

## Изменения функционального статуса растительных сообществ вдоль высотного градиента на Северном и Приполярном Урале

© 2023. А. Б. Новаковский, к. б. н., н. с.,  
Ю. А. Дубровский, к. б. н., н. с., Е. Е. Кулюгина, к. б. н., н. с.,  
С. В. Дёгтева, д. б. н., член-корр., г. н. с.,  
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения  
Российской академии наук,  
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,  
e-mail: novakovsky@ib.komisc.ru

Теория Раменского-Грайма (CSR-теория) широко применяется в современной экологии растений для описания высокоуровневых процессов, протекающих в растительных сообществах. В настоящем исследовании оцениваются, насколько наблюдаемые в ходе полевых исследований зависимости вдоль выраженного высотного градиента совпадают с теоретически предсказанными изменениями, и являются ли эти изменения одинаковыми для всех типов растительности. Изучено 275 геоботанических описаний пяти основных типов растительных сообществ Северного и Приполярного Урала (Россия): лесов, лугов, кустарниковой растительности, болот и горных тундр. На основе классификации Дж. Грайма методом взвешенного среднего каждому описанию был проставлен CSR-балл. Затем методами обобщённых аддитивных моделей и линейного моделирования была проанализирована взаимосвязь между CSR-баллами, типами растительности и высотой над уровнем моря. Растительные сообщества характеризовались преобладанием видов с конкурентной (С) и стресс-толерантной (S) стратегиями с небольшой долей рудеральных (R) видов. По снижению доли конкурентов и увеличению стресс-толерантов типы растительности ранжировались следующим образом: леса (С: 47, S: 44), луга (С: 47, S: 37), кустарниковая растительность (С: 44, S: 46), болота (С: 42, S: 49) и горные тундры (С: 35, S: 58). Разные типы растительности по-разному реагировали на изменения высоты расположения. Луга, кустарниковая растительность и горные тундры продемонстрировали наиболее соответствующее предсказаниям CSR-теории поведение: значительное снижение С и увеличение S-компоненты (4–5% на каждые 100 м высоты). Леса и болота не показали заметных изменений CSR-баллов с высотой.

**Ключевые слова:** жизненные стратегии, функциональные показатели растений, высотный градиент, горные сообщества.

## Altitudinal variation in ecological strategies across plant communities of different vegetation types

© 2023. A. B. Novakovskiy ORCID: 0000-0003-4105-7436\*  
Yu. A. Dubrovskiy ORCID: 0000-0002-7219-054X\*  
E. E. Kulygina ORCID: 0000-0001-5097-1372\*  
S. V. Degteva ORCID: 0000-0003-3641-6123\*  
Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch  
of the Russian Academy of Sciences,  
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,  
e-mail: novakovsky@ib.komisc.ru

Grime's CSR (competition-stress-ruderality) theory has found widespread use in modern ecology for the analysis of vegetation worldwide. This study aimed to verify if vegetation behavior predicted by this theory coincided with field observations along a highly pronounced altitudinal gradient and to determine if this behavior is the same for different vegetation types. We studied the 275 plots of different vegetation types in the Northern and Subpolar Urals (Russia). Based on the community-weighted mean approach, we allocated the CSR status of each plot. Then, we used generalized additive models and linear modeling to find relationships between CSR statuses, vegetation types and altitude. The plant communities were characterized by a predominance of species with competitor (C) and stress-tolerant (S) strategies and a small share of ruderal (R) species. According to the decrease in the share of competitors and the increase of stress-tolerators, the vegetation types were ranked as follows: forest (C: 47, S: 44), meadow (C: 47, S: 37), bush (C: 44, S: 46), mire (C: 42, S: 49) and mountain tundra (C: 35, S: 58). The different vegetation types showed different responses

to elevation changes in the CSR terms. Meadows, bushes and mountain tundra showed the most corresponding behavior with Grime's CSR theory predictions: a significant decrease of the C scores and an increase of S component (4–5% for every 100 m increase in elevation). Finally, forests and mires did not show notable changes in the CSR status.

**Keywords:** Grime's CSR, functional traits, altitude gradient, mountain vegetation.

Горные системы являются хорошими модельными объектами для оценки влияния различных экологических факторов на растительный покров. Даже небольшие по протяжённости горные территории обладают сложной топографией и существенными перепадами высот, что является причиной изменений основных экологических факторов, ограничивающих рост и выживание отдельных видов растений [1, 2]. Наличие большого числа разных по своей экологии местообитаний обуславливает высокое синтаксономическое разнообразие растительности горных систем [3, 4]. Основным фактором, оказывающим влияние на растительный покров в горах, является высота над уровнем моря. С высотой тесно связаны такие показатели как: среднегодовая температура, мощность почвенного покрова, сила ветра и многие другие экологические характеристики [4, 5]. Наличие чётко выраженных высотных градиентов позволяет моделировать изменения растительного покрова при различных сценариях климатических изменений.

При экологической оценке растительности часто, наряду с прямыми измерениями параметров среды, используются обобщённые группы (функциональные типы) растений, которые объединяют виды, реагирующие на изменения окружающей среды сходным образом [6–8]. Зачастую такой подход позволяет получать более полные и комплексные данные об экосистемных процессах по сравнению с результатами изучения видового разнообразия [9–13].

Одной из таких обобщённых групп, получивших широкое распространение в последнее время, является система жизненных стратегий видов – CSR-система [6, 8, 14]. Согласно ей выделяют три основных типа растений: конкуренты (С-виды), стресс-толеранты (S) и рудералы (R).

Установлено, что доминирование видов того или иного CSR-типа является чётким показателем состояния растительности на исследуемой территории, а изменение соотношения различных групп указывает на фундаментальные изменения, происходящие в экосистемах [15, 16].

Следуя общей логике CSR-классификации жизненных стратегий, можно предположить,

что в горах с увеличением высоты над уровнем моря и ухудшением экологических условий будет возрастать значение S-компоненты и снижаться вес С-видов [17–20]. Однако примеры исследований горной растительности с использованием CSR-подхода не всегда чётко подтверждают данную гипотезу. Например, показано [21–23], что в луговых сообществах южных регионов даже на больших высотах сохраняется преобладание С-видов. Реакция растительных сообществ на изменения экологических условий различна и зависит от множества факторов: рельефа, химического состава почв, гидрологии, наличия древесного яруса и его видового состава, обилия напочвенных мхов и т. п. [2, 24–26]. С учётом этого, наряду с выявлением общих закономерностей в изменении растительности на высотном градиенте, интерес представляет анализ отдельных типов сообществ, характерных для конкретного района исследований.

В нашем распоряжении имеется уникальный набор данных, собранных на территории Национального парка Югыд-ва, расположенного в наиболее высокогорной части Уральских гор (Северный и Приполярный Урал). Здесь на относительно небольшой территории в системе высотной поясности наблюдаются принципиально разные по своему составу и структуре сообщества: от тёмнохвойных лесов и болот до горных тундр [27, 28].

Целью данной работы было изучить изменения CSR-статуса в разных типах растительности Северного и Приполярного Урала вдоль высотного градиента.

