

УДК 581.55

ОПЫТ ИЗУЧЕНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ АЛЬПИЙСКИХ СООБЩЕСТВ НА ПРИМЕРЕ АНАЛИЗА ВЫСОТЫ РАСТЕНИЙ

© 2019 г. К. В. Дудова^{1, *}, Г. Г. Атабаллыев², А. А. Ахметжанова¹, Д. М. Гулов², С. В. Дудов¹, Т. Г. Елумеева¹, А. М. Кипкеев², О. А. Логвиненко², Р. Б. Семенова², В. Э. Смирнов^{3, 4}, Д. К. Текеев⁵, М. С. Салпагаров², В. Г. Онипченко^{1, 2, 5}

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

²Карачаево-Черкесский университет им. У.Д. Алиева
ул. Ленина, 29, Карачаевск, 369200 КЧР, Россия

³Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
Профсоюзная ул., 84/32, Москва, 117997 Россия

⁴Институт математических проблем биологии РАН
ул. Виткевича, 1, Пушкино, 142290 Россия

⁵Тебердинский государственный биосферный заповедник
Бадукский пер., 1, Теберда, 369210 Россия

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

Поступила в редакцию 22.06.2019 г.

После доработки 12.07.2019 г.

Принята к публикации 20.08.2019 г.

На примере высоты растений в альпийских сообществах Тебердинского заповедника исследованы параметры их функционального разнообразия. В работе проверена гипотеза, что при использовании растениями разного объема воздушной среды малый объем среды используется более равномерно, нежели большой. Предполагалось, что дивергенция по высоте растений более выражена в луговых сообществах, где сильнее конкурентные взаимоотношения и выше уровень продукции. Для четырех основных типов фитоценозов (альпийские пустоши, пестроовсянищевые луга, гераниево-копеечниковые луга, альпийские ковры) получены данные по средней высоте растений образующих их видов, биомассе отдельных видов, средневзвешенной высоте растений в сообществах. На базе этих данных рассчитаны индексы функционального богатства, выравненности и дивергенции. Показано, что учет участия видов в сообществе значительно влияет на значения средних высот и индексов функционального разнообразия. Вопреки априорной гипотезе было выявлено, что при малом объеме воздушной среды, занимаемом сообществом (альпийские ковры), показатель равномерности значимо ниже, чем в случае большого объема (пестроовсянищевые луга). Функциональная дивергенция выше в низкопродуктивных сообществах альпийских ковров, нежели в более продуктивных луговых фитоценозах. 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 пестроовсянищевых лугов (максимальная дивергенция на средних по биомассе участках).

DOI: 10.1134/S0044459619050038

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 (Мазинг, 1973; Работнов, 1983; Миркин, Наумова, 2012; Cain et al., 2014; Smith T., Smith R., 2015). Кроме того, часто ис-

пользуется понятие “функциональная структура”, 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 (Мэгарран, 1992). В настоящее время этот термин обычно связывают

с величинами и распределением функциональных признаков (functional traits) организмов в сообществе (Wacker et al., 2009; Sandel et al., 2010). Именно в этом смысле термин “функциональное разнообразие” используется в настоящей статье.

В современном виде функциональный подход к изучению растительных сообществ оформился к концу XX в. и продолжает развиваться (Díaz, Cabido, 1997; Díaz et al., 1998; Reich et al., 1998; Hodgson et al., 1999; Lavorel, Garnier, 2002; Petchey, Gaston, 2002; Deyn et al., 2008). Изначально функциональной структурой называли разнообразие и участие функциональных групп (Garnier et al., 2016). Их устанавливали на основе различий между видами: например, по жизненным формам, морфологии, стратегиям поглощения ресурсов и т.д. (McIntyre et al., 1995; Chapin et al., 1996; Gitay, Noble, 1998). Позже было показано, что использование отдельных функциональных групп менее информативно, чем работа с величинами функциональных признаков (Lavorel et al., 1997; Garnier et al., 2016). С целью получения стандартизированных данных разработан протокол измерений (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013), а сами данные пополняют глобальные базы функциональных признаков (Poschlod et al., 2003; Kleyer et al., 2008; Kattge et al., 2011). Использование функционального подхода — это активно развивающееся в последние годы направление (Carlson et al., 2015; Thuiller et al., 2015; Faucon et al., 2017; Fontana et al., 2017; Funk et al., 2017; Migliavacca, 2007; O'Brien et al., 2017; Thomas, Vesk, 2017), однако в России такие работы пока единичны (Elumeeva et al., 2015).

Функциональные признаки (functional traits) определяются как морфо-физиолого-фенологические признаки, которые косвенно влияют на приспособленность особей растений (fitness; Fisher, 1930) через их рост, размножение и выживание растений. Эти признаки определяются на уровне от клеток до индивидуальных организмов (Violle et al., 2007; Garnier et al., 2016). Они также очень важны как для оценки влияния растений на окружающую среду, так и влияния среды на организмы и их сообщества (Cornelissen et al., 2003). К таким признакам, например, относятся размер листа, масса семян, способ распространения диаспор, жизненная форма, интенсивность симбиотической азотфиксации и т.д. (Díaz, Cabido, 2001; Cornelissen et al., 2003). Изучение функциональных признаков для большого числа особей разных таксонов и местообитаний позволяет выявить взаимосвязи между функционированием организмов и компонентами среды, как биотическими, так и абиотическими, а также установить связи между различными уровнями организации, представленными в экосистеме (Violle et al., 2007; Garnier et al., 2016).

