

БЪЛГАРСКА АКАДЕМИЯ НА НАУКИТЕ
ИНСТИТУТ ПО БИОРАЗНООБРАЗИЕ И ЕКОСИСТЕМНИ ИЗСЛЕДВАНИЯ

Цветелина Станкева Терзийска

**ПРИЛАГАНЕ НА МЕТОДИ С ВИСОКА РЕЗОЛЮЦИЯ ЗА
ЕКОЛОГИЧЕН АНАЛИЗ НА ТРЕВНИ СЪОБЩЕСТВА**

АВТОРЕФЕРАТ

НА ДИСЕРТАЦИЯ

за присъждане на образователна и научна степен „доктор“

научна специалност 02.22.01
Екология и опазване на екосистемите

Научни ръководители: проф. д-р Ива Апостолова-Керестеджян
проф. д-р Шандор Барта

СОФИЯ 2019

Дисертационният труд се състои от 94 страници и включва 13 фигури, 11 таблици, 15 страници списък на цитираните литературни източници с 220 заглавия.

Защитата на дисертационния труд ще се състои наот
.....часа в заседателната зала на Институт по Биоразнообразие и
Екосистемни изследвания-БАН, на ул. Акад. Г. Бончев, бл. 23 на заседания на
избраното научно жури.

Дисертационният труд и материалите по защитата са на разположение на
интересуващите се в библиотеката на Институт по Биоразнообразие и Екосистемни
изследвания на ул. Акад. Г. Бончев, бл. 23, стая 402.

БЪЛГАРСКА АКАДЕМИЯ НА НАУКИТЕ
ИНСТИТУТ ПО БИОРАЗНООБРАЗИЕ И ЕКОСИСТЕМНИ ИЗСЛЕДВАНИЯ

Цветелина Станкева Терзийска

**ПРИЛАГАНЕ НА МЕТОДИ С ВИСОКА РЕЗОЛЮЦИЯ ЗА
ЕКОЛОГИЧЕН АНАЛИЗ НА ТРЕВНИ СЪОБЩЕСТВА**

АВТОРЕФЕРАТ

НА ДИСЕРТАЦИЯ

за присъждане на образователна и научна степен „доктор“

научна специалност 02.22.01
Екология и опазване на екосистемите

Научни ръководители: проф. д-р Ива Апостолова-Керестеджян
проф. д-р Шандор Барта

СОФИЯ 2019

Дисертационният труд е обсъден и насочен за защита от разширен съвет на секция „Флора и Растителност“ към ИБЕИ-БАН (протокол №от 28.10.2019).

Изследванията свързани със дисертационният труд са проведени в Институт по Биоразнообразие и екосистемни изследвания – БАН, София и Център за екологични изследвания към Институт по Екология и Ботаника, Унгарска Академия на Науките, Вацратот, Унгария.

Автор: Цветелина Станкева Терзийска

Заглавие: Прилагане на методи с висока резолюция за екологичен анализ на тревни съобщества

Съдържание

2	Въведение	7
3	Цел и въпроси.....	7
4	Литературен обзор	8
4.1	Формиране на съобществата	8
4.2	Методи с висока резолюция	8
4.3	Компоненти на биоразнообразието	8
4.4	Проучвания на растителността в района.....	9
5	Обект и Методи.....	9
5.1	Характеристика на изследваната територия	9
5.2	Организация на пробните площадки и събирането на данни за растителността	9
5.3	Анализ на данните	11
5.3.1	Идентифициране на доминантните видове.....	11
5.3.2	Изчисляване на видовото разнообразие (алфа-разнообразие).....	11
5.3.3	Изчисляване на функционалния състав и разнообразие на съобществата.	12
5.3.4	Разграничаване на двете съобщества по видов състав	13
5.3.5	Анализ на пространствената свързаност между отделните видове	13
5.3.6	Влияние на доминантите върху видовото разнообразие.....	14
5.3.7	Функционални разлики между двете съобщества	14
5.3.8	Ландшафтна хетерогенност (бета-разнообразие) на двете съобщества	14
5.3.9	Локална хетерогенност (бета-разнообразие) на двете съобщества.....	14
6	Резултати и обсъждане	15
6.1	Разграничаване на двете съобщества.....	15
6.2	Пространствена свързаност между популациите на отделните видове	16
6.4	Влияние на доминантите върху видовото разнообразие.....	20
6.5	Функционални разлики между двете съобщества.....	22
6.7	Пространствена хетерогенност на двете съобщества в зависимост от мащаба	24
6.8	Значение на размера, формата и конфигурацията на отчетните площадки за оценка на видовото богатство	26
7	Изводи	27

