

Направленные изменения численности побегов и функциональные признаки растений на пестроовсяницевых лугах Тебердинского национального парка

Д. В. СУХОВА, Т. Г. ЕЛУМЕЕВА, В. Г. ОНИПЧЕНКО

Кафедра экологии и географии растений, Биологический факультет
МГУ им. М. В. Ломоносова
119234, Москва, Ленинские горы, 1/12
E-mail: elumeeva@yandex.ru

Статья поступила 23.03.2023

После доработки 07.04.2023

Принята к печати 10.04.2023

АННОТАЦИЯ

Современная долговременная динамика высокогорных сообществ может быть обусловлена как потеплением климата, так и сокращением хозяйственной деятельности. За период с 1987 по 2019 г. на постоянных площадках альпийских пестроовсяницевых лугов (Тебердинский национальный парк, Карачаево-Черкесия, Россия) проводили ежегодные учеты численности побегов сосудистых растений. В регрессионных моделях динамики численности предикторами были год (для выявления линейных трендов) и погодные условия: средние температуры и количество осадков в вегетационный период прошлого года (июль – август) и в начале текущего года (май – июнь). Численность побегов значительно возрастила у шести видов с меньшей средней высотой распространения на территории национального парка и уменьшилась у пяти более высокогорных видов. Однако эти тренды не были обусловлены повышением средних температур июля – августа предыдущего года. Колебания погодных условий влияли на флюктуационную изменчивость некоторых видов независимо от направленности их динамики. Показатели линейных трендов на одном из участков были положительно коррелированы с удельной листовой поверхностью, содержанием воды в листьях и вкладом рудеральной стратегии, а отрицательно – с вкладом стресс-толерантной стратегии. Динамика пестроовсяницевых лугов связана в первую очередь с длительной восстановительной сукцессией после прекращения выпаса, а не с потеплением в вегетационный период. Основной доминант сообщества, *Festuca varia* Haenke, наименее подвержен флюктуациям и изменениям климата в текущем диапазоне, обеспечивая стабильность сообщества.

Ключевые слова: альпийские сообщества, разногодичная динамика, функциональные признаки, температура, прекращение выпаса.

ВВЕДЕНИЕ

Постепенные сдвиги границ ареалов вверх отмечены для растений в разных горных системах [Gottfried et al., 2012; Pauli et al., 2012]. С ними сопряжены наблюдаемые в настоящее

время изменения в составе и структуре альпийских сообществ, где увеличивается участие видов с меньших высот, а участие более высокогорных видов, наоборот, уменьшается [Parmesan, 2006; Walther et al., 2009; Elumeeva

et al., 2013]. Одна из возможных причин подобного явления – потепление климата [Bahn, Körner, 2003; Parmesan, 2006; Walther et al., 2009; Winkler et al., 2019], чему есть и некоторые экспериментальные подтверждения [Harte, Shaw, 1995]. Однако по крайней мере на локальном уровне изменение климата может и не быть главной причиной высотного сдвига ареалов. Так, в некоторых многолетних рядах наблюдений корреляции участия вида с климатическими переменными, такими как средние температуры или количество осадков, отражают его реакции на конкретные погодные условия, но при этом значимо не связаны с общим трендом [Kammer et al., 2007; Wang et al., 2012; Czortek et al., 2018; Elumeeva et al., 2021]. На лугах в горах Krkonoše (Чехия), долговременная динамика видов не была связана с их температурными предпочтениями по шкалам Элленберга [Skálová et al., 2022]. Современные процессы в высокогорных сообществах также могут оказаться результатом снижения интенсивности выпаса [Mayer et al., 2009; Speed et al., 2012; Czortek et al., 2018; Palay, Kollár, 2018] или усиления депонирования азота из атмосферы [Phoenix et al., 2006]. Влияние климатических факторов на динамику альпийских лугов в Альпах было выражено на участках с выпасом, а при исключении выпаса практически не проявлялось [Kaufmann et al., 2021].

Наибольшие изменения в соотношении участия видов с разным высотным распространением характерны для специфических местообитаний альпийских ковров с длительно сохраняющимся снежным покровом, тогда как сообщества на гребнях и склонах менее им подвержены [Onipchenko et al., 2004; Matteodo et al., 2016; Liberati et al., 2019]. Тем не менее на альпийских пустошах Тебердинского национального парка за 37-летний период увеличение численности побегов отмечено для многих видов травянистых растений [Elumeeva et al., 2021]. Пестроовсяницевые луга располагаются по склону ниже альпийских пустошей и развиваются в условиях умеренного накопления снега зимой, многие виды растений находят здесь свой аутэкологический оптимум [Тетевина, Онипченко, 2008]. Доминанты, узколистные злаки *Festuca varia* Haenke и *Nardus stricta* L., сильно отличаются от остальных видов по совокупности функциональных

признаков листьев [Онипченко и др., 2022], а по своей роли в формировании структуры лугов они не могут быть замещены соседними растениями [Elumeeva et al., 2017]. В связи с этим интересно оценить, участие видов с какими функциональными признаками значительно возрастает или уменьшается в долговременной динамике.

Совокупность функциональных признаков растений отражает характер процессов, происходящих в фитоценозах, значительно лучше, чем видовой состав или набор жизненных форм [Xu et al., 2018; Zhang et al., 2019; Zanzottera et al., 2020]. Экологические стратегии растений со сходной динамикой участия позволяют лучше понять, какие факторы вносят основной вклад в изменения конкретных растительных сообществ [Zanzottera et al., 2020]. Например, увеличение биомассы в ответ на повышение температуры отмечено для видов с низкой длительностью жизни листьев и высоким содержанием в них азота [Gornish, Prather, 2014]. Таким образом, можно попытаться установить, являются ли функциональные признаки растений с направленными изменениями численности индикаторами климатических изменений, или же они указывают на восстановительный характер динамики после введения заповедного режима и прекращения выпаса.

Целью нашей работы был анализ функциональных признаков растений с направленными изменениями численности на пестроовсяницевых лугах Тебердинского национального парка за 34 года наблюдений. Мы проверили следующие гипотезы: 1) направленные изменения численности связаны с погодными условиями середины вегетационного периода предыдущего года и начала вегетационного периода текущего года; 2) функциональные признаки растений с выраженным трендами могут быть индикаторами климатических изменений (потепления климата); 3) функциональные признаки растений с выраженным трендами – индикаторы восстановления после прекращения выпаса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика района исследований. Работа была проведена в Тебердинском национальном парке (Северо-Западный Кавказ,

Республика Карачаево-Черкесия, РФ) на г. Малая Хатипара ($43^{\circ}27'$ с. ш., $41^{\circ}41'$ в. д., 2750 м над уровнем моря). Среднегодовая температура в альпийском поясе составляет $-1,2^{\circ}\text{C}$, а сумма осадков — 1400 мм в год [Onipchenko, 2004]. За период с 1980 по 2017 г. в регионе значительно возрастили средние температуры августа [Elumeeva et al., 2021].

