

Н. И. Андреяшкина**Д. В. Веселкин****Оценка факторов флористического богатства сообществ на верхней границе леса на Полярном Урале**

Обсуждается сравнительная важность факторов, определяющих флористическое богатство сообществ на верхней границе леса (180—300 м над уровнем моря) на склонах г. Черной (Полярный Урал). Для анализа данных (51 выборка видового богатства на площадях разного размера в экотопах с разным режимом увлажнения) использован информационный критерий Акаике. Установлено, что флористическое богатство сильнее всего зависит от режима увлажнения экотопов и площади описания. К факторам с наибольшей объясняющей ценностью относится также принадлежность сообществ к высотному поясу. Флористическое богатство слабо связано с фактором «высота над уровнем моря». Из фитоценологических характеристик с числом регистрируемых видов связано только проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса. Изложенный подход к оценке важности разных факторов показывает возможности сравнительного анализа причин флористического богатства с использованием методологии мультимодельного вывода.

Ключевые слова: флористическое богатство — видовое богатство сосудистых растений, экотоп, верхняя граница леса, информационный критерий Акаике.

Современные представления о механизмах формирования видового богатства плюралистичны. Можно выдвинуть несколько гипотез, объясняющих, почему на какой-либо территории зарегистрировано наблюдаемое число видов и как это число будет меняться при изменении условий. Общее число подобных гипотез превышает 100, но видовое богатство сообществ «разных моделей организации... формируется с участием разных факторов» [11, с. 227]. Это позволяет надеяться, что для сообществ с близкими условиями реалистичные объяснения видового богатства могут быть найдены более или менее уверенно.

В суровых климатических условиях состав и структура сообществ формируются преимущественно под влиянием экотопа — S-модель [11; 15]. Традиционно структура растительного покрова в горных регионах анализируется в первую очередь в связи с высотной поясностью, т.е. с изменением климатических условий (температура, количество осадков, ветровой режим и др.) при подъеме в горы [5; 12; 18; 20]. В числе важных причин флористического богатства указываются также орографические (экспозиция склона, абсолютная высота над уровнем моря, рельеф) и эдафические (гранулометрический и химический состав горных пород, водный и температурный режимы почвы) факторы [5; 9; 10; 17; 21].

Цель работы — оценить сравнительную важность некоторых абиотических и фитоценологических факторов, определяющих флористическое богатство естественных сообществ на верхней границе леса на Полярном Урале.

Материалы и методы исследования

Район исследований — склоны г. Черной (66°47'—66°49' с.ш., 65°30'—65°35' в.д.; бассейн р. Соби) на восточном макросклоне Полярного Урала в южной части зоны лесотундры в полосе многолетнемерзлых горных пород с преобладанием габбро. Верхнюю границу леса образует лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), что отражает суровость и континентальность климата при коротком вегетационном периоде [6]. В качестве объектов взят ряд фитоценозов, находящихся на разных стадиях лесообразовательного процесса на склонах восточной и северо-восточной экспозиций [2; 19]. Оценка флори-

© Андреяшкина Н. И., Веселкин Д. В., 2019

стического богатства проведена в сообществах трех высотных поясов: верхняя часть горно-таежного, подгольцовый, нижняя часть горно-тундрового (табл. 1).

Таблица 1

Объекты исследования и их расположение на высотных профилях в экотоне верхней границы леса в районе горы Черной (Полярный Урал)

№ выдела	Высотный пояс	Высота над уровнем моря, м	Экспозиция склона*	Тип экотопа**	Объект исследований	
1	Горно-тундровый	298—300	В	ПС	Тундра кустарничково-мохово-лишайниковая с ерником и одиночными деревьями	
2		253—265				
3		265—268	С—В			
4	235—243	В		УВ	Тундра травяно-кустарничковая с мхами, лишайниками и одиночными деревьями	
5	248—253					
6	240—248		ВЛ	Лиственничное редколесье ерничково-кустарничково-мохово-лишайниковое		
7	233—234					
8	243—245		ВЛ	Лиственничное редколесье ерничково-травяно-кустарничково-моховое		
9	219—223					
10	230—233		ВЛ	Лиственничный лес ерничково-травяно-кустарничково-моховой		
11	219—221					
12	217—219		ВЛ	Лиственничный лес ерничково-кустарничково-травяной		
13	199—201					
14	197—199		ВЛ	Лиственничное редколесье ерничково-кустарничково-травяное		
15	182—185					
16	Горно-таежный		182—185	ВЛ	ВЛ	Лиственничный лес ерничково-травяно-кустарничково-моховой

Использованные сокращения: * В — восточная; С—В — северо-восточная; ** ПС — периодически сухие, УВ — умеренно влажные, ВЛ — влажные, ПР — с проточным увлажнением.