7.1	Декларация за оригиналност	28
8	Приноси на дисертационния труд	29
9	Лично участие в научни форуми и докладване на резултати от дисертацията	30
10	Публикации свързани с дисертационния труд.....	30
11	Списък на цитиранията на публикациите свързани с дисертацията	31
12	Литература.....	33

2 Въведение

Формирането, състава и разнообразието на съобществата интригуват учените още от зората на екологичните изследвания. Закономерностите в структурирането на съобществата, доминирането на едни видове над други, видовото алфа- и бета-разнообразие, функционалната структура и разнообразие са част от концепциите, залегнали в екологията на съобществата, които използвахме в настоящото изследване за задълбочено проучване на пространствените и функционални характеристики на избрани растителни съобщества.

Високопланинските пасища на Централен Балкан в района на Беклемето бяха избрани като подходящ обект за проучване на посочените по-горе концептуални параметри, в два типа съобщества свързани с ефекта от земеползването върху пасищата. Растителността в този регион е формирана в резултат на системно претоварване на пасищата в продължение на близо 400 години и скорошното (преди 40 години) поетапно и драстично намаляване на броя на пашуващите животни (Pedashenko *et al.* 2015). Част от формиралата се растителна мозайка се характеризира от наличието на два типа съобщества – едното изцяло тревно с голямо изобилие на *Nardus stricta*, а другото е тревно с ниско обилие на дребни храстчета (предимно от род *Vaccinium*). Вярвам, че задълбоченото проучване на биотичните взаимодействия, структурата и функционалното разнообразие, характерни за двата типа съобщества ще допринесе за разкриване на ефектите от промяната на интензивността на пашата, а получените знания ще бъдат полезни при вземането на научно обосновани решения за управлението на тези територии.

3 Цел и въпроси

Целта на настоящото проучване е, чрез комплексен подход за събиране на данни за растителността и прилагане на методи с висока резолюция да се разкрият закономерностите и ролята на биотичните фактори за състава, организацията и функционалната структура на избрани растителни съобщества, както и да се оцени ролята на мащаба във фитоценологичните изследвания.

Въпроси:

1. Каква е ролята на размера и формата на пробната площадка при отчитане на видовото богатство на растителните съобщества?
2. Колко и кои са доминантните видове във високопланинските пасища, как взаимодействат и какъв е ефектът им върху останалите видове ?
3. Повлиява ли навлизането на дребни храстчета на междувидовите взаимодействия във високопланинските пасища?
4. Какви са разликите във видовото разнообразие и структурата между две съседни тревни съобщества: със и без колонизация на дребни храстчета, проучвани при различен пространствен мащаб и кои са биотичните ефекти, които ги определят?
5. Отражават ли функционалните характеристики и разнообразие тенденциите в стратегиите за адаптация на растителността към променящите се екологични условия свързани с намалената интензивност на пашата?

4 Литературен обзор

4.1 Формиране на съобществата

Съществуват два основни възгледа за формирането на съобществата. Според (Gleason 1926) съобществата представляват случаен сбор от видове. Други автори (Clements 1916; Phillips 1931) разглеждат съобществата като селекция на видове от общия видов резервоар под насоченото въздействие на три основни групи фактори, известни още като 'филтри': (1) абиотичен филтър (условията на средата), (2) филтър свързан с възможностите за разпространение на видовете и (3) биотичен филтър (междувидови взаимодействия; Götzenberger *et al.* 2012; Kraft & Ackerly 2014; Weiher *et al.* 2011; Weiher & Keddy 2001). Ефектите на трите основни филтъра се проявяват при различни пространствени мащаби. (Götzenberger *et al.* 2012).

