

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

УДК 574.4

doi: 10.26907/2542-064X.2022.1.76-93

ПРОВЕРКА ГИПОТЕЗ ЗАВИСИМОСТИ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ОТ ВИДОВОГО И ФУНКЦИОНАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Т.В. Рогова, И.С. Сауткин, Г.А. Шайхутдинова

Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия

Аннотация

В статье представлены результаты проверки гипотез о зависимости значений первичной наземной биомассы от средневзвешенных значений функциональных признаков растений-доминантов сообщества (гипотезы соотношения биомассы) и функционального разнообразия (гипотезы комплементарности ниш). Растительный покров изученной территории представлен луговыми сообществами и напочвенным покровом лесных сообществ. В качестве материала для исследования была собрана наземная биомасса растений, у которых измеряли функциональные признаки листьев: площадь (LA), сухую массу (LDM), удельную листовую поверхность (SLA) и их средневзвешенные значения (CWM). Функциональное разнообразие измеряли индексами функционального богатства (Fric), выравниваемости (Feve) и дивергенции (Fdiv). В результате проверки гипотезы о соотношении биомассы выявлена значимая положительная связь биомассы луговых сообществ со значениями CWM признаков LA и SLA. При проверке гипотезы комплементарности ниш статистически значимые связи биомассы и индексов функционального разнообразия не выявлены как для луговых, так и для лесных сообществ. Индексы функционального разнообразия травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ показывают заметно более выраженные положительные связи с биомассой яруса. Гипотеза о соотношении биомассы наилучшим образом объясняет связь между биомассой и средневзвешенными значениями признаков луговых сообществ, а гипотеза о комплементарности ниш может работать при объяснении связи биомассы и функционального разнообразия растений лесных сообществ.

Ключевые слова: функциональное разнообразие, гипотеза соотношения биомассы, гипотеза комплементарности ниш, LA, LDM, SLA, CWM

Введение

В настоящее время оценка экосистемных услуг является важным элементом политики управления экосистемами. От экосистемных услуг зависит благополучие людей и их способность адаптироваться к глобальным изменениям и справляться с ними [1, 2]. Важным компонентом, определяющим доставку экосистемных услуг, является биоразнообразие [3–5].

В современных исследованиях структуры и свойств экосистем наряду с традиционными подходами анализа и оценки их таксономического и структурного биоразнообразия все большее внимание уделяется функциональному разнообразию [6]. Функциональное разнообразие – это значение, диапазон и распределение

функциональных признаков организмов, составляющих экосистему [7]. В зависимости от процессов и связанных с ними экосистемных услуг ключевыми компонентами функционального разнообразия могут быть либо значения функциональных признаков отдельных видов и групп наиболее распространенных видов, либо разнообразие или многообразие признаков растений, встречающихся в сообществе. Экосистемные процессы, по сути, в значительной степени определяются функциональными признаками доминирующих видов в составе биомассы [8], которые могут быть представлены как средневзвешенные значения признаков (CWM – Community Weighted Mean) [9–11].

Со средневзвешенными значениями функциональных признаков (CWM) листьев коррелируют первичная продукция, скорость разложения подстилки и общее количество углерода и азота в почве [9]. При внесении элементов минерального питания в почву виды, показавшие увеличение удельной листовой поверхности, сильнее увеличивали свою биомассу [12]. Для исследования были выбраны две основные гипотезы о том, как видовое разнообразие растительного сообщества определяет его продуктивность: гипотеза о соотношении биомассы [8] и гипотеза комплементарности ниш [13]. Гипотеза о соотношении биомассы постулирует, что продуктивность экосистемы, то есть скорость накопления органического вещества на уровне экосистемы, определяется прежде всего наличием или отсутствием высокопродуктивных видов, а не разнообразием и взаимодополняемостью видов [14]. Установлено, что средневзвешенные значения признаков растений, составляющих сообщества, коррелируют с надземной растительной биомассой [15]. Например, высокая удельная листовая поверхность (SLA) указывает на сообщество, в котором доминируют виды с высокой устойчивостью к деградации окружающей среды, что связано с высокой способностью продуцирования органического вещества. По мнению ряда авторов [9, 16, 17], большая величина сухой массы листьев указывает на сообщество с преобладанием видов, малоустойчивых к обусловленной чрезмерным выпасом скота или распашкой земель деградации окружающей среды (консервативных видов), что ассоциируется с низкой продуктивностью экосистем. Отмечено, что сенокосение не влияет на изменение площади листьев и SLA [18]. В сообществах, расположенных по градиенту естественной среды, внутривидовое варьирование массы и площади листа последовательно соответствует средневзвешенным значениям этих признаков в сообществе, тогда как варьирование SLA соответствует положению сообщества в градиенте среды [19].

Роль разнообразия функциональных признаков и варьирования их значений [7] в определении свойств и процессов экосистемы – гипотеза комплементарности ниш – менее ясна, чем роль CWM признаков. Гипотеза о том, что экосистемные процессы и услуги зависят от функционального разнообразия, а не от видового богатства как такового, стала основным фактором концептуального развития функциональной экологии растений. Функциональное разнообразие было разделено на четыре относительно независимых компонента: функциональное богатство (Fric), выравненность (Feve), дивергенция (Fdiv) [20, 21] и дисперсия (Fdis) [22]. Таким образом, индексы функционального богатства и дисперсии количественно определяют объем сообщества, а индексы функциональной равномерности и дивергенции – распределение значений функциональных признаков

видов в этом объеме. Эти функциональные свойства могут применяться в оценке взаимодополняемости ниш и, следовательно, для усиления экосистемных процессов за счет разнообразия функциональных признаков.

Целью настоящего исследования является оценка зависимости первичной наземной биомассы растений от средневзвешенных значений функциональных признаков сообщества (гипотеза соотношения биомассы) и от функционального разнообразия (гипотеза комплементарности ниш). Согласно гипотезе о соотношении биомассы мы предполагаем наличие положительной связи величины биомассы с функциональными признаками листьев. Высокие значения этих признаков будут указывать на сообщества, представители которых характеризуются высокой продукцией. Согласно гипотезе комплементарности ниш мы предполагаем, что функциональное разнообразие будет положительно коррелировать с биомассой. Работа посвящена поиску ответа на вопрос: какая из гипотез лучше объясняет величину накапливаемой биомассы.

1. Материалы и методы

Исследование выполнено на территории Республики Татарстан. Пробные площади (Plot) заложены в заповеднике (Раифский участок Волжско-Камского заповедника), в участковом лесничестве (Айшинское), в природном парке (лесопарк Лебяжье, г. Казань), на землях сельскохозяйственного назначения (окрестности н.п. Анатыш, Ильинское, Новополюский, Новочувашский, Рыбная Слобода и Урняк). Растительность исследуемых территорий представлена луговыми и лесными формациями. Всего заложено 17 пробных площадей (7 лесных, 10 луговых), размер площадей составляет: для лугов $10 \times 10 \text{ м}^2$, для лесов $20 \times 20 \text{ м}^2$. Лесные сообщества представлены формациями сосняков кустарничково-зеленомошных, сосняков кустарничково-сфагновых и березняков пушицево-сфагновых. Сосняки лесопарка испытывают антропогенную нагрузку и характеризуются III стадией рекреационной дигрессии. Луговые сообщества относятся к лесным суходольным злаково-разнотравным лугам. В зависимости от характера использования луга разделяются на заброшенные зарастающие лесом, сенокосные и пастбищные.