### Объекты и методы исследования

В 2016–2019 гг. авторы провели в границах национального парка Югыд-ва детальные исследования растительности. Модельные участки расположены на Приполярном (бассейн верхнего течения р. Вангыр, 64°58' с. ш., 59°13' в. д.) и Северном (хребет Тельпос-из, 63°48' с. ш., 59°16' в. д.) Урале. Растительность на исследуемой территории чётко дифференцирована по высотным поясам. Сообщества горно-лесного пояса встречаются на высотах до 600 м над уровнем моря. Подгольцовый пояс, в котором сочетаются горные редколе-

сья, луга и кустарниковая растительность, а в верхней части – фитоценозы горных тундр, расположен на высотах 500–700 м. Сообщества горных тундр становятся преобладающими на высотах 600–1100 м. На высотах более 1100 м наблюдается большая доля гольцов с доминированием низших споровых растений и каменных россыпей.

В обработку включено 275 геоботанических описаний, сделанных по общепринятым геоботаническим методам [29] на высотах 267–940 м над уровнем моря. Эти описания охватывают все основные типы растительности, представленные на данной территории: леса – 103 описания, луга – 30, сообщества кустарников – 41, болота – 41 и горные тундры – 60. Описания выполняли на пробных площадях (в лесах их размер составлял 400 м<sup>2</sup>, лугах и кустарниковых растительных сообществах – 100 м<sup>2</sup>, тундрах – 25 м<sup>2</sup>) или в естественных границах сообщества. В древесном ярусе по пологам описывали состав древостоя, фиксировали сомкнутость крон, высоту и диаметр стволов деревьев. Для подлеска, травяно-кустарничкового яруса и напочвенного покрова отмечали общее проективное покрытие по каждому из этих ярусов и обилие формирующих их видов. Латинские названия видов приведены согласно <http://www.worldfloraonline.org>.

В качестве интегральной характеристики сообщества (CSR-статус) использовали взвешенное среднее [30, 31] от CSR-координат видов, входящих в состав сообщества. В качестве весов использовали балл обилия вида. CSR-стратегии видов определяли согласно сводке [32], затем буквенные обозначения преобразовывали в числовые координаты согласно [8].

Сравнение обобщённых CSR-координат сообществ проводили при помощи дисперсионного анализа. Зависимость от высоты оценивали на основе обобщённых аддитивных моделей (GAM) [33]. В качестве зависимого фактора использовали по отдельности баллы по C, S и R осям, в качестве независимого фактора – высоту расположения растительных сообществ. Далее, методами линейного моделирования (LM) была проведена оценка взаимосвязи высоты и CSR-баллов для каждого выделенного типа растительности по отдельности. В качестве факторов использовали высоту и тип растительности.

Все вычисления и визуализацию проводили в статистической программе R 4.2.2 с установленными дополнительными пакетами «mgcv» [33] и «ggplot2» [34].

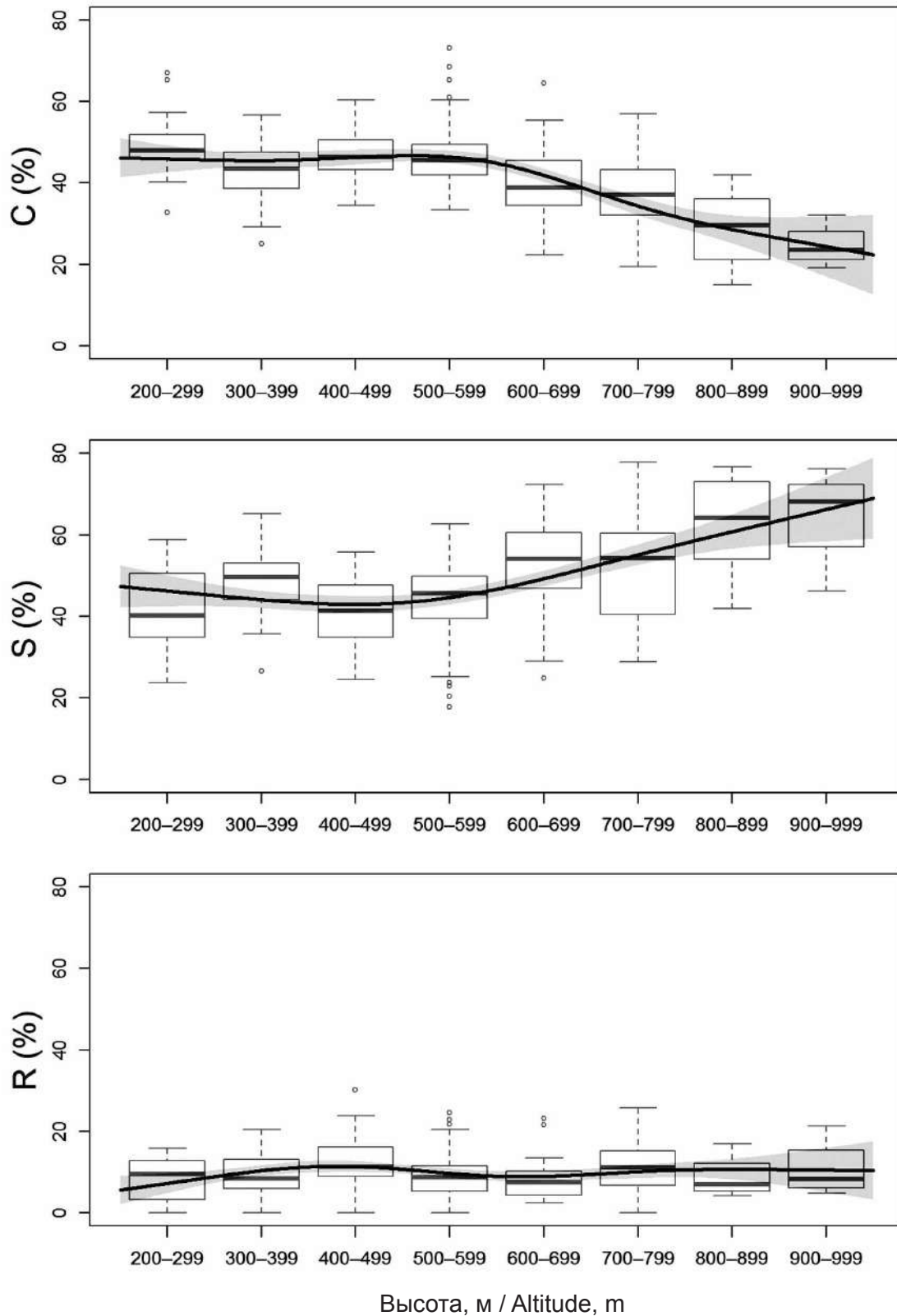
## Результаты и обсуждение

По оси конкурентности (C) все исследованные описания лежат в диапазоне 15–70%; для оси стресс-толерантности (S) – 15–80%, для оси рудеральности (R) – 0–30%. Среднее значение по оси рудеральности всех описаний не превышает 10%. Таким образом, основные изменения CSR-координат находятся на оси CS. Между конкурентной и стресс-толерантной компонентами наблюдается наиболее чётко выраженная и статистически значимая обратно пропорциональная зависимость ( $r = -0,87, p < 0,001$ ). Корреляция значений по рудеральной оси со значениями по стресс-толерантной заметно меньше ( $r = -0,58, p < 0,001$ ), а по рудеральной оси с конкурентной – фактически равна нулю ( $r = 0,01, p = 0,912$ ).