Не всички видове са еднакво важни за формирането на пространствената и функционална структура на съобществата. Във всяко съобщество присъства малък брой видове – доминанти, които упражняват голямо положително или отрицателно въздействие върху разпространението на останалите – подчинени видове, формирайки специфична пространствена организация (Deák *et al.* 2011; Grime 1979; Whittaker 1977; Wilson & Gitay 1995).

4.2 Методи с висока резолюция

Биотичните филтри свързани с взаимодействието между видовете действат върху организацията на съобществата в пространството, в което растенията се намират в непосредствена близост (Bartha *et al.* 1995, 2004; Szentes *et al.* 2012; Virágh *et al.* 2008; Wellstein *et al.* 2014). Цитираните изследвания прилагат методите с висока резолюция, които са инструмент на микроценологията. Микроценологията е концепция разработена от Pál Juhász-Nagy и базирана на принципите на Информационната теория (Juhász-Nagy 1993; Juhász-Nagy & Podani 1983). Според тази концепция, размерът на площадката, при която структурните закономерности се проявяват не може да бъде определен предварително, тъй като той варира при различните съобщества. Пространственият мащаб, при който се проявяват закономерностите в структурата на съобществата сам по себе си е характеристика на организацията на растителността. Методите с висока резолюция се основават на комплексен подход, включващ (а) събиране на данни на терен посредством голям брой пробни площадки с малки размери (микроквадрати), (б) компютърно генериране на серия от площадки с нарастващи размери, чрез сливане на съответния брой микроквадрати и (в) създаване на нулеви модели чрез техники за рандомизация за разкриване на естествените принципи и модели в организацията на растителните съобщества. Друго голямо предимство на методите с висока резолюция е прецизността при характеристиката на обилието и пространственото разпространение на отделните популации, което силно намалява субективността при оценяването на тези показатели.

4.3 Компоненти на биоразнообразието

В настоящото проучване изследваме три аспекта на биоразнообразието: алфа-разнообразие, бета-разнообразие и функционално разнообразие. Алфа-разнообразието е показател за броя и обилието на видовете в дадено съобщество или пробна площадка (Magurran 2004). Концепцията за бета-разнообразието на съобществата е представена за

първи път от Whittaker (1960) и отразява степента на промяна във видовия състав в зависимост от екологичния градиент или различията между растителните сообщества. В настоящото проучване бета-разнообразието е възприето като мярка за степента на различие във видовия състав между пробни площадки или групи от пробни площадки, известна още като пространствена хетерогенност на растителността (Anderson *et al.* 2011). Функционалното разнообразие се изчислява на база функционалните характеристики на видовете. Използването на функционалните характеристики на видовете за представяне на разнообразието и структурата на сообществата отхвърля ограниченията на локално разпространените видове, тъй като функционалните характеристики отразяват способностите на видовете за адаптация към промените в средата, независимо от таксономичната им принадлежност (Douma *et al.* 2012; Funk *et al.* 2017; Laughlin *et al.* 2017; Purschke *et al.* 2013; Spasojevic & Suding 2012; Vandewalle *et al.* 2014; Zhang *et al.* 2015), давайки възможност за съпоставка между географски отдалечени сообщества с различен видов състав.

4.4 Проучвания на растителността в района

Досегашните проучвания на растителността в района на изследване са концентрирани върху класификация на сообществата (Bondev 1991; Veleв & Apostolova 2008), ефекта на пашата и свързаните с нея сукцесионни процеси (Kochev 1967; Meshinev *et al.* 2000; Педашенко 2015) и икономическото значение на пасищата (Apostolova & Meshinev 2001). Няма целенасочени проучвания за фината структурата на сообществата, формирана от непосредственото взаимодействие между растенията.