Функциональные признаки отражают приспособленность к варьированию условий среды и различным экофизиологическим и эволюционным компромиссам (термин “trade-off” в англоязычной литературе) между отдельными функциями внутри одного растения (Lavorel et al., 2007). Выделяют группы признаков, которые имеют устойчивые ковариации (согласованное варьирование) в различных условиях среды и сообществах (Reich et al., 2003; Poorter et al., 2008; Wright et al., 2010). Их выявление позволяет определить основные направления варьирования признаков, отражающие различные экологические стратегии. Вопрос о числе таких направлений (независимых осей варьирования) остается открытым, но наиболее часто его принимают равным трем (Westoby et al., 2002; Laughlin et al., 2010; Bello et al., 2012; Chalmardrier, 2014; Garnier et al., 2016). Это отражено в так называемой “LHS-модели” (leaf-height-seed), предложенной Уэстоу (Westoby, 1998), включенной в ось поглощения и использования ресурсов, развития растения и вклада особи в репродуктивную сферу (Lavergne et al., 2003; Garnier et al., 2016). Основные признаки для оценки этих осей — удельная листовая поверхность, высота растения и масса семян соответственно (Westoby, 1998; Pollock et al., 2012). Все три признака относятся к группе так называемых “ключевых” признаков (soft traits). Такие признаки: 1) связаны с функцией растения; 2) относительно просто и быстро измеримы; 3) измеряются согласно стандартизированным протоколам для большого спектра видов из различных местообитаний; 4) их внутривидовая изменчивость в различных условиях среды значительно меньше межвидовой (Garnier, Shipley, 2001; Lavorel et al., 2007; Garnier et al., 2016). Соответствие этим правилам позволяет получать сравнимые данные для широкого спектра видов и сообществ. Большинство работ, описывающих функциональное разнообразие фитоценозов, базируется на измерениях именно “ключевых” признаков (Díaz et al., 1998; Cadotte et al., 2009; Lebrija-Trejos et al., 2010; Bello et al., 2012; Kunstler et al., 2012; Carlson et al., 2015; Komac et al., 2015; Thuiller et al., 2015).

Как отмечено выше, параметры распределения значений функциональных признаков в сообществе называют функциональной структурой, или функциональным разнообразием (Garnier et al., 2016). Исследования функционального разнообразия применяют для решения широкого круга вопросов, касающихся организации экосистем (Flynn et al., 2009; Garnier et al., 2016) и формирования растительных сообществ (Pavoine et al., 2011; Chalmardrier, 2014; Carlson et al., 2015; Chalmardrier et al., 2015). Функциональное разнообразие сообщества связано с его динамикой, устойчивостью, продуктивностью, балансом элементов минерального питания и другими аспектами (Tilman,

2001; Schleuter et al., 2010). 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, применяют средневзвешенные оценки (Bello et al., 2012; Garnier et al., 2016). Для описания функционального разнообразия на настоящий момент разработан целый ряд индексов (Petchey, Gaston, 2002; Zoltan, 2005; Pakeman, 2011; Komac et al., 2015).

Один из самых репрезентативных и при этом легко измеряемых функциональных признаков — высота вегетативных органов растения. Она измеряется как наименьшее расстояние между верхней границей основных фотосинтетических тканей растений и уровнем субстрата и выражается в метрах (Cornelissen et al., 2003). Показано, что высота аллометрически связана с такими характеристиками растения, как диаметр стебля, средняя площадь поперечного среза корня, длина корней, надземная биомасса (Cornelissen et al., 2003; Osada, 2011). Данный признак является лучшим показателем размеров растения, поэтому играет особую важную роль в процессе специализации видов и видообразования (Boucher et al., 2017). Более высокие растения в сообществе получают конкурентное преимущество в борьбе за свет, эффективнее опыляются и распространяют семена. В некоторых случаях вместо высоты растения используют признаки “высота полога” (Westoby et al., 2002; Reich et al., 2003; Caccianiga et al., 2006) или “максимальная высота” (Kraft, Ackerly, 2010; Lebrija-Trejos et al., 2010). Измерения высоты часто используются в работах по функциональной фитоценологии (Westoby, 1998; Petchey, Gaston, 2002; Lavorel, Garnier, 2002; Reich et al., 2003; Kikvidze et al., 2005; Dorado et al., 2006; Woodruff et al., 2009; Ambrose et al., 2009; Pakeman, 2011; Funk et al., 2017). В частности, ряд исследований выполнен для альпийских фитоценозов (Carlson et al., 2015; Chalmandrier et al., 2015). Для высокогорий характерно большое разнообразие местообитаний на небольших площадях и различные мезоклиматические градиенты, связанные с характеристиками рельефа. В альпийских фитоценозах отмечены сильное влияние отбора средой на состав и структуру растительных сообществ и слабая устойчивость к нарушениям. Эти особенности дают большие возможности для проведения сравнительных исследований в области фитоценологии (Onipchenko, 2002; Körner, 2003).

Растения в различных фитоценозах используют разный объем воздушной среды, который прямо связан с высотой растений. Мы предполагаем,

что малый объем среды (низкие растения) используется более равномерно, нежели большой, т.е. дивергенция по высоте растений выше в луговых сообществах, где сильнее выражены конкурентные взаимоотношения и выше уровень продукции. Логично предположить, что более широкий диапазон высот (большая высота растений) дает большую возможность для дифференциации растений по этому признаку и способствует расхождению их экологических ниш. Это предположение связано с представлениями о большей конвергенции функциональных признаков растений в условиях абиотического стресса (Costa et al., 2017; Rolhauser, Pucheta, 2017).

Кроме того, интересным представляется вопрос о связи функционального разнообразия с продукцией растительного сообщества. Связь видового богатства с продукцией многократно обсуждалась в литературе, она чаще имеет куполообразную форму, когда максимальное видовое разнообразие наблюдается при средних величинах продукции (Tilman, 1982; Grime, 2001), однако эта зависимость проявляется далеко не всегда (Adler et al., 2011; Chanteloup, Bonis, 2013). Высота растений обычно тесно скоррелирована с их продукцией, однако связь продукции и функционального разнообразия практически не исследована. Таким образом, в качестве второй гипотезы мы предположили наличие куполообразной зависимости функционального разнообразия от надземной биомассы, которая для травяных сообществ хорошо согласуется с надземной продукцией.