Геоботанические описания выполнены на учетных площадках размером 20×20 м в 3-кратной повторности в 16 выделах (всего 48). Кроме того, в сообществах с разновозрастным древесным ярусом (выделы 5—7; 8—10; 11—13) видовое богатство определили по 6 и 9 площадкам размером 20×20 м. Геоботанические описания проведены также в 5 типах сообществ (выделы 1, 3, 4, 10, 16) на учетных площадках 10×10 м (всего 60). В результате оценки числа видов, зарегистрированных на одной, двух и большем числе площадок, получили серию выборок видового богатства на пробных площадях разного размера в экотопах с разным режимом увлажнения. Для анализа взяли 51 выборку: 15 по 100 м², 5 по 200 и 300 м², 4 по 800 м², 16 по 1200 м², 3 по 2400 и 3600 м².

Все учетные площадки размером 20×20 м размещали в пределах геоморфологически и фитоценотически однородных выделов (фитоценозов). Отдельные площадки иногда имели общие границы, а иногда были разнесены в пространстве, но не перекрывались.

Для каждой площадки составлен список видов сосудистых растений и доминантов из числа мохообразных и лишайников. Принадлежность видов сосудистых растений к экологическим группам и широтным географическим фракциям с учетом жизненных форм устанавливали по Н. А. Секретаревой [16], видов мхов к экологическим группам — по А. П. Дьяченко [8]. Проведен глазомерный учет проективного покрытия (ПП, %) общего и по ярусам (кустарниковый, травяно-кустарничковый, мохово-лишайниковый / лишайниково-моховой).

В работе анализировали только флористическое богатство сообществ, рассматривая в качестве характеристик число видов сосудистых растений и число видов травянистых растений. Факторы, которые анализировали как вероятные причины изменения флористического богатства, разделили на две группы.

Первая группа — характеристики абиотических условий:

- 1) *абсолютная высота над уровнем моря*, м;
- 2) *высотный пояс*, точнее принадлежность сообществ к одному из трех высотных поясов;
- 3) *режим увлажнения экотопа*, который определяли на основании экологической структуры ценофлор и бриофлор. При выделении *режимов увлажнения* учитывали каменистость грунтов, заснеженность и особенности почвенного покрова.

Рассматривали четыре типа экотопов. В периодически сухих экотопах (тундры, редколесья) сообщества подвергаются воздействию сильных ветров; мощность снежного покрова до 15—30 см; выражен маломощный почвенный профиль; в напочвенном покрове доминируют лишайники; среди сосудистых растений и мохообразных преобладают ксеромезофитные, мезоксерофитные и мезофитные виды. В умеренно влажных, влажных экотопах и в экотопах с проточным увлажнением (редколесья и леса) мощность снежного покрова до 0,75—3 м; хорошо выражен суглинистый почвенный профиль; значительна доля мезофитных видов сосудистых растений. В моховом покрове умеренно влажных экотопов наиболее обильны мезофитные виды; во влажных экотопах — мезофитные и гигрофитные виды; в экотопах с проточным увлажнением мхи редки.

Вторая группа — факторы фитоценотической структуры:

- 1) *общая фитомасса древостоя*, ц/га (по: [19]);
- 2) *ПП мхов*, %;
- 3) *ПП лишайников*, %;
- 4) *ПП травяно-кустарничкового яруса*, %;
- 5) *ПП кустарникового яруса*, %.

В качестве дополнительного фактора варьирования оценок флористического богатства сообществ анализировали *площадь описания*.

