

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Дудова Ксения Вячеславовна

**ВЛИЯНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ
АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ НА СОСТАВ И СТРУКТУРУ
ФИТОЦЕНОЗОВ**

Специальности:

03.02.08 – Экология (биологические науки); 03.02.01 – Ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2019

Работа выполнена на кафедре экологии и географии растений биологического факультета ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова»

Научный руководитель:

Онипченко Владимир Гертрудович
доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты:

Бобровский Максим Викторович
доктор биологических наук, доцент,
ведущий научный сотрудник
лаборатории моделирования экосистем
ИФХиБПП РАН

Зернов Александр Сергеевич
доктор биологических наук, профессор,
профессор кафедры высших растений
биологического факультета МГУ

Поспелова Елена Борисовна
кандидат биологических наук,
главный научный сотрудник научного отдела
ФБГУ «Заповедники Таймыра»

Защита состоится 10 декабря 2019 г. в 15:30 на заседании диссертационного совета МГУ.03.05 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова, по адресу: 119234, Москва, Ленинские горы д. 1, к. 12, ауд. М-2

E-mail: mmakarov@soil.msu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе Научной библиотеки МГУ имени М.В.Ломоносова по адресу: Ломоносовский проспект, д.27, А8 и на сайте Интеллектуальной Системы Тематического Исследования Научно-технической информации (ИСТИНА МГУ), <http://istina.msu.ru>.

Автореферат разослан «28» октября 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Ковалева Наталия Олеговна

Актуальность. Выявление механизмов формирования растительных сообществ – одна из важнейших проблем современной экологии растений (Kraft et al., 2007; Götzenberger et al., 2012; Bello de et al., 2013). Наиболее актуальным и активно развивающимся является подход, который основан на работе с функциональными признаками растений (ФП). С его помощью анализируют как отдельные виды, так и фитоценозы в целом, что позволяет делать выводы о принципах отбора видов сосудистых растений в локальные местообитания из общего регионального пула и механизмах их сосуществования (Garnier et al., 2015) . Функциональное разнообразие сообщества связано с его динамикой, устойчивостью, продуктивностью, что позволяет применять данные подобных исследований для изучения пространственной структуры и динамики растительности (Flynn et al., 2009; Dias et al., 2013; Garnier et al., 2015) .

Для высокогорий характерно разнообразие местообитаний на небольших площадях и мезоклиматические градиенты, связанные с характеристиками рельефа (Onipchenko, 2002). Территория Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (ТГПБЗ) располагается на западе северного макросклона Кавказского хребта (Карачаево-Черкесская республика РФ). За более чем 40 лет исследований на стационаре «Малая Хатипара» накоплен массив детальных фитоценологических данных (Онипченко, 1990; Onipchenko, 2002; Герасимова et al., 2003; Елумеева, 2005; Шидаков, Онипченко, 2007; Онипченко и др., 2011; Аксенова et al., 2014). Все это позволяет провести исследования функциональной структуры и, таким образом, подойти к решению актуального вопроса отбора видов при формировании альпийских сообществ.

Степень разработанности темы исследования. В современном виде функциональный подход к изучению растительных сообществ оформился к концу XX века и продолжает развиваться (Diaz, Cabido, 1997; Diaz et al., 1998; Hodgson et al., 1999; Lavorel, Garnier, 2002; Petchey, Gaston, 2002; Deyn De et al., 2008; Wacker et al., 2009; Sandel et al., 2010; Mason, Mouillot, 2013). В его рамках используют так называемые «ключевые» ФП, тесно связанные с эколого-физиологическими особенностями и экологической стратегией видов (Cornelissen et al., 2003; Hulshof, Swenson, 2010; Pierce et al., 2017) .

Для получения стандартизированных измерений разработаны протоколы , а сами данные пополняют глобальные базы (Kattge, 2001; Cornelissen et al., 2003; Kleyer, 2008; Pérez-Harguindeguy et al., 2013) .

На основе изучения ФП оценивают функциональное разнообразие сообщества, которое связано с его динамикой, устойчивостью, продуктивностью, балансом элементов минерального питания и другими характеристиками (Pavoine et al., 2011; Chalmandrier, 2014; Carlson et al., 2015; Siefert et al., 2015) , а также выявляют механизмы его формирования (Dirnböck, Dullinger, 2004; Ackerly, Cornwell, 2007; Cornwell, Ackerly, 2009; Mason et al., 2012; Garnier et al., 2015). На территории России подобные исследования единичны и основаны на малом числе видов (Шидаков, Онипченко, 2007; Elumeeva et al., 2015; Кораблев, Смирнов, 2017) .

Объектами исследования являются ФП отдельных видов высокогорных растений, **предметом** – функциональное разнообразие альпийских фитоценозов.

Цель исследования – изучить закономерности распределения ФП сосудистых растений в высокогорных фитоценозах Северо-Западного Кавказа. Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

- проанализировать базу данных геоботанических описаний за период 1984–2010 годов и сформировать список видов, произрастающих выше границы леса и не являющихся редкими на данной территории;
- провести измерения двух выбранных функциональных признаков в полевых условиях;
- рассмотреть распределения и значения признаков среди видов растений высокогорий;
- провести анализ функционального разнообразия альпийских сообществ;
- проанализировать спектр эколого-ценотических стратегий видов высокогорий.

Научная новизна работы заключается в комплексном анализе ФП сосудистых растений широкого спектра местообитаний на заповедной территории. Исследования функциональной структуры высокогорных фитоценозов проведены впервые на территории России. Впервые для России создана база данных такого объема, показан одновершинный характер

распределения изучаемых признаков, проведен анализ функционального разнообразия высокогорных сообществ, а также установлены типы жизненных стратегий на основе функциональных признаков листа.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные данные носят прежде всего фундаментальный характер, являются вкладом в развитие функциональной фитоценологии в нашей стране и могут служить базой для дальнейших исследований в этой области.