Целью нашего исследования является сравнение альпийских сообществ по показателям функционального разнообразия на базе высоты растений как функционального признака. Для достижения выбранной цели нами поставлены несколько задач: 1) изучить высоты основных компонентов фитоценозов; 2) рассчитать показатели функционального разнообразия по высоте растений; 3) сравнить взвешенные и невзвешенные показатели функциональных признаков по сообществам и сравнить изменения индексов функционального разнообразия с учетом и без учета реального соотношения видов в сообществе; 4) проверить гипотезу о большей функциональной выравненности низкотравных сообществ по сравнению с более высокотравными; 5) выявить связь между функциональным разнообразием и надземной продукцией сообществ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследования собирали на территории Тебердинского государственного заповедника (Карачаево-Черкесская республика). Заповедник располагается на северном макросклоне Западного Кавказа, более 83% его площади лежит выше 2000 м над ур. м. Наибольшие площади в

альпийском поясе занимают четыре типа фитоценозов: альпийские лишайниковые пустоши, пестроовсянищевые луга, гераниево-копеечниковые луга и альпийские ковры (Павлов и др., 1998; Онипченко, Павлов, 2009).

Альпийские лишайниковые пустоши (АЛП) занимают наветренные гребни и склоны в диапазоне высот 2350–3000 м над ур. м. В основном это склоны 2°–30° крутизны, южной и восточной экспозиции. В отличие от других сообществ высокогорий, лишайники имеют значительное проективное покрытие (до 55%), в то время как покрытие мхов составляет около 4% (Онипченко, 2002). Среди лишайников доминируют виды из родов *Cetraria* и *Cladonia*. Доминанты среди сосудистых растений – *Festuca ovina*, *Carex sempervirens*, *C. umbrosa*, *Trifolium polyphyllum*, *Anemone speciosa*, *Antennaria dioica*, *Campanula tridentata* (Онипченко, 1994, 2002; Elumeeva et al., 2015).

На склонах южной экспозиции различной крутизны на высотах 2410–3100 м над ур. м. распространены пестроовсянищевые луга (ПЛ). Снежный покров здесь не достигает большой мощности (0.5–1.5 м), однако защищает почву от глубокого промерзания. Снег сходит в период с середины мая по середину июня. Доминируют плотнодерновинные злаки *Festuca varia* и *Nardus stricta*. Общее флористическое разнообразие довольно высокое, покрытие сосудистых растений варьирует от 40 до 90%, роль мхов и лишайников незначительна (Онипченко, 2002).

Гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ) занимают нижние части склонов различных аспектов и крутизны (от 3° до 35°) в альпийском поясе (2600–3000 м над ур. м.). Из-за значительной аккумуляции снега вегетационный сезон начинается во второй половине июня или начале июля. Основные доминанты – *Geranium gymnocaulon*, *Hedysarum caucasicum*, *Carum meifolium*, *Pulsatilla aurea* и *Pedicularis condensata*. Флористическое разнообразие ниже, чем на пестроовсянищевых лугах, роль мхов и лишайников также невысока. Покрытие сосудистых растений выше, нежели в предыдущем ценозе, и составляет 50–97% (Онипченко, 2002). Эти сообщества отличаются наибольшей продукцией в альпийском поясе (Онипченко, 1990).

Сообщества альпийских ковров (АК) формируются в западинах и характеризуются большим уровнем аккумуляции снега (3–4 м) и коротким вегетационным сезоном. Они формируются на высотах 2700–3200 м над ур. м. на склонах различной экспозиции крутизной 0°–30° (Онипченко, 2002). Доминанты – *Sibbaldia procumbens*, *Minuartia aizoides* и *Taraxacum stevenii* (Онипченко, 2002).

Данные по высотам отдельных видов растений получены в период с 24.07.2017 г. по 24.08.2017 г. Высоту растений измеряли соответственно меж-

дународному протоколу измерений функциональных признаков (Cornelissen et al., 2003). Измеряли высоты хорошо сформированных растений каждого вида в экологических условиях, соответствующих их обычным местообитаниям (Lavergne et al., 2003). Для каждого вида проводили 25 измерений. Поскольку в большинстве случаев исследуемые сообщества располагаются на склонах, высоту измеряли как кратчайшее расстояние от верхней границы фотосинтетических тканей (верхнего хорошо развитого листа) до субстрата. Для определения участия видов в сообществах использованы данные выполненных ранее исследований по наземной биомассе для 100 пробных площадей (0.25 × 0.25 м) в каждом из четырех сообществ (Онипченко, 1990).

Для каждого растительного сообщества было проведено три этапа расчетов:

1) Оценили средние значения высоты всех видов по фитоценозу;

2) Рассчитали средневзвешенные показатели высоты для каждого фитоценоза. Степень участия вида в сообществе оценивали по его наземной биомассе;

3) Рассчитали три показателя функционального разнообразия: функциональное богатство, функциональная выравненность, функциональная дивергенция (табл. 1). Для расчетов использовали индексы одномерных оценок (Schleuter et al., 2010).

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 равномерности (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 (Mason et al., 2005; Schleuter et al., 2010; Bello et al., 2012; Garnier et al., 2016).

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. 1), участие каждого вида равно единице. Пусть в первом случае (сообщество A) по-

Таблица 1. 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	$\frac{2}{\pi} \arctg \left[5 \left(\sum_{s \in S_c} \frac{A_s}{A} (\ln X_s - \overline{\ln X_s})^2 \right) \right]$

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.

казатели высоты распределены равномерно (рис. 1а), во втором (сообщество B) большие частоты встречаемости имеют средние значения диапазона (рис. 1б), а в третьем (сообщество C) – наоборот крайние (рис. 1в).

Для выявления связи индексов функционального разнообразия 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.