Статистический анализ выполнен в пакете STATISTICA 6.0. Для выбора переменных, оптимально объясняющих видовое богатство сосудистых растений, использовали методологию мультимодельного вывода [22] с расчетом состоятельного информационного критерия Акаике (САИС) и последующим суммированием САИС-весов моделей (W) в отношении отдельных переменных ($\sum W$). Значения $\sum W$ интерпретировали как вероятность того, что переменная — лучшая из исследованного набора, т.е. обладает наибольшей объясняющей ценностью. Суть подхода, обозначаемого как мультимодельный вывод, состоит в выборе из нескольких статистических моделей с помощью критерия Акаике. Этот критерий оценивает соотношение между правдоподобием и сложностью объясняющих моделей. Лучшие модели, т.е. лучшие объяснения, должны быть максимально правдоподобными и минимально сложными.

Результаты и их обсуждение

В экотоне верхней границы леса сообщества горно-тундрового пояса (253—300 м над ур. м.) представлены тундрами с одиночными деревьями. Сообщества подгольцового пояса (197—253 м над ур. м.) — лиственничные редколесья и леса. Верхняя часть горно-таежного пояса (182—200 м над ур. м.) покрыта лиственничным лесом (см. табл. 1).

Результаты анализа основных характеристик фитоценозов и экотопов на верхней границе леса опубликованы ранее [3; 4]. Изменения в составе и структуре сообществ в ходе естественного лесообразовательного процесса сопровождаются возрастанием мощности снежного покрова на фоне уменьшения каменистости грунтов и увеличения сформированности почвенного профиля. При этом закономерно меняются географическая структура ценофлор, состав биоморф в сообществах, показатели продукционного и деструкционного процессов, а также направления и напряженность связей между основными компонентами фитоценозов [13; 14].

На первом этапе анализа факторов, определяющих флористическое богатство сообществ, рассмотрели, как соотносятся между собой значения факторов, характеризующих абиотические условия. Установлено, что обязательным для объяснения особенностей флористического богатства сообществ является фактор *режим увлажнения экотопа*. Сумма САИС-весов ($\sum W$) для этого фактора равна единице. Также $\sum W = 1,00$ для *площади описания*. Сумма САИС-весов для фактора *высотный пояс* ($\sum W = 0,86$ для числа видов сосудистых; $\sum W = 0,92$ для числа видов травянистых растений) указывает на его явное значение для оценки флористического богатства. Соотношение правдоподобия и сложности для моделей с включением другого фактора — *высота над уровнем моря* — существенно меньше, о чем свидетельствуют незначительные суммы САИС-весов ($\sum W = 0,48$ для числа видов сосудистых растений; $\sum W = 0,22$ для числа видов травянистых растений).

Следовательно, из рассмотренных абиотических факторов число видов растений в наибольшей степени определяется режимом увлажнения и размером обследованной площади, в меньшей — абсолютной высотой расположения участка. Весомое значение для структуры растительности в горных условиях может иметь экспозиция склона. Но наши материалы не позволяют оценить влияние данного фактора, так как все пробные площади расположены на одном склоне. Сходным на исследованной территории является также состав пород (габбро). Поэтому можно уверенно обсуждать значение *режима увлажнения* как реальной причины варьирования числа регистрируемых видов сосудистых растений.

Это заключение иллюстрируют материалы рисунка 1, из которых следует, что число обнаруженных видов растений всегда возрастает пропорционально увеличению логарифма обследованной площади. При этом независимо от площади обследования среднее число видов выше во влажных экотопах и в экотопах с проточным увлажнением по сравнению с умеренно влажными и периодически сухими экотопами (рис. 1 *a*). Диапазоны числа видов сосудистых растений на 300 м² (3×100 м²) составляют 25—38 видов в периодически сухих экотопах и 41—43 вида — во влажных. Соответствующие диапазоны при площади обследования 1200 м² (3×400 м²) составляют 35—41 вид в периодически сухих экотопах, 26—33 — в умеренно влажных и 41—61 — во влажных и с проточным увлажнением.