Использование метода смешанного линейного моделирования (GAM) показало неравномерность изменений CSR баллов в зависимости от высоты расположения описаний. Растительные сообщества, расположенные на более низких высотах (200–600 м), не показали чётко выраженной динамики в изменении средневзвешенных CSR-баллов. Уменьшение балла для оси конкурентности (C) и увеличение для оси стресс-толерантности (S) начинает проявляться на высотах 600 м над уровнем моря и выше. Для оси рудеральности чётко выраженных изменений не отмечено (рис. 1).

Выделенные типы растительности хорошо различаются по своему положению на треугольнике Дж. Грайма (рис. 2, см. цв. вкладку VII). Они образуют чётко выраженный и статистически значимый ряд: лесные сообщества – луга – кустарниковая растительность – болота – горные тундры. В этом ряду наблюдается уменьшение среднего балла конкурентности с одновременным увеличением балла стресс-толерантности (табл. 1). Ось рудеральности, в свою очередь, характеризуется минимальными значениями и отсутствием ярко выраженных трендов.

Проведённое двухфакторное линейное моделирование CSR-баллов геоботанических описаний показало статистически значимые различия сообществ разных типов в зависимости от высоты (рис. 3, см. цв. вкладку VII). Так, для сообществ лугов, кустарников и горных тундр наблюдается статистически значимое уменьшение балла конкурентности и увеличение балла стресс-толерантности на 4–6% на каждые 100 м высоты расположения сообществ. Для лесного и болотного типов значимых изменений



**Рис. 1.** Диаграмма изменений обобщённых CSR-баллов в зависимости от высоты. Линия тренда представлена в виде обобщённой аддитивной модели (GAM), серым цветом показана стандартная ошибка

**Fig. 1.** The relationship between the C (competitor), S (stress-tolerator), and R (ruderal) scores and altitude. The trend line is presented as a generalized additive model (GAM). The standard error is shown in gray

Таблица 1 / Table 1

CSR-показатели типов растительности / CSR status of the vegetation types

CSR-стратегия CSR scores	Средние значения ± SD Mean values ± SD					Результаты дисперсионного анализа ANOVA	
	лес forest	луг meadow	кустарниковая растительность bush	болота mire	горные тундры mountain tundra	F	p
C	47±6	47±9	44±12	42±6	35±9	23,6	< 0,001
S	44±7	37±10	46±14	49±7	58±9	31,9	
R	9±5	17±6	11±7	10±5	7±5	17,6	

Примечание: SD – стандартное отклонение, F – статистика дисперсионного анализа, p – уровень значимости.  
Note: SD – standard deviation, F – value of F-test, p – corresponding p-value.

Таблица 2 / Table 2

Результаты двухфакторного линейного моделирования изменения C-, S- и R-баллов по отношению к высоте расположения сообществ / The results of linear regression of C (competitor), S (stress-tolerator), and R (ruderal) scores depending on the altitude of the plant communities

Тип растительности Vegetation type	C		S		R	
	коэффициент coefficient	p	коэффициент coefficient	p	коэффициент coefficient	p
Леса / Forest	0,01	0,048	-0,01	0,002	0,00	0,276
Луга / Meadow	<b>-0,03</b>	<b>0,003</b>	<b>0,03</b>	<b>0,009</b>	-0,00	0,736
Кустарниковая растительность Bush	<b>-0,04</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>0,04</b>	<b>0,008</b>	0,01	0,386
Болота / Mire	<b>0,02</b>	<b>0,003</b>	-0,01	0,149	-0,01	0,211
Горные тундры Mountain tundra	<b>-0,05</b>	<b>&lt; 0,001</b>	<b>0,04</b>	<b>&lt; 0,001</b>	0,01	0,132

Примечание: приведены только угловые коэффициенты моделей. Свободные члены линейных уравнений нами не использовались, поэтому они в таблице опущены. Жирным шрифтом выделены коэффициенты на уровне значимости p < 0,01.

Note: only the slope coefficients of the linear models are presented. We did not use intercepts; therefore, they are omitted from the table. Significant coefficients (p < 0.01) are bold.

в CSR-координатах в зависимости от высоты не обнаружено (табл. 2). По оси рудеральности значимых изменений ни для одного типа растительности не отмечено.

При изучении растительного покрова горных территорий общепринятой является гипотеза об увеличении доли стресс-толерантных видов с высотой расположения сообществ вследствие ухудшения условий окружающей среды [17, 18, 21, 22]. Автор концепции жизненных стратегий Дж. Грайм также рассматривал альпийские виды как типичные стресс-толеранты [35]. Результаты наших исследований в целом подтверждают эту гипотезу. Однако следует отметить, что наблюдаемые изменения растительности носят нелинейный характер (рис. 1). На высотах 200–600 м над уровнем моря обобщённые CSR-координаты практически не меняются и остаются на одном уровне (C – 50–55%, S – 40–45%, R – 5–10%).

На отметках абсолютных высот более 600 м наблюдается постепенное уменьшение балла конкурентности до 25–30% и увеличение балла стресс-толерантности до 60–70%.

R-компонента на градиенте высоты остаётся практически неизменной. Её небольшая доля свидетельствует об отсутствии антропогенного воздействия на растительность, что было ожидаемо для столь удалённого района, более 25 лет имеющего статус особо охраняемой природной территории.

На наш взгляд, наблюдаемое изменение соотношения долей C- и S-видов на отметках абсолютных высот порядка 600 м над уровнем моря связано с тем, что именно на них в районе исследований проходит граница распространения лесов и редколесий [36]. Выше встречаются только отдельные деревья, которые не оказывают существенного влияния на кустарниковый, травяно-кустарниковый ярусы



и напочвенный покров фитоценозов. На этих же высотах появляются сообщества горных тундр, для которых типичны стресс-толерантные виды. При дальнейшем увеличении высоты доля горно-тундровых сообществ в растительном покрове увеличивается, а доля сообществ остальных типов растительности снижается. Всё это закономерно влияет на обобщённые CSR-координаты.

Сравнение выделенных типов растительности показывает значимые различия по их положению в С-, S- и R-осях треугольника Грайма (табл. 1). Горно-тундровые сообщества, расположенные наиболее высоко над уровнем моря, показали максимальные баллы по оси стресс-толерантности. С увеличением высоты расположения наблюдается резкое ухудшение экологических условий: снижается температура и мощность почвенного покрова, увеличивается скорость ветра [37]. В таких местообитаниях наибольшее обилие демонстрируют типичные стресс-толеранты: *Avenella flexuosa* (S/CS), *Festuca ovina* (S), *Empetrum hermaphroditum* (CS), *Vaccinium vitis-idaea* (S/CS), *Hieracium alpinum* (S/CSR).

Для других типов растительности, расположенных на меньших отметках абсолютных высот, не выявлено однозначной связи CSR-координат с высотой. Например, сообщества горных лугов, занимающие второе место на градиенте высоты после горных тундр (табл. 1), характеризуются достаточно большой долей конкурентных видов: *Anthriscus sylvestris* (C/CR), *Filipendula ulmaria* (C/CS), *Sanguisorba officinalis* (C/CSR), *Thalictrum minus* (S/CSR), *Valeriana wolgensis* (CSR) и, как следствие, относительно высокими баллами по оси конкурентности. Горные луга являются интразональным элементом растительного покрова, занимают экотопы с богатыми почвами в местах стока водотоков на высотах вплоть до 800–900 м над уровнем моря и характеризуются относительно постоянным видовым составом с преобладанием С-видов [38]. Таким образом, влияние высоты расположения на функциональное разнообразие лугов в горах оказывается меньше, чем влияние фактора местообитания или фактора почвенного азота и фосфора. Аналогичные результаты получены при исследованиях луговых сообществ других горных систем, например, Кавказа [23].

