ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2020, том 81, № 5, с. 352–361

УДК 581.55

АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СИЛЬНЕЕ ВЛИЯЮТ НА ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ, ЧЕМ БИОТИЧЕСКИЕ: ЭКСПЕРИМЕНТЫ С ПЕРЕСАДКАМИ В ВЫСОКОГОРЬЯХ

© 2020 г. В. Г. Онипченко[1, 2, *], Е. С. Казанцева[1], Т. Г. Елумеева[1], Е. А. Захарова[1], С. Е. Петрова[1], А. А. Ахметжанова[1], А. А. Царегородцева[1], Д. К. Текеев[2]

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

[2]*Тебердинский государственный природный биосферный заповедник Бадукский пер., 1, Теберда, 369210 Россия*

**E-mail: vonipchenko@mail.ru*

Поступила в редакцию 26.05.2020 г.
После доработки 04.06.2020 г.
Принята к публикации 26.06.2020 г.

Выявление относительной роли абиотических и биотических факторов в формировании современного состава растительных сообществ представляет актуальную задачу. Один из подходов к ее решению связан с изменчивостью функциональных признаков растений: абиотические факторы обычно вызывают конвергенцию признаков, а биотические – напротив, дивергенцию. На примере экспериментов с долговременными (18 лет) реципрокными пересадками участков дернины альпийских сообществ четырех типов на Северо-Западном Кавказе мы исследовали согласованность внутривидовых изменений признаков листьев (масса и площадь листа, содержание воды, толщина, удельная листовая поверхность) со средневзвешенными значениями соответствующих признаков акцепторных сообществ. В большинстве случаев (65 из 78, или 83%, $p < 0.001$) значимые изменения рассматриваемых признаков листьев совпадали с изменениями средневзвешенных величин, но единичные исключения отмечены у каждого признака. Таким образом, наши данные свидетельствуют о большей роли абиотических факторов в формировании альпийских растительных сообществ, однако на более продуктивных лугах отмечены случаи дивергенции, подтверждающие действие биотических факторов, таких как конкуренция.

DOI: 10.31857/S0044459620050097

Согласно концепции трех “сит” (Belyea, Lancaster, 1999), формирование современного состава сообществ можно представить как трехстадийный процесс: 1) региональное “сито” доступности диаспор, 2) абиотический фильтр – соответствие внешних условий потребностям организмов, 3) биотический фильтр – возможность сосуществования с другими, прежде всего доминирующими, видами в рассматриваемых условиях. Решению актуальной задачи оценки относительного вклада каждого из этих фильтров посвящены разнообразные и многочисленные исследования (Cornwell, Ackerly, 2009; Sutherland et al., 2013). Одним из прямых методов является серия экспериментов, которую предложили Цобель с соавторами (Zobel et al., 2000; Partel et al., 2000), – подсев семян для выявления лимитирования состава сообществ поступлением диаспор, создание благоприятных микроусловий (внесение ресурсов) для оценки абиотического “сита” и удаление доминантов для выявления биотического фильтра. Однако реальное проведение такого рода экспериментов сталкивается с большими методическими и техническими сложностями, поэтому в настоящее время нам неизвестны случаи детального анализа рассмотренных факторов на примере конкретных сообществ.

Другие подходы косвенно оценивают роль биотических и абиотических процессов по сходству признаков видов, слагающих сообщества. Считается, что в большинстве случаев абиотический отбор ведет к большему сходству признаков, повышающих адаптацию растений к условиям среды (Garnier et al., 2016; Price et al., 2017). Напротив, расхождение в значениях признаков (как свидетельство расхождения экологических ниш; Онипченко, 1987) во многих случаях свидетельствует о конкуренции и других биотических процессах (Mouillot et al., 2007; Lhotsky et al., 2016). Это расхождение может быть оценено с помощью филогенетического анализа, предполагающего большее экологическое сходство между более фи-

логенетически родственными таксонами (Webb et al., 2002; Emerson, Gillespie, 2008; Cavender-Bares et al., 2009; Lososova et al., 2016). Если сообщество сложено более родственными видами (по сравнению со случайной выборкой из локального пула), предполагается большая роль абиотических факторов в его формировании, в обратном случае (филогенетически более выравненное сообщество) – большая роль взаимодействий между видами (Meiners et al., 2015; Garnier et al., 2016; Шулаков и др., 2016). Например, положительные отношения между растениями ведут к формированию филогенетически более выравненных сообществ, т.е. сообществ, сложенных более близкородственными видами по сравнению со случайной выборкой (Soliveres et al., 2012; Valiente-Banuet, Verdu, 2013).

В большинстве случаев оценка роли биотических и абиотических факторов в формировании современных сообществ проводится на основании анализа функциональных признаков (ФП) и параметров функционального разнообразия (Götzenberger et al., 2012; Garnier et al., 2016). Функциональный признак – это любой морфологический, физиологический, фенологический или поведенческий признак организма, который может быть измерен на уровне индивида и который оказывает влияние на его приспособленность (Carmona et al., 2016). Функциональные признаки подвержены внутривидовой и межвидовой изменчивости. В совокупное функциональное разнообразие сообществ наибольший вклад обычно вносит межвидовая изменчивость (Burton et al., 2017; Thomas et al., 2020), хотя внутривидовая изменчивость также может быть значительной (Dostal et al., 2016; Siefert, Ritchie, 2016). Внутривидовая изменчивость может быть связана с меж- и внутрипопуляционными различиями в значении ФП, она может быть обусловлена как средой обитания, так и онтогенетическими процессами (Kichenin et al., 2013; Kumordzi et al., 2015; Dayrell et al., 2018; Onipchenko et al., 2020). По особенностям наследования она может иметь генетический или модификационный характер. Безусловный интерес представляют исследования модификационной пластичности ФП при изменении экологических условий.