На основе проведенных измерений возможно прогнозирование изменений растительного покрова высокогорий Кавказа при глобальных изменениях климата. Показатели индексов функционального разнообразия могут быть использованы для разработки рекомендаций по сохранению видового разнообразия на уровне сообществ. На основе выполненного определения стратегий для высокогорных видов возможен отбор видов для рекультивации антропогенно нарушенных участков склонов.

Методология и методы работы. Исследование опирается на функциональный подход, который базируется на изучении распределений функциональных признаков растений (Mouchet et al., 2010; Komac et al., 2015; Díaz et al., 2016; Bruelheide et al., 2018) . ФП определяют как признаки, которые прямо или косвенно влияют на приспособленность особи через ее основные функции, такие как выживание, размножение и рост (Garnier et al., 2015) . В рамках работы выбраны высота особи и удельная листовая поверхность (УЛП) (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

В полевых условиях проводили измерения высоты особей и сбор листьев для оценки УЛП. В лабораторных условиях получали данные по признакам листа (площадь, сухая и влажная масса), на основе которых потом рассчитывали УЛП и оценивали типы экологических стратегий. Использованы современные методы статистической обработки, описанные в разделе 3.3.

Положения, выносимые на защиту:

1. Вегетативная высота растений высокогорий Северо-Западного Кавказа значительно различается для видов разных высотных поясов, функциональных групп и растительных сообществ, а также линейно связана с участием видов растений по наземной биомассе.

2. Малый объем среды в случае альпийских ковров (по высоте растений) используется менее равномерно, чем большой (пестроовсяницевые луга). Функциональная дивергенция по высоте выше всего в низкопродуктивных сообществах альпийских ковров, а по удельной листовой поверхности – на альпийских пустошах. Среди альпийских фитоценозов пестроовсяницевые луга являются наиболее функционально богатыми фитоценозами как по высоте особей, так и по удельной листовой поверхности.

3. Для обоих признаков показано отличное от случайного распределение внутри альпийских фитоценозов. Они являются одними из тех признаков, по которым идет отбор из регионального пула на данной территории при формировании растительных сообществ.

4. Большинство изученных видов являются стресс-толерантами. Второй по выраженности в альпийских фитоценозах является рудеральная стратегия.

Степень достоверности и апробация результатов. Полнота полученных данных и степень ее оценки обсуждаются в главе «Материалы и методы», а также прокомментированы при описании выявленных закономерностей. Выводы работы подкреплены результатами статистических тестов и методами математического моделирования.

Результаты и основные положения работы доложены на конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (Пушино, 2019), всероссийской конференции «Современная наука о растительности» (Звенигородская биологическая станция, 2019), конференции «Ломоносовские чтения – 2019» (Москва, 2019), IV (XII) международной ботанической конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 2019), ежегодных международных научных конференциях молодых ученых «Ломоносов-2017», «Ломоносов-2018», «Ломоносов-2019», (Москва, 2017, 2018, 2019).

По теме диссертации опубликовано пять статей в рецензируемых журналах, входящих в списки *Scopus* и *RSCI WoS*.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, списка литературы из 339 источников, в том числе 232 на иностранных языках, и двух приложений. Общий объем диссертации – 191

страниц (основной текст 175 стр., приложение 15 стр.), 31 рисунок, 15 таблиц.

Личный вклад автора. Работа является результатом оригинальных исследований. Автором были проведены самостоятельно полевые работы для сбора материала, лабораторная обработка более 50% материалов, статистическая обработка и анализ результатов, написание статей и данной диссертации.

Благодарности. Сердечно признательна профессору В.Г. Онипченко за научное руководство и поддержку на всех этапах работы. Приношу благодарность В.Э. Смирнову за помощь при написании базового скрипта для обработки данных в R. Благодарю студентов, аспирантов и сотрудников кафедры экологии и географии растений, а также руководство Тебердинского заповедника. Особую признательность выражаю С.В. Дудову и всей моей семье за неоценимую помощь при подготовке диссертации. Работа частично поддержана грантом РФФИ 19-14-00038.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор современного состояния проблемы

В главе рассмотрены современные представления о процессах формирования фитоценозов, раскрыто понятие регионального пула видов, обсуждаются понятия функционального признака и функционального разнообразия, рассмотрены научные вопросы, решаемые на базе анализа функциональных признаков.

Одним из проявлений функциональной структуры может быть функциональное разнообразие, определяемое по аналогии с видовым разнообразием (Мазинг, 1973; Работнов, 1983; Миркин, Наумова, 2012; Cain, Bowman, Hacker, 2014; Smith, Smith, 2015). В настоящее время этот термин обычно связывают с величинами и распределением функциональных признаков (*functional traits*) организмов в сообществе (Мэгарран, 1992). Именно в этом смысле термин «функциональное разнообразие» используется в настоящей работе.

Функциональный подход базируется на фундаментальных представлениях об экологической нише и региональном пуле видов.

Основой концепции экологических ниш является принцип конкурентного исключения, который предложил G.F. Gause (1934). Согласно этому принципу два вида не могут сосуществовать бессечно, если у них идентичны экологические ниши (Gause, 1934; Hubbell, 2005). Первым определением экологической ниши, близкое к современному, ввел G.E. Hutchinson (1957), который включал в понятие ниши не только принцип ограничения (нехватки) ресурсов, но и допустимый разброс физических переменных среды (Liebold, 1995; Colwell; Holt, 2009). Региональный пул видов – это набор видов, которые могут быть встречены («доступны») в регионе и экологически приспособлены для произрастания в местообитаниях, занятых локальными сообществами (Dupré, 2000) .