На площадях выполнены геоботанические описания, проведен учет проективного покрытия по видам. На каждой площади заложено по десять площадок размером 0.25 м^2 каждая, с которых произведен укос биомассы. Собранная биомасса разделена на виды-доминанты и фракции (граминоиды, разнотравье и бобовые), высушена и взвешена. К фракции граминоидов отнесены виды семейств Poaceae и Sueragaceae; в разнотравье вошли все остальные виды с невысоким индивидуальным вкладом в общую биомассу.

Сообщества классифицированы при помощи программного обеспечения JUICE v7.0 [23] и отнесены к синтаксонам уровня класса растительности системы Браун-Бланке (EVC). По итогам классификации все рассматриваемые луговые сообщества отнесены к классам: Molinio-Arrhenatheretea R. Tx. 1937 (MOL), Festuco-Brometea Br.-Bl. Et Tx. Ex Soy 1947 (FES) и Artemisietea vulgaris Lohmeyer et al. ExvonRochow 1951 (ART); лесные сообщества к классам: Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. In Br.-Bl. Et al. 1939 (PIC) и Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae Ermakov et al.

Табл. 1

Классификация исследованных сообществ

Класс EVC	Номер площади (Plot)	Название ассоциации	Месторасположение
PIC	P3	Березняк пушицево-сфагновый	Раифский участок заповедника
	P6	Сосняк чернично-сфагновый	Раифский участок заповедника
	P7	Сосняк чернично-сфагновый	Раифский участок заповедника
BRA	P2	Сосняк ландышево-чернично-зелено-мошный	Раифский участок заповедника
	P4	Сосняк ландышево-бруснично-злаковый	Лесопарк Лебяжье
	P5	Сосняк ландышево-чернично-зелено-мошный	Айшинское лесничество
FAG	P1	Сосняк ландышево-бруснично-зелено-мошный	Айшинское лесничество
MOL	P8	Зарастающий лесом разнотравный луг	Раифский участок заповедника
	P11	Сенокосный разнотравно-злаковый луг	пос. Урняк
	P14	Пастбищный злаково-разнотравный луг с разной интенсивностью выпаса	пос. Новополюский
	P17	Пастбищный злаково-разнотравный луг с разной интенсивностью выпаса	с. Ильинское
FES	P9	Пастбищный злаково-разнотравный луг с разной интенсивностью выпаса	с. Рыбная Слобода
	P10	Пастбищный злаково-разнотравный луг с разной интенсивностью выпаса	пос. Анатыш
	P13	Пастбищный злаково-разнотравный луг с разной интенсивностью выпаса	с. Рыбная Слобода
	P16	Пастбищный злаково-разнотравный луг с разной интенсивностью выпаса	пос. Новочувашский
ART	P12	Пастбищный злаково-разнотравный луг с разной интенсивностью выпаса	пос. Анатыш
	P15	Зарастающий лесом злаково-разнотравный луг	Лесопарк Лебяжье

1991 (BRA). *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968 (FAG). Выделение ассоциаций и их названия даны на основании доминантно-детерминантного подхода в табл. 1.

Выполнены измерения функциональных признаков листьев доминирующих видов, которые составляют большую часть расчетной биомассы на каждом отдельном участке [7, 8]. В исследованных лесных сообществах учитывались лишь виды травяно-кустарничкового яруса напочвенного покрова, древесные виды – явные доминанты в структуре биомассы сообщества – были исключены из анализа. Признаки определялись для каждого вида, встречающегося хотя бы один раз среди доминантов. Таким образом, для 74 видов луговых и лесных сосудистых растений выполнена оценка следующих признаков: площадь листьев, см² (LA), сухая масса листьев, г (LDM), удельная площадь листьев на единицу их массы, см²/г (SLA). Измерения проводили по полностью развитым листьям, без патологий и повреждения фитофагами. Отбирали по десять листьев с 7–10 взрослых особей каждого вида, замеры выполнялись в соответствии со стандартными протоколами [15].

Средневзвешенные по сообществу значения (CWM) признаков листьев и индексы функционального разнообразия рассчитаны для сообществ каждой пробной площади на основе трех признаков: площадь, сухая масса и SLA. Для оценки функционального разнообразия использованы индексы функционального богатства Fric, функциональной выравненности Feve и функциональной дивергенции Fdiv [20, 21, 24]. Значения признаков стандартизированы перед расчетом индексов. Формула для расчета CWM признаков приводится ниже [25]:

$$CWM = \sum_{i=1}^S p_i \cdot trait_i,$$

где S – общее число видов, p_i – относительное участие вида i , а $trait_i$ – значение признака вида i .

Статистическая обработка данных и построение модели выполнены в программной среде R [26]. Все изученные параметры листьев имели нормальное распределение. Проверку на нормальность распределения проводили с помощью теста Шапиро – Уилка. Расчеты CWM признаков и функционального разнообразия проводили в R с помощью пакета FD [27]. Для оценки скоррелированности CWM признаков и индексов функционального разнообразия с биомассой рассчитывали параметрический коэффициент корреляции Спирмена. Для оценки силы влияния значимых корреляций рассчитан коэффициент детерминации R^2 .

2. Результаты и их обсуждение

Для проверки гипотез было проведено шесть последовательных корреляционных тестов. Полученные коэффициенты приведены ниже (см. табл. 5 и 6). С целью подтверждения гипотезы о соотношении биомассы, мы оценивали корреляционную связь величины биомассы со средневзвешенными значениями (CWM) признаков SLA, LA и LDM. Предполагалось, что высокие CWM признаков будут характерны для высокопродуктивных сообществ. Описательная статистика значений признаков листьев по сообществам приведена в табл. 2; значений биомассы по сообществам – в табл. 3; CWM признаков и индексов – в табл. 4.

