

## ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ КАК ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ПРИЗНАК ФОРМИРОВАНИЯ АЛЬПИЙСКИХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

© 2023 г. В. Г. Онипченко<sup>a</sup>, \*, К. Н. Замалетдинова<sup>a</sup>, М. И. Макаров<sup>a</sup>, М. С. Кадулин<sup>a</sup>,  
Т. И. Малышева<sup>a</sup>, Г. В. Клинка<sup>b</sup>, Т. В. Полошвец<sup>a</sup>, Т. Г. Елумеева<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
Россия 119234 Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

<sup>b</sup>Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН,  
Россия 121051 Москва, Большой Каретный пер., 19, стр. 1

\*e-mail: vonipchenko@mail.ru

Поступила в редакцию 02.06.2023 г.

После доработки 04.07.2023 г.

Принята к публикации 18.07.2023 г.

Содержание С, N, Р и отношения N : Р и C : N в листьях растений исследовали в четырех альпийских фитоценозах северо-западного Кавказа, чтобы выяснить, отличаются ли встречающиеся в них виды по химическому составу от случайных выборок из локальной флоры, насколько значения этих признаков важны для доминирования и филогенетически консервативны. В листьях растений альпийских пустошей и пестроовсяницевых лугов меньше азота по сравнению со случайной выборкой, а в листьях видов гераниево-копеечниковых лугов содержат больше азота, чем недоминирующие виды, для остальных сообществ отмечена противоположная зависимость. В листьях компонентов всех сообществ, кроме альпийских ковров, меньше фосфора по сравнению со случайной выборкой. У доминантов альпийских пустошей меньше, а гераниево-копеечниковых лугов — больше фосфора в листьях по сравнению с недоминирующими видами. Отношение C : N в листьях выше случайного у видов альпийских пустошей и пестроовсяницевых лугов и ниже — в других сообществах. Доминирующие виды по сравнению с остальными имеют более высокие отношения C : N во всех сообществах, кроме гераниево-копеечниковых лугов. Отношение N : Р выше случайного у видов всех сообществ, кроме пестроовсяницевых лугов. Все признаки, кроме отношения C : N, имеют значимый филогенетический сигнал.

**Ключевые слова:** альпийские сообщества, содержание углерода, содержание азота, содержание фосфора, средневзвешенные значения, филогенетический сигнал

DOI: 10.31857/S0367059723060069, EDN: BMNTTJ

Функциональные признаки определяются как морфологические, физиологические и фенологические характеристики, которые косвенно влияют на приспособленность особей растений [1] через их рост, размножение и выживание. Они могут быть определены как признаки клеточного, органного или организменного уровней [2, 3], а также они важны для оценки влияния растений на окружающую среду и среды на организмы и их сообщества [4]. К таким признакам, например, относятся размер листа, масса семян, жизненная форма и т.д. [4, 5]. Содержание основных биогенов (С, N, Р) также относится к важнейшим функциональным признакам, от которых зависит скорость роста и репродукции растений [6]. Функциональные признаки растений отличаются разным филогенетическим сигналом (консервативно-

стью в филогенезе), следовательно, они связаны с филогенетическим разнообразием природных сообществ [7]. В глобальном масштабе, как и для отдельных регионов, содержание химических элементов имеет высокий филогенетический сигнал [8], однако для альпийских сообществ он мало исследован.

Высокогорные растительные сообщества формируются в условиях относительно низких температур, пониженного атмосферного давления и других факторов среды, которые с антропоцентрических позиций являются экстремальными, но для растений, обитающих в этих условиях, представляют норму [9]. Сравнительно хорошо изучены закономерности содержания биогенов в высокогорных и арктических растениях по сравнению с растениями других регионов. Часто хи-

мический состав растений высокогорий и равнинных тундр имеет общую направленность изменений. Так, с увеличением и абсолютной высоты, и широты местности обычно возрастает содержание N и P в листьях [9–15] (хотя иногда наблюдается и противоположная картина [16]), а содержание C часто снижается [17, 18].

Важными функциональными признаками являются также соотношения содержания элементов, среди которых часто используют N : P и C : N. Первое может свидетельствовать о лимитировании продукции тем или иным элементом (N : P < 14 – лимитирование азотом, N : P > 16 – лимитирование фосфором [19]). Отношение C : N – индикатор относительного богатства почвы азотом, доступность которого снижается при увеличении этого соотношения [20]. Общие закономерности пространственного варьирования этих отношений и их изменения при внесении элементов минерального питания (ЭМП) детально изучены многими исследователями (см., например, [21–23] и др.). Однако закономерности формирования химического состава растений и образуемых ими сообществ внутри альпийского пояса практически не исследованы, как и связь химического состава с филогенетическим составом сообществ. Функциональный анализ, базирующийся на сравнении средних значений признаков со случайными и средних со средневзвешенными, позволяет ответить на несколько вопросов, которые и стали **целью** настоящей работы:

1) насколько виды, входящие в состав отдельных сообществ, отличаются по содержанию C, N, P и отношениям N : P и C : N от случайных выборок из локальной флоры;

2) насколько относительно высокое или низкое содержание C, N, P и отношения N : P и C : N важны для доминирования внутри отдельных сообществ;

3) насколько содержание C, N, P филогенетически консервативно и влияет на филогенетическое разнообразие растительных сообществ.