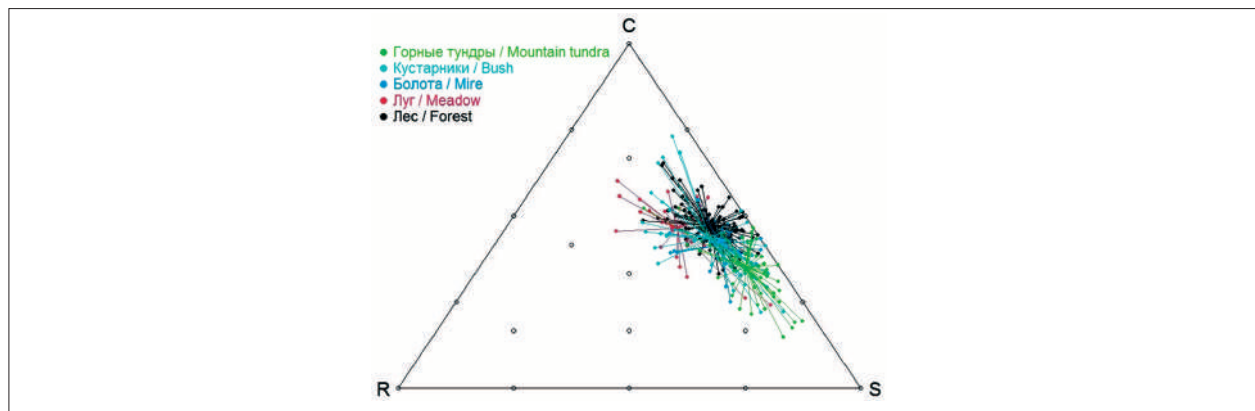
Наибольшие значения усреднённого балла по шкале конкурентности характерны для лесных сообществ, которые расположены в средних диапазонах высот 400–600 м над уровнем моря. В этих сообществах отмечено

большое число высоко обильных видов с выраженной С-стратегией: *Angelica sylvestris* (C/CR), *Chamaenerion angustifolium* (C), *Calamagrostis purpurea* (C/CS). Исходя из общих представлений, логично предположить, что в лесных сообществах под сомкнутым древесным пологом в условиях недостатка света должны преобладать виды с выраженной S-компонентой. Однако в горных лесах Урала, по нашим данным, ярко выраженные С-виды часто являются доминантами нижних ярусов растительности, а лесные сообщества насаждений травяного типа занимают большие площади на склонах и в долинах рек [36]. Типичные для равнинной части таёжной зоны кустарничково-зеленомошные сообщества занимают в горах небольшие площади, не оказывая сильного влияния на общий CSR-статус лесного типа растительности.

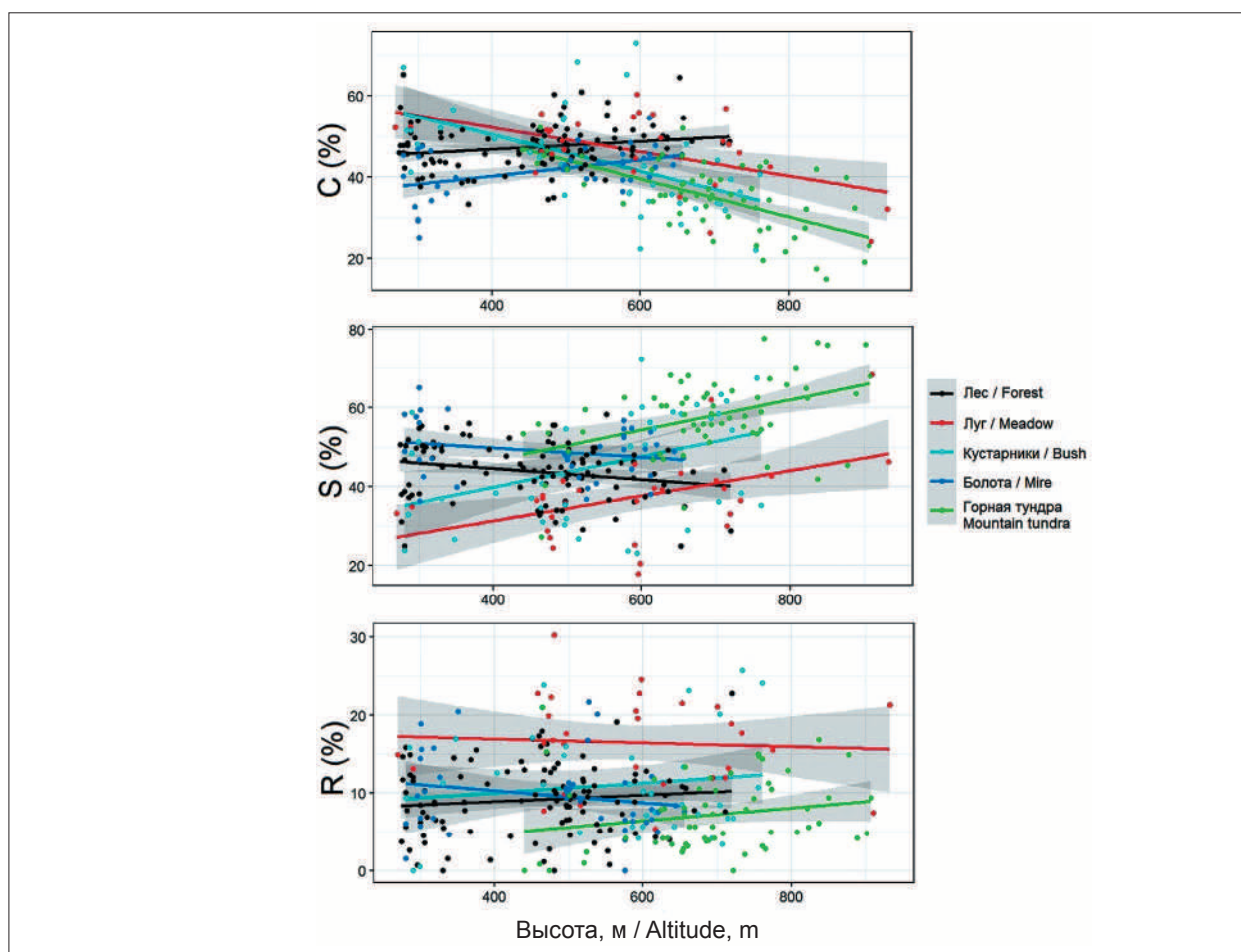
Сообщества болотных экосистем, которые расположены на минимальных отметках абсолютных высот (300–500 м), имеют в своём составе большую долю стресс-толерантных видов (*Andromeda polifolia* (S/CS), *Carex rostrata* (CS), *Eriophorum vaginatum* (S/CS), *Oxycoccus palustris* (S/SR)). Соответственно, их обобщённые CSR-координаты имеют высокие значения по S-оси, и близки к показателям для горных тундр (рис. 2, см. цв. вкладку VII). Однако в отличие от горных тундр, болота не демонстрируют зависимость от фактора высоты расположения сообществ. В сильно обводнённых болотных экосистемах ведущим фактором, определяющим особенности функционального разнообразия растительных сообществ и доминирование S-видов в растительном покрове, является уровень увлажнения.