Положительная связь между биомассой и CWM LA и SLA является статистически значимой. Результаты анализа связи между величиной биомассы и CWM признаками листьев приводятся в табл. 5 и на рис. 1. Наиболее продуктивными сообществами являются: зарастающий лесом разнотравный луг (P8), сенокосный разнотравно-злаковый луг (P11) и пастбищный злаково-разнотравный луг с контролируемым выпасом (P10). Для прочих пастбищных лугов (P12–P17) отмечены значительно более низкие показатели биомассы, а также средневзвешенные значения площади, сухой массы и удельной площади листа. Выявлена положительная, но незначимая связь между биомассой и CWM LA и LDM в травяно-кустарничковом ярусе лесных сообществ. Отрицательная незначимая связь наблюдается между биомассой и CWM SLA. Наиболее продуктивные лесные сообщества – относительно сухие ландышево-чернично-зеленомошные сосняки (P2) соответствуют низким CWM SLA и высоким CWM LA и LDM. Для влажных чернично-сфагновых сосняков (P6) характерны высокие CWM SLA, низкие CWM LA и LDM и наименьшая биомасса. Полученные результаты позволяют утверждать о наличии положительной связи между величиной биомассы и всеми измеренными

Табл. 2

Описательная статистика значений функциональных признаков листьев по сообществам

Класс EVC	Номер площади	Число видов		LA, см ²				LDM, г				SLA, см ² /г			
		Общее	Доминанты	Среднее значение	Стандартное отклонение	Минимальное	Максимальное	Среднее значение	Стандартное отклонение	Минимальное	Максимальное	Среднее значение	Стандартное отклонение	Минимальное	Максимальное
PIC	P3	9	5	3.41	1.01	2.16	5.12	0.03	0.01	0.02	0.05	131.9	21.1	92.2	159.0
PIC	P6	15	3	11.1	3.20	5.47	15.7	0.05	0.02	0.02	0.09	218.9	37.4	169.4	284.4
PIC	P7	12	5	16.5	3.47	12.1	22.1	0.08	0.02	0.05	0.11	210.6	18.1	181.8	240.1
BRA	P2	15	7	9.88	2.67	5.77	14.7	0.07	0.02	0.04	0.11	163.5	31.0	122.6	218.5
BRA	P4	33	8	11.2	3.58	7.28	18.1	0.09	0.05	0.05	0.20	153.3	49.26	92.7	239.5
BRA	P5	16	7	12.2	4.76	6.89	21.1	0.10	0.04	0.06	0.17	143.1	22.36	106.5	184.4
FAG	P1	18	8	12.3	4.54	5.54	19.7	0.07	0.03	0.04	0.11	170.5	19.5	135.8	201.1
MOL	P8	31	11	25.9	23.3	2.90	62.0	0.13	0.11	0.01	0.30	204.7	54.0	108.7	294.7
MOL	P11	33	10	21.9	13.8	4.60	43.3	0.15	0.10	0.03	0.30	150.8	19.0	117.4	174.9
MOL	P14	32	10	4.56	5.82	0.30	19.1	0.03	0.04	0.01	0.12	149.9	54.8	62.9	258.2
MOL	P17	27	8	9.28	6.87	2.50	21.2	0.05	0.04	0.01	0.12	196.5	44.2	144.9	263.9
FES	P9	17	4	8.82	4.74	4.40	14.2	0.10	0.06	0.05	0.19	90.2	11.9	79.1	106.7
FES	P10	21	7	10.1	6.78	2.20	18.4	0.11	0.07	0.03	0.22	101.7	17.9	82.6	128.4
FES	P13	26	2	10.6	8.06	4.90	16.3	0.09	0.02	0.01	0.17	68.10	54.73	29.40	106.8
FES	P16	22	5	6.44	5.17	1.60	12.3	0.08	0.05	0.02	0.13	95.44	46.82	26.90	157.9
ART	P12	29	7	4.31	2.68	1.00	8.60	0.04	0.03	0.01	0.09	107.77	29.69	44.70	126.7
ART	P15	30	4	6.60	1.59	5.30	8.80	0.07	0.03	0.04	0.12	102.47	35.21	57.50	133.4

Примечание. Измеренные значения признаков имеют уровень значимости $p \leq 0.05$. Названия сообществ даны с использованием доминантно-детерминантного подхода: березняк пушицево-сфагновый, Раифский участок заповедника (P3); сосняк чернично-сфагновый, Раифский участок заповедника (P6, P7); сосняк ландышево-бруснично-зеленомошный, Айшинское лесничество (P1); сосняк ландышево-вейничково-зеленомошный Айшинское лесничество (P5); сосняк ландышево-чернично-зеленомошный Раифский участок заповедника (P2); сосняк ландышево-бруснично-сфагновый, лесопарк Лебяжье (P4); зарастающий лесом разнотравный луг, Раифский участок заповедника (P8); зарастающий лесом злаково-разнотравный луг, лесопарк Лебяжье (P15); сенюковский разнотравно-злаковый луг, пос. Урьяк (P11); пастбищные злаково-разнотравные луга с разной интенсивностью выпаса: с. Рыбная Слобода (P9, P13); пос. Анатмыш (P10, P12); пос. Новополюсский (P14), пос. Новоучаевский (P16); с. Ильинское (P17).

Табл. 3

Описательная статистика значений биомассы по сообществам

Класс EVC	Номер площади	Число проб (<i>n</i>)	Надземная биомасса, г/м ²			
			Среднее значение	Стандартное отклонение	Минимальное	Максимальное
PIC	P3	10	62.3	42.7	9.5	162.8
	P6	10	29.0	12.7	7.8	45.2
	P7	10	39.3	13.8	21.9	70.1
BRA	P2	10	101.8	80.5	39.0	325.7
	P4	10	43.9	18.3	26.1	93.2
	P5	10	39.5	12.7	17.1	63.0
FAG	P1	10	107.9	56.8	50.0	259.6
MOL	P8	10	414.3	84.4	246.1	570.2
	P11	10	238.9	68.7	135.6	385.4
	P14	10	111.4	56.4	32.4	192.6
	P17	10	66.5	41.8	16.5	173.3
FES	P9	10	99.4	42.2	16.2	162.7
	P10	10	282.6	79.9	183.2	460.6
	P13	10	132.6	73.6	55.3	269.6
	P16	10	92.9	16.6	64.6	122.3
ART	P12	10	158.9	54.9	89.2	263.1
	P15	10	107.2	43.0	49.5	203.4

См. примечание к табл. 2.

Табл. 4

Описательная статистика средневзвешенных значений (CWM) признаков и индексов функционального разнообразия

Класс EVC		PIC	BRA	FAG	MOL	FES	ART
Число пробных площадей (<i>n</i>)		3	3	1	4	4	2
CWM LA, см ²	Среднее значение	6.46	10.6	7.23	16.9	6.35	9.04
	Стандартное отклонение	2.48	3.03	–	7.64	1.57	0.40
	Минимальное	3.06	7.80	7.23	10.5	3.75	8.64
	Максимальное	8.91	14.8	7.23	29.5	7.81	9.43
CWM LDM, г	Среднее значение	0.03	0.08	0.05	0.10	0.07	0.07
	Стандартное отклонение	0.02	0.02	–	0.03	0.03	0.01
	Минимальное	0.01	0.06	0.05	0.07	0.03	0.06
	Максимальное	0.05	0.11	0.05	0.15	0.10	0.08
CWM SLA, см ² /г	Среднее значение	232.2	167.6	138.1	162.4	114.5	118.6
	Стандартное отклонение	11.4	10.2	–	17.6	18.5	7.7
	Минимальное	222.2	156.4	138.1	143.2	94.3	110.9
	Максимальное	248.2	181.2	138.1	190.7	141.3	126.3
Функциональное богатство Fric	Среднее значение	0.10	0.25	0.65	0.50	0.27	0.39
	Стандартное отклонение	0.02	0.05	–	0.13	0.06	0.14
	Минимальное	0.07	0.18	0.65	0.31	0.17	0.25
	Максимальное	0.12	0.31	0.65	0.67	0.32	0.52
Функциональная выравненность Feve	Среднее значение	0.44	0.44	0.4	0.56	0.56	0.58
	Стандартное отклонение	0.24	0.15	–	0.10	0.10	0.07
	Минимальное	0.12	0.29	0.4	0.41	0.41	0.51
	Максимальное	0.70	0.64	0.4	0.68	0.69	0.64