В зависимости от того в каком высотном поясе выполнено описание (рис. 1 *b*), число обнаруженных видов сосудистых растений варьирует меньше, чем в зависимости от режима увлажнения. Это означает, что дифференцирующее влияние фактора *высотный пояс* в нашем случае не является решающим. Можно отметить, что в исследованных тун-

дровых сообществах видовое богатство сосудистых растений ниже, чем в подгольцовом и горно-таежном поясах. Но эти различия не очень контрастны. Во всяком случае, они менее контрастны, чем различия между группами экотопов с разным режимом увлажнения. Наибольший размах оценок флористического богатства, особенно при больших площадях описаний (1200—3600 м²), наблюдается в подгольцовом поясе — от 26 до 70 видов. Вероятно, это следствие неоднородности растительности и экотонного эффекта, выражающегося в выравнивании богатства сообществ из-за инвазии новых видов (чаще травянистых) с прилегающих территорий на фоне изменения теплообеспеченности экотопов.

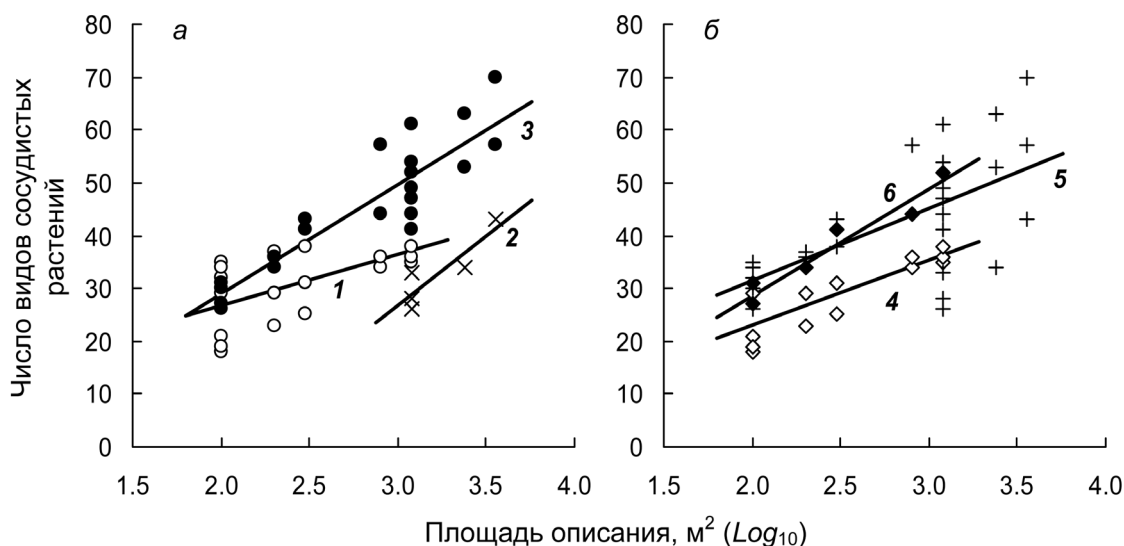


Рис. 1. Увеличение с ростом площади описания флористического богатства в экотопах с разным режимом увлажнения (*а*: 1 — периодически сухие; 2 — умеренно влажные; 3 — влажные и с проточным увлажнением) и в разных высотных поясах (*б*: 4 — горно-тундровый, 5 — подгольцовый, 6 — горно-таежный)

Безусловно, температура — важнейший экологический фактор, который обычно задает границу между высотными поясами в горах [1]. В нашем случае температурные особенности разных высотных поясов подтверждаются как результатами прямых измерений, так и косвенно. Прямые измерения, полученные на профиле восточной экспозиции автономными термодатчиками TBI32-20+50 StowAway Tidbit (Onset Computer corporation), любезно предоставлены П. А. Моисеевым: температура почвы на глубине 10 см вне подкрановых пространств зимой 2003—2004 гг. в горно-тундровом поясе была на 5—9°С ниже, чем в горно-таежном. Косвенно о разности термического режима высотных поясов свидетельствует специфичность географической структуры их ценофлор: доля относительно теплолюбивых видов гипоарктической и бореальной фракций закономерно снижается при переходе от горно-таежного пояса (86%) к подгольцовому (56—76%) и горно-тундровому (43—60%).