**Объектами исследований** были выбраны альпийские растительные сообщества северо-западного Кавказа в Тебердинском национальном парке. Мы исследовали сообщества 4 типов: альпийские лишайниковые пустоши, пестроовсянищевые луга, гераниево-копеечниковые луга и альпийские ковры, для которых имеются детальные данные по свойствам почвы, составу, структуре и продукции растительных сообществ [24]. Изученные сообщества располагаются в разных элементах мезорельефа на северо-восточных отрогах горы Малая Хатипара в интервале абсолютных высот 2700–2800 м.

Альпийские лишайниковые пустоши (АЛП) занимают наветренные гребни и склоны в пределах высоты до 3000 м над ур. м. В основном это

склоны крутизной 2–30°, южной и восточной экспозиции. Зимой на них отсутствует накопление снега (почва глубоко промерзает), а вегетационный период длится около 5 мес. (с мая по сентябрь).

Пестроовсянищевые луга (ПЛ) расположены на склонах южной экспозиции и представляют собой сообщества плотнoderновинных злаков с доминирующими видами *Festuca varia* и *Nardus stricta* (номенклатура по [25]). Снежный покров небольшой мощности защищает почву от глубокого промерзания. Вегетационный период длится около 4 мес. [24].

Гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ) занимают нижние части склонов и небольшие западины глубиной 2–3 м. Из-за значительной аккумуляции снега вегетационный сезон начинается во второй половине июня или начале июля и длится примерно 2.5–3.5 мес. Основные доминантные виды – *Geranium gymnocaulon* и *Hedysarum caucasicum*.

Альпийские ковры (АК) формируются в западинах и на днищах нивальных и ледниковых цирков с обильным накоплением снега зимой. Вегетационный период самый короткий, длительностью 2–2.5 мес. (с конца июля по сентябрь). Доминирующие виды – невысокие розеточные и карликовые стелющиеся растения *Sibbaldia procumbens*, *Minuartia aizoides*, *Gnaphalium supinum*, *Taraxacum stevenii*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Сбор материала.** Состав надземной биомассы исследовали методом укосов (повторность АЛП – 104, ПЛ, ГКЛ, АК – по 92) с площадок 25 × 25 см, с разбором по видам сосудистых растений и высушиванием не менее 8 ч при 105°C [26].

В изученных сообществах были собраны листья более 100 видов растений (все виды, учитываемые в укосах надземной биомассы) в пятикратной повторности каждый [26]. Также были отобраны листья 60 видов растений из других альпийских фитоценозов. Общий пул изученных видов составил: для N – 183 вида, для P – 119 видов, для C – 147 видов. Этот пул использовали для генерирования случайных выборок. Листья растений в бумажных конвертах были высушены при температуре окружающей среды (+15°C), а затем досушены в сушильном шкафу при +80°C в течение 10 ч. Далее каждый образец был размолот на вибрационной мельнице Retsch MM 200 до состояния пудры и взята навеска на анализ.

Содержание углерода и азота определяли на анализаторе Carlo Erba NC 2500 (Carlo Erba, Rodano, Italy) в центре коллективного пользования “Инструментальные методы в экологии” при ИПЭЭ РАН. Фосфор в растениях определяли после мокрого озоления в серной кислоте, а его кон-

центрацию — колориметрически с образованием молибденового комплекса на спектрофотометре Genesis 10uv.

**Расчеты и статистическая обработка.** Для каждого вида были рассчитаны средние и средневзвешенные показатели по содержанию азота, углерода и фосфора в листьях на основе данных по биомассе, полученных в предыдущие годы.

Средневзвешенное значение (community weighted mean — CWM) рассчитывали по формуле

$$CWM = \sum_{i=1}^n p_i T_i, \quad (1)$$

где  $p_i$  и  $T_i$  — соответственно весовой коэффициент и значение признака вида  $i$ ,  $n$  — общее число видов в сообществе. В качестве “веса” использовали данные по надземной биомассе отдельных видов из укосов [27]. Когда доступны только данные о присутствии/отсутствии вида, все значения  $p_i$  фиксируются на одном и том же значении ( $1/n$ ), где  $n$  — число видов. Таким образом, CWM представляет собой (невзвешенное) среднее значение [28], в которое вносят равный вклад все виды пробной площадки или сообщества, а вклад в средневзвешенную величину пропорционален “весу” (в нашем случае надземной биомассе) каждого вида на площадке или в сообществе. Следовательно, средневзвешенное значение в основном зависит от признаков доминирующих видов. Дополнительно рассчитывали статистическую ошибку для получения параметров варьирования этих величин.

Чтобы определить влияние содержания азота, углерода и фосфора в листьях на формирование состава фитоценоза, был создан пул из альпийских видов. Для каждой площадки каждого сообщества генерировали “случайное” содержание изучаемых элементов с тем числом видов, которое было получено в укосе. Таким образом, для каждой площадки и элемента мы получили 3 показателя: 1) “случайное” содержание элемента в наборе видов из общего пула; 2) среднее содержание элемента для видов в сообществе, 3) средневзвешенное содержание элемента. Значимые различия между признаками 1 и 2 показывают роль признака в формировании состава сообщества, а между 2 и 3 — значимое влияние признака на доминирование (участие) видов в сообществе. Поскольку распределение в выборках не всегда соответствовало критерию нормальности, для сравнения использовали непараметрический парный тест Вилкоксона [29].

Филогенетическое дерево изучаемых видов было построено с помощью пакета V.PhylMaker [30] для языка R [31] на основании филогенетического дерева семенных растений [32]. Филогенетический сигнал и его значимость рассчитывали с

помощью двух индексов: Pagel’s  $\lambda$  и Bloomberg’s  $K$ , с помощью пакета phytools [33] для языка R.

