

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В.ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Дудова Ксения Вячеславовна

**Влияние функциональных признаков альпийских растений на
состав и структуру фитоценозов**

Шифр и наименование научной специальности:

03.02.01, «Ботаника»

03.02.08, «Экология»

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

д.б.н., проф., зав. кафедрой

экологии и географии растений

Онипченко Владимир Гертрудович

Москва – 2019

Оглавление

<u>Введение.....</u>	<u>5</u>
<u>Глава 1. Обзор современного состояния проблемы.....</u>	<u>14</u>
1.1. Основные концепции формирования фитоценозов.....	14
1.2. Понятие регионального пула.....	23
1.3. Понятие функционального признака и функционального разнообразия..	25
1.4. Функциональный подход в рамках вопроса формирования сообществ..	29
1.5. Эколого-ценотические стратегии растений в рамках функционального подхода.....	33
<u>Глава 2. Физико-географическая характеристика территории и ботаническая изученность.....</u>	<u>38</u>
2.1. Природные условия территории исследования.....	38
2.2. Характеристика высокогорной растительности Северо-Западного Кавказа на примере Тебердинского заповедника.....	43
2.2.1. Основные закономерности дифференциации растительности.....	43
2.2.2. Ботаническая изученность территории.....	46
2.2.3 Основные растительные сообщества в рамках исследования.....	49
<u>Глава 3. Материалы и методы.....</u>	<u>62</u>
3.1. Методика полевых исследований.....	62
3.1.1. Общие положения методики исследования.....	62
3.1.2. Измерение функциональных признаков.....	63
3.2. Методика лабораторных исследований.....	67
3.3. Статистическая обработка данных.....	69
3.3.1. Расчет удельной листовой поверхности по результатам лабораторной обработки.....	69
3.3.2. Источники и использование сторонних данных.....	69
3.3.3. Выделение жизненных форм.....	71
3.3.4. Анализ распределения функциональных признаков.....	73

3.3.5. Анализ функционального разнообразия сообществ.....	74
3.3.6. Определение эколого-ценотических стратегий.....	82
3.3.7. Список сокращений, приведенных в работе.....	83
<u>Глава 4. Закономерности распределения значений функциональных признаков высокогорных видов.....</u>	84
4.1. Высота растений.....	84
4.1.1. Высоты отдельных видов.....	84
4.1.2. Высоты функциональных групп.....	88
4.1.3. Высоты растений альпийских фитоценозов.....	91
4.1.4. Взаимосвязь высоты с биомассой и другими функциональными признаками для альпийских фитоценозов.....	94
4.2. Удельная листовая поверхность.....	98
4.2.1. Удельная листовая поверхность отдельных видов.....	98
4.2.2. Удельная листовая поверхность функциональных групп.....	100
4.2.3. Удельная листовая поверхность растений альпийских фитоценозов.....	107
4.2.4. Взаимосвязь удельной листовой поверхности с биомассой и другими функциональными признаками для альпийских фитоценозов.....	109
<u>Глава 5. Функциональное разнообразие альпийских фитоценозов... 110</u>	110
5.1. Высота растений.....	110
5.1.1. Функциональное богатство.....	110
5.1.2. Функциональная выравненность.....	114
5.1.3. Функциональная дивергенция.....	117
5.1.4. Сравнение с «нулевыми моделями».....	120
5.2. Удельная листовая поверхность.....	121
5.2.1. Функциональное богатство.....	121
5.2.2. Функциональная выравненность.....	124
5.2.3. Функциональная дивергенция.....	125
5.2.4. Сравнение с «нулевыми моделями».....	126

<u>Глава 6. Спектр эколого-ценотических стратегий высокогорных растений.....</u>	<u>128</u>
6.1. Общая характеристика спектра стратегий высокогорных видов.....	128
6.2. Стратегии альпийских растений.....	131
<u>Выводы.....</u>	<u>143</u>
<u>Литература.....</u>	<u>144</u>
<u>Приложения.....</u>	<u>176</u>
Приложение 1. Средние значения высоты особей и удельной листовой поверхности альпийских сосудистых растений Тебердинского заповедника	176
Приложение 2. Биомасса растений в четырех альпийских сообществах и вклад CSR стратегий (%), оцененный по методике Pierce et al. (2017).....	190

Введение

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 активно в этой области развивается 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 между собой внутри фитоценозов (Garnier et al., 2015). Функциональное разнообразие сообщества (то есть характер распределения признаков внутри сообществ) связано с его динамикой, устойчивостью, продуктивностью, балансом элементов минерального питания и другими аспектами, что позволяет широко применять данные подобных исследований.

Территория Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (Карачаево-Черкесская республика РФ) располагается на западе северного макросклона Кавказского хребта. Более 70 % территории заповедника лежит выше верхней границы леса. Для высокогорий характерно разнообразие местообитаний на небольших площадях и мезоклиматические градиенты, связанные с характеристиками рельефа. Эти особенности дают большие возможности для проведения сравнительных исследований в области фитоценологии (Onipchenko, 2002). За более чем 40 лет исследований на стационаре кафедрой экологии и географии растений накоплен массив детальных фитоценологических данных (Онипченко, 1990; Onipchenko, 2002; Герасимова и др., 2003; Елумеева, 2005; Шидаков, Онипченко, 2007; Онипченко и др., 2011; Аксенова и др., 2014). Значительная площадь и разнообразие высокогорных фитоценозов в совокупности с хорошей флористической и фитоценологической изученностью территории позволяют провести исследования функциональной структуры и,

таким образом, подойти к решению актуального вопроса отбора видов в альпийских сообществах.

Степень разработанности темы исследования

В современном виде функциональный подход к изучению растительных сообществ оформился к концу XX века и продолжает развиваться (Wacker et al., 2009; Sandel et al., 2010; Mason, Mouillot, 2013). Изначально функциональной структурой называли разнообразие и участие функциональных групп (Diaz, Cabido, 1997; Diaz et al., 1998; Reich et al., 1998b; Hodgson et al., 1999; Lavorel, Garnier, 2002; Petchey, Gaston, 2002; Deyn De et al., 2008). Их устанавливали на основе различий между видами: например, по жизненным формам, морфологии, стратегиям поглощения ресурсов и т. д. (Garnier et al., 2015). Позже было показано, что использование отдельных функциональных групп менее информативно, чем работа с величинами функциональных признаков (Chapin, 1996a; McIntyre, 2006). Показано, что ФП, связанные с ростом растения, его размножением и поглощением ресурсов, так называемые ключевые, тесно связаны с эколого-физиологическими особенностями и экологической стратегией видов (Cornelissen et al., 2003; Pierce et al., 2017). Эти признаки достаточно легко измеряются, что позволяет изучать характер их распределения даже в крайне богатом видами сообществе (Hulshof, Swenson, 2010). С целью получения стандартизированных данных разработаны международные протоколы измерений, а сами данные пополняют глобальные базы функциональных признаков (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Исследования функционального разнообразия применяют для решения широкого круга вопросов, касающихся организации экосистем (Flynn et al., 2009; Dias et al., 2013; Garnier et al., 2015). На основе изучения ФП можно оценить функциональное разнообразие сообщества, которое связано с его динамикой, устойчивостью, продуктивностью, балансом элементов минерального питания и другими аспектами (Pavoine et al., 2011; Chalmandrier, 2014; Carlson et

al., 2015; Siefert et al., 2015). Кроме того, распределение ФП в фитоценозах – основа для выявления механизмов их формирования, оценки связи с градиентами среды (Dirnböck, Dullinger, 2004; Ackerly, Cornwell, 2007; Cornwell, Ackerly, 2009; Mason et al., 2012; Garnier et al., 2015). На примере альпийских растений показано, что на основе изучения ФП можно прогнозировать изменение растительности в результате глобального потепления (Soudzilovskaia et al., 2013). На территории России подобные исследования носят единичный характер и основаны на малом числе видов (Шидаков, Онипченко, 2007; Elumeeva et al., 2015; Кораблев, Смирнов, 2017).

Объектами исследования являются функциональные признаки 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 функциональных признаков 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 о распределении значений изученных признаков высокогорных растений носят прежде всего фундаментальный характер, являются вкладом в развитие функциональной фитоценологии в нашей стране и могут служить базой для дальнейших исследований в этой области.

Проведенный анализ функциональной структуры альпийских фитоценозов позволил оценить степень и характер заполненности пространства экологических ниш, что даст возможность в дальнейшем оценить устойчивость данных экосистем к нарушениям и внедрению новых видов. На основе проведенных измерений функциональных признаков возможно прогнозирование изменений растительного покрова высокогорий Северо-Западного Кавказа при глобальных изменениях климата.

Результаты работы могут быть использованы как основа для количественной оценки роли различных факторов, влияющих на формирование альпийских растительных сообществ.

Показатели индексов функционального разнообразия фитоценозов с практической точки зрения могут быть использованы для разработки рекомендаций по сохранению видового разнообразия на уровне сообществ.

На основе выполненного нами определения типов стратегий для высокогорных видов возможен отбор видов рудеральной стратегии для рекультивации антропогенно нарушенных участков склонов, в том числе восстановления растительности на территории строительства и расширения горнолыжных курортов Кавказа.

Методология и методы работы отражены в главе «Материалы и методы», включая методы сбора материала и статистического анализа. Исследование опирается на функциональный подход, который базируется на изучении распределений функциональных признаков растений в различном пространственном масштабе (Mouchet et al., 2010; Komac et al., 2015; Díaz et al., 2016; Bruelheide et al., 2018). Функциональные признаки определяют как признаки, которые косвенно влияют на приспособленность особи через ее основные функции, такие как выживание, размножение и рост (Garnier et al., 2015). В рамках работы выбрано два ключевых признака: высота особи и удельная листовая поверхность (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Работа опирается на базу данных функциональных признаков и данные по надземной биомассе видов в альпийских сообществах. 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. Методы статистической обработки исходных данных описаны в разделе 3.3. В рамках работы использованы современные методы статистической обработки.

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 надземной биомассе.
2. Малый объем среды в случае альпийских ковров (по высоте растений) используется менее равномерно, чем большой (пестроовсянищевые луга). Функциональная дивергенция по высоте выше всего в низкопродуктивных сообществах альпийских ковров, а по удельной листовой поверхности – на альпийских пустошах. Среди альпийских фитоценозов пестроовсянищевые 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 альпийском поясе 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 растительно-

сти» (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 учёных «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 Web of Science*.

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.

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.

Публикации по теме исследования

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

1. **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., Онопченко 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
2. **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., Онопченко В.Г. Опыт изучения функционального разнообразия альпийских сообществ на примере анализа высоты растений // Журнал общей биологии. – 2019. – Т. 80. – № 6. – С. 401–412. IF=0,679
3. **Дудова К.В.**, Джатдоева Т.М., Дудов С.В., Ахметжанова А.А., Онопченко В.Г. Конкурентная стратегия растений субальпийского высокогорья Северо-Западного Кавказа // Вестник МГУ. Серия биологическая. – 2019. – Т. 74. – № 3. – С. 179–187. IF=0,792
4. **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
5. **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:

1. **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.
2. **Дудова К.В.** Высота как показатель функциональной структуры альпийских фитоценозов // Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2018». – Т. 1. – М., 2018. – С.1.
3. **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.
4. **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 молодежной конференции с участием иностранных ученых 10–14 ноября 2014 года. – Новосибирск, 2014. – С. 29–31.
5. **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.
6. **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.

Глава 1. Обзор современного состояния проблемы

1.1. Основные концепции формирования фитоценозов

Одна из основных целей современной экологии растений – выявить процессы, которые обуславливают изменения в разнообразии и участии сосуществующих видов в сообществах (Kraft et al., 2007; Cadotte et al., 2009).

На настоящий момент выделяют четыре типа гипотез, объясняющих формирование растительных сообществ (Kraft, 2007).

1. Основывающиеся на концепции заполнения «экологических ниш». В таком случае можно выделить некие фундаментальные «правила», диктуемые локальным отбором окружающей среды и принципом конкурентного исключения видов (Weiher et al., 1998; Belyea, Lancaster, 1999; Stubbs, Wilson, 2004; Wilson et al., 2008).
2. Выделяющие ведущую роль случайных процессов, в рамках которых все виды экологически эквивалентны и имеют равные шансы быть включенными в состав сообществ (Tilman, 2004; Hubbel, 2005; Gravel, 2006; Adler, 2007; Stanley, 2017).
3. Полагающие ключевыми факторами исходные физико-географические условия и исторические схемы видообразования (Ricklefs, 1987; Ricklefs, 1993; Ricklefs, 2004; Losos, 2009; Ricklefs, 2010).
4. Синтетические теории, в рамках которых все вышеперечисленные механизмы имеют место быть в сообществе, но в каком «соотношении» – пока точно не установлено (на настоящий момент основная принятая концепция) (Lortie et al., 2004; Kraft et al., 2007; Cavender-Bares et al., 2009; Pavoine et al., 2011; Fukami, 2015; Johnson et al., 2018; Valdez et al., 2019; Butterfield et al., 2019; Wubs et al., 2019).

Теория «экологических ниш»

Одним из понятий, лежащих в основе функционального подхода, является концепция экологических ниш. Ее основу отражает принцип конкурентного исключения, который заложил G.P. Gause (Gause, 1934). Согласно этому принципу два вида не могут сосуществовать бессечно, если у них идентичны экологические ниши (Gause, 1934; Hubbell, 2005).

Развитие теории до 70-х годов XX века подробно описано в ряде обобщающих работ (Levin, 1970; Vandermeer, 1972; Patten, Auble, 1981; Alley, 1982; Chase, 2011; Godoy et al., 2014).

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. Он же ввел понятия фундаментальной и реализованной ниши (Liebold, 1995; Colwell; Holt, 2009).

Данный подход продолжает развиваться и в настоящее время. Так, например, В.С. Emerson и R.G. Gillespie (2008) приводят следующее определение ниши: «Ниша – это требования видов для поддержания положительного уровня роста популяции» (Liebold, 1995; Colwell, 2009). Эти же авторы выделяют α -, β - и γ -нишу по аналогии с α -, β - и γ -разнообразием (табл.1). При этом авторы полагают, что признаки, которые определяют нишу растения, должны быть эволюционно лабильны и быстро развиваться (иначе бы на Земле не было бы 440 000 видов цветковых на 2001 год) (Silvertown, 2006b).

Таблица 1. Сравнение определений α , β и γ -ниш и α , β и γ -разнообразия (по Emerson, Gillespie, 2008; с изменениями)

Уровень	Ниша	Разнообразие
α	Область, где реализуется ниша видов, соответствующих видовому разнообразию в локальном масштабе, где взаимодействия между видами могут присутствовать (Emerson, 2008). Атрибуты вида, которые отличают виды от сосуществующих таксонов таким образом могут вносить вклад в не-нейтральное сохранение разнообразия видов (Ackerly, Cornwell, 2007)	Виды внутри локальных сообществ
β	Область, в которой реализуется ниша видов, соответствующих различным местообитаниям, где они встречаются (Emerson, Gillespie, 2008:619). Отвечает за распространение видов между местообитаниями или по географическим градиентам, характеристики β -ниши будут стремиться быть разделенными между сосуществующими видами (Ackerly, 2007). Пример признака ниши – суккулентность растений аридных местообитаний или долгоживущие листья бедных ресурсами местообитаний (Silvertown et al., 2006a, 2006c).	Виды, распределенные между локальными сообществами
γ	Географический ареал видов	Виды, составляющие региональный видовой пул

В настоящей работе принято определение E. Garnier et al. (2015): «Экологическая ниша – это многомерный объем с n-измерениями (соответственно числу градиентов окружающей среды), внутри которого организм может расти, выживать и давать потомство».

Теория ниш предполагает, что различия видов лежат в основе как сосуществования видов в сообществах, так и дифференциации видового состава в разных сообществах через механизмы ограничения сходства и отбора средой (Cornwell et al., 2006; Baraloto et al., 2012; Aiba et al., 2013). Сегрегация ниш

может быть результатом аккумуляции различий между признаками в течение эволюционной истории видов (Silvertown et al., 2011). **Отбор средой** (англ. *enviromental filter, habitat filter*) – набор абиотических факторов, к которым организм должен быть «терпим» в течение всего жизненного цикла (Emerson, Gillespie, 2008; Jung et al., 2010).

Можно привести следующий пример отбора абиотическими факторами в локальном сообществе. В местообитании, которое находится в зоне сильных периодических морозов, виды, которые не могут их переживать, будут исключены (в результате этого произойдет уменьшение числа состояний признака «холодоустойчивость» в этом сообществе). При этом отбор средой подразумевает, что виды со сходными требованиями к условиям среды были найдены в сходных местообитаниях и закономерности их расселения можно толковать как «схождение», конвергенцию ниш (Baraloto et al., 2012).

Концепция механизма **ограничения сходства** между видами основана на предположении, что экологически похожие виды будут сильнее конкурировать за ресурсы, чем экологически различные виды, и поэтому будут реже произрастать рядом (Kunstler et al., 2012).

Виды со схожими (но не идентичными) требованиями к нишам отбираются в схожие местообитания и сосуществующие в сообществе виды обычно демонстрируют некоторые сходства в «истории жизни», морфологии и физиологии (Hubbell, 2005). Показан контролирующий эффект богатства почвы (*soil fertility*) на схожесть состояний признаков внутри сообществ (Grime, 2006). Кроме того, сходство адаптаций к определенным абиотическим условиям широко распространено внутри отдельных генетических линий, к примеру, прибрежноводные местообитания ив или пустынные – кактусов. Следовательно, экологическое сходство филогенетически близких видов в отсутствие сильных биотических взаимодействий есть та причина, по которой эти виды занимают сходные местообитания (Cavender-Bares et al., 2009). Необходимость для двух видов в расхождении по какому-либо ресурсу будет выше в том случае,

если они сильные конкуренты, и меньше, если они слабые конкуренты (Prinzing et al., 2008).

Примерами биотических взаимодействий вне прямой конкуренции между видами может быть уменьшение доступности почвенной воды в связи с транспирацией одних видов растений, которое может привести к очень малой доступности воды для других, что в итоге приведет к их исключению. Примерами разделения ресурсов в растительных системах может быть дифференциация глубин проникновения корней, поглощение различных соединений азота, стратегии поглощения света, сезонные закономерности использования воды и пр. (Cornwell, Ackerly, 2009).

Экспериментально показано, что как отбор средой, так и ограничение сходства сосуществующих видов могут одновременно влиять на распространение функциональных признаков и формирование локальных растительных сообществ (Ackerly, Cornwell, 2007; Mason et al., 2011).

Несмотря на широкое применение при теоретических построениях, концепция ограничения сходства (то есть гипотеза о том, что дивергентные признаки появились в результате конкуренции между видами в прошлом) мало подтверждены эмпирическими исследованиями растительных сообществ (Grime, 2006). S. Hubbell указывает на то, что доказательств принципа конкурентного исключения, полученных в ходе полевых исследований, немного (Hubbell, 2005). Ряд авторов критикует математические подходы широко используемые в рамках этой теории (Kunstler et al., 2012). Некоторые исследования показывают отсутствие статистически значимых различий в функциональном разнообразии изучаемых сообществ по сравнению с таковым для нулевых моделей, что не позволяет принять положение об обязательном участии механизма дифференциации ниш при формировании сообщества (Thompson et al., 2010).

Роль исторических процессов в развитии сообществ

В 1987 году R. Ricklefs привлек внимание к влиянию исторических процессов на локальное разнообразие, введя объединение исторической, систематической и биогеографической информации в экологию сообществ (Ricklefs, 2010). По его мнению, ограничение сходства было в большинстве случаев более слабой силой, нежели региональные процессы в образовании сообществ. Локальное разнообразие в большей степени зависит от регионального пула видов, чем от локальных факторов среды и биотических взаимодействий.

D. Brooks и D. McLennan (1991) предположили, что развитие сообществ контролируется эволюционными процессами, такими как видообразование и адаптация, в той же степени, что и случайными процессами распространения видов, объединяясь в рецентными и консервативными элементами в большинстве сообществ. Они подчеркнули, что в любом сообществе имеется «консервативный элемент» – группа видов, которые присутствовали в данных условиях в течение длительного времени существования сообщества (что подтверждено отмершими остатками). Кроме того, авторы говорят о значительной эволюционной роли адаптивных процессов, в которых как «старые» для сообщества виды, так и пришельцы адаптируются к изменяющимся взаимодействиям или новым условиям (Lebrija-Trejos, 2010).

Видовой состав сообщества в любой точке времени – это результат прошлых внедрений в него видов, видообразования внутри него и выпадания видов вместе с ассоциированными взаимодействиями, которые варьируются в соответствии со многими условиями. Это подводит к понятию «равновесного сообщества» (Levin, 1970; Losos, Ricklefs, 2009). Однако многократно показано, большинство сообществ не «равновесны». Это объясняет тот факт, что инвазивные для сообщества виды могут входить в его состав без исключения или вымирания аборигенных видов (Emerson, Gillespie, 2008). Если же местообитание абсолютно свободно и находится в близости от источника «колонизаторов», оно будет быстро занято видами этого источника (Whittaker et al., 1973). Во время

этого заселения главную роль будут играть случайные процессы, и выигрывать будут те виды, особи которых более конкурентноспособны на ранних стадиях развития (Hodkinson et al., 2003; Burns, 2007). Если конкурентоспособность будет одинакова, то выиграет тот вид, который лучше приспособлен к этой конкретной экологической нише (Emerson, 2008; Losos, 2009).

В экспериментах, основанных на моделировании инициальных стадий формирования сообществ, T. Fukami et al. (2005) показали, что высаженные виды прямо или косвенно влияют на возможность более поздних иммигрантов внедриться в сообщество, и эти эффекты приоритета все вместе становятся причиной изначально высокой степени дивергенции видов по ряду признаков, сохраняющейся среди площадок с различными условиями засева (Fukami et al., 2005).

На изолированных архипелагах сообщества во многом формируются постепенно из видов, которые возникают *in situ*. В этих случаях развитие структуры сообщества определяется темпом адаптивной радиации. Эволюция играла историческую роль в создании структуры сообществ в таких островных сообществах (Tofts, Silvertown, 2000). Островная биогеографическая теория говорит о том, что с большим пулом иммигрантов (в случае географической близости источника видов) уровень иммиграции в незаселенные местообитания будет высоким и иммиграция будет преобладать над видообразованием на данном «острове». В случае более отдаленных мест иммиграция играет меньшую роль, чем видообразование (MacArthur, Wilson, 2001; Emerson, Gillespie, 2008). Основное число континентальных сообществ растений сформировано из видов с разными эволюционными историями, которые отражены в таксономии. Леса умеренного пояса имеют хорошо документированную пост-ледниковую историю, которая показывает, что виды мигрируют в различных соотношениях и из разных источников в современные сообщества. Кроме случаев Австралии и Капской флористической области

большинство современных сообществ сформировались значительно позже, чем произошло видообразование их компонент (Silvertown et al., 2006c).

Совокупное действие факторов формирования сообществ

Одна из основных принятых концепций формирования сообществ предполагает прохождение видов регионального пула через различные «сита», в ходе которого отбираются виды, которые в итоге сложат современные сообщества (Belyea, Lancaster, 1999; Mason et al., 2011; Weiher et al., 2011; Götzenberger et al., 2012) (рис.1).

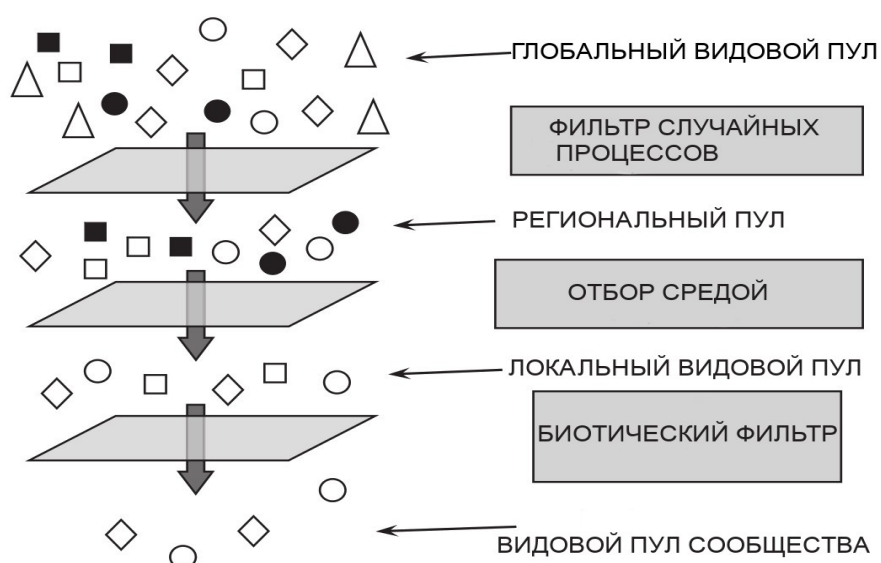


Рис. 1. Влияние отбора окружающей средой и ограничения сходства на разнообразие состояния признака в локальном сообществе (с изменениями, по Cornwell, Ackerly, 2009). Разные геометрические фигуры отражают различные состояния признака, разным цветом показаны разные виды растений.

В ходе формирования сообществ осуществляется отбор жизнеспособных в данных условиях состояний различных признаков (рис.1). Из всех присутствующих в региональном пуле видов вначале «отбираются» в сообщество те, состояния функциональных признаков которых позволяют существовать в данных условиях внешней среды (Garnier et al., 2015). Это так называемый «фильтр

окружающей среды», в результате которого происходит конвергенция по тем признакам, по которым ведется отбор. Следующим «фильтром» выступает механизм «ограничения сходства» в результате биотических взаимодействий между видами. При этом происходит выпадение ряда видов из состава сообществ, а также расхождение оставшихся по функциональным признакам (дивергенция) (Prinzing et al., 2008; Cavender-Bares et al., 2009; Mayfield, Levine, 2010; Mouillot et al., 2011; Pavoine et al., 2011; Spasojevic, Suding, 2012; Bello de et al., 2013; Borgy et al., 2017).

Тот факт, что на формирование сообщества может оказывать влияние комплекс факторов, как нейтральных, так и нише-ассоциированных, отражен во многих исследованиях. Например, для тропических лесов Эквадора показано, что закономерности распределения выбранных авторами функциональных признаков лучше всего объясняются отбором среды в локальном масштабе, а в целом для исследуемого сообщества действуют как процессы расселения (нейтральные), так и нише-ассоциированные (Pérez-Harguindeguy, 2013). Для приморских маршей северо-западного Алжира показано, что признаки растений распределены в соответствии с отбором средой, связанным с градиентом засоленности почвы. При этом филогенетическое родство таксонов также обуславливает видовой состав сообществ (Kraft, Ackerly, 2010).

Гипотеза функциональной эквивалентности

Представления о случайности процессов формирования сообществ и континуальности растительного покрова высказывали еще Л.Г. Раменский (1935) и Н.А. Gleason (1927). В последние годы, схожие взгляды составляют основы гипотезы функциональной эквивалентности (Pavoine et al., 2011). Согласно ей, трофически схожие виды (по крайней мере в первом приближении), демографически идентичны при расчете на особь в их витальных показателях: рождаемости, смертности, распространения и даже

видообразования (Gleason, 1927; Fukami et al., 2005; Kikvidze et al., 2005). Предполагается, что экосистемы – это открытые, постоянно изменяющиеся, не равновесные собрания видов, которые присутствуют либо отсутствуют и обилие которых связано со случайным видообразованием и вымиранием, а также ограничением распространения. Согласно этой точке зрения, различия видов не предсказывают исход конкуренции, виды не специализированы для определенных местообитаний и взаимодействия между видами и с окружающей средой не влияет на образование сообществ (Lortie et al., 2004; Hubbell, 2005).

1.2. Понятие регионального пула

Еще одним основополагающим понятием в рамках современной концепции формирования сообществ является понятие регионального пула видов (Garnier et al., 2015). 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). Размер регионального пула может быть предсказан разными способами, в том числе с помощью оценки филогенетического своеобразия видов, составляющих локальное сообщество (Kraft, Ackerly, 2010; Niv et al., 2019). Локальное сообщество может считаться подмножеством большего пула потенциальных членов этого сообщества (Gerhold et al., 2008).

Kelt et al. (1995) предложено разделение общего видового пула на несколько категорий: общий пул видов (*total species pool*), географический пул видов (*geographical species pool*), видовой пул местообитаний (*habitat species pool*). Кроме того, авторы выделяют экологический пул видов (*ecological species pool*) и актуальный пул видов (*actual species pool*). Виды, найденные в изучаемом сообществе, должны принадлежать ко всем 5 пулам (Mason, Mouillot, 2013).

До некоторого времени в экологии сообществ существовало мнение, что видовой пул статичен в большом временном масштабе. Однако филогенетические исследования продемонстрировали, что формирование пула, так же как эволюция признаков видов внутри пула, должно рассматриваться как часть процессов формирования сообществ (Belyea, Lancaster, 1999; Kelt et al., 2015). Основное влияние на видовой пул оказывают эволюционные и региональные процессы: видообразование, вымирание и распространение видов, формирующих региональные флоры. Из них отбираются виды в видовой пул локальных сообществ (Cadotte et al., 2009).

В большинстве работ, описывающих механизмы формирования сообществ, изучено формирование локальных сообществ. При этом всегда подразумевается, что виды, составляющие это локальное сообщество, являются частью регионального пула видов и что это оказывает дополнительное влияние на формирование рассматриваемого сообщества (Gerhold et al., 2008; Palareti et al., 2016; Medina et al., 2018). При формировании растительных сообществ из всего регионального пула в состав сообществ входит определенный набор линий или их комбинаций (*lineages*). Например, для древесного яруса влажных тропических лесных сообществ показано, что такие признаки, как жизненная форма, система скрещивания и экологическое распространение, эволюционно консервативны внутри линий (Kraft et al., 2007). Число видов в сообществе положительно скореллировано с потенциальным числом видов флоры региона, способных произрастать в данных условиях (Silvertown et al., 2006b).

1.3. Понятие функционального признака и функционального разнообразия

Для описания и изучения сообществ растений используют различные подходы, так или иначе характеризующие их структуру. Под структурой понимают как временные и пространственные закономерности развития и распределения видов в сообществе, так и состав и соотношение образующих сообщество компонентов – параметры разнообразия (Онипченко, 2014). Кроме того, часто используется понятие функциональной структуры, которое по-разному трактуется разными авторами. В.В. Мазинг (1973) под функциональной структурой понимал совокупность связей между компонентами экосистемы. Одним из проявлений функциональной структуры может быть функциональное разнообразие, определяемое по аналогии с видовым разнообразием (Мазинг, 1973; Работнов, 1983; Миркин, Наумова, 2012; Cain et al., 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.

В современном виде функциональный подход к изучению растительных сообществ оформился к концу XX века и продолжает развиваться (Wacker et al., 2009; Sandel et al., 2010; Mason, Mouillot, 2013). Изначально функциональной структурой называли разнообразие и участие функциональных групп (Diaz et al., 1998, 1997; Reich et al., 1998a; Hodgson et al., 1999; Lavorel, Garnier, 2002; Petchey, Gaston, 2002; Deyn De et al., 2008). Их устанавливали на основе различий между видами: например, по жизненным формам, морфологии, стратегиям поглощения ресурсов и т. д. (Garnier et al., 2015). Позже было показано, что использование отдельных функциональных групп менее информативно, чем ра-

бота с величинами функциональных признаков (Chapin et al., 1996a; McIntyre et al., 2006).

Функциональные признаки – которые косвенно влияют на приспособленность особи через основные функции организма, такие как выживание, рост и размножение (Garnier et al., 2015). Например, это может быть размер листа, размер семян, способ распространения, высота полога и его структура, производительность симбиотической азотфиксации (Lavorel et al., 1997; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Garnier et al., 2015).

Примером широко используемых функциональных признаков может служить **удельная листовая поверхность** ($УЛП = П/М$; где $П$ – площадь ($см^2$) и $М$ – сухая масса листа ($г$) (Díaz, Cabido, 2001).

Значения удельной листовой поверхности 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). Соответственно, растения богатых почв, для которых характерна высокая относительная скорость роста (и высокая интенсивность фотосинтеза) как правило имеют высокие показатели по этому признаку (Shipley, 2002). Этот признак обладает довольно низким внутривидовым варьированием, мало зависит от экологических условий местообитания и является одним из наиболее широко изученных функциональных признаков в международных базах данных (Garnier et al., 2001; Vendramini, 2002).

Также довольно часто используется и **высота растения** (Westoby, Wright, 2006; Hulshof, Swenson, 2010). Это один из самых легко измеряемых, но в то же время и репрезентативных признаков растений (Moles et al., 2009a; Garnier et

al., 2015). Данный признак играет важную роль в исходе конкуренции (Lattanzi et al., 2012; Онипченко, 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; Thompson et al., 2010; Osada, 2011; Garnier et al., 2015).

Высота коррелирует с такими признаками растения, как диаметр стебля, средняя площадь поперечного среза корня, длина корней, надземная биомасса (Cornelissen et al., 2003), а у деревьев также плотностью листьев, содержанием в них азота и массой семян (Falster, Westoby, 2005). В альпийских сообществах Тибета высота растений очень хорошо предсказывает отношение их подземной биомассы к надземной (Li et al., 2008). Высота растений также связана с их фенологическими признаками – временем начала и пика цветения (Dahlgren et al., 2006), а также может быть использована для индикации абиотических условий среды, например, влажности почвы в аридных регионах (Cornwell, Ackerly, 2009). Показано отсутствие корреляции с массой семян (Jia et al., 2011). Фенотипические признаки видов в сообществе – это одновременно результат их эволюционной истории и их экологического ответа на условия внешней среды в данный момент (Jung et al., 2010).

Основанный на функциональных признаках подход имеет двойное преимущество. Во-первых, в рамках данного подхода разработан список т. н. «ключевых» признаков растений, которые связаны с ростом растения, его размножением и поглощением ресурсов, тесно связаны с эколого-физиологическими особенностями и экологической стратегией видов (Cornelissen et al., 2003; Pierce et al., 2017). Во-вторых, эти признаки достаточно легко измеряются, что позволяет изучать характер распределения значений признаков на видовом уровне даже в крайне богатом видами сообществе (Hulshof, Swenson, 2010). Несмотря на это, нужно учитывать, что растения имеют большую вариабельность признаков внутри видов и даже особей. Эта изменчивость может возникать из фенотипи-

ческой пластичности или из-за генетического разнообразия особей (Jung et al., 2010). Показано, что межвидовое варьирование признаков листьев коррелирует с изменениями климата, рельефом территории, высотой над уровнем моря и пр. Влияние изменчивости минимизируется благодаря стандартизованным протоколам для измерения функциональных признаков и множественному выбору особей. При работе на глобальном уровне это варьирование считают пренебрежимо малым. Эмпирические исследования на примере древесных видов тропических лесов показали, что варьирование признаков между видами сильнее, чем внутри видов, а внутри видов сильнее, чем внутри особей. Однако при включении в анализ видов со сложными листьями наибольшее варьирование получил листочки сложного листа внутри одной особи. По результатам этой работы показано, что для получения сравнительных результатов достаточно выборки в 20 измерений для получения точной оценки (точность 80%) (Hulshof, 2010). Схожие исследования пойменных лугов в Люксембурге также показали, что варьирование признаков между видами сильнее, чем внутри видов, однако внутривидовое варьирование удельной листовой поверхности и высоты составляло существенную часть (44% и 32% соответственно) взаимоотношений «признак – градиент». Внутривидовая изменчивость одновременно является причиной как конвергенции признаков посредством отбора средой, так и дивергенции признаков посредством дифференциации ниш. Она способствует сосуществованию видов за счет разделения ресурсов (*resource partitioning*) (Jung, 2010).

Есть примеры выявления связей между показателями различных функциональных признаков и градиентами среды (Ackerly, Cornwell, 2007; Cornwell, Ackerly, 2009). Например, показано, что, двигаясь от сухих к влажным почвам, площадь листа, удельная листовая поверхность и некоторые другие функциональные признаки увеличивают значения (Cornwell, 2009).

С целью получения стандартизованных данных разработан протокол измерений (Pillar, Duarte, 2010), а сами данные пополняют глобальные базы функциональных признаков (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al.,

2013). Использование функционального подхода – это активно развивающееся в последние годы направление (Poschlod et al., 2003; Kleyer et al., 2008; Kattge et al., 2011), однако в России такие работы пока единичны (Elumeeva, 2015a).

1.4. Функциональный подход в рамках вопроса формирования сообществ

Как отмечено выше, параметры распределения значений функциональных признаков в сообществе называют функциональной структурой, или функциональным разнообразием (Elumeeva et al., 2015). Исследования функционального разнообразия применяют для решения широкого круга вопросов, касающихся организации и функционирования экосистем (Clark et al., 2012; Garnier et al., 2015) и формирования растительных сообществ (Flynn et al., 2009; Dias et al., 2013; Garnier et al., 2015). Функциональное разнообразие сообщества связано с его динамикой, устойчивостью, продуктивностью, балансом элементов минерального питания и другими аспектами (Pavoine et al., 2011; Chalmandrier, 2014; Carlson et al., 2015; Siefert et al., 2015). Для описания функционального разнообразия растительных сообществ выделяют два основных типа показателей: средние и средневзвешенные значения, с одной стороны, и индексы функционального разнообразия (описывают вариабельность признаков внутри сообщества) – с другой. В первом случае вычисляют средние значения признаков в сообществе либо, если известно участие отдельных видов в сообществе, средневзвешенные оценки (Tilman, 2001; Schleuter et al., 2010). Сравнение средних и средневзвешенных оценок позволяет оценить роль биотических процессов в формировании состава фитоценоза (Botta-Dukat, 2005; Ricotta, Moretti, 2011; Bello de et al., 2013; Garnier et al., 2015). Для описания функционального разнообразия на настоящий момент разработан целый ряд индексов (Petchey, Gaston, 2002; Mouillot et al., 2005; Botta-Dukat, 2005; Villéger et al., 2008a; Mouchet et al.,

2010a; Pakeman, 2011; Pollock et al., 2012; Mason et al., 2012, 2005; Mason, Mouillot, 2013; Bello et al., 2013b; Komac et al., 2015). Иногда используют матрицы «несходства» для оценки различий значений признаков между видами (Bello et al., 2013b). В рамках функционального подхода широко используется метод нулевых моделей (Petchey, Gaston, 2002; Mason et al., 2005; Botta-Dukat, 2005; Villéger et al., 2008b; Mouchet et al., 2010b; Pakeman, 2011; Pollock et al., 2012; Mason, Mouillot, 2013; Komac et al., 2015).

Оценка функционального разнообразия в сообществе позволяет **выявить механизмы формирования сообщества**. Механизм ограничения сходства (основанный на биотических взаимодействиях, когда несхожесть признаков между сосуществующими видами повышает приспособленность видов к среде) предполагается, когда наблюдаемое функциональное разнообразие выше, чем ожидалось под выбранной нулевой моделью. Влияние абиотического отбора может предполагаться, когда наблюдаемое разнообразие меньше, нежели ожидалось (Götzenberger et al., 2012).

M. Spasojevic & K. Suding (2012) использовали множественные сравнения признаков по хорошо изученному стресс-ресурсу градиенту среды в альпийской тундре для изучения роли отбора средой, конкуренции и положительных взаимоотношений в формировании сообществ. Абиотические отборы ветром и холодом демонстрируют уменьшение функционального разнообразия в высоте растения и площади листа на «низко-ресурсном» конце градиента. Также при низкой доступности элементов минерального питания повышается функциональное разнообразие по другим признакам. На богатых почвах повышается функциональное богатство в высоте и площади листа, что подтверждает повышение конкуренции за свет и наличие положительных взаимодействий между растениями (Spasojevic, Suding, 2012; Mason, 2013b).

Показана важность масштаба исследования в использовании индексов для выявления процессов формирования сообществ. Например, показано увеличение влияния абиотических фильтров при повышении плодородности на уровне

метасообществ, а на уровне локальных сообществ выявлено возрастание роли ограничения сходства. Пространственный масштаб оказывает влияние на определение пула видов, на котором основывается нулевая модель, что определяет, какие выводы будут получены (Lebrija-trejos et al., 2010; Götzenberger et al., 2012; Mason, Mouillot, 2013; Bello et al., 2013a; Lohbeck et al., 2015). Например, во влажных тропических лесах адаптация видов к вертикальному и горизонтальному градиенту света может объяснить сукцессионные изменения и видовой состав. В тропическом сухом лесу сезонно имеется более открытый полог леса, в котором в большей степени определяют экологию видов адаптации к сезонной засухе, высокой солнечной радиации и высокому испарению. При этом структура сообщества зависела от условий локального местообитания (Lebrija-trejos, 2010).

Функциональные признаки представляют собой основу для определения типа ресурсов, используемых растением и жизненных стратегий (см. раздел 1.4) (Cerabolini et al., 2010a; Baraloto et al., 2012; Díaz et al., 2016; Pierce et al., 2013, 2017).

Нулевые модели как инструмент выявления отличий изучаемых распределений признаков от случайного

Данный тип моделирования широко применяется в работах, посвященных механизмам и закономерностям формирования сообществ (Gotelli, 2001; Mason et al., 2012; Rolo et al., 2018).

Нулевые модели определяют как специфический рандомизационный алгоритм для исходных экологических данных, результат которого будет соответствовать «нулевой гипотезе» (Gotelli, 2000, 2001; Hardy, 2008; Ulrich, Gotelli, 2010).

Для решения вопросов формирования сообществ нулевые модели были впервые применены J.M. Diamond и вызвали большие дебаты в научном мире (Diamond, 1975; Gotelli, 2001).

При введении в исследование нулевых моделей исходят из следующих предпосылок: в том случае, если изучаемый фактор определяет характер распределения признака (видов), то показатели для него будут значимо отличаться от полученных для нулевой модели в большую, либо меньшую сторону (Purschke, 2013).

В настоящее время часто используют модели, в которых сохраняются видовое богатство и обилие видов в сообществах (Craven et al., 2018; Götzenberger et al., 2016). В настоящей работе мы используем именно этот тип нулевой модели.

1.5. Эколого-ценотические стратегии растений в рамках функционального подхода

Многие исследователи уделяли большое внимание вопросам выделения различных жизненных стратегий растений (Grime, 1977, 2001; Романовский, 1989a; Романовский, 1989b; Миркин, 1998; Cerabolini, 2010).

Вопрос выделения различных типов «поведения» растений в фитоценозах разрабатывался с конца XIX века (Работнов, 1992). Изначально это касалось разделения видов в сообществах на доминантные и подчиненные по различным критериям (Smith, 1898; Высоцкий, 1915; Hermy, Stieperaere, 1985). Несколько позже было предложено деление по поведению в рамках целых экосистем: на эдификаторы, консерваторы, консолидаторы, нейтральные и деструкторы (Braun-Blanquet, Pavillard, 1928). В это же время В.Н. Сукачевым (1928) предложен термин «фитосоциальные типы»: эдификаторы и ассектаторы различных подтипов (изначально описанных на примере степной растительности (Поплавская, 1923)).

По иным принципам группы фитоцено типов были описаны Л.Г. Раменским (1935, 1938). Им предложено три типа: виоленты, пациенты и эксплеренты. Виоленты – это виды с высокой конкурентоспособностью, подавляющие другие виды, с «полнотой использования среды». Пациенты – виды, приспособленные к перенесению кратковременных или длительных неблагоприятных условий. Эксплеренты же – это виды которые не имеют «конкурентной мощности», но способны к быстрому захвату свободных местообитаний (Раменский, 1938; Онипченко, 2014; Миркин, Наумова, 2017). В отличие от предыдущих авторов, выделенные типы являются стратегиями жизни растений, а не их роли в растительных сообществах (Работнов, 1992). Т.А. Работнов (1966) под *ценотипами* понимает «группы видов растений со сходным изменением из ценотической значимости в зависимости от условий произрастания или особенностей их жизненного цикла». В дальнейшем он

приводит следующее определение типа стратегии: «совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими организмами в определенных условиях и занимать определенное положение в соответствующих биоценозах» (Работнов, 1975).