Однако, по нашим оценкам, ведущий абиотический фактор флористического богатства — режим увлажнения экотопа, а не прямо связанный с температурными условиями фактор высотный пояс. Значение режима увлажнения для дифференциации числа видов сопоставимо со значением такого ключевого методического обстоятельства, как площадь описания. При интерпретации этого результата необходимо учитывать, что режим увлажнения описывает не только особенности влажности почвы, но и другие свойства экотопов. Градиент увлажнения — это также и градиент заснеженности и, следовательно, градиент благоприятности температурных условий в зимний период. Другая особенность экотопов разных категорий увлажнения — неодинаковый характер и интенсивность не-

благоприятных воздействий. В периодически сухих экотопах такие воздействия проявляются преимущественно в зимний период: низкие температуры воздуха, промерзание почвы, засекание ветром. Это ограничивает спектр способных существовать в данных условиях видов растений. В более влажных экотопах в зимний период растения обычно относительно защищены от экстремальных воздействий слоем снега. В вегетационный период почвенно-растительный покров влажных экотопов может повреждаться потоками вод с вышележащих участков. Это увеличивает число микроместообитаний, что может положительно сказываться на флористическом богатстве. В целом фактор *режим увлажнения экотопов* проявляется локально и определяет богатство и смену фитоценозов в пределах высотного пояса. При этом факторы *высотный пояс* и *режим увлажнения экотопа* не являются абсолютно независимыми, так как в основе различий между высотными поясами лежит не только разный термический режим их экотопов, но и разный режим увлажнения [7].

На втором этапе анализа для объяснения флористического богатства сообществ дополнительно к характеристикам абиотических условий использовали фитоценологические параметры (табл. 2). Установлено, что ни *общая фитомасса древостоя*, ни *проективное покрытие мхов, лишайников, кустарников* и *травяно-кустарничкового яруса* не являются оптимальными предикторами для объяснения видового богатства сосудистых растений. Отчетливо сохраняется ведущее значение трех факторов — *площадь описания*, *режим увлажнения экотопов* (в обоих случаях $\sum W = 1,00$) и *высотный пояс* ($\sum W = 0,99—1,00$). Для большинства фитоценологических параметров, значения которых существенно варьируют на разных отрезках высотного градиента, объясняющая ценность заметно ниже ($\sum W = 0,15—0,51$). Только для *проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса* $\sum W = 0,85—0,95$. Расчет коэффициента корреляции между числом видов сосудистых растений и проективным покрытием травяно-кустарничкового яруса указывает на связь средней тесноты (для площади описания 10×10 м при $n = 18$, $R^2 = 0,68$ и $P < 0,001$).

Таблица 2

Суммы CAIC-весов характеристик абиотических условий и фитоценологических характеристик, объясняющих флористическое богатство сообществ

Факторы флористического богатства	Число видов растений	
	сосудистых	травянистых
Площадь описания	1,00	1,00
<i>Абиотические параметры</i>		
Высотный пояс	0,99	1,00
Режим увлажнения экотопов	1,00	1,00
<i>Фитоценологические параметры</i>		
Общая фитомасса древостоя	0,46	0,35
Проективное покрытие		
мхов	0,26	0,15
лишайников	0,51	0,20
травяно-кустарничкового яруса	0,85	0,95
кустарников	0,17	0,31

Заключение

Использование информационного критерия Акаике для оценки факторов, определяющих флористическое богатство сообществ на верхней границе леса на Полярном Урале, по серии пробных площадей в разных типах экотопов в высотном градиенте позволило

сравнить выборки разного размера и из ряда доступных для анализа факторов выявить наиболее значимые. Как можно было предполагать, в качестве детерминанта флористического богатства важна *площадь описания* сообществ. К числу ключевых абиотических факторов относится *режим увлажнения экотопов*. Еще один важный, по нашим оценкам, фактор — *высотный пояс*, границы которого контролируются температурой. Фитоценологическое разнообразие внутри пояса определяется, по-видимому, режимом увлажнения экотопов. Флористическое богатство слабо связано с *абсолютной высотой над уровнем моря*. Из учтенных фитоценологических характеристик заметно только положительное влияние *проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса*, флористически наиболее богатого и повсеместно представленного на пробных площадях.

Нами проанализированы не все факторы, важные для оценки флористического богатства сообществ. Однако описанный подход к «взвешиванию» важности разных факторов, на наш взгляд, показывает возможности сравнительного анализа причин флористического богатства с использованием методологии мультимодельного вывода.