Функциональными называют признаки, прямо или косвенно влияющие на приспособленность особи через основные функции организма, такие как выживание, рост и размножение (Lavorel et al., 1997; Garnier et al., 2015).

Примером широко используемых функциональных признаков может служить удельная листовая поверхность (УЛП = P / M ; где P – площадь (см^2) и M – сухая масса листа (г) (Díaz, Cabido, 2001). Значения УЛП положительно коррелируют с относительной скоростью роста особи, запасом азота в листьях и отрицательно – с продолжительностью жизни листа и вкладом углерода в защитные структуры (например, танины и лигнин) (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) . Этот признак отражает важный «компромисс» функционирования растений между быстрым вкладом ассимилятов в продукцию биомассы (высокая УЛП, низкое содержание сухого вещества в листе) и эффективным сохранением (низкая УЛП, высокое содержание сухого вещества) (Garnier, Shipley, 2001) . УЛП обладает довольно низким внутривидовым варьированием и мало зависит от экологических условий местообитания (Garnier et al., 2001) .

Высота растения – это один из самых легко измеряемых, но в то же время и репрезентативных признаков растений (Westoby, Wright, 2006; Moles et al., 2009; Hulshof, Swenson, 2010; Garnier et al., 2015) . Она играет важную роль в исходе конкуренции (Lattanzi et al., 2012; Онинченко, 2014) . Более высокие растения в сообществе не только получают конкурентное преимущество в борьбе за свет, но и эффективнее опыляются и

распространяют семена (Cornelissen et al., 2003; Osada, 2011; Garnier et al., 2015) .

Сравнение средних и средневзвешенных оценок ФП позволяет оценить роль биотических процессов в формировании состава фитоценоза (Zoltan, 2005; Ricotta, Moretti, 2011; Bello de et al., 2013; Garnier et al. 2015). Для описания функционального разнообразия на настоящий момент разработан целый ряд индексов (Mouillot et al., 2005; Mason et al., 2005, 2012; Mouchet et al., 2010a; Pakeman, 2011; Bello et al., 2013b; Komac et al., 2015; Mason, Mouillot, 2013), а также широко используется метод «нулевых» моделей (Petchey, Gaston, 2002; Zoltan, 2005; Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008; Mouchet et al., 2010b; Pakeman, 2011; Pollock et al., 2012; Mason, Mouillot, 2013; Komac et al., 2015).

Глава 2. Физико-географическая характеристика территории и ботаническая изученность

Тебердинский государственный биосферный заповедник располагается на западе северного макросклона Большого Кавказского хребта (Карачаево-Черкесская республика, Россия). Высоты над уровнем моря на территории заповедника варьируют от 1260 м до 4046 м. Выше границы леса, на высотах от 1800 м, произрастает около 700 видов.

В работе подробно рассматриваются сообщества четырех типов, которые занимают наибольшие площади в альпийском поясе (2500-3100 м над ур. моря)(Onipchenko, 2002; Ильина, 2004) . **Альпийские лишайниковые пустоши** (АЛП, асс. *Pediculari comosae-Eritrichietum caucasicum* Minaeva et Onipchenko) занимают наветренные гребни и склоны. Доминанты – *Festuca ovina*, *Carex sempervirens*, *C. umbrosa*, *Trifolium polyphyllum*, *Anemone speciosa*, *Antennaria dioica* (Onipchenko. 2002; Elumeeva, 2015). **Пестроовсяницевые луга** (ПЛ) (асс. *Viola altaicae-Festucetum variae* Rabotnova et Onipchenko 2002) располагаются на склонах южной экспозиции. Доминантами там являются плотнoderновинные злаки (*Festuca varia*, *Nardus stricta*) (Елумеева, 2004б) . *F. varia* – сильный эдификатор, поэтому многие виды в этих сообществах приурочены к промежуткам между ее дерновинами (Pokarzhevskaya, 1998). Наиболее продуктивные в альпийском поясе

сообщества – **гераниево-копеечниковые луга** (ГКЛ, *Hedysaro caucasicae* – *Geranietum gymnocauli* Rabotnova et Onipchenko 2002) занимают нижние части склонов различных экспозиций. Доминируют *Geranium gymnocaulon*, *Hedysarum causicum*, *Carum meifolium*, *Pulsatilla aurea* и *Pedicularis condensata* (Онипченко, 2002). **Альпийские ковры** (АК, *Hyalopoo ponticae* – *Pedicularietum nordmanniana*e Rabotnova et Onipchenko, 2002) приурочены к западинам с обильным снегонакоплением (до 3-4 м) и коротким вегетационным сезоном. Доминанты – *Sibbaldia procumbens*, *Minuartia aizoides* и *Taraxacum stevenii*, *Nardus stricta* (Эбзеева, 2003, Биджиева, 2007).

Для выявления общего пула растений альпийского высотного пояса и целей моделирования мы измеряли выбранные функциональные признаки и в других растительных сообществах субальпийского, альпийского и субнивального поясов.

Глава 3. Материалы и методы

В главе рассмотрены методика полевых исследований, полученные данные и подходы к их обработке. Основные полевые исследования проводили в летние месяцы 2016–2018 г. на территории Тебердинского заповедника. Во время маршрутов проводили: 1) измерения высоты видов (как кратчайшее расстояние между субстратом и верней точкой верхнего хорошо развитого фотосинтезирующего листа растения) с определением типа фитоценоза, положения сообщества в рельефе; 2) сбор листьев растений для дальнейшего лабораторного определения УЛП (по 10 (редко 5, для очень крупных растений субальпийского высокотравья) хорошо развитых, не поврежденных срединных листьев с разных особей в генеративном состоянии). Перед началом полевых работ был сформирован список из 380 видов, имеющих встречаемость более 6 раз по базе геоботанических описаний (Onipchenko, 2002).