Математическую обработку данных полевых исследований проводили в пакете LibreOffice 5.1.6.2 и статистической среде R v.3.4.4.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Функциональное богатство всех трех модельных 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. 2). 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 .

Для исследованных альпийских сообществ наибольшее общее функциональное богатство отмечено на гераниево-копеечниковых лугах, а наименьшее – в сообществах альпийских ковров (табл. 3, рис. 2), 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 наземной продукции сосудистых растений в них (АЛП < АК < ПЛ < ГКЛ) (Онипченко, 1990), лишь положение наименее про-

Таблица 2. Значения индексов функционального разнообразия для модельных сообществ

Модельное сообщество	FR	FE	FD
A	1	1	0.75
B	1	0.33	0.64
C	1	0.33	0.89

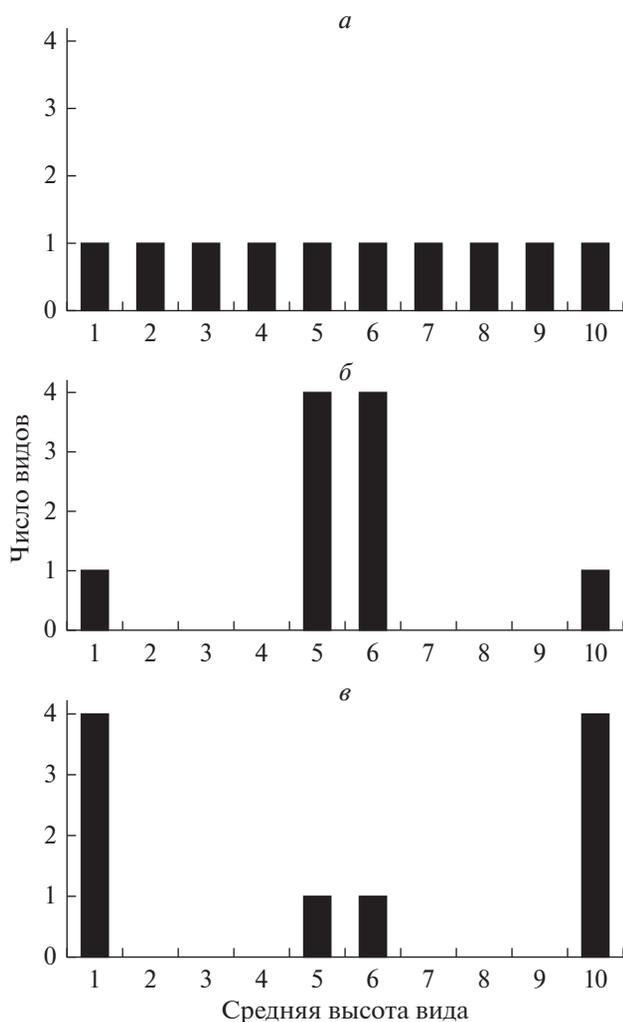


Рис. 1. Распределение частот значений высоты для модельных сообществ *A*, *B* и *C* (*a*, *б*, *в* соответственно).

дуктивных сообществ другое по сравнению с рядом по высоте.

Помимо расчетов индексов функционального разнообразия для фитоценозов в целом, вычислены значения индексов для отдельных площадок

внутри каждого фитоценоза (средние и их ошибки приведены в табл. 4). В этом случае функциональное богатство существенно ниже, чем для сообщества в целом, в связи со значительно меньшей видовой насыщенностью 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. 3), 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.

Сравнение величин функциональной выравненности, 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. 3). 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 таковой для АК) существенно ниже, чем выравненность искусственных сообществ *B* и *C*. 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), т.е.

Таблица 3. Значения индексов функционального разнообразия альпийских фитоценозов с учетом и без учета участия видов

	FR	FE1	FE2	N1	FD1	FD2	N2
АЛП	0.527	0.463	0.580	57	0.772	0.864	36
ПЛ	0.643	0.397	0.475	72	0.751	0.848	40
ГКЛ	0.808	0.464	0.450	59	0.669	0.794	37
АК	0.284	0.188	0.645	27	0.851	0.845	25

Примечание. 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. Обозначения альпийских фитоценозов здесь и в табл. 4: АЛП — альпийские лишайниковые пустоши, ГКЛ — гераниево-копеечниковые луга, ПЛ — пестроовсяннищевые луга, АК — альпийские ковры.