Интерес представляет изменчивость CSR-статусов геоботанических описаний внутри выделенных типов растительности. Оказалось, что разные типы растительности показывают неодинаковое отношение к изменению высоты. Для двух из них (леса и болота) значимых изменений не отмечено. Горные тундры, луга и сообщества кустарников показали статистически значимое уменьшение С и увеличение CSR-баллов с высотой (табл. 2; рис. 3, см. цв. вкладку VII). Скорость этих изменений приблизительно одинакова и составляет около 4–5% по С- и S-осям на каждые 100 м увеличения высоты (табл. 2). Такие изменения соответствуют общей гипотезе изменений CSR-статуса растительности на высотном градиенте. С увеличением высоты, экологические условия местообитаний ухудшаются, что приводит к усилению S-компоненты [35, 39].

**А. Б. Новаковский, Ю. А. Дубровский, Е. Е. Кулюгина, С. В. Дёгтева**  
**«Изменения функционального статуса**  
**растительных сообществ вдоль высотного градиента**  
**на Северном и Приполярном Урале». С. 160.**



**Рис. 2.** Расположение исследованных растительных сообществ на CSR-треугольнике Дж. Грайма: C – конкуренты, S – стресс-толеранты, R – рудералы  
**Fig. 2** Position of the relevés of the five different vegetation types within Grime's CSR triangle: C – competitors, S – stress-tolerators, and R – ruderals



**Рис. 3.** Линейная регрессия между высотой и C (конкуренты), S (стресс-толеранты), R (рудералы) баллами растительных сообществ разных типов, выраженных в процентах  
**Fig. 3.** Linear regression between the plant community scores for C (competitor), S (stress-tolerator), and R (ruderal) and altitude

Отсутствие значимых высотных изменений CSR-статуса для лесных сообществ может быть связано с особенностями кустарничково-травяного яруса горных лесов Урала. Ранее было показано [40, 41], что лесные сообщества на Урале характеризуются наличием устойчивого «ценотического» ядра видов, большая часть из которых относится к С-видам, которые сохраняют свои позиции в сообществах даже при таких сильных нарушениях растительного покрова, как пожары. Наличие сомкнутого древесного полога формирует в лесных сообществах особые, более однородные экологические условия по сравнению с лугами, кустарниками и горными тундрами. В лесу меньше воздействие ветра, более однороден почвенный состав, изменения светового режима также сглажены. Таким образом, растительность нижних полог лесов оказывается в более однородных экологических условиях на всём высотном градиенте до тех высот, пока снижение температур не становится лимитирующим фактором для роста деревьев.

Болота, по сравнению с остальными типами растительности, характеризуются экстремальным переувлажнением и крайне бедным содержанием минеральных веществ. Это способствует формированию специфических по составу и структуре растительных сообществ [28]. В таких условиях влияние высоты расположения на функциональные характеристики сообщества минимизируется. Определяющую роль играет степень обводнённости конкретного местообитания [42]. Ещё одним фактором, возможно нивелирующим изменчивость CSR-статуса болотных сообществ, является небольшой высотный диапазон (300–500 м над ур. м.), на котором находились описания болот, вошедшие в анализируемую выборку. Таким образом, учитывая их специфику, горные болота Урала требуют дальнейшего изучения, возможно с привлечением большего объёма материала и с охватом большей территории.

### Заключение

В целом, растительные сообщества Приполярного и Северного Урала характеризуются преобладанием растений со стресс-толерантной жизненной стратегией. С высотой средний балл по оси S увеличивается с 40–50 до 60–70%. Обратная зависимость показана для балла по шкале конкурентности. С высотой его значения уменьшаются от 50–55 до 25–30%. Количество видов рудеральной группы невелико и средний балл по R-шкале не превышает

15%, что говорит об отсутствии антропогенного воздействия на исследуемую территорию.

Изменения CSR-координат носят нелинейный характер и начинаются на высотах 600 м над уровнем моря, где проходит верхняя граница распространения горных редколесий и наблюдается граница подгольцового и горно-тундрового поясов.

Разные типы растительности характеризуются значимыми различиями по своим CSR-координатам. По уменьшению доли конкурентных видов и пропорциональному увеличению доли стресс-толерантов сообщества выстроились в ряд: лесные сообщества (С: 47, S: 44), луговые (С: 47, S: 37), кустарниковые (С: 44, S: 46), болота (С: 42, S: 49) и горные тундры (С: 35, S: 58). R-компонента всех сообществ была небольшой и не показала чётко выраженной динамики на высотном градиенте.

Анализ средневзвешенных CSR-баллов для разных типов растительности позволил выделить два типа растительности (лесной и болотный), для CSR-структуры которых высота над уровнем моря не является определяющим фактором. Остальные типы растительности (луга, заросли кустарников и горные тундры) демонстрируют сопоставимые изменения: уменьшение балла конкурентности и увеличение балла стресс-толерантности на 4–6% на каждые 100 м высоты над уровнем моря.

*Исследование проведено в рамках бюджетной темы «Оценка эколого-ценотического, видового и популяционного разнообразия растительного мира ключевых особо охраняемых природных территорий Республики Коми» (регистрационный номер: 122040600026-9).*

### Литература

1. Pauli H., Gottfried M., Reiter K., Klettner C., Grabherr G. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994–2004) at the GLORIA\* master site Schrankogel, Tyrol, Austria // *Global Change Biology*. 2007. V. 13. No. 1. P. 147–156.
2. Amagai Y., Kudo G., Sato K. Changes in alpine plant communities under climate change: Dynamics of snow-meadow vegetation in northern Japan over the last 40 years // *Applied Vegetation Science*. 2018. V. 21. No. 4. P. 561–571.
3. Winkler M., Lamprecht A., Steinbauer K., Hülber K., Theurillat J.-P., Breiner F., Choler P., Ertl S., Girón A.G., Rossi G., Vittoz P., Akhalkatsi M., Bay C., Alonso J.-L.B., Bergström T., Carranza M.L., Corcket E., Dick J., Erschbamer B., Calzado R.F., Fosaa A.M., Gavilán R.G., Ghosn D.,