Функциональная дивергенция Fdiv	Среднее значение	0.47	0.57	0.57	0.72	0.81	0.78
	Стандартное отклонение	0.14	0.13	–	0.15	0.09	0.08
	Минимальное	0.33	0.40	0.57	0.47	0.66	0.70
	Максимальное	0.66	0.71	0.57	0.88	0.91	0.85

Примечание. Рассчитанные CWM признаков и индексов функционального разнообразия имеют уровень значимости $p < 0.05$.

Табл. 5

Коэффициенты корреляции между величиной биомассы и средневзвешенными значениями функциональных признаков

Средневзвешенные значения признаков	Лесные сообщества			Луговые сообщества		
	r	p	R^2	R	P	R^2
CWM LA, см ²	0.54	0.21	0.29	0.69*	0.027	0.47*
CWM LDM, г	0.54	0.21	0.28	0.48	0.16	0.23
CWM SLA, см ² /г	–0.44	0.32	0.19	0.67*	0.033	0.45*

Примечание: r – коэффициент корреляции, p – уровень значимости, R^2 – коэффициент детерминации.

* Если $p < 0.05$.

значениями признаков в луговых сообществах, что служит подтверждением гипотезы о соотношении биомассы. Таким образом, представляется возможной оценка продуктивности луговых сообществ с использованием информации только о значениях функциональных признаков листьев растений. В случае лесных сообществ мы не можем утвердительно говорить о подтверждении предложенной гипотезы, так как связи биомассы и CWM признаков статистически не значимы и разнонаправлены. Вопрос об отрицательной связи биомассы с удельной площадью листьев в лесных сообществах остается открытым. Целесообразно провести дополнительные исследования и расчеты, включая данные о функциональных признаках листьев деревьев и кустарников, вклад которых в общую продукцию сообщества значителен.

Вторая проверяемая гипотеза комплементарности ниш предполагает, что функциональное разнообразие положительно коррелирует с биомассой. Результаты анализа корреляционных связей биомассы и индексов функционального разнообразия приводятся в табл. 6 и на рис. 2.

Как следует из [24], функциональное богатство (Fric) указывает на степень использования ресурсов, потенциально доступных сообществу. Низкие значения индекса указывают на наличие ресурсов, которые не используются, что ведет к снижению продуктивности сообщества. В нашем исследовании максимальные значения биомассы и индекса функционального богатства Fric соответствуют зарастающим лесным разнотравным лугам (P8). Заметно меньшие значения биомассы при достаточно высоком уровне функционального богатства имел сенокосный луг, находящийся в активном пользовании (P11). Пастбищный луг с контролируемым выпасом (P10) также отличается достаточно высокими значениями биомассы, но показывает более низкое функциональное богатство. Самостоятельную группу формируют луга, испытывающие высокую пастбищную нагрузку: сбитое пастбище (P17) и рекреационный луг в лесопарке (P15). При высоком функциональном разнообразии они имеют низкие значения биомассы. Однако корреляционный анализ не выявил статистически значимых связей между значениями биомассы и Fric луговых сообществ.

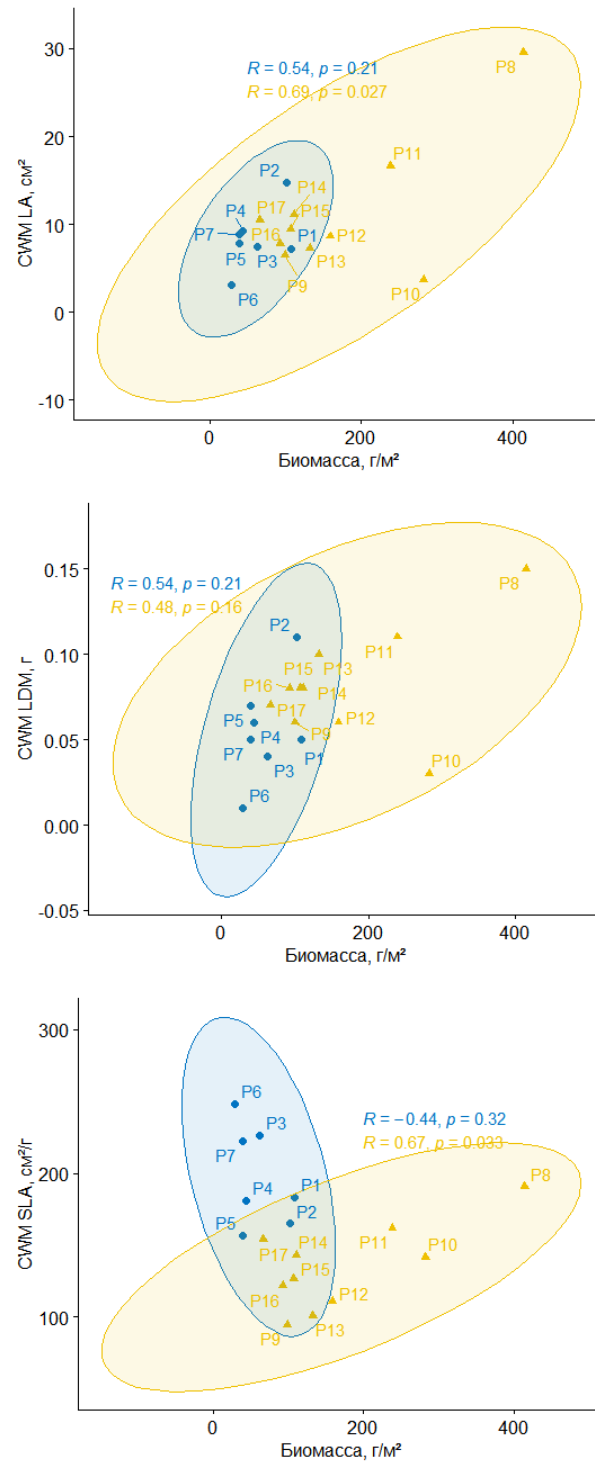


Рис. 1. Взаимосвязь между биомассой и CWM признаков сообществ: LA, LDM, SLA. Обозначения: ▲ – луговые сообщества, ● – лесные сообщества

Табл. 6

Коэффициенты корреляции значений биомассы и рассчитанных индексов

Индексы функционального разнообразия	Лесные сообщества			Луговые сообщества		
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>R</i> ²	<i>R</i>	<i>P</i>	<i>R</i> ²
Функциональное богатство Fric	0.56	0.19	0.31	0.34	0.33	0.11
Функциональная выравненность Feve	0.41	0.37	0.16	0.33	0.35	0.11
Функциональная дивергенция Fdiv	0.43	0.33	0.18	-0.16	0.66	0.026

Примечание: *r* – коэффициент корреляции, *p* – уровень значимости, *R*² – коэффициент детерминации.