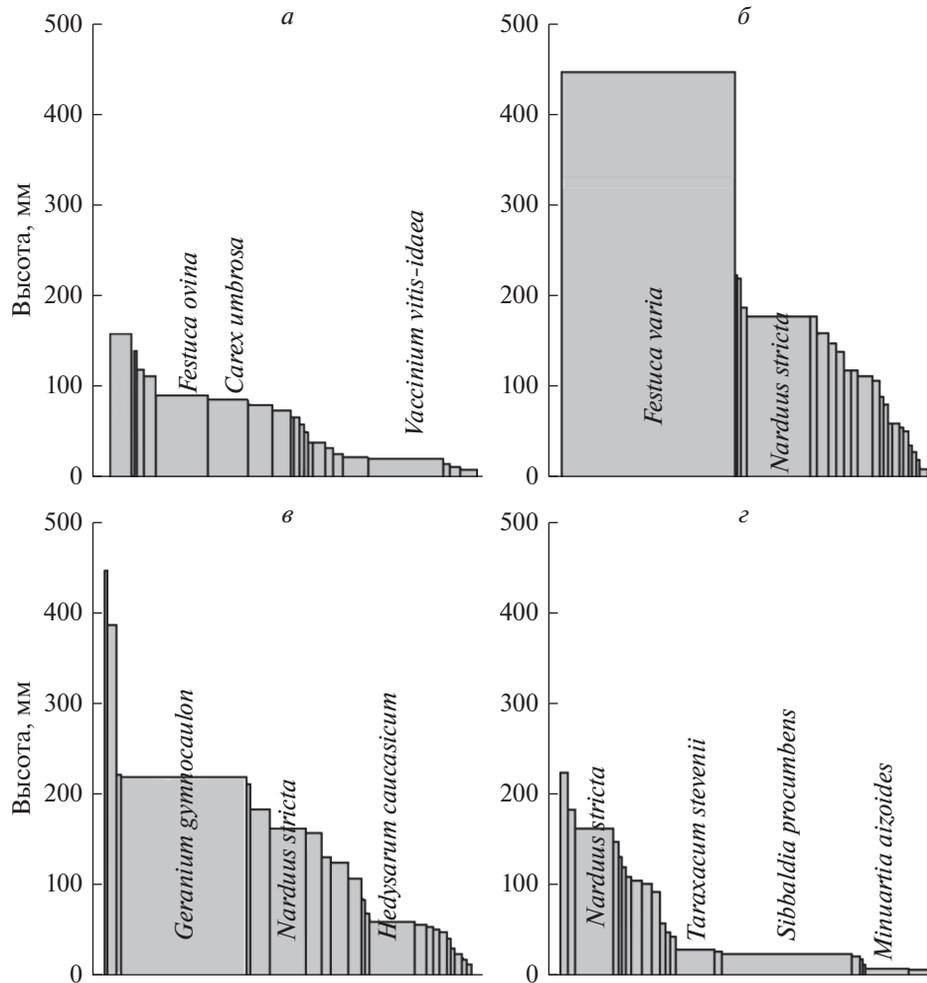


Рис. 2. Распределение видов сосудистых растений по высоте и биомассе в четырех альпийских сообществах: *а* – альпийская лишайниковая пустошь, *б* – пестроувснецевый луг, *в* – гераниево-копеечниковый луг, *г* – альпийский ковер. Высота прямоугольников (ордината) соответствует средней высоте растений 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.

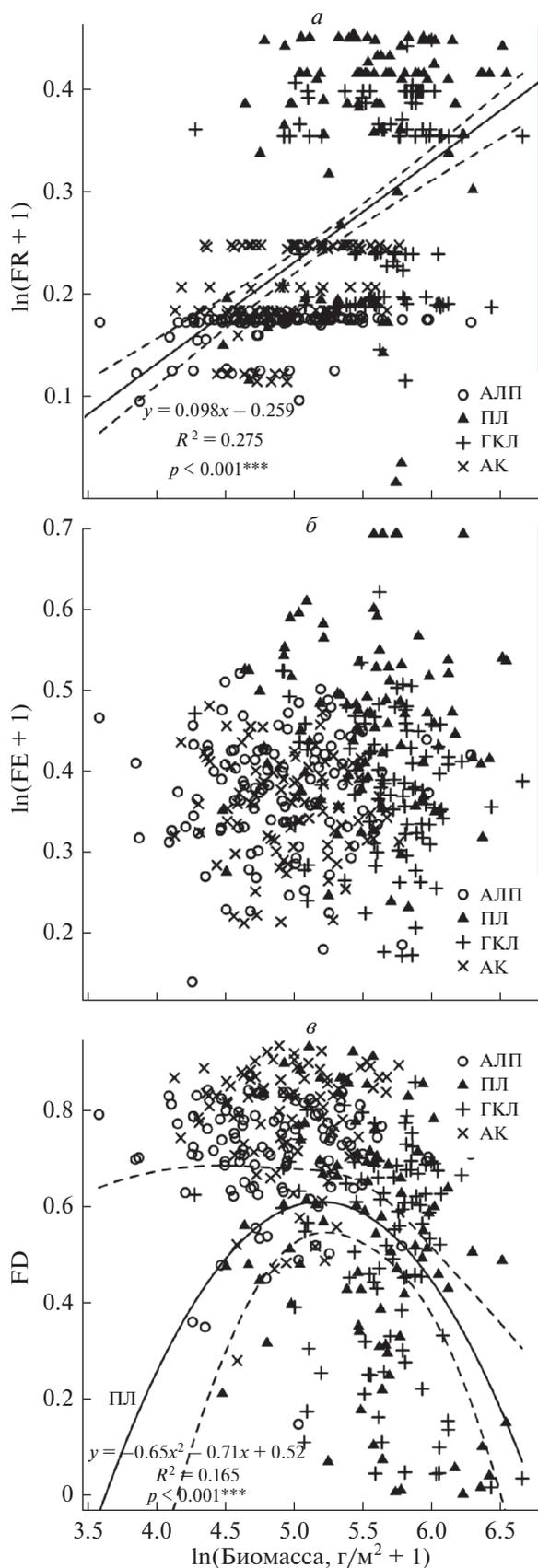
биотические процессы (например, конкуренция, которая наиболее выражена в этом сообществе; Opirchenko et al., 2009) не меняют его функциональной выравненности. Еще одним подтверждением этой закономерности может служить очень близкая к рассматриваемым величина функциональной выравненности ГКЛ, полученная для от-

дельных площадок, – 0.47 (табл. 4). 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 процес-

Таблица 4. Средние значения индексов функционального разнообразия с 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

Примечание. Названия индексов (FR, FE, FD) даны в табл. 1. Mo – мода числа видов в расчетах; N – число пробных площадей.



сов в формировании функциональной выравненности низкопродуктивного сообщества АК.

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 модельных 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. 3).

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 модельных сообществ, при этом по функциональной дивергенции ГКЛ близки к сообществу *B* (низкая дивергенция), а АК — к сообществу *C* (высокая дивергенция). 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, т.е. менее дивергентное функциональное разнообразие. Таким образом, исходное предположение о более равномерном использовании меньшего объема среды растениями в альпийских фитоценозах не подтвердилось, а полученные результаты свидетель-

Рис. 3. Связь между биомассой альпийских сообществ и индексами функционального разнообразия: *a* — 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.