- Gigauri K., Huber D., Kanka R., Kazakis G., Klipp M., Kollar J., Kudernatsch T., Larsson P., Mallaun M., Michelsen O., Moiseev P., Moiseev D., Molau U., Mesa J.M., Cella U.M., Nagy L., Petey M., Puscas M., Rixen C., Stanisci A., Suen M., Syverhuset A.O., Tomaselli M., Unterluggauer P., Ursu T., Villar L., Gottfried M., Pauli H. The rich sides of mountain summits – a pan-European view on aspect preferences of alpine plants // *Journal of Biogeography*. 2016. V. 43. No. 11. P. 2261–2273.
4. Rogora M., Frate L., Carranza M.L., Freppaz M., Stanisci A., Bertani I., Bottarin R., Brambilla A., Canullo R., Carbognani M., Cerrato C., Chelli S., Cremonese E., Cutini M., Di Musciano M., Erschbamer B., Godone D., Iocchi M., Isabella M., Magnani A., Mazzola L., Morra di Cella U., Pauli H., Petey M., Petriccione B., Porro F., Psenner R., Rossetti G., Scotti A., Sommaruga R., Tappeiner U., Theurillat J.-P., Tomaselli M., Viglietti D., Viterbi R., Vittoz P., Winkler M., Matteucci G. Assessment of climate change effects on mountain ecosystems through a cross-site analysis in the Alps and Apennines // *Science of the Total Environment*. 2018. V. 624. P. 1429–1442.
5. Whiteman C.D. *Mountain meteorology: fundamentals and applications*. Oxford University Press, 2000. 376 p.
6. Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. London: Unwin Hyman, 1988. 772 p.
7. Reich P.B. The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto // *Journal of Ecology*. 2014. V. 102. No. 2. P. 275–301.
8. Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Diaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S.J., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Bodegom P.M. van Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B.X., Cornelissen J.H.C., Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Wilson P.J., Buffa G., Nyakunga O.C., Reich P.B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R.M., Luzzaro A., Brusa G., Siefert A., Barbosa N.P.U., Chapin F.S., Cornwell W.K., Fang J., Fernandes G.W., Garnier E., Stradić S.L., Peñuelas J., Melo F.P.L., Slaviero A., Tabarelli M., Tampucci D. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // *Funct Ecol*. 2017. V. 31. No. 2. P. 444–457.
9. Diaz S., Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes // *Trends in Ecology & Evolution*. 2001. V. 16. No. 11. P. 646–655.
10. Cerabolini B., Pierce S., Luzzaro A., Ossola A. Species evenness affects ecosystem processes in situ via diversity in the adaptive strategies of dominant species // *Plant Ecology*. 2010. V. 207. No. 2. P. 333–345.
11. Cadotte M.W., Carscadden K., Mirotchnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services // *Journal of Applied Ecology*. 2011. V. 48. No. 5. P. 1079–1087.
12. Новаковский А.Б., Панюков А.Н. Анализ сукцессионной динамики сеяного луга при помощи системы жизненных стратегий Раменского-Грайма // *Экология*. 2018. № 2. С. 110–118.
13. Novakovskiy A.B., Kanev V.A., Markarova M.Y. Long-term dynamics of plant communities after biological remediation of oil-contaminated soils in far north // *Scientific Reports*. 2021. V. 11. Article No. 4888.
14. Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // *Советская ботаника*. 1935. № 4. С. 25–42.
15. Stevens C.J., Thompson K., Grime J.P., Long C.J., Gowing D.J.G. Contribution of acidification and eutrophication to declines in species richness of calcifuge grasslands along a gradient of atmospheric nitrogen deposition // *Functional Ecology*. 2010. V. 24. No. 2. P. 478–484.
16. Prévosto B., Kuiters L., Bernhardt-Römermann M., Dölle M., Schmidt W., Hoffmann M., Van Uytvanck J., Bohner A., Kreiner D., Stadler J., Klotz S., Brandl R. Impacts of land abandonment on vegetation: Successional pathways in European habitats // *Folia Geobot*. 2011. V. 46. No. 4. P. 303–325.
17. Caccianiga M., Luzzaro A., Pierce S., Ceriani R.M., Cerabolini B. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification // *Oikos*. 2006. V. 112. No. 1. P. 10–20.
18. Ferré C., Caccianiga M., Zanzottera M., Comolli R. Soil-plant interactions in a pasture of the Italian Alps // *Journal of Plant Interactions*. 2020. V. 15. No. 1. P. 39–49.
19. Barba-Escoto L., Ponce-Mendoza A., García-Romero A., Calvillo-Medina R.P. Plant community strategies responses to recent eruptions of Popocatepetl volcano, Mexico // *Journal of Vegetation Science*. 2019. V. 30. No. 2. P. 375–385.
20. Zanzottera M., Dalle Fratte M., Caccianiga M., Pierce S., Cerabolini B.E.L. Community-level variation in plant functional traits and ecological strategies shapes habitat structure along succession gradients in alpine environment // *Community Ecology*. 2020. V. 21. No. 1. P. 55–65.
21. Huseyinoglu R., Yalcin E. Competitive, stress-tolerant and ruderal based classification of some plant species in an Alpine community of the Giresun Mountains in Turkey // *Journal of Environmental Biology*. 2017. V. 38. No. 5. P. 761–769.
22. Wang J., Zhang C., Yang H., Mou C., Mo L., Luo P. Plant community ecological strategy assembly response to yak grazing in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau // *Land Degrad. Dev*. 2018. V. 29. No. 9. P. 2920–2931.
23. Дудова К.В., Джатдоева Т.М., Дудов С.В., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Онищенко В.Г. Конкурентная стратегия растений субальпийского высокоотравья Северо-Западного Кавказа // *Вестник Московского университета. Серия 16: Биология*. 2019. Т. 74. № 3. С. 179–187.
24. Spasojevic M.J., Bowman W.D., Humphries H.C., Seastedt T.R., Suding K.N. Changes in alpine vegetation over 21 years: Are patterns across a heterogeneous land-

scape consistent with predictions? // *Ecosphere*. 2013. V. 4. No. 9. P. 1–18.

25. Venn S., Pickering C., Green K. Spatial and temporal functional changes in alpine summit vegetation are driven by increases in shrubs and graminoids // *AoB PLANTS*. 2014. V. 6. Article No. plu008.

26. Wookey P.A., Aerts R., Bardgett R.D., Baptist F., Brathen K.A., Cornelissen J.H.C., Gough L., Hartley I.P., Hopkins D.W., Lavorel S., Shaver G.R. Ecosystem feedbacks and cascade processes: understanding their role in the responses of Arctic and alpine ecosystems to environmental change // *Glob. Change Biol.* 2009. V. 15. No. 5. P. 1153–1172.

27. Novakovskaya I.V., Dubrovskiy Yu.A., Patova E.N., Novakovskiy A.B., Sterlyagova I.N. Influence of ecological factors on soil algae in different types of mountain tundra and sparse forests in the Northern Urals // *Phycologia*. 2020. V. 59. No. 4. P. 320–329.

28. Sizonenko T.A., Dubrovskiy Yu.A., Novakovskiy A.B. Changes in mycorrhizal status and type in plant communities along altitudinal and ecological gradients – a case study from the Northern Urals (Russia) // *Mycorrhiza*. 2020. V. 30. No. 4. P. 445–454.

29. Ипатов В.С., Мирин Д.М. Описание фитоценоза. Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный университет, 2008. 70 с.

30. 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.

31. Lavorel S., Grigulis K., McIntyre S., Williams N.S.G., Garden D., Dorrough J., Berman S., Quétier F., Thébault A., Bonis A. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! // *Functional Ecology*. 2008. V. 22. No. 1. P. 134–147.

32. Hunt R., Hodgson J.G., Thompson K., Bungener P., Dunnett N.P., Askew A.P. A new practical tool for deriving a functional signature for herbaceous vegetation // *Applied Vegetation Science*. 2004. V. 7. No. 2. P. 163–170.

33. Wood S.N. Generalized additive models: An introduction with R, second edition. Boca Raton: CRC press, 2017. 496 p.

34. Wickham H. *Ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York: Springer-Verlag, 2016. 260 p.

35. Grime J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // *The American Naturalist*. 1977. V. 111. No. 982. P. 1169–1194.