Пестроовсяницевые луга широко распространены на территории национального парка, занимают относительно крутые склоны преимущественно юго-восточной экспозиции и представляют значительную хозяйственную ценность в качестве высокогорных пастбищ для мелкого рогатого скота. Они относятся к ассоциации *Violo altaicae – Festucetum variae* Rabotnova & Onipchenko 2002 (класс *Calluno-Ulicetea* Braun-Blanquet & Tuxen ex Klika & Hadac 1944, порядок *Nardetalia* Oberd ex Preising 1949 [Onipchenko, 2002]). Кроме доминантов *Festuca varia* и *Nardus stricta*, на лугах обычны *Anthoxanthum odoratum* L., *Festuca ovina* L., *Campanula collina* Bieb., *Scorzonera cana* (С. А. Mey.) O. Hoffm., *Leontodon hispidus* L. и многие другие виды.

Полевой эксперимент. Пробные площади располагались на двух участках склона юго-восточной экспозиции, расположенных на расстоянии около 50 м друг от друга с перепадом высот около 5 м (“верхний” и “нижний” участки). На каждом из участков было заложено по пять постоянных площадок размером $50 \times 50 \text{ см}^2$ на расстоянии 2 м друг от друга. В течение 34 лет, с 1987 по 2019 г., на площадках ежегодно проводили учет численности побегов всех сосудистых растений. Перед обработкой для каждого вида в каждый год наблюдений рассчитывали сумму всех побегов на площадках “верхнего” или “нижнего” участка, а также общую суммарную численность по двум участкам. Из 55 видов, отмеченных за весь период, в анализ было включено только 29 видов, средняя численность которых по годам составила не менее пяти побегов в пересчете на 1 м^2 .

Характеристика погодных условий. Для характеристики погодных условий использовали четыре показателя, которые могут влиять на численность побегов: средние температуры и сумма осадков вегетационного сезона (июль и август) предыдущего года, когда у большинства видов закладываются почки,

и средние температуры и сумма осадков начала вегетационного периода (май и июнь) текущего года, когда развиваются заложившиеся побеги и прорастают семена однолетников. Были взяты данные ГМС Теберда, которые значимо коррелированы с показателями в альпийском поясе [Elumeeva et al., 2021].

Анализ данных. Анализ проводили в среде статистической обработки R [R Development Core Team 2016].

Для выявления направленных изменений численности побегов и связей с погодными условиями проведен регрессионный анализ при помощи обобщенного метода наименьших квадратов (функция “*gls*” из пакета *nlme*, R [Pinheiro et al., 2016]) с добавлением поправки на автокорреляцию 1-го порядка (*corAR1*), так как подавляющее большинство альпийских растений — многолетние травы, и численность их побегов часто зависит от таковой в предыдущий вегетационный сезон. В качестве зависимой переменной взяли численность побегов (общую и отдельно по участкам). Предикторами были порядковый номер года и четыре показателя погодных условий, совместное включение которых в модель позволяет разделить тренды, обусловленные локальными причинами (например, разрастание или отмирание клона с течением времени) и непосредственно погодными факторами [Zuur et al., 2009]. Данные были центрированы и шкалированы. В ходе пошаговой автоматической регрессии из модели удаляли незначимые факторы, для сравнения моделей использовали информационный критерий Акаике (AIC). Значимость оставшихся предикторов оценивали при помощи теста Фишера (функция “*anova*” из пакета *car*, R), сравнивая две модели с включенным предиктором и без него [Soudzilovskaya et al., 2013; Fox, Weisberg, 2019].

Для видов, численность побегов которых не была значимо связана с порядковым номером года, также были получены регрессионные коэффициенты для дальнейшего анализа связей динамики с функциональными признаками.

Для того чтобы проверить, близки ли значения экологоморфологических признаков у растений со сходным направлением динамики, мы рассчитали коэффициенты корреляции Спирмена между регрессионными коэффициентами изменения численности и количественными характеристиками, из-

вестными для пяти видов и более: средняя и максимальная высота вегетативных [Дудова и др., 2019] и генеративных органов [Курашев, Онипченко, 2013]; относительная скорость роста [Sizov et al., 2004]; удельная длина корней, содержание азота, углерода и фосфора в корнях [Бостанова и др., 2017]; средняя продолжительность жизни листа [Эркенова, 2012]; удельная листовая поверхность в водонасыщенном и сухом состоянии, толщина и площадь листа, содержание воды, углерода, азота и фосфора в листьях [Шидаков, Текеев, 2010; Ахметжанова и др., 2011]; способность к отрастанию надземных органов [Текеев и др., 2012]; всхожесть свежесобранных семян [Аджиев, Онипченко, 2006]; всхожесть и взвешенный индекс всхожести семян после перезимовки, после 1, 2, 3 и 5 лет похребения в почве, в лаборатории при комнатной и пониженной температуре [Аджиев и др., 2012]; масса 100 семян [Аджиева, Онипченко, 2008]; наличие и интенсивность микоризной колонизации [Akhmetzhanova et al., 2012]; минимальная, средняя и максимальная высота распространения на территории Тебердинского национального парка [Egorov et al., 2020].

Вклад конкурентной (C), стресс-толерантной (S) иrudеральной (R) стратегий Ф. Грайма [Grime, 1977] был рассчитан на основе площади и массы влажных и сухих листьев по алгоритму StrateFy [Pierce et al., 2017]. Затем также были рассчитаны коэффициенты корреляции Спирмена между количественным выражением стратегий и линейными трендами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

За время наблюдений общая численность значимо увеличивалась только у *Campanula collina*, а уменьшалась у *Carex atrata* L. Среди видов, встречающихся на обоих участках, только на верхнем участке численность убывала у *Sibbaldia procumbens* L. и *Nardus stricta*, а возрастала у *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., на нижнем участке положительные тренды отмечены у *Gentiana pyrenaica* L. и *Leontodon hispidus*, а отрицательный – у *Festuca brunnescens* (Tzvel.) Galushko (табл. 1). Из видов, отмеченных только на верхнем участке, значимо увеличилась численность *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. и *Hedysarum caucasicum* Bieb., а численность *Cam-*

panula tridentata Schreb., *Erigeron caucasicus* Stev., *Matricaria caucasica* (Willd.) Poir., *Minnuartia aizoides* (Boiss.) Bornm. уменьшилась. Из видов, которые были отмечены только на нижнем участке, значимый рост численности побегов был у *Carum meifolium* (Bieb.) Boiss. и *Ranunculus oreophilus* Bieb.