ствуют об обратном – малый объем среды в случае АК используется менее равномерно, чем больший в луговых сообществах. Эти результаты согласуются с данными Чалмандрайера 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. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Высота растений во многом связана с их способностью конкурировать за свет. Однако полученные ранее данные об относительной роли конкуренции в формировании альпийских сообществ (Onipchenko et al., 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 продуктивности (и увеличении затенения) розеточные растения менее конкурентоспособны по отношению к более высоким растениям других видов. Можно предположить, что в данном случае большее зна-

чение для формирования сообщества имеет не ограничение сходства, вызванное конкурентными взаимоотношениями, а абиотические факторы среды (Garnier et al., 2016).

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. Униmodalная связь между индексом функциональной дивергенции и надземной биомассой найдена только для одного типа альпийских сообществ (пестроовсянищевые луга).

Работа выполнена при поддержке РНФ (проект № 19-14-00038).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мазинг В.В.*, 1973. Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии / Под ред. Работнова Т.А., Лавренко Е.М. М.: Наука. С. 148–156.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.*, 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем. 488 с.
- Мэгарран Э.*, 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 182 с.
- Онипченко В.Г.*, 1990. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. № 6. С. 52–62.
- Онипченко В.Г., Павлов В.Н.*, 2009. Флористическая насыщенность альпийских сообществ зависит от занимаемой ими площади // ДАН. Т. 427. № 5. С. 710–712.
- Павлов В.Н., Онипченко В.Г., Аксенова А.А., Волкова Е.В., Зуева О.И., Макаров М.И.*, 1998. Экспериментальное изучение организации альпийских фитоценозов северо-западного Кавказа // Журн. общ. биологии. Т. 59. № 5. С. 453–476.
- Покаржевская Г.А., Онипченко В.Г.*, 1995. Биоморфологический анализ видового состава альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 100. № 2. С. 50–58.
- Работнов Т.А.*, 1983. Фитоценология: 2-е изд., перераб. М.: Изд-во МГУ. 292 с.
- Adler P.B., Seabloom E.W., Borer E.T., Hillebrand H., Hautier Y. et al.*, 2011. Productivity is a poor predictor of plant species richness // Science. V. 333. № 6050. P. 1750–1753.
- Ambrose A.R., Sillett S.C., Dawson T.E.*, 2009. Effects of tree height on branch hydraulics, leaf structure and gas exchange in California redwoods // Plant Cell Environ. V. 32. № 7. P. 743–757.

- Bello F., Lavorel S., Lavergne S., Albert C.H., Boulangeat I. et al.*, 2012. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: A case study in the French Alps // *Ecography*. V. 36. № 3. P. 393–402.
- Boucher F.C., Verboom G.A., Musker S., Ellis A.G.*, 2017. Plant size: A key determinant of diversification // *New Phytol.* V. 216. № 1. P. 24–31.
- Caccianiga M., Luzzaro A., Pierce S., Ceriani R.M., Cerabolini B.*, 2006. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification // *Oikos*. V. 112. № 1. P. 10–20.
- Cadotte M.W., Cavender-Bares J., Tilman D., Oakley T.H.*, 2009. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity // *PLoS ONE*. V. 4. № 5. P. 1–9.
- Cain M.L., Bowman W.D., Hacker S.D.*, 2014. *Ecology*. 3rd ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates. 596 p.
- Carlson B.Z., Choler P., Renaud J., Dedieu J.P., Thuiller W.*, 2015. Modelling snow cover duration improves predictions of functional and taxonomic diversity for alpine plant communities // *Ann. Bot.* V. 116. № 6. P. 1023–1034.
- Chalmandrier L.*, 2014. A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns // *J. Veg. Sci.* V. 24. № 5. P. 853–864.
- Chalmandrier L., Münkemüller T., Lavergne S. et al.*, 2015. Effects of species' similarity and dominance on the functional and phylogenetic structure of a plant meta-community // *Ecology*. V. 96. № 1. P. 143–153.
- Chalmandrier L., Münkemüller T., Colace M.-P., Renaud J., Aubert S. et al.*, 2017. Spatial scale and intraspecific trait variability mediate assembly rules in alpine grasslands // *J. Ecol.* V. 105. № 1. P. 277–287.
- Chanteloup P., Bonis A.*, 2013. Functional diversity in root and aboveground traits in a fertile grassland shows a detrimental effect on productivity // *Basic Appl. Ecol.* V. 14. № 3. P. 208–216.
- Chapin F.S., Bret-Harte M.S., Hobbie S.E., Zhong H.*, 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change // *J. Veg. Sci.* V. 7. № 3. P. 347–358.
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E. et al.*, 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide // *Aust. J. Bot.* V. 51. № 4. P. 335–380.
- Costa D.S., Gerschlauer F., Pabst H., Kühnel A., Huwe B. et al.*, 2017. Community-weighted means and functional dispersion of plant functional traits along environmental gradients on Mount Kilimanjaro // *J. Veg. Sci.* V. 28. № 4. P. 684–695.
- Deyn G.B., de, Cornelissen J.H.C., Bardgett R.D.*, 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes // *Ecol. Lett.* V. 11. № 5. P. 516–531.
- Díaz S., Cabido M.*, 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change // *J. Veg. Sci.* V. 8. № 4. P. 463–474.
- Díaz S., Cabido M.*, 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes // *Trends Ecol. Evol.* V. 16. № 11. P. 646–655.
- Díaz S., Cabido M., Casanoves F.*, 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale // *J. Veg. Sci.* V. 9. № 1. P. 113–122.
- Dorado F., Diéguez-Aranda U., Barrio Anta M., Sánchez Rodríguez M., Gadow K., von*, 2006. A generalized height-diameter model including random components for radiata pine plantations in northwestern Spain // *For. Ecol. Manag.* V. 229. № 1–3. P. 202–213.
- Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Rovnaia E.N., Wu Y., Werger M.J.A.*, 2015. Alpine plant communities of Tibet and Caucasus: In quest of functional convergence // *Botanica Pacifica*. V. 4. № 1. P. 7–16.
- Faucon M.P., Houben D., Lambers H.*, 2017. Plant functional traits: Soil and ecosystem services // *Trends Plant Sci.* V. 22. № 5. P. 385–394.
- Fisher R.A.*, 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. 1st ed. Oxford: Clarendon. 308 p.
- Flynn D.F.B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T. et al.*, 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa // *Ecol. Lett.* V. 12. № 1. P. 22–33.
- Fontana V., Kohler M., Niedrist G., Bahn M., Tappeiner U., Frenck G.*, 2017. Decomposing the land-use specific response of plant functional traits along environmental gradients // *Sci. Total Environ.* V. 599. P. 750–759.
- Funk J.L., Larson J.E., Ames G.M., Butterfield B.J., Cavender-Bares J. et al.*, 2017. Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes // *Biol. Rev.* V. 92. № 2. P. 1156–1173.
- Garnier E., Shipley B.*, 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content // *Funct. Ecol.* V. 15. № 5. P. 688–695.
- Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K.*, 2016. *Plant Functional Diversity*. Oxford: Oxford Univ. Press. 231 p.
- Gitay H., Noble I.R.*, 1998. *Middle East and arid Asia // The Regional Impacts of Climate Change: An Assessment of Vulnerability*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 231–252.
- Grime J.P.*, 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd ed. Chichester: John Wiley and Sons. 417 p.
- Hodgson J.G., Wilson P.J., Hunt R., Grime J.P., Thompson K.*, 1999. Allocating C-S-R plant functional types: A soft approach to a hard problem // *Oikos*. V. 85. P. 282–294.
- Kattge J., Díaz S., Lavorel S. et al.*, 2011. TRY – a global database of plant traits // *Glob. Change Biol.* V. 17. № 9. P. 2905–2935.
- Kikvidze Z., Pugnaire F.F., Brooker R.W.R., Choler P., Lortie C.J. et al.*, 2005. Linking patterns and processes in alpine plant communities: A global study // *Ecology*. V. 86. № 6. P. 1395–1400.
- Kleyer M., Bekker R.M., Knevel I.C.*, 2008. The LEDA Trait-base: A database of life-history traits of the Northwest European flora // *J. Ecol.* V. 96. № 6. P. 1266–1274.
- Komac B., Pladevall C., Domènech M., Fanlo R.*, 2015. Functional diversity and grazing intensity in sub-alpine and alpine grasslands in Andorra // *Appl. Veg. Sci.* V. 18. № 1. P. 75–85.
- Körner C.*, 2003. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Berlin, Heidelberg: Springer. 360 p.