5 Обект и Методи

5.1 Характеристика на изследваната територия

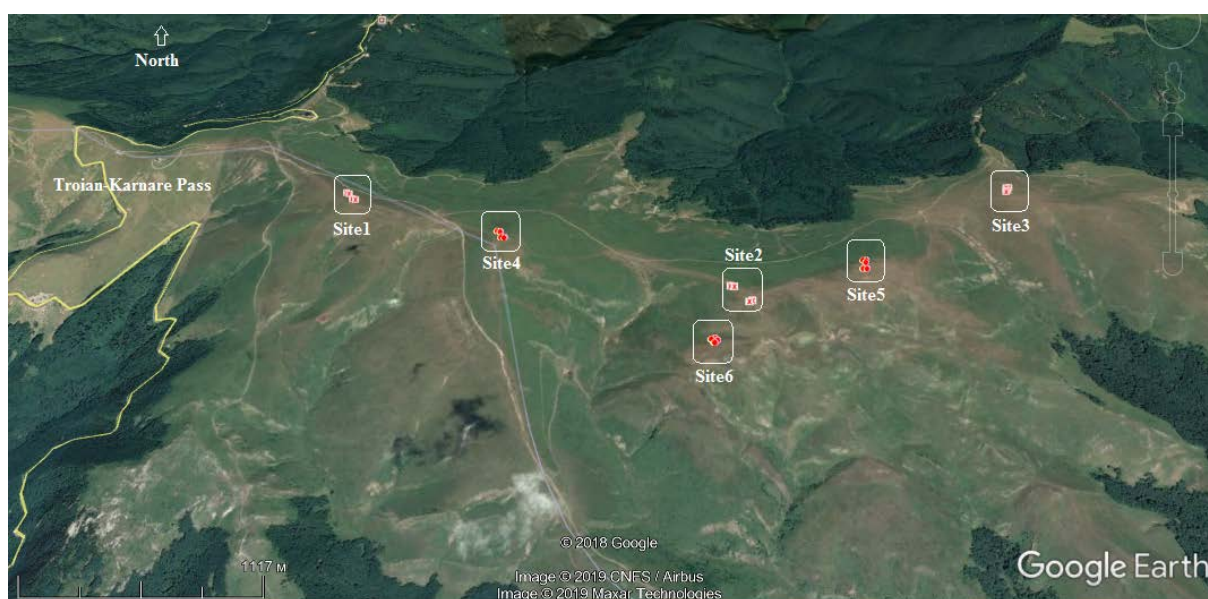
Изследваната територия е разположена в района на Беклемето, НП Централен Балкан (N42°46'; E24°38'). Обектът на изследването са високопланинските пасища в безлесната зона с надморска височина 1560-1700. Почвите са леко кисели (pH 5.03–5.36) и глинести. Климатът се характеризира със студена зима и прохладно лято (7.5°C средна годишна температура), дълготрайна снежна покривка и силни ветрове (Велев 2002).

5.2 Организация на пробните площадки и събирането на данни за растителността

Събирането на данни беше организирано в 6 локалитета, разположени по протежение на билото на планината в направление запад-изток. Във всеки от шестте локалитета бяха избрани 2 полигона, в непосредствена близост един до друг, представляващи два типа сообщества – изцяло тревни сообщества и тревни сообщества с ниско обилие на дребни храстчета (предимно боровинки), наречени накратко тревно сообщество (N-тип) и боровинково сообщество (V-тип). За да ограничим влиянието на абиотичните фактори всички шест локалитета бяха избрани така, че да се намират при сходни условия на средата (надморска височина, изложение, наклон на склона и дълбочина на почвата) и да споделят общ видов резервоар (Фигура 1).