Единственным случаем, когда погодные условия непосредственно влияли на участие вида, оказалась общая численность побегов *Galium verum* L., которая была отрицательно связана с суммой осадков за вегетационный период предыдущего года. Для остальных видов влияние погодных условий проявлялось при удалении тренда (влияния года). На обоих участках пестроовсяницевого луга только численность побегов *Viola altaica* Ker.-Gawl. была значимо связана с суммой осадков за вегетационный период предыдущего года: для нее был благоприятен влажный июль – август. Напротив, общая численность *G. verum* с осадками была связана отрицательно. На верхнем участке численность сразу пяти видов отрицательно коррелировалась со средней температурой предыдущего вегетационного периода, в это число входили виды как с общим отрицательным трендом (*C. atrata*, *M. caucasicus*), так и без направленных изменений численности (*A. odoratum*, *G. pyrenaica*, *Sempervivum caucasicum* Rupr. ex Boiss., рис. 1). Напротив, на численность побегов *S. procumbens*, также с отрицательным трендом, более высокие температуры июля – августа влияли положительно. На численность *M. aizoides* положительно влиял влажный вегетационный период предыдущего года и теплое начало вегетационного сезона текущего года (см. табл. 1).

Только средняя высота распространения вида была значимо связана с величиной трендов (коэффициент корреляции Спирмена $R = -0,583$, $p = 0,018$): виды, характерные для меньших высот, увеличивали численность побегов, а более высокогорные виды – уменьшали (рис. 2). Это отмечено как на верхнем, так и на нижнем участке. Кроме того, на нижнем участке возможна отрицательная корреляция значений трендов со взвешенным индексом всхожести семян после двух и трех лет хранения, удельной листовой поверхностью сухого листа и содержанием воды (см. рис. 2, табл. 2). Связь трендов со стратегиями отмечена только на нижнем участке: положи-

Таблица 1

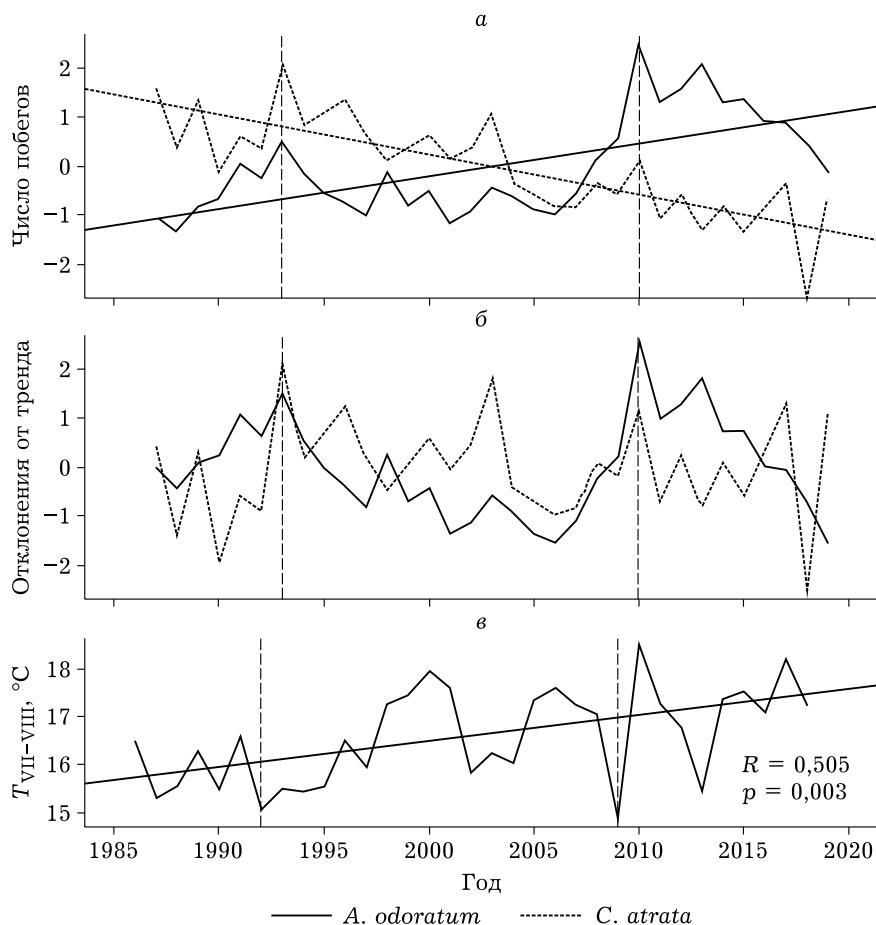
Среднее число побегов на 1 м² за период наблюдения (34 года), коэффициент вариации (C_V , %), параметры линейных трендов и связь численности побегов с погодными условиями на постоянных пробных площадках верхнего (В) и нижнего (Н) участков пестроовсяницевого луга

Вид	Участок	Численность побегов		<i>B</i>	<i>seB</i>	<i>p</i>	Связь с погодными условиями
		Среднее	C_V , %				
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Anthemis cretica</i> L. ssp. <i>iberica</i> (Bieb.) Grier.	B	30	23	0,14	0,38	0,515 n. s.	Нет
	H	10	66	0,09	0,24	0,637 n. s.	»
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	B	87	50	0,45	0,40	0,118 n. s.	- t° VII–VIII
	H	73	65	0,25	0,46	0,278 n. s.	Нет
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth.	B	339	28	0,88	0,07	0,000***	»
<i>Campanula collina</i> Bieb.	B	24	73	1,00	0,68	0,012*	»
	H	36	85	1,22	0,51	0,005**	»
<i>Campanula tridentata</i> Schreb.	B	11	79	-0,91	0,11	0,000***	»
<i>Carex atrata</i> L.	B	9	36	-0,79	0,1	0,000***	- t° VII–VIII
	H	17	62	-0,74	0,23	0,007**	Нет
<i>Carex umbrosa</i> Host	B	28	46	-0,40	0,41	0,154 n. s.	»
<i>Carum meifolium</i> (Bieb.) Boiss.	H	10	79	0,74	0,19	0,002**	»
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	B	91	66	0,54	0,22	0,032*	»
	H	630	36	0,27	0,28	0,232 n. s.	»
<i>Erigeron caucasicus</i> Stev.	B	35	65	-0,58	0,26	0,035*	»
<i>Euphrasia ossica</i> Juz.	B	36	170	0,30	0,31	0,245 n. s.	»
<i>Festuca brunnescens</i> (Tzvel.) Galushko	B	67	71	-0,60	0,26	0,032*	»
	H	47	65	-0,43	0,29	0,098 n. s.	»
<i>Festuca ovina</i> L.	B	75	93	-0,03	0,26	0,689 n. s.	»
	H	90	131	-0,10	0,22	0,598 n. s.	»
<i>Festuca varia</i> Haenke	B	2177	16	0,01	0,47	0,927 n. s.	»
	H	2542	17	-0,19	0,57	0,547 n. s.	»
<i>Galium verum</i> L.	B	6	118	-0,30	0,33	0,270 n. s.	- oc. VII–VIII пр. (<i>p</i> = 0,06)
	H	28	50	0,24	0,33	0,386 n. s.	+ t° VII–VIII пр.
<i>Gentiana pyrenaica</i> L.	B	27	64	0,25	0,47	0,378 n. s.	- t° VII–VIII пр.
	H	43	111	0,53	0,36	0,048*	Нет
<i>Hedysarum caucasicum</i> Bieb.	B	17	96	0,72	0,25	0,012*	»
<i>Helictotrichon versicolor</i> (Vill.) Pillger	B	8	87	0,21	0,36	0,380 n. s.	»
<i>Leontodon hispidus</i> L.	B	176	22	-0,51	0,33	0,079 n. s.	»
	H	44	97	1,21	0,71	0,008**	»
<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej.	H	6	77	0,16	0,98	0,584 n. s.	»
<i>Matricaria caucasica</i> (Willd.) Poir.	B	14	88	-0,70	0,28	0,017*	- t° VII–VIII пр.