Параллельно этому направлению исследований в экологии получило широкое распространение деление организмов на r-/K-стратегов (Jones, 1976). R. MacArthur и E. Wilson (1967) ввели понятие r- и K-стратегий (отбора), для живых организмов. К первым относятся организмы быстрым развитием, ранним воспроизведением, небольшими размерами тела. Ко вторым – с медленным развитием и более высокой конкурентоспособностью, «отложенным» воспроизведением и большим размером тела (Pianka, 1970). С позиций экологических ниш R. Whittaker (1973) для r-стратегов важна способность быстрого заполнения гиперобъема ниши. K-стратеги, с другой стороны стремятся к полному его заполнению (Southwood et al., 1974). R. Whittaker (1973) выделяет также L-виды, которые произрастают в экстремальных условиях и дают резкие всплески численности (например пустынные эфемеры) (Марков, 2012).

Предпринимались и попытки «соотнести» двухкомпонентную (r–K) и трехкомпонентные (например, CSR) системы стратегий (Barreto, 2008). Одним из авторов, проводивших такое сравнение, является Ю.Э. Романовский (1989a, 1989b). С его точки зрения, к K-стратегам можно отнести пациенты Л.Г. Раменского, а к быстро потребляющим ресурс r-стратегам – виоленты и эксплеренты.

И Ю.Э. Романовский (1989a), и Т.А. Работнов (1985) обращали внимание, что стратегии в растительном мире не встречаются в «чистом виде» и что корректнее говорить о «степени выраженности» стратегий.

В «Толковом словаре современной фитоценологии» предложено объединить системы Уиттекера и Раменского-Грайма и выделить пять стратегических типов: виоленты, пациенты экотопические, пациенты

фитоценотические, эксплеренты ложные и эксплеренты настоящие (Миркин, Розенберг, 1983). Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова приводят следующее определение стратегий: «Эколого-фитоценотические стратегии (ЭФС) видов (тип поведения) – наиболее обобщенная и информативная характеристика вида, которая позволяет объяснять его реакцию на стресс, вызываемый абиотическими и биотическими факторами, нарушениями и, как итог, его место в растительных сообществах (Миркин, Наумова, 2017).

Независимо от представлений Л.Г. Раменского была предложена трехкомпонентная (CSR, C – конкуренты, S – стресс-толеранты, R – рудералы) концепция Р. Grime (1974, 1988, 2001), которая показывает отношение видов к стрессу и нарушениям (Barba-Escoto et al., 2019; Li, Shipley, 2017). Под стратегиями он понимает «группы сходных или аналогичных, генетически определенных признаков, которые часто повторяются среди видов или популяций растений и вызывают у них проявляющееся сходство в экологии» (Grime, 2001: 19). Он выделяет два основных фактора, которые влияют на организацию растительного покрова и дифференциацию видов растений внутри сообществ: нарушение и стресс. Под стрессом Р. Grime (1974, 1988, 2001) понимает «набор явлений, которые ограничивают фотосинтетическую продукцию, таких как недостаток света, воды и элементов минерального питания или субоптимальные температуры» (Grime, 2001:7). Нарушения же «связаны с частичным или полным разрушением биомассы растений и возникают в результате деятельности фитофагов, патогенов, человека или в результате действия условий среды» (Grime, 2001:8). В зависимости от того, как именно сочетается влияние этих факторов, выделяют 4 типа местообитаний и 3 типа стратегий отдельных видов растений: конкуренты (C), стресс-толеранты (S) и рудералы (R). Таким образом, конкуренты (растения конкурентной стратегии) часто встречаются и доминируют на богатых почвах с невысоким уровнем нарушений. Местообитания стресс-толерантов характеризуются различными неблагоприятными факторами в сопряжении с недостатком

элементов минерального питания (ЭМП). Рудералы (виды рудеральной стратегии) приурочены к местообитаниям со значительным уровнем нарушений, которые, в отличие от стресса, вызывают гибель растений или их частей, т.е. повреждают уже сформировавшуюся биомассу. Р. Grime рассматривает функциональную классификацию видов растений как проявление их стратегий (Grime, 1979). Из-за большого сходства основных положений концепций Л.Г. Раменского и J.P. Grime, в публикациях встречается название данной системы фитоценологических стратегий как «система Раменского-Грайма» (Миркин, 2017).

Кроме трех первичных стратегий в рамках теории выделены четыре вторичных группы: конкурент-рудералы (CR), к которым относятся ряд однолетних трав, многолетние монокарпические виды и рудеральные многолетники; стресс-толерант-рудералы (SR), к которым отнесены геофиты, многие мохообразные и пустынные эфемеры; стресс-толерант-конкуренты (CS), которые включают многолетние травы, ряд древесных растений, некоторые листопадные кустарники и кустарнички; к смешанной SCR стратегии относятся виды, у которых имеются в практически равной степени выраженные черты всех трех стратегий (например, это мелкие осоки и ситниковые, мелкие столонообразующие растения и некоторые дерновинные злаки) (Онипченко, 2014; Grime et al., 1988). Поскольку дискретные типы стратегий в чистом виде практически не встречаются, то возникла необходимость количественно выразить степень представленности стратегий на основании легко измеряемых признаков. Для этих целей наиболее часто использовали функциональные признаки листьев, массу семян, размеры растений, особенности их фенологического развития (Caccianiga et al., 2006; Pierce et al., 2013, 2014; Huseyinoglu, Yalcin, 2017; Wang et al., 2018). Поскольку многие признаки были скоррелированы друг с другом, основной задачей описания стратегий стала минимизация и стандартизация числа исследованных признаков. Итогом решения этой задачи стала методика количественной оценки конкурентности, стресс-толерантности и рудеральности вида или популяции на

основании анализа трех функциональных признаков листа (сухой и влажной массы и площади), которые несложно измерить в полевых условиях (Pierce et al., 2017). Этот подход базируется как на многомерной статистике и общих представлениях об усилении конкурентности при увеличении площади листа; рудеральности – при увеличении содержания воды (до границы суккулентности); и стресс-толерантности – при уменьшении размеров листа и удельной листовой поверхности (поверхности единицы массы листа), так и на экспертной корректировке алгоритма, в которой принимали участие многие коллективы исследователей в разных странах. В настоящем исследовании мы применяем именно эту методику определения стратегий.

Стратегии высокогорных растений остаются мало исследованными (Onipchenko et al., 1998b; Venn et al., 2011). P. Grime (2001) описывает альпийские и арктические виды как типичные стресс-толеранты, но наши данные свидетельствуют о широком спектре стратегий растений высокогорий, включающих в том числе типичные конкуренты (например, *Rumex alpinus*) и рудералы (*Draba hispida*) (Дудова и др., 2019). Адаптивность этих стратегий связана с наличием в высокогорьях как участков нарушений (например, в результате роющей деятельности мелких млекопитающих (Зенякин, Онипченко, 1997; Фомин и др., 1989; Sherrod, Seastedt, 2001; Sherrod et al., 2005; Liu et al., 2013), так и относительно благоприятных условий для развития высокопродуктивных сообществ, где существенна роль конкуренции (Onipchenko et al., 2009).

Особый интерес представляют альпийские ковры – сообщества, развивающиеся в условиях обильного зимнего снегонакопления и короткого вегетационного периода. В этих условиях растениям необходим быстрый рост и развитие, что является признаками рудеральной стратегии, которая была показана для многих растений альпийских ковров по относительной скорости роста, почвенному банку семян и другим признакам (Onipchenko et al., 1998a).

Глава 2. Физико-географическая характеристика территории и ботаническая изученность

2.1. Природные условия территории исследования

Тебердинский государственный биосферный заповедник располагается на западе северного макросклона Большого Кавказского хребта (Карачаево-Черкесская республика, Россия) (Елумеева и др., 2007). Общая площадь заповедника составляет около 850 км² и состоит из двух участков: Тебердинского (в верховьях р. Теберды и ее притоков) и Архызского (в долине р. Кизгич) из которых около 80% лежит на высоте более 2000 метров над уровнем моря (рис. 2) (Кипкеева, 2016).



Рисунок 2. Физико-географическое положение Тебердинского заповедника. Территория заповедника выделена зеленым контуром с заливкой. Фиолетовым выделены границы других заповедников на территории Кавказа

Высоты над уровнем моря на территории заповедника варьируют от 1260 м до 4046 м (Онищенко et al., 2006). Наивысшая точка заповедника – гора Домбай-Ульген (4046 метров над уровнем моря) (Воробьева, Онипченко, 2001).

В пределах заповедника располагается около 130 ледниковых озер и 30 рек бассейна р. Теберды (Поливанова, 1990; Серебряков, 1957). Ледники занимают около 10% территории заповедника. Рельеф территории в основном обуславливают следующие геологические факторы: ледниковые процессы, водная и ветровая эрозия, склоновые процессы (Onipchenko, 2002). В альпийском и субнивальном поясах большую площадь (около 26%) занимают выходы пород: скалы и осыпи (рис. 3) (Зенякин, Макаров, 2003).

Климатические условия в разных частях заповедника варьируют под влиянием двух основных факторов – высоты над уровнем моря и расстояния до Главного Кавказского Хребта (в южной части заповедника) (Onipchenko, 2002). В среднем, температура падает на 0,5–0,6°C на каждые 100 м подъема (Körner, 2003, 1999). Верхняя граница леса проходит на высоте около 2300 м над уровнем моря (Тиунов et al., 2004). На территории преобладают южные ветра, поэтому южные склоны оказываются наветренными, а северные – подветренные с большим уровнем аккумуляции снега, что обуславливает особенности растительного покрова на этих участках (Справочник по климату СССР, 1990). Климат альпийского пояса характеризуется горным типом (Walter et al., 1975). Среднегодовая температура около –1,2°C и среднегодовое количество осадков – 1400 мм. Самый теплый месяц – август, со средней температурой +8,3°C. Влажность воздуха в среднем около 79% в летние месяцы (Елумеева и др., 2007; Макаров и др., 2007b; Onipchenko et al., 2012).

Из-за сложной орографии в заповеднике характерны микроклиматические изменения в различных ущельях, на склонах и вершинах (Онищенко, Шилова, 1985; Серебряков, 1957).



Рисунок 3. Осыпи на территории Тебердинского заповедника

А – осыпи в альпийском высотном поясе, г. Малая Хатипара

Б — осыпи в субальпийском поясе, долина р. Бадук

Ландшафты выше границы леса относятся к типу высокогорных луговых ландшафтов (Салпагаров, 2005).

Из горных пород на территории исследования преобладают кремнийсодержащие кислые породы. Основной тип пород – серый гранит. Встречаются другие метаморфические породы, а в поймах рек – отложения

мерен и аллювия (Тушинский, 1957). Встречаются выходы карбонатных пород в 2 км от северной границы заповедника (Onipchenko, 2002).

Почвы заповедника характеризуются профилем небольшой глубины и высоким содержанием камней в профиле (Богатырев, 1953). Основной тип почв на субальпийских и альпийских лугах – лептозоли (Onipchenko et al., 2012). Они имеют А, В, С- горизонты. Верхние 10 см сильно пронизаны корнями растений, которые занимают 4–11 % объема горизонта. Гранулометрический состав таких почв обычно – легкий суглинок. Верхняя граница С-горизонта располагается на глубине около 50 см. Альпийские и субальпийские почвы имеют сходное строение, но альпийские менее мощные (Зенякин, Макаров, 2003).

В А-горизонта (0–10 см) субальпийских и альпийских лептозолях (*Umbric Leptosols*), содержание гумуса может достигать до 20%. Также аккумулируются большие количества N (азот) и P (фосфора), но из-за низкой микробиальной активности почвы бедны доступным азотом и фосфором (Макаров, 1999; Körner, 2003; Makarov, 2003; Леошкина, 2005). Почвы, формирующиеся под высокотравными субальпийскими лугами аккумулируют меньше органического углерода и азота и характеризуются относительно низкими доступностью азота, в то время как аккумуляция и доступность фосфора более выражена (Леошкина и др., 2005; Макаров и др., 2007а). Альпийские почвы более кислые (рН 4,3–5,2) (Onipchenko, 2002).

Под альпийскими пустошами на вершинах склонов показаны низкие концентрации доступного азота и фосфора (Макаров и др., 2001). Соотношение С (углерод) : Р (фосфор) здесь высокое, что говорит о бедности органического вещества фосфором. Почвы альпийских склоновых лугов характеризуются повышением доступности азота и фосфора по сравнению с другими альпийскими сообществами. Низкие концентрации органического углерода могут быть обусловлены более активной минерализацией органики за счет активности почвенной микрофауны (Onipchenko, 2002).

Наиболее кислые почвы формируются во влажных западинах под сообществами альпийских ковров. Самые низкие концентрации почвенного углерода, азота и фосфора отмечены в сообществах ассоциации *Ranunculetum brachylobi*, в то время как в *Hyalopoo ponticae-Pedicularietum nordmannianaе* аккумуляция органики и ассоциированных элементов более выражена (Кизилова и др., 2005; Grishina et al., 1993).

Другой тип почв, встречающийся в высокогорьях – гистозоли (*Terric, Fibric Histosols*). Они формируются в болотных сообществах, а *Folic Histosols* характерны для рододендровых фитоценозов (с доминированием *Rhododendron caucasicum*). Все гистозоли характеризуются высоким уровнем аккумуляции углерода и азота и высоким уровнем соотношений C:N, C:P. *Folic Histosols* имеют низкий уровень pH и доступности азота и фосфора. (Onipchenko, 2002).

2.2. Характеристика высокогорной растительности Северо-Западного Кавказа на примере Тебердинского заповедника

2.2.1. Основные закономерности дифференциации растительности

Поскольку заповедник располагается на горной территории, то в основном дифференциацию растительности обуславливает высотная поясность. В границах заповедника лежат лесной, субальпийский, альпийский, субнивальный и нивальный высотные пояса (Гроссгейм, 1948; Шифферс, 1953). Общее число видов наибольшее для лесного пояса заповедника, а наименьшее – для субнивального (Onipchenko, 2002). Наши исследования сосредоточены в высокогорных поясах, выше границы леса.

Климатическая граница леса лежит на уровне 2500–2600 м над уровнем моря, однако наблюдаемая лежит несколько ниже – 2200–2350 м н.у.м. Темнохвойные леса долин на границе леса сменяются сосняками и березово-рододендроновыми криволесьями (рис. 4) (Зернов, Онипченко, 2015).

В субальпийском поясе влажные западины и понижения долин рек и ручьев занимают высокотравные сообщества *Mulgedio-Aconitetea*, в то время как в альпийском поясе они сменяются сообществами альпийских ковров другого класса растительности: *Salicetea herbaceae* (Onipchenko, 2002).



А

Б

Рисунок 4. Примеры березовых (*Betula litwinowii* Doluch.) криволесий в Тебердинском заповеднике

А — березово-рододендроновое криволесье на границе с хвойными лесами, г. Малая Хатипара

Б — березовое криволесье по правому борту долины р. Чучхор близ впадения в р. Домбай-Ульген

Линия снега и примерная граница субнивального пояса проходит примерно на уровне 3000 м н.у.м (рис. 5) (Гроссгейм, 1948). Здесь встречаются разреженные растительные группировки на скалах и осыпях (Егоров, Онипченко, 2003). В основном это виды, приуроченные к осыпям и скальным выходам, причем некоторые являются характерными именно для нивального высотного пояса (*Delphinium caucasicum*, *Lamium tomentosum*), а некоторые можно встретить и в альпийском (*Saxifraga moschata*, *Draba rigida*) (Onipchenko, 2002) Верхний пре-

дел развития сосудистых растений – 3750 м н.у.м (например, *Saxifraga moschata*, *S.sibirica*, *Draba rigida*, *D.siliquosa*, *Minuartia imbricata*, *Primula meyeri*, *Senecio karjagini*, *Potentilla gelida*, *Carum caucasicum*, *Hyalopoa pontica*) (Onipchenko, 2002).



Рисунок 5. Местообитания субнивального пояса в Тебердинском заповеднике.

А – Склон в субнивальном высотном поясе, август 2018 года, г. Мусса-Ачитара, 3150 м над ур. моря

Б – перевал р. Эпчик – р. Кышкаджер, водораздельная поверхность хребта, август 2017 г., 3250 м над ур. моря

Согласно ботанико-географическому районированию, предложенному А.Л. Тахтаджяном и Ю.Л. Меницким (1991), изучаемая территория попадает в верхнекубанский флористический район Западного Кавказа (Агабабян и др., 2008). По районированию Карачаево-Черкесской республики, предложенному А.С. Зерновым и В.Г. Онипченко, заповедник лежит в границах Архызского и Учкуланского флористических районов (Зернов, Онипченко, 2015).

2.2.2. Ботаническая изученность территории

Территория Тебердинского заповедника является хорошо изученной в ботаническом отношении и является одной из немногих высокогорных территорий мира, где ведутся долговременные комплексные наблюдения за растительным покровом (Павлов и др., 2003). Основные направления исследований на территории можно разделить на три подхода: инвентаризационный (флора, растительность, отдельные группы животных и грибов, описание бриофлоры и лишенофлоры, климатических и гидрологических особенностей территории); динамический (наблюдения за естественной динамикой сообществ) и экспериментальный (долговременные фитоценологические эксперименты) (Павлов, 2003).

В отношении изучения флоры сосудистых растений были проведены многолетние исследования, которые позволили достаточно полно выявить видовой состав фитоценозов заповедника (Онипченко и др., 2011). Флора сосудистых растений Тебердинского заповедника составляет 1133 вида (Онипченко и др., 2011). В основном это многолетние поликарпические травы (75%), однолетники (11%), деревья и кустарники (8%), а также монокарпические многолетники (4%) (Воробьева, Кононов, 1991). 23 вида, произрастающих на территории заповедника занесены в Красную Книгу РФ (Красная книга Российской Федерации (растения и грибы), 2008). Очерк истории исследования флоры заповедника приведен в работах (Воробьева, Онипченко, 2001; Onipchenko, 2002). За время работ неоднократно выявлялись новые виды для заповедника и Кавказского

хребта (Онипченко, Лаврова, 1991; Онипченко, 1995; Салпагаров и др., 2005). Для заповедника проведена инвентаризация бриофлоры (Игнатова и др., 1988, 2008; Салпагаров и др., 2005) и исследования лишенофлоры (Воробьева, Онипченко, 1994; Блинкова, 2003).



Рисунок 6. Панорама окрестностей стационара МГУ на г. Малая Хатипара, Тебердинский заповедник

В течении более 30 лет проводятся и исследования структуры растительности заповедника (рис. 6) (Павлов и др., 2003). Изначально основной фокус был сосредоточен на альпийских пустошах (Онипченко, 1986а), расширяясь и углубляясь по мере проведения исследований (Павлов и др., 2005). В рамках этого направления сопубликованы как обобщающие работы (Павлов, Онипченко, 1987), так и исследования отдельных типов растительности, например, скал и осыпей (Онипченко, 2002). По итогам многолетней работы опубликована монография на английском языке, описывающая растительность заповедника по системе Браун-Бланке (Onipchenko, 2002). Проведены разносторонние исследования почвенного покрова (Гришина и др., 1986; Grishina et al., 1993; Onipchenko et al., 1998b).

Важным направлением исследования является изучение пространственной структуры растительных сообществ заповедника (Onipchenko, 1994а, 1994с). В частности, для пестроовсяннищевых лугов изученно пространствен-

ное распределение основного доминирующего вида – *Festuca varia* (Pokarzhevskaya, 1998), а для сообществ альпийских ковров проведены исследования одного из основных факторов, влияющих на развитие этих фитоценозов: мощности снежного покрова, а также распределение растений по данному градиенту (Герасимова, 2003; Захаров, 2002). Проведены исследования пространственной структуры и для отдельных видов, характерных для альпийских фитоценозов (*Agrostis vinealis* spp. *planifolia* (С.Коч.) Tzvel. и *Anthoxanthum odoratum* L.)(Любезнова, 2004). Для альпийских растительных сообществ заповедника проведены исследования филогенетической структуры (Шулаков и др., 2016).

Одним из приоритетных подходов в исследованиях на территории Тебердинского заповедника можно назвать экспериментальный. Установлены многолетние эксперименты по удалению отдельных видов и их групп, посеву растений, пересадкам, затенению, поливу, и внесению минеральных удобрений (Павлов и др., 2003). Так, к примеру, для альпийских ковров в результате экспериментов показано, что их продукция ограничена высокой кислотностью почвы и бедностью ее доступными элементами минерального питания, а флористическая насыщенность лимитируется кислотностью почвы (Герасимова и др., 2005). В условиях же пестроовсяннищевых лугов увеличение биомассы большинства видов при внесении удобрений не значимо (Айбазова, Тиунов, 2004).

2.2.3 Основные растительные сообщества в рамках исследования

В рамках данной диссертационной работы рассмотрено исследование сообществ альпийского высотного пояса, однако в обсуждении результатов мы неоднократно прибегаем к сравнению различных показателей с полученными нами для субальпийского пояса. Поэтому вначале данного раздела приводится краткая характеристика некоторых травяных субальпийских фитоценозов.

Субальпийский высотный пояс

Среди субальпийских луговых сообществ (1850–2600 м над ур. Моря, класс *Mulgedio-Aconitetea*) наибольшую площадь имеют флористически богатые **вейниковые субальпийские луга** (доминанты и часто встречающиеся виды: *Calamagrostis arundinacea*, *Millium effusum*, *Geranium sylvaticum*, *Campanula latifolia*, *Rumex alpestris*, *Betonica macrantha*, *Pyrethrum coccineum*, *Seseli libanotis* и др.). Чаще всего они занимают средней крутизны и крутые склоны южных экспозиций (7–35°) (Онипченко, 2002).

Кроме того, широко распространены **высокотравные сообщества**, чаще приуроченные к речным долинам и склонов небольшой крутизны южной экспозиции от 1800 до 2600 метров над уровнем моря (рис. 7) (Панютин, 1939; Гроссгейм, 1948; Дудова, 2019). В этих травяных растительных сообществах доминируют крупнолистные, часто корневищные, травы, так называемое «высокотравье» (Anten, 1999) и диагностическими видами для них являются *Ligusticum alatum*, *Aconitum orientale*, *Cephalaria gigantea*, *Lapsana communis*, *Dactylis glomerata* (Панютин, 1939; Гроссгейм, 1948; Michl et al., 2010; Онипченко и др., 2011). В местах выпаса скота (как современного, так и проводимого до установления заповедного режима) также представлены сообщества **рудерального высокотравья**. Наибольшее участие в этих сообществах имеют

такие виды как *Rumex alpinus*, *Urtica dioica*, *Anthriscus sylvestris*, *Symphytum asperum* (Onipchenko, 1994b; Pickering, Growcock, 2009).



А



Б

Рисунок 7. Примеры видов субальпийского высокотравья в Тебердинском заповеднике

А – поляна в верхней части лесного пояса с рудеральным высокотравьем , г.Малая Хатипара, на переднем плане – *Rumex alpinus* L.

Б – *Angelica tatiana* Bordz. на высокотравном лугу в долине р. Хаджибей

Альпийский пояс

Мы изучили виды растений сообществ четырех типов (2500-3100 м над ур. моря). Они занимают наибольшие площади на территории альпийского пояса (Onipchenko, 2002; Ильина, 2004).

Альпийские лишайниковые пустоши (АЛП) занимают наветренные гребни и склоны (рис. 8) (Onipchenko, 2002).



Рисунок 8. Альпийские лишайниковые пустоши в окрестностях стационара МГУ в Тебердинском заповеднике, 2900 м над уровнем моря

Доминанты среди сосудистых растений – *Festuca ovina*, *Carex sempervirens*, *C. umbrosa*, *Trifolium polyphyllum*, *Anemone speciosa*, *Antennaria dioica*, *Campanula tridentata* (Onipchenko. 2002; Elumeeva, 2015). Эти низко-

продуктивные сообщества относят к ассоциации *Pediculari comosae-Eritrichietum caucasici* Minaeva et Onipchenko (Елумеева, 2005). Вегетационный период этих сообществ составляет около 5 месяцев начинается в апреле-мае, заканчивается в октябре (Онипченко В.Г., 1986). Более 90% надземной биомассы расположена в 5-сантиметровом слое над уровнем почвы. На АЛП проективное покрытие сосудистых растений составляет около 30–40%, а лишайников – 35–50% (рис. 9) (Онипченко, 1985).



Рисунок 9. Альпийская лишайниковая пустошь на гребне хребта, г. Малая Хатипара, окрестности стационара МГУ

Суммарная годовая продукция этих фитоценозов составляет около 150 г/м² (Онипченко, 1990). Что касается жизненных форм, то в сообществах большую роль играют дерновинные и короткокорневищные злаки и осоки, а также розеточное разнотравье (Текеев, Семенова, 2010). По числу побегов наибольшее число образует *Campanula tridentata* и *Festuca ovina*. Наибольшее число семян –

Antennaria dioica (рис.10), *Campanula tridentata*, *Carum caucasicum*, *Gentiana pyrenaica*. Среднегодовой урожай семян примерно 6500 шт/м² (Логвиненко, Онопченко, 1999).

Среди бобовых одним из доминантов является *Trifolium polyphyllum*, характерный отсутствием азотфиксирующих клубеньков на корнях. Скорее всего, именно с этим можно связывать то, что этот вид не оказывает существенного влияния на другие виды и его нельзя рассматривать как эдификатор в данном сообществе (Аксенова, Онопченко, 2003).



А



Б

Рисунок 10. *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. А – цветущий мужской клон на альпийской пустоши, Б – вегетативная розетка *A. dioica*

Для растений альпийских пустошей и альпийского пояса в целом характерна высокая интенсивность дыхания, поэтому они плохо переносят затенение (Голиков, Онопченко, 2003; Чанталадзе, 1984). В экспериментах с пересадками

показано, что для характерных видов АЛП перенос в другие сообщества может уменьшать численность побегов видов: например, *Antennaria dioica* в условиях АК и ГКЛ (рис. 10). Ошибка: источник перекрёстной ссылки не найден) (Ильина, 2004).

Флуктуации в численности побегов большинства видов АЛП значимо не скореллированы с метеорологическими факторами, однако для некоторых видов обнаружена положительная связь с температурным режимом июля-августа предыдущего года (Елумеева, 2005). Как и все альпийские растения, виды АЛП обладают низкой устойчивостью к дефолиации. Экспериментально показано, что даже однократная дефолиация отрицательно влияет на рост и развитие растений, угнетает семенное восстановление (Текеев, 2005). Эксперименты с удалением доминантов показали, что сосудистые растения пустошей в отсутствие доминантов практически не используют освободившиеся ресурсы, а надземное пространство заполняют лишайники (Аксенова и др., 2014).

Пестроовсянищевые луга (ПЛ) (асс. *Violo altaicae-Festucetum variae* Rabotnova et Onipchenko 2002) (рис. 11). располагаются на склонах южной экспозиции и доминантами там являются плотнoderновинные злаки (*Festuca varia*, *Nardus stricta*) (Елумеева, 2004b). Почвы имеют развитый дерновый горизонт со средним значением рН=4,7. Присутствует мощная дернина, есть признаки оторфованности. Мощность гумусового горизонта составляет до 30 см (Волков, 1999). Пестрая овсяница (*F. varia*) – сильный эдификатор, поэтому многие виды в этих фитоценозах приурочены к промежуткам между ее дерновинами (Pokarzhevskaya, 1998). Корни *F. varia* пронизывают верхний горизонт почвы ПЛ, что обуславливает низкую гетерогенность почвенных условий (Елумеева, 2004). При экспериментальном внесении азота и фосфора этот вид увеличивал свою биомассу (Айбазова, Тиунов, 2004). При его удалении с пробных площадей увеличивалась численность *N. stricta* и *Cruciata laevipes* (Елумеева, 2004a). При пересадках ГКЛ *F. varia* увеличивала численность побегов, а на АК и АЛП

численность побегов снижалась. А вот для *N. stricta*, зафиксировано снижение числа побегов во всех фитоценозах (Ильина, 2004).



Рисунок 11. Пестроовсянищевый луг в окрестностях стационара МГУ на г. Малая Хатипара. Июль 2017

Несмотря на доминирование дерновинных злаков, в процентном соотношении большую часть видов этих растительных сообществ можно отнести к видам с полурозеточной структурой побега (Покаржевская, Онипченко, 1995). По феноритмотипам преобладают виды, относящиеся к летне-осенне-зеленым (35%) Однако наибольшую биомассу образуют летне-зимне-зеленые виды (*Festuca varia*, *Nardus stricta*) (Онипченко, Устинова, 1993). Суммарный урожай семян составляет около 4900 шт/м² (Логвиненко, Онипченко, 1999). Интересной особенностью ПЛ являются то, что для них характерна высокая степень разви-

тия микосимбиотрофизма (Байкалова, Онипченко, 1988а). Значительную роль в формировании состава и структуры фитоценозов также оказывают грызуны, в основном фоновый вид кустарниковая полевка (*Pitymys majori* Thom.), которая отчуждает в среднем 0,7–1,4 % фитомассы ПЛ в год (Фомин и др., 1989).

Гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ) занимают нижние части склонов различных аспектов и являются наиболее высокопродуктивными альпийскими сообществами (рис. 12). Их относят к ассоциации *Hedysaro caucasicae* – *Geranietum gymnocauli* Rabotnova et Onipchenko 2002 (Тетевина, 2005). Основные компоненты – *Geranium gymnocaulon*, *Hedysarum causicum*, *Carum meifolium*, *Pulsatilla aurea* и *Pedicularis condensata* (Онипченко, 2002).

По системе жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962) на ГКЛ больше всего видов короткокорневищных и рыхлодерновинных растений, которые образуют наибольшую надземную биомассу. Наименее представлены однолетники и луковичные, многолетние монокарпики (Покаржевская, Онипченко, 1995). Годовая продукция составляет около 550 г/м², что является наибольшим показателем для альпийского пояса. Герань обладает самой большой надземной (318 г/м²) и в особенности подземной (1392 г/м²) биомассой. По надземной биомассе более половины приходится на разнотравье (Онипченко, 1990).

Сход снежного покрова происходит в конце июня или начале июля, таким образом, развитие растений ГКЛ протекает в благоприятных температурных условиях (Аксенова, Онипченко, 1998). Что касается почв, то по сравнению с почвами других альпийских фитоценозов, почвы под гераниево-копеечниковыми лугами отличаются большим содержанием обменного аммония (3,2 мг/100 г) (Онипченко et al., 1998). Для этих сообществ характерно частое зоогенное нарушение: порои кабанов. На нарушенных площадках зарегистрировано увеличение численности видов эксплерентной (рудеральной) стратегии в первые годы (Батчаева, 2003). Примером таких видов является *Catabrosella*

variegata, которая быстро увеличивает число побегов при повышении доступности ресурсов (Биджиева, 2005).



Рисунок 12. Гераниево-копеечниковый луг на склоне г. Малая Хатипара

Альпийские ковры (АК) формируются в западинах и характеризуются большим снегонакоплением (3–4 м) и коротким вегетационным сезоном (Биджиева, 2005). Как правило, характеризуются небольшой площадью в контуре западин (Биджиева, 2007). Доминантами этих сообществ можно назвать *Sibbaldia procumbens*, *Minuartia aizoides*, *Taraxacum stevenii*, а также *Nardus stricta* (Rehder, 1982; Биджиева, 2007). Это полидоминантные фитоценозы ассоциации *Hyalopoo ponticae* – *Pedicularietum nordmannianaе* (Onipchenko, 2002; Эбзеева, 2003). Обычно виды ковров характеризуются наличием у особей прикорневой розетки листьев или стелющимися формами (Воронич, 2007). Их динамика сильно зависит от времени схода снега и длины вегетационного пери-

ода в целом (Наринян, 1948; Биджиева, 2007). Вегетационный период составляет 2–2,5 месяцев, снег, как правило, сходит в июле (Тетевина, 2005). При этом коэффициент вариации численности побегов по годам у одних видов (*Carum meifolium*, *Corydalis conorhiza*, *Gentiana pyrenaica*, *Festuca brunescens*, более 70%) был значительно выше, чем у других (*Potentilla cranzii*, *Catabrosella variegata* и др., менее 25%) (Биджиева, 2007). Показано, что азот является лимитирующим фактором для увеличения числа побегов у таких доминантных видов ковров, как *Nardus stricta*, *Minuartia aizoides*, *Taraxacum stevenii*, а фосфор – для *Catabrosella variegata* (Воронич, 2007). Годичная продукция АК составляет около 200 г/м². Большую часть надземной биомассы образуют сосудистые растения (129 г/м²), подземная биомасса составляет 994 г/м² (Onipchenko, 1994c). АК характеризуются меньшей степенью развития микосимбиотрофизма, чем другие сообщества альпийского пояса. Возможно, это связано с высокой влажностью и поздним прогреванием почв, что неблагоприятно сказывается на развитии микоризообразующих грибов (Байкалова, Онипченко, 1988a).

В экспериментах с удалением доминантов выявлено, что *S. procumbens* является более сильным доминантом, чем другие виды (Биджиева, 2007). В экспериментах с пересадками отмечено, что *C. variegata*, *S. procumbens* и *T. stevenii* отрицательно реагировали на пересадки в другие альпийские сообщества, не выдерживая конкуренции, а также отрицательно реагируя на другие параметры почвы. Это может служить показателем совпадения ауто- и синэкологических оптимумов этих видов (Тетевина, 2005). При этом *T. stevenii* встречается на каменистых местах в широком диапазоне высот над уровнем моря: от 1500 м до 3500 м, встречаясь в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах (Биджиева, 2005).

Для выявления общего пула растений альпийского высотного пояса и целей моделирования мы измеряли выбранные функциональные признаки и в других альпийских фитоценозах:

1. Сообщества осыпей и галечников (класс *Thlaspietea rotundifolii*).

Основное отличие таких местообитаний – слабая закрепленность субстрата. При этом они могут быть стабильны в течение долгого времени, но все равно остаются сильно зависимыми от внешних условий (Valachovič et al., 2013). Это склоновые сообщества, причем крутизна склона значительно варьирует (рис. 3). Проективное покрытие сосудистых растений на осыпях не велико, как правило около 10%. Различают сообщества, сформировавшиеся на так называемых сухих и влажных осыпях. Во втором случае, по осыпям проходят временные водотоки, и, как следствие условия более влажные (Onipchenko, 2002).

2. Сообщества скал (класс *Asplenietea trichomanis*) широко представлены в альпийском поясе Тебердинского заповедника (рис. 13). Это разреженные фитоценозы с очень низким проективным покрытием сосудистых растений на склонах значительной крутизны, скальных стенках и уступах (Onipchenko, 2002). Виды этих сообществ характеризуются приспособленностью к низкому содержанию элементов минерального питания в субстрате, высокой инсоляции (кроме случаев видов, приуроченных к затененным расщелинам), значительной крутизне склона (Carmona, 1997). К типичным скальным растениям Тебердинского заповедника можно отнести папоротники: *Asplenium septentrionale*, *A. trichomanes*, *Cystopteris fragilis*, *Polypodium vulgare*. При этом на скалах могут произрастать как типичные «скальные» виды сосудистых растений (*Gypsophila tenuifolia*, *Saxifraga moschata*, *Draba rigida*), так и виды, характерные для других альпийских фитоценозов (*Bromopsis variegata*, *Arenaria lychnidea*, *Aster alpinus*) (Onipchenko, 2002). На скалах часто образуются небольшие «карнизы» и уступы, где накапливается мелкозем, что позволяет произрастать этим видам. Многие скальные виды имеют ксероморфные черты (Ермолаева, 2007).



А

Б

Рисунок 13. Примеры сосудистых растений, произрастающих на скальных выходах в Тебердинском заповеднике

А – *Potentilla divina* Albov, г. Мусса-Ачитара, 3150 м над уровнем моря

Б – *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., г. Малая Хатипара, 2600 м над уровнем моря

3. Фитоценозы берегов холодных водотоков (класс *Montio-Cardaminetea*). Для этих сообществ характерна значительная роль мохообразных (в отличие от других альпийских сообществ). Сообщества развиваются в условиях достаточного увлажнения. Вода в ручьях и реках альпийского пояса температурой менее 10°C. При этом локальный микроклимат в таких местобитаниях является стабильным из-за постоянного влияния холодных водотоков (Zechmeister, Mucina, 1994). Корни сосудистых растений и основания побегов

мхов зачастую погружены в воду в течение вегетационного сезона (Onirchenko, 2002).



Рисунок 14. Река Малая Хатипара в верховьях, октябрь 2018

4. Кобрезиевые луга (класс *Carici rupestris-Kobresietea bellardii*) приурочены к наветренным склонам в альпийском и субнивальном поясах (Petřík et al., 2006). Доминантом в таких растительных сообществах является *Kobresia schoenoides* (Onirchenko, 2002). Значительное проективное покрытие также отмечено для *Campanula tridentata*, *Festuca ovina*, *Cetraria islandica*. Видовое богатство достаточно велико, проективное покрытие сосудистых растений варьирует от 20% до 70% (Onirchenko, 2002).

Глава 3. Материалы и методы

3.1. Методика полевых исследований

3.1.1. Общие положения методики исследования

Основные полевые исследования проводили в летние месяцы 2016–2018 годах на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (ТГПБЗ). Работали как однодневными маршрутами от стационара МГУ на горе Малая Хатипара (2800 м над уровнем моря) или из г. Теберда, так и более длительными (до 4 дней). Во время маршрутов проводили: 1) измерения высоты видов с определением типа фитоценоза, положения места измерений в рельефе; 2) сбор листьев растений для дальнейшего лабораторного определения удельной листовой поверхности. В каждом случае дополнительно фиксировали местонахождение популяции изучаемого вида и тип фитоценоза. Продолжительность и протяженность маршрутов лимитировала специфика методики измерения удельной листовой поверхности: листья для измерений должны быть свежесобранными, поэтому их собирали последний день перед возвращением в лабораторию. Таким образом, каждый 3–5 день был посвящен камеральной обработке материала в лаборатории административного корпуса ТГПБЗ. Для уточнения систематического положения ряда видов в ходе работ было собрано 108 листов гербария сосудистых растений (образцы переданы в гербарий MW).

Список видов для измерений высоты и удельной листовой поверхности формировали следующим образом. На основе геоботанических описаний, выполненных на территории заповедника за время работы стационара МГУ (опубликованы в монографии В.Г. Онипченко (2002)) выделили виды со встречаемостью больше 6 раз (то есть, не являющиеся редкими) и произрастающие на абсолютных высотах более 1800 м над уровнем моря. Таким образом был сформи-

рован список из 380 видов субальпийского, альпийского и субнивального пояса. В рамках этого списка было выделено 135 видов четырех основных фитоценозов альпийского пояса (АЛП, ПЛ, ГКЛ, АК).

В процессе полевых исследований выполнены измерения для 380 видов сосудистых растений по высоте и для 370 – удельной листовой поверхности (по трем высотным поясам). В это же время проводили сбор семян для определения их массы. Измерена масса семян для 250 видов, однако в данной работе обсуждение этих результатов не приводится. Более половины измерений всего массива выполнено лично автором.

В рамках настоящего исследования анализ функционального разнообразия проводили только для альпийских фитоценозов и видов, их составляющих. Для ценозов альпийских лишайниковых пустошей работали с 56 видами сосудистых растений, пестроовсяннищевых лугов – с 73 видами, гераниево-копеечниковых лугов – 59 и 27 видами для альпийских ковров.

В настоящей работе мы придерживаемся понимания объема видов и номенклатуры сосудистых растений, приведенной в списке флоры Тебердинского заповедника (Онипченко и др., 2011).

3.1.2. Измерение функциональных признаков

Высота растений

Существует несколько вариантов измерений этого параметра. При разной постановке исследовательских задач измеряют максимальные высоты отдельных особей, и высоты полога (Westoby et al., 2002; Reich et al., 2003; Saccianiga et al., 2006; Kraft, Ackerly, 2010; Lebrija-trejos et al., 2010), фиксируют как максимальное вертикальное положение генеративных (Abramova, 2012), так вегетативных органов растений. Поскольку для фотосинтеза и связанных с ним процессов основное значение имеет расположение хорошо развитых листьев, в

протоколе измерений как основная предложена методика измерения «вегетативной» высоты как наименьшего расстояния между верхней границей основных фотосинтетических тканей растений и уровнем субстрата (Cornelissen et al., 2003) (далее по тексту просто «высота» растений). В этом понимании высота и рассматривается в нашей работе.

Признак измеряли (по принятым международным протоколам измерений (Cornelissen, 2003; Pérez-Harguindeguy, 2013)) как кратчайшее расстояние между субстратом и верней точкой верхнего хорошо развитого фотосинтезирующего листа растения. Измерения проводили металлическими линейками с ценой деления 0,1 см. Высоту расположения прицветных и присоцветных листьев не учитывали, если они имели небольшую площадь (менее трети от средней площади листьев вегетативных побегов) (рис. 15.А). В случаях длинных листьев дерновинных злаков (например, *Festuca varia*) измерения проводили как перпендикуляр от субстрата к самой верхней точке лежащего листа.

Поскольку в высокогорном ландшафте большинство фитоценозов располагается на склонах различной крутизны, то кратчайшее расстояние измеряли как перпендикуляр к поверхности склона (рис. 15.Б). В случае измерений растений на различных типах осыпей брали кратчайшее расстояние от листа до ближайшего камня, перпендикулярно к его поверхности (рис. 15.В). Такой способ измерения на «сложных» субстратах позволяет точно оценить, насколько растение выносит фотосинтезирующие органы от субстрата.

В рамках протокола выбирали сформированные, хорошо развитые особи без видимых патологий; в сообществах, соответствующих обычным местообитаниям изучаемых растений (Cornelissen et al., 2003; Garnier, Shipley, 2001; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). В случае, когда в популяции преобладали генеративные особи, выбирали их. При наличии более 75% вегетативных особей вида — измеряли высоту особей в вегетативном состоянии. В случае примерно равного соотношения этих возрастных состояний в популяции выбирали для измерений и вегетативные, и генеративные особи. Для каждого

вида в пределах сообщества сделано 25 измерений. Для видов с широкой экологической амплитудой и регулярной приуроченностью к различным типам фитоценозов измерения проводили в нескольких местообитаниях.

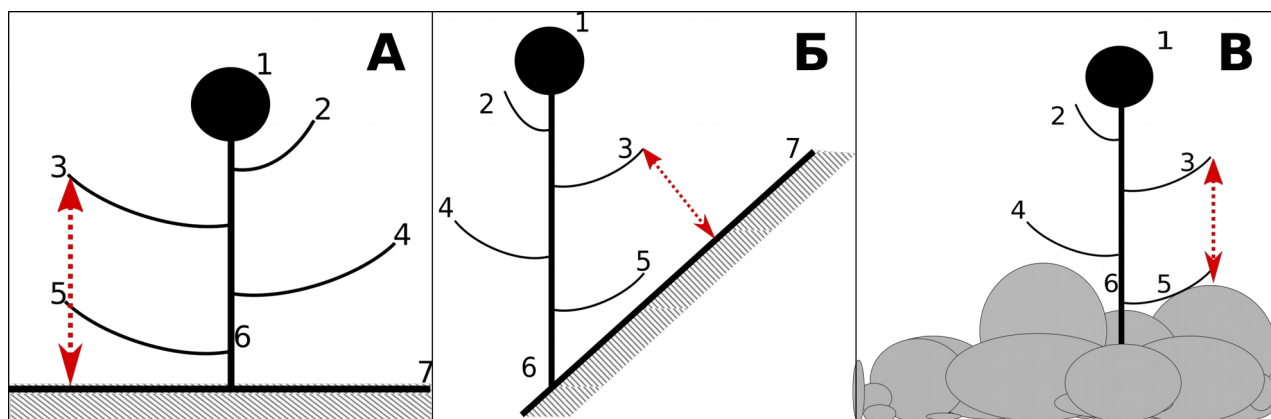


Рисунок 15. Схема измерений высоты растения на разных типах субстратов

1 – соцветие, 2 – присоцветный лист, 3 – верхний фотосинтезирующий лист, 4,5 – срединные листья, 6 – ось побега, 7 – поверхность субстрата; А, Б, В – разные типы субстратов. Красной стрелкой показано кратчайшее расстояние от поверхности



Рисунок 16. Примеры полевых измерений высоты
А – *Draba bryoides* DC., Б – *Lamium tomentosum* Wild.