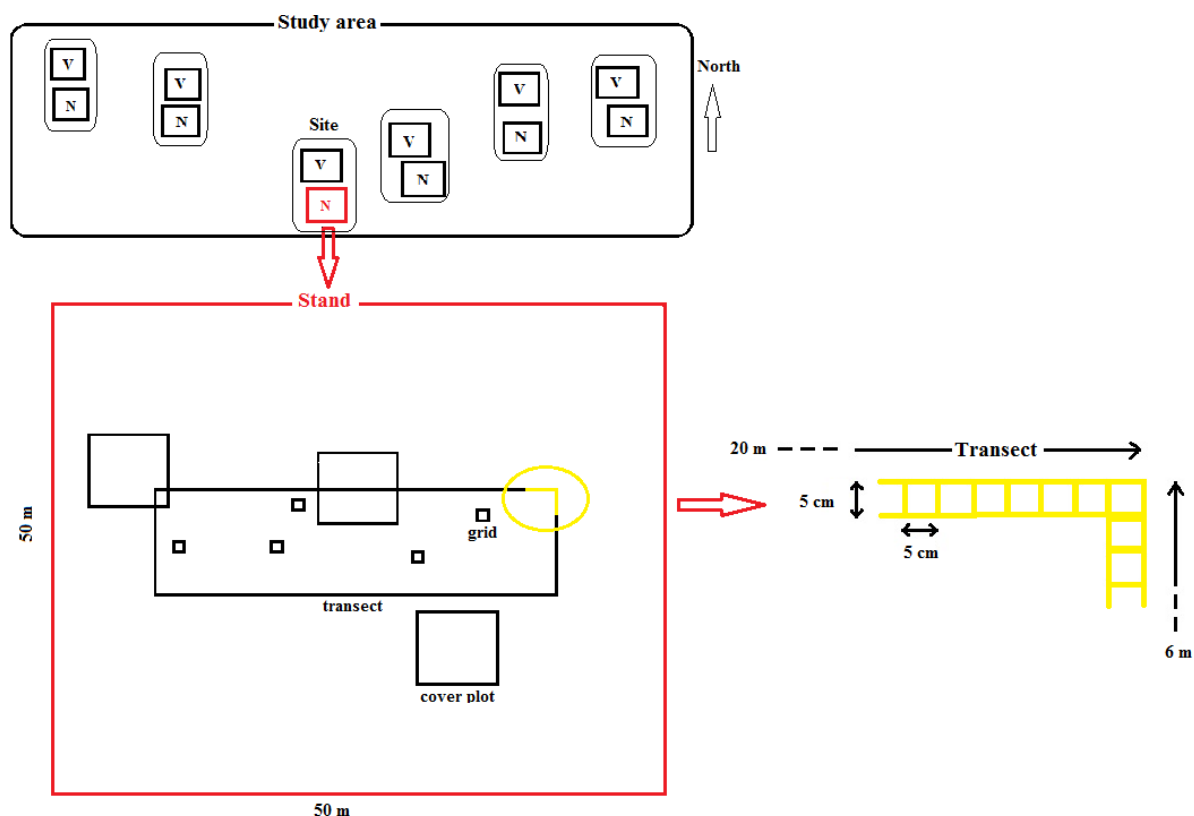
Във всеки от полигоните, чиито размери съвпадат със площадка с размер 50 × 50 m, беше събрана информация за общия брой растителни видове (6 локалитета×2

полигона). В рамките на полигона на случаен принцип бяха поставени 3 отчетни площадки с размери $4 \times 4 \text{ m}$ (16 m^2) за отчитане на количественото участие на видовете, определено чрез проективното им покритие (общо 36 площадки). В центъра на полигона беше фиксиран 52 метров затворен правоъгълен въжен трансект, разграфен на всеки 5 cm, което е страната на един микроквадрат (0.25 m^2). Така всеки трансект съдържа 1040 микроквадрата. Във вътрешността на трансекта, отново на случаен принцип бяха поставени 5 гридови рамки с размер $50 \times 50 \text{ cm}$, също разграфени на микроквадрати (общо 60 гридови рамки). Всеки грид съдържа 100 микроквадрата (Фигура 2). Във всеки микроквадрат бяха отчетени вкоренените в него видове. В настоящото проучване приемаме оценките за покритието и честотата на разпространение на видовете по дължината на трансектите или в гридовете за мярка за обилие.



Фигура 1. Разположение на локалитети за събиране на данни по билото в местността Беклемето, Централна Стара планина Събиране на данни за избрани функционални характеристики

Данни бяха събрани за три ключови функционални характеристики: максимална височина на надземната част на растенията (H), специфична листна повърхност (SLA) и маса на семената (SM) (Westoby 1998). По-голямата височина дава предимство на растенията в конкуренцията за светлина и е характерна за по-късните етапи на сукцесията. Специфичната листна повърхност се измерва като листната повърхност разделена на масата на сухото вещество на листа и е показател за нисък относителен темп на растеж и голяма продължителност на живот на листа. От по-големите и тежки семена покълват по-големи семеначета, което води до по-добри шансове за преживяемост и развитие при сурови условия на средата и засенчване. По голямата част от данните беше предоставена от международните бази данни TRY (Kattge *et al.* 2011), LEDA (Kleyer *et al.* 2008) и Royal Botanic Gardens Kew (2019). За 15 вида, за които не бяха открити налични данни бяха извършени собствени измервания по стандартизирана методика (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2016).