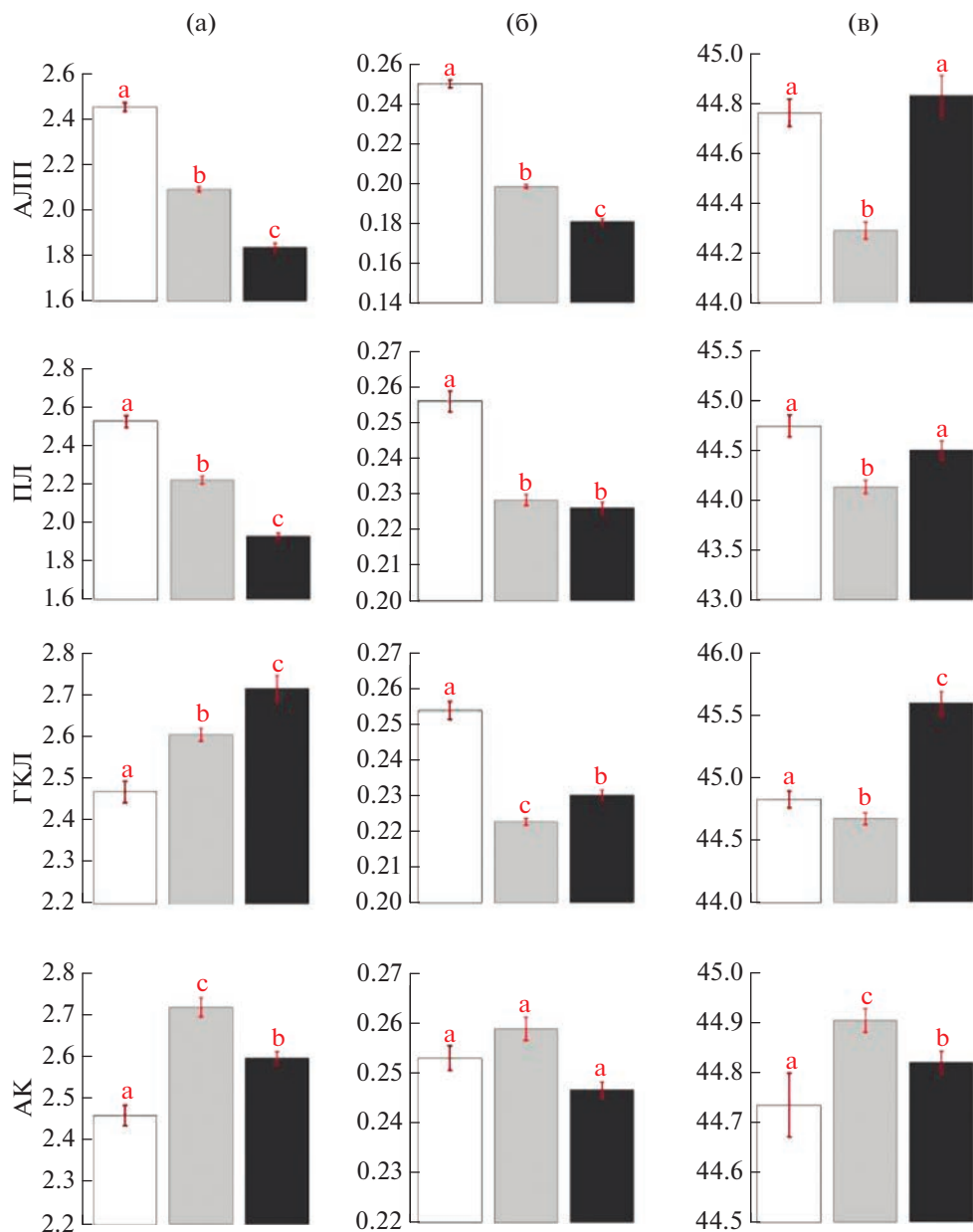
## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Содержание азота.** Среднее содержание азота в листьях растений увеличивается вниз по катене в ряду АЛП < ПЛ < ГКЛ < АК. Сходным образом изменяются и средневзвешенные значения, однако они несколько снижаются от ГКЛ к АК. Таким образом, наибольшее содержание азота в листьях доминирующих видов растений отмечено для наиболее продуктивных гераниево-копеечниковых лугов, где один из доминантов — *Hedysarum caucasicum* — имеет интенсивную симбиотическую азотфиксацию [34]. Растения верхних частей склонов (АЛП, ПЛ), как и доминанты этих сообществ, содержат меньше N, чем растения случайных выборок (рис. 1). Напротив, на ГКЛ “случайное” содержание ниже среднего, которое в свою очередь меньше средневзвешенного. В условиях АК среднее и средневзвешенное содержания N выше “случайного”.

**Содержание фосфора.** Среднее и средневзвешенное содержания фосфора в листьях альпийских растений повышаются вниз по катене по сходной зависимости: АЛП < ПЛ  $\approx$  ГКЛ < АК. Виды растений АЛП содержат меньше P в сравнении со случайным набором, но значительно больше, чем доминанты (см. рис. 1). Сходные закономерности содержания P в листьях характерны для ПЛ и ГКЛ. Здесь доминанты не отличались от прочих видов по его содержанию, но в обоих случаях оно было ниже случайного. Лишь для сообществ АК не отмечено значимой разницы между “случайными” видами, средним и средневзвешенным содержаниями P в листьях.