36. Дубровский Ю.А., Жангуров Е.В., Старцев В.В., Семенова Н.А., Сизоненко Т.А. Хвойные леса южной части национального парка «Югыд ва» (Республика Коми, бассейны рек Щугор и Подчерем) // *Труды Карельского научного центра Российской академии наук*. 2019. № 1. С. 22–43.

37. Думов А.А., Zhangurov E.V., Hagedorn F. Soil organic matter composition along altitudinal gradients in permafrost affected soils of the Subpolar Ural Mountains // *CATENA*. 2015. V. 131. P. 140–148.

38. Дёгтева С.В., Дубровский Ю.А. Ценотическое разнообразие растительности горно-тундрового и подгольцового поясов хребта Маньпупунёр (Северный Урал, Печоро-Ильчский заповедник) // *Растительность России*. 2018. № 34. С. 47–84.

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

40. Дёгтева С.В., Дубровский Ю.А. Лесная растительность бассейна р. Ильч в границах Печоро-Ильчского заповедника. СПб.: Наука, 2014. 291 с.

41. Дёгтева С.В., Кулюгина Е.Е., Дубровский Ю.А., Новаковский А.Б. Сравнительный анализ ценофлор горных тундр западного макросклона северного и приполярного Урала // *Теоретическая и прикладная экология*. 2014. № 1. С. 16–21.

42. Новаковский А.Б., Дёгтева С.В. Эколого-ценотические группы видов в фитоценозах ландшафтов Северного и Приполярного Урала и Приуралья // *Теоретическая и прикладная экология*. 2008. № 1. С. 32–37.

## References

1. Pauli H., Gottfried M., Reiter K., Klettner C., Grabherr G. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994–2004) at the GLORIA\* master site Schrankogel, Tyrol, Austria // *Global Change Biology*. 2007. V. 13. No. 1. P. 147–156. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01282.x

2. Amagai Y., Kudo G., Sato K. Changes in alpine plant communities under climate change: Dynamics of snow-meadow vegetation in northern Japan over the last 40 years // *Applied Vegetation Science*. 2018. V. 21. No. 4. P. 561–571. doi: 10.1111/avsc.12387

3. Winkler M., Lamprecht A., Steinbauer K., Hülber K., Theurillat J.-P., Breiner F., Choler P., Ertl S., Girón A.G., Rossi G., Vittoz P., Akhalkatsi M., Bay C., Alonso J.-L.B., Bergström T., Carranza M.L., Corcket E., Dick J., Erschbamer B., Calzado R.F., Fosaa A.M., Gavilán R.G., Ghosn D., Gigauri K., Huber D., Kanka R., Kazakis G., Klipp M., Kollar J., Kudernatsch T., Larsson P., Mallaun M., Michelsen O., Moiseev P., Moiseev D., Molau U., Mesa J.M., Cella U.M., Nagy L., Petey M., Puscas M., Rixen C., Stanisci A., Suen M., Syverhuset A.O., Tomaselli M., Unterluggauer P., Ursu T., Villar L., Gottfried M., Pauli H. The rich sides of mountain summits – a pan-European view on aspect preferences of alpine plants // *Journal of Biogeography*. 2016. V. 43. No. 11. P. 2261–2273. doi: 10.1111/jbi.12835

4. Rogora M., Frate L., Carranza M.L., Freppaz M., Stanisci A., Bertani I., Bottarin R., Brambilla A., Canullo R.,

- Carbognani M., Cerrato C., Chelli S., Cremonese E., Cutini M., Di Musciano M., Erschbamer B., Godone D., Iocchi M., Isabellon M., Magnani A., Mazzola L., Morra di Cella U., Pauli H., Petey M., Petriccione B., Porro F., Psenner R., Rossetti G., Scotti A., Sommaruga R., Tappeiner U., Theurillat J.-P., Tomaselli M., Viglietti D., Viterbi R., Vittoz P., Winkler M., Matteucci G. Assessment of climate change effects on mountain ecosystems through a cross-site analysis in the Alps and Apennines // *Science of the Total Environment*. 2018. V. 624. P. 1429–1442. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.12.155
5. Whiteman C.D. *Mountain meteorology: fundamentals and applications*. Oxford University Press, 2000. 376 p.
  6. Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. London: Unwin Hyman, 1988. 772 p.
  7. Reich P.B. The world-wide “fast–slow” plant economics spectrum: a traits manifesto // *Journal of Ecology*. 2014. V. 102. No. 2. P. 275–301. doi: 10.1111/1365-2745.12211
  8. Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Diaz S., Kleyer M., Shipley B., Wright S.J., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Bodegom P.M., van Frenette-Dussault C., Weiher E., Pinho B.X., Cornelissen J.H.C., Grime J.P., Thompson K., Hunt R., Wilson P.J., Buffa G., Nyakunga O.C., Reich P.B., Caccianiga M., Mangili F., Ceriani R.M., Luzzaro A., Brusa G., Siefert A., Barbosa N.P.U., Chapin F.S., Cornwell W.K., Fang J., Fernandes G.W., Garnier E., Stradic S.L., Peñuelas J., Melo F.P.L., Slaviero A., Tabarelli M., Tampucci D. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // *Funct Ecol*. 2017. V. 31. No. 2. P. 444–457. doi: 10.1111/1365-2435.12722
  9. Díaz S., Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes // *Trends in Ecology & Evolution*. 2001. V. 16. No. 11. P. 646–655. doi: 10.1016/S0169-5347(01)02283-2
  10. Cerabolini B., Pierce S., Luzzaro A., Ossola A. Species evenness affects ecosystem processes in situ via diversity in the adaptive strategies of dominant species // *Plant Ecology*. 2010. V. 207. No. 2. P. 333–345. doi: 10.1007/s11258-009-9677-1
  11. Cadotte M.W., Carscadden K., Mirotchnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services // *Journal of Applied Ecology*. 2011. V. 48. No. 5. P. 1079–1087. doi: 10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x
  12. Novakovskiy A.B., Panyukov A.N. Analysis of successional dynamics of a sown meadow using Ramenskii-Grime’s system of ecological strategies // *Russ J Ecol*. 2018. V. 49. P. 119–127. doi: 10.1134/S106741361802011X
  13. Novakovskiy A.B., Kanev V.A., Markarova M.Y. Long-term dynamics of plant communities after biological remediation of oil-contaminated soils in far north // *Scientific Reports*. 2021. V. 11. Article No. 4888. doi: 10.1038/s41598-021-84226-5
  14. Ramenskiy L.G. On the fundamental principles, basic concepts and terms of the production typology of lands, geobotany and ecology // *Sovetskaya botanika*. 1935. No. 4. P. 25–42 (in Russian).
  15. Stevens C.J., Thompson K., Grime J.P., Long C.J., Gowing D.J.G. Contribution of acidification and eutrophication to declines in species richness of calcifuge grasslands along a gradient of atmospheric nitrogen deposition // *Functional Ecology*. 2010. V. 24. No. 2. P. 478–484. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01663.x
  16. Prévosto B., Kuiters L., Bernhardt-Römermann M., Dölle M., Schmidt W., Hoffmann M., Van Uytvanck J., Bohner A., Kreiner D., Stadler J., Klotz S., Brandl R. Impacts of land abandonment on vegetation: Successional pathways in European habitats // *Folia Geobot*. 2011. V. 46. No. 4. P. 303–325. doi: 10.1007/s12224-010-9096-z
  17. Caccianiga M., Luzzaro A., Pierce S., Ceriani R.M., Cerabolini B. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification // *Oikos*. 2006. V. 112. No. 1. P. 10–20. doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14107.x
  18. Ferré C., Caccianiga M., Zanzottera M., Comolli R. Soil–plant interactions in a pasture of the Italian Alps // *Journal of Plant Interactions*. 2020. V. 15. No. 1. P. 39–49. doi: 10.1080/17429145.2020.1738570
  19. Barba-Escoto L., Ponce-Mendoza A., García-Romero A., Calvillo-Medina R.P. Plant community strategies responses to recent eruptions of Popocatepetl volcano, Mexico // *Journal of Vegetation Science*. 2019. V. 30. No. 2. P. 375–385. doi: 10.1111/jvs.12732
  20. Zanzottera M., Dalle Fratte M., Caccianiga M., Pierce S., Cerabolini B.E.L. Community-level variation in plant functional traits and ecological strategies shapes habitat structure along succession gradients in alpine environment // *Community Ecology*. 2020. V. 21. No. 1. P. 55–65. doi: 10.1007/s42974-020-00012-9
  21. Huseyinoglu R., Yalcin E. Competitive, stress-tolerant and ruderal based classification of some plant species in an Alpine community of the Giresun Mountains in Turkey // *Journal of Environmental Biology*. 2017. V. 38. No. 5. P. 761–769. doi: 10.22438/jeb/38/5/MRN-302
  22. Wang J., Zhang C., Yang H., Mou C., Mo L., Luo P. Plant community ecological strategy assembly response to yak grazing in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau // *Land Degrad. Dev*. 2018. V. 29. No. 9. P. 2920–2931. doi: 10.1002/ldr.3050
  23. Dudova K.V., Dzhatdoeva T.M., Dudov S.V., Akhmetzhanova A.A., Tekeev D.K., Onipchenko V.G. Competitive strategy of Subalpine tall-grass species of the Northwestern Caucasus // *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull*. 2019. V. 74. P. 140–146. doi: 10.3103/S0096392519030039
  24. Spasojevic M.J., Bowman W.D., Humphries H.C., Seastedt T.R., Suding K.N. Changes in alpine vegetation over 21 years: Are patterns across a heterogeneous landscape consistent with predictions? // *Ecosphere*. 2013. V. 44. No. 9. P. 1–18. doi: 10.1890/ES13-00133.1