Удельная листовая поверхность

Сбор полевого материала для измерений проводили в соответствии международными протоколами измерений (Cornelissen, 2003; Pérez-Narguindeguy, 2013). Для каждого вида обычно собирали в одной популяции по 10 (редко 5, для крупных растений субальпийского высокогорья) хорошо развитых, не поврежденных срединных листьев с разных особей в генеративном состоянии. Растения маленьких размеров (например, *Draba bryoides*, *Draba sibirica*, *Minuartia aizoides*, *Veronica minuta*) отбирали целыми побегами и листья отрезали непосредственно перед взвешиванием в лаборатории. Собранные листья помещали в пластиковый *zip*-пакет сообразный их размеру и сбрызгивали водой. Затем отдельные пакеты складывали в герметичный пластиковый контейнер, перекладывая их либо снегом со снежников, либо пакетами с водой из ручьев (менее 10°C) для обеспечения сохранности до прихода в лабораторию. Сбор проводили в день спуска в лабораторию. Для широко распространенных видов со значительной экологической амплитудой были проведены измерения в различных фитоценозах. Принесенный материал обрабатывали в лабораторных условиях (раздел 3.2).

3.2. Методика лабораторных исследований

В рамках настоящего исследования в лаборатории работали над получением данных для расчета удельной листовой поверхности. Этот признак рассчитывается как отношение площади листа к его сухой массе. Соответственно, в лабораторных условиях стояла задача измерения следующих признаков:

- 1) площадь листа
- 2) масса влажного листа
- 3) масса сухого листа.

Для получения этих показателей после маршрута сразу же обновляли срезы на черенках листьев, ставили их в емкости с небольшим количеством воды (рис. 17.А, Б), накрывали полиэтиленовыми пакетами и оставляли на 6–8 часов в холодильнике для насыщения листьев влагой. Затем поочередно доставали листья, обрезали черешки у основания листовой пластинки (в случае сильно крылатых черешков, крылья оставляли). Для растений малого размера отделяли листья от стеблей. Листья обсушивали бумажным полотенцем и сразу же взвешивали на аналитических весах (до четвертого знака точности) для получения массы. В случае маленьких листьев (например, *Draba hispida*, *Asperula aplina*, *Cruciata laevepis*, *Galium odoratum*) брали 5–10 листьев на одно взвешивание и в дальнейшей обработке рассматривали как «один лист». Причина такой методики – очень маленькая масса таких листьев, которая лежит за границей возможностей используемых аналитических весов.

После взвешивания листья располагали на листе бумаги, помещали в «файл» для документов и расправляли в течение получаса под действием груза (тяжелой книги). Расправленные листья сканировали на сканере формата А4 и сохраняли файлы в формате jpg. Далее каждый сканированный лист помещали в отдельный бумажный пакет и сушили при комнатной температуре 5–7 дней и затем при температуре 80°C в сушильном шкафу до постоянной («сухой») массы в течение 8–18 часов (рис. 17.В). Продолжительность высушивания была

максимальной для крупнолистных видов субальпийского высокогорья, таких как *Heracleum leskovii*, *H. sosnowskyi*, *Inula helenium*. Далее каждый лист взвешивали повторно. (рис.17. Г-Д).

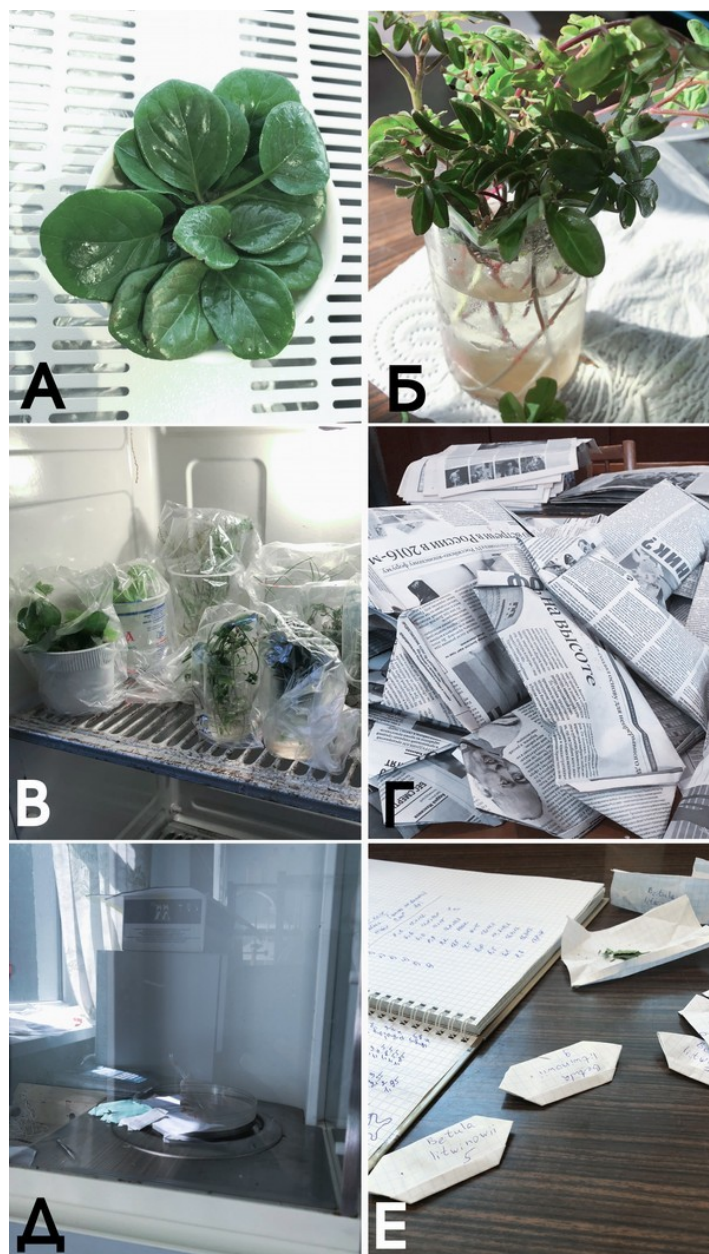


Рисунок 17. Лабораторная обработка материала для измерения удельной листовой поверхности. А,Б – свежий образец, помещенный в емкость с водой до закрытия полиэтиленом; В – водонасыщение листьев в холоде; Г – упаковка в пакеты после сканирования; Д – весы, на которых проводили взвешивание, Е – фиксация показателей в лабораторный журнал

3.3. Статистическая обработка данных

3.3.1. Расчет удельной листовой поверхности по результатам лабораторной обработки

Файлы сканированных образцов (см. раздел 3.2) использовали для расчета площади листа. Ее рассчитывали на основе числа пикселей в контуре листа на сканированном изображении в растровом редакторе GIMP 2.8.22. В случае, если вместо одного листа было взято несколько маленьких (см. раздел 3.2), то полученную площадь делили на число листьев. Все значения заносили в электронную таблицу LibreOffice Calc 6.0.7.3. и рассчитывали значение признака как отношение площади листа к его сухой массе. Кроме того, на основе измерений получены такие функциональные признаки как обводненность листа, объем сухого вещества, сухая и влажная масса листа, которые позволили проводить более полный анализ данных, а также провести анализ эколого-ценотических стратегий высокогорных растений методом StateFy (Cornelissen et al., 2003; Garnier, Shipley, 2001; Pérez-Harguindeguy et al., 2013)

Для листьев ряда вида вводили поправки при расчете площади (Lamont et al., 2015). Это, с одной стороны, виды суккулентного облика (напр. *Sedum album*), а с другой – виды ксерофитного строения листа (*Picea orientalis*, *Eleocharis quinqueflora*).

3.3.2. Источники и использование сторонних данных

Для оценки встречаемости видов, приуроченности их к различным растительным сообществам и ряда других параметров использовали базу данных геоботанических описаний, на основе которых было выполнена классификация растительности заповедника (Onipchenko, 2002)

Для получения оценок участия видов в альпийских фитоценозах использовали данные по их надземной биомассе, полученные в результате исследований прошлых лет. В течение нескольких лет на каждом из 4 альпийских сообществ было взято по 100 укусов с площадок 25 x 25 см (0,0625 м²). Укусы были разобраны по видам и высушены перед взвешиванием не менее 8 ч при температуре 80–105°C. Отбор укусов проводили в середине и конце августа после пика цветения. В надземную биомассу включались как зеленые части растений, так и ветошь текущего года (Онипченко, 1990).

Для изучаемых функциональных признаков мы проверяли наличие значимых корреляций между высотой вегетативных органов растений и следующими функциональными признаками: сухая масса листа, площадь листа, толщина листа, удельная листовая поверхность, содержание элементов минерального питания в листе, масса семян, интенсивность микоризной инфекции вида. Значения этих признаков частично были взяты из ранее опубликованных результатов и базы данных Тебердинской экспедиции:

- морфолого-экологические параметры листьев (сухая масса листа, площадь листа, толщина листа, удельная листовая поверхность) – по данным И.И.Шидакова и В.Г. Онипченко (2007),
- содержание элементов минерального питания в листе – данные взяты в базе TRY (Kattge, 2011),
- масса семян – наши неопубликованные данные (основной объем данных – 260 видов – собран и обработан во время сбора материала по основной теме работы),
- интенсивность микоризной инфекции – по данным А.С. Байкаловой и В.Г. Онипченко (1988b)

3.3.3. Выделение жизненных форм

В рамках характеристики высоты растений и их удельной листовой поверхности мы разделяли все изученные виды по основным экобиоморфам.

Исторически идеи функционального подхода к изучению растительного мира были отражены в системах жизненных форм растений (Garnier et al., 2015). Жизненная форма – это результат длительного приспособления к условиям существования, выраженный в его внешнем облике (Алехин, 1944). То есть, работая с жизненными формами можно говорить о комплексах функциональных признаков, которые косвенно влияют на приспособленность растения к данным условиям. С конца XIX в в различных системах используется разделение растений на «деревья», «кустарники», «травы», а основы таких представлений заложены еще Теофрастом (Работнов, 1995). История развития взглядов различных исследователей на системы жизненных форм, а также авторская их система подробно изложены И.Г. Серебряковым (1962).

Изначально функциональным разнообразием растительных сообществ называли разнообразие и участие функциональных групп в них (Garnier et al., 2015). Их устанавливали на основе различий между видами: например, по жизненным формам, морфологии, стратегиям поглощения ресурсов и т. д. (Chapin et al., 1996b; Gitay, Noble, 1998; McIntyre et al., 2006). Позже было показано, что использование отдельных функциональных групп менее информативно, чем работа с величинами функциональных признаков (Lavorel et al., 2007; Garnier et al., 2015).

Классически, для целей анализа продукции фитоценозов в рамках практических задач, виды трав разделяли на четыре основные агроботанические группы: 1) злаки (сем. Graminae); 2) бобовые (сем. Fabaceae); 3) осоки (включает представителей семейств Cyperaceae и Juncaceae); 4) разнотравье (травянистые растения остальных семейств) (Корякина, 1953; Работнов, 1984).

В настоящей работе для более подробной характеристики распределения изучаемых функциональных признаков мы используем понятия основных экобиоморф (деревья, кустарники, кустарнички, травы) (Работнов, 1992), а травы подразделяем на агроботанические группы описанные выше. Сходное деление присутствует и в зарубежных работах, посвященным изучаемой теме (Pohl, 2011). Основным отличием кустарничков от кустарников мы полагаем их высоту. По И.Г. Серебрякову (1962) высоты этой группы в среднем составляют 20-30 см и примерно соответствуют мощности снежного покрова зимой. При этом необходимо указать, что «20-30 см» понимается автором как расстояние от субстрата до «верхушек» растений. В рамках наших исследований мы понимали высоту как расстояние от субстрата до верхнего фотосинтезирующего хорошо развитого листа (Cornelissen et al., 2003). Однако при полевых измерениях установлено, что у кустарников и кустарничков, произрастающих на территории исследования, оба способа измерения высоты дают схожие результаты и при разделении изучаемых видов на эти две группы мы пользовались данными наших полевых наблюдений.

3.3.4. Анализ распределения функциональных признаков

Для всех видов оценивали нормальность распределений и коэффициент вариации. Анализ нормальности выборок проводили по критериям Шапиро-Уилка, Колмогорова-Смирнова и методу выборочных квартилей.

Для отдельных видов, их функциональных групп и растительных сообществ вычисляли основные описательные статистики (среднее выборки и его ошибку, медиану выборки, коэффициент вариации, минимальное и максимальное значение). Поскольку в некоторых случаях были обнаружены отклонения распределений признаков внутри выборок от нормального, а также некоторые выборки включали 10–15 наблюдений, то значимость различий средних в этих случаях проверяли с помощью непараметрического критерия Вилкоксона. Для распределенных нормально выборок использовали классический t-критерий Стьюдента. В случае сравнения средних нескольких выборок использовали однофакторный дисперсионный анализ ANOVA и апостериорные тесты (например, TukeyHSD). Для анализа скореллированности признаков чаще использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмена. Выбор теста связан с тем, что работали не только с количественными данными, но и ранговыми оценками. Однако при работе с нормально распределенными переменными, использовали коэффициент корреляции Пирсона. Вклад разного типа изменчивости (внутривидовая, межвидовая внутриценотическая, межвидовая межценотическая) оценивали с помощью гнездового двухфакторного дисперсионного анализа (nested ANOVA).

Для расчетов использовали:

- электронные таблицы LibreOffice Calc v. 5.1.6.2: базовая подготовка данных;
- StatSoft Statistica v. 8.0: гнездовой двухфакторный дисперсионный анализ;
- RStudio v. 1.1.463: вычисление описательных статистик, сравнение средних и однофакторный дисперсионный анализ, построение графиков

Использовали пакеты stats, base, ggplot2, dplyr (R Core Team, 2018; Wickham, 2018a; Wickham, 2018b).

3.3.5. Анализ функционального разнообразия сообществ

Для каждого растительного сообщества было проведено четыре этапа расчетов:

1. Оценили средние значения высоты и удельной листовой поверхности (УЛП) всех видов по фитоценозу;

2. Рассчитали средневзвешенные показатели высоты и УЛП для каждого фитоценоза. Степень участия вида в сообществе оценивали по его надземной биомассы. В отличие от среднего арифметического, в значение которого вносят равный вклад все виды площадки или сообщества, вклад в средневзвешенное значение пропорционален «весу» (в нашем случае биомассе) каждого вида на площадке или в сообществе. Соответственно, средневзвешенное значение в основном зависит от значения признаков доминирующих видов.

Расчет средневзвешенных значений признаков производили на основании значений вклада стратегий и биомассы видов по отдельным площадкам по формуле (1):

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

где X_w – средневзвешенное значение признака, X_i – значение признака для i -того вида, n – общее число видов на площадке, B_i – биомасса i -того вида на этой площадке.

3. Рассчитали три показателя функционального разнообразия (ФР): функциональное богатство, функциональная выравненность, функциональная дивергенция (табл. 2) по обоим признакам. Для расчетов использовали индексы одномерных оценок (Schleuter et al., 2010).

4. Сравнили полученные индексы ФР для исследованных сообществ с таковыми, рассчитанными для так называемых «нулевых моделей» (см.ниже).

В рамках оценки функционального разнообразия альпийских сообществ работали в двух пространственных масштабах.

1). **Индексы ФР для 100 пробных площадей внутри каждого типа фитоценоза.** Были использованы пробные площади 25x25 см², на которых был известен видовой состав и биомасса надземных побегов каждого вида (данные Тебердинского стационара). Для каждой площадки рассчитывался индекс, затем получали среднее и его ошибку для каждого из четырех типов фитоценозов (АЛП, ПЛ, ГКЛ, АК).

2). **Индексы ФР для типов фитоценозов в целом.** В этом случае работали с суммарной биомассой всех видов, встречающихся в фитоценозе. В данном случае полученные значения индексов показательны на значительно большем пространственном масштабе, чем в первом случае.

ИНДЕКСЫ ФР (рис.18):

Функциональное богатство (FR) показывает размах значений функционального признака внутри фитоценоза. Индекс обычно интерпретируется как показатель уровня продуктивности и устойчивости растительного сообщества к изменениям абиотических условий.

Индекс функциональной выравненность (FE) показывает, насколько регулярно средние значения признаков распределены в пространстве признаков. Низкие значения индекса означают наличие ясно различающихся по анализируемому признаку групп видов.

Функциональная дивергенция (FD) отражает степень расхождений значений признаков у видов. Высокие значения индекса возникают в случае расположения кластеров видов на разных концах пространства признаков. Этот индекс используется для определения степени расхождения видов по ресурсам

и, как следствие, степени их конкуренции (Garnier, 2015; Mason, 2005; Mason, 2013; Schleuter, 2010).

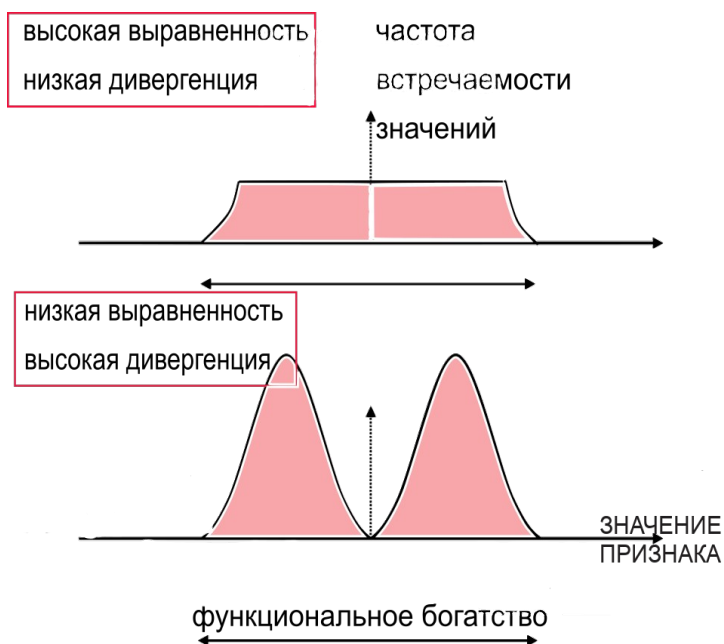


Рисунок 18. Примеры форм распределений значений признака, соответствующие различным значениям индексов функционального разнообразия (по Garnier et al, 2015, с изменениями).

Для понимания назначения этих индексов рассмотрим искусственный пример из трех сообществ (A , B , C), в состав каждого из которых входит по 10 видов. Для каждого вида измерена высота, и во всех трех сообществах значение высот варьирует от 1 до 10 (рис. 19), участие каждого вида равно единице. Пусть в первом случае (сообщество A) показатели высоты распределены равномерно (рис. 19.A), во втором (сообщество B) большие частоты встречаемости имеют средние значения диапазона (рис. 19.B), а в третьем (сообщество C) – наоборот крайние (рис. 19.C).

Таблица 2. Показатели функционального разнообразия и их формулы (по: Schleuter et al., 2010; приведены для анализа одного признака)

Индекс	Название индекса	Формула
FR	функциональное богатство (функциональный размах)	$\frac{\max_{s \in S_c}(X_s) - \min_{s \in S_c}(X_s)}{\max_{s \in \cup S_c}(X_s) - \min_{s \in \cup S_c}(X_s)}$
FE	функциональная выравненность	$\sum_{s=1}^{S_c-1} \min \left[\frac{(X_{s+1} - X_s)/(A_{s+1} + A_s)}{\sum_{s'=1}^{S_c-1} (X_{s'+1} - X_{s'})/(A_{s'+1} + A_{s'})}, \frac{1}{S_c - 1} \right]$
FD	функциональная дивергенция	$\frac{2}{\pi} \arctan \left[5 \left(\sum_{s \in S_c} \frac{A_s}{A} (\ln X_s - \overline{\ln X_s})^2 \right) \right]$

Примечание. При расчете FE виды ранжируются в порядке возрастания высоты X . A – общее участие всех особей ($A = \sum A_s$); A_s – участие вида s ; S_c – число видов, представленных в сообществе C ; X_s – среднее значение высоты для вида s , $\cup S_c$ – объединенная выборка видов всех рассматриваемых сообществ, $\overline{\ln X_s}$ – среднее из логарифмированных значений высоты.

Таблица 3. Значения индексов функционального разнообразия для модельных сообществ. FR – функциональное богатство, FE – функциональная выравненность, FD – функциональная дивергенция. *A, B, C* – искусственно придуманные модельные сообщества, в каждом из которых произрастает 10 видов и высота внутри них варьирует от 1 до 10

Модельное сообщество	FR	FE	FD
<i>A</i>	1	1	0.75
<i>B</i>	1	0.33	0.64
<i>C</i>	1	0.33	0.89

Функциональное богатство всех трех сообществ одинаково, поскольку размах значений высоты во всех случаях одинаков (от 1 до 10). Функциональная выравненность равна единице в случае сообщества *A*, так как в сообществе представлены все значения высоты по одному разу (табл. 3). В случае сообществ *B* и *C* выравненность равна 0,33. Таким образом, этот показатель характеризует распределение частот значений признаков между видами независимо от самих значений. Показатель функциональной дивергенции показывает величину расхождения между значениями признаков с учетом их частоты. Он наиболее велик для сообщества *C*, в котором наиболее часто представлены значения признаков, находящиеся на разных краях диапазона высот. Наименьший уровень дивергенции имеет сообщество *B*, в котором основная часть видов имеет значения высот, близкие к медиане выборки. При этом следует отметить, что даже для такого искусственно контрастного примера, значения дивергенции признаков различаются относительно мало – от 0,64 для сообщества *B* до 0,89 для сообщества *C*.

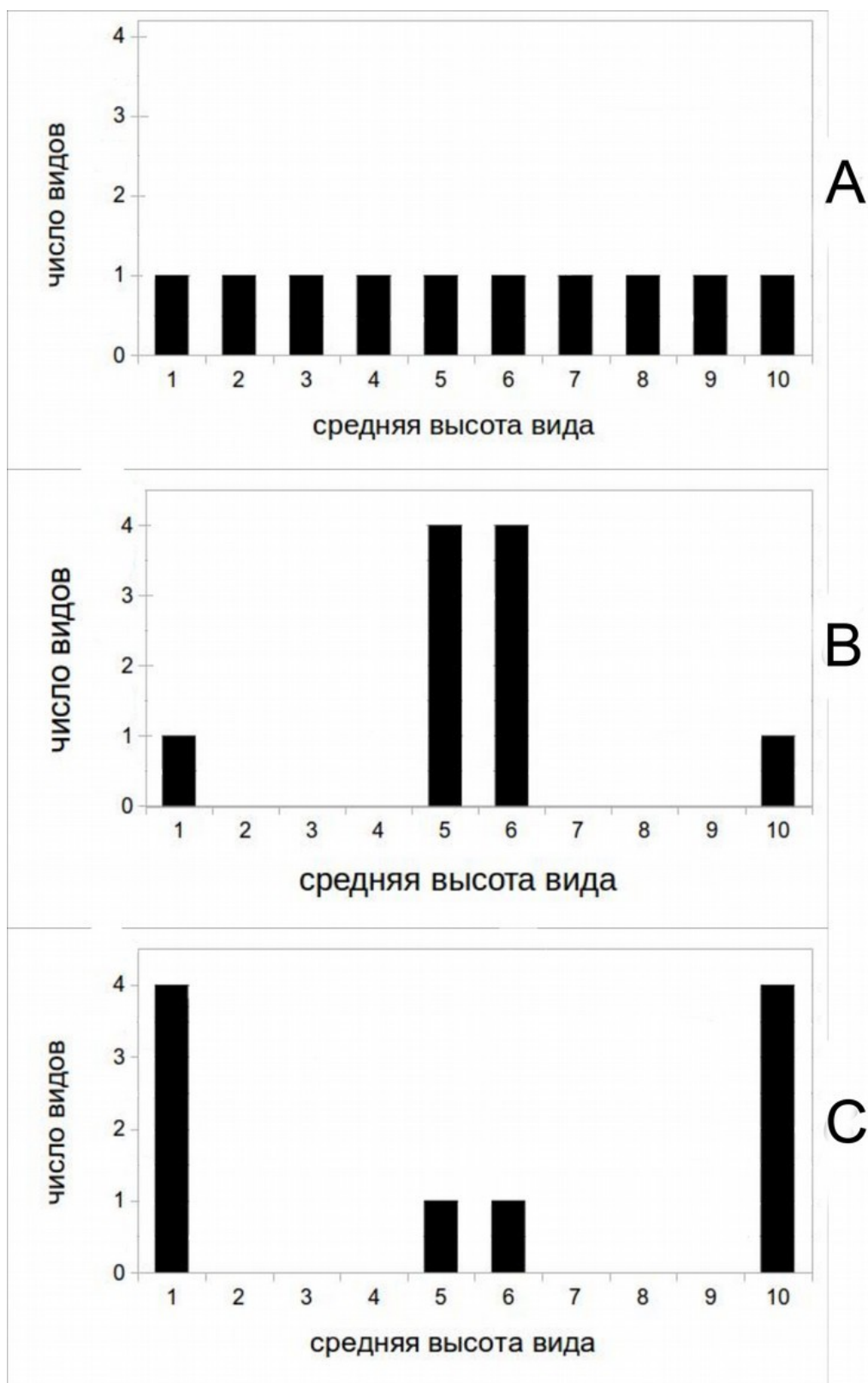


Рисунок 19. Распределение частот значений высоты для модельных сообществ *A, B, C.*

Для выявления связи индексов функционального разнообразия по высоте с наземной биомассой альпийских сообществ были построены простые линейные и полиномиальные регрессионные модели по методу наименьших квадратов, где в качестве зависимых переменных были использованы функциональное богатство, функциональная выравненность и функциональная дивергенция на маленьких площадках, а в качестве предиктора – наземная биомасса. Оценку качества моделей проводили визуально на графиках квантиль-квантильного распределения остатков. Применительно к значениям биомассы, индекса функционального богатства и функциональной выравненности использованы \log -преобразованные данные. Анализ был проведен как для всего массива данных, так и отдельно по сообществам. При анализе функционального богатства были исключены две площадки с пестроовсяницевых лугов с отклоняющимися значениями.

То, отличаются ли распределения изучаемых признаков в альпийских фитоценозов от случайных, мы оценили методом сравнения показателей функционального разнообразия с таковым для нулевых моделей: искусственно симулированными сообществами с тем же числом видов и их участиями, что и реальные, но со случайно взятыми из общего пула сообщества значениями функционального признака. Анализ проводили в RStudio с помощью функций пакетов *base*, *stat*, *dplyr*, *tidyr*, *ggplot2* (R Core Team, 2018; Wickham, 2018a; Wickham, 2018b). С помощью функции *sample* и нескольких других из базового пакета симулировали по 1000 «сообществ» для каждого типа изучаемых альпийских фитоценозов: альпийские пустоши, пестроовсяницевые луга, гераниево-копеечниковые луга, альпийские ковры, для которых рассчитали параметры функционального разнообразия. Число видов в них, а также наземная биомасса для них были оставлены неизменными, рандомизированы были только значения функциональных признаков. Из 1000 полученных таким обра-

зом сообществ также случайным образом было выбрано 100 «нулевых» пробных площадей. Полученные для них значения индексов функционального разнообразия сравнили с таковыми для реальных сообществ (по 100 пробным площадям) методом попарного сравнения средних критерием Стьюдента после оценки нормальности распределений.

3.3.6. Определение эколого-ценотических стратегий

В основе определения вклада стратегий лежит ординация функциональных признаков по методу главных компонент, которая позволяет выделить основные оси варьирования признаков (Pierce et al., 2017). Для вычисления степени выраженности трех базовых стратегий для каждого вида использованы три признака листьев («сухая» и «влажная» масса, площадь) и приложение StrateFu для MS Excel, опубликованное в работе Pierce et al. (2017).

С помощью данного приложения мы оценили вклад каждой стратегии для изучаемых видов. Для визуализации результатов нами был построен так называемый «треугольник Грайма»: ординация видов по трем осям, отражающим базовые стратегии растений: конкурентную (С), стресс-толерантную (S) и рудеральную (R). Для построения «треугольника Грайма» использовали пакет *ggtern* для среды R. Оси заданы по вкладу основных стратегий: С, S, R (Hamilton, 2018).

Расчет средневзвешенных стратегий для четырех основных типов фитоценозов производили аналогично таковому для функциональных признаков, на основании значений вклада стратегий и биомассы видов по отдельным площадкам по формуле (1):

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

где X_w – средневзвешенное значение вклада стратегии, X , X_i – значение признака для i -того вида, n – общее число видов на площадке, B_i – биомасса i -того вида на этой площадке.

Рассчитывали среднее и его ошибку со всех площадок каждого сообщества. Значимость различий средневзвешенных вкладов стратегий между сообществами оценивали на основании однофакторного дисперсионного анализа (для S и R стратегий, распределение которых не отличалось от нормального), с последующим апостериорным тестом TukeyHSD (данные расчеты проведены в программе Statistica10.0). Для С стратегии использовали

однофакторный непараметрический дисперсионный анализ (Kruskal-Wallis ANOVA).

Рассматривая полученные величины вклада отдельных стратегий как функциональные признаки, мы рассчитали вышеописанные показатели функционального разнообразия : функциональное богатство, выравненность и дивергенцию.

3.3.7. Список сокращений, приведенных в работе

АК – альпийские ковры

АЛП – альпийские лишайниковые пустоши

ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга

ПЛ – пестроовсяницевые луга

УЛП – удельная листовая поверхность

ФП –функциональные признаки

ФР –функциональное разнообразие

CWM – средневзвешенное значение признака

FD –функциональная дивергенция

FE –функциональная выравненность

FR –функциональное богатство

Глава 4. Закономерности распределения значений функциональных признаков высокогорных видов

4.1. Высота растений

4.1.1. Высоты отдельных видов

Средние высоты вегетативных органов для растений высокогорий Тебердинского заповедника варьируют от 5 мм до 3,1 м. **Среднее значение** для высокогорных растений составляет 250 ± 7 мм (здесь и далее приводятся средние значение со стандартной ошибкой среднего). При этом для растений альпийского пояса она составляет 120 ± 7 мм, а субальпийского – 412 ± 43 мм, 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).

Наиболее низко листья располагаются у альпийских видов *Draba hispida* ($5 \pm 0,6$ мм), *Gnaphalium supinum* (7 ± 2 мм), *Veronica minuta* ($8 \pm 1,5$ мм), *Saxifraga sibirica* ($9 \pm 1,1$ мм), *Gentiana verna* ($10 \pm 0,7$ мм). Эти виды приурочены к сообществам альпийских ковров, лишайниковым пустошам и скальным выходам альпийского пояса.

Самые **высокие** виды растений по выборке – деревья на верхней границе леса: *Betula litwinowii* (2312 ± 190 мм), *Pinus sylvestris* (2482 ± 200 мм), *Picea orientalis* (2990 ± 315 мм), *Abies nordmanniana* (3074 ± 300 мм).

Наиболее высоко среди травянистых растений листья расположены у *Angelica purpurascens* (1190 ± 139 мм), *Telekia speciosa* (1157 ± 31 мм), *Senecio macrophyllus* (1093 ± 28 мм). Они приурочены к высокотравным субальпийским лугам, ложбинам стока и речным долинам у верхней границы леса.

Для всех выборок в исследовании проведены тесты на нормальность по критерию Шапиро-Уилка ($W=0,58$, $p\text{-value}=2,2 \cdot 10^{-16}$), критерию Колмогорова-Смирнова ($D=1$, $p\text{-value}= 2,2 \cdot 10^{-16}$) и графическим методом выборочных

квартилей. По результатам всех трех тестов распределение признака для большинства изученных видов не соответствует нормальному (рис.20). В связи с этим для сравнения средних величин и корреляционного анализа использовали непараметрические критерии.

Среди изученных видов наиболее низкие (менее 10 %) **коэффициенты вариации** (CV) высоты показаны для *Urtica dioica*, *Festuca varia*, *Geranium gymnocaulon*. *Festuca varia* и *Geranium gymnocaulon* являются доминантами двух различных типов альпийских сообществ: пестроовсяницевых и гераниево-копеечниковых лугов (Onipchenko, 2002). Крапива (*U. dioica*) – типичный элемент рудерального высокотравья, может образовывать монодоминантные группировки или быть содоминантом в нарушенных выпасом субальпийских сообществах. Другие виды, встречающиеся в таких фитоценозах, также имеют небольшое варьирование изучаемого признака (CV < 20 %). Низкое значение коэффициента вариации для крапивы можно объяснить конкуренцией за свет. Поскольку доминанты имеют крупные листья (площадью более 50 см²), то их побеги значительно затеняют растения, которые ниже них, поэтому для получения достаточного количества солнечного света отдельные особи вида имеют близкие высоты.

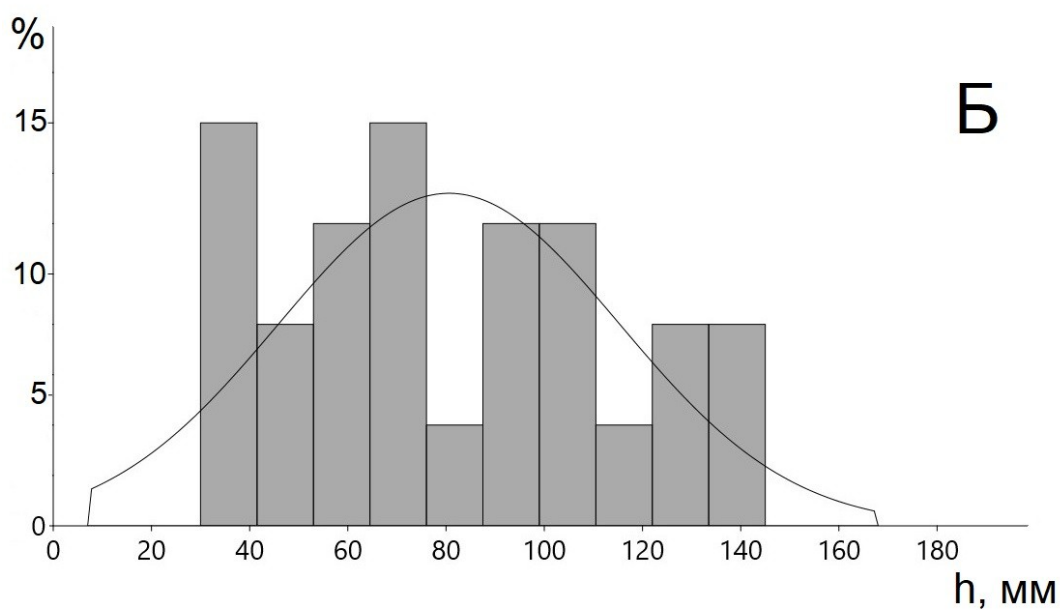
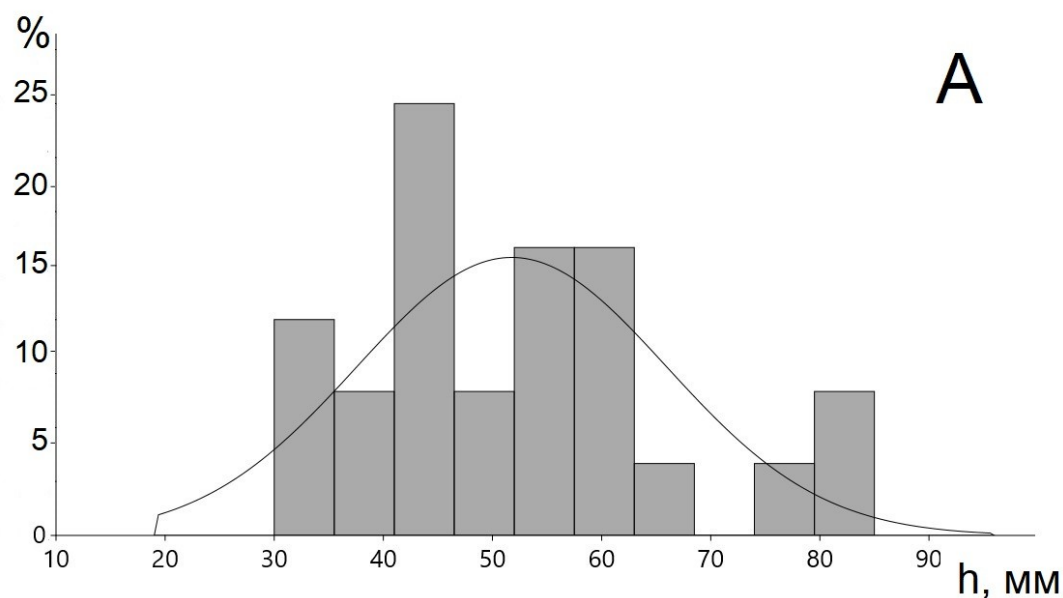


Рисунок 20. Примеры гистограмм распределения показателей высот. А – *Viola altaica* (тест нормальности Шапиро-Уилка, $W=0,95051$; $p\text{-value} = 0,257$; $n=25$), Б – *Valeriana alpestris* (тест нормальности Шапиро-Уилка, $W=0,95348$; $p\text{-value} = 0,299$; $n=25$). По оси абсцисс – классы высоты, мм, по ординате – частота встречаемости измерений в пределах каждого класса. Тонкая черная линия – кривая нормального распределения.

В диапазон значений коэффициента вариации 10–20% попадает 74 вида, встречающихся в различных растительных сообществах. Для 168 видов варибельность колеблется в диапазоне 20–33%, для 135 – в диапазоне 33–80%. Наибольшая степень рассеяния показана для *Saxifraga juniperifolia*, *Botrychium lunaria*, *Ranunculus brachylobus*, *Minuartia imbricata*, *Trifolium repens* ($CV > 60\%$). Все эти виды имеют средние высоты менее 100 мм. Они виды приурочены к различным сообществам альпийского пояса кроме *T. repens*, который встречается вдоль троп и дорог в субальпийских сообществах.

Высоты ряда видов (*Campanula tridentata*, *Festuca ovina*, *Gentiana pyrenaica*, *Ranunculus oreophilus* и др.) измеряли отдельно в разных сообществах. Средние показатели для этих видов в разных сообществах значительно различаются (во всех случаях при сравнении выборок $p < 0,05$). Так, например, *F. ovina* в луговых фитоценозах в среднем более высокая (108 ± 9 мм), чем в сообществах лишайниковых пустошей и альпийских ковров (93 ± 5 мм). *Campanula tridentata* достигает в сообществах пустошей в среднем – $29 \pm 1,3$ мм, а в луговых сообщества – $21 \pm 1,9$ мм.

Наибольший вклад в суммарную дисперсию высоты высокогорных растений вносит межвидовая внутриценотическая изменчивость (50,8 %). В меньшей степени на нее влияет межвидовая межценотическая (33,7 %) и внутривидовая изменчивость (15,5 %). Это согласуется с изначальными предпосылками функционального подхода, предполагающего, что варьирование значений признака между видами значительно больше, нежели внутривидовое варьирование (Garnier, 2015).

4.1.2. Высоты функциональных групп

На верхней границе леса в Тебердинском заповеднике произрастает 9 видов **деревьев**. Несмотря на угнетенность многих особей, эта группа имеет наибольшую среднюю высоту (табл. 4), значительно отличающуюся от всех остальных ($p\text{-value} < 0,05$). Самые высокие деревья на верхней границе леса – это хвойные *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis*, более низкие – *Populus tremula* и *Salix caprea*. Уровень варьирования признака в данной группе жизненных форм наименьший (26 %).

В исследование включено 14 видов **кустарников**, из которых часть произрастает в альпийских фитоценозах, а другие приурочены только к субальпийским (*Rhododendron luteum*, *Daphne mezereum*, *Myricaria germanica*, *Ribes biebersteinii*). Рододендрон кавказский (*Rhododendron caucasicum*) является типичным элементом редколесий на верхней границе леса и часто встречается в обоих высотных поясах, лежащих выше. Максимальную среднюю высоту внутри группы имеет *Rhododendron luteum* (774 ± 280 мм), а минимальную – *Juniperus communis* (211 ± 40 мм). Несмотря на то, что по формальному признаку средней высоты мы должны были включить *J. communis* в группу кустарничков, мы относим его к кустарникам. Данный вид имеет большую экологическую амплитуду, и в более благоприятных условиях является достаточно крупным кустарником и даже образует древесную форму (Beikircher, Maug, 2008).

Кустарники в целом значимо выше бобовых и разнотравья (табл. 4). Варьирование внутри группы выше, чем у деревьев (54 %), но ниже, чем у остальных групп.

В группе **кустарничков** измерено шесть видов: *Daphne glomerata*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Salix kazbekensis*, *Chamaenerion colchicum*. Все виды, кроме *V. myrtillus*, приурочены к растительным сообществам альпийского пояса. Черника (*V. myrtillus*) встречается и в альпийском, и в субальпийском поясах. Для этой группы показан самый боль-

шой коэффициент вариации, что объясняется малым числом видов в группе и наличием в ней сильно различающихся по средней высоте видов (табл. 4).

Для **злаков** (40 видов), играющих важную роль в высокогорных сообществах, особенно в составе пестроовсянищевых лугов, в целом показан достаточно низкий коэффициент вариации. Растения этой группы имеют более узкие листья по сравнению с другими видами и даже в сомкнутых сообществах получают достаточно света. Злаки значимо выше бобовых ($p\text{-value} < 0,05$) и разнотравья ($p\text{-value} < 0,05$).

Группа **осоков** (13 представителей рода *Carex* и *Kobresia schoenoides*), как и кустарнички, по высоте занимает промежуточное положение среди выбранных функциональных групп. Осоки значимо не отличаются от кустарников и злаков, но также сходны с бобовыми и видами разнотравья (табл. 4). Коэффициент вариации высоты для осок довольно высокий (94 %). Высоты видов, приуроченных к влажным местообитаниям (берега озер и водотоков, болота в западинах) статистически значимо не отличаются от таковых для видов, приуроченных к сообществам склонов и гребней хребтов (АЛП, ПЛ, АК, ГКЛ; $p = 0,18$).

В работу включено 17 видов **бобовых** (*Fabaceae*). Средняя высота расположения листьев у видов группы – около 160 мм. Это минимальный показатель среди изученных функциональных групп. Коэффициент вариации – 66%. Большинство видов приурочено к альпийским сообществам, к субальпийским – *Lathyrus pratensis*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Vicia tenuifolia*. Виды альпийского и субальпийского поясов также значимо не различаются по исследуемому признаку ($p = 0,06$).

Наиболее многочисленная функциональная группа – это **разнотравье** (292 вида). Представители этой группы встречаются во всех изученных сообществах. Разброс средних значений внутри этой группы 6 – 1800 мм, средняя высота составляет около 260 мм (табл. 4). Столь большой размах значений признака внутри группы объясняется большим числом видов в фитоценозах различных типов. Наименьшие средние высоты имеют виды, приуроченные к

осыпям и скалам альпийского пояса, сообществам АК и АЛП (*Gentiana verna*, *Saxifraga exarata*, *Antennaria dioica*, *Draba supranivalis* и др.). Наибольшие высоты – более 1 м – характерны для видов высокотравных субальпийских и долинных лугов (*Cirsium obvallatum*, *Cephalaria gigantea*, *Campanula lactiflora* и др.).