В отличие от луговых, лесные сообщества демонстрируют положительные связи исследуемых показателей, хотя также статистически не значимые. Самыми высокими значениями биомассы и Fric отличается сухой сосняк ландышево-бруснично-зеленомошный (P1), а наименьшими значениями – березняк пушицево-сфагновый (P3). Как ранее отмечалось, надземная продукция может быть прямо связана с функциональным богатством при совокупном анализе данных по всем сообществам, но эта связь может не выявляться внутри отдельных сообществ [28].

Функциональная выравненность (Feve) может рассматриваться как степень равномерности распределения биомассы сообщества в пространстве ниши, позволяющей эффективно использовать весь спектр доступных ему ресурсов. Требуется проверки предположение Мейсона [24] о том, что низкая функциональная выравненность указывает на недостаточное использование ресурсов ниши, что, как правило, снижает продукцию. Связь биомассы и индекса функциональной выравненности Feve во многом повторяет закономерности связи биомассы и индекса функционального богатства Fric. Корреляционный анализ не выявил статистически значимой связи между значениями биомассы и индекса Feve. В луговых сообществах величина биомассы в большей мере зависит от характера антропогенного воздействия. Дудовой и др. [28] установлено, что функциональная выравненность может быть не связана с продукцией сообществ. Полученные нами результаты не противоречат данному утверждению.

Для лесных сообществ установлена слабая связь между биомассой и индексом Feve. Максимальные значения биомассы и выравненности характерны для различных по свойствам экотопов сообществ: сосняков ландышево-чернично-зеленомошных (P2) и березняков пушицево-сфагновых (P3). В сосняке чернично-сфагновом значения биомассы и Feve являются минимальными (P7).

Третий рассчитанный индекс – функциональная дивергенция (Fdiv), высокие значения которого указывают на высокую степень дифференциации ниш и, следовательно, на низкую конкуренцию за ресурсы [24]. Однако данное утверждение требует проведения специальных экспериментальных исследований по изучению интенсивности конкуренции. Таким образом, сообщества с высокой функциональной дивергенцией могут обеспечивать выполнение более разнообразных экосистемных функций в результате более эффективного использования ресурсов. Результаты исследования Дудовой и др. [28] подтвердили, что функциональная

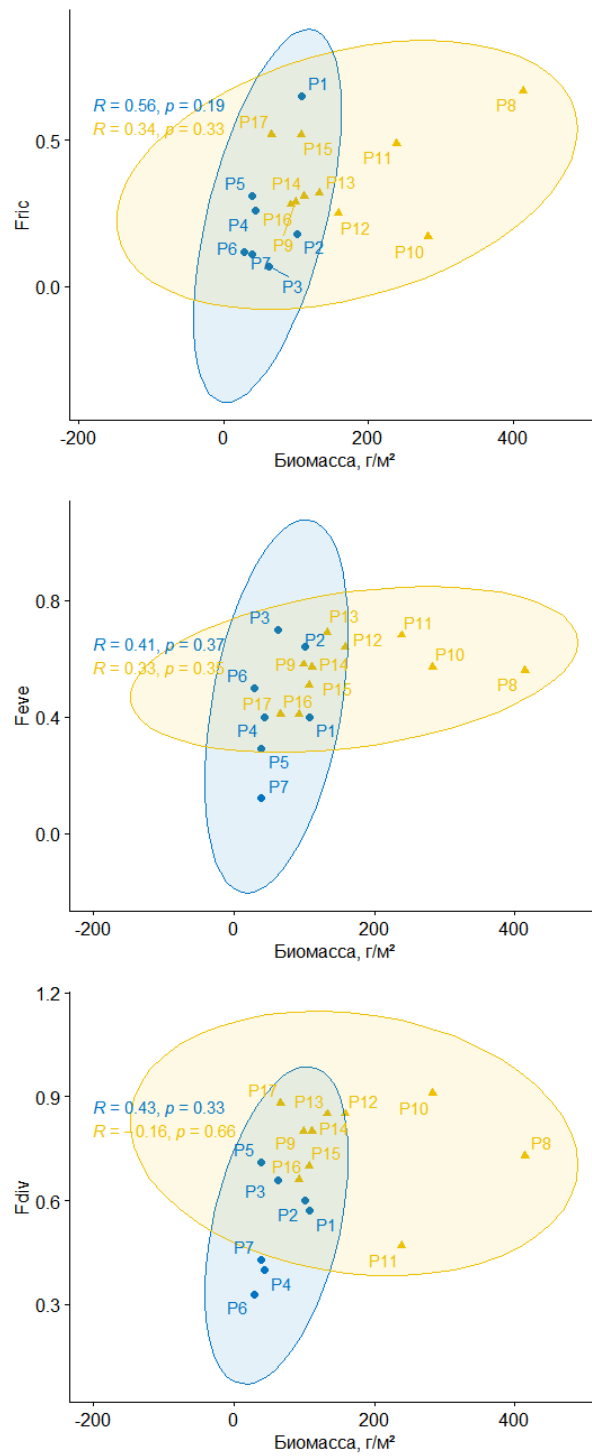


Рис. 2. Корреляционная связь биомассы и индексов функционального разнообразия сообществ: Fric, Feve, Fdiv. Обозначения: ▲ – луговые сообщества, ● – лесные сообщества

дивергенция выше в низкопродуктивных сообществах, нежели в более продуктивных. В настоящем исследовании корреляционный тест показал слабую, статистически не значимую связь между значениями биомассы и индексом F_{div} .

В целом анализ полученных значений индексов функционального разнообразия лесных и луговых сообществ, занимающих различные экотопы по режимам увлажнения, почвенного плодородия и характера антропогенного использования территории, сделать вывод о том, что лесные сообщества более функционально структурированы. Очевидно, это является результатом длительного сосуществования многолетних видов лесного сообщества и успешной дифференциацией их экологических ниш по сравнению с полидоминантными и сменно-доминантными луговыми сообществами, которые постоянно испытывают нарушения, вызванные внешним воздействием, что отражается на разнообразии и характере взаимоотношений видов.