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Minuartia aizoides</i> (Boiss.) Bornm.	B	61	126	-0,81	0,22	0,004**	+ t° V-VI т. + ос. VII-VIII пр.
<i>Nardus stricta</i> L.	B	1310	33	-0,57	0,30	0,046*	Нет
	H	2176	31	0,14	0,76	0,760 n. s.	»
<i>Ranunculus oreophilus</i> Bieb.	H	18	84	0,86	0,23	0,002**	»
<i>Scorzonera cana</i> (C. A. Mey.) O. Hoffm.	B	29	28	-0,52	0,35	0,095 n. s.	»
	H	27	35	0,23	0,27	0,356 n. s.	»
<i>Sempervivum caucasicum</i> Rupr. ex Boiss.	B	7	41	-0,24	0,32	0,355 n. s.	- t° VII-VIII пр.
<i>Sibbaldia procumbens</i> L.	B	10	103	-0,90	0,16	0,001***	+ t° VII-VIII пр.
	H	86	29	-0,22	0,47	0,581 n. s.	Нет
<i>Veronica gentianoides</i> Vahl	B	13	54	-0,12	0,23	0,569 n. s.	»
	H	20	29	0,00	0,25	0,939 n. s.	»
<i>Viola altaica</i> Ker.-Gawl.	B	39	85	0,75	0,76	0,121 n. s.	+ ос. VII-VIII пр.
	H	39	83	0,65	0,87	0,111 n. s.	+ ос. VII-VIII пр.

П р и м е ч а н и е . В – стандартизованный регрессионный коэффициент; seB – ошибка; р – уровень значимости: * – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$, n. s. – не значимо. Перечислены погодные факторы, для которых выявлена значимая связь ($p < 0,05$) для данных с удаленным трендом разногодичной динамики и направление тренда. “+” – положительная связь, “–” – отрицательная связь, ос. – сумма осадков; пр. – предыдущий год; т. – текущий год.

Рис. 1. Динамика численности побегов *Anthoxanthum odoratum* и *Carex atrata* на верхнем участке пестроовсяницевого луга:
 а – стандартизованная численность побегов и линии тренда;
 б – стандартизованные ошибки (residuals) в модели с удаленным трендом;
 в – средние температуры июля – августа. Вертикальные штриховые линии показывают годы с прохладным вегетационным сезоном – 1992 и 2009 (в) и последующие годы с увеличением численности побегов у обоих видов (а, б). R – коэффициент корреляции Спирмена; р – уровень значимости



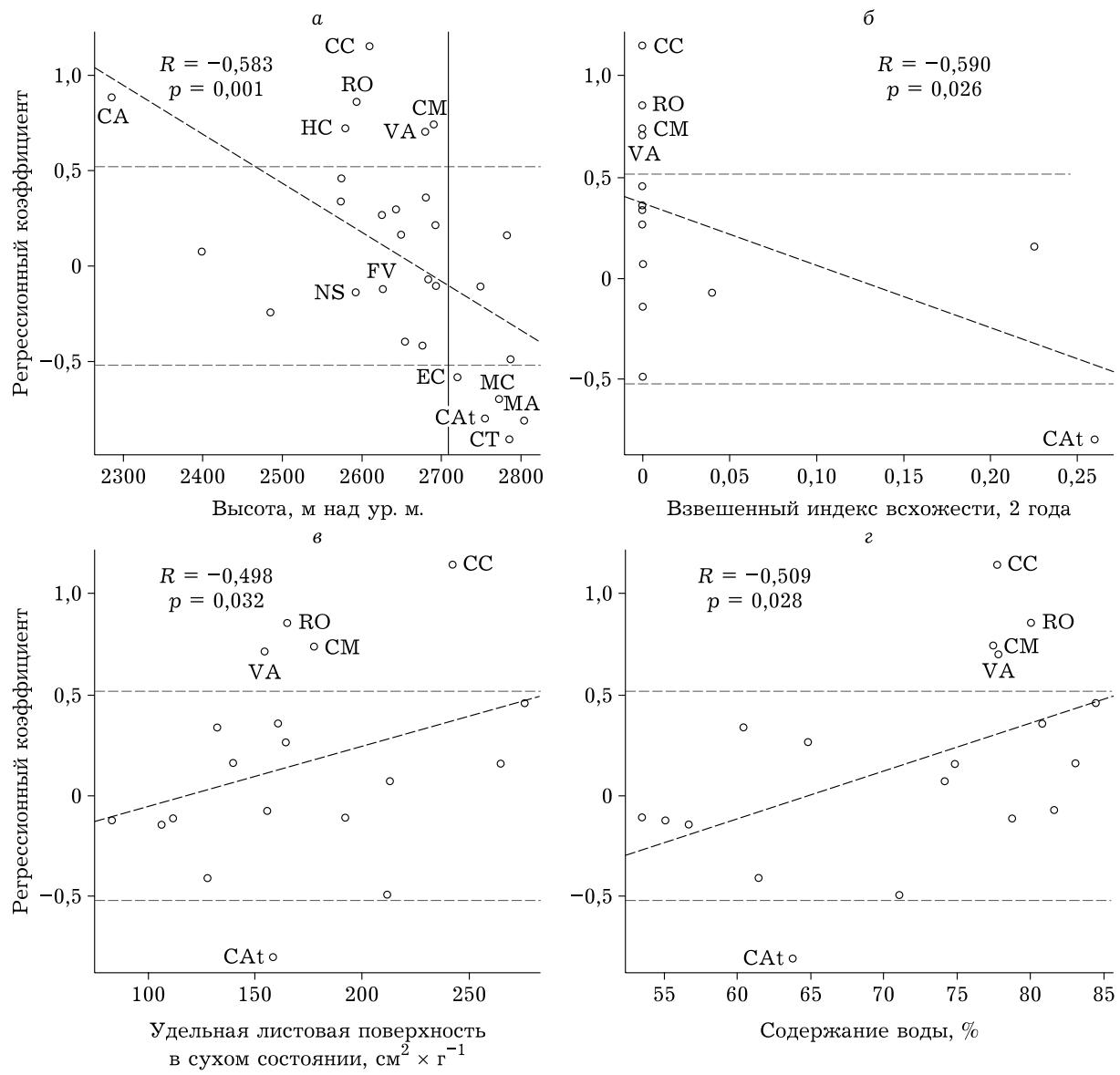


Рис. 2. Зависимость величины тренда от средней высоты встречаемости видов на территории Тебердинского национального парка (а) и с функциональными признаками растений на нижнем участке (б, в, г). Вертикальная линия показывает высоту расположения пробных площадей. Значимые величины трендов располагаются выше и ниже штриховых линий. Подписаны названия видов со значимыми трендами и доминантов: CA – *Calamagrostis arundinacea*; CAt – *Carex atrata*; CC – *Campanula collina*; CM – *Carum meifolium*; CT – *Campanula tridentata*; EC – *Erigeron caucasicus*; FV – *Festuca varia*; HC – *Hedysarum caucasicum*; MA – *Minuartia aizoides*; MC – *Matricaria caucasica*; NS – *Nardus stricta*; RO – *Ranunculus oreophilus*; VA – *Viola altaica*. R – коэффициент корреляции Спирмена