Таблица 4. Статистические характеристики функциональных групп высокогорных растений

Функциональная группа	N	Min	Max	Median	Mean	StErr	T	CV
<i>Деревья</i>	9	1618	3075	2398	3075	245	a	26
<i>Кустарники</i>	14	124	774	369	378	80	b	54
<i>Кустарнички</i>	6	10	893	97	219	148	b,c	135
<i>Злаки</i>	40	66	659	185	259	28	b	68
<i>Осоки</i>	14	49	814	170	205	49	b,c	94
<i>Бобовые</i>	17	47	417	119	157	25	c	66
<i>Разнотравье</i>	297	6	1237	110	258	16	c	120

N – число видов в функциональной группе, **Min** – минимальное значение высоты в группе, мм; **Max** – максимальное значение высоты в группе, мм; **Median** – медиана выборки, мм; **Mean** – среднее значение высоты, мм; **StErr** – ошибка среднего; **T** – значимость различий между группами по апостериорному тесту Tukey, значимо отличающиеся группы отмечены не пересекающимися буквами; **CV** – коэффициент вариации (%).

4.1.3. Высоты растений альпийских фитоценозов

По средним высотам альпийские сообщества располагаются в следующей последовательности: АЛП < АК < ГКЛ < ПЛ (таб. 5, рис. 21). При этом средние показатели для АЛП (63 мм) и АК (85 мм), а также ПЛ (108 мм) и ГКЛ (107 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 ($p = 0,01$). Эти пары сообществ также имеют сходные коэффициенты вариации: 33–35% для лугов, и 26% для АК и АЛП.

По средневзвешенным оценкам фитоценозы располагаются следующим образом: АК < АЛП < ГКЛ < ПЛ (табл. 5). Для средневзвешенных оценок все различия между растительными сообществами статистически значимы ($p < 0,05$).

Как средние, так и средневзвешенные значения высоты наибольшие для пестроовсяницевых лугов. Альпийские пустоши имеют самую низкую среднюю высоту, в то время как при средневзвешенной оценке наименьшее значение показано для альпийских ковров (рис. 21). Это можно объяснить значительным варьированием видов по данному показателю (табл. 5), при этом, однако, доминантами АК являются низкие растения. При учете участия каждого вида вклад более высоких растений в общее значение для АК значительно падает. В свою очередь лишайниковые пустоши имеют значительно более выраженную полидоминантную структуру и большую выравненность по исследуемому признаку, поэтому переход к средневзвешенной оценке не столь сильно сказывается на значении признака.

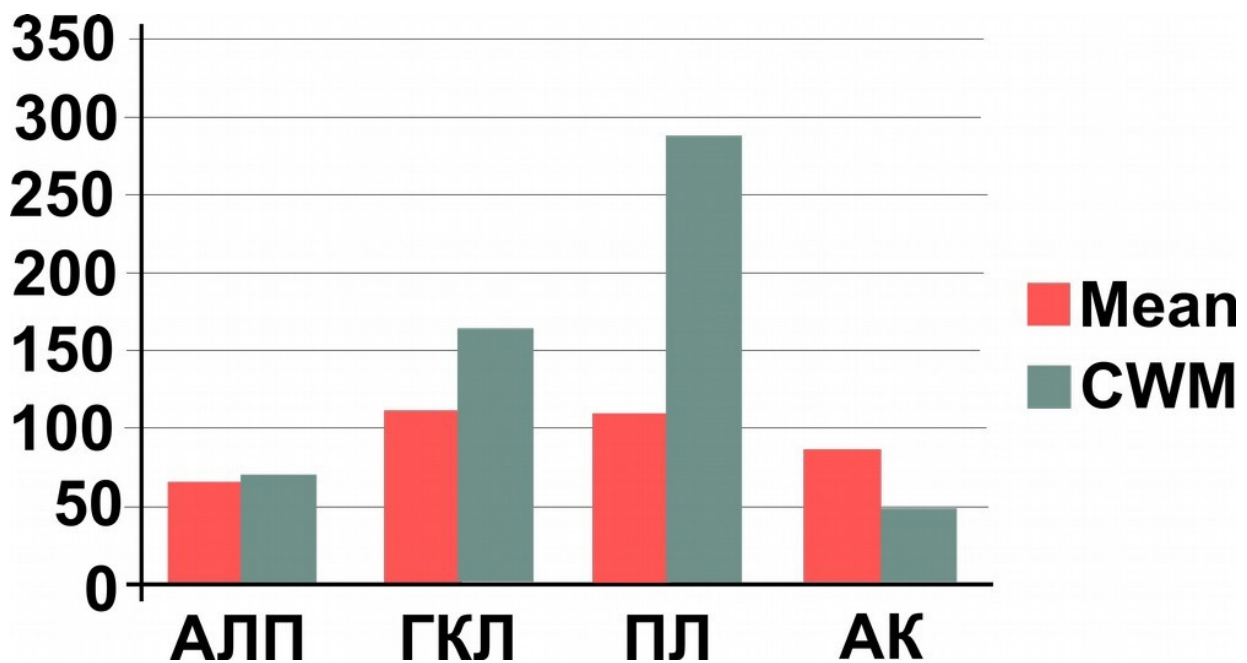


Рисунок 21. Гистограмма средних (**Mean**) и средневзвешенных (**CWM**) значений высот для альпийских фитоценозов (ордината, мм). **АЛП** – альпийские лишайниковые пустоши, **ПЛ** – пестроовсяницевые луга, **ГКЛ** – гераниево-копеечниковые луга, **АК** – альпийские ковры

Сравнение средних и средневзвешенных оценок высоты альпийских сообществ четырех 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 на альпийских лугах, где изучаемый признак может быть индикатором доминирования (см. ниже). Напротив, на АК средняя высота растений значительно больше средневзвешенной, что свидетельствует о доминировании относительно низкорослых растений. В этом сообществе высота листьев не может рассматриваться как признак конкурентоспособности растений.

Сходные значения коэффициентов вариации показаны для лишайниковых пустошей и альпийских ковров (табл. 5). Меньшие показатели variability характерны для луговых сообществ: для гераниево-копеечниковых лугов коэффициент равен 76,2 %, а для пестроовсяницевых – 66,2 %. Согласно полученным показателям, более высокие (луговые) фитоценозы имеют меньшую степень разбросанности значений, нежели более низкие (альпийские ковры и пустоши). При этом размах вариации для луговых сообществ выше, чем для АК и АЛП (табл. 5).

Таблица 5. Описательные статистики высоты основных альпийских фитоценозов

Сообщество	Min	Max	Mean	CWM	CV	N
АЛП	10	310	63 ± 6,6	69 ± 2,3	88,7	36
ПЛ	31	496	108 ± 15	292 ± 17	66,2	44
ГКЛ	14	658	107 ± 25	165 ± 7	76,2	37
АК	7	124	85 ± 10	48 ± 4	87,8	25

АЛП – альпийские лишайниковые пустоши; **ГКЛ** – гераниево-копеечниковые луга; **ПЛ** – пестроовсяницевые луга; **АК** – альпийские ковры; **Min** – минимальная средняя высота в сообществе в мм; **Max** – максимальная средняя высота в сообществе в мм; **Mean** – средние значения высоты в мм и их стандартная ошибки; **CWM** – средневзвешенные значения высоты в мм и их стандартные ошибки; **CV** – средний коэффициент вариации по фитоценозам, %, **N** – число видов в анализе

4.1.4. Взаимосвязь высоты с биомассой и другими функциональными признаками для альпийских фитоценозов

Для изученных альпийских сообществ нами вычислены коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между средневзвешенной высотой и биомассой в сообществе (табл. 6) В целом, для всей совокупности площадок альпийских фитоценозов выявлена положительная взаимосвязь между изученными переменными ($r = 0,53$, $p < 0,05$). При анализе этой связи внутри растительных сообществ нами получены разнообразные результаты. Для видов ГКЛ и АК не выявлены значимые корреляции. Внутри этих сообществ средневзвешенная оценка высоты не может служить индикатором суммарной надземной биомассы сосудистых растений. Положительная корреляция получена для пестроовсяницевых лугов ($r = 0,42$, $p < 0,05$), а отрицательная – для альпийских пустошей ($r = -0,38$, $p < 0,05$). Это свидетельствует в пользу того, что немногочисленные более высокие растения на АЛП «вплетены» в лишайниковый ковер и не образуют значительной биомассы, в то время как развитие низкорослых растений ведет к образованию большей надземной биомассы. Напротив, в ПЛ большая биомасса на площадках является следствием лучшего развития более высокорослых растений.

Полученная нами корреляция между средневзвешенной высотой и биомассой высокогорных растений хорошо согласуется с данными других исследователей (Baraloto et al., 2011; Osada, 2011), изучавших связь между этими признаками. Такая корреляция подтверждена также для древесных видов (Castedo Dorado et al., 2006; Garnier et al., 2015). Аналогичные результаты были получены для альпийских фитоценозов других областей (Giorgi et al., 2005; Rammig et al., 2010; Jia et al., 2011).

Мы оценили связь между средней высотой растений отдельных видов и их средней надземной биомассой в альпийских сообществах (табл. 6). Значимая положительная корреляция отмечена лишь для наиболее продуктивных сообществ альпийского пояса – ГКЛ ($r = +0,55$, $p < 0,05$). Таким образом, только в

этом сообществе высота является функциональным признаком, определяющим положение видов в конкурентной иерархии – более высокие виды растений имеют большую биомассу. Для других сообществ высота не является таким признаком, положение в «конкурентной иерархии» связано с другими признаками (Elumeeva et al., 2018).

Корреляции высоты с другими функциональными признаками

Среди всех изученных показателей, значимые (положительные) корреляции высоты отмечены только с размерными характеристиками листьев - сухой массой ($r = 0,62$, $p < 0,05$) и площадью ($r = 0,61$, $p < 0,05$), но не с толщиной листа (рис. 22). Таким образом, более высокие альпийские растения имеют в среднем более крупные листья (табл. 6). Не выявлено значимых корреляций высоты с удельной листовой поверхностью и массой семян, что подтверждает положение об отсутствии ковариаций между основными осями варьирования функциональных признаков, отражающие разные направления изменения «экономического спектра» растений (Westoby, 1998; Laughlin et al., 2010; Garnier et al., 2015). С другой стороны, полученные нами данные об отсутствии корреляции с массой семян противоречат результатам изучения отдельных видов и внутривидовых корреляций (Totland, Birks, 1996; Reich, 2014), что может отражать разную скоррелированность признаков на межвидовом и внутривидовом уровне.

Нами не выявлено значимых связей высоты растений с такими функциональными признаками, как интенсивность микоризной инфекции, содержание воды в листе, содержание азота, углерода и фосфора в листе ($r < 0,3$; $p > 0,05$).

Таблица 6. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена для средневзвешенных высот по сообществам и высот отдельных видов с биомассой

Comm	CWM_A	p-value1	H_A	p-value2
АЛП	-0,33	0,0006	0,07	0,68
ПЛ	0,42	0,00003	0,17	0,31
ГКЛ	-0,1	0,33	0,37	0,02
АК	0,05	0,66	-0,19	0,35
ОБЩАЯ	0,53	<0,00001	0,13	0,11

Comm – тип фитоценоза. **CWM_A** – коэффициент корреляции средневзвешенной высоты растений на пробных площадках с надземной биомассой сосудистых растений на этих площадках, **p-value1** – показатель значимости корреляции **CWM_A**, **H_A** – коэффициент корреляции высоты отдельных видов с их участием (по биомассе) в сообществе, **p-value2** – показатель значимости корреляции **H_A**, **АЛП** – альпийские лишайниковые пустоши, **ПЛ** – пестроовсянничевые луга, **ГКЛ** – гераниево-копеечниковые луга, **АК** – альпийские ковры, **ОБЩАЯ** – коэффициенты корреляции и их значимость для всех обобщенных площадок четырех основных ценозов альпийского пояса

Высота растений является важным функциональным признаком даже в условиях высокогорий. Адаптивная роль этого признака отличается в различных фитоценозах. Среди сообществ альпийского пояса, высота растений связана с их доминированием преимущественно в луговых фитоценозах, в то время как в низкопродуктивных альпийских коврах доминируют более низкие растения. Нами также показана положительная связь высоты с размерами листьев растений и подтверждено отсутствие значимых корреляций высоты растения с удельной листовой поверхностью и массой семян.

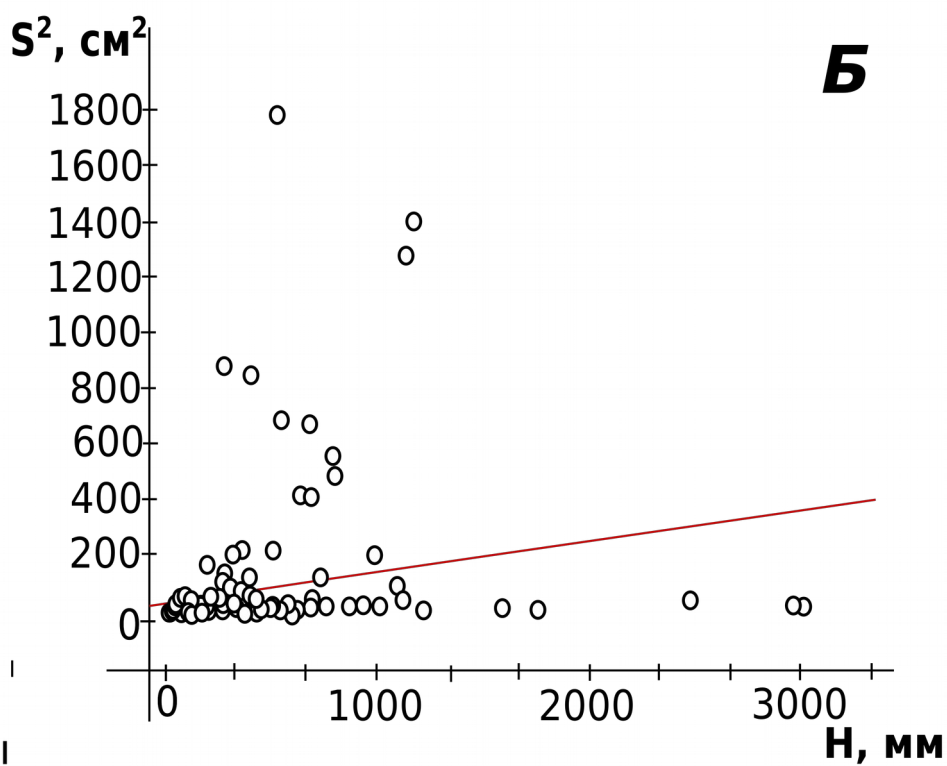
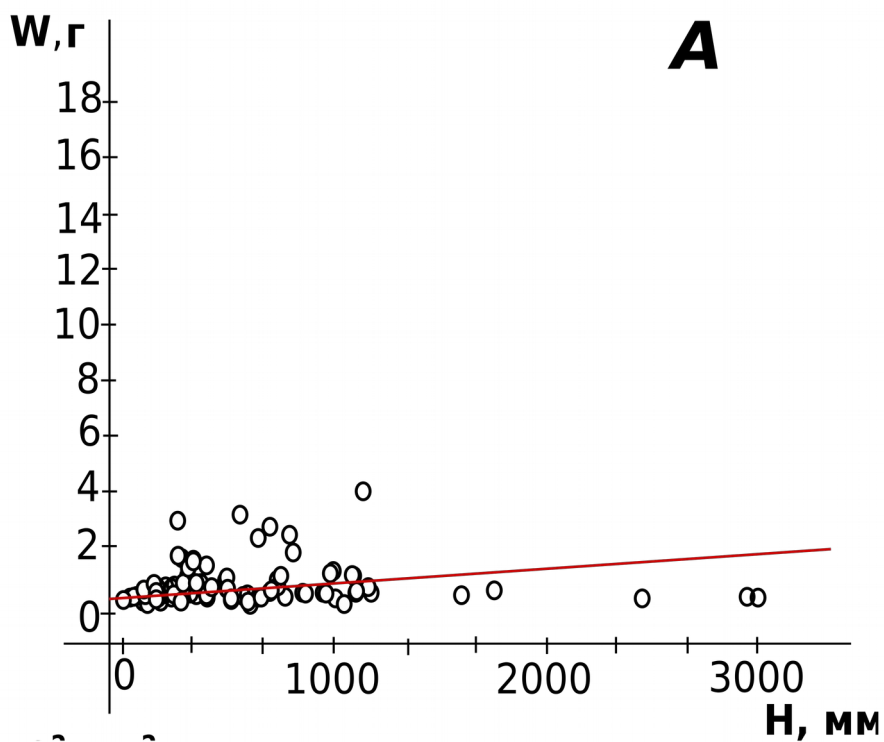


Рисунок 22. Связь высоты растений с сухой массой листа (А, $r = 0,62$, $p < 0,05$) и его площадью (Б.; $r = 0,61$, $p < 0,05$), красным цветом показана линия регрессии

4.2. Удельная листовая поверхность

4.2.1. Удельная листовая поверхность отдельных видов

Средние значения удельной листовой поверхности (УЛП) по видам варьирует от $33 \pm 1,3$ см²/г (*Saxifraga flagellaris*) до $985 \pm 56,3$ см²/г (*Veronica filiformis*). Здесь и далее, как и в предыдущих главах, после знака «±» указана стандартная ошибка среднего (приложение 1). Среднее значение показателя для высокогорных растений – $235 \pm 2,0$. Медиана выборки составляет 204 см²/г (N = 4626) (рис. 23). Нормальность выборки подтверждена критериями Лилиефорса и Шапиро-Франсия (D = 0.141, p-value < 2.2e-16; W = 0.837, p-value < 2.2e-16). Полученное распределение частот не противоречит литературным данным (Garnier, 2015; Kattge, 2011).

Значения коэффициентов вариации признака внутри вида невысоки, несмотря на то, что внутривидовые выборки статистически маленькие (10–15 листьев). Наименьшее варьирование признака (до 5%) показано у *Acer trautvetteri*, *Geranium renardii*, *Rhododendron luteum*. Средние значения признака для видов приведены в **Приложении 1**.

Несмотря на то, что для некоторых видов показаны значимые различия в показателях УЛП между различными фитоценозами, также, как и в случае высоты растений наибольший вклад в суммарную дисперсию УЛП высокогорных растений вносит межвидовая внутриценотическая изменчивость, в меньшей степени на нее влияет межвидовая межценотическая и внутривидовая изменчивость. Соответственно, можно говорить о том, что внутривидовое варьирование признака значительно меньше, чем межвидовое.

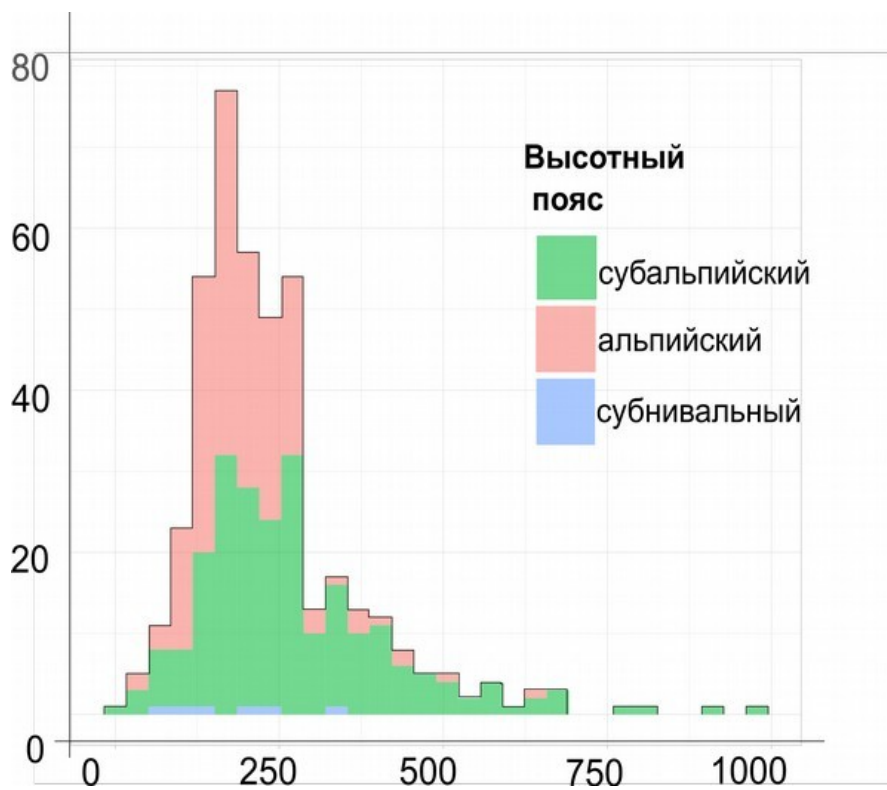


Рисунок 23. Гистограмма значений удельной листовой поверхности по всему массиву данных

По оси абсцисс – значения признака, по оси ординат – частоты встречаемости; цветом показаны распределения значений для разных высотных поясов

4.2.2. Удельная листовая поверхность функциональных групп

Деревья

По показателю проанализировано 9 видов деревьев. Удельная листовая поверхность в этой группе очень вариабельна: от 7,4 см²/г *Picea orientalis* до 364,6 см²/г у *Acer trautvetteri* (табл. 7). В группе по величинам признака явно выделяются две группы видов – хвойные и лиственные. К хвойным относятся *Picea orientalis*, *Pinus sylvestris*, *Abies nordmanniana* значения для которых не превышают 100 см²/г. К лиственным относятся *Salix caprea*, *Populus tremula*, *Betula litwinowii*, *Alnus incana*, *Fagus orientalis*, *Acer trautvetteri* и УЛП для них более 130 см²/г. На границе леса криволесья формируют в основном *Betula litwinowii* и *Populus tremula*, а остальные лиственные деревья встречаются спорадически, чаще вдоль водотоков, и, как правило, на меньших высотах над уровнем моря. При этом значение УЛП для этих групп статистически значимо различается (рис. 24, p-value < 0,05). Можно предположить, что это связано с большей влажностью условий, в которых произрастают виды, приуроченные к долинам ручьев.

Кустарники

Всего проанализировано 14 видов кустарников, произрастающих в высокогорьях исследуемой территории. Среднее значение признака для группы – 191,2 ± 37,8 см²/г (табл. 7). Наименьшие показатели в группе показаны для обычных в альпийском поясе видов *Rhododendron caucasicum* и *Juniperus communis*. Максимальные – для видов, в основном распространенных в субальпийском поясе – *Daphne mezereum*, *Rubus idaeus*, *Euphorbia glaberrima*, *Rhododendron luteum* (более 200 см²/г). В этой группе внутривидовое варьирование признака выражено не очень сильно и составляет от 7 до 32 %. Сильнее всего внутривидовая вариабельность выражена у *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus* и *Myricaria germanica*. Из изученных видов 5 приурочено к альпийскому поясу, а остальные – к субальпийскому. Значимых различий по признаку между этими группами видов не выявлено.

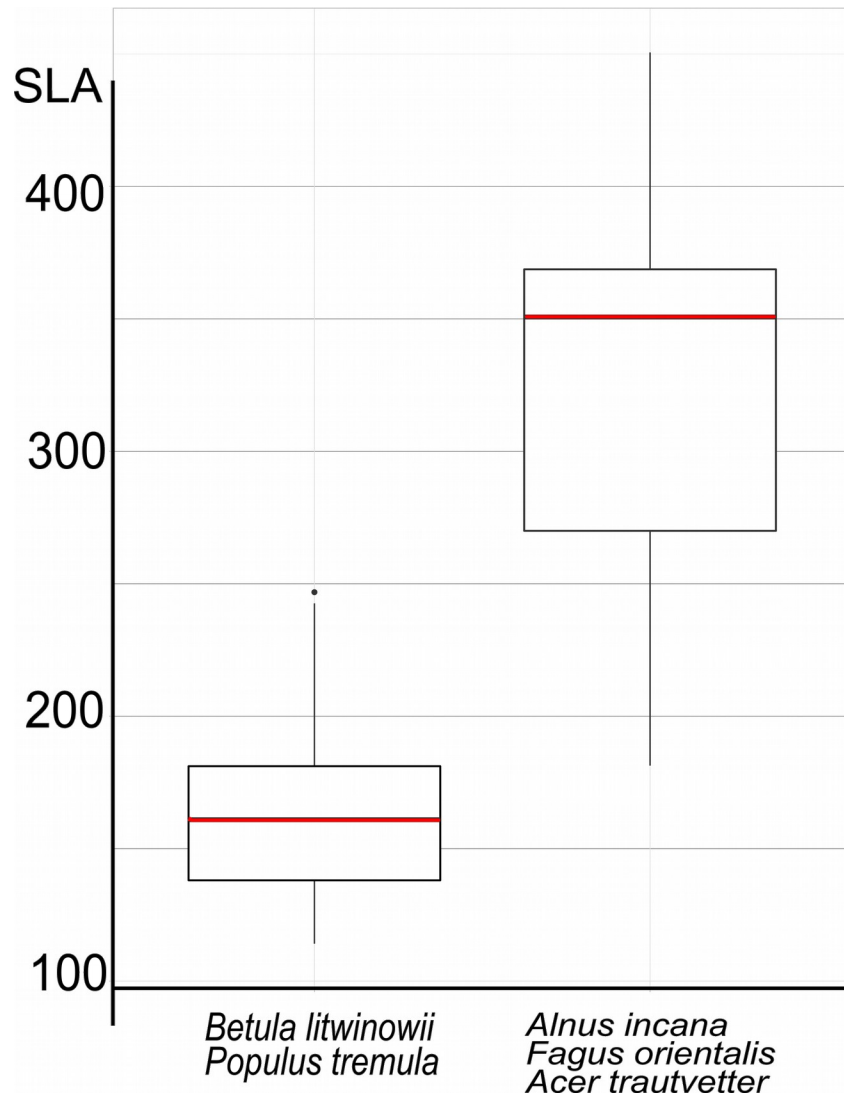


Рисунок 24. Сравнение средних по двум группам видов деревьев верхней границы леса. Красная линия внутри «ящичков» на графиках - медиана выборки, их размер отражает размах значений между 1-й и 3-й квантили, длина «усов» - границы статистически значимой выборки. Точками на графике показаны «выбросы». По оси ординат – значения удельной листовой поверхности, см²/г. По оси абсцисс подписаны виды сосудистых растений, образующие сравниваемую группу. Выборки значимо различаются ($p < 0,5$)

Кустарнички

Средний показатель по группе – $155,8 \pm 278$ см²/г (7 видов). Кустарнички альпийского пояса – *Daphne glomerata*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea* характеризуются значениями признака от 100 до 200 см²/г. Три вида из перечисленных характеризуются обширными ареалами и встречаются в широком диапазоне местообитаний (Флора СССР, 1952).

Злаки

Удельная листовая поверхность измерена для 32 видов злаков. Из них для четырех видов признак был измерен более одного раза: *Trisetum flavescens*, *Deschampsia caespitosa*, *Deschampsia flexuosa*, *Nardus stricta*. *T. flavescens* был измерен в альпийском поясе на пестроовсяннищевых лугах и на осыпях субальпийского пояса. УЛП листьев особей, произрастающих на осыпях значительно выше, чем УЛП листьев особей альпийской популяции. Кроме того статистически значительно различаются УЛП у особей *N. stricta* (p -value < 0,05), однако, в отличие от других видов, большее значение признака показано для ценоза альпийской зоны, а не субальпийской. Для этого вида показаны наиболее низкие значения признака внутри функциональной группы. Для видов рода *Deschampsia* разницы средних в разных популяциях не выявлено.

В целом внутри группы изучаемый показатель достаточно сильно варьирует (размах значений – 416 см²/г, коэффициент вариации – 46,7%) (табл. 7), наибольшие значения показаны для лесных злаков *Festuca altissima*, *Millium effusum*, а также *Poa annua*.

Осоки

В группе проанализировано 15 видов семейства *Cyperaceae*. Виды этой группы встречаются как в субальпийском и альпийском поясах, так и в субнивальном (*Kobresia schoenoides*). Варьирование признака внутри видов группы невысоко (6–22%), значение средних по видам варьирует от $82,3 \pm 3,2$ см²/г (*Eleocharis quinqueflora*) до $245,5 \pm 9,8$ см²/г (*Carex canescens*).

Бобовые

Из 17 выбранных для измерений видов популяции 8 были изучены в альпийском поясе, а остальные – в субальпийском. Наиболее характерные альпийские виды бобовых – *Hedysarum caucasicum*, *Trifolium polyphyllum*, *Oxytropis kubanensis*, *Anthyllis vulneraria*, *Astragalus levieri*. Для группы в целом характерны средние и высокие значения УЛП (относительно среднего для общей выборки, табл. 7): показатель варьирует от $143,3 \pm 5,4$ (*Oxytropis kubanensis*) до $489,9 \pm 23,8$ (*Trifolium spadiceum*) см²/г.

Разнотравье

Наиболее разнородная и разнообразная функциональная группа. В нее включено 295 видов различной экологической приуроченности. В этой группе УЛП меньше 50 см²/г имеют *Gypsophila tenuifolia*, *Sedum album*, *Saxifraga flagellaris*, *Campanula rapunculoides* и др. Максимальные значения показаны для видов, произрастающих под пологом деревьев: *Oxalis acetosella*, *Senecio renifolius*, *Lapsana communis*. Интересно, что виды характерного для Кавказа субальпийского высокоотравья имеют не самые большие показатели по выборке: $195,1 \pm 13,6$ см²/г (*Heracleum sosnowskyi*), $234,25 \pm 10,7$ см²/г (*Ligusticum alatum*), $257,4 \pm 12,1$ см²/г (*Senecio platyphylloides*) и др. При сравнении средней удельной листовой поверхности между видами разнотравья, приуроченными к разным высотным поясам особи видов, произрастающие в фитоценозах верхней границы леса имеют значительно большее значение признака, чем остальные.

Кроме того значительно различаются показатели для альпийского и субальпийского поясов (рис.25, $p\text{-value} < 0,05$).

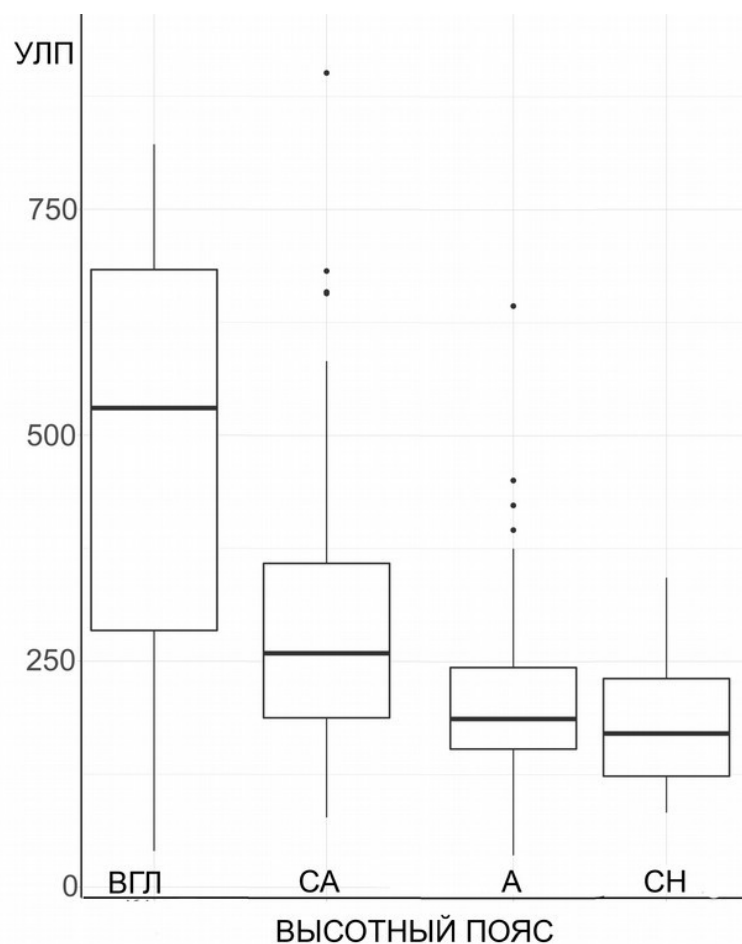


Рисунок 25. Сравнение средней удельной листовой поверхности видов разнотравья в разных высотных поясах.

По оси ординат – значения удельной листовой поверхности, $\text{см}^2/\text{г}$.

По оси абсцисс: ВГЛ – верхняя граница леса, СА – субальпийский высотный пояс, А – альпийский пояс, СН – субнивальный пояс

Жирная линия внутри «ящичков» на графиках - медиана выборки, их размер отражает размах значений между 1-й и 3-й квартили, длина «усов» - границы статистически значимой выборки. Точками на графике показаны «выбросы»

Сравнение значений признака для разных функциональных групп

По результатам проведенного дисперсионного анализа мы можем сделать выводы о значимом различии средних показателей УЛП между некоторыми функциональными группами. Можно выделить две традиционные функциональные группы, которые стоят особняком от остальных. Первая – это бобовые растения. Их УЛП значимо отличается от таковой для деревьев, кустарников, кустарничков, злаков, осок (во всех случаях $p\text{-value} < 0,05$). С разнотравьем значимых отличий средних не выявлено. Вторая такая группа – это разнотравье. Различия найдены с деревьями, кустарниками и кустарничками, злаками и осоками. Как видно из графика, УЛП этих двух групп больше чем у остальных. 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 поясом с большими величинами признака. Так, например, это *Senecio renifolius*, *Solidago virgaurea*, *Stellaria nemorum*, *Valeriana alliariifolia*, *Valeriana officinalis* со значениями признака более 400 см²/г.

Таблица 7. Описательные статистики удельной листовой поверхности (УЛП) для различных функциональных групп

Func_group	Mean	StErr	CV	Min	Max	N
Деревья	150,17	34,61	79,84	150,17	150,17	9
Кустарник	196,95	32,45	73,69	196,95	196,95	14
Кустарнички	155,87	27,89	50,61	155,87	155,87	7
Злаки	196,94	15,14	46,77	196,94	196,94	37
Осоки	172,64	10,49	25,77	172,64	172,64	18
Бобовые	251,87	17,14	30,43	251,87	251,87	20
Разнотравье	254,58	7,87	54,10	254,58	254,58	275

Func_group – функциональная группа; **Mean** – среднее значение УЛП для группы, см²/г; **StErr** – стандартная ошибка среднего для УЛП; **CV** – коэффициент вариации; **Min** – минимальное значение УЛП внутри группы; **Max** – максимальное значение УЛП внутри группы, **N** – число видов в функциональной группе

4.2.3. Удельная листовая поверхность растений альпийских фитоценозов

Среди видов альпийского высотного пояса проанализировано 188 видов. Они составляют четыре основных фитоценоза альпийского пояса: альпийские лишайниковые пустоши (АЛП, 58 видов), пестроовсянищевые луга (ПЛ, 44 вида), гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ, 24 вида) и альпийские ковры (АК, 16 видов). Кроме того включены виды скал и осыпей (25 и 8 соответственно), а также берегов водотоков (12).

Минимальные значения признака показаны для видов альпийских пустошей и скал (до 50 см²/г), максимальные – для гераниево-копеечниковых лугов (табл. 8).

Для растений **берегов водотоков** в целом, показаны значения признака больше 130 см²/г и невысокие показатели коэффициента вариации (в среднем, 19,8%, N=12). Среднее значение равно 276 ± 91 см²/г. Характерные виды, как *Epilobium algidum*, *Stellaria media*, *Cardamine uliginosa*, *Caltha palustris* обладают довольно крупными, мягкими листьями с высоким уровнем обводненности (85–90%).

В группу **скальных видов** входят некрупные, часто розеточные растения со значительным разбросом значений признака: от 40 ± 5 см²/г у *Saxifraga flagellaris* до 451 ± 11 см²/г *Draba supranivalis*. Среднее по выборке – 204 ± 18 см²/г, CV = 43%. Для разных видов родов *Draba* и *Saxifraga* показаны значимо различающиеся значения признака. Виды, листья которых отбирали на **осыпях**, обладают УЛП > 140 см²/г и небольшим коэффициентом вариации (до 35%).

Дисперсионный анализ показал значимые различия по этому признаку между некоторыми сообществами. Так УЛП видов, занимающих берега водотоков значимо больше, чем УЛП видов альпийских пустошей, пестроовсянищевых лугов и гераниево-копеечниковых лугов. В других

случаях значимых различий не выявлено. Для четырех основных сообществ мы сравнили средние и средневзвешенные значения признака (табл. 8).

Таблица 8. Описательные статистики для основных альпийских фитоценозов

Ценоз	CWM	SE	Mean	SD	StErr	CV	Min	Max	N
АЛП	144	1,3	157	56	2,1	36	16,5	360	661
ПЛ	123	2,2	201	86	3,9	43	20,	958	487
ГКЛ	177	1,8	194	93	5,8	49	75,5	1057	261
АК	213	2,0	224	52	4,0	24	131,9	378	173

Примечания:

АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, **ПЛ** – пестроовсяницевые луга, **ГКЛ** – гераниево-копеечниковые луга, **АК** – альпийские ковры. **CWM** – средневзвешенное значение УЛП, **SE** – ошибка средневзвешенного, **Mean** – среднее значение признака, **SD** – стандартное отклонение выборки, **StErr** – стандартная ошибка среднего, **CV** – коэффициент вариации, **Min** – минимальное значение по выборке, **Max** – максимальное значение, **N** – число наблюдений.

По возрастанию среднего значения признака растительные сообщества располагаются в следующем порядке: АЛП < ГКЛ < ПЛ < АК. При переходе от средней к средневзвешенной оценке порядок несколько меняется: ПЛ < АЛП < ГКЛ < АК (рис.26). Это объясняется тем, что при расчете средневзвешенного значения учитываются реальные участия видов в сообществе (надземная биомасса). Соответственно, виды с большим участием дают больший вклад в общую оценку. На пестроовсяницевых лугах, которые изменили свое положение в ряду возрастания абсолютны доминантом является *Festuca varia* – злак с очень низким значением УЛП ($51,2 \pm 2,3$ см²/г). Ее биомасса имеет

наибольший вклад в оценку и таким образом средневзвешенная становится значительно ниже оценки средней. Для остальных фитоценозов разница между этими двумя типами оценок не столь существенна.

Коэффициенты вариации для луговых сообществ более высокие, чем для пустошей и ковров (табл. 8), но все они меньше 50%.

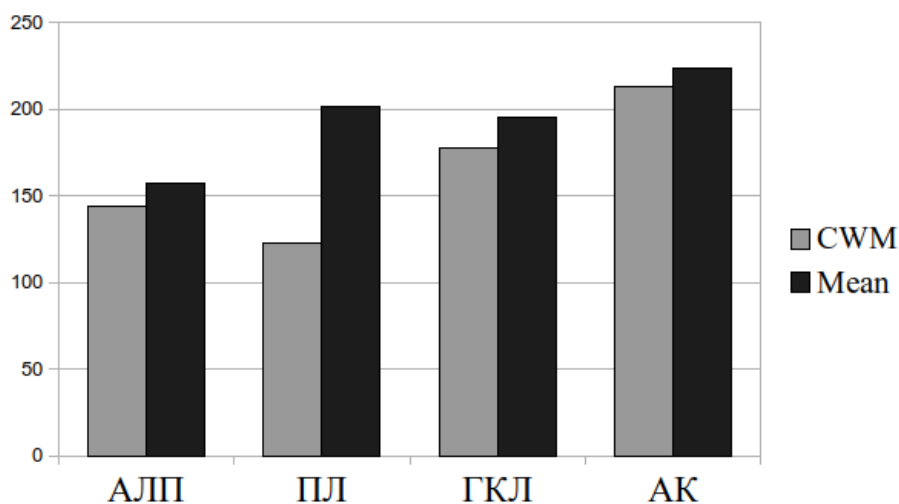


Рисунок 26. Сравнение средних (Mean) и средневзвешенных (CWM) значений УЛП для основных альпийских фитоценозов: АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсяницевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры. По оси ординат – средние и средневзвешенные значения УЛП, см²/г

4.2.4. Взаимосвязь удельной листовой поверхности с биомассой и другими функциональными признаками для альпийских фитоценозов

Взаимосвязь удельной листовой поверхности с биомассой для альпийских фитоценозов не выявлена (критерий Пирсона, p -value = 0,032, $\text{corr} = -0,18$). Значимых корреляций с другими функциональными признаками (см. раздел 3.1.4) не выявлено.

Глава 5. Функциональное разнообразие альпийских фитоценозов

5.1. Высота растений

5.1.1. Функциональное богатство

Функциональное богатство в масштабе общей площади фитоценозов

Для исследованных альпийских сообществ наибольшее общее *функциональное богатство* отмечено на гераниево-копеечниковых лугах, а наименьшее – в сообществах альпийских ковров (табл. 9), 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 хорошо соответствует надземной продукции сосудистых растений в них (АЛП < АК < ПЛ < ГКЛ) (Онипченко, 1990), лишь положение наименее продуктивных сообществ другое по сравнению с рядом по высоте.

FR показывает, насколько полно значения признака занимают объем пространства ниши и не зависит от участия видов (Mason et al., 2005). В искусственных примерах А, В, С, рассмотренных в главе «Материалы и методы» (см. раздел 3.5.5) значение этого параметра было равно единице, поскольку в таком «сообществе» присутствовали все возможные значения гипотетического признака.

В нашем случае наибольшее значение показано для гераниево-копеечниковых лугов (ГКЛ), а наименьшее – для альпийских ковров (АК). Низкие значения этого индекса показывают, что некоторые доступные ресурсы в сообществе не используются, что снижает общую их продуктивность (Mason, 2005). Это согласуется с полученным результатом для альпийских ковров, которые являются наименее продуктивными сообществами альпийского пояса (Онипченко, 1985, 1986b)

Однако, если сравнивать с моделями распределения функционального богатства в ландшафтном масштабе горной территории западных швейцарских Альп, то в них наиболее функционально богатые по УЛП сообщества предполагаются на вершинах хребтов (Dubuis et al., 2013).

Таблица 9. Значения индексов функционального разнообразия для высоты особей внутри альпийских фитоценозов с учетом и без учета участия видов

	FR	FE1	FE2	N1	FD1	FD2	N2
АЛП	0,53	0,46	0,58	57	0,77	0,86	36
ПЛ	0,64	0,39	0,48	72	0,75	0,85	40
ГКЛ	0,81	0,46	0,45	59	0,67	0,75	37
АК	0,28	0,19	0,65	27	0,85	0,85	25

FR – функциональное богатство, **FE1** – функциональная выравненность с учетом участия, **FE2** – функциональная выравненность без учета участия; **FD1** – функциональная дивергенция с учетом участия, **FD2** – функциональная дивергенция без учета участия; **N1** – число видов в расчете функционального богатства, **N2** – число видов в расчетах выравненности и дивергенции, **АЛП** – альпийские лишайниковые пустоши, **ГКЛ** – гераниево-копеечниковые луга, **ПЛ** – пестроовсянницево-луговые, **АК** – альпийские ковры.