Другим подходом к оценке относительной роли абиотических и биотических факторов является анализ функционального разнообразия сообществ (Garnier et al., 2016; Götzenberger et al., 2016). В этом случае рассчитываются индексы функциональной выравненности и функциональной дивергенции тех или иных ФП. Предполагается, что при сильном давлении абиотических факторов отбора значения признаков у большинства видов будут близки к средним (низкая функциональная дивергенция), а при большей роли биотических факторов, напротив, усиливается расхождение признаков (увеличивается функциональная дивергенция) (Mudrak et al., 2016; Sfair et al., 2016; Mori et al., 2017; Wagg et al., 2017; Дудова и др., 2019), но не всегда (Bello et al., 2012). В настоящей работе мы исходим из широко принятой концепции (Kraft et al., 2015; Pellissier et al., 2018), что абиотический (средовой) фильтр должен гомогенизировать функциональную структуру, вести к снижению функциональной дивергенции и большему сходству ФП растений, слагающих сообщество (хотя, безусловно, это наблюдается не всегда; Ackerly, Cornwell, 2007). Такая конвергенция признаков исходит из предположения о существовании наиболее оптимального с точки зрения приспособленности значения признака в каждом наборе условий внешней среды. Конкурентное воздействие (как и другие биотические факторы – благоприятствование, взаимодействие через фитофагов; Pellissier et al., 2018), напротив, может приводить к расхождению экологических ниш (функциональных признаков) сосуществующих видов растений в соответствии с принципом конкурентного исключения Гаузе (Романовский, 1989).

Для выявления изменения ФП сообществ по различным градиентам среды используют несколько подходов. Можно рассчитать средние значения и диапазоны изменчивости ФП для всех видов, входящих в сообщество, но чаще используют средневзвешенные значения ФП, где вклад каждого вида в итоговую величину зависит от его “веса” (участия) (Garnier et al., 2016; Borgy et al., 2017; Costa, 2017; Онипченко и др., 2020). Этот показатель отражает значение ФП, близкое к таковому для доминирующих видов. При отсутствии существенных нарушений он показывает значение ФП, способствующее доминированию в экологических условиях изучаемого сообщества. Многочисленные исследования (Suding et al., 2008; Shipley, 2010; Simpson et al., 2016; Cadotte, 2017; Callis-Duehl et al., 2017; Ospina et al., 2017) показывают, что средневзвешенные оценки ФП наиболее тесно связаны с параметрами среды.

В то же время виды, обладающие широкой экологической амплитудой и встречающиеся в различных сообществах, не всегда изменяют свои ФП согласованно с изменением средневзвешенных величин ФП в этих сообществах (Pakeman, 2013; Lajoie, Vellend, 2015; Anderegg et al., 2018; Onipchenko et al., 2020). Это явление может быть связано с конкурентным воздействием доминантов, вызывающим смещение значений признаков и большее расхождение ФП и экологических свойств таких видов. Вопрос о том, насколько часто встречаются подобного рода расхождения, имеет большое значение для оценки роли факторов в формировании состава сообществ.

В этой связи очень интересным и малоисследованным является вопрос о пластичной измен-

чивости ФП многолетних растений при пересадках из одних сообществ в другие (Guittar et al., 2016). Метод пересадок широко используется для выявления механизмов формирования современного состава сообществ, включая лимитирование поступления диаспор, абиотический и биотический фильтры (Hargreaves et al., 2014; Saccone, Virtanen, 2016; Meng et al., 2017). Это один из прямых методов оценки изменения ФП при изменяющихся условиях среды.

Нами в 1989 г. заложен эксперимент с реципрокными пересадками участков дернины между четырьмя различающимися по составу и структуре альпийскими сообществами Северо-Западного Кавказа (Sennov, Onipchenko, 1994; Волкова и др., 1999; Волкова, Онипченко, 2000; Тетевина, Онипченко, 2008; Кипкеев и др., 2015). В настоящей работе мы поставили цель изучить изменения ФП листьев растений при переносе их в условия других сообществ и проверить гипотезу о согласованном со средневзвешенными значениями направлении изменения этих признаков, т.е. о большем значении абиотических условий среды в формировании этих сообществ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изученные сообщества и виды растений. Исследования проводили на территории Тебердинского государственного биосферного заповедника (Карачаево-Черкесская республика, Россия) на высоте 2800 м над ур. м. Объектами послужили четыре сообщества альпийского пояса, занимающие разные части склонов и отличающиеся друг от друга по длительности вегетационного периода и мощности снежного покрова (детально описаны в ранних публикациях: Онипченко, 1990; Onipchenko, 2002, 2004, и др.).

Альпийские лишайниковые пустоши (АЛП) занимают наветренные гребни и склоны, относятся к низкопродуктивным сообществам с доминированием кустистых лишайников и с низким травостоем.

Пестроовсяницевые луга (ПЛ) располагаются на склонах южной экспозиции. ПЛ – сообщество с доминированием плотнодерновинных злаков (*Festuca varia*, *Nardus stricta*), отличается высоким флористическим богатством. Мощность зимнего снегового покрова здесь составляет 0.5–1.5 м, начало вегетационного сезона приходится на конец мая–начало июня.

Гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ) занимают нижние части склонов различных аспектов. Считаются наиболее продуктивными, аккумуляция снега – 2–3 м, начало вегетационного сезона – конец июня–начало июля.

Сообщества альпийских ковров (АК) формируются в западинах и характеризуются большим снегонакоплением (около 3–4 м) и коротким вегетационным сезоном – около 2.5 месяцев. Снег обычно сходит в июле.

Объектами исследования послужили следующие виды альпийских растений, исходно представленные в донорных сообществах и сохранившиеся при пересадках во все другие сообщества через 18 лет после пересадок: *Campanula tridentata*, *Carex umbrosa* и *Festuca ovina* с АЛП; *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca varia* и *Nardus stricta* с ПЛ; *Hedysarum caucasicum*, *Scorzonera cana* и *Deschampsia flexuosa* с ГКЛ; *Sibbaldia procumbens*, *Agrostis vinealis* и *Nardus stricta* с АК. Контролем считались растения, пересаженные внутри донорного сообщества, что достигалось проворачиванием участка дернины на 180° (Кипкеев и др., 2015).