Для оценки участия видов в альпийских фитоценозах использовали данные по их надземной биомассе, полученные в результате исследований прошлых лет (Онипченко, 1990).

Для всех видов оценивали нормальность распределений и коэффициент

вариации ФП. Анализ нормальности выборок проводили по критериям Шапиро-Уилка, Колмогорова-Смирнова и методу выборочных квартилей. Анализ функциональной структуры сообществ проводили путем: 1) оценки средних и средневзвешенных (по доли надземной биомассы каждого вида) значений; 2) расчета трех показателей функционального разнообразия: функционального богатства, функциональной выравненности, функциональной дивергенции по обоим признакам; 3) сравнения полученных индексов ФР для исследованных сообществ с таковыми, рассчитанными для так называемых «нулевых моделей». Расчеты проводили для двух пространственных масштабов: для альпийских фитоценозов в целом и по пробным площадям $25 \times 25 \text{ см}^2$ (по 92-104 в каждом типе фитоценозов). Определение вклада каждой эколого-ценотической стратегии для изучаемых видов проведен по методике Pierce et al. (2017). Статистические анализы проводили в StatSoft Statistica v. 8.0, RStudio v. 1.1.463.

Глава 4. Особенности распределения значений функциональных признаков высокогорных видов

Средние высоты вегетативных органов для видов растений высокогорий Тебердинского заповедника варьируют от 5 мм до 3.1 м, в среднем – $25 \pm 0,7$ см (здесь и далее приводятся средние значение со стандартной ошибкой). Средняя высота видов альпийского пояса – $12 \pm 0,7$ см, а субальпийского – $41 \pm 4,3$ см, различие статистически значимо ($p\text{-value} < 0,05$). Эти результаты хорошо совпадают со средней высотой растений, рассчитанной для интервала $60\text{--}75^\circ$ северной широты – 27 см (Moles et al., 2009b). Показано, что наибольший вклад в суммарную дисперсию высоты высокогорных растений вносит межвидовая внутриценотическая изменчивость (50,8 %).

По средним высотам альпийские сообщества располагаются в следующей последовательности: АЛП < АК < ГКЛ < ПЛ (рис. 1). При этом средние показатели для АЛП (63 ± 6 мм) и АК (85 ± 10 мм), а также ПЛ (108 ± 15 мм) и ГКЛ (107 ± 25 мм) между собой значимо не различаются ($p > 0,05$). Значимое различие выявлено между этими парами сообществ: среднее в

луговых сообществах значимо выше такового для альпийских пустошей и ковров ($p = 0,006$).

По средневзвешенным оценкам фитоценозы располагаются следующим образом: АК < АЛП < ГКЛ < ПЛ (рис. 1). Для средневзвешенных оценок все различия между растительными сообществами статистически значимы ($p < 0,05$).

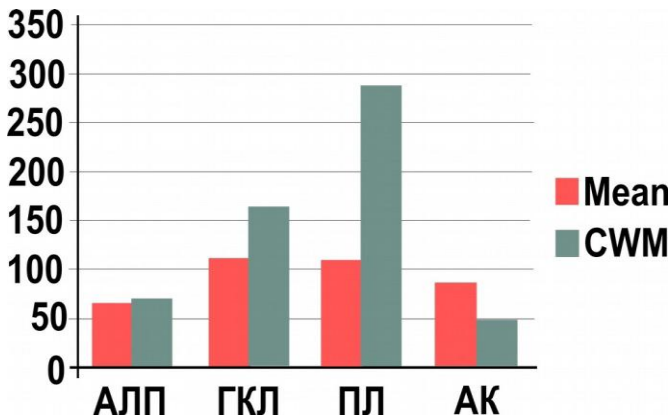


Рис. 1. Гистограмма средних (Mean) и средневзвешенных (CWM) значений высот для альпийских фитоценозов (ордината, мм). АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсянищевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры

Сравнение средних и средневзвешенных оценок высоты альпийских сообществ 4-х типов позволяет выявить очень важные различия роли этого признака в организации сообществ. Низкопродуктивные сообщества АЛП преимущественно образованы сосудистыми растениями, имеющими высоту, близкую к средней. В луговых сообществах средневзвешенная оценка существенно (на ПЛ почти втрое!) превышает среднюю. Это свидетельствует о преобладании более высоких растений в составе альпийских лугов, где изучаемый признак может быть индикатором доминирования.

Высота растений является важным функциональным признаком даже в

условиях высокогорий. Адаптивная роль этого признака отличается в различных фитоценозах. Показана положительная связь высоты с размерами листьев растений (рис. 2) и подтверждено отсутствие значимых корреляций высоты растения с удельной листовой поверхностью и массой семян.

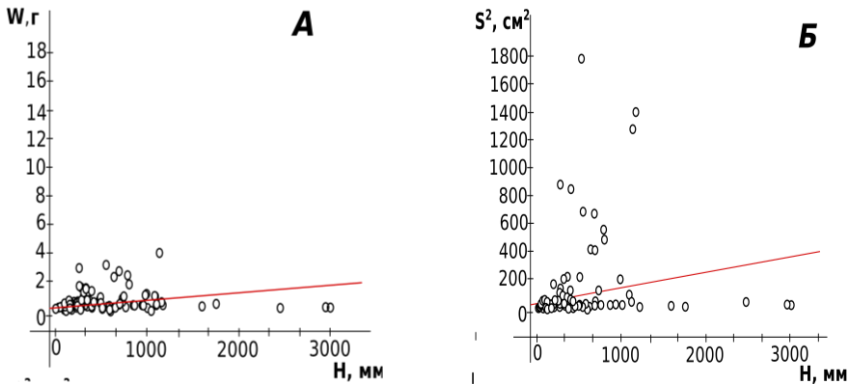


Рис. 2. Связь высоты растений с сухой массой листа (А, $r = 0,62$, $p < 0,05$) и его площадью (Б.; $r = 0,61$, $p < 0,05$). Красным цветом показана линия регрессии.