**Отношение N : P.** В ряду изученных сообществ соотношение N : P меняется сходным образом как для средних, так и средневзвешенных значений: оно максимально на ГКЛ, минимально — на ПЛ и имеет промежуточные величины для сообществ крайних местообитаний с низкой продукцией — АЛП и АК (рис. 2): АЛП > ПЛ < ГКЛ > АК. Средние величины N : P у растений АЛП выше “случайных” средних и средневзвешенных, в то время как у растений ПЛ “случайные” и средние величины не отличаются, а средневзвешенные значительно меньше. По этому показателю ГКЛ и АК очень сходны — средние и средневзвешенные величины значительно меньше “случайных” и не отличаются между собой. Можно отметить, что этот признак не важен в формировании состава ПЛ, а также для доминирования на ГКЛ и АК.

**Содержание углерода** как важнейшего элемента для формирования механической структуры листьев варьирует существенно меньше по сравнению с другими элементами — обычный диапа-



**Рис. 1.** Средние содержания (% от сухой массы) в листьях N (а), Р (б) и С (в) в случайных выборках высокогорной флоры Теберды (белые столбики), для площадок альпийских сообществ (серые столбики) и средневзвешенные по надземной биомассе значения (черные столбики). Сообщества: АЛП — альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ — пестро-овсянищевые луга, ГКЛ — гераниево-копеечниковые луга, АК — альпийские ковры. Здесь и на рис. 2 значимо отличающиеся величины отмечены разными буквами; вертикальные отрезки показывают величину ошибки среднего для выборки 100 площадок.

зон 44–46%. Средние и средневзвешенные величины для более крупных растений ГКЛ больше, чем для других сообществ (см. рис. 1). Для АК они несколько выше, чем для АЛП и ПЛ, хотя различия здесь составляют десятые доли процента. Для АЛП, ПЛ и ГКЛ средние величины ниже “случайных” и средневзвешенных. Обратная картина наблюдается для АК — средние величины больше как случайных, так и средневзвешенных значений.

**Отношение С : N** монотонно снижается вниз по катене как для средних, так и для средневзвешенных величин: АЛП > ПЛ > ГКЛ ≥ АК (см. рис. 2), но увеличивается в ряду “случайные” < средние < средневзвешенные в сообществах верхней части катены (АЛП и ПЛ). На ГКЛ и АК средние и средневзвешенные величины, напротив, ниже “случайных”: в первом случае средние и средневзвешенные значения значимо не отличаются, а

на АК средневзвешенные величины несколько выше средних.

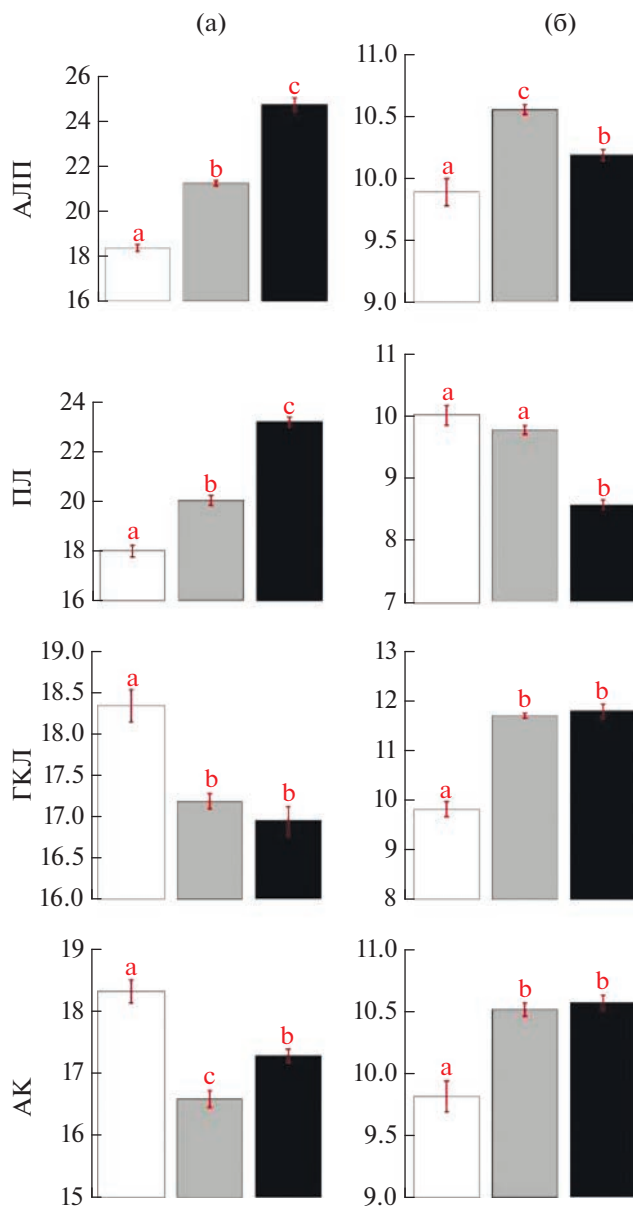
Филогенетический сигнал, основанный на индексе Pagel's  $\lambda$ , показал значимое влияние филогении (таксономического положения видов) на содержание в листьях С, N и Р и соотношение N : Р (табл. 1). Индекс Bloomberg's K выявил сходные закономерности, но не обнаружил значимого влияния филогении на содержание Р. Отношение С : N не показало значимого филогенетического сигнала.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Химический состав растений существенно различается в альпийских сообществах, приуроченных к разным элементам мезорельефа и различающихся по почвам. В целом содержание подвижных форм Р и аммонийного азота в почве часто увеличивается вниз по катене в ряду сообществ АЛП > ПЛ > ГКЛ > АК, хотя и встречаются отклонения от этой закономерности [35–38]. Поэтому на уровне ландшафта наши данные по среднему и средневзвешенному содержанию N и Р в листьях согласуются с общими закономерностями связи богатства почвы и содержания ЭМП в растениях, отмеченными в других исследованиях [39, 40]. Во всех случаях в изучаемых сообществах N : Р (8.6–11.8) ниже критического (14), что свидетельствует об азотном лимитировании продукции [19], которое было подтверждено и экспериментами с обогащением почвы различными ЭМП [41].