Реципрокные пересадки. Эксперимент по взаимной трансплантации участков дернины между четырьмя исследуемыми сообществами был заложен в 1989 г. Первые результаты и детальное описание методики были изложены в 1994 г. (Sennov, Onipchenko, 1994), затем наблюдения на постоянных площадках были продолжены коллективом авторов (Волкова и др., 1999; Волкова, Онипченко, 2000; Тетевина, Онипченко, 2008; Кипкеев и др., 2015).

Функциональные признаки. Работы по сбору полевого материала для измерения ФП альпийских растений (масса листа в сухом и водонасыщенном состоянии, площадь и толщина листа) были проведены в июле–августе 2006 г. Методика сбора данных и расчета удельной листовой поверхности (specific leaf area – SLA) соответствует международным протоколам (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013), она детально представлена в ранних публикациях (Шидаков, Онипченко, 2007; Онипченко и др., 2020). Для каждого вида обычно собирали по 10 хорошо развитых, неповрежденных срединных листьев с разных растений в генеративном состоянии. После сбора их ставили в стакан с небольшим количеством воды, накрывали полиэтиленом и оставляли на ночь в холодильнике для насыщения листьев влагой. Затем водонасыщенные листья (без черешков) взвешивали на аналитических весах для измерения массы и сканировали для дальнейшего вычисления площади. После этого образцы сушили в отдельных пакетах при комнатной температуре 5–7 дней и затем при температуре 80°C в сушильном шкафу до постоянного веса в течение 24 ч. Далее листья взвешивали повторно. Площадь листьев рассчитывали по сканированному изображению в программе ImageJ. Содержание воды определяли в процентах к массе водонасыщенного листа. Удельную листовую поверхность рассчитывали как отношение площади листа к его массе. Толщину листа измеряли в водонасы-

Таблица 1. Средневзвешенные значения функциональных признаков листьев растений четырех альпийских сообществ, среднее ± ошибка среднего (по: Шидаков, Онипченко, 2007)

Показатели	АЛП	ПЛ	ГКЛ	АК
Сухая масса, мг	22.0 ± 0.8	47.0 ± 2.4	67.5 ± 2.4	12.0 ± 0.3
Площадь, см^2	3.2 ± 0.1	3.3 ± 0.1	12.0 ± 0.5	2.3 ± 0.1
Обводненность, %	66.6 ± 0.3	59.7 ± 0.5	71.0 ± 0.3	73.2 ± 0.3
УЛП, см^2/г	140 ± 1	93 ± 4	170 ± 2	192 ± 2
Толщина, мм	0.24 ± 0.002	0.28 ± 0.004	0.22 ± 0.002	0.21 ± 0.003

Примечание. Альпийские сообщества: АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсяницевые луга, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, АК – альпийские ковры. УЛП – удельная листовая поверхность. n = 104 (АЛП), 92 (ПЛ, ГКЛ, АК). Различия между всеми ценозами по всем признакам значимы ($p < 0.05$), кроме площади листа между АЛП и ПЛ.

щенном состоянии микрометром с точностью до 0.01 мм.

Средневзвешенные значения. Данные по биомассе растений в четырех альпийских сообществах и методика расчета средневзвешенных значений по отдельным признакам были заимствованы из более ранних публикаций (Шидаков, Онипченко, 2007; Онипченко и др., 2020). Расчет средневзвешенных величин проводили на основании значений признака и биомассы видов по отдельным площадкам по формуле:

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

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

Статистическая обработка. Данные были обработаны в программе STATISTICA 12. В анализ было включено пять признаков листьев: масса и площадь листа, содержание воды, толщина, удельная листовая поверхность. Если их дисперсии были равны во всех вариантах (тест Бартлета), использовали однофакторный дисперсионный анализ для выявления влияния акцепторного сообщества на функциональные признаки листьев. При значимом влиянии этого фактора проводили апостериорный тест Тьюки (Tukey HSD test), чтобы выяснить, в каких именно вариантах наблюдались различия между признаками. В противном случае использовали непараметрический дисперсионный анализ Крускала–Уоллиса (Kruskal–Wallis ANOVA) и проводили множественные сравнения средних рангов для всех групп.

Далее анализировали значимые отличия функциональных признаков в различных вариантах пересадок от контроля (пересадки внутри донорного сообщества). Всего для пяти признаков было получено 135 комбинаций: 5 признаков × 3 сообщества × × 3 вида × 3 варианта пересадок в другие ценозы. Подсчитали, в скольких случаях изменения ФП при пересадках растений совпадают по знаку с изменениями средневзвешенных значений признаков в исследуемых сообществах (табл. 1) (Онипченко и др., 2020). Например, если при переходе от АЛП к ГКЛ средневзвешенная площадь листа увеличивалась, то совпадающим считалось значимое увеличение этого признака при пересадке того или иного вида с АЛП (контроля) на ГКЛ (например, у *Campanula tridentata*), а уменьшение площади в этом случае рассматривалось как противоположная реакция. Сравнение долей (совпадающих и несовпадающих случаев) проведено по z-критерию.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Значимая реакция изменения функциональных признаков листьев отмечена в 78 случаях из 135 (57.8%; табл. 2). Таким образом, исследованные признаки обладают высокой пластичностью. В большинстве случаев (65 из 78, или 83%, $p < 0.001$) изменения рассматриваемых признаков листьев совпадали с изменениями средневзвешенных величин, но единичные исключения отмечены у каждого признака.