Средние значения удельной листовой поверхности по видам варьирует от $32,6 \pm 1,3$ $\text{cm}^2/\text{г}$ (*Saxifraga flagellaris*) до 985 ± 56 $\text{cm}^2/\text{г}$ (*Veronica filiformis*). Среднее значение показателя для высокогорных растений – 234 ± 2 $\text{cm}^2/\text{г}$. Медиана выборки составляет 204,4 ($N=4626$). Нормальность выборки подтверждена критериями Лилиефорса и Шапиро-Франсия ($D = 0.141$, $p\text{-value} < 2.2\text{e-}16$; $W = 0.837$, $p\text{-value} < 2.2\text{e-}16$).

Несмотря на то что для некоторых видов показаны значимые различия в показателях УЛП между различными фитоценозами, так же как и в случае высоты растений, наибольший вклад в суммарную дисперсию УЛП высокогорных растений вносит межвидовая внутриценотическая изменчивость.

По результатам проведенного дисперсионного анализа можно выделить две функциональные группы (традиционно выделяемые как агроботанические), которые стоят особняком от остальных. Первая – это бобовые растения. Их УЛП значимо отличается от таковой для деревьев,

кустарников, кустарничков, злаков, осок. С разнотравьем значимых отличий средних не выявлено. Вторая – разнотравье. Различия найдены с деревьями, кустарниками и кустарничками, злаками и осоками. В случае бобовых это можно объяснить наличием симбиотических связей с азотфиксаторами в этой группе. Что касается разнотравья – высокая средняя оценка может быть результатом «сборности» этой функциональной группы, в которую попадают как растения альпийского, так и субальпийского поясов с большими величинами признака. Так, например, это *Senecio renifolius*, *Solidago virgaurea*, *Stellaria nemorum*, *Valeriana alliariifolia*, *V. officinalis* со значениями признака более 400 см²/г. По возрастанию среднего значения признака ценозы располагаются в следующем порядке: АЛП < ГКЛ < ПЛ < АК. При переходе от средней к средневзвешенной оценке порядок несколько меняется: ПЛ < АЛП < ГКЛ < АК. Это объясняется тем, что при расчете средневзвешенного значения учитывается реальное участие видов в сообществе (надземная биомасса). Соответственно, виды с большим участием дают больший вклад в общую оценку.

Взаимосвязь удельной листовой поверхности с участием видов альпийских растений по биомассе не выявлена (критерий Пирсона, p -value = 0,032, r = -0,18). Значимых корреляций с другими функциональными признаками не выявлено.

Глава 5. Функциональная структура альпийских фитоценозов

Для исследованных альпийских сообществ наибольшее общее функциональное богатство по высоте отмечено на гераниево-копеечниковых лугах, а наименьшее – в сообществах альпийских ковров, где оно составляет менее трети от рассматриваемых лугов. Таким образом, по возрастанию общего функционального богатства высоты растений альпийские сообщества образуют следующий ряд: АК < АЛП < ПЛ < ГКЛ. Этот ряд соответствует увеличению надземной продукции сосудистых растений в них (АЛП < АК < ПЛ < ГКЛ) (Онипченко, 1990), лишь положение наименее продуктивных сообществ другое по сравнению с данным.

Несмотря на большую биомассу доминантов ГКЛ, здесь практически не

происходит изменения функциональной выравненности по сравнению с таковой, рассчитанной по всему видовому составу с равным участием (0,46 и 0,45 соответственно), т.е. биотические процессы (например, выраженная конкуренция (Onipchenko, Pavlov, 2009) не меняют его функциональной выравненности по высоте. Еще одним подтверждением этой закономерности может служить очень близкая к рассматриваемым величина функциональной выравненности ГКЛ, полученная для отдельных площадок: 0,47. Напротив, наиболее различающиеся величины функциональной выравненности, рассчитанные с учетом и без учета участия видов, характерны для АК. Здесь первая величина ниже второй более чем в 3 раза (0,19 и 0,65 соответственно). Это свидетельствует о сильной роли локальных биотических процессов в формировании функциональной выравненности низкопродуктивного сообщества АК.

Показатель дивергенции для фитоценозов в целом минимален в сообществе ГКЛ (0,67) и максимален в условиях АК (0,85). АЛП и ПЛ по этому показателю занимают среднее положение. Мы получили весьма интересные и контринтуитивные результаты: расхождение признаков (в данном случае высоты растений) наибольшее в сообществах с меньшим диапазоном этих признаков (для АК средневзвешенная высота растений 4,8 см), и наоборот, продуктивные альпийские луга с большей высотой растений (большим функциональным богатством; для ПЛ средневзвешенная высота растений 29,2 см) имеют меньшее расхождение признаков, т.е. менее дивергентное функциональное разнообразие. Малый объем среды в случае АК используется менее равномерно, чем больший в луговых сообществах. Эти результаты согласуются с опубликованными данными (Chalmandrier et al., 2017) о том, что на малых площадках сообщества в условиях короткого вегетационного периода имеют более высокое функциональное разнообразие.

Надземная продукция прямо связана с функциональным богатством при совокупном анализе данных по всем сообществам, но эта связь не выявлена внутри отдельных сообществ. Функциональная выравненность не связана с продукцией сообществ. Унимодальная связь между индексом функциональной дивергенции и надземной биомассой найдена только для

одного типа альпийских сообществ (пестровсянцевые луга) (рис. 3).