Фигура 2. Схема на разположението на пробните площадки във всеки един от полигоните в шестте локалитета.

5.3 Анализ на данните

5.3.1 Идентифициране на доминантните видове

Доминантните видове бяха идентифицирани след изчисление на т.н. Dominants Candidate index (DC_i) за всеки от установените видове в изследваната територия на база данните от площадките с размер $16m^2$ Avolio *et al.* (2019):

$$(1) \quad DC_i = (\text{средно относително обилие} + \text{относителна честота на разпространение}) / 2.$$

Стойностите на DC_i варират между 0 и 1. Видове, които имат стойност на индекса над 0,5 са приети за доминанти, а всички останали за подчинени видов

5.3.2 Изчисляване на видовото разнообразие (алфа-разнообразие)

Като показатели за видовото богатство и разнообразие за всяка пробна площадка, но за различни цели бяха изчислени брой видове (NumS), реципрочната стойност на индекса на Симпсън (Simpson's $1/D$, 2a за покритие и 2б за честота) и индекса на Шанон (Shannon entropy, формула 3):

$$(2) \quad 1/D = 1 / \sum_{i=1}^S n_i(n_i - 1) / N(N - 1) \quad (a)$$

$$1/D = 1/\sum_{i=1}^S (n_i/N)^2 \quad (6),$$

където n_i е обилието (покрытие или честота) на вид i , N е общото обилие на видовете в площадката и S е броя на видовете в площадката.

H (Shannon entropy) е изчислен като сумата от пропорционалните обилия на видовете (p_i) отнесена към броя на видовете (S) и умножена по естествения логаритъм на тази пропорция ($\ln p_i$):

$$(3) \quad H = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i,$$

5.3.3 Изчисляване на функционалния състав и разнообразие на съобществата

Функционалният състав на съобществата беше оценен чрез изчисляване на широко използвания показател „community weighted mean“ (CWM), който в настоящото проучване беше наречен „sample unit weighted mean“ (SWM), тъй като е изчислен за всяка пробна площадката използвана за анализи свързани със функционалната структура (4 метрови площадки и гридове). Изчислението на SWM изисква комбинирането на две групи данни: видове $\times$ обилие и видове $\times$ функционални характеристики и може да бъде изчислен за една функционална характеристика или за две и повече характеристики в комбинация. SWM отразява доминиращите стойности на една или множество функционални характеристики за площадката, тъй като значимостта на всяка стойност се измерва с обилието на съответния вид в площадката (Botta-Dukát 2005; Laliberté & Legendre 2010):

$$(4) \quad SWM = \sum_{i=1}^S p_i x_i,$$

p_i е относителното обилие на вида i ($i=1,2,3...S$), а x_i е стойността на определена функционална характеристика на вида i .

За оценяване на общото функционално разнообразие, беше изчислен индексът на Рао (Rao's quadratic entropy index, RaoQ), използвайки и трите функционални характеристики:

$$(5) \quad RaoQ = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} p_i p_j$$

Всяка стойност на индекса на Рао за всяка пробна площадката представлява сумата от Евклидовите разстояния между всяка двойка функционални характеристики (d_{ij}), чиято значимост се оценява според обилията на съответните видове ($p_i p_j$).

5.3.4 Разграничаване на двете съобщества по видов състав

Разликата в състава на видовете в двете съобщества беше изследвана чрез ординационната техника NMDS, а за установяване на статистическата достоверност на различията беше извършен анализ за сходство ANOSIM. Двата анализа използват индекса за сходство на Брей-Къртис, изчислен за всяка двойка пробни площадки.