Т а б л и ц а 2

Связь значений трендов с признаками растений и высотным распространением на территории Тебердинского национального парка

Признак	Участок	Число видов	R	p	p _{корр}
Средняя высота распространения	B	26	-0,577	0,002**	0,047*
	H	19	-0,518	0,025*	0,123 n. s.
	B+H	29	-0,583	0,001**	0,018*
Взвешенный индекс всхожести семян после погребения в течение двух лет	B	18	-0,424	0,079 n. s.	0,841 n. s.
	H	14	-0,590	0,026*	0,153 n. s.
	B + H	21	-0,536	0,012*	0,142 n. s.
Взвешенный индекс всхожести семян после погребения в течение трех лет	H	13	-0,672	0,012*	0,133 n. s.
	H	19	0,498	0,032*	0,162 n. s.
Удельная листовая поверхность	H	19	0,509	0,028*	0,153 n. s.
Содержание воды в листьях					

П р и м е ч а н и е. Приведены только значимые коэффициенты корреляции. В – верхний участок; Н – нижний участок; R – коэффициент корреляции Спирмена; p – уровень значимости: * – p < 0,05, ** – p < 0,01, *** – p < 0,001, n. s. – не значимо; p_{корр} – скорректированный уровень значимости (FDR, false discovery rate correction).

Т а б л и ц а 3

Связь значений трендов со вкладом эколого-ценотических стратегий Ф. Грайма

Стратегия	B	H	B + H
C, конкуренты	0,130 n. s.	0,293 n. s.	0,306 n. s.
S, стресс-толеранты	-0,040 n. s.	-0,537*	-0,240 n. s.
R, рудералы	-0,097 n. s.	0,513*	0,107 n. s.

П р и м е ч а н и е. Приведены коэффициенты корреляции Спирмена. * – p < 0,05, n. s. – не значимо. В – верхний участок (26 видов), Н – нижний участок (19 видов), В + Н (29 видов).

тельная со вкладом рудеральности, и отрицательная – со вкладом стресс-толерантности (табл. 3, рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика отдельных видов в растительном сообществе может зависеть одновременно от нескольких факторов. Локальные процессы связаны с поступлением диаспор и дальнейшим увеличением численности популяции до пределов, ограниченных доступным физическим пространством и достаточным количеством ресурсов для поддержания ее максимальной плотности. Плотность популяции может быть лимитирована конкуренцией с другими видами. В пределах занятого пространства колебания численности популяций уже определяются погодными условиями, которые влияют на заложение и развитие почек возобновления и на семенное возобновление, а также локальными нарушениями. Положительные тренды могут свидетельствовать о том, что 1) вид разрастается и еще

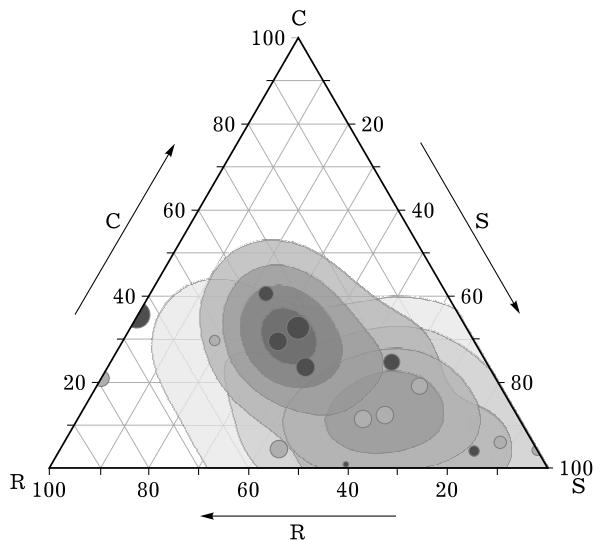


Рис. 3. Распределение видов, проявляющих тренды, в пространстве экологических стратегий. С – конкурентная; S – стресс-толерантная; R – рудеральная. Чёрные – виды с положительными трендами, серые – виды с отрицательными трендами. Размер каждого кружка соответствует абсолютной величине значения тренда. Горизонтали расходятся вокруг средних значений трендов

не достиг своей максимальной плотности для данного участка сообщества; 2) климатические условия направленно меняются в благоприятную для данного вида сторону; 3) снижается конкуренция с другими видами, для которых существующие изменения условий неблагоприятны. Отрицательные тренды могут быть связаны с локальными причинами, например, отмиранием стареющих особей и невозможностью последующего восстановления из-за воздействия других видов, увеличивающих участие при зарастании зоогенных нарушений, а могут быть зависимы от изменений климатических факторов в неблагоприятном для данного вида направлении.

На пестроовсяницевых лугах за 34 года для ряда видов выявлены направленные изменения численности побегов, как положительные, так и отрицательные. При этом из 29 видов у 13 тренды не выявлены, а у некоторых проявлялись только на одном из двух участков, что говорит о локальном характере их динамики. Интересно, что у основного доминанта сообщества, *Festuca varia*, не было отмечено ни значимого тренда, ни связей динамики с погодными условиями, а коэффициент вариации численности побегов по годам составил 16–17 % и был самым низким среди всех видов (общий диапазон 22–170 %, см. табл. 1). Этот вид играет важную роль в поддержании структуры данного сообщества [Elumeeva et al., 2017] и может рассматриваться как “foundation species” [Ellison, Degrassi, 2017]. В наблюдаемом диапазоне погодных условий он определяет стабильность сообщества.

В целом, динамика пестроовсяницевого луга соответствует модели Д. Тильмана [Tilman, 1994], так как виды с высокой численностью, более 100 побегов на 1 м² (*F. varia*, *N. stricta*, *D. flexuosa*, *C. arundinacea*), менее подвержены флюктуациям, чем виды с низкой численностью, хотя среди них тоже встречаются растения с низким коэффициентом вариации численности по годам (*S. cana*).