Полученные результаты позволяют впервые охарактеризовать состав и структуру доминирования альпийских сообществ с позиций содержания в растениях важнейших биогенных элементов.

**Альпийская лишайниковая пустошь.** В составе этого сообщества преобладают виды с низким содержанием N, Р, С в листьях и более высокими отношениями N : Р и С : N. Доминанты характеризуются еще более низкими содержаниями N и Р и высоким С : N. Это характерно для растений бедных почв (с высоким уровнем стресса). Здесь надземные органы растений не полностью заполняют имеющийся объем среды и дают возможность хорошему развитию кустистых лишайников [42]. Ситуация принципиально меняется при обогащении почвы ЭМП, после которого происходят смыкание надземных частей растений и выпадение лишайников (Там же). Поэтому доминирующими становятся виды с наиболее эффективным использованием ЭМП, т.е. минимальным их использованием для построения биомассы. При преобладании стресс-толерантной стратегии у растений АЛП [43] в формировании этого сообщества существенную роль играет корневая конкуренция [44].



**Рис. 2.** Средние соотношения С : N (а) и N : Р (б) в листьях в случайных выборках высокогорной флоры Теберды (белые столбики), для площадок альпийских сообществ (серые столбики) и средневзвешенные по надземной биомассе значения (черные столбики). Сообщества: АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсянищевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры.

**Пестроовсянищевый луг.** В составе этого сообщества преобладают виды с относительно низким содержанием N, Р и С в листьях, но более высоким отношением С : N. Доминанты ПЛ характеризуются еще более низким содержанием N, высоким отношением С : N и самым низким N : Р среди изученных сообществ. Здесь наиболее выражена стресс-толерантная стратегия [43] при минимальной роли конкуренции в формирова-

**Таблица 1.** Филогенетический сигнал для содержания С, N, Р и отношений N : Р, С : N в листьях высокогорных растений Тебердинского национального парка. Уровень значимости  $p < 0.05$  выделен жирным шрифтом

| Элемент | Pagel's $\lambda$ | $p$ -value        | Bloomberg's K | $p$ -value   |
|---------|-------------------|-------------------|---------------|--------------|
| N       | 0.77              | <b>&lt;0.0001</b> | 0.058         | <b>0.015</b> |
| C       | 0.77              | <b>&lt;0.001</b>  | 0.10          | <b>0.050</b> |
| P       | 0.77              | <b>0.007</b>      | 0.062         | 0.078        |
| N : P   | 0.59              | <b>0.026</b>      | 0.1           | <b>0.026</b> |
| C : N   | 0.6               | 0.236             | 0.08          | 0.107        |

нии среднепродуктивных альпийских сообществ [44]. Возможно, что относительное обогащение почвы и растений Р при недостатке N может быть связано с подверженностью ПЛ пожарам, уничтожающим большую часть накапливающейся обильной ветоши [45]. Низкое содержание С в листьях стресс-толерантных растений этого сообщества может быть обусловлено с тем, что механические защитные функции у доминирующих видов злаков связаны с низким содержанием воды и высоким — кремния [46].

**Гераниево-копеечниковый луг.** Растения этого сообщества имеют более высокое содержание N в листьях, чем при случайной выборке, еще большие величины характерны для доминантов. Содержание Р, отношения С : N и N : Р меньше, чем в случайной выборке, но не отличаются от средневзвешенных. Содержание С у видов этого продуктивного сообщества немного ниже случайного, но доминанты имеют более высокие показатели. Это подтверждает ранее полученные результаты о большей роли стратегии конкурентности в данных сообществах [43] с высокими показателями как размеров листьев (высокий вклад С), так и интенсивности фотосинтеза (высокое содержание N, низкое С : N).

**Альпийские ковры** развиваются на относительно богатых почвах, но продукция растений ограничивается коротким периодом вегетации. Для растений характерны повышенные содержания N и С при более низких отношениях С : N и N : Р. Фосфор не играет роли при формировании состава и структуры этого сообщества, так как средние и средневзвешенные величины его содержания в листьях не отличаются от случайной выборки. Средневзвешенные показатели содержания изученных элементов близки к средним, что позволяет заключить, что химический состав листьев не является важным для доминирования в данном сообществе. На АК относительно высокая роль видов рудеральной стратегии [43], характеризующихся быстрым ростом и интенсивным фотосинтезом, связанным с высоким содержанием N в листьях. Виды этой стратегии характерны

для естественно нарушаемых сообществ, в которых возрастает содержание N и Р в листьях [47].