Характерните видове за всяко от съобществата бяха установени чрез изчисляване на коефициент за принадлежност „phi coefficient“, на база данни за присъствие/отсъствие:

$$(6) \quad \phi = \frac{N*nr - n*Np}{\sqrt{n*Np(N-n)*(N-Np)}}$$

N – общ брой площадки Np – брой площадки в дадено съобщество; n – брой площадки, в които видът присъства сред целия набор площадки; nr – брой площадки на дадено съобщество, в които видът присъства (Chytrý *et al.* 2006). Коефициентът на принадлежност варира от 0 до 100. Видове със стойности на коефициента по-големи от 20 са възприети като характерни за дадено съобщество. Беше изчислено и средното покритие и честота на срещаемост на видовете във всяко от съобществата. Всички изчисления са на база площадки с размер 16 м².

5.3.5 Анализ на пространствената свързаност между отделните видове

Склонността на видовете да съжителстват или да се избягват при непосредствена близост, беше оценена за установените доминанти и между доминантите и подчинените видове, чрез изчисление на тяхната пространствена свързаност, въз основа на данните от микроквadratите по дължина на трансектите. За оценка на богатството на подчинените видове, отчетните площадки бяха разделени на две категории: площадки с един подчинен вид ($S=1$) и площадки с повече от един подчинен вид ($S>1$).

Изчислени бяха пространствените връзки между всяка двойка доминантни видове или вид и категория видово богатство по формулата:

$$(7) \quad mI(A,B) = m\log m + a\log a + b\log b + c\log c + d\log d - (a+c)\log(a+c) - (b+d)\log(b+d) - (a+b)\log(a+b) - (c+d)\log(c+d)$$

a – броя отчетни площадки, в които и двата доминанта или доминант и категория видово богатство A и B присъстват; d – броя отчетни площадки, в които и A и B отсъстват; b – броя отчетни площадки, в които само A присъства; c – броя отчетни площадки, в които само B присъства; m – общ брой на отчетните площадки. За да се установи статистическата достоверност на получените връзки, беше използван специален алгоритъм за създаване на случайни извадки „Monte-Carlo randomization procedure“, чрез който бяха генерирани нулеви модели, с които реалните изчисления да бъдат сравнени. Статистическа достоверност има, когато относителната честота на случайното комбиниране на видовете A и B е по-малка от реално изчислената. Всички изчисления бяха повторени в компютърно генерирана серия от отчетни площадки с дължина от 0,05 m до 1m. За илюстрация на относителното обилие на доминантните видове и видови комбинации по трансекти, сбора на всички микроквadrати, съдържащи даден вид или комбинация беше изчислен за всеки от дванадесетте трансекта.

5.3.6 Влияние на доминантите върху видовото разнообразие

За да установим кои от доминантите са най-значими за видовото богатство и разнообразие и дали влиянието им е положително или отрицателно, приложихме регресионни анализи на база компютърно генерирана от трансектите серия площадки с различни размери (0.5 m, 1 m, 2 m, 3 m, 5 m и 10 m дължина). Като зависими променливи бяха тествани богатството на подчинените видове (NumSubOrd) и разнообразието на подчинените видове, изчислено чрез индекса на Шанон (ShannonSubOrd). Като независими променливи бяха тествани относителните обилия на всеки един от установените доминанти, както и на групи от доминанти във всеки размер площадка. Като независима променлива беше тествано и разнообразието на доминантите определено чрез индекса на Шанон (ShannonDom) в съответната пробна площадка.

5.3.7 Функционални разлики между двете съобщества

Разпределението на четириметровите площадки във функционалното пространство ограничено от стойностите на функционалните характеристики на видовете в изследваната територия, беше илюстрирано чрез ординационната техника NMDS. За целите на ординационния анализ беше създадена такава структура на данните, която включва стойностите на индекса SWM във всяка площадка, изчислен с трите функционални характеристики заедно (36 площадки $\times$ 3 функционални характеристики; „multiple trait approach“). Разликите в видовото разнообразие (Simpson's 1/D), функционалното разнообразие (RaoQ) и функционалната структура, представена от преобладаващите стойности на трите избрани функционални характеристики (SWM за H, SLA, SM), между двете съобщества бяха анализирани чрез linear mixed-effect models (LME). Целта беше да се разкрие посоката на промените в тези показатели с навлизането на дребни храстчета сред пасищата