Наиболее динамичными оказались второстепенные виды, занимающие участки между дерновинами и характерные для меньших или больших высот, чем изученные участки пестроовсяницевого луга. Отрицательная корреляция между значениями трендов и средней высотой встречаемости видов подтверждает, что на этих лугах возрастает участие ви-

дов, типичных для нижерасположенных сообществ (см. рис. 2), а более высокогорные виды, наоборот, снижают участие. Разница между средней высотой в группах, увеличивающих и уменьшающих участие видов, составляет около 160 м. Это согласуется с результатами, полученными ранее в Тебердинском заповеднике [Elumeeva et al., 2013].

Погодные условия также не объясняют динамику пестроовсяницевых лугов, так как связи отмечены для небольшого числа видов, с разными факторами и на фоне линейного разногодичного тренда. Так, например, численность *A. odoratum* не имеет четко выраженных направленных изменений, а *C. atrata* – уменьшается. Но у обоих видов температуры июля – августа предыдущего года частично объясняют флюктуационную изменчивость (см. рис. 1). Отрицательная связь с температурами может быть связана с тем, что в более теплых условиях возрастают потери углерода на дыхание, а также вероятность иссушения в дневное время, что влияет на формирование семян и заложение почек возобновления. Для *A. odoratum* показана высокая способность акклиматации дыхания при повышении температуры, тогда как для разных видов осок – низкая [Larigauderie, Körner, 1995].

Напротив, у таких видов, как *M. caucasicus*, *M. aizoides* и *S. procumbens*, тренды односторонние, отрицательные, а флюктуации связаны с разными факторами (см. табл. 1), что обусловливает асинхронность динамики этих видов. У двух видов без направленных изменений, *G. verum* и *V. altaica*, была противоположная реакция на количество осадков в предыдущем вегетационном сезоне. Засушливые июль – август благоприятно влияли на *G. verum*, но отрицательно – на *V. altaica*. Таким образом, на пестроовсяницевых лугах существуют виды с разными экологическими предпочтениями. Разнообразие видов по отношению к факторам и асинхронная динамика важны для поддержания стабильности сообщества в целом [Lepš et al., 2019].

Из изученных функциональных признаков растений отрицательно коррелирует с трендами способность семян длительно сохранять всхожесть, т. е. склонность к образованию семенных банков в почве (см. рис. 2). Действительно, среди видов с возрастающей

численностью нет ни одного, чьи бы семена прорастали после экспериментального хранения в почве, хотя отдельные виды (*G. pyrenaea*, *C. meifolium*, *R. oreophilus*) и обнаруживаются в небольшом количестве в семенных банках [Sizov et al., 2004]. Похожие результаты получены и при сравнении средних значений в группах видов с только значимо отрицательными и только значимо положительными трендами. Семенные банки образуют виды более ранних сукцессионных стадий, а видам более поздних стадий это обычно свойственно в меньшей степени [Freedman et al., 1982; Bekker et al., 2000].

На субальпийских и высокогорных лугах Альп после прекращения выпаса уменьшается участие стресс-толерантов [Mayeur et al., 2009; Kaufmann et al., 2021], при этом увеличивается доля рудеральных видов, а роль конкурентов не изменяется [Kaufmann et al., 2021]. В нашем случае на нижнем участке значения трендов отрицательно коррелированы со вкладом стресс-толерантной стратегии, однако это может быть связано не с общим уменьшением участия стресс-толерантов, так как здесь численность этих видов (*F. varia*, *F. brunnescens*, *F. ovina*, *D. flexuosa* и *N. stricta*) значимо не изменилась, а с увеличением участия видов с меньшим вкладом стресс-толерантной и большим вкладом рудеральной стратегии (например, *C. meifolium*). Это подтверждает то, что положительные тренды характерны для видов с большим содержанием воды в листе и большей удельной листовой поверхностью.

Полученные результаты позволяют предположить, что в настоящее время на изучаемой территории именно снятие выпаса является фактором, в основном определяющим долговременную динамику пестроовсяницевых лугов. Так, снижение участия *S. procumbens* и *M. aizoides* (это типичные виды альпийских ковров) можно рассматривать как индикатор прекращения выпаса на лугах [Kaufmann et al., 2021].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На пестроовсяницевых лугах Тебердинского национального парка тренды в динамике отдельных видов растений не связаны с повышением температур вегетационного периода. Погодные условия июля – августа преды-

дущего года и начала сезона текущего года влияют на флуктуационную динамику, но значимо не влияют на общий тренд. Реакция растений на погодные факторы индивидуальна. Корреляции показателей линейных трендов с функциональными признаками растений, а также с их эколого-фитоценотическими стратегиями позволяют сделать предположение о том, что прекращение выпаса определяет сокращение участия более высокогорных растений и продвижение видов, характерных для нижерасположенных местообитаний. Таким образом, направленные изменения численности видов связаны в первую очередь с восстановительной сукцессией, а не с потеплением в вегетационный период. Основной доминант пестроовсяницевых лугов, *Festuca varia*, наименее подвержен флуктуационной динамике и изменениям климата в текущем диапазоне, обеспечивая стабильность сообщества.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 19-14-00038п).

ЛИТЕРАТУРА

- Аджиев Р. К., Онищенко В. Г. Всхожесть свежесобранных семян альпийских растений Северного Кавказа как показатель стратегии семенного возобновления // Особь и популяция – стратегии жизни: материалы докл. 9-го Всерос. популяц. семинара (ч. 1), 2–6 октября 2006 г. / под ред. А. Р. Ишибирдина и др. Уфа: б. и., 2006. С. 8–12.
- Аджиева Р. Б., Онищенко В. Г. Связь массы семян с эколого-морфологическими параметрами альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Экол. вестн. Северного Кавказа. 2008. Т. 4, № 2. С. 82–87.
- Аджиев Р. К., Онищенко В. Г., Текеев Д. К. Сохранение жизнеспособности погребенных семян в альпийских фитоценозах Северо-Западного Кавказа: итоги пятилетнего эксперимента // Журн. общ. биологии. 2012. Т. 73, № 6. С. 453–458.
- Ахметжанова А. А., Онищенко В. Г., Эльканова М. Х., Стогова А. В., Текеев Д. К. Изменение эколого-морфологических параметров листьев альпийских растений при внесении элементов минерального питания // Журн. общ. биологии. 2011. Т. 72, № 5. С. 388–400.
- Бостанова Ф. С., Ахметжанова А. А., Онищенко В. Г. Функциональные признаки корней альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Тр. Тебердинского заповедника. Вып. 63. Кисловодск: МИЛ, 2017. 110 с.
- Дудова К. В., Атабаллыев Г. Г., Ахметжанова А. А., Гулов Д. М., Дудов С. В., Елумеева Т. Г., Клинк Г. В., Логвиненко О. А., Семенова Р. Б., Онищенко В. Г. Высота как функциональный признак альпийских растений // Бiol. МОИП. Отд. Biol. 2019. Т. 124, вып. 1. С. 33–46.
- Курашев А. С., Онищенко В. Г. Антэкология альпийских растений Северо-Западного Кавказа // Тр. Тебер-