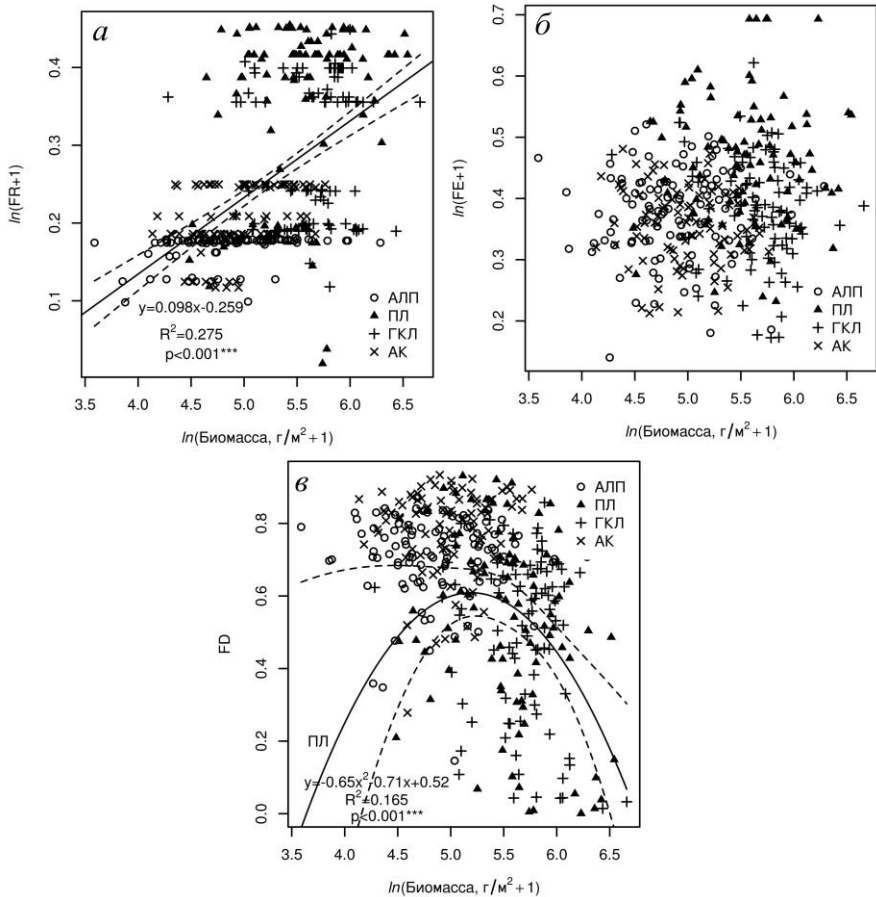


Рис. 3. Связь между биомассой альпийских сообществ и индексами функционального разнообразия: а – функциональное богатство (FR), линия регрессии и доверительные интервалы построены на основе данных по всем сообществам; б – функциональная выравненность (FE, значимые связи не выявлены); в – функциональная дивергенция (FD), линия регрессии и доверительные интервалы показаны только для ПЛ. Сообщества: АЛП – альпийские пустоши, ПЛ – пестровсянцевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры.

Значения индекса функционального разнообразия по УЛП

увеличиваются в ряду возрастания флористического богатства в фитоценозах: АК < АЛП < ГКЛ < ПЛ. Ряд сходен с рядом возрастания надземной продукции АЛП < АК < ПЛ < ГКЛ (Онипченко, 1990), различается лишь положение луговых фитоценозов.

Средние величины для пробных площадей (0,25 x 0,25 см) по этому индексу наименьшие для ПЛ, а наибольшие – для АЛП. Причем по результатам дисперсионного анализа и дальнейшей проверки апостериорными метриками значимых различий между средними значениями функционального богатства ГКЛ, АК, АЛП не выявлено. Пестроовсянищевые луга по отдельным площадкам значимо менее функционально богаты, чем остальные фитоценозы. *Festuca varia* – доминантный вид с высоким участием. образует мощные дерновины, имеет значительную высоту растений в сравнении с другими альпийскими видами. Поэтому, несмотря на то, что в большом масштабе альпийских сообществ пестроовсянищевые луга имеют высокие показатели индекса, на маленьких площадках функциональное разнообразие значительно ниже. Сообщества АЛП, напротив, полидоминантны, линейные размеры наиболее обычных растений меньше, и число видов, сосуществующих на небольшой пробной площади, выше. Доминантные виды альпийских сообществ имеют средние или низкие значения УЛП по сравнению с другими видами тех же фитоценозов (рис. 4).

Показаны статистически значимые отличия для всех показателей функционального разнообразия реальных сообществ от модельных. Распределение удельной листовой поверхности внутри альпийских фитоценозов носит характер, отличный от случайного, а УЛП и высота особей являются признаками, по которым происходит отбор видов при формировании альпийских фитоценозов.

Как для УЛП, так и для высоты особей показано, что индексы функциональной выравненности значимо выше, чем таковые для модельных, а дивергенции, напротив, ниже. В связи с этим можно предположить конвергентный характер отбора состояний признаков в альпийские сообщества под влиянием отбора условиями среды.