Наши данные подтверждают тесную связь химического состава растений с их экологическими стратегиями, отмеченную еще в работе [48]: повышенное содержание N и минеральных элементов в растениях рудеральной стратегии и пониженное — у стресс-толерантов. Несмотря на высокую скоррелированность содержания различных макроэлементов в растениях, они часто связаны с разными аспектами функционирования растений. Содержание N в листьях положительно связано со скоростью роста растений и размерами его листьев [49], содержание Р — со скоростью роста и интенсивностью семенного размножения растений [50]. Если в условиях азотного лимитирования продукции более сильные конкуренты (доминанты) имеют повышенное содержание N (в нашем случае ГКЛ), то в условиях выпаса и воздействия других фитофагов у доминантов альпийских лугов увеличивается содержание Р [51]. Интересно отметить, что в нашем случае ряд сообществ по возрастанию отношения N : Р в биомассе листьев (как для средних, так и средневзвешенных значений) полностью совпадает с рядом сообществ по усилению роли конкуренции в их формировании [44]: ПЛ < АЛП  $\approx$  АК < ГКЛ. Предположительно самые низкие показатели ПЛ связаны с интенсивной деятельностью (подземных) фитофагов. Наши данные противоречат концептуальной схеме [52], согласно которой рудералы имеют низкое, а стресс-толеранты — высокое отношение N : Р.

Наиболее низкое содержание азота отмечено нами в сообществах АЛП, развивающихся на верхних частях склонов и представляющих автономные элементы геохимической катены. Эта закономерность отмечена и в другом пространственном масштабе — с увеличением высоты над уровнем моря уменьшалось средневзвешенное содержание азота в горных системах умеренного пояса [53]. В целом изученные сообщества могут рассматриваться как имеющие хорошее обеспечение ЭМП, поскольку содержания N и Р в листьях растений практически всегда превышают среднемировые данные (1.89 и 0.12% для N и Р соответственно [54]).

Нами подтверждена связь содержания изученных элементов с филогенетическим положением альпийских растений. Высокий филогенетический сигнал отмечен в литературе для разных регионов: деревьев в Европе [55], кустарников южно-африканского финбоша [56], калифорнийских лугов [57]. Интересно отметить, что в последнем случае наибольший филогенетический сигнал характерен для отношения С : N, которое в нашем случае было единственным признаком, не показавшим значимого сигнала. Видимо, это связано с разными лимитирующими

факторами ограничения первичной продукции: в нашем случае — недостаток азота, а в Калифорнии — влаги, на фоне которого  $C : N$  имеет меньшее экологическое значение. Возможно, что эволюция разных таксонов могла идти независимо для содержания  $C$  и  $N$  ( $C$  — больше связан с механической прочностью и защитой листьев, а  $N$  — с интенсивностью фотосинтеза), поэтому при значимом филогенетическом сигнале для  $C$  и  $N$  их соотношение не всегда может бы связано с филогенией. Это наблюдалось в нашем случае и не наблюдалось для калифорнийских лугов, поэтому закономерности филогенетической зависимости  $C : N$  требуют дальнейших исследований.

## ВЫВОДЫ

1. Нами выявлено много значимых отличий в содержании  $C$ ,  $N$ ,  $P$  и отношениях  $C : N$ ,  $N : P$  между компонентами отдельных альпийских сообществ и случайными выборками из пула местных видов, как и между средними и средневзвешенными величинами, что свидетельствует о важной роли химического состава листьев для доминирования в изучаемых сообществах.

2. Листья растений альпийских пустошей и пестроовсяницевых лугов содержат меньше, а гераниево-копеечниковых лугов и альпийских ковров — больше азота по сравнению со случайной выборкой. Доминанты продуктивных гераниево-копеечниковых лугов содержат больше азота, чем недоминирующие виды, в то время как для остальных сообществ наблюдается противоположная зависимость.

3. Компоненты всех сообществ, кроме альпийских ковров, содержат в листьях меньше фосфора по сравнению со случайной выборкой. Доминанты альпийских пустошей содержат меньше, а гераниево-копеечниковых лугов — больше фосфора в листьях по сравнению с недоминирующими видами.

4. Листья растений альпийских ковров содержат больше, а остальных сообществ меньше углерода по сравнению со случайной выборкой. Напротив, доминанты альпийских ковров содержат меньше  $C$ , а в остальных сообществах — больше  $C$  по сравнению с другими компонентами этих сообществ.

5. Отношение  $C : N$  в листьях выше случайного у видов альпийских пустошей и пестроовсяницевых лугов и ниже — в других сообществах. Доминирующие виды имеют по сравнению с остальными более высокие отношения  $C : N$  во всех сообществах, кроме гераниево-копеечниковых лугов.

6. Отношение  $N : P$  выше случайного у видов всех сообществ, кроме пестроовсяницевых лугов. Доминанты альпийских пустошей и пестроовся-

ницевых лугов имеют более низкое отношение  $N : P$ , чем другие виды этих сообществ.

Все изученные показатели, кроме отношения  $C : N$ , имеют значимый филогенетический сигнал, т.е. связаны с таксономическим положением видов.