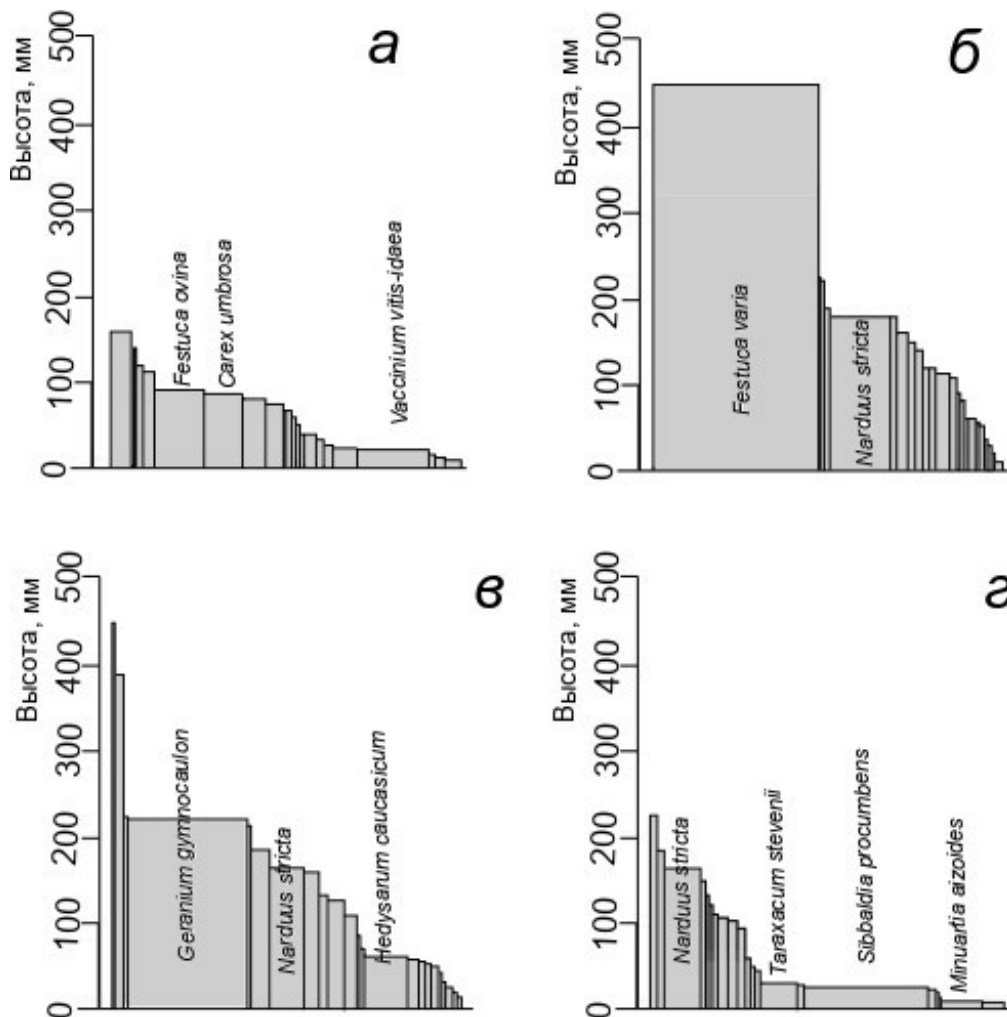


Рисунок 27. Распределение видов сосудистых растений по высоте и биомассе в четырех альпийских сообществах: *а* – альпийская лишайниковая пустошь, *б* – пестроовсянищевый луг, *в* – гераниево-копеечниковый луг, *г* – альпийский ковер. Высота прямоугольников (ордината) соответствует средней высоте растений каждого вида в рассматриваемых сообществах, ширина (абсцисса) пропорциональна доле каждого вида в надземной биомассе. Виды расположены в порядке убывания средней высоты. Подписаны только основные доминанты

Функциональное богатство для пробных площадей

Вычислены значения индексов для отдельных площадок внутри каждого фитоценоза (средние и их ошибки приведены в табл. 10). В этом случае функциональное богатство во всех типах фитоценозов существенно ниже, чем для сообщества в целом, в связи со значительно меньшей видовой насыщенностью небольшой пробной площадки. Здесь порядок сообществ несколько изменился, по диапазону варьирования высоты на площадках они образуют следующий ряд по возрастанию: АЛП < АК < ГКЛ < ПЛ (различия между каждой парой значимы). В целом внутри площадок лучше представлен разброс по высоте видов для растений АК и хуже всего – для растений АЛП, где локальный диапазон высоты растений почти втрое ниже такового, отмеченного для АЛП в целом (0,19 и 0,53 соответственно). Для всей совокупности данных по площадкам получена значимая линейная связь с надземной биомассой (рис. 27) надземная продукция площадки объясняла 28% дисперсии функционального богатства. С увеличением надземной биомассы индекс функционального богатства возрастал, однако это скорее связано с различиями в надземной продукции между сообществами, так как внутри отдельных сообществ этой закономерности не было выявлено. Эти результаты сходны с таковыми для влажных лугов Чехии, где было показано увеличение функционального богатства с увеличением продуктивности (Janeček et al., 2013).

Таблица 10. Средние значения индексов функционального разнообразия со стандартной ошибкой среднего для пробных площадей внутри фитоценозов

Сообщество	FR	FE	FD	Mo	N
АЛП	0.19 ± 0.002	0.46 ± 0.011	0.71 ± 0.012	13	103
ПЛ	0.44 ± 0.015	0.60 ± 0.018	0.53 ± 0.027	8	92
ГКЛ	0.36 ± 0.015	0.47 ± 0.018	0.49 ± 0.027	8	92
АК	0.23 ± 0.005	0.43 ± 0.009	0.78 ± 0.013	9	92

FR – функциональное богатство, **FE** – функциональная выравненность, **FD** – функциональная дивергенция, **Mo** – мода числа видов в расчетах; **N** – число пробных площадей. **АЛП** – альпийские лишайниковые пустоши, **ПЛ** – пестроовсянищевые луга, **ГКЛ** – гераниево-копеечниковые луга, **АК** – альпийские ковры

5.1.2. Функциональная выравненность

Функциональная выравненность в масштабе общей площади фитоценозов

Сравнение величин **функциональной выравненности** для **высоты растений**, рассчитанных с учетом и без учета участия видов в целом по сообществам, дает очень интересную закономерность. Без учета участия видов наиболее выравненными оказались низкопродуктивные сообщества, особенно АК, а наименее выравненными – продуктивные луговые сообщества, особенно ГКЛ (табл. 10). С учетом же участия сами АК оказались существенно менее выравненными, чем другие сообщества, а значение функциональной выравненности для ГКЛ практически не изменилось. Следует обратить внимание на то, что почти все полученные величины (кроме такой для АК) существенно ниже, чем выравненность искусственных сообществ *B* и *C* (табл. 13). Эти данные свидетельствуют о том, что, несмотря на большую биомассу доминантов ГКЛ, в

этом сообществе практически не происходит изменения функциональной выравненности по сравнению с таковой, рассчитанной по всему видовому составу с равным участием (0,46 и 0,45 соответственно), то есть биотические процессы (например, конкуренция, которая наиболее выражена в этом сообществе; (Onipchenko, Pavlov, 2009)) не меняют его функциональной выравненности. Еще одним подтверждением этой закономерности может служить очень близкая к рассматриваемым величина функциональной выравненности ГКЛ, полученная для отдельных площадок – 0,47 (табл. 10). Напротив, наиболее различающиеся величины функциональной выравненности, рассчитанные с учетом и без учета участия видов, характерны для АК. Здесь первая величина ниже второй в 3–4 раза (0,19 и 0,65 соответственно). Это свидетельствует о сильной роли локальных биотических процессов в формировании функциональной выравненности низкопродуктивного сообщества АК.

Функциональная выравненность для пробных площадей

При рассмотрении функциональной выравненности внутри локальных площадок на удивление наиболее выравненными оказываются ПЛ, отличающиеся наибольшим диапазоном высот – функциональным богатством. Остальные сообщества имеют сходные между собой более низкие показатели функциональной выравненности, которые, однако, превышают значения для искусственных сообществ *B* и *C*. Функциональная выравненность на уровне площадок не показала значимых связей с надземной биомассой ни для всего массива данных, ни для отдельных сообществ (рис. 28). Низкие значения этого индекса отражают низкую продуктивность растительного сообщества, неполное использование даже занятого пространства экологической ниши и повышенную вероятность внедрения новых видов (Mason et al., 2005).

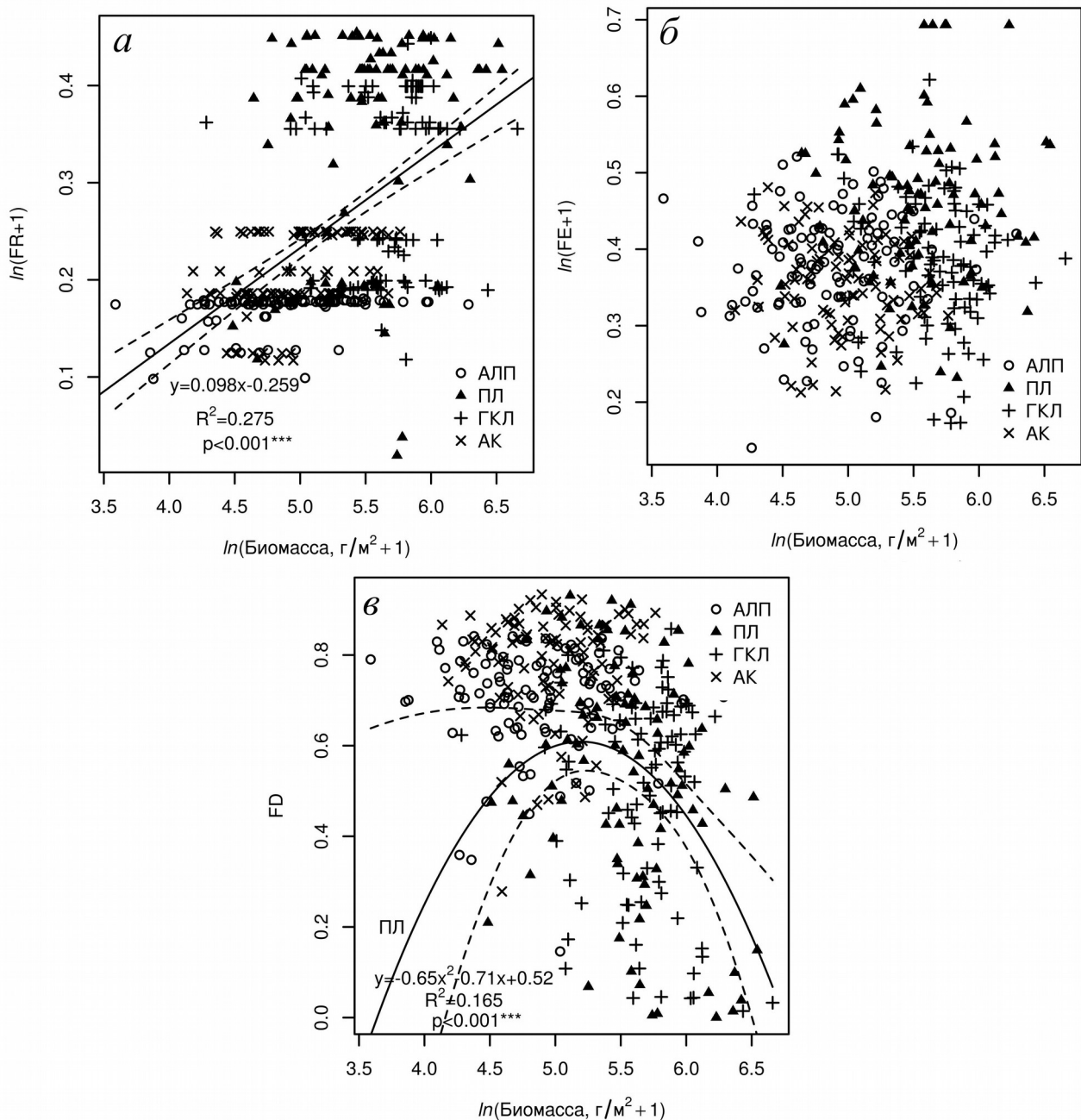


Рисунок 28. Связь между биомассой альпийских сообществ и индексами функционального разнообразия: *а* – функциональное богатство (FR), линия регрессии и доверительные интервалы построены на основе данных по всем сообществам; *б* – функциональная выравненность (FE, значимые связи не выявлены); *в* – функциональная дивергенция (FD), линия регрессии и доверительные интервалы показаны только для ПЛ. Сообщества: АЛП – альпийские пустоши, ПЛ – пестроовсянищевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры

5.1.3. Функциональная дивергенция

Функциональная дивергенция видового состава (без учета участия видов) оказалась более низкой в продуктивных ГКЛ и несколько выше в трех остальных со сходными величинами. С учетом средней биомассы по всему сообществу показатели дивергенции между сообществами различались сильнее: от минимального значения на ГКЛ (0,67) до максимального на АК (0,85); АЛП и ПЛ по этому показателю занимают среднее положение. Интересно отметить, что указанный диапазон хорошо соответствует величинам, полученным для искусственных сообществ, при этом по функциональной дивергенции ГКЛ близки к сообществу *B* (низкая дивергенция), а АК – к сообществу *C* (высокая дивергенция) (табл. 3) При анализе средних величин этого показателя **по площадкам** обнаружены схожие закономерности – самые низкие величины у луговых сообществ (особенно ГКЛ), а самые высокие – у АК.

Таким образом, 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, то есть менее дивергентное функциональное разнообразие. Таким образом, исходное предположение о более равномерном использовании меньшего объема среды растениями в альпийских фитоценозах не подтвердилось, а полученные результаты свидетельствуют об обратном – малый объем среды в случае АК используется менее равномерно, чем больший в луговых сообществах. Эти результаты согласуются с данными L. Chalmandrier с соавторами (Chalmandrier et al., 2017), показавшими, что на малых площадках сообщества в условиях короткого вегетационного периода имеют более высокое функциональное разнообразие.

Одновершинная связь между индексом функциональной дивергенции и надземной биомассой была подтверждена только на ПЛ, где средние по продуктивности площадки характеризовались наибольшим значением функциональной дивергенции (рис. 28).

Высота растений во многом связана с их способностью конкурировать за свет. Однако полученные ранее данные об относительной роли конкуренции в формировании альпийских сообществ (Onipchenko, Pavlov, 2009) никак не согласуются с приведенными показателями функционального разнообразия: роль конкуренции наиболее значима на ГКЛ, а наименее – на ПЛ (имеющих наибольшую среднюю высоту растений!), низкопродуктивные ковры и пустоши по этому показателю занимают промежуточное положение. Функциональное богатство сообществ хорошо согласуется с их надземной биомассой, что естественно, так как более высокие растения обычно образуют и более высокую биомассу. Объяснить меньшую дивергенцию растений по высоте в луговых сообществах можно следующим образом. У основного доминанта ГКЛ – *Geranium gymnocaulon* – листья достаточно крупные, в основном горизонтально расположенные. Такие листья перехватывают большую часть света и затеняют расположенные под ними растения. В связи с этим сосуществующие с геранью виды вынуждены достигать сходной с листьями герани высоты для получения достаточного количества солнечного света. Они также могут занимать нарушенные участки субстрата, где герань отсутствует. Это ведет к меньшей дивергенции в первом случае. Высокие показатели дивергенции АК и АЛП связаны с контрастной высотой розеточных и полурозеточных растений. Анализ розеточности альпийских сообществ (Покаржевская, Онипченко, 1995) показал, что в этих сообществах лучше, чем в луговых, представлены (как по числу видов, так и по участию) розеточные растения, листья которых обычно располагаются вблизи поверхности почвы. Эта ситуация возможна лишь в условиях низкопродуктивных сообществ, поскольку при повышении продукции (и увеличении затенения) розеточные растения менее конкурентоспособны по отноше-

нию к более высоким растениям других видов. Можно предположить, что в данном случае большее значение для формирования сообщества имеет не ограничение сходства, вызванное конкурентными взаимоотношениями, а абиотические факторы среды (Garnier et al., 2015).

Таким образом, нами показано, что учет участия видов в сообществе значительно влияет на значения средних высот и индексов функционального разнообразия. Малый объем среды в случае альпийских ковров используется менее равномерно, чем большой (пестроовсянищевые луга). Функциональная дивергенция выше в низкопродуктивных сообществах альпийских ковров. 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 (пестроовсянищевые луга).

5.1.4. Сравнение с «нулевыми моделями»

По индексу функционального богатства получены значимые различия между средними значениями для изученных сообществ по сравнению с модельными. Например, для сообществ альпийских ковров значение t-критерия Стьюдента: $t=26,23$, $df=91$; $N=92$; среднее значение индекса для модельных площадок $0,6 \pm 0,01$, для реальных сообществ – $0,2 \pm 0,005$. В этом случае внутри всех сообществ значения индекса меньше, чем предсказано нулевой моделью. В случае с функциональной выравненностью ситуация обратная – ее значения значимо выше для природных сообществ во всех четырех случаях. По параметру функциональной дивергенции для альпийских ковров показано отсутствие значимых различий значений индекса с таковым для нулевой модели. В остальных случаях показатели для реальных сообществ ниже, чем для «случайных». В целом, полученные данные позволяют сделать вывод о неслучайности распределений удельной листовой поверхности внутри альпийских сообществ. Соответственно, можно полагать данный признак значимым для формирования растительных сообществ.

5.2. Удельная листовая поверхность

5.2.1. Функциональное богатство

Как и в случае с высотой растений для удельной листовой поверхности нами были рассчитаны индексы функционального разнообразия как для сообществ в целом, так и для отдельных пробных площадей.

Функциональное богатство по УЛП в масштабе общей площади фитоценозов

Значения индекса увеличиваются в ряду возрастания флористического богатства в ценозах: АК < АЛП < ГКЛ < ПЛ. Этот ряд согласуется с идеями теории ниш, согласно которой в сообщество отбираются виды с различными экологическими адаптации (нишами). Поэтому ряд увеличения функционального богатства совпадает с рядом увеличения богатства видового. Кроме того, ряд сходен с рядом возрастания надземной продукции АЛП < АК < ПЛ < ГКЛ (Онипченко, 1990), различается лишь положение луговых фитоценозов.

Функциональное богатство для пробных площадей

Однако средние величины для на пробных площадях (0,25 x 0,25 см) по этому индексу наименьшие для ПЛ, а наибольшие – для АЛП (табл. 11). Причем по результатам дисперсионного анализа и дальнейшей проверки апостериорными метриками значимых различий между средними значениями функционального богатства ГКЛ, АК, АЛП не выявлено. А вот 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 в сравнении с другими альпийскими видами. Поэтому несмотря на то, что в большом масштабе альпийских сообществ

пестроовсяницевые луга имеют высокие показатели индекса, но на маленьких площадках как видовое, так и функциональное разнообразие значительно ниже. Сообщества АЛП, напротив, полидоминантны (рис. 29), линейные размеры наиболее обычных растений меньше, и число видов, сосуществующих на небольшой пробной площади, выше. Для пробных площадей мы также проверили предположение о положительной корреляции индекса с надземной продукцией, сделанное для фитоценозов в целом. Однако, в отличие от высоты особей, для удельной листовой поверхности не выявлено линейной зависимости между надземной биомассой и индексами функционального разнообразия, как по всему массиву, так и для отдельных сообществ. Доминантные виды альпийских сообществ имеют средние или низкие значения УЛП по сравнению с другими видами тех же фитоценозов (рис. 29). Это говорит о большем вкладе в защитные структуры и компартменты листа, чем в увеличение линейных размеров.

Таблица 11. Значения индексов функционального разнообразия для пробных площадей внутри основных типов альпийских фитоценозов

	FR	FE	FE_1	FD	FD_1	N1	N2
АК	0,43	0,29	0,59	0,17	0,24	26	25
АЛП	0,53	0,42	0,56	0,20	0,23	55	36
ГКЛ	0,84	0,34	0,67	0,15	0,24	58	37
ПЛ	0,97	0,372	0,67	0,15	0,25	72	40

FR — функциональное богатство; **FE** — функциональная выравненность; **FE_1** — функциональная выравненность, рассчитанная без учета участия; **FD** — функциональная дивергенция; **FD_1** — функциональная дивергенция, рассчитанная без учета участия; **N1** — число анализируемых видов для **FR**; **N2** — число анализируемых видов для **FE** и **FD**

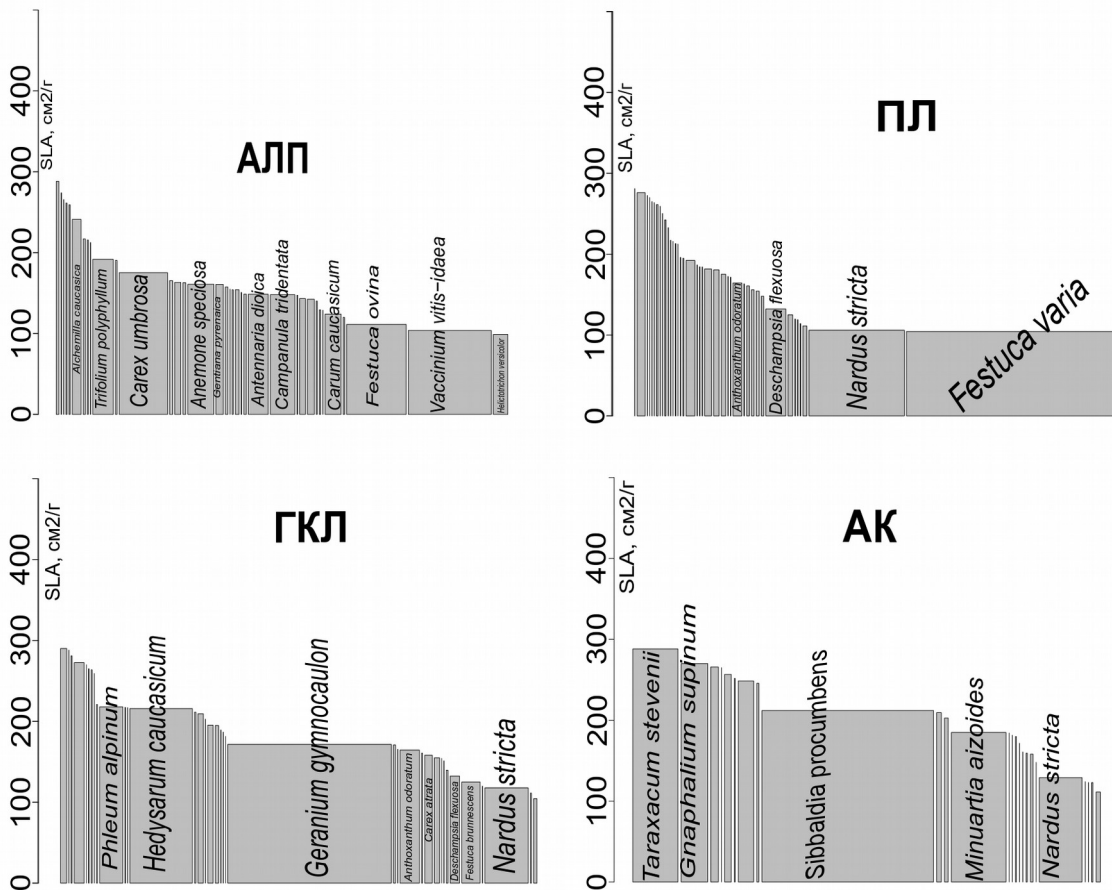


Рисунок 29. Распределение видов сосудистых растений по высоте и биомассе в четырех альпийских сообществах: *АЛП* – альпийская лишайниковая пустошь, *ПЛ* – пестроовсянищевый луг, *ГКЛ* – гераниево-копеечниковый луг, *АК* – альпийский ковер. Высота прямоугольников (ордината) соответствует средней высоте растений каждого вида в рассматриваемых сообществах, ширина (абсцисса) пропорциональна доле каждого вида в надземной биомассе. Виды расположены в порядке убывания средней высоты. Подписаны только основные доминанты

Таблица 12. Средние значения индексов функционального разнообразия для 90 пробных площадей внутри альпийских фитоценозов

Ценоз	FR	FE	FE_1	FD	FD_1	N
АК	0,38 ± 0,01	0,59 ± 0,01	0,70 ± 0,01	0,13 ± 0,01	0,20 ± 0,01	90
АЛП	0,39 ± 0,01	0,43 ± 0,02	0,60 ± 0,01	0,16 ± 0,01	0,27 ± 0,01	90
ГКЛ	0,36 ± 0,01	0,50 ± 0,01	0,63 ± 0,01	0,12 ± 0,01	0,19 ± 0,01	90
ПЛ	0,32 ± 0,01	0,56 ± 0,02	0,70 ± 0,01	0,13 ± 0,01	0,27 ± 0,01	90

FR – функциональное богатство; **FE** – функциональная выравненность; **FE_1** – функциональная выравненность, рассчитанная без учета участия; **FD** – функциональная дивергенция; **FD_1** – функциональная дивергенция, рассчитанная без учета участия; **N** – число анализируемых пробных площадей.

5.2.2. Функциональная выравненность

Функциональная выравненность в масштабе общей площади фитоценозов (равномерность распределения значений признака) возрастает в ряду АК < ГКЛ < ПЛ < АЛП. Все показатели по сообществам меньше 0,5, а основная масса значений сосредоточена в диапазоне (0,1; 0,3). Это позволяет говорить о низкой выравненности по УЛП в альпийских фитоценозах. Интересно, что по высоте альпийские ковры также имели наиболее низкую выравненность, а пустоши – наиболее высокую. Значения индекса схожи в полученными в модельных примерах В и С.

По пробным площадям выравненность выше, чем для сообществ в целом. При этом для альпийских пустошей она значимо меньше, чем остальных сообществ (табл. 12). ПЛ луга по выравненности не отличаются от АК и ГКЛ, но между коврами и гераниево-копеечниковыми лугами разница средних

статистически значима. Можно предположить, что наименьшая выравненность на пустошах опять таки связана с полидоминантностью фитоценоза, некрупными размерами слагающих его растений, а также сосуществованием видов с разной структурой листа (и как, следствие, различием в УЛП). Например, «мягкие» и относительно крупные, с высокой обводненностью (75-85%) листья видов рода горечавка (*Gentiana sp.*), и жесткие вечнозеленые листья брусники *Vaccinium vitis-idaea*.

Для всех сообществ индексы, полученные без учета участков значимо больше, чем с учетом (табл. 12). Изменение индексов при переходе от одного типа оценки к другому является свидетельством наличия биотических процессов (например, конкуренции). Без учета участков ряд, в целом, остается таким же $АЛП = ГКЛ < ПЛ = АК$ (знаком равенства показано отсутствие значимых различий).

5.2.3. Функциональная дивергенция

Полученные значения **функциональной дивергенции** (степень расхождения значений признака) очень низки и варьируют в узких пределах (0,148 – 0,195): для искусственного примера были получены значения от 0,64 до 0,89. Это подтверждает одновершинность распределения признака в сообществах и показывает отсутствие выраженных групп видов с отличными значениями признака.

Показатель возрастает в ряду $ПЛ < ГКЛ < АК < АЛП$. Таким образом, АЛП характеризуются низким функциональным богатством, но при наибольшей выравненности они одновременно являются наиболее дивергентными из изученных фитоценозов.

Значения индекса без учета участков значимо отличаются от рассчитанных с их учетом в большую сторону. Оценка с учетом участков ниже, поскольку доминантные виды имеют больший вклад в значение индекса и снижают показатель. Значимых корреляций между индексами выравненности,

дивергенции и биомассой не выявлено как в общем случае, так и внутри отдельных растительных сообществ.

5.2.4. Сравнение с «нулевыми моделями»

Для модельных сообществ показатели функционального богатства и выравненности ниже, чем для реальных, а функциональной дивергенции, напротив, выше (рис. 29а). Показаны статистически значимые отличия для всех показателей функционального разнообразия для модельных и для реальных сообществ, что позволяет сделать вывод о том, что распределение удельной листовой поверхности внутри альпийских фитоценозов носит неслучайных характер, а УЛП является одним из тех признаков, 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.

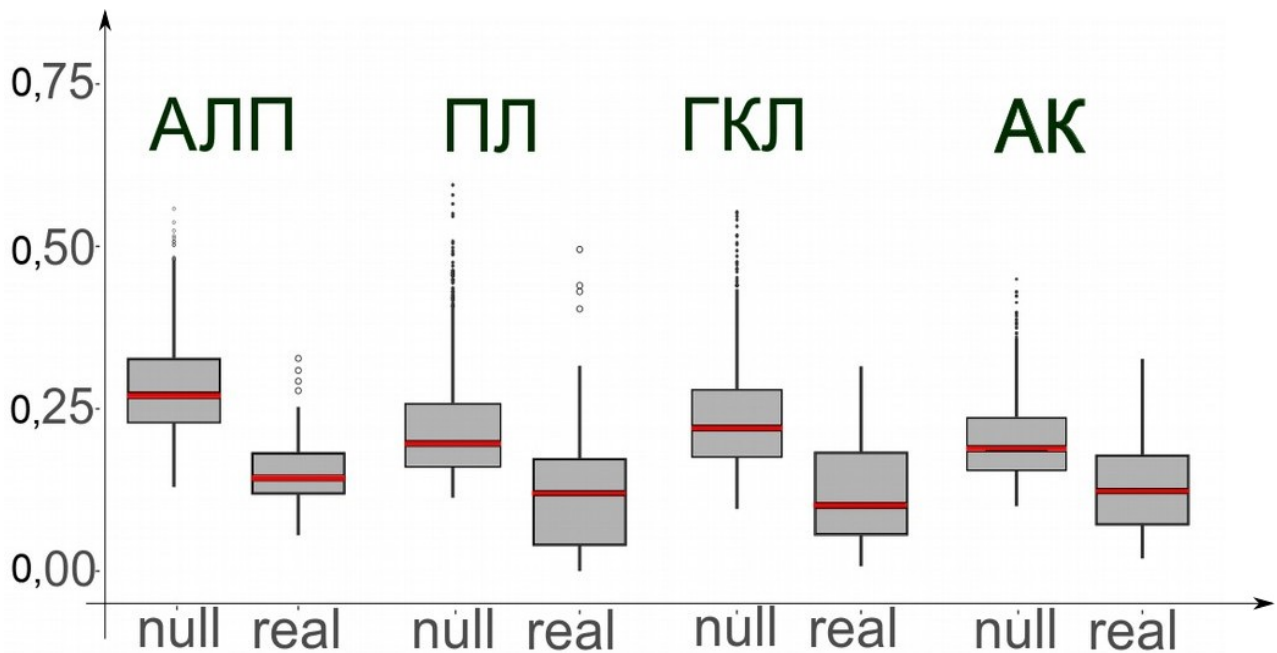


Рисунок 29а. Сравнения индексов функциональной дивергенции между основными альпийскими фитоценозами

АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, **ПЛ** – пестроовсянищевые луга,

ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, **АК** – альпийские ковры

null – «нулевые», модельные сообщества; **real** – реальные, изучаемые сообщества

Жирная линия внутри «ящичков» на графиках - медиана выборки, их размер отражает размах значений между 1-й и 3-й квантили, длина «усов» - границы статистически значимой выборки. Точками на графике показаны «выбросы». Все различия между средними значениями индексов модельных и изучаемых сообществ значимы ($p\text{-value} < 0,05$).

Глава 6. Спектр эколого-ценотических стратегий высокогорных растений

6.1. Общая характеристика спектра стратегий высокогорных видов

Полученный нами спектр стратегий (рис. 30) 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. При этом, если брать высотные пояса по отдельности, то во всех случаях число видов этой стратегии наибольшее. Следующей по распространенности является рудеральная стратегия (R). Больше всего видов этой стратегии отмечено для субальпийского пояса. Однако наиболее интересна значительная выраженность в субальпийском поясе группы конкурентной стратегии (C). К ней относятся виды субальпийского высокотравья, например, *Angelica purpurascens*, *Cirsium chlorocomos*, *Heracleum asperum*, *Heracleum leskovii* и др.

Средний вклад конкурентной стратегии в высокогорьях составляет 28,9%, стресс-толерантной – 34,6 %, рудеральной – 36, 54%.

Показано, что виды высокогорий Тебердинского заповедника не образуют в «треугольнике Грайма» сегрегированных групп по высотным поясам. И хотя можно отметить, что вершину С занимают в основном виды субальпийского пояса. а виды, произрастающие по границе леса, напротив, занимают только центральную часть и не тяготеют к вершинам, виды различных поясов распределены в треугольнике стратегий равномерно.

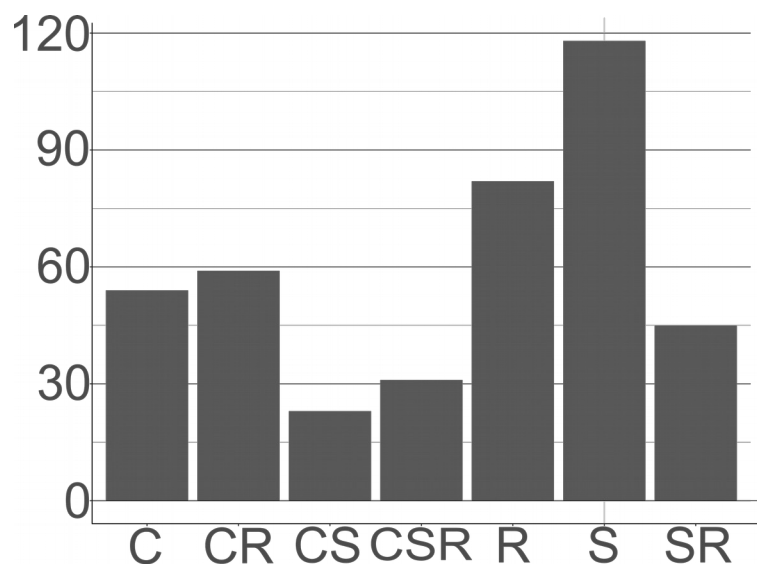


Рисунок 30. Распределение частот встречаемости различных эколого-ценотических стратегий среди высокогорных видов сосудистых растений Северо-Западного Кавказа. По оси ординат – число видов сосудистых растений. **C** – конкурентная стратегия, **CR** – конкурент-рудеральная, **CS** – конкурент-стресс-толерантная, **CSR** – смешанная стратегия, **R** – рудеральная, **S** – стресс-толерантная, **SR** – стресс-толерантно-рудеральная

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. 31).

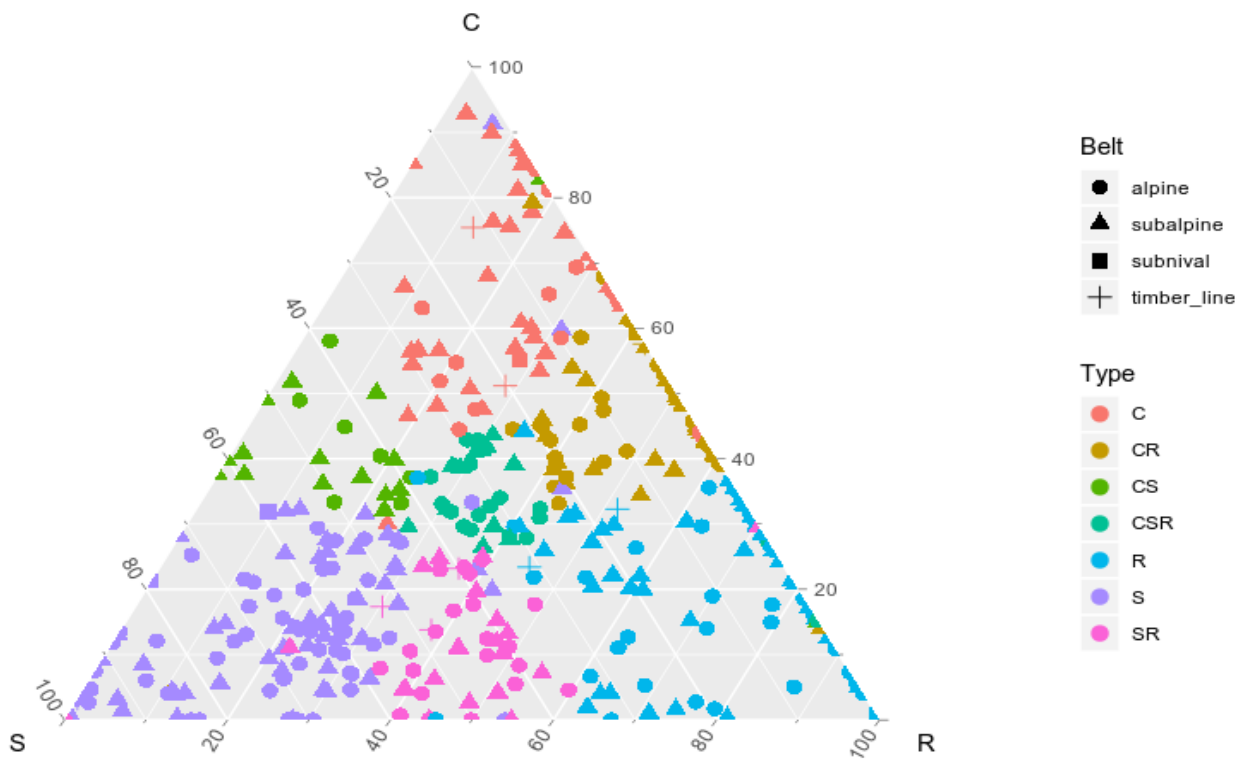


Рисунок 31. Расположение высокогорных видов на «треугольнике Грайма»

6.2. Стратегии альпийских растений

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*) (табл. 14). В наибольшей степени, как и ожидалось, изученные виды характеризуются стресс-толерантностью – в среднем 46,4% (максимум 100% у *Minuartia aizoides*, минимум 0% у *Fritillaria collina*, *Matricaria caucasica*, *Taraxacum stevenii* и др.). Вклад рудеральной стратегии в среднем составил 34,2%, он варьировал от 0% у *Festuca varia* и *Helictotrichon versicolor* до 79,3% у *Matricaria caucasica* (табл. 13). Среди всех изученных видов 4 вида по вкладу рассматриваемых стратегий наиболее близки к средним по всем видам значениям – это *Carum meifolium*, *Erigeron alpinus*, *Trifolium polyphyllum*, *Viola altaica*, и они могут рассматриваться как наиболее типичные представители альпийской флоры. Распределение вкладов различных стратегий обычно одновершинное и значимо не отличается от нормального по критерию Колмогорова-Смирнова, что в целом свидетельствует о едином оптимуме вклада в различные стратегии у большинства видов растений альпийского пояса.

**Таблица 13. Стратегии растений альпийских
фитоценозов**

S – вклад рудеральной стратегии, %; **C** – вклад конкурентной стратегии, %; **R** – вклад рудеральной стратегии, %. **Типы стратегий:** **C** – конкурентная, **CS** – конкурент-стресс-толерантная, **CR** – конкурент-рудеральная, **R** – рудеральная, **S** – стресс-толерантная, **SR** – стресс-толерантно-рудеральная, **CSR** – смешанная.

Фитоценозы: **АЛП** – альпийские лишайниковые пустоши, **ПЛ** – пестроовсянищевые луга, **ГКЛ** – гераниево-копеечниковые луга, **АК** – альпийские ковры, скалы – скальные сообщества альпийского пояса, осыпь – растительные сообщества осыпей альпийского пояса, берег – берега холодных водотоков в альпийском поясе (характеристика приведена в разделе 2.2).