Заключение

В результате проверки гипотезы о соотношении биомассы выявлена значимая положительная связь биомассы луговых сообществ с CWM признаков LA и SLA. Показано, что луговые сообщества, представленные крупнолистными видами растений с высокими CWM площади и удельной площади на единицу массы листа, являются максимально продуктивными, что соответствует положениям проверяемой гипотезы. Для лесных сообществ подтвердить гипотезу не удалось, так как значимых связей биомассы и CWM признаков листьев видов травяно-кустарничкового яруса не выявлено. Очевидно, функциональные признаки листьев видов травяно-кустарничкового яруса, имеющего второстепенное значение в лесном сообществе, не могут использоваться в качестве индикаторов продукционных процессов в формируемом ими ярусе без учета особенностей видов древесного яруса, которые играют ведущую роль в освоении ресурсов и накоплении биомассы.

При проверке гипотезы комплементарности ниш не удалось выявить статистически значимых связей биомассы и индексов функционального разнообразия как луговых, так и лесных сообществ. Несмотря на факт отсутствия связей, выявлены определенные тенденции зависимости биомассы сообществ от их функционального разнообразия. Отметим, что все рассчитанные индексы функционального разнообразия травяно-кустарничкового яруса лесных сообществ показывают заметно более выраженные положительные связи с биомассой яруса. Видимо, длительный характер взаимоотношений между видами в относительно стабильных лесных сообществах, сильно зависимых от древесных доминантов, позволяет сформировать функциональную иерархию в ярусе, которая отражается и на его продуктивности. Величина биомассы сменно-доминантных и полидоминантных луговых сообществ зависит как от видового и функционального разнообразия, так и от характера и интенсивности антропогенного воздействия.

Таким образом, для описания величины накапливаемой биомассы и продуктивности сообщества подходят обе гипотезы, рассматриваемые в настоящей работе. Разница заключается в том, что одна гипотеза лучше работает при оценке биомассы неустойчивых, интенсивно изменяющихся сообществ, а другая – при оценке биомассы сообществ, близких или приближающихся к зональному

устойчивому состоянию. Гипотеза о соотношении биомассы наилучшим образом позволяет объяснить связь между биомассой и средневзвешенными значениями функциональных признаков растений луговых сообществ, а гипотеза о комплементарности ниш может работать при объяснении связи между биомассой и функциональным разнообразием лесных сообществ. Последнее утверждение требует проведения дополнительных исследований.

В плане практического применения результатов исследования можно рекомендовать измерение функциональных признаков листьев растений и оценку проективного покрытия доминантных видов для определения потенциальной биомассы луговых сообществ без применения трудоемкого процесса ее сбора, обработки и измерения.

Литература

1. Daily G.C., Polasky S., Goldstein J., Kareiva P.M., Mooney H.A., Pejchar L., Ricketts T.H., Salzman J., Shallenberger R. Ecosystem services in decision making: Time to deliver // *Front. Ecol. Environ.* – 2009. – V. 7, No 1. – P. 21–28. – doi: 10.1890/080025.
2. Perrings C., Naeem S., Ahrestani F.S., Bunker D.E., Burkill P., Canziani G., Elmqvist T., Fuhrman J.A., Jaksic F.M., Kawabata Z., Kinzig A., Mace G.M., Mooney H., Prieur-Richard A.-H., Tschirhart J., Weisser W. Ecosystem services, targets, and indicators for the conservation and sustainable use of biodiversity // *Front. Ecol. Environ.* – 2011. – V. 9, No 9. – P. 512–520. – doi: 10.1890/100212.
3. Díaz S., Fargione J., Chapin III F.S., Tilman D. Biodiversity loss threatens human well-being // *PLoS Biol.* – 2006. – V. 4, No 8. – Art. e277, P. 1300–1305. – doi: 10.1371/journal.pbio.0040277.
4. Mace G.M., Norris K., Fitter A.H. Biodiversity and ecosystem services: A multi-layered relationship // *Trends Ecol. Evol.* – 2012. – V. 27, No 1. – P. 19–26. – doi: 10.1016/j.tree.2011.08.006.
5. Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perrings C., Venail P., Narwani A., Mace G.M., Tilman D., Wardle D.A., Kinzig A.P., Daily G.C., Loreau M., Grace J.B., Larigauderie A., Srivastava D.S., Naeem S. Biodiversity loss and its impact on humanity // *Nature.* – 2012. – V. 486, No 7401. – P. 59–67. – doi: 10.1038/nature11148.
6. Василевич В.И. Функциональное разнообразие растительных сообществ // *Бот. журн.* – 2016. – Т. 101, № 7. – С. 776–795. – doi: 10.1134/S0006813616070024.
7. Díaz S., Quétier F., Cáceres D.M., Trainor S.F., Pérez-Harguindeguy N., Bret-Harte M.S., Finegan B., Peña-Claros M., Poorter L. Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* – 2011. – V. 108, No 3. – P. 895–902. – doi: 10.1073/pnas.1017993108.
8. Grime J.P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects // *J. Ecol.* – 1998. – V. 86, No 6. – P. 902–910. – doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x.
9. Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M.-L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C., Toussaint J.-P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession // *Ecology.* – 2004. – V. 85, No 9. – P. 2630–2637. – doi: 10.1890/03-0799.
10. Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. Let the concept of trait be functional! // *Oikos.* – 2007. – V. 116, No 5. – P. 882–892. – doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.