25. Venn S., Pickering C., Green K. Spatial and temporal functional changes in alpine summit vegetation are driven by increases in shrubs and graminoids // *AoB PLANTS*. 2014. V. 6. Article No. plu008. doi: 10.1093/aobpla/plu008
26. Wookey P.A., Aerts R., Bardgett R.D., Baptist F., Brathen K.A., Cornelissen J.H.C., Gough L., Hartley I.P., Hopkins D.W., Lavorel S., Shaver G.R. Ecosystem feedbacks and cascade processes: understanding their role in the responses of Arctic and alpine ecosystems to environmental change // *Glob. Change Biol.* 2009. V. 15. No. 5. P. 1153–1172. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01801.x
27. Novakovskaya I.V., Dubrovskiy Yu.A., Patova E.N., Novakovskiy A.B., Sterlyagova I.N. Influence of ecological factors on soil algae in different types of mountain tundra and sparse forests in the Northern Urals // *Phycologia*. 2020. V. 59. No. 4. P. 320–329. doi: 10.1080/00318884.2020.1754736
28. Sizonenko T.A., Dubrovskiy Yu.A., Novakovskiy A.B. Changes in mycorrhizal status and type in plant communities along altitudinal and ecological gradients – a case study from the Northern Urals (Russia) // *Mycorrhiza*. 2020. V. 30. No. 4. P. 445–454. doi: 10.1007/s00572-020-00961-z
29. Ipatov V.S., Mirin D.M. Description of phytoocenosis. methodical recommendations. Sankt-Peterburg: St. Petersburg State University press, 2008. 70 p. (in Russian).
30. 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
31. Lavorel S., Grigulis K., McIntyre S., Williams N.S.G., Garden D., Dorrough J., Berman S., Quétier F., Thébault A., Bonis A. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! // *Functional Ecology*. 2008. V. 22. No. 1. P. 134–147. doi: 10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x
32. Hunt R., Hodgson J.G., Thompson K., Bungener P., Dunnett N.P., Askew A.P. A new practical tool for deriving a functional signature for herbaceous vegetation // *Applied Vegetation Science*. 2004. V. 7. No. 2. P. 163–170. doi: 10.1111/j.1654-109X.2004.tb00607.x
33. Wood S.N. Generalized additive models: An introduction with R, second edition. Boca Raton: CRC press, 2017. 496 p. doi: 10.1201/9781315370279
34. Wickham H. *Ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York: Springer-Verlag, 2016. 260 p. doi: 10.1007/978-0-387-98141-3
35. Grime J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // *The American Naturalist*. 1977. V. 111. No. 982. P. 1169–1194.
36. Dubrovskiy Yu.A., Zhangurov E.V., Startsev V.V., Semenova N.A., Sizonenko T.A. Coniferous forests of the southern part of Yugyd Va national park (Komi Republic, Schugor and Podcherem river basins) // *Transactions of Karelian Research Centre of Russian Academy of Science. Biogeography*. 2019. V. 1. P. 22–43 (in Russian). doi: 10.17076/bg883
37. Dymov A.A., Zhangurov E.V., Hagedorn F. Soil organic matter composition along altitudinal gradients in permafrost affected soils of the Subpolar Ural Mountains // *CATENA*. 2015. V. 131. P. 140–148. doi: 10.1016/j.catena.2015.03.020
38. Degteva S.V., Dubrovskiy Yu.A. Coenotical diversity of vegetation of mountain-tundra and open woodland belts on the Manpupuner Ridge (Northern Urals, Pechoro-Ilychskiy Nature Reserve) // *Vegetation of Russia*. 2018. No. 34. P. 47–84 (in Russian). doi: 10.31111/vegrus/2018.34.47
39. Pierce S., Luzzaro A., Caccianiga M., Ceriani R.M., Cerabolini B. Disturbance is the principal  $\alpha$ -scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community // *Journal of Ecology*. 2007. V. 95. No. 4. P. 698–706. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01242.x
40. Degteva S.V., Dubrovskiy Yu.A. Forest vegetation of the Ilych basin within the boundaries of the Pechoro-Ilychsky Reserve. Sankt-Peterburg: Nauka, 2014. 291 p. (in Russian).
41. Degteva S.V., Kulyugina E.E., Dubrovskiy Yu.A., Novakovskiy A.B. Comparative analysis of cenofloras of mountain tundra on the western macroslope of the Northern and Subpolar Urals // *Theoretical and Applied Ecology*. 2014. No. 1. P. 16–21 (in Russian). doi: 10.25750/1995-301-2014-1-016-021
42. Novakovskiy A.B., Degteva S.V. Ecological and coenotic groups of species in phytocenoses of landscapes of the Northern and Subpolar Urals and the Urals // *Theoretical and Applied Ecology*. 2008. No. 1. P. 32–37 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2008-1-032-37