- динского заповедника. Вып. 55. Кисловодск: МИЛ, 2013. 136 с.
- Онипченко В. Г., Дудова К. В., Гулов Д. М., Ахметжанова А. А., Текеев Д. К., Елумеева Т. Г. Функциональные признаки листьев растений важны для формирования состава альпийских растительных сообществ // Журн. общ. биологии. 2022. Т. 83, № 2. С. 127–137.
- Текеев Д. К., Семенова Р. Б., Онипченко В. Г. Интегральная оценка отставности альпийских растений // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 2012. № 1. С. 36–40.
- Тетевина И. О., Онипченко В. Г. Долговременная реакция видов растений четырех альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа на перенесение их в новые экологические условия // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69, № 3. С. 195–206.
- Шидаков И. И., Текеев Д. К. Экологоморфологические особенности листьев альпийских растений Тебердинского заповедника // Тр. Тебердинского заповедника. Вып. 51. Кисловодск: МИЛ, 2010. 104 с.
- Эркенова М. А. Длительность жизни листьев растений горячево-кочечниковых лугов и альпийских ковров Северо-Западного Кавказа // Тр. Тебердинского заповедника. Вып. 53. Кисловодск: МИЛ, 2012. 144 с.
- Akhmetzhanova A. A., Soudzilovskaia N. A., Onipchenko V. G., Cornwell W. K., Agafonov V. A., Selivanov I. A., Cornelissen J. H. C. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union // Ecology. 2012. V. 93, N 3. P. 689–690.
- Bahn M., Körner C. Recent increases in summit flora caused by warming in the Alps // Alpine Biodiversity in Europe. Ecological Studies (Analysis and Synthesis). V. 167 / Eds.: L. Nagy, G. Grabherr, C. Körner, D. B. A. Thompson. Berlin, Heidelberg: Springer, 2003.
- Bekker R. M., Verweij G. L., Bakker J. P., Fresco L. F. M. Soil seed bank dynamics in hayfield succession // J. Ecol. 2000. Vol. 88, N 4. P. 594–607.
- Czortek P., Eykott A. E., Grytnes J.-A., Delimat A., Käfer J., Jaroszewicz B. Effects of grazing abandonment and climate change on mountain summits flora: a case study in the Tatra Mts // Plant Ecol. 2018. Vol. 219, N 1. P. 261–276.
- Egorov A. V., Zernov A. S., Onipchenko V. G. North-West Caucasus // Plant Biogeography and Vegetation of High Mountains of Central and South-West Asia. Plant and Vegetation. V. 17 / Ed. J. Noroozi. Cham: Springer, 2020. P. 315–360.
- Ellison A., Degrazi A. All species are important, but some species are more important than others // J. Veget. Sci. 2017. Vol. 28, N 4. P. 669–671.
- Elumeeva T. G., Onipchenko V. G., Egorov A. V., Khubiev A. B., Tekkeev D. K., Soudzilovskaia N. A., Cornelissen J. H. C. Long-term vegetation dynamic in the Northwestern Caucasus: which communities are more affected by upward shifts of plant species? // Alpine Botany. 2013. Vol. 123, N 2. P. 77–85.
- Elumeeva T. G., Onipchenko V. G., Werger M. J. A. No other species can replace them: evidence for the key role of dominants in an alpine *Festuca varia* grassland // J. Veget. Sci. 2017. Vol. 28, N 4. P. 674–683.
- Elumeeva T. G., Tekkeev D. K., Bairamkulova S. U., Onipchenko V. G. Long term natural dynamics of an alpine lichen heath in the Teberda State Biosphere Reserve, Northwestern Caucasus // Botany. 2021. Vol. 99, N 10. P. 609–618.
- Fox J., Weisberg S. An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. 2019. URL: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Freedman B., Hill N., Svoboda J., Henry G. H. R. Seed banks and seedling occurrence in a high arctic oasis at Alexandra Fjord, Ellesmere Island, Canada // Can. J. Botany. 1982. Vol. 60, N 10. P. 2112–2118.
- Gornish E. S., Prather C. M. Foliar functional traits that predict plant biomass response to warming // J. Vegetat. Sci. 2014. Vol. 25, N 4. P. 919–927.
- Gottfried M., Pauli H., Futschik A., Akhalkatsi M., Barančok P., Alonso J. L. B., Coldea G., Dick J., Erschbamer B., Fernández Calzado M. R., Kazakis G., Krajič J., Larsson P., Mallaun M., Michelsen O., Moiseev D., Moiseev P., Molau U., Merzouki A., Nagy L., Nakhutsrishvili G., Pedersen B., Pelino G., Puscas M., Rossi G., Stanisci A., Theurillat J.-P., Tomaselli M., Villar L., Vittoz P., Vogiatzakis I., Grabherr G. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change // Nat. Climate Change. 2012. Vol. 2, N 2. P. 111–115.
- Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // American Naturalist. 1977. Vol. 111, N 982. P. 1169–1194.
- Harte J., Shaw R. Shifting dominance within a montane vegetation community: results of a climate-warming experiment // Science. 1995. Vol. 267, N 5199. P. 876–880.
- Kammer P., Schöb C., Choler P. Increasing species richness on mountain summits: Upward migration due to anthropogenic climate change or re-colonisation? // J. Veget. Sci. 2007. Vol. 18, N 2. P. 301–306.
- Kaufmann R., Mayer R., Schallhart N., Erschbamer B. Effects of climate change vs. grazing exclusion on species diversity over 18 years along an elevation gradient in the European Alps // Front. Ecol. and Evolut. 2021. Vol. 9, N 640103. P. 1–14.
- Larigauderie A., Körner C. Acclimation of leaf dark respiration to temperature in alpine and lowland plant species // Annals of Botany. 1995. Vol. 76, N 3. P. 245–252.
- Lepš J., Götzenberger L., Valencia E., de Bello F. Accounting for long-term directional trends on year-to-year synchrony in species fluctuations // Ecography. 2019. Vol. 42, N 10. P. 1728–1741.
- Liberati L., Messerli S., Matteodo M., Vittoz P. Contrasting impacts of climate change on the vegetation of windy ridges and snowbeds in the Swiss Alps // Alpine Botany. 2019. Vol. 129, N 2. P. 95–105.
- Matteodo M., Ammann K., Verrecchia E. P., Vittoz P. Snowbeds are more affected than other subalpine-alpine plant communities by climate change in the Swiss Alps // Ecol. Evolut. 2016. Vol. 6, N 19. P. 6969–6982.
- Mayer R., Kaufmann R., Vorhauser K., Erschbamer B. Effects of grazing exclusion on species composition in high altitude grasslands of the Central Alps // Basic and Appl. Ecol. 2009. Vol. 10, N 5. P. 447–455.
- Onipchenko V. G. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Heft 130. Zürich: Stiftung Rübel, 2002.
- Onipchenko V. G., Golikov K. A., Blinkova O. V., Zakharov A. A. Fluctuations and trends in the dynamics of al-