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

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

В статье отсутствуют исследования с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. 1<sup>st</sup> ed. Oxford: Clarendon, 1930. 308 p.
2. Violle C., Navas M.-L., Vile D. et al. Let the concept of trait be functional! // *Oikos*. 2007. V. 116. № 5. P. 882–892.
3. Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K. Plant functional diversity. Oxford: Oxford Univ. Press, 2016. 231 p.
4. Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E. et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurements of plant functional traits worldwide // *Austral. J. Bot.* 2003. V. 51. № 4. P. 335–380.
5. Díaz S., Cabido M. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes // *Trends Ecol. Evol.* 2001. V. 16. № 11. P. 646–655.
6. Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E. et al. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide // *Austral. J. Bot.* 2013. V. 61. № 3. P. 167–234.
7. Webb C.O., Ackerly D.D., McPeck M.A., Donoghue M.J. Phylogenies and community ecology // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2002. V. 33. P. 475–505.
8. Watanabe T., Broadley M.R., Jansen S. et al. Evolutionary control of leaf element composition in plants // *New Phytologist*. 2007. V. 174. № 3. P. 516–523.
9. Körner C. Alpine plant life. 2nd ed. Berlin: Springer, 2003. 337 p.
10. Reich P.B., Oleksyn J. Global patterns of plant leaf  $N$  and  $P$  in relation to temperature and latitude // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2004. V. 101. № 30. P. 11001–11006.
11. Han W., Fang J., Guo D., Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China // *New Phytol.* 2005. V. 168. № 2. P. 377–385.
12. Song L., Fan J., Harris W. et al. Adaptive characteristics of grassland community structure and leaf traits along an altitudinal gradient on a subtropical mountain in Chongqing, China // *Plant Ecol.* 2012. V. 213. № 1. P. 89–101.
13. Kichenin E., Wardle D.A., Peltzer D.A. et al. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradients // *Funct. Ecol.* 2013. V. 27. № 5. P. 1254–1261.

14. Yang X., Huang Z., Zhang K., Cornelissen J.H.C. C : N : P stoichiometry of *Artemisia* species and close relatives across northern China: unravelling effects of climate, soil and taxonomy // J. Ecol. 2015. V. 103. № 4. P. 1020–1031.
15. Dvorský M., Altman J., Kopecký M. et al. Vascular plants at extreme elevations in eastern Ladakh, northwest Himalayas // Plant Ecol. Divers. 2016. V. 8. № 4. P. 571–584.
16. Zhao N., He N., Wang Q. et al. The altitudinal patterns of leaf C : N : P stoichiometry are regulated by plant growth form, climate and soil on Changbai Mountain, China // PLOS ONE. 2014. V. 9. e95–196. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095196>
17. Bloom A.A., Exbrayat J.-F., van der Velde I.R. et al. The decadal state of the terrestrial carbon cycle: Global retrievals of terrestrial carbon allocation, pools, and resistance times // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2016. V. 113. № 5. P. 1285–1290.
18. Doležal J., Dvorský M., Kopecký M. et al. Vegetation dynamics at the upper elevational limit of vascular plants in Himalaya // Sci. Rep. 2016. V. 6. № 24881. <https://doi.org/10.1038/srep24881>
19. Koerselman W., Meuleman A.F.M. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation // J. Appl. Ecol. 1996. V. 33. № 6. P. 1441–1450.
20. Guiz J., Hillebrand H., Borer E.T. et al. Long-term effects of plant diversity and composition on plant stoichiometry // Oikos. 2016. V. 125. № 5. P. 613–621.
21. Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornelissen J.H.C., Aerts R. Biomass production, N : P ratio and nutrient limitation in a Caucasian alpine tundra plant community // J. Veg. Sci. 2005. V. 16. № 4. P. 399–406.
22. Novotny A.M., Schade J.D., Hobbie S.E. et al. Stoichiometric response of nitrogen-fixing and non-fixing dicots to manipulations of CO<sub>2</sub>, nitrogen, and diversity // Oecologia. 2007. V. 151. № 4. P. 687–696.
23. Zhang Q., Liu Q., Yin H. et al. C : N : P stoichiometry of Ericaceae species in shrubland biomes across Southern China: influences of climate, soil and species identity // J. Plant Ecol. 2019. V. 12. № 2. P. 346–357.
24. Onipchenko V.G. (ed.) Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus. Dordrecht: Kluwer, 2004. 415 p.
25. Онипченко В.Г., Зернов А.С. Сосудистые растения Тебердинского национального парка (Флора и фауна заповедников, вып. 99Б). М., 2022. 177 с.
26. Онипченко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. № 6. С. 52–62.
27. Онипченко В.Г., Дудова К.В., Гулов Д.М. и др. Функциональные признаки листьев растений важны для формирования состава альпийских растительных сообществ // Журн. общ. биол. 2022. Т. 83. № 2. С. 127–137.
28. Garnier E., Corte J., Billès G. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession // Ecology. 2004. V. 85. № 9. P. 2630–2637.
29. Благовещенский Ю.Н., Самсонова В.П., Дмитриев Е.А. Непараметрические методы в почвенных исследованиях. М.: Наука, 1987. 96 с.
30. Jin Y., Qian H. V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants // Ecography. 2019. V. 42. № 8. P. 1353–1359.
31. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2021. URL <https://www.R-project.org/>.
32. Smith S.A., Brown J.B. Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny // Amer. J. Bot. 2018. V. 105. № 3. P. 302–314.
33. Revell L.J. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things) // Methods Ecol. Evol. 2012. V. 3. № 2. P. 217–223.
34. Макаров М.И., Онипченко В.Г., Малышева Т.И. и др. Симбиотическая азотфиксация бобовыми растениями альпийских экосистем: вегетационный эксперимент // Экология. 2021. № 1. С. 12–20. [Макаров М.И., Онипченко В.Г., Малышева Т.И. et al. Symbiotic nitrogen fixation by legumes in alpine ecosystems: a vegetation experiment // Russ. J. Ecol. 2021. V. 52. № 1. P. 9–17.]
35. Гришина Л.А., Онипченко В.Г., Макаров М.И., Ваясин В.А. Изменения свойств горно-луговых альпийских почв северо-западного Кавказа в различных экологических условиях // Почвоведение. 1993. № 4. С. 5–13.
36. Волков А.В. Зависимость свойств высокогорных почв от растительности и положения в рельефе // Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации / Труды Тебердинского заповедника. М., 1999. Вып. 15. С. 14–40.
37. Макаров М.И., Волков А.В., Малышева Т.И., Онипченко В.Г. Фосфор, азот и углерод в почвах субальпийского и альпийского поясов Тебердинского заповедника // Почвоведение. 2001. № 1. С. 62–71.
38. Макаров М.И., Ермак А.А., Леошкина Н.А., Малышева Т.И. Сезонная динамика минерализации органических соединений азота и нитрификации в горно-луговых альпийских почвах Тебердинского заповедника // Состав и структура высокогорных экосистем Тебердинского заповедника / Труды Тебердинского заповедника. М., 2007. Вып. 27. С. 42–52.
39. Chen Y., Han W., Tang L. et al. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form // Ecography. 2013. V. 36. № 2. P. 178–184.
40. Kaspari M., de Beurs K.M., Welti E.A.R. How and why plant ionomes vary across North American grasslands and its implications for herbivore abundance // Ecology. 2021. V. 102. № 10. e03459.
41. Onipchenko V.G., Makarov M.I., Akhmetzhanova A.A. et al. Alpine plant functional group responses to fertilizer addition depend on abiotic regime and community composition // Plant Soil. 2012. V. 357. № 1–2. P. 103–115.
42. Onipchenko V.G. The spatial structure of the alpine lichen heaths (ALH): hypothesis and experiments // Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus / Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 1994. Ht. 115. P. 100–111.
43. Онипченко В.Г., Дудова К.В., Ахметжанова А.А. и др. Какие стратегии растений способствуют их