Наибольшее число значимых изменений отмечено для содержания воды в листьях (22) и удельной листовой поверхности (21), при этом для этих признаков отмечено лишь 2 и 3 случая несовпадения с изменениями средневзвешенных величин соответственно. Это было увеличение содержания воды у *Sibbaldia procumbens* в пересадках АК → ПЛ и снижение величины этого признака у *Festuca varia* при пересадке ПЛ → АЛП. Наименьшее число значимых реакций (по 10) показали сухая масса листа и толщина листьев. Их изменения также в большинстве случаев совпадали с изменением средневзвешенных значений. Среднее число (15) изменений отмечено для площади листа, для этого признака треть (5 из 15) изменений были противоположны таковым для средневзвешенных значений. Четыре из этих случаев выявлены у двух видов альпийских ковров – *Sibbaldia procumbens* и *Agrostis vinealis* – при переносе в значительно более “сухие” альпийские пу-

Таблица 2. Показатели функциональных признаков листьев растений в эксперименте по реципрокным пересадкам между альпийскими сообществами (среднее ± ошибка среднего)

Куда	Сухая масса, мг	Обводненность, %	Площадь, см^2	Толщина, мм	УЛП, см^2/г
Campanula tridentata (АЛП)					
АЛП	13 ± 2	77.2 ± 0.4	1.86 ± 0.20	0.26 ± 0.01	148 ± 3
ПЛ	11 ± 1	**75.9** ± 0.3	1.84 ± 0.14	0.25 ± 0.01	164 ± 6
ГКЛ	10 ± 1	**84.3** ± 0.3	**2.61** ± 0.24	**0.19** ± 0.01	**287** ± 20
АК	**8** ± 1	**80.2** ± 0.3	1.42 ± 0.13	0.23 ± 0.01	**194** ± 7
Carex umbrosa (АЛП)					
АЛП	21 ± 2	62.4 ± 0.7	2.57 ± 0.26	0.20 ± 0.01	122 ± 3
ПЛ	**9*** ± 1	63.9 ± 0.4	**1.19*** ± 0.07	0.19 ± 0.01	129 ± 5
ГКЛ	19 ± 2	**65.4** ± 0.6	2.75 ± 0.24	**0.16** ± 0.00	**150** ± 5
АК	**10** ± 2	**66.7** ± 0.4	**1.47** ± 0.19	0.18 ± 0.01	**154** ± 6
Festuca ovina (АЛП)					
АЛП	4 ± 1	58.8 ± 1.5	0.27 ± 0.03	0.18 ± 0.01	71 ± 4
ПЛ	4 ± 5	60.3 ± 1.2	0.27 ± 0.03	0.20 ± 0.01	77 ± 4
ГКЛ	5 ± 1	**65.6** ± 0.8	**0.47** ± 0.04	0.17 ± 0.01	**97** ± 4
АК	**2** ± 0.4	**70.1** ± 1.1	0.28 ± 0.02	0.15 ± 0.01	**142** ± 4
Anthoxanthum odoratum (ПЛ)					
ПЛ	20 ± 2	67.6 ± 1.2	3.49 ± 0.38	0.14 ± 0.00	178 ± 7
АЛП	16 ± 2	69.2 ± 0.7	2.99 ± 0.21	0.12 ± 0.01	195 ± 10
ГКЛ	22 ± 4	**73.1** ± 0.8	5.01 ± 0.81	0.12 ± 0.01	**240** ± 14
АК	13 ± 2	**74.5** ± 0.7	3.12 ± 0.34	0.14 ± 0.01	**247** ± 8
Festuca varia (ПЛ)					
ПЛ	47 ± 5	61.0 ± 0.6	2.97 ± 0.25	0.31 ± 0.01	65 ± 2
АЛП	35 ± 4	**58.1** ± 0.9	**2.00** ± 0.21	0.31 ± 0.01	58 ± 2
ГКЛ	63 ± 5	59.6 ± 0.6	3.43 ± 0.24	0.31 ± 0.01	**55*** ± 1
АК	**24** ± 2	**65.6** ± 0.6	**1.74** ± 0.11	0.29 ± 0.01	75 ± 3
Nardus stricta (ПЛ)					
ПЛ	8 ± 0.5	57.5 ± 0.4	0.62 ± 0.03	0.19 ± 0.00	77 ± 2
АЛП	**4** ± 0.3	56.0 ± 1.2	**0.33** ± 0.02	**0.18** ± 0.00	77 ± 4
ГКЛ	12 ± 1	62.2 ± 0.5	0.90 ± 0.08	0.21 ± 0.01	75 ± 2
АК	**5** ± 0.3	**64.9** ± 0.3	0.48 ± 0.02	0.19 ± 0.00	**91** ± 3
Hedysarum caucasicum (ГКЛ)					
ГКЛ	86 ± 11	77.8 ± 0.3	20.13 ± 2.21	0.22 ± 0.00	240 ± 7
АЛП	89 ± 23	76.8 ± 0.5	15.60 ± 3.49	0.23 ± 0.01	**187** ± 8
ПЛ	79 ± 11	**75.7** ± 0.4	15.63 ± 1.97	0.24 ± 0.01	**206** ± 7
АК	81 ± 6	78.0 ± 0.6	21.30 ± 1.55	**0.20** ± 0.00	264 ± 5
Scorzonera cana (ГКЛ)					
ГКЛ	25 ± 5	85.3 ± 0.4	5.90 ± 1.13	0.23 ± 0.01	252 ± 11
АЛП	16 ± 2	**82.9** ± 0.6	**2.63** ± 0.25	0.26 ± 0.01	**171** ± 6
ПЛ	19 ± 2	**82.2** ± 0.4	3.44 ± 0.25	0.26 ± 0.01	**186** ± 9
АК	23 ± 2	85.1 ± 0.5	4.88 ± 0.33	0.26 ± 0.01	**216*** ± 8
Deschampsia flexuosa (ГКЛ)					
ГКЛ	5 ± 1	72.6 ± 1.2	0.66 ± 0.06	0.21 ± 0.01	139 ± 7
АЛП	3 ± 0.2	70.6 ± 0.7	**0.39** ± 0.02	0.23 ± 0.01	143 ± 4
ПЛ	4 ± 0.3	75.4 ± 1.1	0.56 ± 0.03	0.21 ± 0.01	135 ± 7