11. *Casanoves F., Pla L., Di Rienzo J.A., Díaz S.F.* Diversity: A software package for the integrated analysis of functional diversity // *Methods Ecol. Evol.* – 2011. – V. 2, No 3. – P. 233–237. – doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x.
12. *Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г., Эльканова М.Х. Стогова А.В., Текеев Д.К.* Изменение эколого-морфологических параметров листьев альпийских растений при внесении элементов минерального питания // *Журн. общ. биол.* – 2011. – Т. 72, № 5. – С. 388–400.
13. *Tilman D.* The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles // *Ecology.* – 1999. – V. 80, No 5. – P. 1455–1474. – doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1455:TECOCI]2.0.CO;2.
14. *Cardinale B.J., Wright J.P., Cadotte M.W., Carroll I.T., Hector A., Srivastava D.S., Loreau M., Weis J.J.* Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* – 2007. – V. 104, No 46. – P. 18123–18128. – doi: 10.1073/pnas.0709069104.
15. *Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M.S., Cornwell W.K., Craine J.M., Gurvich D.E., Urcelay C., Veneklaas E.J., Reich P.B., Poorter L., Wright I.J., Ray P., Enrico L., Pausas J.G., de Vos A.C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J.G., Thompson K., Morgan H.D., ter Steege H., van der Heijden M.G.A., Sack L., Blonder B., Poschlod P., Vaieretti M.V., Conti G., Staver A.C., Aquino S., Cornelissen J.H.C.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // *Aust. J. Bot.* – 2013. – V. 61, No 3. – P. 167–234. – doi: 10.1071/BT12225.
16. *Poorter L., Wright S.J., Paz H., Ackerly D.D., Condit R., Ibarra-Manríquez G., Harms K.E., Licona J.C., Martínez-Ramos M., Mazer S.J., Muller-Landau H.C., Peña-Claros M., Webb C.O., Wright I.J.* Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests // *Ecology.* – 2008. – V. 89, No 7. – P. 1908–1920. – doi: 10.1890/07-0207.1.
17. *Wright S.J., Kitajima K., Kraft N.J.B., Reich P.B., Wright I.J., Bunker D.E., Condit R., Dalting J.W., Davies S.J., Díaz S., Engelbrecht B.M.J., Harms K.E., Hubbell S.P., Marks C.O., Ruiz-Jaen M.C., Salvador C.M., Zanne A.E.* Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees // *Ecology.* – 2010. – V. 91, No 12. – P. 3664–3674. – doi: 10.1890/09-2335.1.
18. *Елумеева Т.Г., Железова С.Д., Чередниченко О.В.* Площадь листьев луговых растений при сенокосном и заповедном режимах на примере Центрально-Лесного заповедника // *Разнообразие растительного мира.* – 2017. – № 4. – С. 39–42. – doi: 10.22281/2307-4353-2017-4-39-42.
19. *Onipchenko V.G., Rozhin A.O., Smirnov V.E., Akhmetzhanova A.A., Elumeeva T.G., Khubieva O.P., Dudova K.V., Soudzilovskaia N.A., Cornelissen J.H.C.* Do patterns of intra-specific variability and community weighted-means of leaf traits correspond? An example from alpine plants // *Bot. Pac.* – 2020. – V. 9, No 1. – P. 53–61. – doi: 10.17581/BP.2020.09109.
20. *Villéger S., Mason N.W.H., Mouillot D.* New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology // *Ecology.* – 2008. – V. 89, No 8. – P. 2290–2301. – doi: 10.1890/07-1206.1.
21. *Mouchet M.A., Villéger S., Mason N.W., Mouillot D.* Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules // *Funct. Ecol.* – 2010. – V. 24, No 4. – P. 867–876. – doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x.
22. *Laliberté E., Legendre P.* A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits // *Ecology.* – 2010. – V. 91, No 1. – P. 299–305. – doi: 10.1890/08-2244.1.

23. *Tichý L.* JUICE, software for vegetation classification // *J. Veg. Sci.* – 2002. – V. 13, No 3. – P. 451–453. – doi: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x.
24. *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. – V. 111, No 1. – P. 112–118. – doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x.
25. *Zhang Q., Buyantuev A., Li F.Y., Jiang L., Niu J., Ding Y., Kang S., Ma W.* Functional dominance rather than taxonomic diversity and functional diversity mainly affects community aboveground biomass in the Inner Mongolia grassland // *Ecol. Evol.* – 2017. – V. 7, No 5. – P. 1605–1615. – doi: 10.1002/ece3.2778.
26. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. – 2021. – URL: <https://www.R-project.org/>.
27. *Laliberté E., Legendre P., Shipley B., Laliberté M.E.* Package ‘FD’: Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. – 2014. – 28 p. – URL: <https://mran.microsoft.com/snapshot/2014-11-17/web/packages/FD/FD.pdf>.
28. *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., Салпагаров М.С., Ошпченко В.Г.* Опыт изучения функционального разнообразия альпийских сообществ на примере анализа высоты растений // *Журн. общ. биол.* – 2019. – Т. 80, № 6. – С. 439–450. – doi: 10.1134/S0044459619050038.

Поступила в редакцию
25.01.2022

Рогова Татьяна Владимировна, доктор биологических наук, профессор кафедры общей экологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: tatiana.rogova@kpfu.ru

Сауткин Илья Сергеевич, аспирант кафедры общей экологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: sautkin.ilia@gmail.com

Шайхутдинова Галия Адхатовна, кандидат биологических наук, доцент кафедры общей экологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: gshaykhu@gmail.com

ORIGINAL ARTICLE

doi: 10.26907/2542-064X.2022.1.76-93

**Testing Hypotheses of Plant Community Productivity Dependence
on Species and Functional Diversity**

*T.V. Rogova**, *I.S. Sautkin***, *G.A. Shaikhutdinova****

Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

E-mail: **tatiana.rogova@kpfu.ru*, ***sautkin.ilia@gmail.com*, ****gshaykhu@gmail.com*

Received January 25, 2022

Abstract

In this article, we tested two hypotheses about the dependence of primary aboveground biomass on community-weighted mean functional traits of dominant plant species (mass ratio hypothesis) and on functional diversity (niche complementarity hypothesis). The vegetation cover of the area under study consists of grassland communities and forest understory communities. The material analyzed comprised the above-ground biomass of plants. The following functional traits of leaves were measured: area (LA), dry mass (LDM), specific leaf area (SLA), and their community weighted means (CWM). Functional diversity was numerically expressed using the indices of functional richness (Fric), evenness (Feve), and divergence (Fdiv). The testing of the biomass correlation hypothesis revealed a significant positive relationship between the biomass of grassland communities and the CWM values of the LA and SLA traits. The testing of the niche complementarity hypothesis showed no statistically significant relationships between the biomass and functional diversity indices for both grassland and forest communities. The indices of functional diversity of the forest understory communities had markedly more pronounced positive relationships with the layer biomass. The mass ratio hypothesis best explains the relationship between the biomass and CWM of the grassland traits, while the niche complementarity hypothesis elucidates the relationship between the biomass and the functional diversity of plants in the forest communities.

Keywords: functional diversity, mass ratio hypothesis, niche complementarity hypothesis, LA, LDM, SLA, CWM

Figure Captions

Fig. 1. Relationship between the biomass and CWM traits of the communities under study: LA, LDM, SLA. Key: ▲ – grassland communities, ● – forest communities.

Fig. 2. Correlation between the biomass and the indices of functional diversity: Fric, Feve, Fdiv. Key: ▲ – grassland communities, ● – forest communities.

References

1. Daily G.C., Polasky S., Goldstein J., Kareiva P.M., Mooney H.A., Pejchar L., Ricketts T.H., Salzman J., Shallenberger R. Ecosystem services in decision making: Time to deliver. *Front. Ecol. Environ.*, 2009, vol. 7, no. 1, pp. 21–28. doi: 10.1890/080025.
2. Perrings C., Naeem S., Ahrestani F.S., Bunker D.E., Burkill P., Canziani G., Elmqvist T., Fuhrman J.A., Jaksic F.M., Kawabata Z., Kinzig A., Mace G.M., Mooney H., Prieur-Richard A.-H., Tschirhart J., Weisser W. Ecosystem services, targets, and indicators for the conservation and sustainable use of biodiversity. *Front. Ecol. Environ.*, 2011, vol. 9, no. 9, pp. 512–520. doi: 10.1890/100212.
3. Díaz S., Fargione J., Chapin III F.S., Tilman D. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biol.*, 2006, vol. 4, no. 8, art. e277, pp. 1300–1305. doi: 10.1371/journal.pbio.0040277.