Список использованной литературы

1. Абдурахманов Г. М., Криволицкий Г. М., Мяло Е. Г., Огуреева Г. Н. Высотная поясность гор // Биогеография. М. : Академия, 2003. С. 306—320.
2. Андряшкина Н. И. Структура растительного покрова на верхней границе распространения лишайницы сибирской (Полярный Урал) // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. 2005. Вып. № 1 (32). С. 81—87.
3. Андряшкина Н. И. Изменение состава и структуры растительных сообществ с участием *Larix sibirica* Ledeb. в ходе естественного лесообразовательного процесса в горах Полярного Урала // Растительный мир Азиатской России. 2013. № 1 (11). С. 58—64.
4. Андряшкина Н. И. Изменение основных характеристик фитоценозов с участием *Larix sibirica* Ledeb. в экотоне верхней границы древесной растительности на Полярном Урале // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 3 (27). С. 53—67.
5. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М. : Наука, 1975. 283 с.
6. Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М. : Наука, 1985. 208 с.
7. Григорьев А. А. Типы географической среды. М. : Мысль, 1970. 468 с.
8. Дьяченко А. П. Видовое разнообразие и охраняемые виды. Мхи // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург : Уральский университет, 2006. С. 159—256.
9. Игошина К. Н. Особенности растительности некоторых гор Урала в связи с характером горных пород // Ботанический журнал. 1960. Т. 45, № 4. С. 533—546.
10. Игошина К. Н. Растительность Урала // Геоботаника. Растительность СССР и зарубежных стран. М. ; Л., 1964. Вып. 16. С. 83—230.
11. Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Проблема видового богатства растительных сообществ (современное состояние) // Успехи современной биологии. 2012. Т. 132, № 3. С. 227—238.
12. Онипченко В. Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М. : Кранд, 2013. 576 с.
13. Пешкова Н. В., Андряшкина Н. И. К оценке индикаторной роли травяно-кустарничкового яруса в горных фитоценозах Полярного Урала (на примере окрестностей горы Черной) // Сибирский экологический журнал. 2009. № 5. С. 665—672.
14. Пешкова Н. В., Андряшкина Н. И. Структурно-функциональная организация нижних ярусов древесных сообществ в экотоне верхней границы леса на Полярном Урале // Экология. 2009. № 1. С. 49—52.
15. Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. : Наука, 1971. 334 с.
16. Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. : Товарищество науч. изд. КМК, 2004. 130 с.
17. Холод С. С. Анализ распределения сосудистых растений на габбро-амфиболитах горного массива Рай-Из (Полярный Урал) // Ботанический журнал. 2006. Т. 91, № 8. С. 1157—1187.
18. Шиятов С. Г., Мазепа В. С. Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале // Лесоведение. 2007. № 6. С. 11—22.

19. Шиятов С. Г., Мазепа В. С., Андрияшкина Н. И. Состав и структура тундровых и лесотундровых сообществ на восточном макросклоне Полярного Урала (район горы Черной) // Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. 2006. Вып. № 6 (1) (43). С. 43—58.
20. Шиятов С. Г., Терентьев М. М., Фомин И. И. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология. 2005. № 2. С. 83—90.
21. Щербаков Ю. А. Из опыта изучения роли экспозиции в ландшафтоведении // Ученые записки Пермского университета. Пермь, 1970. Вып. 240. С. 3—99.
22. Burnham K. P., Anderson D. R. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretical approach. N. Y. : Springer-Verlag, 2002. 488 p.

Поступила в редакцию 01.03.2019

Андрияшкина Нелли Иосифовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: nell-a@yandex.ru

Веселкин Денис Васильевич, доктор биологических наук, заведующий лабораторией
биоразнообразия растительного мира и микобиоты
Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: denis_v@ipae.uran.ru

UDK 581.55+581.9(234.851)

N. I. Andreyashkina
D. V. Veselkin

Evaluation of floristic richness of phytocenoses in the upper forest boundary of the Polar Urals

The article discusses the comparative significance of a number of factors predetermining floristic richness of phytocenoses in the upper forest boundary (180—300 m above sea level) on the slopes of Mount Chyornaya (the Polar Urals). To analyze the data (51 samples of biodiversity in the areas of different size in ecotopes with different moisture regimes) the CAIC informational criterion was used. It was found that floristic richness depended mostly on the ecotope water regime and the analyzed area. The factor of whether the phytocenoses belong to altitudinal belt was among the most valuable ones. The floristic richness is weakly connected with the factor of elevation above sea level. As for phytocoenotic characteristics, only the projective cover of herb-dwarf shrub layer is connected with the number of the registered species. This approach for the evaluation of various factors is an example of the comparative analysis of the causes of the floristic richness based on the methodology of the multimodal criterion.

