al., 2012. Rare species drive local trait diversity in two geographically disjunct examples of a naturally rare alpine ecosystem in New Zealand // *J. Veg. Sci.* V. 23. № 4. P. 626–639.
- Schleuter A.D., Daufresne M., Massol F., Argillier C., 2010. A user's guide to functional diversity indices // *Ecol. Monogr.* V. 80. № 3. P. 469–484.
- Sherrod S.K., Seastedt T.R., 2001. Effects of the northern pocket gopher (*Thomomys talpoides*) on alpine soil characteristics, Niwot Ridge, CO // *Biogeochemistry.* V. 55. № 2. P. 195–218.
- Wang J., Zhang C., Yang H., Mou C., Mo L., Luo P., 2018. Plant community ecological strategy assembly response to yak grazing in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau // *Land Degrad. Dev.* V. 29. № 9. P. 2920–2931.

Which plant strategies are related to dominance in alpine communities?

V. G. Onipchenko^a, K. V. Dudova^{a, *}, A. A. Akhmetzhanova^a, M. I. Khomutovskiy^a,
T. M. Dzhatdueva^b, D. K. Tekeev^c, T. G. Elumeeva^a

^aLomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Ecology and Plant Geography
Leninskie Gory, Moscow, 119991 Russia

^bState Budget Professional Educational Organization "Technological Colledge"
Svobody St., 62A, Cherkessk, 369000 Russia

^cTeberda State Biosphere Reserve
Baduisky Lane, 1, Teberda, 369210 Republic of Karachai-Cherkess

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

Proportional adherence to Grime's CSR strategies now can be quantitatively estimated by simple leaf traits. Traits of different strategies may be under natural selection and serve as important features for dominance in natural plant communities. Alpine plants are traditionally considered as stress-tolerators (S) adapted to low temperatures and poor soils. However, alpine communities differ significantly with regard to their production. We hypothesize that C-strategy is more expressed in relatively productive alpine meadows, whereas R-strategy is more important in snowbed communities with short growing season. Species aboveground biomass was studied in four communities at the same altitude (alpine lichen heath – ALH, *Festuca varia* grassland – FVG, *Geranium-Hedysarum* meadow – GHM, and snowbed community – SBC). Proportional adherence to CSR components was estimated on the basis of three leaf traits – dry mass, fresh (water saturated) mass, and leaf area for all vascular plants in the communities. We calculated community weighted means (CWM) for each strategy for studied communities. Our hypothesis was supported. Dominants were more stress-tolerant in ALH and FVG than other species, but more C-strategies were observed in productive GHM. Proportional adherence of C and S strategies were in strong correspondence with relative importance of competition at the community level. The competition was the most important in productive GHM where C-strategy CWM is the biggest, but it was least important in FVG where S-strategy CWM is the biggest.