<i>Вид</i>	Фитоценоз	S	C	R	Тип
<i>Aconitum nasutum</i>	ПЛ	10	47	42	CR
<i>Aetheopappus caucasicus</i>	АЛП	23	45	33	CR
<i>Agrostis vinealis</i>	ГКЛ	58	16	27	S
<i>Ajuga orientalis</i>	ПЛ	42	33	25	CS
<i>Alchemilla caucasica</i>	АЛП	69	17	14	S
<i>Alchemilla sericea</i>	скалы	55	19	26	S
<i>Alchemilla vulgaris</i>	ГКЛ	31	39	30	CSR
<i>Alchemilla vulgaris</i>	ПЛ	28	43	29	CSR
<i>Alopecurus dasyanthus</i>	осыпь	61	7	31	S
<i>Alopecurus glacialis</i>	осыпь	61	7	32	S
<i>Alopecurus ponticus</i>	осыпь	32	7	61	R
<i>Androsace albana</i>	АЛП	40	8	52	SR
<i>Androsace chamaejasme</i>	АЛП	0	0	100	R
<i>Anemone speciosa</i>	АЛП	29	43	28	CSR
<i>Antennaria dioica</i>	АЛП	57	8	35	SR
<i>Anthemis cretica</i>	ПЛ	7	30	63	R
<i>Anthemis marschalliana</i>	ПЛ	57	23	20	S
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	ПЛ	65	14	21	S

<i>Anthyllis vulneraria</i>	АЛП	0	28	72	R
<i>Arenaria lychnidea</i>	АЛП	73	4	23	S
<i>Asperula alpina</i>	АЛП	33	0	67	R
<i>Aster alpinus</i>	АЛП	61	10	29	S
<i>Astragalus</i>	скалы	30	34	36	CSR
<i>Astragalus levieri</i>	скалы	43	10	47	SR
<i>Athyrium distentifolium</i>	осыпь	37	32	31	CSR
<i>Betonica macrantha</i>	ГКЛ	8	65	27	C
<i>Botrychium lunaria</i>	ПЛ	54	27	19	S
<i>Briza marcowiczii</i>	АК	0	32	68	R
<i>Bromopsis variegata</i>	АЛП	29	28	43	CSR
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	ПЛ	61	20	19	S
<i>Caltha palustris</i>	берег	29	45	26	C
<i>Campanula bellidifolia</i>	скалы	45	27	28	S
<i>Campanula ciliata</i>	АЛП	7	59	34	CR
<i>Campanula collina</i>	ПЛ	53	8	39	SR
<i>Campanula tridentata</i>	АЛП	0	39	61	CR
<i>Cardamine uliginosa</i>	берег	10	41	48	CR
<i>Carex atrata</i>	ГКЛ	0	61	39	CR
<i>Carex caucasica</i>	АЛП	65	19	16	S
<i>Carex oligantha</i>	берег	52	21	27	S
<i>Carex oreophila</i>	АК	54	13	34	S
<i>Carex pyrenaica</i>	АК	61	11	28	S
<i>Carex sempervirens</i>	АЛП	39	37	24	CS
<i>Carex umbrosa</i>	АЛП	73	12	15	S
<i>Carum caucasicum</i>	АЛП	67	11	22	S
<i>Carum meifolium</i>	ГКЛ	26	31	43	CSR
<i>Catabrosella variegata</i>	ГКЛ	53	27	19	S
<i>Centaurea cheiranthifolia</i>	ПЛ	39	23	37	SR
<i>Centaurea dealbata</i>	АЛП	59	14	28	S
<i>Cerastium polymorphum</i>	скалы	0	7	93	R
<i>Cerastium purpurascens</i>	ПЛ	0	30	70	R
<i>Chaerophyllum roseum</i>	ПЛ	11	19	70	R
<i>Chamaescadium acaule</i>	АЛП	25	13	63	R

<i>Cicerbita racemosa</i>	ПЛ	33	18	49	SR
<i>Coeloglossum viride</i>	АЛП	0	50	50	CR
<i>Corydalis conorhiza</i>	АК	3	36	61	R
<i>Crocus reticulatus</i>	АК	71	13	16	S
<i>Cruciata laevipes</i>	осыпь	85	4	11	CR
<i>Cruciata laevipes</i>	ПЛ	0	43	57	S
<i>Cystopteris fragilis</i>	скалы	69	0	31	SR
<i>Daphne glomerata</i>	АЛП	41	40	19	CS
<i>Deschampsia caespitosa</i>	берег	25	55	21	C
<i>Deschampsia flexuosa</i>	ГКЛ	66	21	13	S
<i>Draba bryoides</i>	скалы	27	11	62	R
<i>Draba hispida</i>	ГКЛ	25	32	42	CSR
<i>Draba scabra</i>	скалы	73	0	27	S
<i>Draba supranivalis</i>	скалы	86	0	14	S
<i>Empetrum nigrum</i>	АЛП	100	0	0	C
<i>Epilobium algidum</i>	берег	100	0	0	S
<i>Epilobium alpinum</i>	АК	100	0	0	S
<i>Erigeron alpinus</i>	АЛП	21	3	76	R
<i>Erigeron caucasicus</i>	ПЛ	0	27	73	R
<i>Erigeron uniflorus</i>	скалы	44	17	39	SR
<i>Eritrichium caucasicum</i>	АЛП	26	5	69	R
<i>Euphrasia ossica</i>	АЛП	54	4	42	SR
<i>Festuca brunnescens</i>	ГКЛ	36	37	26	CSR
<i>Festuca ovina</i>	АЛП	22	36	42	CR
<i>Festuca varia</i>	ПЛ	87	6	7	S
<i>Fritillaria collina</i>	ПЛ	87	13	0	S
<i>Gagea fistulosa</i>	АК	31	28	40	CSR
<i>Galium verum</i>	ПЛ	8	5	87	R
<i>Gentiana biebersteinii</i>	АЛП	42	5	53	SR
<i>Gentiana pyrenaica</i>	АЛП	55	0	45	SR
<i>Gentiana septemfida</i>	ПЛ	14	14	72	R
<i>Gentiana verna</i>	АЛП	58	1	41	SR
<i>Geranium gymnocaulon</i>	ГКЛ	4	18	78	R
<i>Gnaphalium supinum</i>	АК	9	49	41	CR

<i>Gymnadenia conopsea</i>	АЛП	19	2	79	R
<i>Gypsophila tenuifolia</i>	АЛП	14	40	46	CR
<i>Hedysarum caucasicum</i>	ГКЛ	100	0	0	CR
<i>Helictotrichon versicolor</i>	АЛП	20	37	43	CR
<i>Hieracium lactucella</i>	ПЛ	0	46	54	CR
<i>Hieracium laevigatum</i>	ПЛ	0	26	74	R
<i>Hieracium prenanthoides</i>	ПЛ	0	37	63	R
<i>Hieracium umbellatum</i>	ПЛ	0	39	61	CR
<i>Huperzia selago</i>	скалы	0	27	73	CSR
<i>Hyalopoa pontica</i>	АК	84	0	16	S
<i>Hypericum linarioides</i>	ПЛ	84	0	16	S
<i>Juniperus communis</i>	АЛП	20	40	40	CR
<i>Kobresia schoenoides</i>	скалы	99	1	0	S
<i>Leontodon hispidus</i>	ПЛ	0	35	65	R
<i>Lloydia serotina</i>	АЛП	25	22	53	R
<i>Luzula multiflora</i>	ГКЛ	0	35	65	R
<i>Luzula spicata</i>	АЛП	41	18	41	SR
<i>Matricaria caucasica</i>	ГКЛ	42	12	46	SR
<i>Minuartia aizoides</i>	АК	0	81	19	C
<i>Minuartia circassica</i>	АЛП	33	31	35	CSR
<i>Minuartia imbricata</i>	скалы	36	5	60	SR
<i>Minuartia recurva</i>	ГКЛ	71	0	29	S
<i>Murbeckiella huetii</i>	скалы	50	0	50	SR
<i>Myosotis alpestris</i>	ПЛ	0	4	96	R
<i>Nardus stricta</i>	ПЛ	54	0	46	R
<i>Oxyria digina</i>	осыпь	0	19	81	R
<i>Oxytropis kubanensis</i>	АЛП	0	16	84	R
<i>Pedicularis caucasica</i>	АЛП	0	11	89	R
<i>Pedicularis comosa</i>	АЛП	3	69	28	C
<i>Pedicularis condensata</i>	ГКЛ	64	14	22	S
<i>Pedicularis crassirostris</i>	АК	49	28	23	S
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	АК	38	37	25	R
<i>Pedicularis panjutinii</i>	АЛП	31	22	47	R
<i>Phleum alpinum</i>	ГКЛ	0	84	16	C

<i>Plantago atrata</i>	АЛП	97	3	0	S
<i>Poa alpina</i>	ПЛ	43	45	12	CS
<i>Poa pratensis</i>	берег	72	25	3	S
<i>Polygala alpicola</i>	ПЛ	63	5	33	S
<i>Polygonum bistorta</i>	ПЛ	37	33	30	CSR
<i>Potentilla brachypetala</i>	скалы	38	58	4	CS
<i>Potentilla crantzii</i>	АК	67	22	11	S
<i>Potentilla crantzii</i>	скалы	54	29	16	S
<i>Potentilla divina</i>	скалы	39	22	38	SR
<i>Potentilla gelida</i>	АЛП	83	12	5	S
<i>Potentilla nivea</i>	АЛП	48	14	39	SR
<i>Primula algida</i>	АЛП	63	14	23	S
<i>Primula amoena</i>	АЛП	65	16	19	S
<i>Primula bayernii</i>	скалы	19	43	38	CR
<i>Primula ruprechtii</i>	АЛП	0	45	55	CR
<i>Pulsatilla albana</i>	АЛП	10	59	32	C
<i>Pulsatilla aurea</i>	ГКЛ	0	66	34	C
<i>Ranunculus caucasicus</i>	берег	56	23	21	S
<i>Ranunculus crassifolius</i>	АК	36	29	35	CSR
<i>Ranunculus oreophilus</i>	ПЛ	19	45	36	CR
<i>Rhinanthus minor</i>	АЛП	17	26	57	R
<i>Rhododendron caucasicum</i>	АЛП	0	15	85	CSR
<i>Rhododendron caucasicum</i>	ГКЛ	30	30	40	R
<i>Rosa pulverulenta</i>	АЛП	47	49	4	CS
<i>Rumex alpestris</i>	ГКЛ	33	39	28	CSR
<i>Salix hastata</i>	берег	0	0	100	R
<i>Salix kazbekensis</i>	берег	50	33	16	CS
<i>Saxifraga exarata</i>	скалы	77	9	14	S
<i>Saxifraga flagellaris</i>	скалы	36	25	39	SR
<i>Saxifraga juniperifolia</i>	скалы	0	0	100	R
<i>Saxifraga sibirica</i>	осыпь	96	4	0	S
<i>Scabiosa caucasica</i>	АЛП	0	45	55	CR
<i>Scorzonera cana</i>	ПЛ	28	52	20	C
<i>Scrophularia variegata</i>	осыпь	14	45	41	CR

<i>Sedum tenellum</i>	скалы	85	4	11	S
<i>Sedum tenellum</i>	ГКЛ	88	12	0	S
<i>Sempervivum caucasicum</i>	АЛП	100	0	0	S
<i>Sempervivum caucasicum</i>	ПЛ	46	0	54	SR
<i>Sempervivum pumilum</i>	АЛП	94	5	1	S
<i>Senecio aurantiacus</i>	ПЛ	93	7	0	S
<i>Senecio caucasicus</i>	скалы	0	50	50	CR
<i>Senecio karjaginii</i>	осыпь	0	41	59	CR
<i>Senecio kolenatianus</i>	ПЛ	0	54	46	CR
<i>Senecio taraxacifolius</i>	ГКЛ	0	43	57	C
<i>Seseli alpinum</i>	скалы	0	44	56	C
<i>Seseli alpinum</i>	ПЛ	0	68	32	CR
<i>Sibbaldia procumbens</i>	АК	25	63	12	C
<i>Silene lychnidea</i>	АЛП	56	12	32	S
<i>Silene saxatilis</i>	ПЛ	0	53	47	CR
<i>Solidago virgaurea</i>	ГКЛ	0	42	58	CR
<i>Stellaria media</i>	берег	26	48	27	C
<i>Taraxacum confusum</i>	ПЛ	0	64	36	C
<i>Taraxacum stevenii</i>	АК	0	51	49	CR
<i>Thalictrum alpinum</i>	АЛП	0	27	73	R
<i>Thymus nummularies</i>	ПЛ	40	11	49	SR
<i>Traunsteinera globosa</i>	АЛП	70	6	24	S
<i>Trifolium polyphyllum</i>	АЛП	42	23	35	SR
<i>Trifolium pratense</i>	ПЛ	23	33	44	CR
<i>Trifolium spadiceum</i>	ПЛ	36	30	34	CSR
<i>Trisetum flavescens</i>	ПЛ	6	15	79	R
<i>Vaccinium myrtillus</i>	ГКЛ	31	33	36	CSR
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	АЛП	67	9	25	S
<i>Valeriana alpestris</i>	АЛП	96	3	2	S
<i>Veronica gentianoides</i>	ПЛ	63	11	26	S
<i>Veronica minuta</i>	осыпь	0	6	94	R
<i>Viola altaica</i>	ПЛ	52	11	37	S

Во всех изученных сообществах средневзвешенные величины вклада стресс-толерантности выше, чем других стратегий. В то же время доля стресс-толерантности значительно различается между сообществами, в наибольшей степени она свойственна растениям пестроовсяницевых лугов (79%), а в наименьшей – растениям гераниево-копеечниковых лугов (50%) (p -value < 0,05). Выраженность стресс-толерантной стратегии значительно различается между всеми изученными сообществами.

Вклад рудеральной стратегии также значительно различается между сообществами (табл. 15), он минимален у растений пестроовсяницевых лугов (8,0%) и максимален у растений альпийских ковров (32,5%). Эти данные согласуются с нашей гипотезой о большей выраженности рудеральной стратегии в условиях короткого вегетационного периода.

Конкурентная стратегия также выражена у исследованных альпийских растений. Её вклад минимален у низкорослых растений альпийских ковров (10,9%) и максимален в высокопродуктивном сообществе гераниево-копеечниковых лугов (26,2%), пустоши и пестроовсяницевые луга характеризуются незначительным вкладом (табл. 15). Эти данные также подтверждают нашу гипотезу об относительно большей роли конкурентной стратегии в более продуктивных сообществах.

В отличие от средневзвешенных величин вклада стратегий, средние значения, рассчитанные по видовым спискам сообществ, значительно не различаются между сообществами (p -value > 0,05), но многие из них отличаются от средневзвешенных для тех или иных сообществ (табл. 15). Список видов того или иного сообщества больше характеризует потенциальные возможности произрастания в нем растений («абиотическое сито»), в то время как средневзвешенные оценки больше показывают выраженность стратегий у доминирующих видов, т.е. наиболее адаптивные стратегии в условиях конкуренции. Для альпийских пустошей (АЛП) и пестроовсяницевых лугов

(ПЛ) характерно доминирование видов с сильно выраженной стресс-толерантной стратегией, ее вклад значимо выше, а вклад других стратегий значимо ниже для средневзвешенных значений по сравнению со средними (табл. 15). Таким образом, в этих сообществах признаки стресс-толерантности очень важны для поддержания высокого участия растений в их сложении.

На наиболее продуктивных гераниево-копеечниковых лугах (ГКЛ) повышается роль конкурентной стратегии, но её вклад по средневзвешенным величинам не отличается от среднего, хотя и имеет тенденцию быть существенно выше (26,2% и 19,2% соответственно, $p = 0,112$ по критерию Вилкоксона). С другой стороны для обильных видов этого сообщества характерна более низкая степень рудеральности (средневзвешенные оценка 26,3% при средней 35,4%). Это свидетельствует о лучшей выраженности рудеральной стратегии у более редких видов, которые в этом сообществе могут занимать участки пороев полевков (Фомин и др., 1989).

На альпийских коврах (АК) наблюдается другая картина. Здесь вклад рассматриваемых стратегий по средневзвешенным и средним оценкам практически не различается (табл. 15), поэтому можно считать, что функциональные признаки растений, связанные с их стратегиями, не являются определяющими для доминирования в условиях альпийских ковров.

Что касается функционального разнообразия средневзвешенного вклада отдельных стратегий, то на альпийских лишайниковых пустошах отмечено большое разнообразие вклада С-стратегии, а также низкая выравненность и высокая дивергенция (расхождение) по вкладу С и R стратегий. Растения этих стратегий не играют существенной роли в сложении АЛП, поэтому их высокая пространственная вариабельность, видимо, не является важным селективным признаком, и, скорее всего, связана с локальной неоднородностью условий микроместообитаний.

Таблица 14. Средневзвешенные и средние величины вклада стратегий альпийских растений четырех сообществ (среднее и его ошибка)

Сообщество	n	С, %		S, %		R, %	
		M	StErr	M	StErr	M	StErr
Средневзвешенные величины для сообществ (n – число площадок)							
АЛП	104	12,9b	0,37	68,9c	0,77	18,1b	0,46
ПЛ	92	12,5ab	0,42	79,4d	1,2	8,0a	0,93
ГКЛ	92	26,2c	0,7	50,2a	1,1	23,6c	0,58
АК	92	10,9a	0,25	56,5b	1,0	32,5d	0,93
Средние величины для видов, образующих сообщество (n – число видов)							
АЛП	36	19,2*	2,4	48,1***	4,5	32,7**	3,6
ПЛ	45	19,9**	2,2	43,9***	4,4	36,2***	3,4
ГКЛ	38	19,2	2,2	45,5	5,0	35,4**	3,8
АК	27	14,5	2,1	55,3	4,9	30,2	3,9

Стратегии: С – конкурентная, S – стресс-толерантная, R – рудеральная.
Сообщества: АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсянищевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры. Для средневзвешенных оценок показана значимость отличий между сообществами (значимые отличия показаны неперекрывающимися буквами – результаты однофакторного непараметрического дисперсионного анализа для С стратегии и параметрического дисперсионного анализа для S и R стратегий, $p < 0,05$), для средних значений звездочками показана значимость отличий от соответствующих средневзвешенных величин по непараметрическому критерию Вилкоксона: * - $p < 0,05$, ** - $p < 0,01$, *** - $p < 0,001$. M – средняя, StErr – ошибка среднего

На среднепродуктивных пестроовсянищевых лугах, где в наибольшей степени выражена стресс-толерантность, вклад этой стратегии наиболее стабилен, максимально выравнен и минимально расходится по площадкам. Здесь в наименьшей степени выражена R-стратегия, а ее вклад также сильно выравнен по площадкам. Наибольшее внутриценотическое варьирование отмечено для вклада С-стратегии в этом сообществе. Для наиболее продуктивных гераниево-копеечниковых лугов нами не отмечены выделяющиеся на фоне других сообществ параметры функционального разнообразия вклада различных стратегий (табл. 16).

Таблица 15. Средние значения индексов функционального разнообразия по площадкам (n = 92, на АЛП – 104).

Com	V	FR			FE			FD		
		C	S	R	C	S	R	C	S	R
АЛП	M	0,43	0,70	0,62	0,45	0,48	0,41	0,84	0,35	0,81
	StEr	0,01	0,01	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01
ПЛ	M	0,32	0,63	0,40	0,50	0,53	0,64	0,53	0,22	0,44
	StEr	0,02	0,03	0,02	0,02	0,02	0,02	0,03	0,02	0,03
ГКЛ	M	0,37	0,66	0,62	0,52	0,48	0,48	0,62	0,36	0,40
	StEr	0,01	0,02	0,02	0,01	0,01	0,01	0,02	0,02	0,02
АК	M	0,28	0,77	0,60	0,54	0,45	0,52	0,67	0,40	0,46
	StEr	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,02	0,02

Com – сообщество, **V** – показатель.

Стратегии: С – конкурентная, S – стресс-толерантная, R – рудеральная.

Сообщества: АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсянищевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры.

Индексы: FR – функциональное богатство, FE – функциональная выравненность, FD – функциональная дивергенция. M – среднее, StEr – ошибка среднего

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

При сравнении наших результатов с медианными спектрами стратегий растений различных биомов (Pierce et al., 2017) можно видеть, что альпийские сообщества Кавказа характеризуются меньшей выраженностью конкурентной стратегии, особенно по сравнению с лесными сообществами. Средний показатель стресс-толерантности – один из наиболее высоких среди различных биомов, в то время как рудеральность выражена в средней степени: для альпийских сообществ Теберды она ниже, чем в лесах средиземноморского климата и бореальных лесов, но выше, чем в тропических лесах и саваннах. Полученный нами спектр близок к таковому для равнинных тундр при несколько большем вкладе стресс-толерантности и меньшем рудеральности (Pierce, 2017).

В целом наши результаты подтверждают исходную гипотезу, базирующуюся на взглядах P. Grime (2001), о доминировании растений с преимущественно стресс-толерантной стратегией в условиях высокогорий. Кроме того, аналогично исследованиям сообществ на бедных песчаных почвах холмов провинции Онтарио (Канада) (Reader, 1998) и наблюдениям за микоризообразованием альпийских растений (Elumeeva, 2018), в настоящей работе мы выявили, что лучшая выраженность признаков стресс-толерантной стратегии связана с доминированием растений в условиях АЛП и ПЛ. Мы также подтвердили наше предположение об относительно большей выраженности конкурентной стратегии в условиях продуктивных ГКЛ и рудеральной стратегии в условиях АК, характеризующихся коротким вегетационным периодом.

Преобладание стресс-толерантов в альпийских сообществах было показано на примере и других горных систем: на Тибете было отмечено для участков с низкой интенсивностью выпаса яков, в то время как при более высокой интенсивности выпаса доминирование переходило к видам конкурентной стратегии (Wang et al., 2018). Это согласуется с полученными нами результатами. В нашем случае выпас скота был прекращен более 75 лет назад и в настоящее время доминирующие виды стресс-толерантов не испытывают существенного влияния крупных млекопитающих. С другой стороны, относительно большая роль конкурентов в более продуктивных сообществах ГКЛ совпадает с высокой роющей и пищевой активностью кустарниковых полевков в этом сообществе (Фомин и др., 1989). В альпийских сообществах гор Гиресун (Турция) показано преобладание видов рудерально-конкурентной стратегии, что авторы связывают с высоким уровнем антропогенных нарушений (выпас и сенокошение) (Huseyinoglu, Yalcin, 2017). При рассмотрении только злаков в высокогорьях Южных Альп (Италия) также было отмечено преобладание стресс-толерантной стратегии, однако, оно не было абсолютным (среднее C:S:R = 26.7:46.1:27.2%) (Pierce et al., 2007b), что хорошо совпадает с полученными нами средними для видов показателями (табл. 14) Стресс-толерантная стратегия растений холодных высокогорий также была отмечена для Французских Альп (Boulangeat, 2012). В то же время усиление нарушений приводит к усилению роли видов R стратегии в альпийских сообществах (Pierce et al., 2007a), что в нашем случае подтверждается большей ролью R-стратегов в сообществе ГКЛ (где высока роющая активность полевков) по сравнению с АЛП и ПЛ, где площадь зоогенных нарушений незначительна. Роль видов рудеральной стратегии велика и на начальных стадиях первичных сукцессий при отступлении ледников в Альпах (Caccianiga et al., 2006). Но в нашем случае повышение роли видов этой стратегии на АК связано с коротким вегетационным периодом и необходимостью быстрого сезонного развития растений, которое характерно

для R-стратегов. Эта закономерность подтверждается долговременными (более 50 лет!) экспериментами с увеличением снежного покрова в горах Новой Зеландии, которое привело к усилению позиций видов с чертами рудеральной стратегии – большей удельной поверхности листьев и меньшим содержанием сухого вещества в листьях (Mark et al., 2015).

Интересно сравнить полученные данные с ролью конкуренции в формировании рассматриваемых сообществ, изученной экспериментально по методике Goldberg (Goldberg, 1994; Onipchenko, Pavlov, 2009). Наибольшая роль конкуренции отмечена на продуктивных гераниево-копеечниковых лугах, где вклад видов с конкурентной стратегией максимален (он более чем вдвое превышает таковой в других сообществах). С другой стороны, в наименьшей степени роль конкуренции в формировании сообществ отмечена для среднепродуктивных пестроовсянищевых лугов. По нашим данным, в этом сообществе максимальна роль стресс-толерантов (средневзвешенный вклад S-стратегии – 79,4%. Таким образом, полученные оценки вклада разных стратегий хорошо согласуются с экспериментальными данными по роли конкуренции – она максимальна при наибольшем участии S-стратегов и минимальна – при наибольшем участии R-стратегов.

Нами впервые исследовано функциональное разнообразие средневзвешенного вклада отдельных стратегий внутри альпийских сообществ. Выявлено большое разнообразие вклада S-стратегии на АЛП и высокая стабильность стресс-толерантности (абсолютно доминирующей стратегии) на ПЛ. Последнее хорошо согласуется с отмеченным для высокогорий Новой Зеландии: жестким средовым отбором и высокой конвергенцией признаков у доминирующих растений по сравнению с редкими видами (Richardson et al., 2012). На ПЛ абсолютный доминант *Festuca varia* характеризуется стресс-толерантной стратегией и обеспечивает высокий и постоянный вклад этой стратегии в функциональное разнообразие сообщества. На АК отмечено минимальное варьирование вклада S-стратегов, но максимальное варьирование

и дивергенция вклада S-стратегии. Это свидетельствует о значительной горизонтальной неоднородности этого сообщества по важнейшему фактору стресса – длительности залегания снежного покрова, которая была детально описана в работе (Захаров и др., 2002). Поэтому нельзя считать общей закономерностью снижение функционального разнообразия и увеличение выравненности с уменьшением длины вегетационного периода, которое отмечено для ряда функциональных признаков растений в Пиренеях и Французских Альпах (Komas et al., 2015; Chalmandrier et al., 2017).

В целом 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 значимо 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 значимо различается между различными растительными сообществами, функциональными группами. Линейной связи с участием видов по биомассе не выявлено.

2. Сравнение функционального разнообразия альпийских сообществ по высоте показало, что малый объем среды в случае альпийских ковров (по высоте растений) используется менее равномерно, чем большой (пестроовсянищевые 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 пестроовсянищевые 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, пестроовсянищевые луга). Второй по выраженности в альпийском поясе является рудеральная стратегия, ее вклад максимален в условиях альпийских ковров.

Литература

1. Агабабян М.В., Габриэлян Э.Ц., Гельтман Д.В., Кириллова В.П. и др. Конспект флоры Кавказа / ред. А.Л. Тахтаджян. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 469 с.
2. Айбазова Ф.У., Тиунов Н.А. Изменение биомассы растений альпийского пестроовсяннищевого луга при увеличении доступности почвенных ресурсов // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2004. – Т. 21. – С. 46–54.
3. Аксенова А.А., Елумеева Т.Г., Онипченко В.Г. Структура надземной фитомассы альпийских лишайниковых пустошей после 15 лет удаления групп доминирующих видов // Растительность Восточной Европы и Северной Азии (Брянск, 29 сентября – 3 октября 2014 г.). – Брянск: ГУП Брянское полиграфическое объединение, 2014. – Т. 24. – С. 5–6.
4. Аксенова А.А., Онипченко В.Г. О возможности фенологического расхождения растений альпийских сообществ: эксперименты с разновременным затенением гераниево–копеечникового луга // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1998. – Т. 103. – № 5. – С. 24–30.
5. Аксенова А.А., Онипченко В.Г. Оценка влияния *Trifolium polyphyllum* на состав альпийских пустошей // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2003. – Т. 20. – С. 114–117.
6. Алехин В.В. География растений. – М.: Советская Наука, 1944. – 462 с.
7. Байкалова А.С., Онипченко В.Г. Микосимбиотрофизм альпийских растений Тебердинского заповедника // Опыт исследования растительных сообществ в заповедниках. – М., 1988а. – С. 93–107.
8. Байкалова А.С., Онипченко В.Г. Микосимбиотрофизм альпийских растений Тебердинского заповедника // Опыт исследования растительных сообществ в заповедниках (Тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР). – М., 1988б. – С. 93–107.

9. Батчаева О.М. Демутационная динамика гераниево-копеечниковых лугов после пороев кабанов // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2003. – Т. 20. – С. 148–153.
10. Биджиева Ф.Х. Долговременная динамика альпийских ковров // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2007. – Т. 27. – С. 71–89.
11. Биджиева Ф.Х. Изменение структуры альпийских ковров при удалении доминирующих видов // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2005. – Т. 30. – С. 105–114.
12. Блинкова О.В. Распространение макролишайников на территории Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2003. – Т. 20. – С. 60–74.
13. Богатырев К.П. Фрагментарные (грубоскелетные) почвы и предпочтенная стадия выветривания // Вопросы географии. – 1953. – Т. 33. – С. 152–169.
14. Волков А.В. Зависимость свойств высокогорных почв от растительности и положения в рельефе // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 1999. – Т. 15. – С. 14–40.
15. Воробьева Ф.М., Кононов В.Н. Флора (сосудистые растения) // Труды Тебердинского государственного заповедника. – Ставрополь, 1991. – 137 С.
16. Воробьева Ф.М., Онипченко В.Г. Виды лишайников и грибов Красных книг СССР и РСФСР в Тебердинском заповеднике // Растения Красных книг в заповедниках России. – М.: Изд-во ЦНИЛ ОХиЗ Михсельхоза РФ, 1994. – С. 151–153.
17. Воробьева Ф.М., Онипченко В.Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника. Анноированный список видов / под ред. И.А. Губанова. – М.: Гриф и К, 2001. – 101 с.
18. Воронич Н.С. Влияние дополнительного внесения элементов минерального питания на альпийские ковры Северо–Западного Кавказа // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2007. – Т. 27. – С. 90–103.
19. Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. – Санкт–Петербург:, 1915. – 355 с.

20. Герасимова М.А., Доколина Е.А., Онопченко В.Г. Изменение наземной биомассы растений альпийских ковров при увеличении доступности почвенных ресурсов // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2005. – Т. 30. – С. 35–56.
21. Герасимова М.А., Захаров А.А., Онопченко В.Г. Оценка изменений условий среды вдоль градиента мощности снежного покрова на альпийских коврах с помощью шкал Э. Ландольта // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2003. – Т. 20. – С. 118–122.
22. Голиков К.А., Онопченко В.Г. Демутационная динамика альпийских пустошей после экспериментального затенения // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2003. – Т. 20. – С. 125–140.
23. Гришина Л.А., Онопченко В.Г., Макаров М.И. Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 88 с.
24. Гроссгейм А.А. Растительный покров Кавказа. – М.: МОИП, 1948. – 268 с.
25. Егоров А.В., Онопченко В.Г. Ревизия субнивальной флоры Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2003. – Т. 20. – С. 54–59.
26. Елумеева Т.Г. Влияние удаления доминирующих видов *Festuca varia* Haenke и *Nardus stricta* L. на состав пестроовсянищевого луга // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2004а. – Т. 21. – С. 55–61.
27. Елумеева Т.Г. Естественная разногодичная динамика альпийской лишайниковой пустоши // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2005. – Т. 30. – С. 74–89.
28. Елумеева Т.Г. Пространственно–временная динамика пестроовсянищевого луга Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2004б. – Т. 21. – С. 30–38.
29. Елумеева Т.Г., Салпагаров А.Д., Онопченко В.Г. Динамика температуры и количества осадков на территории Карачаево–Черкесской республики во второй половине XX века // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2007. – Т. 27. – С. 20–29.

30. Ермолаева О.Ю. Петрофитные сообщества высокогорных известняковых массивов Западного Кавказа // Растительность России. – 2007. – Т. 10. – С. 23–37.
31. Захаров А.А., Герасимова М.А., Онипченко В.Г. Зависимость распределения растений альпийских ковров от мощности снежного покрова // Бюлл. МОИП. Отд.биол. – 2002. – Т. 107. – № 5. – С. 80–83.
32. Зенякин С.А., Макаров М.И. Примитивно–щебнистые почвы субнивального пояса Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2003. – Т. 20. – С. 38–53.
33. Зенякин С.А., Онипченко В.Г. Опыт оценки масштабов роющей деятельности кавказского крота (*Talpa caucasica* Satunin) на альпийском лугу Тебердинского заповедника // Бюлл. МОИП. Отд.биол. – 1997. – Т. 102. – № 3. – С. 52–53.
34. Зернов А., Онипченко В.Г. Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской республики. – М.: КМК, 2015. – 454 с.
35. Игнатова Е.А., Игнатов М.С., Константинова,Н.А., Золотов В.И., Онипченко В.Г. Флора мохообразных Тебердинского заповедника // Флора и фауна заповедников. – 2008. – Т. 112. – С. 1–87.
36. Игнатова Е.А., Ваня Й., Воробьева Ф.М., Игнатов М.С., Онипченко В.Г. Бриофлора Тебердинского заповедника. – М.: ГБС АН СССР, 1988. – 44 с.
37. Ильина И.О. Долговременные изменения состава и структуры альпийских лишайниковых пустошей и пестроовсянницевых лугов при пересадках в другие сообщества // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2004. – Т. 21. – С. 62–74.
38. Кизилова А.К., Степанов А.Л., Макаров М.И. Микробная трансформация соединений азота и углерода в горно–луговой альпийской почве хребта Малая Хатипара // Вестник МГУ. Серия 17. Почвоведение. – 2005. – Т. 1. – С. 40–43.
39. Кипкеева П.А., Потапенко Ю.Я. Геоэкологическая ситуация в пределах днища долины реки Теберды (Северный Кавказ) // Известия ДПГУ. – 2016. – Т. 10. – № 3. – С. 108–112.

40. Кораблев А.П., Смирнов В.Э. Функциональное разнообразие растительности и жизненные формы растений. – 2017. – С. 172–178.
41. Корякина В. Естественные сенокосы севера и их рациональное использование. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 117 с.
42. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / под ред. Ю.П. Трутнев, Л.В. Бардунов, В.С. Новиков. – М., 2008. – 856 с.
43. Леошкина Н.А., Макаров М.И., Петрова С.В., Онипченко В.Г. Аккумуляция азота и фосфора в альпийских фитоценозах при изменении доступности элементов минерального питания // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2005. – Т. 30. – С. 20–34.
44. Логвиненко О.А., Онипченко В.Г. Семенная продуктивность альпийских растений // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 1999. – Т. 15. – С. 51–63.
45. Любезнова Н.В. Пространственная структура и динамика численности побегов *Agrostis vinealis* spp. *planifolia* (С.Koch.) Tzvel. и *Anthoxanthum odoratum* L. // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2004. – Т. 21. – С. 39–45.
46. Мазинг В.В. Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии / под ред. Т.А. Работнова, Е.М. Лавренко. – М.: Наука, 1973. – С. 148–156.
47. Макаров М.И., Онипченко В.Г., Малышева Т.И., Булатникова И.В., Вертелина О.С. Биологический круговорот и роль растений в формировании свойств почв альпийских экосистем Северо–Западного Кавказа // Вестник МГУ. Серия 17. Почвоведение. – 1999. – Т. 3. – С. 29–37.
48. 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 // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2007а. – Т. 27. – С. 42–52.
49. Макаров М.И., Онипченко В.Г., Малышева Т.И., Салпагаров А.Д. Сезонная динамика температуры почвы и некоторые параметры климата в экосистемах альпийского стационара «Малая Хатипара» // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2007б. – Т. 27. – С. 30–41.

50. 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. – Т. 1. – С. 62–71.
51. Марков М.В. Популяционная биология растений. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 387 с.
52. Меницкий Ю.Л. Конспект видов семейства *Apiaceae (Umbelliferae)* флоры Кавказа // Ботанический журнал. – 1991. – Т. 76. – № 12. – С. 1749–1764.
53. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Введение в современную науку о растительности. – М., ГЕОС, 2017. – 280 с.
54. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.
55. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. – Уфа: Гилем, 2012. – 488 с.
56. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фиотценологии. – М.: Наука, 1983. – 135 с.
57. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. – М.: Мир, 1992. – 182 с.
58. Наринян С.Г. К вопросу о возрастных группах растений альпийских ковров в связи с надземной и подземной ярусностью // Доклады АН АрмССР. – 1948. – Т. 9. – № 2. – С. 81–84.
59. Онипченко В.Г. Альпийские лишайниковые пустоши в системе высокогорных сообществ // Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М.: Изд-во МГУ, 1986а. – С. 4–8.
60. Онипченко В.Г. Состав, структура и продуктивность фитоценозов // Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М.: Изд-во МГУ, 1986б. – С. 4–8.
61. Онипченко В.Г. Структура, фитомасса и продуктивность альпийских лишайниковых пустошей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1985. – Т. 90. – № 1. – С. 59–66.
62. Онипченко В.Г. Типификация некоторых ассоциаций скально-осыпной растительности северо-западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2002. – Т. 107. – № 3. – С. 88–89.

63. Онипченко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1990. – Т. 95. – № 6. – С. 52–62.
64. Онипченко В.Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. – 2. – М.: КРАСАНД, 2014. – 576 с.
65. Онипченко В.Г. *Narthecium balansae* Briq.(*Liliaceae*) – новый вид для Северного Кавказа и России в целом // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1995. – Т. 100. – № 1. – С. 86–87.
66. Онипченко В.Г., Вертелина О., Макаров М.И. Пространственная гетерогенность высокогорных фитоценозов и свойств почвы // Почвоведение. – 1998. – № 6. – С. 689–695.
67. Онипченко В.Г., Зернов А.С., Воробьева Ф.М. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) / под ред. И.А. Губанов. – М.: Макс Пресс, 2011. – 144 с.
68. Онипченко В.Г., Лаврова Т.В. *Ligusticum caicasicum* Somm.et Levier – новый вид для флоры Северного Кавказа // Флора Нижнего Дона и Северного Кавказа: структура, динамика, охрана, проблемы использования. – Ростов–на–Дону, 1991. – С. 78–80.
69. Онипченко В.Г., Онищенко В.В. Климатические особенности альпийских пустошей // Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – С. 9–24.
70. Онипченко В.Г., Устинова Я.А. Сезонная динамика альпийских фитоценозов Тебердинского заповедника (Северо–Западный Кавказ) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1993. – Т. 98. – № 6. – С. 71–79.
71. Онищенко В.В., Салпагаров Д.С., Салпагаров А.Д. Природно–географическая характеристика Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2006. – Т. 42. – С. 105–131.
72. Онищенко В.В., Шилова О.А. Динамика некоторых климатических характеристик в условиях высокогорья // Экологические исследования на Северо-Западном Кавказе. – М.: МЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1985. – С. 141–152.
73. Павлов В.Н., Онипченко В.Г., Салпагаров А.Д., Семенов У.А., Макаров М.И., Елумеева Т.Г. 25–летие научного содружества Тебердинского заповедника и Московского университета: история комплексных исследований

высокогорных экосистем // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2003. – Т. 20. – С. 9–37.

74. Павлов В.Н., Онипченко В.Г., Елумеева Т.Г., Салпагаров А.Д. Экологические исследования высокогорий Тебердинского заповедника на современном этапе // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2005. – Т. 30. – С. 9–19.

75. Павлов В.Н., Онипченко В.Г. Растительность высокогорий // Итоги науки и техники (ВИНИТИ АН СССР). Сер. Ботаника. – 1987. – Т. 7. – С. 3–83.

76. Панютин П.С. Высокотравье Западного Кавказа // Изв. Гос. геогр. об-ва. – 1939. – Т. 71. – № 9. – С. 1339–1351.

77. Покаржевская Г.А., Онипченко В.Г. Биоморфологический анализ видового состава альпийских сообществ Северо–Западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1995. – Т. 100. – № 2. – С. 50–58.

78. Поливанова Н.Н. Тебердинский заповедник // Заповедники Кавказа / под ред. В.Е. Соколова, Е.Е. Сыроежковского. – М.: Мысль, 1990. – С. 18–34.

79. Поплавская Г.И. Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания-Нова // Жур.Рус.Бот.Общ. – 1923. – Т. 9.

80. Работнов Т.А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1975. – Т. 80. – № 2. – С. 5–17.

81. Работнов Т.А. История Фитоценологии – 1995. – 95 с.

82. Работнов Т.А. Луговедение. – М.: Изд-во МГУ, 1984. – 320 с.

83. Работнов Т.А. Об эколого-биологическом и ценологическом своеобразии видов на примере луговых растений // Тр. МОИП. – 1966. – Т. 27. – С. 139–153.

84. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 292 с.

85. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 353 с.

86. Работнов Т.А. Экология луговых трав. – М.: Изд-во МГУ, 1985. – 176 с.

87. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно–геоботаническое изучение земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.

88. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Советская ботаника. – 1935. – Т. 4. – С. 25–40.
89. Романовский Ю.Э. Конкуренция за флуктуирующий ресурс: эволюционные и экологические последствия // Журнал общей биологии. – 1989а. – Т. 50. – № 3. – С. 304–315.
90. Романовский Ю.Э. Современное состояние концепции стратегии жизненного цикла // Биологические науки. – 1989б. – Т. 11. – С. 18–31.
91. Салпагаров А.Д. Ландшафты Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2005. – Т. 30. – С. 179–185.
92. Салпагаров А.Д., Онипченко В.Г., Игнатова Е.А., Бакалин В.А. Новые находки для флоры Тебердинского заповедника (Северный Кавказ) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2005. – Т. 110. – № 3. – С. 84.
93. Серебряков А.К. Почвы Тебердинского государственного заповедника // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 1957. – Т. 1. – С. 51–84.
94. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 379 с.
95. Справочник по климату СССР. Вып. 13. – Л.: Гидрометеиздат, 1990. – 278 с.
96. Текеев Д.К. Реакция растений альпийских лишайниковых пустошей и пестроовсянищевых лугов на разные режимы дефолиации // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2005. – Т. 30. – С. 115–138.
97. Текеев Д.К., Семенова Р.Б. Устойчивость альпийских растений северо-западного Кавказа к отчуждению надземной биомассы. – Кисловодск: МИЛ, 2010. – 176 с.
98. Тетевина И.О. Долговременные изменения состава и структуры гераниево-копеечниковых лугов и альпийских ковров при пересадках участков их дернины в другие сообщества // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2005. – Т. 30. – С. 90–104.
99. Тиунов Н.А., Гнездилов В.М., Онипченко В.Г. Насекомые-фитофаги в альпийских фитоценозах: оценка пищевых предпочтений и роли в

сообществах // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2004. – Т. 21. – С. 156–169.

100. Тушинский Г.К. Геоморфологический очерк Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 1957. – Vol. 1. – С. 3–49.

101. Флора СССР / под ред. Б.К. Шишкина, Е.Г. Боброва. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 802 с.

102. Фомин С.В., Онипченко В.Г., Сеннов А.В. Питание и роющая деятельность кустарниковой полевки (*Pitymys majori* Thos.) в альпийских сообществах северо-западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1989. – Т. 94. – № 3. – С. 6–13.

103. Чанталадзе Н.И. Дыхательная способность некоторых растений Центрального Кавказа // Ботанический журнал. – 1984. – Т. 69. – № 10. – С. 1352–1354.

104. Шидаков И.И., Онипченко В.Г. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 2007. – Т. 11. – № 4. – С. 42–50.

105. Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 400 с.

106. Шулаков А.А., Егоров А.В., Онипченко В.Г. Филогенетический анализ растительных сообществ высокогорий Тебердинского заповедника // Журнал общей биологии. – 2016. – Т. 77. – № 2. – С. 135–144.

107. Эбзеева М.А. Экспериментальный подсев *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum* в фитоценозы альпийских ковров Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного заповедника. – 2003. – Т. 20. – С. 176–180.

108. Abramova L.M. Expansion of invasive alien plant species in the republic of Bashkortostan, the Southern Urals: Analysis of causes and ecological consequences // Russian journal of ecology. – 2012. – Vol. 43. – № 5. – P. 352–357.

109. Ackerly D.D., Cornwell W.K. A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components // Ecology Letters. – 2007. – Vol. 10. – № 2. – P. 135–145.

110. Adler P.B., Rislambers J., Levine J.M. A niche for neutrality // *Ecology Letters*. – 2007. – Vol. 10. – № 2. – P. 95–104.
111. Aiba M., Sasaki T., Katabuchi M., Takafumi H., Hiura T., Matsuzaki S.-I.S. Robustness of trait distribution metrics for community assembly studies under the uncertainties of assembly processes // *Ecology*. – 2013. – Vol. 94. – № 12. – P. 2873–2885.
112. Alley T.R. Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche // *Acta Biotheoretica*. – 1982. – Vol. 179. – № 1. – P. 165–179.
113. Baraloto C., Rabaud S., Molto Q., Blanc L., Fortunel C., Hérault B., Dávila N., Mesones I., Rios M., Valderrama E., Fine P.V.A. Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests // *Global Change Biology*. – 2011. – Vol. 17. – № 8. – P. 2677–2688.
114. Baraloto C., Hardy O.J., Paine C.E.T., Dexter K.G., Cruaud C., Dunning L.T., Gonzalez M.A., Molino J.F., Sabatier D., Savolainen V., Chave J. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities // *Journal of Ecology*. – 2012. – Vol. 100. – № 3. – P. 690–701.
115. Barba–Escoto L., Ponce-Mendoza A., García-Romero A., Calvillo-Medina R.P. Plant community strategies responses to recent eruptions of Popocatepetl volcano, Mexico // *Journal of Vegetation Science*. – 2019. – Vol. 30. – № 2. – P. 375–385.
116. Beikircher B., Mayr S. The hydraulic architecture of *Juniperus communis* L. ssp. *communis*: Shrubs and trees compared // *Plant, Cell and Environment*. – 2008. – Vol. 31. – № 11. – P. 1545–1556.
117. Bello de F., Vandewalle M., Reitalu T., Lepš J., Prentice H.C., Lavorel S., Sykes M.T. Evidence for scale– and disturbance–dependent trait assembly patterns in dry semi–natural grasslands // *Journal of Ecology*. – 2013a. – Vol. 101. – № 5. – P. 1237–1244.
118. Bello de F., Carmona C.P., Mason N.W.H., Sebastià M.T., Lepš J. Which trait dissimilarity for functional diversity: Trait means or trait overlap? // *Journal of Vegetation Science*. – 2013b. – Vol. 24. – № 5. – P. 807–819.
119. Bello F. de, Lavorel S., Lavergne S., Albert C.H., Boulangeat I., Mazel F., Thuiller W. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure

of plant communities: A case study in the French Alps // *Ecography*. – 2013. – Vol. 36. – № 3. – P. 393–402.

120. Belyea L.R., Lancaster J. Assembly Rules within a Contingent Ecology // *Oikos*. – 1999. – Vol. 56. – № 2. – P. 177–181.

340. Botta-Dukat Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits // *Journal of Vegetation Science*. – 2005. – Vol. 16. – P. 533–540.

121. Borgy B., Reboud X., Gaba S. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. – 2017. – Vol. 25. – P. 29–44.

122. Boulangeat I., Lavergne S., Van Es J., Garraud L., Thuiller W. Niche breadth, rarity and ecological characteristics within a regional flora spanning large environmental gradients // *Journal of Biogeography*. – 2012. – Vol. 39. – № 1. – P. 204–214.

123. Braun-Blanquet J., Pavillard J. Vocabulaire de sociologie vegetale / J. Braun-Blanquet, J. Pavillard. – 3. – Montpellier: Roumegous&Dehan, 1928. – 23 p.

124. Brooks D.R., McLennan D.A. Phylogeny Ecology and Behavior / D.R. Brooks, D.A. McLennan. – University of Chicago Press, 1991.

125. Bruelheide H., Dengler J., Purschke O. Global trait–environment relationships of plant communities // *Nature Ecology and Evolution*. – 2018. – Vol. 2. – № 12. – P. 1906–1917.

126. Burns K.C. Patterns in the assembly of an island plant community // *Journal of Biogeography*. – 2007. – Vol. 34. – № 5. – P. 760–768.

127. Butterfield B.J., Anderson R.S., Holmgren C.A., Betancourt J.L. Extinction debt and delayed colonization have had comparable but unique effects on plant community–climate lags since the Last Glacial Maximum // *Global Ecology and Biogeography*. – 2019. – Vol. 28. – № 8. – P. 1067–1077.

128. Caccianiga M., Luzzaro A., Pierce S., Ceriani R.M., Cerabolini B. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification // *Oikos*. – 2006. – Vol. 112. – № 1. – P. 10–20.

129. Cadotte M.W., Cavender-Bares J., Tilman D., Oakley T.H. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity // *PLoS ONE*. – 2009. – Vol. 4. – № 5. – P. 1–9.