Key words: floristic richness — vascular plant species richness, ecotope, upper forest boundary, CAIC informational criterion.

Andreyashkina Nelli Iosifovna, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher
Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Russian Federation, 620144, Yekaterinburg, ul. 8 Marta, 202
E-mail: nell-a@yandex.ru

Veselkin Denis Vasilyevich, Doctor of Biological Sciences, Professor, Head of the Laboratory of Biodiversity of Flora and Mycobiota
Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Russian Federation, 620144, Yekaterinburg, ul. 8 Marta, 202
E-mail: denis_v@ipae.uran.ru

References

1. Abdurakhmanov G. M., Krivolutskii G. M., Myalo E. G., Ogureeva G. N. Vysotnaya poyasnost' gor [Altitude zonation of mountains]. *Biogeografiya* [Biogeography]. Moscow, Akademiya Publ., 2003, pp. 306—320. (In Russian)
2. Andreyashkina N. I. Struktura rastitel'nogo pokrova na verkhnei granitse rasprostraneniya listvennitsy sibirskoi (Polyarnyi Ural) [The structure of vegetation at the upper boundary of the distribution of Siberian larch (the Polar Urals)]. *Nauchnyi vestnik Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga*, 2005, no. 1 (32), pp. 81—87. (In Russian)
3. Andreyashkina N. I. Izmenenie sostava i struktury rastitel'nykh soobshchestv s uchastiem *Larix sibirica* Ledeb. v khode estestvennogo lesoobrazovatel'nogo protsessa v gorakh Polyarnogo Urala [Changes in composition and structure of plant communities with participation of *Larix sibirica* in the course of forest formation in the Polar Urals]. *Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii — Plant Life of Asian Russia*, 2013, no. 1 (11), pp. 58—64. (In Russian)
4. Andreyashkina N. I. Izmenenie osnovnykh kharakteristik fitotsenozov s uchastiem *Larix sibirica* Ledeb. v ekotone verkhnei granitsy drevesnoi rastitel'nosti na Polyarnom Urale [Changes in principle characteristics of the phytocenoses with participation of *Larix sibirica* Ledeb. in the upper treeline ecotone in the Polar Urals]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya — Tomsk State University Journal of Biology*, 2014, no. 3 (27), pp. 53—67. (In Russian)
5. Gorchakovskii P. L. *Rastitel'nyi mir vysokogornogo Urala* [Vegetation world of the high-mountainous Urals]. Moscow, Nauka Publ., 1975. 283 p. (In Russian)
6. Gorchakovskii P. L., Shiyatov S. G. *Fitoindikatsiya uslovii sredy i prirodnykh protsessov v vysokogor'yakh* [Phytoindication of the environmental conditions and natural processes in the Alpine Terrain]. Moscow, Nauka Publ., 1985. 208 p. (In Russian)
7. Grigor'ev A. A. *Tipy geograficheskoi sredy* [Types of geographical environment]. Moscow, Mysl' Publ., 1970. 468 p. (In Russian)
8. D'yachenko A. P. Vidovoe raznoobrazie i okhranyaemye vidy. Mkhi [Biodiversity and protected species. Mosses]. *Rastitel'nyi pokrov i rastitel'nye resursy Polyarnogo Urala* [Vegetation and plant resources of the Polar Urals]. Ekaterinburg, Ural'skii universitet Publ., 2006, pp. 159—256. (In Russian)
9. Igoshina K. N. Osobennosti rastitel'nosti nekotorykh gor Urala v svyazi s kharakterom gornyykh porod [Peculiarity of the vegetation of some mountains of the Urals in connection with the nature of the rocks]. *Botanicheskii zhurnal*, 1960, vol. 45, no. 4, pp. 533—546. (In Russian)
10. Igoshina K. N. Rastitel'nost' Urala [Vegetation of the Urals]. *Geobotanika. Rastitel'nost' SSSR i zarubezhnykh stran* [Geobotany. Vegetation of the USSR and foreign countries]. Moscow, Leningrad, 1964, is. 16, pp. 83—230. (In Russian)