Таблица 2. Окончание

Куда	Сухая масса, мг	Обводненность, %	Площадь, см^2	Толщина, мм	УЛП, см^2/г
АК	**2** ± 0.1	**83.9** ± 0.7	**0.39** ± 0.02	**0.17** ± 0.01	**227** ± 6
		Sibbaldia procumbens (АК)			
АК	11 ± 1	70.1 ± 0.6	2.54 ± 0.26	0.14 ± 0.00	223 ± 7
ГКЛ	15 ± 1	**73.4*** ± 0.5	3.57 ± 0.29	0.15 ± 0.00	250 ± 8
ПЛ	8 ± 0.4	**66.9** ± 0.7	**1.45*** ± 0.06	**0.17** ± 0.00	**173** ± 7
АЛП	9 ± 1	**65.2** ± 0.5	**1.37*** ± 0.10	**0.18** ± 0.01	**159** ± 3
		Agrostis vinealis (АК)			
АК	8 ± 1	72.6 ± 1.7	1.68 ± 0.12	0.16 ± 0.01	201 ± 9
ГКЛ	**11** ± 1	73.0 ± 0.7	2.76 ± 0.18	**0.12*** ± 0.01	**247*** ± 12
ПЛ	7 ± 1	**69.1** ± 0.6	**0.96*** ± 0.08	0.14 ± 0.01	**148** ± 7
АЛП	7 ± 1	**67.6** ± 0.4	**0.97*** ± 0.05	0.15 ± 0.01	**139** ± 7
		Nardus stricta (АК)			
АК	5 ± 0.4	63.0 ± 0.5	0.44 ± 0.03	0.18 ± 0.01	86 ± 4
ГКЛ	**10** ± 0.4	62.5 ± 0.6	**0.77** ± 0.03	**0.20** ± 0.005	81 ± 2
ПЛ	4 ± 0.3	**59.5** ± 1.2	0.37 ± 0.02	**0.15*** ± 0.003	89 ± 4
АЛП	5 ± 0.4	63.0 ± 0.5	0.44 ± 0.03	0.18 ± 0.01	86 ± 4

Примечание. Альпийские сообщества: АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга, ПЛ – пестроовсяницевые луга, АК – альпийские ковры. УЛП – удельная листовая поверхность. Донорное (контрольное) сообщество указано после названия вида, признаки растений в контрольном сообществе приведены в первой строке под названием вида. Значимо отличающиеся от контроля показатели отмечены полужирным шрифтом, * – отмечены показатели, различающиеся по направлению изменений от средневзвешенных величин акцепторного сообщества (см. табл. 1) согласно тесту Тьюки ($p < 0.05$).

стоши и продуктивные пестроовсяницевые луга, т.е. в заведомо неблагоприятные условия, в которых эти виды редко встречаются в природе (Onipchenko, 2002).

Если рассмотреть реакцию на пересадки видов отдельных сообществ, то здесь получается сходная картина. Число совпадающих и несовпадающих значимых реакций составило для АЛП 21 : 2, ПЛ 14 : 2, ГКЛ 15 : 1, АК 15 : 8, таким образом, наибольшее число несоответствий отмечено на альпийских коврах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Средневзвешенные значения функциональных признаков листьев наилучшим образом отражают изменения среды в условиях низкой интенсивности нарушений (Simpson et al., 2016; Cadotte, 2017; Callis-Duehl et al., 2017; Ospina et al., 2017), поскольку эти величины наиболее близки к таковым у доминирующих видов. При пересадках значения этих признаков могут изменяться. Как показали полученные нами результаты, в большинстве случаев направления этих изменений совпадают с таковыми для средневзвешенных значений акцепторного сообщества. Такое же направление изменений размерных признаков листьев растений было показано для многих альпийских растений, естественно встречающихся в нескольких сообществах (Onipchenko et al., 2020). Поэтому полученные нами результаты при пересадках в целом подтверждают общую тенденцию пластичной реакции признаков при перенесении альпийских растений в новые условия среды.

С другой стороны, представляет несомненный интерес рассмотреть немногочисленные исключения из этой закономерности. Прежде всего, интересным является практическое отсутствие несогласованной реакции у растений более продуктивных моно- или олигодоминатных луговых сообществ (пестроовсяницевые и гераниево-копеечниковые луга) при переносе их в менее продуктивные сообщества. А наибольшее число исключений отмечено для низкопродуктивных альпийских ковров. Это сообщество сформировано низкорослыми растениями со значительным участием рудеральной стратегии (кроме *Nardus stricta*) (Онипченко и др., 2020), адаптированными к короткому вегетационному периоду. Их перенос в сильно отличающиеся (прежде всего, по биотическим факторам – продукции и доминированию) условия может вызывать такие несогласующиеся с общими тенденциями изменения. Несогласованные реакции, как, например, увеличение содержания воды у *Sibbaldia procumbens* в пересадках АК → ПЛ и снижение величины этого признака у *Festuca varia* при пересадке ПЛ → АЛП, могут быть связаны с резким изменением фитоценоти-

ческой роли растений при пересадках. Низкорослый доминант альпийских ковров *Sibbaldia procumbens* становится подчиненным видом в более продуктивных сообществах, где затенение снижает транспирацию и увеличивает содержание воды. Напротив, доминант *Festuca varia* при пересадках в альпийские пустоши остается единственным высокорослым растением, подверженным большему водному стрессу в связи с увеличением транспирации и/или невозможностью компенсировать потери воды из маломощной почвы. Исключения для удельной листовой поверхности могут быть объяснены аналогичным образом. Конечно, расхождение признаков возможно и в экстремальных условиях абиотической среды, когда существуют альтернативные варианты адаптаций к ним (Ackerly, Cornwell, 2007). Для альпийских ковров мы наблюдали такие расхождения для высоты вегетативных органов растений (Дудова и др., 2019).