4. Mace G.M., Norris K., Fitter A.H. Biodiversity and ecosystem services: A multilayered relationship. *Trends Ecol. Evol.*, 2012, vol. 27, no. 1, pp. 19–26. doi: 10.1016/j.tree.2011.08.006.
5. Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perrings C., Venail P., Narwani A., Mace G.M., Tilman D., Wardle D.A., Kinzig A.P., Daily G.C., Loreau M., Grace J.B., Larigauderie A., Srivastava D.S., Naeem S. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, vol. 486, no. 7401, pp. 59–67. doi: 10.1038/nature11148.
6. Vasilevich V.I. Functional diversity of plant communities. *Bot. Zh.*, 2016, vol. 101, no. 7, pp. 776–795. doi: 10.1134/S0006813616070024. (In Russian)
7. Díaz S., Quétier F., Cáceres D.M., Trainor S.F., Pérez-Harguindeguy N., Bret-Harte M.S., Finegan B., Peña-Claros M., Poorter L. Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 2011, vol. 108, no. 3, pp. 895–902. doi: 10.1073/pnas.1017993108.
8. Grime J.P. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.*, 1998, vol. 86, no. 6, pp. 902–910. doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x.
9. Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M.-L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C., Toussaint J.-P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 2004, vol. 85, no. 9, pp. 2630–2637. doi: 10.1890/03-0799.
10. Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 2007, vol. 116, no. 5, pp. 882–892. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.
11. Casanoves F., Pla L., Di Rienzo J.A., Díaz S. FDiversity: A software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods Ecol. Evol.*, 2011, vol. 2, no. 3, pp. 233–237. doi: 10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x.
12. Akhmetzhanova A.A., Onipchenko V.G., El'kanova M.Kh., Stogova, A.V., Tekeev D.K. Changes in ecological-morphological parameters of alpine plant leaves upon application of mineral nutrients. *Biol. Bull. Rev.*, 2012, vol. 2, no. 1, pp. 1–12. doi: 10.1134/S207908641201001X.
13. Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology*, 1999, vol. 80, no. 5, pp. 1455–1474. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1455:TECOCI]2.0.CO;2.
14. Cardinale B.J., Wright J.P., Cadotte M.W., Carroll I.T., Hector A., Srivastava D.S., Loreau M., Weis J.J. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 2007, vol. 104, no. 46, pp. 18123–18128. doi: 10.1073/pnas.0709069104.
15. Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Bret-Harte M.S., Cornwell W.K., Craine J.M., Gurvich D.E., Urcelay C., Veneklaas E.J., Reich P.B., Poorter L., Wright I.J., Ray P., Enrico L., Pausas J.G., de Vos A.C., Buchmann N., Funes G., Quétier F., Hodgson J.G., Thompson K., Morgan H.D., ter Steege H., van der Heijden M.G.A., Sack L., Blonder B., Poschold P., Vaieretti M.V., Conti G., Staver A.C., Aquino S., Cornelissen J.H.C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 2013, vol. 61, no. 3, pp. 167–234. doi: 10.1071/BT12225.
16. Poorter L., Wright S.J., Paz H., Ackerly D.D., Condit R., Ibarra-Manríquez G., Harms K.E., Licona J.C., Martínez-Ramos M., Mazer S.J., Muller-Landau H.C., Peña-Claros M., Webb C.O., Wright I.J. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 2008, vol. 89, no. 7, pp. 1908–1920. doi: 10.1890/07-0207.1.
17. Wright S.J., Kitajima K., Kraft N.J.B., Reich P.B., Wright I.J., Bunker D.E., Condit R., Dalling J.W., Davies S.J., Díaz S., Engelbrecht B.M.J., Harms K.E., Hubbell S.P., Marks C.O., Ruiz-Jaen M.C., Salvador C.M., Zanne A.E. Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 2010, vol. 91, no. 12, pp. 3664–3674. doi: 10.1890/09-2335.1.
18. Elumeeva T.G., Zhelezova S.D., Cherednichenko O.V. Leaf area of meadow plants under regimes of mowing and protection in the Central Forest Nature Reserve. *Raznoobrazie Rastit. Mira*, 2017, no. 4, pp. 39–42. doi: 10.22281/2307-4353-2017-4-39-42. (In Russian)
19. Onipchenko V.G., Rozhin A.O., Smirnov V.E., Akhmetzhanova A.A., Elumeeva T.G., Khubieva O.P., Dudova K.V., Soudzilovskaia N.A., Cornelissen J.H.C. Do patterns of intra-specific variability and community weighted-means of leaf traits correspond? An example from alpine plants. *Bot. Pac.*, 2020, vol. 9, no. 1, pp. 53–61. doi: 10.17581/BP.2020.09109.

20. Villéger S., Mason N.W.H., Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*. 2008, vol. 89, no. 8, pp. 2290–2301. doi: 10.1890/07-1206.1.
21. 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. *Funct. Ecol.*, 2010, vol. 24, no. 4, pp. 867–876. doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x.
22. Laliberté E., Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 2010, vol. 91, no. 1, pp. 299–305. doi: 10.1890/08-2244.1.
23. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification. *J. Veg. Sci.*, 2002, vol. 13, no. 3, pp. 451–453. doi: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x.
24. 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, no. 1, pp. 112–118. doi: 10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x.
25. Zhang Q., Buyantuev A., Li F.Y., Jiang L., Niu J., Ding Y., Kang S., Ma W. Functional dominance rather than taxonomic diversity and functional diversity mainly affects community aboveground biomass in the Inner Mongolia grassland. *Ecol. Evol.*, 2017, vol. 7, no. 5, pp. 1605–1615. doi: 10.1002/ece3.2778.
26. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2021. Available at: <https://www.R-project.org/>.
27. Laliberté E., Legendre P., Shipley B., Laliberté M.E. Package ‘FD’: Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology, 2014. 29 p. Available at: <https://mran.microsoft.com/snapshot/2014-11-17/web/packages/FD/FD.pdf>.
28. Dudova K.V., Ataballyev G.G., Akhmetzhanova A.A., Gulov D.M., Dudov S.V., Elumeeva T.G., Kipkeev A.M., Logvinenko O.A., Semenova R.B., Smirnov V.E., Tekeev D.K., Salpagarov M.S., Onipchenko V.G. Functional diversity of alpine plant communities: A case study of plant height. *Biol. Bull. Rev.*, 2019, vol. 10, no. 5, pp. 464–474. doi: 10.1134/S2079086420050023.

⟨ **Для цитирования:** Рогова Т.В., Сауткин И.С., Шайхутдинова Г.А. Проверка гипотез зависимости продуктивности растительных сообществ от видового и функционального разнообразия // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2022. – Т. 164, кн. 1. – С. 76–93. – doi: 10.26907/2542-064X.2022.1.76-93. ⟩

⟨ **For citation:** Rogova T.V., Sautkin I.S., Shaikhutdinova G.A. Testing hypotheses of plant community productivity dependence on species and functional diversity. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2022, vol. 164, no. 1, pp. 76–93. doi: 10.26907/2542-064X.2022.1.76-93. (In Russian) ⟩