130. Cain M.L., Bowman W.D., Hacker S.D. Ecology. – Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2014. – 596 p.
131. Carlson B.Z., Choler P., Renaud J., Dedieu J.P., Thuiller W. Modelling snow cover duration improves predictions of functional and taxonomic diversity for alpine plant communities // *Annals of Botany*. – 2015. – Vol. 116. – № 6. – P. 1023–1034.
132. Carlucci M.B., Seger G.D.S., Sheil D. Phylogenetic composition and structure of tree communities shed light on historical processes influencing tropical rainforest diversity // *Ecography*. – 2017. – Vol. 40. – № 4.
133. Carmona E.C., Luque M.M., Tendero F.V. The plant communities of the *Asplenietea trichomanis* in the SW Iberian Peninsula // *Folia Geobotanica*. – 1997. – Vol. 32. – № 4. – P. 361–376.
134. Castedo Dorado F., Diéguez-Aranda U., Barrio Anta M., Sánchez Rodríguez M., von Gadow K. A generalized height–diameter model including random components for radiata pine plantations in northwestern Spain // *Forest Ecology and Management*. – 2006. – Vol. 229. – № 1–3. – P. 202–213.
135. Cavender-Bares J., Kozak K.H., Fine P.V.A., Kembel S.W. The merging of community ecology and phylogenetic biology // *Ecology Letters*. – 2009. – Vol. 12. – № 7. – P. 693–715.
136. Cerabolini B.E.L., Brusa G., Ceriani R.M., de Andreis R., Luzzaro A., Pierce S. Can CSR classification be generally applied outside Britain? // *Plant Ecology*. – 2010a. – Vol. 210. – № 2. – P. 253–261.
137. Cerabolini B.E.L., Brusa G., Ceriani R.M., De Andreis R., Luzzaro A., Pierce S. Can CSR classification be generally applied outside Britain? // *Plant Ecology*. – 2010b. – Vol. 210. – № 2. – P. 253–261.
138. Chalmandrier L. Europe PMC Funders Group Europe PMC Funders Author Manuscripts A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns. – 2014. – Vol. 24. – № 5. – P. 853–864.
139. Chalmandrier L., Münkemüller T., Colace M.P., Renaud J., Aubert S., Carlson B.Z., Clément J.C., Legay N., Pellet G., Saillard A., Lavergne S., Thuiller W. Spatial scale and intraspecific trait variability mediate assembly rules in alpine grasslands // *Journal of Ecology*. – 2017. – Vol. 105. – № 1. – P. 277–287.

140. Chapin F.S., Bret-Harte M.S., Hobbie S.E., Zhong H. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. Vol. 7. – 1996a. – №. 3. – C. 347-358.
142. Chase J.M. Ecological niche theory // The theory of ecology. – 2011. – P. 93–107.
143. Clark C.M., Flynn D.F.B., Butterfield B.J., Reich P.B. Testing the Link between Functional Diversity and Ecosystem Functioning in a Minnesota Grassland Experiment // PLoS ONE. – 2012. – Vol. 7. – № 12.
144. Colwell R., Rangel T.F. Hutchinson's duality: the once and future niche // PNAS. – 2009. – Vol. 106. – P. 19651–19658.
145. Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., ter Steege H., Morgan H.D., van der Heijden M.G.A., Pausas J.G., Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. Aust. J. Bot. 51, 335–380. // Aust. J. Bot. – 2003. – Vol. 51. – P. 335–380.
146. Cornwell W.K., Ackerly D.D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environment // Ecological Monographs. – 2009. – Vol. 79. – № 1. – P. 109–126.
147. Cornwell W.K., Schwilk D.W., Ackerly D.D. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume // Ecology. – 2006. – Vol. 87. – № 6. – P. 1465–1471.
148. Craven D., Hall J.S., Berlyn G.P., Ashton M.S., van Breugel M. Environmental filtering limits functional diversity during succession in a seasonally wet tropical secondary forest // Journal of Vegetation Science. – 2018. – Vol. 29. – № 3. – P. 511–520.
149. Dahlgren J.P., Eriksson O., Bolmgren K., Strindell M., Ehrlén J. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession // Journal of Vegetation Science. – 2006. – Vol. 17. – № 5. – P. 577–582.
150. Deyn G.B., Cornelissen J.H.C., Bardgett R.D. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes // Ecology Letters. – 2008. – Vol. 11. – № 5. – P. 516–531.

151. Diamond J.M. Assembly of Species Communities // Ecology and Evolution of Communities / eds. J.M. Diamond, M.L. Cody. – Boston: Harvard University Press, 1975. – P. 342–344.
152. Dias A.T.C., Berg M.P., de Bello F., Van Oosten A.R., Bílá K., Moretti M. An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery // Journal of Ecology. – 2013. – Vol. 101. – № 1. – P. 29–37.
153. Diaz S., Cabido M., De Correo C., Díaz S. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change // Journal of Vegetation Science. – 1997. – Vol. 8. – № 4. – P. 463–474.
154. Díaz S., Kattge J., Cornelissen J.H.C. The global spectrum of plant form and function // Nature. – 2016. – Vol. 529. – № 7585.
155. Diaz S., Cabido M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change // Journal of Vegetation Science. – 1997. – Vol. 8. – № 4. – P. 463–474.
156. Díaz S., Cabido M. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes // Trends in Ecology and Evolution. – 2001. – Vol. 16. – № 11. – P. 646–655.
157. Diaz S., Cabido M., Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale // Journal of Vegetation Science. – 1998. – Vol. 9. – № 1. – P. 113–122.
158. Dirnböck T., Dullinger S. Habitat distribution models, spatial autocorrelation, functional traits and dispersal capacity of alpine plant species // Journal of Vegetation Science. – 2004. – Vol. 15. – № 1. – P. 77–84.
159. Dubuis A., Rossier L., Pottier J., Pellissier L., Vittoz P., Guisan A. Predicting current and future spatial community patterns of plant functional traits // Ecography. – 2013. – Vol. 36. – № 11. – P. 1158–1168.
160. Dupré C. How to determine a regional species pool: A study in two Swedish regions // Oikos. – 2000. – Vol. 89. – № 1. – P. 128–136.
161. Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Rovnaia E.N., Wu Y., Werger M.J.A. Alpine plant communities of Tibet and Caucasus: in quest of functional convergence // Botanica Pacifica. – 2015. – Vol. 4. – № 1. – P. 1–10.

162. Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Cornelissen J.H.C., Semenova G. V., Perevedentseva L.G., Freschet G.T., van Logtestijn R.S.P., Soudzilovskaia N.A. Is intensity of plant root mycorrhizal colonization a good proxy for plant growth rate, dominance and decomposition in nutrient poor conditions? // *Journal of Vegetation Science*. – 2018. – Vol. 29. – № 4. – P. 715–725.
163. Emerson B.C., Gillespie R.G. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2008. – Vol. 23. – № 11. – P. 619–630.
164. Falster D.S., M. Westoby. Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. // *Journal of Ecology*. – 2005. – Vol. 93. – P. 521–535.
165. Faucon M.P., Houben D., Lambers H. Plant Functional Traits: Soil and Ecosystem Services // *Trends in Plant Science*. – 2017. – Vol. 22. – № 5. – P. 385–394.
166. Flynn D.F.B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T., Molinari N., Richers B.T., Lin B.B., Simpson N., Mayfield M.M., DeClerck F. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa // *Ecology Letters*. – 2009. – Vol. 12. – № 1. – P. 22–33.
167. Fontana V., Kohler M., Niedrist G., Bahn M., Tappeiner U., Frenck G. Decomposing the land–use specific response of plant functional traits along environmental gradients // *Science of the Total Environment*. – 2017. – Vols. 599–600. – P. 750–759.
168. Fukami T. Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2015. – Vol. 46. – № 1.
169. Fukami T., Bezemer T.M., Mortimer S.R., Putten W.H. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly // *Ecology Letters*. – 2005. – Vol. 8. – № 12. – P. 1283–1290.
170. Funk J.L., Larson J.E., Ames G.M., Butterfield B.J., Cavender-Bares J., Firn J., Laughlin D.C., Sutton-Grier A.E., Williams L., Wright J. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes // *Biological Reviews*. – 2017. – Vol. 92. – № 2. – P. 1156–1173.

171. Garnier E., Laurent G., Bellmann A., Debain S., Berthelie S., Ducout B., Roumet C., Navas M.-L. Consistency leaf traits species ranking based on functional leaf traits // *New Phytologist*. – 2001. – Vol. 152. – № 1. – P. 69–83.
172. Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K. *Plant Functional Diversity* – Oxford, 2015. – 231 p.
173. Garnier E., Shipley B. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content // *Functional Ecology*. – 2001. – Vol. 15. – № 5. – P. 688–695.
174. Gause G.F. *The struggle for existence* – Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. – 163 p.
175. Gerhold P., Pärtel M., Liira J., Zobel K., Prinzing A. Phylogenetic structure of local communities predicts the size of the regional species pool // *Journal of Ecology*. – 2008. – Vol. 96. – № 4. – P. 709–712.
176. Giorgi A., Bononi M., Tateo F., Cocucci M. Yarrow (*Achillea millefolium* L.) growth at different altitudes in Central Italian alps: biomass yield, oil content and quality // *Journal of herbs, spices and medicinal plants*. – 2005. – Vol. 11. – № 3. – P. 47–58.
177. Gitay H., Noble I.R. *Middle East and arid Asia // The Regional Impacts of Climate Change: An Assessment of Vulnerability*. – Cambridge: Cambridge Univ. Press., 1998. – P. 231–252.
178. Gleason H.A. Further views on the succession–concept // *Ecology*. – 1927. – Vol. 8. – P. 299–326.
179. Godoy O., Kraft N.J.B., Levine J.M. Phylogenetic relatedness and the determinants of competitive outcomes // *Ecology Letters*. – 2014. – Vol. 17. – № 7.
180. Goldberg D.E. Influence of competition at the community level: an experimental version of the null models approach // *Ecology*. – 1994. – Vol. 75. – № 5. – P. 1503–1506.
181. Gotelli N.J. Null model analysis of species co–occurrence patterns // *Ecology*. – 2000. – Vol. 81. – № 9. – P. 2606–2621.
182. Gotelli N.J. Research frontiers in null model analysis // *Global Ecology and Biogeography*. – 2001. – Vol. 10. – № 4. – P. 337–343.

183. Götzenberger L., de Bello F., Bråthen K.A. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects // *Biological Reviews*. – 2012. – Vol. 87. – № 1. – P. 111–127.
184. Götzenberger L., Botta-Dukát Z., Lepš J., Pärtel M., Zobel M., de Bello F. Which randomizations detect convergence and divergence in trait-based community assembly? A test of commonly used null models // *Journal of Vegetation Science*. – 2016. – Vol. 27. – P. 1275–1287.
185. Gravel D., Canham C.D, Beaudet M., Messier C. Reconciling niche and neutrality: The continuum hypothesis // *Ecology Letters*. – 2006. – Vol. 9. – № 4. – P. 399–409.
186. Grime J.P. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties* – Chichester: John Wiley and Sons, 2001. – 176 p.
187. Grime J.P. *Plant strategies and vegetation processes*. / J.P. Grime. – Chichester: J.Wiley and Sons, 1979. – 371 p.
188. Grime J.P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences // *Journal of Vegetation Science*. – 2006. – Vol. 17. – P. 255–260.
189. Grime J.P. Vegetation classification by reference to strategies // *Nature*. – 1974. – Vol. 250. – P. 26.
190. Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. *Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species.*(*Agrostis* spp., pp. 58–65.) Unwin Hyman // London, England, UK. – 1988.
191. Grishina L.A., Onipchenko V.G., Makarov M.I., Vanyasin V.A. Changes in properties of Mountain–Meadow alpine soils of the Northwestern Caucasus under different ecological conditions // *Eurasian Soil Science*. – 1993. – Vol. 25. – № 9. – P. 1–12.
192. Hamilton N. Ggtern: An Extension to “ggplot2”, for the Creation of Ternary Diagrams. R package version 2.2.2. – 2018.
193. Hardy O.J. Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: Statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community // *Journal of Ecology*. – 2008. – Vol. 96. – № 5. – P. 914–926.

194. Hermy M., Stieperaere H. Capitalists and proletarians: an early theory of plant strategies // *Oikos*. – 1985. – P. 364–366.
195. Hodgson J.G., Wilson P.J., Hunt R., Grime J.P., Thompson K. Allocating C–S–R plant functional types: a soft approach to a hard problem // *Oikos*. – 1999. – Vol. 85. – P. 282–294.
196. Hodgkinson I.D., Coulson S.J., Webb N.R. Community assembly along proglacial chronosequences in the high Arctic: Vegetation and soil development in north-west Svalbard // *Journal of Ecology*. – 2003. – Vol. 91. – № 4. – P. 651–663.
197. Hubbell S.P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Functional Ecology*. – 2005. – Vol. 19. – № 1. – P. 166–172.
198. Hubbell S.P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // *Functional Ecology*. – 2005. – Vol. 19. – № 1. – P. 166–172.
199. Hulshof C.M., Swenson N.G. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: An example from a Costa Rican dry forest // *Functional Ecology*. – 2010. – Vol. 24. – № 1. – P. 217–223.
200. Huseyinoglu R., Yalcin. Competitive E., stress-tolerant and ruderal based classification of some plant species in an Alpine community of the Giresun Mountains in Turkey // *Journal of Environmental Biology*. – 2017. – Vol. 38. – № 5. – P. 761.
201. Janeček Š., de Bello F., Horník J., Bartoš M., Černý T., Doležal J., Dvorský M., Fajmon K., Janečková P., Jiráská Š., Mudrák O., Klimešová J. Effects of land–use changes on plant functional and taxonomic diversity along a productivity gradient in wet meadows // *Journal of Vegetation Science*. – 2013. – Vol. 24. – № 5. – P. 898–909.
202. Jia P., Bayaerta T., Li X., Du G. Relationships between Flowering Phenology and Functional Traits in Eastern Tibet Alpine Meadow // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. – 2011. – Vol. 43. – № 4. – P. 585–592.
203. Johnson A.L., Borowy D., Swan C.M. Land use history and seed dispersal drive divergent plant community assembly patterns in urban vacant lots // *Journal of Applied Ecology*. – 2018. – Vol. 55. – № 1. – P. 451–460.

204. Jones J.M. The r–K–Selection continuum // *The American Naturalist*. – 1976. – Vol. 110. – № 972. – P. 320–323.
205. Jung V., Violle C., Mondy C., Hoffmann L., Muller S. Intraspecific variability and trait-based community assembly // *Journal of Ecology*. – 2010. – Vol. 98. – № 5. – P. 1134–1140.
206. Kattge J., Díaz S., Lavorel S. TRY – a global database of plant traits // *Global Change Biology*. – 2011. – Vol. 17. – № 9. – P. 2905–2935.
207. Kelt D.A., Taper M.L., Meserve P.L. Assessing the impact of competition on community assembly: a case study using small mammals // *Ecology*. – 2015. – Vol. 76. – № 4. – P. 1283–1296.
208. Kikvidze Z., Pugnaire F.F., Brooker R.W.R., Choler P., Lortie C.J., Michalet R., Callaway R.M. Linking Patterns and Processes in Alpine Plant Communities: a Global Study // *Ecology*. – 2005. – Vol. 86. – № 6. – P. 1395–1400.
209. Kleyer M., Bekker R.M., Knevel I.C. The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora // *Journal of Ecology*. – 2008. – Vol. 96. – № 6. – P. 1266–1274.
210. Komac B., Pladevall C., Domènech M., Fanlo R. Functional diversity and grazing intensity in sub–alpine and alpine grasslands in Andorra // *Applied Vegetation Science*. – 2015. – Vol. 18. – № 1. – P. 75–85.
211. Körner C. *Alpine Plant Life*. Vol. 53. *Alp. Plant Life*. – 2003. – 1689–1699 p.
212. Körner C. *Plant ecology at high elevations* // *Alpine Plant Life*. – 1999. – P. 1–5.
213. Kraft N.J.B., Cornwell W.K., Webb C.O., Ackerly D.D. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities // *American Naturalist*. – 2007. – Vol. 170. – № 2. – P. 271–283.
214. Kraft N.J.B., Ackerly D.D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest // *Ecological Monographs*. – 2010. – Vol. 80. – № 3. – P. 401–422.
215. Kunstler G., Lavergne S., Courbaud B., Thuiller W., Vieilledent G., Zimmermann N.E., Kattge J., Coomes D.A. Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity:

Implications for forest community assembly // *Ecology Letters*. – 2012. – Vol. 15. – № 8. – P. 831–840.

216. Lamont B.B., Groom P.K., Williams M., Lama T.H. Density and thickness: Recognizing different leaf shapes and correcting for their nonlaminarity // *New Phytologist*. – 2015. – Vol. 207. – № 4. – P. 942–947.

217. Lattanzi F.A., Berone G.D., Feneis W., Schnyder H. ¹³C-labeling shows the effect of hierarchy on the carbon gain of individuals and functional groups in dense field stands // *Ecology*. – 2012. – Vol. 93. – № 1. – P. 169–179.

218. Laughlin D.C., Leppert J.J., Moore M.M., Sieg C.H. A multi-trait test of the leaf–height–seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora // *Functional Ecology*. – 2010. – Vol. 24. – № 3. – P. 493–501.

219. Lavorel S., Díaz S., Cornelissen J.H.C., Garnier E., Harrison S.P., McIntyre S., Pausas J.G., Pérez-Harguindeguy N., Roumet C., Urcelay C. Chapter 13 Plant Functional Types: Are We Getting Any Closer to the Holy Grail? // *Book Chapter*. – 2007. – № i. – P. 1–39.

220. Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J., Forbes T.D.A. Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1997. – Vol. 12. – № 12. – P. 474–478.

221. Lavorel S., Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail // *Functional Ecology*. – 2002. – Vol. 16. – № Essay Review. – P. 545–556.

222. Lebrija-trejos E., Pérez-garcía E.A., Meave J.A., Bongers F., Poorter L. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system Published by: Ecological Society of America Functional traits and environmental drive community filtering in a species-rich tropical system assembly // *Ecology*. – 2010. – Vol. 91. – № 2. – P. 386–398.

223. Levin S.A. Community Equilibria and Stability, and an Extension of the Competitive Exclusion Principle // *The American naturalist*. – 1970. – Vol. 104. – № 939. – P. 413–423.

224. Li Y., Luo T., Lu Q. Plant height as a simple predictor of the root to shoot ratio: evidence from alpine grasslands on the Tibetan Plateau // *Journal of Vegetation Science*. – 2008. – Vol. 19. – № 2. – P. 245–252.

225. Li Y., Shipley B. An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method // PLoS ONE. – 2017. – Vol. 12. – № 4. – P. 1–17.
226. Liebold M. A. The niche concept revisited: Mechanistic models and community context // Ecology. – 1995. – Vol. 76. – № 5. – P. 1371–1382.
227. Liu Y., Fan J., Harris W., Shao Q., Zhou Y., Wang N. Effects of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on net ecosystem carbon exchange of grassland in the Three Rivers Headwaters region, Qinghai–Tibet, China // Plant and Soil. – 2013. – Vol. 366. – № 1–2. – P. 491–504.
228. Lohbeck M., Lebrija-Trejos E., Martínez-Ramos M., Meave J.A., Poorter L., Bongers F. Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession // PLoS ONE. – 2015. – Vol. 10. – № 4. – P. 1–15.
229. Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I., Callaway R.M. Rethinking plant community theory // Oikos. – 2004. – Vol. 107. – № 2. – P. 433–438.
230. Losos J.B., Ricklefs R.E. The theory of island biogeography revisited. – Princeton, Oxford: University Press, 2009. – 475 p.
231. MacArthur R., Wilson E.O. The theory of island biogeography. – Princeton, Oxford: Princeton university press, 2001. – 224 p.
232. Makarov M.I., Glaser B., Zech W., Malysheva T.I., Bulatnikova I.V., Volkov A.V. Nitrogen dynamics in alpine ecosystems of the northern Caucasus // Plant and Soil. – 2003. – Vol. 256. – № 2. – P. 389–402.
233. Mark A.F., Korsten A.C., Guevara D.U., Dickinson K.J.M., Humar-Maegli T., Michel P., Halloy S.R.P., Lord J.M., Venn S.E., Morgan J.W., Whigham P.A., Nielsen J.A. Ecological Responses to 52 Years of Experimental Snow Manipulation in High-Alpine Cushionfield, Old Man Range, South-Central New Zealand // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. – 2015. – Vol. 47. – № 4. – P. 751–772.
234. Mason N.W.H., de Bello F., Mouillot D., Pavoine S., Dray S. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients // Journal of Vegetation Science. – 2012. – Vol. 24. – № 5. – P. 794–806.

235. Mason N.W.H., Mouillot D., Lee J.B., Wilson W.G. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity // *Oikos*. – 2005. – Vol. 111. – № 1. – P. 112–118.
236. Mason N.W.H., de Bello F., Doležal J., Lepš J. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities // *Journal of Ecology*. – 2011. – Vol. 99. – № 3. – P. 788–796.
237. Mason N.W.H., Mouillot D. Functional Diversity Measures // *Encyclopedia of Biodiversity: Second Edition*. – 2013. – Vol. 3. – P. 597–608.
238. Mayfield M.M., Levine J.M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities // *Ecology Letters*. – 2010. – Vol. 13. – № 9. – P. 1085–1093.
239. McIntyre S., Lavorel S., Tremont R.M. Plant Life-History Attributes: Their Relationship to Disturbance Response in Herbaceous Vegetation // *The Journal of Ecology*. – 2006. – Vol. 83. – № 1. – P. 31.
240. Medina N.G., Bowker M.A., Hortal J., Mazimpaka V., Lara F. Shifts in the importance of the species pool and environmental controls of epiphytic bryophyte richness across multiple scales // *Oecologia*. – 2018. – Vol. 186. – № 3. – P. 805–816.
241. Michl T., Dengler J., Huck S. Montane-subalpine tall-herb vegetation (*Mulgedio-Aconitetea*) in central Europe: Large-scale synthesis and comparison with northern Europe // *Phytocoenologia*. – 2010. – Vol. 40. – № 2–3. – P. 117–154.
242. Moles A.T., Warton D.I., Warman L., Swenson N.G., Laffan S.W., Zanne A.E., Pitman A., Hemmings F.A., Leishman M.R. Global patterns in plant height // *Journal of Ecology*. – 2009a. – Vol. 97. – № 5. – P. 923–932.
244. Mouchet M.A., Villéger S., Mason N.W.H., Mouillot D. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules // *Functional Ecology*. – 2010a. – Vol. 24. – № 4. – P. 867–876.
245. Mouchet M.A., Villéger S., Mason N.W.H., Mouillot D. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules // *Functional Ecology*. – 2010b. – Vol. 24. – № 4. – P. 867–876.

246. Mouillot D., Mason W.H.N., Dumay O., Wilson J.B. Functional regularity: A neglected aspect of functional diversity // *Oecologia*. – 2005. – Vol. 142. – № 3. – P. 353–359.

247. Mouillot D., Villéger S., Scherer-Lorenzen M., Mason N.W.H. . Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality // *PLoS ONE*. – 2011. – Vol. 6. – № 3.

248. Niv D., Ke P.-J., Fukami T. Toward a trait-based species pool hypothesis. – 2019. – Vol. 1.(in print).

249. Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W.G., Wilson J.B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity // *Oikos*. – 2005. – Vol. 111. – №2. – P. 112–118.

250. O'Brien M.J., Engelbrecht B.M.J., Joswig J., Pereyra G., Schuldt B., Jansen S., Kattge J., Landhäusser S.M., Levick S.R., Preisler Y., Väänänen P., Macinnis-Ng C. A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones // *Journal of Applied Ecology*. – 2017. – Vol. 54. – № 6. – P. 1669–1686.

251. Onipchenko V.G., Makarov M.I., Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Aibazova F.U., Elkanova M.K., Stogova A.V., Cornelissen J.H.C. Alpine plant functional group responses to fertiliser addition depend on abiotic regime and community composition // *Plant and Soil*. – 2012. – Vol. 357. – № 1. – P. 103–115.

252. Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. – Zurich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, 2002. – 168 p.

253. Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., Gerasimova M.A., Volkova E.V., Cornelissen J.H.C. Experimental comparison of competition and facilitation in alpine communities varying in productivity // *J. Veg. Sci.* – 2009. – Vol. 20. – № 4. – P. 718–727.

254. Onipchenko V.G. The spatial structure of the alpine lichen heath (ALH): hypothesis and experiments // *Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus* / eds. V.G. Onipchenko, M.S. Blinnikov. – Zürich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, 1994a. – P. 118.

255. Onipchenko V.G. The structure and dynamics of alpine plant communities in the Teberda Reserve, the northwestern Caucasus. Vol. 3 / V.G. Onipchenko. – 1994b.
256. Onipchenko V.G. The structure and dynamics of alpine plant communities in the Teberda Reserve // *Oecologia Montana*. – 1994c. – Vol. 3. – № 1. – P. 40–50.
257. Onipchenko V.G., Pavlov V.N. Local plant species richness depends on the total area of alpine communities // *Doklady Biological Sciences*. – 2009. – Vol. 427. – № 1. – P. 381–383.
258. Onipchenko V.G., Semenova G.V., van der Maarel E. Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus // *J. Veg. Sci.* – 1998a. – Vol. 9. – № 1. – P. 27–40.
259. Onipchenko V.G., Vertelina O.S., Makarov M.I. Spatial heterogeneity of high–altitude phytocoenoses and soil properties // *Eurasian Soil Science*. – 1998b. – Vol. 31. – № 6. – P. 622–628.
260. Osada N. Height–dependent changes in shoot structure and tree allometry in relation to maximum height in four deciduous tree species // *Functional Ecology*. – 2011. – Vol. 25. – № 4. – P. 777–786.
261. Pakeman R.J. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly // *Journal of Ecology*. – 2011. – Vol. 99. – № 5. – P. 1143–1151.
263. Patten B.C., Auble G.T. System Theory of the Ecological Niche // *The American Naturalist*. – 1981. – Vol. 117. – № 6. – P. 893–922.
264. Pavoine S., Vela E., Gachet S., De Bélair G., Bonsall M.B. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: A novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly // *Journal of Ecology*. – 2011. – Vol. 99. – № 1. – P. 165–175.
265. Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // *Australian Journal of Botany*. – 2013. – Vol. 61. – № 3. – P. 167–234.

266. Petchey O.L., Gaston K.J. Functional diversity (FD), species richness and community composition // *Ecology Letters*. – 2002. – Vol. 5. – № 3. – P. 402–411.

267. Petřík A., Dúbravcová Z., Jarolímek I., Kliment J., Šibík J., Valachovič M. Syntaxonomy and ecology of plant communities of the *Carici rupestris-Kobresietea bellardii* in the Western Carpathians // *Biologia*. – 2006. – Vol. 61. – № 4. – P. 393–412.

268. Pianka E.R. On r- and K-Selection // *The American Naturalist*. – 1970. – Vol. 104. – № 940. – P. 592–597.

269. Pickering C.M., Growcock A.J. Impacts of experimental trampling on tall alpine herbfields and subalpine grasslands in the Australian Alps // *Journal of Environmental Management*. – 2009. – Vol. 91. – № 2. – P. 532–540.

270. Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // *Functional Ecology*. – 2017. – Vol. 31. – № 2. – P. 444–457.

271. Pierce S., Brusa G., Vagge I., Cerabolini B.E.L. Allocating CSR plant functional types: The use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants // *Functional Ecology*. – 2013. – Vol. 27. – № 4. – P. 1002–1010.

272. Pierce S., Luzzaro A., Caccianiga M., Ceriani R.M., Cerabolini B. Disturbance is the principal α -scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community // *Journal of Ecology*. – 2007a. – Vol. 95. – № 4. – P. 698–706.

273. Pierce S., Bottinelli A., Bassani I., Ceriani R.M., Cerabolini B.E.L. How well do seed production traits correlate with leaf traits, whole-plant traits and plant ecological strategies? // *Plant ecology*. – 2014. – Vol. 215. – № 11. – P. 1351–1359.

274. Pierce S., Ceriani R.M., De Andreis R., Luzzaro A., Cerabolini B. The leaf economics spectrum of Poaceae reflects variation in survival strategies // *Plant Biosystems*. – 2007b. – Vol. 141. – № 3. – P. 337–343.

275. Pillar V.D., Duarte L. d. S. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure // *Ecology Letters*. – 2010. – Vol. 13. – № 5. – P. 587–596.

276. Pokarzhevskaya G.A. Influence of the dominant grass *Festuca varia* Haenke on the spatial pattern of alpine grasslands in the northwestern Caucasus, Russia // *Arctic and Alpine research*. – 1998. – Vol. 30. – № 1. – P. 11–18.
277. Pollock L.J., Morris W.K., Vesk P.A. The role of functional traits in species distributions revealed through a hierarchical model // *Ecography*. – 2012. – Vol. 35. – № 8. – P. 716–725.
278. Poschlod P., Kleyer M., Jackel A.K., Dannemann A., Tacke O.B. BIOPOP – A database of plant traits and internet application for nature conservation // *Folia Geobotanica*. – 2003. – Vol. 38. – № 3. – P. 263–271.
279. Prinzing A., Reiffers R., Braakhekke W.G., Hennekens S.M., Tackenberg O., Ozinga W.A., Schaminée J.H.J., Van Groenendael J.M. Less lineages – More trait variation: Phylogenetically clustered plant communities are functionally more diverse // *Ecology Letters*. – 2008. – Vol. 11. – № 8. – P. 809–819.
280. Purschke O., Schmid B.C., Sykes M.T., Poschlod P., Michalski S.G., Durka W., Kühn I., Winter M., Prentice H.C. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: Insights into assembly processes // *Journal of Ecology*. – 2013. – Vol. 101. – № 4. – P. 857–866.
281. R Core Team. Rstudio [электронный ресурс]. – 2018. URL: <https://www.rstudio.com/>, last accessed 9 september 2019.
282. Rammig A., Jonas T., Zimmermann N.E., Rixen C. Changes in alpine plant growth under future climate conditions // *Biogeosciences*. – 2010. – Vol. 7. – № 6. – P. 2013–2024.
283. Reader R.J. Relationship between species relative abundance and plant traits for an infertile habitat // *Plant Ecology*. – 1998. – Vol. 134. – № 1. – P. 43–51.
284. Rehder H. Nitrogen relations of ruderal communities (*Rumicium alpini*) in the Northern Calcareous Alps // *Oecologia*. – 1982. – Vol. 55. – № 1. – P. 120–129.
285. Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S., Vose J.M., Volin J.C., Gresham C., Bowman W.D. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: A test across biomes and functional groups // *Oecologia*. – 1998a. – Vol. 114. – № 4. – P. 471–482.
286. Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S., Vose J.M., Volin J.C., Gresham C., Bowman W.D. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen,

specific leaf area and leaf life span: atest across biomes and functional groups // *Oecologia*. – 1998b. – Vol. 114. – P. 471–482.

287. Reich P.B., Wright I.J., Cavender-Bares J., Craine J.M., Oleksyn J., Westoby M., Walters M.B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies // *International Journal of Plant Sciences*. – 2003. – Vol. 164. – № S3. – P. S143–S164.

288. Reich P.B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto // *Journal of Ecology*. – 2014. – Vol. 102. – № 2.

289. Ricklefs R.E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity // *Ecology Letters*. – 2004. – Vol. 7. – № 1. – P. 1–15.

290. Ricklefs R.E. Community Diversity: Relative roles of local and regional processes // *Science*. – 2010. – Vol. 235. – № 4785. – P. 167–171.

291. Ricklefs R.E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. // *Science*. – 1987. – Vol. 235. – № 4785. – P. 167–171.

292. Ricklefs R.E., Schleuter D. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. – Chicago: University of Chicago Press, 1993. – 416 p.

293. Ricotta C., Moretti M. CWM and Rao’s quadratic diversity: A unified framework for functional ecology // *Oecologia*. – 2011. – Vol. 167. – № 1. – P. 181–188.

294. Rolo V., Olivier P.I., Pfeifer M., van Aarde R.J. Functional diversity mediates contrasting direct and indirect effects of fragmentation on below- and above-ground carbon stocks of coastal dune forests // *Forest Ecology and Management*. – 2018. – Vol. 407. – № 11. – P. 174–183.

295. Sandel B., Ackerly D.D., Goldstein L.J., Kraft N.J.B., Okie J.G., Shuldman M.I., Cleland E.E., Suding K.N. Contrasting trait responses in plant communities to experimental and geographic variation in precipitation // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 188. – № 2. – P. 565–575.

296. Schleuter A.D., Daufresne M., Massol F., Argillier C. . A user’s guide to functional diversity indices // *Ecological Monographs*. – 2010. – Vol. 80. – № 3. – P. 469–484.

297. Sherrod S.K., Seastedt T.R. Effects of the northern pocket gopher (*Thomomys talpoides*) on alpine soil characteristics, Niwot Ridge, CO // Biogeochemistry. – 2001. – Vol. 55. – № 2. – P. 195–218.
298. Sherrod S.K., Seastedt T.R., Walker M.D. Northern pocket gopher (*Thomomys talpoides*) control of alpine plant community structure // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. – 2005. – Vol. 37. – № 4. – P. 585–590.
299. Shipley B. Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: Relationship with daily irradiance // Functional Ecology. – 2002. – Vol. 16. – № 5. – P. 682–689.
300. Siefert A., Violle C., Chalmandrier L.I. . A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities // Ecology Letters. – 2015. – Vol. 18. – № 18. – P. 1406–1419.
301. Silvertown J., McConway K., Gowing D., Dodd M., Fay M.F., Joseph J.A., Dolphin K. Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities // Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences. – 2006a. – Vol. 273. – № 1582. – P. 39–44.
303. Silvertown J., Dodd M., Gowing D., Lawson C., McConway K. Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity // Ecology. – 2006c. – Vol. 87. – № 7. – P. 39–49.
304. Silvertown J., Dodd M., Gowing D. of meadow phylogeny and the niche structure plant communities // Society. – 2011. – Vol. 89. – № 3. – P. 428–435.
305. Smith R. Plant associations of the Tay Basin // Proc. Perthshire Soc. of Nat. Sci. – 1898. – Vol. 2. – P. 200–217.
306. Smith T.M., Smith R.L. Elements of Ecology. – San Francisco: Pearson Benjamin Cummings, 2015. – 709 p.
307. Soudzilovskaia 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 // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2013. – Vol. 110. – № 45. – P. 18180–18184.
308. Southwood T.R.E., May R.M., Hassel M.P., Conway G.R. Ecological strategies and population parameters. – 1974. – Vol. 108. – № 964. – P. 791–804.

309. Spasojevic M.J., Suding K.N. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: The importance of multiple assembly processes // *Journal of Ecology*. – 2012. – Vol. 100. – № 3. – P. 652–661.
310. Stanley B.W., Biology O., State I. Neutral Theory of Species Diversity | Learn Science at Scitable Neutral Theory of Species Diversity What Neutral Theory Is; What It Isn't. – 2017. – № 2. – P. 5–8.
311. Stubbs W.J., Wilson J.B. Evidence for limiting similarity in a sand dune community // *Journal of Ecology*. – 2004. – Vol. 92. – № 4. – P. 557–567.
312. Thompson K., Petchey O.L., Askew A.P., Dunnett N.P., Beckerman A.P., Willis A.J. Little evidence for limiting similarity in a long-term study of a roadside plant community // *Journal of Ecology*. – 2010. – Vol. 98. – № 2. – P. 480–487.
313. Thuiller W., Pollock L.J., Gueguen M., Münkemüller T. Europe PMC Funders Group From species distributions to meta-communities. – 2015. – Vol. 18. – № 12. – P. 1321–1328.
314. Tilman D. Functional Diversity // *Encyclopedia of biodiversity*. – 2001. – T. 3. – № 1. – C. 109–120.
315. Tilman D. Niche trade-offs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2004. – Vol. 101. – № 30. – P. 10854–10861.
316. Tofts R., Silvertown J. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2000. – Vol. 267. – № 1441. – P. 363–369.
317. Totland Ø., Birks H.J.B. Factors influencing inter-population variation in *Ranunculus acris* seed production in an alpine area of southwestern Norway // *Ecography*. – 1996. – Vol. 19. – № 3. – P. 269–278.
318. Ulrich W., Gotelli N.J. Null Model Analysis of Species Nestedness Patterns Published by: Ecological Society of America Stable // *America*. – 2010. – Vol. 88. – № 7. – P. 1824–1831.
319. Valachovič M., Dierssen K., Dimopoulos P., Hadač E., Loidi J., Mucina L., Rossi G., Tendero F.V., Tomaselli M., Valachovi M., Dimopoulos P., Hadač E.

Vegetation on screes – a synopsis of higher the vegetation. – 2013. – Vol. 32. – P. 173–192.

320. Valdez J.W., Hartig F., Fennel S., Poschlod P. The recruitment niche predicts plant community assembly across a hydrological gradient along plowed and undisturbed transects in a former agricultural wetland // *Frontiers in Plant Science*. – 2019. – Vol. 10. – № 2. – P. 1–9.

321. Vandermeer J.H. Niche Theory // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1972. – Vol. 3. – № 1. – P. 107–132.

322. Vendramini F., Díaz S., Gurvich D.E., Wilson P.J., Thompson K., Hodgson J.G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species // *New Phytologist*. – 2002. – Vol. 154. – № 1. – P. 147–157.

323. Venn S.E., Green K., Pickering C.M., Morgan J.W. Using plant functional traits to explain community composition across a strong environmental filter in Australian alpine snowpatches // *Plant Ecology*. – 2011. – Vol. 212. – № 9. – P. 1491–1499.

324. Villéger S., Mason N.W.H., Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology // *Ecology*. – 2008a. – Vol. 89. – № 8. – P. 2290–2301.

326. Wacker L., Baudois O., Eichenberger-Glinz S., Schmid B. Diversity effects in early- and midsuccessional species pools along a nitrogen gradient // *Ecology*. – 2009. – Vol. 90. – № 3. – P. 637–648.

327. Walter H., Harnickell E., Mueller-Dombois D. Klimadiagramm–Karten. – Stuttgart: Gustav–Fischer, 1975. – 36 p.

328. Wang J., Zhang C., Yang H., Mou C., Mo L., Luo P. Plant community ecological strategy assembly response to yak grazing in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau // *Land Degradation and Development*. – 2018. – Vol. 29. – № 9. – P. 2920–2931.

329. Weiher E., Freund D., Bunton T., Stefanski A., Lee T., Bentivenga S. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory // *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences*. – 2011. – Vol. 366. – № 1576. – P. 2403–2413.

330. Weiher E., Clarke G.D.P., Keddy P.A. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species // *Oikos*. – 1998. – Vol. 81. – № 2. – P. 309.
331. Westoby M. A leaf–height–seed (LHS) plant ecology strategy scheme // *Plant and Soil*. – 1998. – Vol. 199. – № 2. – P. 213–227.
332. Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright I.J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 2002. – Vol. 33. – № 1. – P. 125–159.
333. Westoby M., Wright I.J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. – 2006. – Vol. 21. – № 5. – P. 261 – 268.
334. Whittaker R.H., Levin S.A., Root R.B. Niche, habitat and ecotype // *The American Naturalist*. – 1973. – Vol. 107. – № 955. – P. 321–338.
335. Wickham H., Chang W., Henry L. *Gplot2*: Create elegant data visualisations using the grammar of graphics. R package. – 2018a.
336. Wickham H., François R., Henry L. *Dplyr*: A grammar of data manipulation. R package. – 2018b.
337. Wilson J.B., Allen R.B., Lee W.G. An assembly rule in the ground and herbaceous strata of a New Zealand rain forest // *British Ecological Society*. – 2008. – Vol. 9. – № 1. – P. 61–64.
338. Wubs E.R.J., van der Putten W.H., Mortimer S.R., Korthals G.W., Duyts H., Wagenaar R., Bezemer T.M. Single introductions of soil biota and plants generate long-term legacies in soil and plant community assembly // *Ecology Letters*. – 2019. – Vol. 22. – № 7. – P. 1145–1151.
339. Zechmeister H., Mucina L. Vegetation of European springs: high-rank syntaxa of the *Montio–Cardaminetea* // *Journal of Vegetation Science*. – 1994. – Vol. 5. – № 3. – P. 385–402.

Приложения

Приложение 1. Средние значения высоты особей и удельной листовой поверхности альпийских сосудистых растений Тебердинского заповедника

Условные обозначения:

Фитоценозы: **ВГЛ** – верхняя граница леса, **СА** – субальпийские луговые сообщества, **АК** – альпийские ковры, **ГКЛ** – гераниево-копеечниковые луга, **ПЛ** – пестроовсяницевые луга, **АЛП** – альпийские лишайниковые пустоши, **скалы** – совокупность скальных группировок субальпийского, альпийского и субнивального высотных поясов, **осыпь** – сообщества разных типов осыпей в альпийском и субальпийском поясах, **берега** – фитоценозы берегов холодных водотоков и альпийских озер, **болото** – субальпийские болота.