Например, при пересадках с ковров на гераниево-копеечниковые луга у *Agrostis vinealis* снижается толщина листа и увеличивается его удельная листовая поверхность. Это, как и многие другие исключения, может быть связано с конкурентным (в том числе затеняющим) воздействием доминантов этого луга, прежде всего, *Geranium gymnocaulon*. Таким образом, такие случаи можно рассматривать как влияние биотических условий на изменение ФП, в то время как согласующиеся со средневзвешенными значениями изменения – как влияние абиотических факторов. Это подтверждается тем, что 9 из 13 (69%) случаев несогласованного со средневзвешенными величинами изменения ФП отмечены при пересадках в более продуктивные луговые сообщества из низкопродуктивных сообществ пустошей и ковров.

Отмеченные закономерности согласуются с общей концепцией большей роли конкуренции в формировании высокопродуктивных сообществ и большей роли абиотического стресса в формировании состава малонарушенных низкопродуктивных сообществ, которая наиболее четко была сформулирована Жигоном (Gigon, 1987). Мы же в нашем исследовании показали, что влияние биотических факторов на изменение ФП листьев высокогорных растений слабее, чем влияние абиотических. Сходные выводы были сделаны в исследованиях в Скалистых горах Колорадо, где для распространения *Potentilla diversifolia* в высокогорьях отмечена значительно большая роль абиотических факторов по сравнению с биотическими (Stinson, 2005). Напротив, для выживания тундровых растений на ранних стадиях онтогенеза была показана более высокая роль конкуренции по сравнению с абиотическими факторами (Gough, 2006). При исследовании варьирования ФП по высотному градиенту выявлено снижение их вариабельности при увеличении абсолютной высоты, что также рассматривается авторами как показатель снижения роли биотических и увеличения роли абиотических факторов (Hulshof et al., 2013). С другой стороны, наши данные не согласуются с мнением Киченина с соавторами (Kichenin et al., 2013), считающими, что биотические отношения для многих видов больше влияют на внутривидовую изменчивость ФП, чем абиотические факторы.

С момента начала эксперимента прошло 18 лет, поэтому на пересаженных участках произошли изменения как абиотических (сразу с пересадками), так и биотических условий (по мере смены состава видов на пересаженных участках в сторону приближения к акцепторному сообществу) (Кипкеев и др., 2015). На наш взгляд, этого периода было достаточно, чтобы, с одной стороны, биотические условия существенным образом изменились, а с другой – на площадках еще сохранялись виды донорных сообществ, что и позволило провести настоящее исследование. Интересно отметить, что микросукцессии на пересаженных участках шли не прямо в сторону контрольных акцепторных сообществ, а вместе с последними были направлены в новую точку, связанную с климатическими изменениями (Кипкеев и др., 2015).

В целом проведенное исследование подтвердило высокую внутривидовую пластичность функциональных признаков альпийских растений при их переносе в новые экологические условия и выявило большую роль абиотических факторов в изменчивости этих признаков.

Работа выполнена по проекту РНФ (№ 19-14-00038).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкова Е.В., Онипченко В.Г., 2000. Изучение конкуренции в альпийских фитоценозах методом пересадок участков дернины: динамика численности побегов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 105. № 5. С. 32–37.

Волкова Е.В., Онипченко В.Г., Буртин А.Ю., 1999. Изучение конкуренции в альпийских фитоценозах методом пересадок участков дернины: флористическая насыщенность и биомасса побегов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 104. № 2. С. 21–28.

Дудова К.В., Атабаллыев Г.Г., Ахметжанова А.А., Гулов Д.М., Дудов С.В. и др., 2019. Опыт изучения функционального разнообразия альпийских сообществ на примере анализа высоты растений // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 6. С. 439–450.

Кипкеев А.М., Чередниченко О.В., Текеев Д.К., Онипченко В.Г., 2015. Скорость микросукцессий: восстановление структуры и флористической насыщенности альпийских фитоценозов после реципрокных пересадок участков дернины // Журн. общ. биологии. Т. 76. № 6. С. 461–474.

Онипченко В.Г., 1987. Механизмы обособления экологических ниш у наземных растений // Журн. общ. биологии. Т. 48. № 5. С. 687–695.

Онипченко В.Г., 1990. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. № 6. С. 52–62.

Онипченко В.Г., Дудова К.В., Ахметжанова А.А., Хомутовский М.И., Джатдоева Т.М. и др., 2020. Какие стратегии растений способствуют их доминированию в альпийских сообществах? // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 2. С. 37–46.

Романовский Ю.Э., 1989. Конкуренция за флуктуирующий ресурс: эволюционные и экологические последствия // Журн. общ. биологии. Т. 50. № 3. С. 304–315.

Тетевина И.О., Онипченко В.Г., 2008. Долговременная реакция видов растений четырех альпийских сообществ северо-западного Кавказа на перенесение их в новые экологические условия // Журн. общ. биологии. Т. 69. № 3. С. 195–206.

Шидаков И.И., Онипченко В.Г., 2007. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 112. № 4. С. 42–50.

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

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

Anderegg L.D.L., Berner L.T., Badgley G., Sethi M.L., Law B.E., HilleRisLambers J., 2018. Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum // Ecol. Lett. V. 21. № 5. P. 734–744.

Bello F., de, Price J.N., Munkemuller T., Liira J., Zobel M. et al., 2012. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly // Ecology. V. 93. № 10. P. 2263–2273.

Belyea L.R., Lancaster J., 1999. Assembly rules within a contingent ecology // Oikos. V. 86. № 3. P. 402–416.

Borgy B., Violle C., Choler P., Garnier E., Kattge J. et al., 2017. Sensitivity of community-level trait-environment relationships to data representativeness: A test for functional biogeography // Glob. Ecol. Biogeogr. V. 26. № 6. P. 729–739.

Burton J.I., Perakis S.S., McKenzie S.C., Lawrence C.E., Puettmann K.J., 2017. Intraspecific variability and reaction norms of forest understorey plant species traits // Funct. Ecol. V. 31. № 10. P. 1881–1893.

Cadotte M.W., 2017. Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms // Ecol. Lett. V. 20. № 8. P. 989–996.