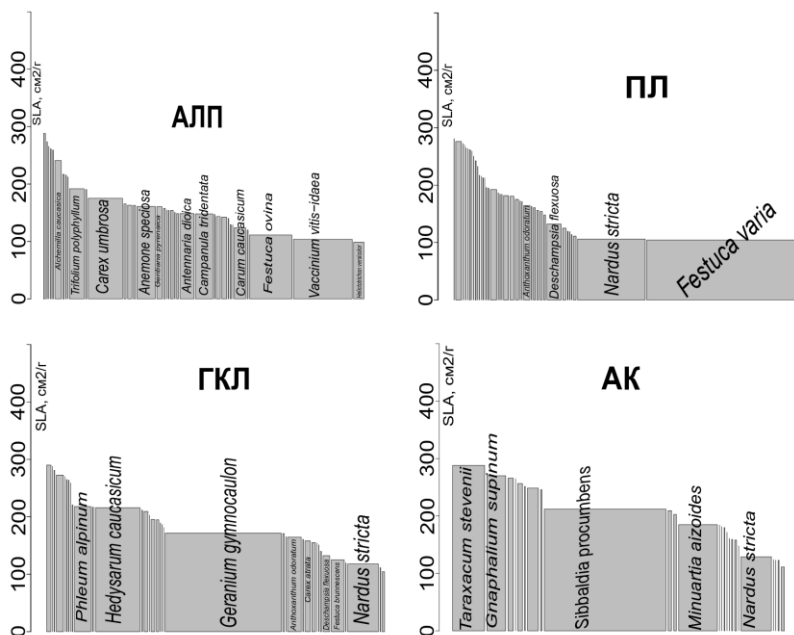


Рис. 4. Распределение видов сосудистых растений по УЛП и биомассе в четырех альпийских сообществах: АЛП – альпийская лишайниковая пустошь, ПЛ – пестроовсянищевый луг, ГКЛ – гераниево-копеечниковый луг, АК – альпийский ковер. Ширина прямоугольников пропорциональна доле каждого вида в надземной биомассе. Подписаны основные доминанты

Глава 5. Спектр эколого-ценотических стратегий высокогорных растений

Полученный нами спектр стратегий (рис. 5) подтверждает распространенную точку зрения, что для растений высокогорий наиболее характерна стресс-толерантная (S) эколого-ценотическая стратегия (Grime, 2001). Большинство изученных видов по результатам анализа отнесено к этой стратегии. Следующей по выраженности является рудеральная стратегия (R). Наибольшее число видов этой стратегии отмечено для субальпийского пояса. Однако наиболее выражена в субальпийском поясе группа конкурентной стратегии (C).

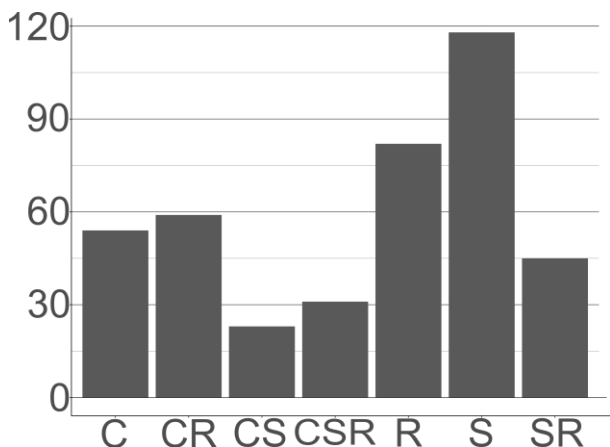


Рис. 5. Распределение частот встречаемости различных эколого-ценотических стратегий среди высокогорных видов сосудистых растений Северо-Западного Кавказа. По оси ординат – число видов сосудистых растений. С – конкурентная стратегия, CR – конкурент-рудеральная, CS – конкурент-стресс-толерантная, CSR – смешанная стратегия, R – рудеральная, S – стресс-толерантная, SR – стресс-толерантно-рудеральная

Виды высокогорий Тебердинского заповедника не образуют в «треугольнике Грайма» сегрегированных групп по высотным поясам. При этом есть две области графика, в которых плотность точек ниже, чем в остальных. Первая – это область видов-конкурентов с небольшой долей стресс-толерантной стратегии, а вторая – область рудеральной стратегии, в которой у видов выражена в диапазоне 20 – 40%, а конкурентная – на 0–20% (рис. 6).

Выраженность рассмотренных типов 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 рода *Minuartia*). 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*. 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.

В целом наши результаты подтверждают исходную гипотезу, базирующуюся на взглядах Р. Grime (2001), о преобладании растений с преимущественно стресс-толерантной стратегий в условиях высокогорий. Кроме того, мы выявили, что лучшая выраженность признаков стресс-толерантной стратегии связана с доминированием растений в условиях АЛП и ПЛ. Подтверждено наше предположение о большей выраженности конкурентной стратегии в условиях продуктивных ГКЛ и рудеральной стратегии в условиях АК, характеризующихся коротким вегетационным периодом.

Впервые исследовано функциональное разнообразие средневзвешенного вклада отдельных стратегий внутри альпийских сообществ. Выявлено большое разнообразие вклада С-стратегии на АЛП и высокая стабильность стресс-толерантности (абсолютно доминирующей стратегии) на ПЛ, где абсолютный доминант *Festuca varia* обеспечивает высокий и постоянный вклад этой стратегии в функциональную структуру сообщества. На АК отмечено минимальное варьирование вклада С-стратегов, но максимальное варьирование и дивергенция вклада S-стратегии.