Столбцы: **H** – средняя высота особей вида, мм, N (число измерений) = 25. **StdErr_H** – стандартная ошибка среднего для высот, **SLA** – удельная листовая поверхность, см²/г, N = 10 (редко 12 или 5), **StdErr_SLA** – стандартная ошибка среднего для удельной листовой поверхности

<i>Вид</i>	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SLA
<i>Abies nordmanniana</i>	ВГЛ	3035	307	68,9	2,1
<i>Acer trautvetteri</i>	ВГЛ	3474	103	364,7	2,4
<i>Achillea millefolium</i>	СА	258	8	112,5	3,9
<i>Aconitum nasutum</i>	СА	497	15	227,2	7,6
<i>Aconitum orientale</i>	СА	663	27	259,0	12,7
<i>Aetheorappus caucasicus</i>	осыпь	106	6	165,6	5,7
<i>Aetheorappus vvedenskii</i>	ПЛ	298	10	206,6	17,2
<i>Agrostis vinealis</i>	АК	NA	NA	171,6	7,3
<i>Agrostis vinealis</i>	ГКЛ	223	8	209,4	9,3
<i>Ajuga orientalis</i>	ПЛ	43	4	126,7	2,5
<i>Alchemilla caucasica</i>	АЛП	39	3	131,1	2,0
<i>Alchemilla caucasica</i>	АК	NA	NA	241,0	6,3
<i>Alchemilla sericea</i>	скалы	69	5	171,0	1,8
<i>Alchemilla vulgaris</i>	ПЛ	245	11	246,3	8,2

<i>Вид</i>	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SL A
<i>Allium rupestre</i>	СА	228	10	NA	NA
<i>Allium saxatile</i>	скалы	127	21	273,4	10,4
<i>Alnus incana</i>	ВГЛ	4062	167	257,2	13,1
<i>Alopecurus dasyanthus</i>	АЛП	86	6	204,1	14,4
<i>Alopecurus glacialis</i>	скалы	224	11	190,3	4,5
<i>Alopecurus ponticus</i>	АК	67	5	244,8	9,0
<i>Alopecurus pratensis</i>	ПЛ	435	12	240,4	8,5
<i>Alyssum murale</i>	СА	67	6	223,8	10,3
<i>Androsace albana</i>	АЛП	19	1	146,5	10,2
<i>Androsace chamaejasme</i>	АЛП	22	2	182,8	8,7
<i>Anemone narcissiflora</i>	ВОДОТОКИ	383	19	208,8	17,6
<i>Anemone speciosa</i>	АЛП	83	6	160,9	2,3
<i>Angelica purpurascens</i>	СА	1190	37	275,4	18,5
<i>Angelica tatianaе</i>	СА	840	29	151,9	11,2
<i>Antennaria dioica</i>	АЛП	12	1	148,6	2,5
<i>Anthemis cretica</i>	АЛП	40	3	139,6	3,0
<i>Anthemis cretica</i>	ПЛ	60	4	139,6	5,6
<i>Anthemis marschalliana</i>	АЛП	38	2	151,1	8,0
<i>Anthemis melanoloma</i>	СА	287	12	169,5	5,1
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	ГКЛ	159	9	164,4	2,4
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	ПЛ	159	5	NA	NA
<i>Anthriscus sylvestris</i>	СА	696	25	274,6	10,9
<i>Anthriscus velutina</i>	скалы	372	20	270,7	9,2
<i>Anthyllis vulneraria</i>	АЛП	60	3	225,8	11,0
<i>Aquilegia olympica</i>	ПЛ	324	16	387,4	24,5
<i>Arenaria lychnidea</i>	АЛП	62	3	142,4	5,5
<i>Arenaria rotundifolia</i>	ПЛ	8	1	168,3	6,8
<i>Arnebia pulchra</i>	ПЛ	313	11	138,7	3,0
<i>Asperula alpina</i>	АЛП	17	1	270,6	6,3
<i>Asplenium septentrionale</i>	скалы	43	5	104,8	9,5
<i>Asplenium trichomanes</i>	скалы	71	6	178,5	5,7
<i>Aster alpinus</i>	АЛП	35	1	162,8	2,6
<i>Astragalus alpinus</i>	ГКЛ	166	10	299,8	22,6
<i>Astragalus levieri</i>	осыпи	47	2	177,9	5,7
<i>Astrantia maxima</i>	СА	132	6	252,8	7,8
<i>Asyneuma campanuloides</i>	ВГЛ	477	16	282,8	7,7
<i>Athyrium distentifolium</i>	осыпи	319	23	377,1	10,5
<i>Athyrium filix-femina</i>	осыпи	702	38	364,2	14,8
<i>Betonica macrantha</i>	ГКЛ	349	16	160,7	4,2

<i>Вид</i>	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SL A
<i>Betula litwinowii</i>	ВГЛ	2313	190	177,1	5,7
<i>Blysmus rufus</i>	болото	182	6	153,5	1,9
<i>Botrychium lunaria</i>	ПЛ	204	151	213,7	7,3
<i>Brachypodium pinnatum</i>	ВГЛ	494	20	467,1	26,2
<i>Briza marcowiczii</i>	АК	102	5	248,4	6,9
<i>Bromopsis riparia</i>	СА	249	10	NA	NA
<i>Bromus variegatus</i>	АЛП	219	7	154,1	4,5
<i>Bupleurum falcatum</i>	ГКЛ	124	6	165,1	2,9
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	ПЛ	355	15	160,4	9,4
<i>Calamagrostis epigeios</i>	осыпи	630	18	191,6	6,7
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	берега	561	12	254,0	12,0
<i>Caltha palustris</i>	берега	324	26	269,0	15,3
<i>Campanula bellidifolia</i>	АЛП	32	2	144,6	6,1
<i>Campanula ciliata</i>	АЛП	46	2	180,0	5,2
<i>Campanula collina</i>	АЛП	43	3	172,6	7,4
<i>Campanula collina</i>	ПЛ	NA	NA	242,4	8,3
<i>Campanula lactiflora</i>	СА	869	35	269,2	7,8
<i>Campanula lactiflora</i>	ВГЛ	1237	38	NA	NA
<i>Campanula rapunculoides</i>	ВГЛ	221	15	599,1	18,2
<i>Campanula sarmatica</i>	скалы	138	26	294,4	12,3
<i>Campanula tridentata</i>	АЛП	29	2	147,1	3,0
<i>Campanula tridentata</i>	АК	21	1	220,7	9,6
<i>Cardamine uliginosa</i>	берега	161	13	320,6	12,8
<i>Carduus adpressus</i>	СА	342	16	240,8	9,4
<i>Carex atrata</i>	АК	110	7	145,8	2,0
<i>Carex atrata</i>	ПЛ	175	8	180,6	8,5
<i>Carex atrata</i>	ГКЛ	388	15	158,1	6,9
<i>Carex canescens</i>	болото	211	9	245,6	6,2
<i>Carex caucasica</i>	СА	NA	NA	226,7	3,8
<i>Carex echinata</i>	болото	198	60	NA	NA
<i>Carex humilis</i>	СА	179	7	201,9	5,4
<i>Carex nigra</i>	болото	272	8	202,6	5,5
<i>Carex oligantha</i>	болото	110	6	193,6	6,3
<i>Carex oreophila</i>	АК	104	5	182,0	7,9
<i>Carex pyrenaica</i>	АЛП	50	3	179,8	5,6
<i>Carex rostrata</i>	берега	1135	325	195,1	2,5
<i>Carex sempervirens</i>	АЛП	144	6	153,9	3,8

<i>Вид</i>	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SL
<i>Carex umbrosa</i>	ПЛ	89	4	175,2	5,0
<i>Carex umbrosa</i>	АЛП	81	5	NA	NA
<i>Carlina vulgaris</i>	СА	366	11	161,5	3,8
<i>Carum caucasicum</i>	берега	50	3	156,9	11,5
<i>Carum caucasicum</i>	АЛП	116	5	123,9	7,3
<i>Carum caucasicum</i>	АЛП	NA	NA	250,3	11,6
<i>Carum meifolium</i>	ГКЛ	25	1	177,2	3,6
<i>Catabrosella variegata</i>	АЛП	108	6	172,8	6,5
<i>Catabrosella variegata</i>	ГКЛ	NA	NA	211,3	12,3
<i>Catabrosella variegata</i>	АК	NA	NA	248,6	2,3
<i>Centaurea cheiranthifolia</i>	ПЛ	226	11	215,8	3,1
<i>Centaurea dealbata</i>	скалы	188	9	150,8	4,6
<i>Centaurea phrygia</i>	СА	611	15	268,6	6,7
<i>Cephalaria gigantea</i>	луг	1012	33	259,6	14,3
<i>Cephalanthera rubra</i>	СА	162	8	355,1	9,4
<i>Cerastium arvense</i>	СА	100	3	362,8	23,0
<i>Cerastium cerastoides</i>	АК	27	2	430,3	6,3
<i>Cerastium davuricum</i>	скалы	123	8	416,7	5,2
<i>Cerastium polymorphum</i>	скалы	52	4	188,3	6,8
<i>Cerastium purpurascens</i>	ПЛ	32	2	186,7	7,1
<i>Chaerophyllum aureum</i>	ВГЛ	518	30	440,4	8,6
<i>Chaerophyllum humile</i>	осыпи	43	3	NA	NA
<i>Chaerophyllum roseum</i>	ПЛ	190	11	184,3	5,2
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	осыпи	324	24	164,9	2,5
<i>Chamaenerion colchicum</i>	СА	320	13	190,9	10,0
<i>Chamaenerion dodonaei</i>	СА	33	2	162,7	8,4
<i>Chamaesciadium acaule</i>	АЛП	32	3	120,7	2,7
<i>Cicerbita racemosa</i>	АЛП	122	7	NA	NA
<i>Cicerbita racemosa</i>	ПЛ	NA	NA	359,6	11,3
<i>Cirsium chlorocomos</i>	СА	979	31	99,6	3,9
<i>Cirsium obvallatum</i>	ГКЛ	381	15	NA	NA
<i>Cirsium obvallatum</i>	СА	1104	32	263,1	28,2
<i>Cirsium pugnax</i>	СА	374	20	134,8	2,7
<i>Cirsium simplex</i>	болото	186	13	206,6	5,0
<i>Clinopodium vulgare</i>	СА	227	10	206,6	5,0
<i>Coeloglossum viride</i>	АЛП	86	4	200,3	4,3
<i>Coronilla cappadocica</i>	ПЛ	115	6	349,2	9,5
<i>Corydalis alpestris</i>	опыт	64	4	NA	NA

<i>Вид</i>	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SL
<i>Corydalis conorhiza</i>	АК	44	2	349,2	9,5
<i>Cotoneaster integerrimus</i>	ПЛ	412	27	142,8	3,3
<i>Crepis glabra</i>	СА	186	7	391,8	9,5
<i>Crocus reticulatus</i>	АЛП	7	2	183,7	6,1
<i>Cruciata laevipes</i>	ПЛ	120	4	224,6	6,8
<i>Cryptogramma crispa</i>	осыпи	158	46	292,4	15,6
<i>Cystopteris fragilis</i>	скалы	80	8	337,4	19,8
<i>Dactylis glomerata</i>	СА	659	36	177,6	7,3
<i>Dactylorhiza euxina</i>	болото	132	8	334,5	13,2
<i>Daphne glomerata</i>	ГКЛ	281	10	133,7	3,0
<i>Daphne mezereum</i>	СА	810	56	481,7	11,0
<i>Delphinium caucasicum</i>	осыпи	209	21	195,7	10,2
<i>Delphinium schmalghausenii</i>	осыпь	588	15	200,8	36,2
<i>Dentaria bipinnata</i>	осыпи	27	2	115,8	2,9
<i>Deschampsia caespitosa</i>	АЛП	272	11	134,2	5,5
<i>Deschampsia caespitosa</i>	АЛП	NA	NA	272,9	9,8
<i>Deschampsia flexuosa</i>	ПЛ	113	5	127,6	5,0
<i>Deschampsia flexuosa</i>	ГКЛ	131	6	132,3	9,8
<i>Dianthus cretaceus</i>	ПЛ	121	5	224,1	13,4
<i>Digitalis ciliata</i>	ВГЛ	475	20	200,9	5,5
<i>Draba bryoides</i>	скалы	65	16	185,1	10,9
<i>Draba hispida</i>	АЛП	5	1	436,6	16,3
<i>Draba scabra</i>	АЛП	24	2	159,6	10,6
<i>Draba sibirica</i>	АЛП	16	1	NA	NA
<i>Draba siliquosa</i>	скалы	7	1	242,9	6,5
<i>Draba supranivalis</i>	скалы	12	1	450,5	6,9
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>	СА	NA	NA	211,1	8,1
<i>Dryopteris carthusiana</i>	осыпи	267	30	340,6	23,4
<i>Dryopteris filix-mas</i>	осыпи	415	30	166,0	10,8
<i>Eleocharis quinqueflora</i>	берега	52	3	82,3	2,0
<i>Empetrum nigrum</i>	АЛП	55	4	78,7	2,2
<i>Epilobium algidum</i>	СА	22	2	375,1	19,9
<i>Epilobium alpestre</i>	СА	571	25	NA	NA
<i>Epilobium alpinum</i>	ГКЛ	22	2	273,9	6,4
<i>Erigeron alpinus</i>	АЛП	45	2	180,8	2,6
<i>Erigeron caucasicus</i>	ГКЛ	127	5	NA	NA
<i>Erigeron caucasicus</i>	ПЛ	97	7	217,2	3,0

<i>Вид</i>	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SL A
<i>Erigeron uniflorus</i>	осыпи	24	2	228,3	9,6
<i>Eriophorum polystachyon</i>	болото	18	1	NA	NA
<i>Eriophorum vaginatum</i>	нет	206	9	94,8	1,9
<i>Eritrichium caucasicum</i>	АЛП	15	1	119,9	3,6
<i>Eritrichium caucasicum</i>	АЛП	26	1	NA	NA
<i>Eunomia rotundifolia</i>	АЛП	15	1	144,8	2,9
<i>Euphorbia glaberrima</i>	СА	580	28	323,1	11,7
<i>Euphrasia ossica</i>	АЛП	26	2	259,2	7,8
<i>Fagus orientalis</i>	нет	4362	361	342,9	13,1
<i>Festuca altissima</i>	ВГЛ	517	26	408,2	9,0
<i>Festuca brunnescens</i>	ГКЛ	126	4	127,8	11,4
<i>Festuca brunnescens</i>	ПЛ	148	7	125,0	9,5
<i>Festuca djimilensis</i>	СА	386	13	NA	NA
<i>Festuca ovina</i>	ПЛ	109	5	NA	NA
<i>Festuca ovina</i>	АЛП	93	5	111,2	3,1
<i>Festuca valesiaca</i>	скалы	131	5	NA	NA
<i>Festuca varia</i>	нет	NA	NA	51,2	1,8
<i>Festuca varia</i>	ГКЛ	NA	NA	104,3	9,3
<i>Festuca varia</i>	ПЛ	446	8	82,5	8,1
<i>Fragaria vesca</i>	ВГЛ	78	6	411,6	9,4
<i>Fritillaria collina</i>	АЛП	72	3	212,5	4,2
<i>Fritillaria collina</i>	ПЛ	152	4	NA	NA
<i>Gagea fistulosa</i>	АК	124	4	181,5	6,9
<i>Galeopsis tetrahit</i>	озера	662	18	359,5	34,8
<i>Galium odoratum</i>	ВГЛ	174	8	571,4	17,0
<i>Galium rotundifolium</i>	ВГЛ	77	4	516,6	9,1
<i>Galium valantioides</i>	СА	156	13	310,1	12,8
<i>Galium verum</i>	ПЛ	187	7	213,0	10,8
<i>Gentiana aquatica</i>	АЛП	12	1	NA	NA
<i>Gentiana biebersteinii</i>	АЛП	38	4	265,6	9,4
<i>Gentiana pyrenaica</i>	ГКЛ	18	2	NA	NA
<i>Gentiana pyrenaica</i>	АЛП	14	1	160,7	5,2
<i>Gentiana septemfida</i>	ГКЛ	185	10	NA	NA
<i>Gentiana septemfida</i>	АЛП	50	4	262,3	6,4
<i>Gentiana septemfida</i>	ПЛ	157	8	243,1	8,6
<i>Gentiana verna</i>	АЛП	10	1	128,8	4,2
<i>Geranium gymnocaulon</i>	ГКЛ	221	4	171,5	6,3
<i>Geranium platypetalum</i>	ВГЛ	262	18	249,6	7,6
<i>Geranium renardii</i>	СА	203	9	157,5	1,4

Вид	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SL
<i>Geranium sylvaticum</i>	ГКЛ	397	15	332,8	12,9
<i>Geum rivale</i>	ВГЛ	462	11	195,0	4,1
<i>Gnaphalium supinum</i>	АК	7	1	270,0	10,2
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	СА	340	15	241,2	9,8
<i>Gymnadenia conopsea</i>	АЛП	120	4	218,5	3,8
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	осыпи	106	7	614,0	17,7
<i>Gypsophila tenuifolia</i>	АЛП	36	2	35,8	2,4
<i>Hedysarum caucasicum</i>	ПЛ	247	9	251,6	10,1
<i>Hedysarum caucasicum</i>	ГКЛ	62	4	215,8	3,5
<i>Helianthemum nummularium</i>	ПЛ	159	5	147,5	2,9
<i>Helictotrichon versicolor</i>	АЛП	160	8	98,8	5,1
<i>Heracleum asperum</i>	ГКЛ	502	28	328,0	11,0
<i>Heracleum asperum</i>	СА	560	19	275,3	11,3
<i>Heracleum freynianum</i>	осыпь	46	2	NA	NA
<i>Heracleum leskovii</i>	СА	557	20	120,9	3,2
<i>Heracleum sosnovskii</i>	СА	1329	51	195,1	8,6
<i>Hesperis voronovii</i>	ВГЛ	369	18	268,9	8,4
<i>Hieracium cymosum</i>	СА	NA	NA	185,2	5,5
<i>Hieracium lactucella</i>	ПЛ	54	3	280,9	9,3
<i>Hieracium laevigatum</i>	ПЛ	183	10	380,1	25,4
<i>Hieracium macrolepis</i>	ПЛ	162	8	NA	NA
<i>Hieracium murorum</i>	ВГЛ	342	24	485,1	14,0
<i>Hieracium prenanthoides</i>	ПЛ	454	16	219,5	6,7
<i>Hieracium prenanthoides</i>	ГКЛ	467	11	219,5	6,7
<i>Hieracium umbellatum</i>	СА	343	13	NA	NA
<i>Hieracium umbellatum</i>	ПЛ	239	18	231,7	8,4
<i>Huperzia selago</i>	АЛП	56	4	136,4	4,4
<i>Hyalopoa pontica</i>	АК	102	7	245,6	8,6
<i>Hypericum linarioides</i>	ПЛ	178	9	192,5	13,4
<i>Hypericum nummularioides</i>	СА	76	7	188,9	8,7
<i>Hypericum perforatum</i>	АЛП	627	25	191,9	4,8
<i>Inula orientalis</i>	СА	788	34	286,7	9,6
<i>Inula helenium</i>	СА	1063	32	187,2	9,1
<i>Juncus articulatus</i>	болото	146	4	142,5	9,7
<i>Juncus articulatus</i>	СА	225	9	NA	NA
<i>Juniperus communis</i>	АЛП	205	15	86,2	2,4
<i>Juniperus communis</i>	ПЛ	207	15	NA	NA

<i>Вид</i>	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SL
<i>Juniperus sabina</i>	СА	469	77	NA	NA
<i>Jurinella moschus</i>	осыпи	46	2	NA	NA
<i>Kemulariella caucasica</i>	ГКЛ	451	12	262,0	8,0
<i>Kobresia schoenoides</i>	осыпи	170	8	113,2	4,9
<i>Koeleria eriostachya</i>	СА	256	12	121,8	3,1
<i>Lamium album</i>	СА	246	17	256,5	9,4
<i>Lamium tomentosum</i>	осыпи	71	8	82,8	5,6
<i>Lapsana communis</i>	ВГЛ	518	24	658,7	24,9
<i>Lathyrus cyaneus</i>	ПЛ	323	11	277,5	23,1
<i>Lathyrus pratensis</i>	СА	202	17	253,6	12,5
<i>Leontodon hispidus</i>	ГКЛ	55	5	275,2	10,6
<i>Leontodon hispidus</i>	ПЛ	118	7	276,0	9,8
<i>Ligularia sibirica</i>	СА	228	7	231,2	9,5
<i>Ligusticum alatum</i>	СА	740	25	234,4	6,8
<i>Ligusticum alatum</i>	СА	807	31	NA	NA
<i>Lilium monadelphum</i>	СА	NA	NA	267,1	6,4
<i>Lilium monadelphum</i>	СА	558	29	325,4	17,1
<i>Linum hypericifolium</i>	скалы	258	17	267,1	10,6
<i>Lloydia serotina</i>	скалы	139	10	147,4	2,2
<i>Lotus corniculatus</i>	ПЛ	111	7	190,4	2,7
<i>Luzula multiflora</i>	ГКЛ	89	4	265,0	19,9
<i>Luzula spicata</i>	АЛП	75	3	148,7	4,5
<i>Matricaria caucasica</i>	ГКЛ	62	4	272,5	9,8
<i>Melica ciliata</i>	скалы	310	16	NA	NA
<i>Milium effusum</i>	АЛП	NA	NA	297,0	13,6
<i>Milium effusum</i>	ВГЛ	637	18	339,8	22,4
<i>Minuartia aizoides</i>	АЛП	NA	NA	157,7	2,6
<i>Minuartia aizoides</i>	АК	10	1	184,8	8,7
<i>Minuartia aizoides</i>	ГКЛ	13	1	194,8	7,1
<i>Minuartia circassica</i>	АЛП	17	1	138,3	6,3
<i>Minuartia circassica</i>	АЛП	NA	NA	119,0	8,1
<i>Minuartia circassica</i>	АЛП	39	4	157,6	9,3
<i>Minuartia imbricata</i>	АЛП	22	3	NA	NA
<i>Minuartia imbricata</i>	осыпи	15	1	258,9	35,2
<i>Minuartia recurva</i>	ПЛ	27	2	119,8	2,5
<i>Murbeckiella huetii</i>	осыпи	14	2	304,5	3,4
<i>Muscari muscarimi</i>	ПЛ	91	3	NA	NA
<i>Mycelis muralis</i>	ВГЛ	196	17	901,1	27,2
<i>Myosotis alpestris</i>	ПЛ	60	4	172,4	8,4

Вид	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SL A
<i>Myosotis amoena</i>	нет	71	5	472,4	13,5
<i>Myricaria germanica</i>	галечник	1997	144	278,0	18,1
<i>Nardus stricta</i>	АЛП	NA	NA	84,0	2,5
<i>Nardus stricta</i>	АЛП	142	23	93,3	6,8
<i>Nardus stricta</i>	АК	NA	NA	129,0	9,3
<i>Nardus stricta</i>	ГКЛ	163	6	117,7	8,2
<i>Nardus stricta</i>	ПЛ	177	8	105,9	12,3
<i>Origanum vulgare</i>	СА	293	16	226,1	6,1
<i>Oxalis acetosella</i>	ВГЛ	53	4	682,6	12,9
<i>Oxyria digyna</i>	скалы	70	7	395,6	8,9
<i>Oxytropis kubanensis</i>	АЛП	119	7	143,3	3,4
<i>Paederota pontica</i>	скалы	95	6	410,0	31,2
<i>Parnassia palustris</i>	болото	54	3	438,1	17,8
<i>Pedicularis atropurpurea</i>	СА	749	27	252,8	5,4
<i>Pedicularis caucasica</i>	АЛП	40	2	129,1	4,0
<i>Pedicularis comosa</i>	АЛП	38	3	154,1	6,6
<i>Pedicularis condensata</i>	ГКЛ	175	10	189,3	10,3
<i>Pedicularis crassirostris</i>	АК	10	1	238,7	7,4
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	АК	29	2	234,2	10,8
<i>Pedicularis panjutinii</i>	АЛП	251	15	176,2	4,5
<i>Pedicularis subrostrata</i>	осыпи	41	2	NA	NA
<i>Petasites albus</i>	ВГЛ	819	40	331,7	22,0
<i>Petasites hybridus</i>	СА	1266	27	165,9	9,0
<i>Phleum alpinum</i>	АК	NA	NA	170,4	4,9
<i>Phleum alpinum</i>	ГКЛ	184	10	217,9	3,9
<i>Phleum phleoides</i>	СА	204	11	265,6	5,3
<i>Picea orientalis</i>	ВГЛ	2990	316	35,6	6,0
<i>Pimpinella rhodantha</i>	СА	427	16	324,0	18,1
<i>Pinguicula vulgaris</i>	болото	14	1	417,7	9,8
<i>Pinus sylvestris</i>	ВГЛ	2482	229	33,0	1,8
<i>Plantago atrata</i>	АЛП	161	6	114,1	2,4
<i>Plantago major</i>	СА	61	5	261,6	10,0
<i>Poa alpina</i>	ПЛ	49	6	207,5	8,0
<i>Poa annua</i>	СА	89	4	392,9	10,8
<i>Poa longifolia</i>	ГКЛ	624	14	114,7	4,5
<i>Poa nemoralis</i>	ПЛ	364	15	216,8	18,8
<i>Poa pratensis</i>	СА	115	5	245,6	26,2
<i>Polygala alpicola</i>	ПЛ	12	1	240,4	4,5
<i>Polygonatum verticillatum</i>	СА	655	70	490,9	14,0

Вид	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SL A
<i>Polygonum alpinum</i>	ПЛ	299	20	232,8	26,0
<i>Polygonum alpinum</i>	СА	NA	NA	381,2	16,3
<i>Polygonum alpinum</i>	АЛП	NA	NA	400,6	13,2
<i>Polygonum aviculare</i>	СА	75	8	471,3	42,7
<i>Polygonum bistorta</i>	ПЛ	NA	NA	192,3	18,3
<i>Polygonum bistorta</i>	АЛП	141	6	166,2	6,4
<i>Polygonum viviparum</i>	берега	53	3	128,8	12,8
<i>Polygonum viviparum</i>	АЛП	93	4	NA	NA
<i>Polypodium vulgare</i>	скалы	122	14	267,0	7,8
<i>Polystichum lonchitis</i>	осыпи	92	10	109,9	4,0
<i>Populus tremula</i>	ВГЛ	1783	98	142,5	3,9
<i>Potentilla brachypetala</i>	АЛП	177	11	164,5	3,8
<i>Potentilla crantzii</i>	АЛП	109	4	218,2	5,8
<i>Potentilla divina</i>	АЛП	33	2	111,7	1,2
<i>Potentilla erecta</i>	болото	94	4	246,5	7,8
<i>Potentilla gelida</i>	АЛП	41	3	163,2	7,2
<i>Potentilla nivea</i>	АЛП	57	3	147,7	1,6
<i>Potentilla verna</i>	АК	44	3	202,7	6,3
<i>Primula algida</i>	АЛП	18	1	215,7	6,8
<i>Primula amoena</i>	скалы	76	5	212,7	8,0
<i>Primula auriculata</i>	болото	103	7	277,9	9,3
<i>Primula bayernii</i>	скалы	138	11	261,6	5,1
<i>Primula ruprechtii</i>	АЛП	83	7	153,4	3,5
<i>Primula veris</i>	ВГЛ	158	8	259,1	5,8
<i>Pulmonaria mollis</i>	ВГЛ	205	9	403,0	9,6
<i>Pulsatilla albana</i>	осыпи	45	3	NA	NA
<i>Pulsatilla albana</i>	АЛП	NA	NA	126,0	2,9
<i>Pulsatilla aurea</i>	ГКЛ	318	9	163,5	3,7
<i>Pyrethrum coccineum</i>	СА	221	11	167,6	7,2
<i>Pyrola rotundifolia</i>	ВГЛ	58	4	212,2	3,1
<i>Pyrola minor</i>	ВГЛ	NA	NA	156,7	2,8
<i>Ranunculus brachylobus</i>	АК	11	1	243,6	8,3
<i>Ranunculus caucasicus</i>	ГКЛ	203	8	253,6	5,7
<i>Ranunculus oreophilus</i>	ПЛ	NA	NA	184,1	7,3
<i>Ranunculus oreophilus</i>	АЛП	59	4	162,1	4,9
<i>Ranunculus subtilis</i>	АК	13	1	NA	NA
<i>Rhinanthus minor</i>	ПЛ	161	10	NA	NA
<i>Rhinanthus minor</i>	АЛП	NA	NA	250,5	6,7
<i>Rhododendron</i>	АЛП	310	21	77,1	5,1

<i>Вид</i>	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SLA
<i>caucasicum</i>					
<i>Rhododendron</i>					
<i>caucasicum</i>	ВГЛ	492	30	83,8	2,7
<i>Rhododendron luteum</i>	ВГЛ	774	56	190,8	1,9
<i>Rhynchocorys elephas</i>	СА	157	16	NA	NA
<i>Ribes biebersteinii</i>	ВГЛ	1326	92	120,5	5,4
<i>Rosa canina</i>	осыпи	369	36	150,7	3,0
<i>Rosa pulverulenta</i>	СА	319	16	106,3	1,7
<i>Rubus idaeus</i>	осыпи	278	33	633,2	34,0
<i>Rubus saxatilis</i>	ВГЛ	242	8	257,0	3,7
<i>Rumex acetosella</i>	СА	209	6	197,3	12,4
<i>Rumex alpestris</i>	ГКЛ	213	7	263,7	9,5
<i>Rumex alpinus</i>	СА	660	42	77,4	1,8
<i>Sagina saginoides</i>	скалы	15	1	401,4	28,8
<i>Salix caprea</i>	ВГЛ	1619	140	139,7	5,6
<i>Salix hastata</i>	берега	820	52	156,6	5,3
<i>Salix kazbekensis</i>	АЛП	125	8	145,3	4,0
<i>Salix purpurea</i>	берега	2536	122	154,2	3,4
<i>Saxifraga exarata</i>	АЛП	13	1	NA	NA
влажные					
<i>Saxifraga exarata</i>	осыпи	11	1	241,9	8,0
<i>Saxifraga flagellaris</i>	АЛП	19	2	40,6	3,0
<i>Saxifraga juniperifolia</i>	скалы	14	2	94,3	3,8
<i>Saxifraga juniperifolia</i>	скалы	16	2	NA	NA
<i>Saxifraga paniculata</i>	скалы	26	2	104,1	24,1
<i>Saxifraga rotundifolia</i>	ВГЛ	86	8	384,5	7,9
<i>Saxifraga sibirica</i>	АЛП	9	1	423,0	30,5
<i>Saxifraga sibirica</i>	осыпь	NA	NA	986,5	16,3
<i>Scabiosa caucasica</i>	АЛП	120	8	122,0	1,8
<i>Scabiosa caucasica</i>	АЛП	124	8	NA	NA
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	СА	273	13	228,8	11,5
<i>Scorzonera cana</i>	ГКЛ	107	7	207,5	26,2
<i>Scorzonera cana</i>	АЛП	84	4	154,9	12,3
<i>Scorzonera cana</i>	ПЛ	138	7	192,2	8,2
<i>Scrophularia variegata</i>	осыпи	91	9	167,9	9,4
<i>Sedum album</i>	СА	36	3	39,9	1,9
<i>Sedum spurium</i>	СА	50	9	179,6	6,1
<i>Sedum telephium</i>	скалы	19	2	163,0	14,3
<i>Sedum tenellum</i>	ГКЛ	47	4	122,2	15,9

<i>Вид</i>	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SL A
<i>Sempervivum caucasicum</i>	АЛП	NA	NA	105,9	8,2
<i>Sempervivum caucasicum</i>	ПЛ	39	3	91,4	8,1
<i>Sempervivum pumilum</i>	АЛП	10	1	175,9	14,4
<i>Senecio aurantiacus</i>	АЛП	NA	NA	266,1	44,1
<i>Senecio aurantiacus</i>	ПЛ	153	9	266,1	7,1
<i>Senecio caucasicus</i>	АЛП	NA	NA	419,4	35,1
<i>Senecio caucasicus</i>	ГКЛ	111	4	230,1	12,3
<i>Senecio karjaginii</i>	осыпи	79	5	220,9	5,5
<i>Senecio kolenatianus</i>	ГКЛ	84	9	NA	NA
<i>Senecio kolenatianus</i>	ПЛ	NA	NA	211,3	6,7
<i>Senecio macrophyllus</i>	СА	1093	28	NA	NA
<i>Senecio nemorensis</i>	ВГЛ	951	38	298,9	9,9
<i>Senecio platyphylloides</i>	СА	986	3	257,4	7,6
<i>Senecio renifolius</i>	ВГЛ	110	7	806,5	27,3
<i>Senecio taraxacifolius</i>	осыпи	201	10	281,6	15,4
<i>Senecio taraxacifolius</i>	нет	NA	NA	221,9	15,0
<i>Seseli alpinum</i>	скалы	98	5	205,5	7,3
<i>Seseli alpinum</i>	АЛП	NA	NA	195,9	9,3
<i>Seseli alpinum</i>	ПЛ	95	5	195,9	14,1
<i>Seseli libanotis</i>	СА	328	15	162,8	5,3
<i>Seseli petraeum</i>	СА	156	23	101,3	1,9
<i>Sibbaldia procumbens</i>	нет	NA	NA	232,7	8,1
<i>Sibbaldia procumbens</i>	АК	29	2	212,0	5,2
<i>Sibbaldia procumbens</i>	ГКЛ	61	3	190,9	4,3
<i>Silene kubanensis</i>	скалы	59	4	156,8	3,7
<i>Silene lychnidea</i>	ПЛ	57	3	183,6	10,5
<i>Silene lychnidea</i>	АЛП	NA	NA	181,7	3,2
<i>Silene multifida</i>	СА	963	28	397,1	24,5
<i>Silene saxatilis</i>	АЛП	73	5	NA	NA
<i>Silene saxatilis</i>	ПЛ	59	4	212,9	5,1
<i>Silene vulgaris</i>	СА	NA	NA	306,7	7,9
<i>Silene vulgaris</i>	ГКЛ	337	15	NA	NA
<i>Solidago virgaurea</i>	ГКЛ	212	10	343,2	23,1
<i>Sorbus aucuparia</i>	ВГЛ	1800	136	189,1	9,6
<i>Stachys germanica</i>	СА	384	15	276,1	11,1
<i>Stachys recta</i>	СА	220	13	276,1	11,1
<i>Stellaria media</i>	берега	170	12	643,5	15,6
<i>Stellaria nemorum</i>	ВГЛ	431	28	523,3	8,3
<i>Swertia iberica</i>	болото	288	13	246,3	5,9

<i>Вид</i>	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SL
<i>Symphytum asperum</i>	СА	705	22	372,7	26,0
<i>Taraxacum confusum</i>	ПЛ	116	7	237,4	3,7
<i>Taraxacum confusum</i>	ГКЛ	144	7	NA	NA
<i>Taraxacum porphyranthum</i>	АЛП	36	2	342,7	20,0
<i>Taraxacum stevenii</i>	АК	30	2	288,0	7,7
<i>Telekia speciosa</i>	СА	1158	31	327,6	9,3
<i>Thalictrum alpinum</i>	АЛП	20	2	170,7	19,9
<i>Thalictrum foetidum</i>	скалы	192	14	242,5	9,2
<i>Thesium alpinum</i>	ВГЛ	122	9	174,8	4,0
<i>Thesium arvense</i>	СА	122	6	123,9	5,2
<i>Thymus nummularius</i>	осыпи	29	2	171,1	1,7
<i>Tragopogon reticulatus</i>	АЛП	193	10	196,2	3,3
<i>Traunsteinera globosa</i>	АЛП	141	7	245,9	4,5
<i>Trifolium alpestre</i>	СА	321	9	154,6	2,8
<i>Trifolium ambiguum</i>	ПЛ	124	6	NA	NA
<i>Trifolium ambiguum</i>	ПЛ	122	6	253,9	4,9
<i>Trifolium canescens</i>	болото	NA	NA	278,6	18,5
<i>Trifolium medium</i>	СА	269	13	287,9	5,3
<i>Trifolium polyphyllum</i>	АЛП	76	6	191,7	6,1
<i>Trifolium pratense</i>	СА	267	14	211,9	3,9
<i>Trifolium repens</i>	СА	77	11	262,9	9,6
<i>Trifolium spadiceum</i>	болото	72	3	489,9	15,1
<i>Trifolium trichocephalum</i>	ГКЛ	186	12	232,7	3,3
<i>Trisetum flavescens</i>	СА	150	5	220,2	11,5
<i>Trisetum flavescens</i>	осыпи	NA	NA	251,7	3,2
<i>Trisetum flavescens</i>	ПЛ	301	9	188,6	8,2
<i>Trollius ranunculinus</i>	СА	408	84	178,3	5,6
<i>Urtica dioica</i>	СА	881	13	331,6	16,9
<i>Vaccinium arctostaphylos</i>	ВГЛ	1029	70	306,5	24,5
<i>Vaccinium myrtillus</i>	скалы	139	11	249,3	18,3
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	АЛП	25	2	103,8	3,3
<i>Valeriana alliariifolia</i>	ВГЛ	347	17	577,4	28,1
<i>Valeriana alpestris</i>	ПЛ	81	7	228,2	11,8
<i>Valeriana alpestris</i>	АЛП	NA	NA	419,4	21,9
<i>Valeriana officinalis</i>	берега	696	35	238,9	9,8
<i>Veratrum album</i>	СА	704	31	346,4	6,1
<i>Veronica chamaedrys</i>	СА	127	6	171,3	3,2
<i>Veronica filiformis</i>	СА	30	2	985,7	23,2

<i>Вид</i>	Фитоценоз	H	StdErr_H	SLA	StdErr_SLA
<i>Veronica gentianoides</i>	ПІ	58	4	129,3	3,4
<i>Veronica gentianoides</i>	АЛП	26	1	190,3	5,2
<i>Veronica gentianoides</i>	ГКЛ	70	13	170,8	2,1
<i>Veronica minuta</i>	АК	8	1	146,3	1,9
<i>Veronica peduncularis</i>	ВГЛ	98	7	195,1	9,7
<i>Vicia tenuifolia</i>	СА	417	22	276,2	11,1
<i>Viola altaica</i>	берега	52	3	154,3	4,6
<i>Viola biflora</i>	скалы	61	5	396,5	15,2
<i>Viola canina</i>	ВГЛ	75	3	530,1	27,5

Приложение 2. Биомасса растений в четырех альпийских сообществах и вклад CSR стратегий (%), оцененный по методике Pierce et al. (2017)

М – средняя, **StE** – ошибка среднего, г/м², знаком + отмечены величины менее 0,1 г/м²); **АЛП** – альпийские лишайниковые пустоши, **ПЛ** – пестроовсяницевые луга, **ГКЛ** – гераниево-копеечниковые луга, **АК** – альпийские ковры.

Вид	АЛП		ПЛ		ГКЛ		АК		С %	S %	R %
	М	StE	М	StE	М	StE	М	StE			
<i>Agrostis vinealis</i>	-	-	0,2	0,09	4,1	0,59	1,8	0,35	16	58	27
<i>Alchemilla caucasica</i>	3,4	0,84	-	-	-	-	-	-	17	69	14
<i>Anemone speciosa</i>	10,2	0,93	-	-	-	-	-	-	43	29	28
<i>Antennaria dioica</i>	7,6	1,02	1,8	0,97	-	-	-	-	8	57	35
<i>Anthemis cretica</i>	-	-	1,3	0,54	1,3	0,63	-	-	30	7	63
<i>Anthemis marschalliana</i>	-	-	-	-	0,2	0,23	-	-	23	57	20
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	-	-	5,6	1,03	14,9	1,89	0,5	0,24	14	65	21
<i>Arenaria lychnidea</i>	2,6	1,05	-	-	-	-	-	-	4	73	23
<i>Aster alpinus</i>	1,1	0,33	-	-	-	-	-	-	10	61	29
<i>Campanula collina</i>	0,8	0,23	0,8	0,17	0,0	0,02	-	-	33	33	34
<i>Campanula tridentata</i>	9,4	1,04	1,5	0,56	0,7	0,38	+	-	12	60	27
<i>Carex atrata</i>	-	-	3,5	1,33	5,8	0,98	1,0	0,49	19	65	16
<i>Carex oreophila</i>	-	-	-	-	-	-	2,4	0,58	8	64	28
<i>Carex pyrenaica</i>	-	-	-	-	-	-	0,4	0,12	4	66	30
<i>Carex sempervirens</i>	0,4	0,27	-	-	-	-	-	-	12	73	15
<i>Carex umbrosa</i>	18,6	1,77	2,8	0,77	-	-	-	-	11	67	22
<i>Carum caucasicum</i>	6,1	0,65	0,1	0,06	-	-	+	-	30	54	16
<i>Carum meifolium</i>	-	-	+	-	3,5	0,48	1,9	0,71	23	39	37
<i>Catabrosella variegata</i>	-	-	-	-	1,0	0,50	5,8	0,52	14	59	28
<i>Cerastium purpurascens</i>	-	-	0,2	0,11	0,2	0,16	-	-	19	11	70
<i>Chaerophyllum roseum</i>	-	-	0,3	0,14	-	-	-	-	30	45	25
<i>Corydalis conorrhiza</i>	-	-	-	-	-	-	0,3	0,11	38	16	46
<i>Deschampsia flexuosa</i>	-	-	12,7	2,59	7,2	1,59	+	-	4	83	13
<i>Erigeron alpinus</i>	0,2	0,05	-	-	-	-	-	-	17	44	39
<i>Erigeron caucasicus</i>	-	-	0,2	0,14	0,4	0,33	-	-	30	18	53
<i>Eritrichium caucasicum</i>	0,5	0,12	-	-	-	-	-	-	6	79	16
<i>Euphrasia ossica</i>	0,4	0,11	+	-	0,1	0,03	-	-	2	24	74
<i>Festuca brunnescens</i>	-	-	3,0	1,13	14,1	2,49	0,5	0,30	6	87	7
<i>Festuca ovina</i>	22,9	1,33	2,5	0,68	0,8	0,36	1,6	0,48	3	92	5
<i>Festuca varia</i>	-	-	160,0	16,85	2,6	2,29	-	-	14	87	0
<i>Fritillaria collina</i>	0,1	0,05	+	-	-	-	-	-	30	0	70
<i>Gagea fistulosa</i>	-	-	-	-	+	-	+	-	4	85	11
<i>Galium verum</i>	-	-	0,4	0,23	-	-	-	-	0	55	45

Вид	АЛП		ПЛ		ГКЛ		АК		C	S	R
	M	StE	M	StE	M	StE	M	StE	%	%	%
<i>Gentiana biebersteinii</i>	0,1	0,03	-	-	-	-	-	-	14	14	72
<i>Gentiana pyrenaica</i>	2,8	0,48	1,7	0,48	0,7	0,31	0,1	0,06	1	58	41
<i>Gentiana septemfida</i>	0,4	0,16	1,0	0,95	-	-	-	-	18	4	78
<i>Gentiana verna</i>	0,1	0,04	-	-	-	-	-	-	11	68	21
<i>Geranium gymnocaulon</i>	-	-	0,3	0,23	125,2	13,39	+	-	35	41	24
<i>Gnaphalium supinum</i>	-	-	+	-	+	-	10,1	1,72	2	19	79
<i>Hedysarum caucasicum</i>	-	-	+	-	47,8	6,76	-	-	44	26	31
<i>Helictotrichon versicolor</i>	5,6	0,57	-	-	-	-	-	-	13	87	0
<i>Hieracium lactucella</i>	-	-	0,1	0,10	0,8	0,74	-	-	26	0	74
<i>Hyalopoa pontica</i>	-	-	-	-	-	-	0,8	0,19	13	39	48
<i>Leontodon hispidus</i>	-	-	5,1	2,27	4,7	1,07	-	-	36	0	65
<i>Luzula multiflora</i>	-	-	0,1	0,09	0,4	0,17	+	-	12	42	46
<i>Luzula spicata</i>	1,0	0,19	-	-	-	-	-	-	11	65	24
<i>Lloydia serotina</i>	0,2	0,12	-	-	-	-	-	-	35	0	65
<i>Matricaria caucasica</i>	-	-	0,1	0,06	7,7	1,26	-	-	21	0	79
<i>Minuartia aizoides</i>	-	-	0,6	0,26	2,5	0,77	20,8	1,88	0	100	0
<i>Minuartia circassica</i>	1,0	0,47	0,3	0,10	-	-	-	-	0	77	23
<i>Minuartia recurva</i>	-	-	0,4	0,19	0,3	0,13	-	-	0	91	10
<i>Myosotis alpestris</i>	-	-	0,2	0,15	-	-	-	-	22	22	56
<i>Nardus stricta</i>	-	-	60,8	7,37	33,3	4,58	16,3	2,54	5	95	0
<i>Oxytropis kubanensis</i>	2,2	0,91	-	-	-	-	-	-	26	55	20
<i>Pedicularis caucasica</i>	0,5	0,20	-	-	-	-	-	-	14	64	22
<i>Pedicularis condensata</i>	-	-	-	-	0,2	0,20	-	-	37	38	25
<i>Pedicularis comosa</i>	0,4	0,17	+	-	-	-	-	-	28	49	23
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	-	-	-	-	-	-	2,8	0,53	20	20	59
<i>Phleum alpinum</i>	-	-	-	-	17,8	2,65	2,5	0,92	15	62	22
<i>Plantago atrata</i>	1,4	0,54	0,4	0,26	-	-	-	-	45	43	12
<i>Polygonum bistorta</i>	0,2	0,07	-	-	-	-	-	-	57	16	27
<i>Potentilla gelida</i>	2,4	0,83	0,3	0,33	-	-	-	-	14	63	23
<i>Potentilla verna</i>	-	-	-	-	0,1	0,05	1,4	0,73	25	36	39
<i>Primula algida</i>	0,3	0,09	-	-	-	-	-	-	22	18	60
<i>Ranunculus oreophilus</i>	1,2	0,24	0,2	0,08	0,1	0,08	-	-	30	30	40
<i>Rumex alpestris</i>	-	-	0,1	0,05	0,6	0,39	-	-	52	0	48
<i>Scorzonera cana</i>	+	-	5,6	0,98	3,9	0,66	-	-	23	31	45
<i>Seseli alpinum</i>	-	-	0,3	0,17	-	-	-	-	27	45	27
<i>Sibbaldia procumbens</i>	-	-	0,2	0,11	4,2	1,18	65,3	4,37	12	56	32
<i>Taraxacum confusum</i>	-	-	4,3	1,48	-	-	-	-	51	0	49
<i>Taraxacum stevenii</i>	1,1	0,22	-	-	+	-	17,2	1,48	27	0	74
<i>Trifolium polyphyllum</i>	7,9	1,49	-	-	-	-	-	-	18	50	32
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	31,9	5,98	-	-	-	-	-	-	3	96	2
<i>Veronica gentianoides</i>	0,7	0,14	1,6	0,50	1,6	0,37	-	-	48	25	28
<i>Viola altaica</i>	-	-	1,9	0,29	+	-	-	-	14	48	38