- pine lichen heath and snowbed communities // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus / Ed. V. G. Onipchenko. Dordrecht: Kluwer, 2004. S. 144–157.
- Palay A., Kollár J. Changes in alpine vegetation over 50 years in the Western Tatras (Slovakia) // *Ekológia*. 2018. Vol. 37, N 4. P. 122–133.
- Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *Ann. Rev. Ecol., Evol., and Systemat.* 2006. Vol. 37, N 1. P. 637–669.
- Pauli H., Gottfried M., Dullinger S., Abdaladze O., Akhalkatsi M., Alonso J. L. B., Coldea G., Dick J., Erschbamer B., Fernández Calzado R., Ghosh D., Holten J. I., Kanka R., Kazakis G., Kollár J., Larsson P., Moiseev P., Moiseev D., Molau U., Molero Mesa J., Nagy L., Pelino G., Puşcaş M., Rossi G., Stanisci A., Syverhuset A. O., Theurillat J.-P., Tomaselli M., Unterluggauer P., Villar L., Vittoz P., Grabherr G. Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits // *Science*. 2012. Vol. 336, N 6079. P. 353–355.
- Phoenix G. K., Hicks W. K., Cinderby S., Kuylentierna J. C., Stock W. D., Dentener F. J., Giller K. E., Austin A. T., Lefroy R. D. B., Gimeno B. S., Ashmore M. R., Ineson P. Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: the need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts // *Global Change Biol.* 2006. Vol. 12, N 3. P. 470–476.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B., Kattge J., Diaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S. J., Soudzilovskaya N., Onipchenko V., Bodegom P., Frenette Dussault C., Weihner E., Pinho B., Cornelissen J. H. C., Grime J., Thompson K., Hunt R., Wilson P., Buffa G., Nyakungu O. C., Reich P. B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R. M., Luzzaro A., Brusa G., Siebert A., Barbosa N. P. U., Chapin III F. S., Cornwell W. K., Fang J., Fernandes G. W., Garnier E., le Stradic S., Penuelas J., Melo F. P. L., Slaviviero A., Tabarelli M., Tampucci D. StrateFy – The global vascular plant CSR strategy calculator // *Functional Ecol.* 2017. Vol. 31, N 2. P. 444–457.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D. R Core Team. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1–128. 2016. <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- R Development Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Sizov I. E., Mikhailova N. V., Mikhailov A. V., Onipchenko V. G., Komarov A. S., Semenova G. V. Population biology of alpine plants // *Alpine Ecosystems in the Northwest Caucasus* / Ed. V. G. Onipchenko. Dordrecht: Kluwer, 2004. P. 181–222.
- Skálová H., Hadincová V., Krahulec F., Pecháčková S., Herben T. Dynamics of a mountain grassland: Environment predicts long-term trends, while species' traits predict short-term fluctuations // *J. Vegetat. Sci.* 2022. Vol. 33, N 3. e13138. P. 1–13.
- Soudzilovskaya N. A., Elumeeva T. G., Onipchenko V. G., Shidakov I. I., Salpagarova F. S., Khubiev A. B., Tekeev D. K., Cornelissen J. H. C. Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2013. Vol. 110, N. 45. P. 18180–18184.
- Speed J. D. M., Austrheim G., Hester A. J., Mysterud A. Elevational advance of alpine plant communities is buffered by herbivory // *J. Vegetat. Sci.* 2012. Vol. 23, N 4. P. 617–625.
- Tilman D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats // *Ecology*. 1994. Vol. 75, N 1. P. 2–16.
- Walther G.-R., Beißner S., Burga C. Trends in the upward shift of Alpine plants // *J. Vegetat. Sci.* 2009. Vol. 16, N 5. P. 541–548.
- Wang S., Duan J., Xu G., Wang Y., Zhang Z., Rui Y., Luo C., Xu B., Zhu X., Chang X., Cui X., Niu H., Zhao X., Wang W. Effects of warming and grazing on soil N availability, species composition, and ANPP in an alpine meadow // *Ecology*. 2012. Vol. 93, N 11. P. 2365–2376.
- Winkler D. E., Lubetkin K. C., Carrell A., Jabis M. D., Yang Y., Kueppers L. M. Responses of alpine plant communities to climate warming // *Ecosystem consequences of soil warming. Microbes, vegetation, fauna and soil biogeochemistry* / Ed. J. E. Moran. Cambridge: Academic Press, 2019. P. 297–346.
- Xu J., Chai Y., Wang M., Dang H., Guo Y., Chen Y., Zhang Ch., Li T., Zhang L., Yue M. Shifts in plant community assembly processes across growth forms along a habitat severity gradient: a test of the plant functional trait approach // *Front. Plant Sci.* 2018. Vol. 9. Article 180.
- Zanzottera M., Dalle Fratte M., Caccianiga M., Pierce S., Cerabolini B. E. L. Community-level variation in plant functional traits and ecological strategies shapes habitat structure along succession gradients in alpine environment // *Commun. Ecol.* 2020. Vol. 21, N 1. P. 55–65.
- Zhang H., John R., Liu K., Qi W., Long W. X. Using functional trait diversity patterns to disentangle the processes influencing the recovery of subalpine grasslands following abandonment of agricultural use // *Front. Ecol. and Evolut.* 2019. Vol. 7, N 128. P. 1–13.
- Zuur A. F., Ieno E. N., Walker N. J., Saveliev A. A., Smith J. M. *Mixed effects models and extinctions in ecology with R. N. Y.*: Springer, 2009. 574 p.

Trends in shoot number dynamics and functional traits of plants in *Festuca varia* grasslands of the Teberda national park

D. V. SUKHOVA, T. G. ELUMEEVA, V. G. ONIPCHENKO

*Department of Ecology and Plant Geography, Biological Faculty
Lomonosov Moscow State University
119234, Moscow, Leninskie Gory, 1/12
E-mail: elumeeva@yandex.ru*

Recent long-term dynamics of high mountain communities can be caused by climate warming as well as decrease in land use intensity. Every year, during the period of 1987–2019, we counted shoot numbers of vascular plants on permanent plots of an alpine *Festuca varia* grassland (Teberda national park, Karachai-Cherkessian, Russia). In the regression models of shoot number dynamics, the predictors were year (to reveal linear trends) and weather variables: mean temperatures and sum of precipitation in the previous growing season (July – August) and the beginning of the current season (May – June). Shoot numbers increased significantly in 6 species with lower mean value of altitudinal distribution in the national park area, and decreased in 5 high alpine species. However, these trends were not caused by increase in mean temperatures of July – August. Changes of weather variables influenced fluctuations in several species independent on the direction of their dynamics. The linear trend values in one of the sites were positively correlated with specific leaf area, leaf water content and ruderal strategy scores, and negatively correlated with stress-tolerant strategy scores. The dynamics of *Festuca varia* grasslands is mostly linked with long-term restoration succession after cessation of grazing, but not with growing season warming. The main community dominant *Festuca varia* Haenke is less subjected to fluctuations and climate change at the current amplitude, thus ensuring community stability.

Key words: alpine communities, interannual dynamics, functional traits, temperature, grazing cessation.