- доминированию в альпийских сообществах? // Журн. общ. биол. 2020. Т. 81. № 2. С. 37–46.
44. *Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., Gerasimova M.A.* et al. Experimental comparison of competition and facilitation in alpine communities varying in productivity // *J. Veg. Sci.* 2009. V. 20. № 4. P. 718–727.
45. *Онипченко В.Г., Бостанова Ф.С., Токарева О.А.* и др. Влияние выжигания ветоши на альпийские пестроовсянниковые луга северо-западного Кавказа // Журн. общ. биол. 2023. Т. 84. (в печати).
46. *Soininen E.M., Brathen K.A., Jusdado J.G.H.* et al. More than herbivory: levels of silica-based defences in grasses vary with plant species, genotype and location // *Oikos*. 2013. V. 122. № 1. P. 30–41.
47. *Bon M.P., Inga K.G., Jonsdottir I.S.* et al. Interactions between winter and summer herbivore affect spatial and temporal plant nutrient dynamics in tundra grassland communities // *Oikos*. 2020. V. 129. № 8. P. 1229–1240.
48. *Пьянков В.И., Иванов Л.А., Ламберс Х.* Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // *Экология*. 2001. № 4. С. 243–251. [*Pyankov V.I., Ivanov L.A., Lambers H.* Chemical composition of the leaves of plants with different ecological strategies from the boreal zone // *Russ. J. Ecol.* 2001. V. 32. № 4. P. 221–229.]
49. *Cornelissen J.H.C., Werger M.J.A., Castro-Diez P.* et al. Foliar nutrients in relation to growth, allocation and leaf traits in seedlings of a wide range of woody plant species and types // *Oecologia*. 1997. V. 111. № 4. P. 460–469.
50. *Hawkesford M., Horst W., Kichey T.* et al. Functions of macronutrients // *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. 3rd ed. Amsterdam e.a.: Elsevier AP, 2012. P. 135–189.
51. *Niu K., He J.-S., Lechowicz M.J.* Foliar phosphorus content predicts species relative abundance in P-limited Tibetan alpine meadows // *Perspectives Plant Ecol. Evol. Syst.* 2016. V. 22. № 1. P. 47–54.
52. *Sardans J., Janssens I.A., Ciais P.* et al. Recent advances and future research in ecological stoichiometry // *Perspectives Plant Ecol. Evol. Syst.* 2021. V. 50. № 125611. 24 p.
53. *Mayor J.R., Sanders N.J., Classen A.T.* et al. Elevation alters ecosystem properties across temperate treelines globally // *Nature*. 2017. V. 542. № 7639. P. 91–95.
54. *Yan Z., Tian D., Han W.* et al. An assessment on the uncertainty of the nitrogen to phosphorus ratio as a threshold for nutrient limitation in plants // *Ann. Bot.* 2017. V. 120. № 6. P. 937–942.
55. *Sardans J., Janssens I.A., Alonso R.* et al. Foliar elemental composition of European forest tree species associated with evolutionary traits and present environmental and competitive conditions // *Global Ecol. Biogeogr.* 2015. V. 24. № 2. P. 240–255.
56. *Verboom G.A., Stock W.D., Cramer M.D.* Specialization to extremely low-nutrient soils limits the nutritional adaptability of plant lineages // *Amer. Nat.* 2017. V. 189. № 6. P. 684–699.
57. *Luong J.C., Holl K.D., Loik M.E.* Leaf traits and phylogeny explain plant survival and community dynamics in response to extreme drought in a restored coastal grassland // *J. Appl. Ecol.* 2021. V. 58. № 8. P. 1670–1680.