- Kraft N.J.B., Ackerly D.D.*, 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest // *Ecol. Monogr.* V. 80. № 3. P. 401–422.
- Kunstler G., Lavergne S., Courbaud B.*, 2012. Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: Implications for forest community assembly // *Ecol. Lett.* V. 15. № 8. P. 831–840.
- Laughlin D.C., Leppert J.J., Moore M.M., Sieg C.H.*, 2010. A multi-trait test of the leaf-height-seed plant strategy scheme with 133 species from a pine forest flora // *Funct. Ecol.* V. 24. № 3. P. 493–501.
- Lavergne S., Garnier E., Debussche M.*, 2003. Do rock endemic and widespread plant species differ under the Leaf-Height-Seed plant ecology strategy scheme? // *Ecol. Lett.* V. 6. № 5. P. 398–404.
- Lavelle S., Garnier E.*, 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail // *Funct. Ecol.* V. 16. № 5. P. 545–556.
- Lavelle S., Díaz S., Cornelissen J.H.C.*, 2007. Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? // *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Berlin, Heidelberg: Springer. P. 149–164.
- Lavelle S., McIntyre S., Landsberg J., Forbes T.D.A.*, 1997. Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance // *Trends Ecol. Evol.* V. 12. № 12. P. 474–478.
- Lebrija-trejos E., Pérez-garcía E.A., Meave J.A., Bongers F., Poorter L.*, 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system // *Ecology*. V. 91. № 2. P. 386–398.
- Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W.G., Wilson J.B.*, 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity // *Oikos*. V. 111. № 1. P. 112–118.
- McIntyre S., Lavelle S., Tremont R.M.*, 1995. Plant life-history attributes: Their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation // *J. Ecol.* V. 83. № 1. P. 31–44.
- Migliavacca M.*, 2007. Trasformazioni del lavoro e nuovi diritti. Alcune riflessioni sul concetto di cittadinanza // *Studi di sociologia*. V. 45. № 2. P. 157–176.
- O'Brien M.J., Engelbrecht B.M.J., Joswig J.*, 2017. A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones // *J. Appl. Ecol.* V. 54. № 6. P. 1669–1686.
- Onipchenko V.G.*, 1994. The structure and dynamics of alpine plant communities in the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus // *Oecologia Montana*. V. 3. № 1. P. 40–50.
- Onipchenko V.G.*, 2002. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Zurich: Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübel. 130 p.
- Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., Gerasimova M.A., Volkova E.V., Cornelissen J.H.C.*, 2009. Experimental comparison of competition and facilitation in alpine communities varying in productivity // *J. Veg. Sci.* V. 20. № 4. P. 718–727.
- Osada N.*, 2011. Height-dependent changes in shoot structure and tree allometry in relation to maximum height in four deciduous tree species // *Funct. Ecol.* V. 25. № 4. P. 777–786.
- Pakeman R.J.*, 2011. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly // *J. Ecol.* V. 99. № 5. P. 1143–1151.
- Pavoine S., Vela E., Gachet S., Bélair G., de, Bonsall M.B.*, 2011. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: A novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly // *J. Ecol.* V. 99. № 1. P. 165–175.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E. et al.*, 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // *Austr. J. Bot.* V. 61. № 3. P. 167–234.
- Petchey O.L., Gaston K.J.*, 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition // *Ecol. Lett.* V. 5. № 3. P. 402–411.
- Pollock L.J., Morris W.K., Vesk P.A.*, 2012. The role of functional traits in species distributions revealed through a hierarchical model // *Ecography*. V. 35. № 8. P. 716–725.
- Poorter L., Wright S.J., Paz H., Ackerly D.D., Condit R. et al.*, 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests // *Ecology*. V. 89. № 7. P. 1908–1920.
- Poschlod P., Kleyer M., Jackel A.K., Dannemann A., Tackenberg O.*, 2003. BIOPOP — A database of plant traits and internet application for nature conservation // *Folia Geobotanica*. V. 38. № 3. P. 263–271.
- Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S., Vose J.M., Volin J.C. et al.*, 1998. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life span: A test across biomes and functional groups // *Oecologia*. V. 114. № 4. P. 471–482.
- Reich P.B., Wright I.J., Cavender-Bares J., Craine J.M., Oleksyn J. et al.*, 2003. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies // *Int. J. Plant Sci.* V. 164. № 3. P. 143–164.
- Rolhauser A.G., Pucheta E.*, 2017. Directional, stabilizing, and disruptive trait selection as alternative mechanisms for plant community assembly // *Ecology*. V. 98. № 3. P. 668–677.
- Sandel B., Goldstein L.J., Kraft N.J.B., Okie J.G., Shulman M.I. et al.*, 2010. Contrasting trait responses in plant communities to experimental and geographic variation in precipitation // *New Phytol.* V. 188. № 2. P. 565–575.
- Schleuter A.D., Daufresne M., Massol F., Argillier C.*, 2010. A user's guide to functional diversity indices // *Ecol. Monogr.* V. 80. № 3. P. 469–484.
- Smith T.M., Smith R.L.*, 2015. *Elements of Ecology*. 9th ed. San Francisco: Pearson Benjamin Cummings. 709 p.
- Thomas F.M., Vesk P.A.*, 2017. Are trait-growth models transferable? Predicting multi-species growth trajectories between ecosystems using plant functional traits // *PLoS ONE*. V. 12. № 5. P. 1–19.
- Thuiller W., Pollock L.J., Gueguen M., Münkemüller T.*, 2015. From species distributions to meta-communities // *Ecol. Lett.* V. 18. № 12. P. 1321–1328.
- Tilman D.*, 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton: Princeton Univ. Press. 297 p.