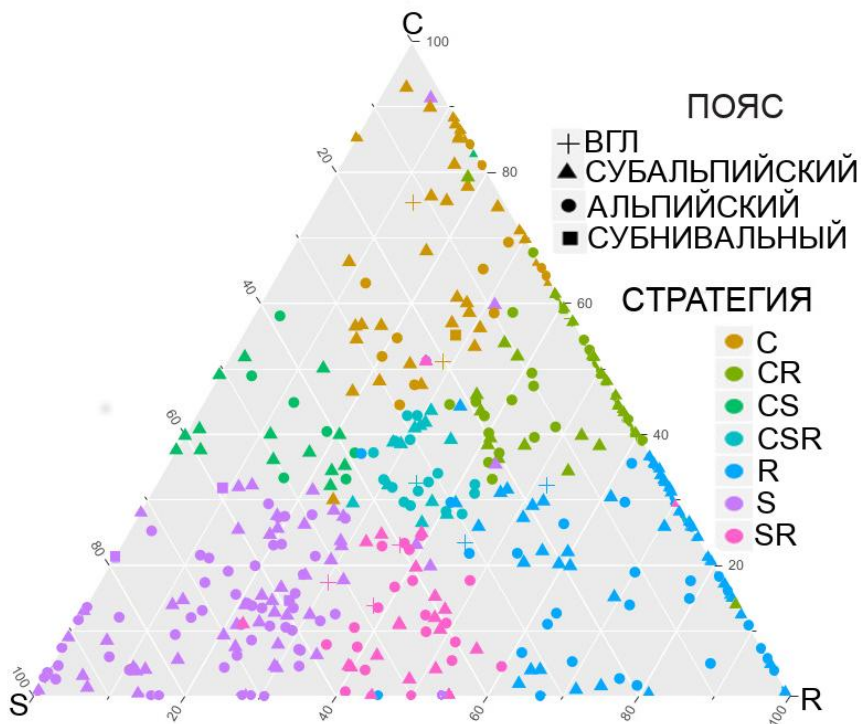


Рис. 6. Расположение высокогорных видов на «треугольнике Грейма». Средний вклад конкурентной стратегии составляет 29%, стресс-толерантной – 35%, рудеральной – 37 %.

В целом мы можем 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.

Выводы

1. Средняя вегетативная высота видов сосудистых растений высокогорий Северо-Западного Кавказа варьирует от 5 мм до 3 м и значительно различается для видов разных высотных поясов, функциональных групп и растительных сообществ, а также линейно зависит от участия вида в фитоценозе по биомассе.

Удельная листовая поверхность варьирует от 32,6 см²/г до 985 см²/г и значительно различается между различными растительными сообществами, функциональными группами. Линейной связи с участием видов по биомассе не выявлено.

2. Сравнение функциональной структуры альпийских сообществ по высоте показало, что малый объем среды в случае альпийских ковров (по высоте растений) используется менее равномерно, чем большой (пестроовсянничевые луга). Функциональная дивергенция по высоте выше всего в низкопродуктивных сообществах альпийских ковров, а по удельной листовой поверхности – на альпийских пустошах. Распределение удельной листовой поверхности характеризуется низкими значениями выравненности и дивергенции. Среди альпийских фитоценозов пестроовсянничевые луга являются наиболее функционально богатыми фитоценозами как по высоте особей, так и по удельной листовой поверхности.

4. Для обоих признаков показаны значимые отличия их распределения внутри альпийских фитоценозов от «нулевых моделей». Высота особей и удельной листовой поверхности являются одними из тех признаков, по которым идет отбор из регионального пула на данной территории при формировании растительных сообществ.

5. Большинство изученных видов являются стресс-толерантами по классификации жизненных стратегий Ф. Грайма. Виды этой стратегии являются доминирующими в ряде сообществ альпийского пояса (альпийские пустоши, пестроовсянничевые луга). Второй по выраженности в альпийском поясе является рудеральная стратегия, ее вклад максимален в условиях альпийских ковров.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах WoS, RSCI, а также изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности:

Дудова К.В., Атабаллыев Г.Г., Ахметжанова А.А., Гулов Д.М., Дудов С.В., Елумеева Т.Г., Клиник Г.В., Логвиненко О.А., Семенова Р.Б., Онипченко В.Г. Высота как функциональный признак альпийских растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2019. – Т. 124. – № 1. – С. 33–46. IF=0,401

Дудова К.В., Атабаллыев Г.Г., Ахметжанова А.А., Гулов Д.М., Дудов С.В., Елумеева Т.Г., Кипкеев А.М., Логвиненко О.А., Семенова Р.Б., Смирнов В.Э., Текеев Д.К., Салпогаров М.С., Онипченко В.Г. Опыт изучения функционального разнообразия альпийских сообществ на примере анализа высоты растений // Журнал общей биологии. – 2019. – Т. 80. – № 5. – С. 1–12. IF=0,679

Дудова К.В., Джатдоева Т.М., Дудов С.В., Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г. Конкурентная стратегия растений субальпийского высокогорья Северо-Западного Кавказа // Вестник МГУ. Серия биологическая. – 2019. – Т. 74. – № 3. – С. 179–187. IF=0,792

Dudova K.V. Sex dimorphism in shoot morphology of *Antennaria dioica* (L.) Gaertner (Compositae) // Botanica Pacifica. – 2019. – Vol. 8. – № 1. – P. 1–6. , IF=0,541

Дудова К. В. Морфологическая изменчивость *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. как косвенное доказательство происхождения двудомности таксона из гермафродитизма через гинодиэцию // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2018. – Т. 1. – С. 22–27. IF=0,986

Прочие публикации:

Дудова К.В. Функциональное разнообразие альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа на примере удельной листовой поверхности // Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2019» / Отв. ред. И.А.Алешковский, А.В.Андриянов, Е.А.Антипов. [Электронный ресурс]. – М., 2019. – 1 электрон. опт. диск (DVD-ROM); 12 см.

Дудова К.В. Высота как показатель функциональной структуры альпийских фитоценозов // Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2018». – Т. 1. – М., 2018. – С.1.

Дудова К.В. Высота растений как показатель функциональной структуры сообществ // Материалы IV (XII) международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге 22–28 апреля 2018 года. – Спб., 2018. – С. 83–84.

Котельникова К.В. Морфологическая изменчивость цветков *Antennaria dioica* (L.) Gaertn.: к вопросу о происхождении двудомности // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы III (V) Всероссийской молодёжной конференции с участием иностранных ученых 10–14 ноября 2014 года. – Новосибирск, 2014. – С. 29–31.

Котельникова К.В. Морфологические особенности побегов *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., касающиеся полового диморфизма вида // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. – Т. 1. – М., 2014. – С. 258–261.

Котельникова К.В. Морфологические проявления полового диморфизма у женских и мужских побегов *Antennaria dioica* (L.) Gaertn // Прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях. – Киров, 2014. – С. 244–248.