Callis-Duehl K., Vittoz P., Defossez E., Rasmann S., 2017. Community-level relaxation of plant defenses against herbivores at high elevation // Plant Ecol. V. 218. № 3. P. 291–304.

Carmona C.P., Bello F., de, Mason N.W.H., Leps J., 2016. Traits without borders: Integrating functional diversity across scales // Trends Ecol. Evol. V. 31. № 5. P. 382–394.

Cavender-Bares J., Kozak K.H., Fine P.V.A., Kembel S.W., 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology // Ecol. Lett. V. 12. № 7. P. 693–715.

Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N. et al., 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurements of plant functional traits worldwide // Aust. J. Bot. V. 51. № 4. P. 335–380.

Cornwell W.K., Ackerly D.D., 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California // Ecol. Monogr. V. 79. № 1. P. 109–126.

Costa D.S., Gerschlauer F., Pabst H., Kühnel A., Huwe B. et al., 2017. Community-weighted means and functional dispersion of plant functional traits along environmental gradients on Mount Kilimanjaro // J. Veg. Sci. V. 28. № 4. P. 684–695.

Dayrell R.L.C., Arruda A.J., Pierce S., Negreiros D., Meyer P.B. et al., 2018. Ontogenetic shifts in plant ecological strategies // Funct. Ecol. V. 32. № 12. P. 2730–2741.

Dostal P., Fischer M., Prati D., 2016. Phrenotypic plasticity is a negative, though weak, predictor of the commonness of 105 grassland species // Glob. Ecol. Biogeogr. V. 25. № 4. P. 464–474.

Emerson B.C., Gillespie R.G., 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time // Trends Ecol. Evol. V. 23. № 11. P. 619–630.

Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K., 2016. A functional approach to plant community structure // Plant Functional Diversity. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 94–118.

Gigon A., 1987. A hierarchic approach in causal ecosystem analysis. The calcifuge-calcicole problem in alpine grasslands // Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis. Ecol. Stud. V. 61 / Eds Schulze E.-D., Zwolfer H. Berlin: Springer. P. 228–244.

Götzenberger L., Bello F., de, Brathen K.A., Davison J., Dubius A. et al., 2012. Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects // Biol. Rev. V. 87. № 1. P. 111–127.

Götzenberger L., Botta-Dukat Z., Leps J., Pärtel M., Zobel M., Bello F., de, 2016. Which randomizations detect convergence and divergence in trait-based community assembly? A test of commonly used null models // J. Veg. Sci. V. 27. № 6. P. 1275–1287.

Gough L., 2006. Neighbor effects on germination, survival, and growth in two arctic tundra plant communities // Ecography. V. 29. № 1. P. 44–56.

Guittar J., Goldberg D., Klanderud K., Telford R.J., Vandvik V., 2016. Can trait patterns along gradients predict plant community responses to climate change? // Ecology. V. 197. № 10. P. 2791–2801.

Hargreaves A.L., Samis K.E., Eckert C.G., 2014. Are species' range limits simply niche limits writ large? A review of transplant experiments beyond the range // Am. Nat. V. 183. № 2. P. 157–173.

Hulshof C.M., Violle C., Spasojevic M.J., McGill B., Damschen E. et al., 2013. Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude // J. Veg. Sci. V. 24. № 5. P. 921–931.

Kichenin E., Wardle D.A., Peltzer D.A., Morse C.W., Freschet G.T., 2013. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradients // Funct. Ecol. V. 27. № 5. P. 1254–1261.

Kraft N.J.B., Adler P.B., Godoy O., James E.C., Fuller S., Levine J.M., 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering methaphor // Funct. Ecol. V. 29. № 5. P. 592–599.

Kumordzi B.B., Bello F., de, Freschet G.T., Bagousse-Pinguet Y.L., Leps J., Wardle D., 2015. Linkage of plant trait space to successional age and species richness in boreal forest understorey vegetation // J. Ecol. V. 103. № 6. P. 1610–1620.

Lajoie G., Vellend M., 2015. Understanding context dependence in the contribution of intraspecific variation to community trait-environment matching // Ecology. V. 96. № 11. P. 2912–2922.

Lhotsky B., Kovacs B., Onodi G., Csecserits A., Redei T. et al., 2016. Changes in assembly rules along a stress gradient from open dry grasslands to wetlands // J. Ecol. V. 104. № 2. P. 507–517.

Lososova Z., Ceplova N., Chytry M., Tichy L., Danihelka J. et al., 2016. Is phylogenetic diversity a good proxy for functional diversity of plant communities? A case study from urban habitats // J. Veg. Sci. V. 27. № 5. P. 1036–1046.

Meiners S.J., Cadotte M.W., Fridley J.D., Pickett S.T.A., Walker L.R., 2015. Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities // Funct. Ecol. V. 29. № 2. P. 154–164.

Meng F.D., Jiang L.L., Zhang Z.H., Cui S.J., Duan J.C. et al., 2017. Changes in flowering functional group affect responses of community phenological sequences to temperature change // Ecology. V. 98. № 3. P. 734–740.

Mori A.S., Osono T., Cornelissen H.J.C., Craine J., Uchida M., 2017. Biodiversity-ecosystem function relationships change through primary succession // Oikos. V. 126. № 11. P. 1637–1649.

Mouillot D., Mason N.W.H., Wilson J.B., 2007. Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities // Oecologia. V. 152. № 4. P. 729–737.

Mudrak O., Janecek S., Gotzenberger L., Mason N.W.H., Hornik J. et al., 2016. Fine-scale coexistence patterns along a productivity gradient in wet meadows: Shifts from trait convergence to divergence // Ecography. V. 39. № 3. P. 338–348.

Onipchenko V.G., 2002. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus. Zurich: Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel. 168 p.

Onipchenko V.G. (ed.), 2004. Alpine Ecosystems in the Northwest Caucasus. Dordrecht: Kluwer Acad. Publishers. 415 p.