- Tilman D., 2001. Functional diversity // Encyclopedia of Biodiversity / Ed. Levin S.A. San Diego, CA: Academic Press. P. 109–120.
- Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C. et al., 2007. Let the concept of trait be functional! // Oikos. V. 116. № 5. P. 882–892.
- Wacker L., Baudois O., Eichenberger-Glinz S., Schmid B., 2009. Diversity effects in early- and mid-successional species pools along a nitrogen gradient // Ecology. V. 90. № 3. P. 637–648.
- Westoby M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme // Plant Soil. V. 199. № 2. P. 213–227.
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright I.J., 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 33. № 1. P. 125–159.
- Woodruff D.R., Meinzer F.C., Lachenbruch B., Johnson D.M., 2009. Coordination of leaf structure and gas exchange along a height gradient in a tall conifer // Tree Physiol. V. 29. № 2. P. 261–272.
- Wright S.J., Kitajima K., Kraft N.J.B. et al., 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees // Ecology. V. 91. № 12. P. 3664–3674.
- Zoltan B.-D., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits // J. Veg. Sci. V. 16. № 5. P. 533–540.

Functional diversity of alpine plant communities: A case study of plant height

K. V. Dudova^{a, *}, G. G. Ataballyev^b, A. A. Akhmetzhanova^a, D. M. Gulov^b, S. V. Dudov^a,
T. G. Elumeeva^a, A. M. Kipkeev^b, O. A. Logvinenko^a, R. B. Semenova^b, V. E. Smirnov^{c, d},
D. K. Tekeev^e, M. S. Salpagarov^b, V. G. Onipchenko^{a, b, e}

^aLomonosov Moscow State University Biological Faculty, Department of Geobotany
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119991 Russia

^bKarachai-Cherkess Aliev State University,
Lenina, 29, Karachaevsk Republic of Karachai-Cherkess, 369202 Russia

^cCenter for Forest Ecology and Productivity, RAS
Profsoyuznaya, 84/32, Moscow, 117997 Russia

^dInstitute of Mathematical Problems of Biology, RAS
Prof. Vitkevich, 1, Pushchino, 142290 Russia

^eTeberda State Biosphere Reserve
Baduksky Lane, 1, Teberda, Republic of Karachai-Cherkess, 369210 Russia

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

Functional diversity (functional richness, evenness, divergence) of plant height was studied for the four alpine communities (alpine lichen heaths, *Festuca varia* grasslands, *Hedysarum-Geranium* meadows, and alpine snowbed communities) in Teberda Reserve, the NW Caucasus. We tested the hypothesis that functional divergence is higher when plants are taller and communities are more productive. For each species we measured mean plant height, biomass, and calculated community-weighted mean height values (CWM). Plant abundance influenced strongly on the values of functional diversity indices. Contrary to our hypothesis, we showed that in the short, low productive alpine snowbeds functional evenness was significantly lower, but functional divergence higher than in the more tall and productive communities, e.g. *Festuca varia* grasslands. Above-ground production positively correlated with functional richness in the general analysis of all data, but this correlation is not detected within communities. Functional evenness was not related to community production. Unimodal relationship between functional divergence index and above-ground biomass was showed only for the *Festuca varia* grasslands (maximal divergence is observed on plots with the middle biomass).