11. Mirkin B. M., Naumova L. G. Problema vidovogo bogatstva rastitel'nykh soobshchestv (sovremennoe sostoyanie) [The problem of species richness of plant communities (current state)]. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2012, vol. 132, no. 3, pp. 227—238. (In Russian)
12. Onipchenko V. G. *Funktsional'naya fitotsenologiya: sinekologiya rastenii* [Functional phytocenology: plant synecology]. Moscow, Krasand Publ., 2013. 576 p. (In Russian)
13. Peshkova N. V., Andreyashkina N. I. K otsenke indikatornoi roli travyano-kustarnichkovogo yarusa v gornyykh fitotsenozakh Polyarnogo Urala (na primere okrestnostei gory Chernoi) [On the assessment of the indicative role of herb-dwarf shrub layer in mountain phytocenoses of the Polar Urals (with special reference to the environs of the Chernaya Mountain)]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal — Contemporary Problems of Ecology*, 2009, no. 5, pp. 665—672. (In Russian)
14. Peshkova N. V., Andreyashkina N. I. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya nizhnikh yarusev drevesnykh soobshchestv v ekotone verkhnei granitsy lesa na Polyarnom Urale [Structural-functional organization of lower vegetation layers in tree communities of the upper timberline ecotone in the Polar Urals]. *Ekologiya — Russian Journal of Ecology*, 2009, no. 1, pp. 49—52. (In Russian)
15. Ramenskii L. G. *Izbrannye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova* [Selected works. Problems and methods of studying vegetation cover]. Leningrad, Nauka Publ., 1971. 334 p. (In Russian)
16. Sekretareva N. A. *Sosudistye rasteniya Rossiiskoi Arktiki i sopredel'nykh territorii* [Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories]. Moscow, Tovarishchestvo nauch. izd. KMK Publ., 2004. 130 p. (In Russian)
17. Kholod S. S. Analiz raspredeleniya sosudistyykh rastenii na gabbro-amfibolitakh gornogo massiva Rai-Iz (Polyarnyi Ural) [Analysis of the distribution of vascular plants on the gabbro-amphibolites of the Rai-Iz mountain range (the Polar Urals)]. *Botanicheskii zhurnal*, 2006, vol. 91, no. 8, pp. 1157—1187. (In Russian)
18. Shiyatov S. G., Mazepa V. S. Klimatogennaya dinamika lesotundrovoy rastitel'nosti na Polyarnom Urale [Climatogenic dynamics of forest-tundra vegetation in the Polar Urals]. *Lesovedenie — Russian Journal of Forest Science*, 2007, no. 6, pp. 11—22. (In Russian)

19. Shiyatov S. G., Mazepa V. S., Andreyashkina N. I. Sostav i struktura tundrovykh i lesotundrovykh soobshchestv na vostochnom makrosklone Polyarnogo Urala (raion gory Chernoi) [Composition and structure of tundra and forest-tundra communities on the eastern slope of the Polar Urals (Mount Chernaya)]. *Nauchnyi vestnik Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga*, 2006, no. 6 (1) (43), pp. 43—58. (In Russian)

20. Shiyatov S. G., Terent'ev M. M., Fomin I. I. Prostranstvenno-vremennaya dinamika lesotundrovykh soobshchestv na Polyarnom Urale [Spatiotemporal dynamics of forest-tundra communities in the Polar Urals]. *Ekologiya — Russian Journal of Ecology*, 2005, no. 2, pp. 83—90. (In Russian)

21. Shcherbakov Yu. A. Iz opyta izucheniya roli ekspozitsii v landshaftovedenii [From the experience of studying the role of exposure in landscape science]. *Uchenye zapiski Permskogo universiteta*, 1970, is. 240, pp. 3—99. (In Russian)

22. Burnham K. P., Anderson D. R. *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretical approach*. N. Y., Springer-Verlag, 2002. 488 p.