Onipchenko V.G., Rozhin A.O., Smirnov V.E., Akhmetzhanova A.A., Elumeeva T.G. et al., 2020. Do patterns of intra-specific variability and community weighted-means of leaf traits correspond? An example from alpine plants // Botanica Pacifica. V. 9. № 1. P. 53–62.

Ospina S., Rusch G.M., Easdale T.A., Finegan B., Casanoves F., Ibrahim M., 2017. Community aggregated traits disclose functional responses to seasonal resource fluctuations and spatial heterogeneity // J. Veg. Sci. V. 28. № 2. P. 291–302.

Pakeman R.J., 2013. Intra-specific leaf trait variation: Management and fertility matter more than the climate at continental scales // Folia Geobot. V. 48. № 3. P. 355–371.

Partel M., Zobel M., Liira J., Zobel K., 2000. Species richness limitations in productive and oligotrophic plant communities // Oikos. V. 90. № 1. P. 191–193.

Pellissier L., Descombes P., Hagen O., Chalmandrier L., Glauser G. et al., 2018. Growth-competition-herbivore resistance trade-offs and the responses of alpine plant communities to climate change // Funct. Ecol. V. 32. № 7. P. 1693–1703.

Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H. et al., 2013. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide // Austr. J. Bot. V. 61. № 3. P. 167–234.

Price J., Tamme R., Gazol A., Bello F., de, Takkis K. et al., 2017. Within community environmental variability drives trait variability drives trait variability in species-rich grasslands // J. Veg. Sci. V. 28. № 2. P. 303–312.

Saccone P., Virtanen R., 2016. Extrapolating multi-decadal plant community changes based on medium-term experiments can be risky: Evidence from high-latitude tundra // Oikos. V. 125. № 1. P. 76–85.

Sennov A.V., Onipchenko V.G., 1994. Experimental research of alpine communities with use of reciprocal transplantations // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich. № 115. P. 41–60.

Sfair J.C., Rosado B.H.P., Tabarelli M., 2016. The effects of environmental constraints on plant community organization depend on which traits are measured // J. Veg. Sci. V. 27. № 6. P. 1264–1274.

Shipley B., 2010. From Plant Traits to Vegetation Structure. Chance and Selection in the Assembly of Ecological Communities. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 277 p.

Siefert A., Ritchie M.E., 2016. Intraspecific trait variation drives functional responses of old-field plant communities to nutrient enrichment // Oecologia. V. 181. № 1. P. 245–255.

Simpson A.H., Richardson S.J., Laughlin D.C., 2016. Soil-climate interactions explain variation in foliar, stem, root and reproductive traits across temperate forests // Glob. Ecol. Biogeogr. V. 25. № 8. P. 964–978.

Soliveres S., Torices R., Maestre F.T., 2012. Environmental conditions and biotic interactions acting together promote phylogenetic randomness in semi-arid plant communities: New methods help to avoid misleading conclusions // J. Veg. Sci. V. 23. № 4. P. 822–836.

Stinson K.A., 2005. Effects of snowmelt timing and neighbor density on the altitudinal distribution of *Potentilla diversifolia* in western Colorado, U.S.A. // Arct. Antarct. Alp. Res. V. 37. № 3. P. 379–386.

Suding K.N., Lavorel S., Chapin F.S., III, Cornelissen J.H.C., Díaz S. et al., 2008. Scaling environmental change through the community level: A trait-based response-

and-effect framework for plants // Glob. Change Biol. V. 14. P. 1125–1140.

Sutherland W.J., Freckelton R.P., Godfray H.C.J. et al., 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions // J. Ecol. V. 101. № 1. P. 58–67.

Thomas H.J.D., Bjorkman A.D., Myers-Smith I.H., Elmendorf S.C., Kattge J. et al., 2020. Global plant trait relationships extend to the climatic extremes of the tundra biome // Nat. Commun. V. 11. № 1351. P. 1–12.

Valiente-Banuet A., Verdu M., 2013. Plant facilitation and phylogenetics // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. V. 44. P. 347–366.

Wagg C., Ebeling A., Roscher C., Ravenek J., Bachmann D. et al., 2017. Functional trait dissimilarity drives both species complementarity and competitive disparity // Funct. Ecol. V. 31. № 12. P. 2320–2329.

Webb C.O., Ackerly D.D., McPeek M.A., Donoghue M.J., 2002. Phylogenies and community ecology // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 33. P. 475–505.

Zobel M., Otsus M., Liira J., Moora M., Mols T., 2000. Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability // Ecology. V. 81. № 12. P. 3274–3282.

Abiotic factors have stronger effect on functional traits than biotic ones: The transplantation experiments in alpine belt

V. G. Onipchenko[a, b, *], E. S. Kazantseva[a], T. G. Elumeeva[a], E. A. Zakharova[a], S. E. Petrova[a], A. A. Akhmetzhanova[a], A. A. Tsaregorodtseva[a], D. K. Tekeev[b]

[a] *Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty*
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119234 Russia
[b] *Teberda State Biosphere Reserve*
Baduksky Lane, 1, Teberda, Republic of Karachai-Cherkess, 369210 Russia
**e-mail: vonipchenko@mail.ru*

Revealing the relative role of abiotic and biotic factors determining the present structure of plant communities is an actual task. One of the approaches to this problem is linked with plant functional traits variability: abiotic factors usually cause trait convergence, while biotic ones cause its divergence. With the example of experiments on long-term (18 years) reciprocal transplantations of sod plots in four alpine plant communities in the north-western Caucasus, we studied the concordance of intraspecific changes of leaf traits (leaf mass and area, water content, thickness, specific leaf area) with community weighted means of the corresponding traits in acceptor communities. In most cases (65 of 78, or 83%, $p < 0.001$), the significant changes of the studied traits were concordant to those of community weighted means, but few exceptions were observed for every trait. Thus, our data suggest the more important role of abiotic factors in alpine plant communities, but in more productive meadows the cases of divergence were observed, confirming the role of biotic factors, such as competition.