5.3.8 Ландшафтна хетерогенност (бета-разнообразие) на двете съобщества

За разкриването на вариабилността във видовия състав между полигоните на всяко едно от съобществата, данните от четириметровите площадки и гридовете бяха разделени първо според принадлежността си към едното от двете съобщества – N-тип и V-тип, съответно. След това площадките във всяко съобщество бяха разделени в 6 групи според локалитета си (6 локалитета $\times$ 3 площадки от 16m²; 6 локалитета $\times$ 5 грида). Вариабилността на видовия състав сред полигоните на двете съобщества и нейната статистическа достоверност бяха анализирана посредством процедурата ANOSIM. Приносът на всеки от видовете за разликата между двете съобщества и сходството между полигоните от едно и също съобщество бяха анализирани чрез Similarity Percentages - species contributions (SIMPER). И двете процедури използват индекса за сходство на Брей-Къртис.

5.3.9 Локална хетерогенност (бета-разнообразие) на двете съобщества

За разкриване на локалната хетерогенност във всеки от полигоните или с други думи фината структура на съобществата, бяха използвани методите с висока резолюция, съответно данните от трансектите. Като структурни показатели бяха изчислени 'Брой видови комбинации' (Number of Realized Combinations, NRC) и 'Разнообразие на

видовите комбинации' (Compositional Diversity, CD) за всеки трансект в 20 нарастващи по размер площадки (от 5×5 cm до 5×450 cm). Разнообразието на видовите комбинации се изчислява на базата на индекса на Шанон, където видовете са заместени от видови комбинации:

$$(8) \quad H_j = \sum f_{kj} \log_2 f_{kj},$$

където f_{kj} е честотата на срещане на видовата комбинация k при размер на площадката j (Bartha *et al.* 2011b).

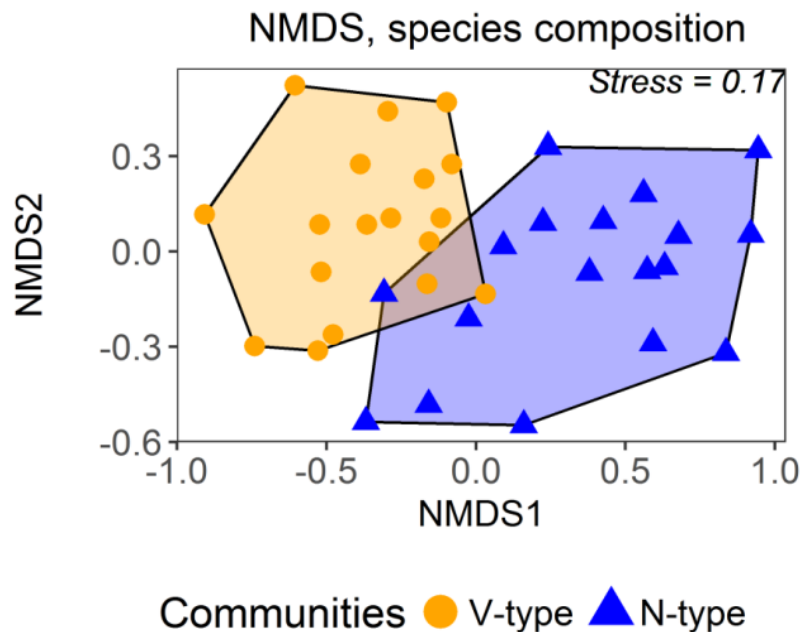
При един конкретен размер на площадката тези два показателя достигат най-високите си стойности, означени като $\max$ NRC и $\max$ CD. За точни и методични изчисления беше приложен т.н. Подход на подвижния прозорец или "moving window approach" (Bartha *et al.* 2011b). Подвижният прозорец представлява участък от трансекта, в нашия случай 5 метра дълъг, в който се извършват описаните изчисления. След всяка стъпка от алгоритъма, прозорецът се премества със 1m по дължината на трансекта, докато напремина през целия трансект. Приложен беше анализ One-way ANOVA за сравнение на $\max$ NRC и $\max$ CD на двете съобщества.

6 Резултати и обсъждане

6.1 Разграничаване на двете съобщества

Композиционното разграничаване на растителността на два типа беше подкрепено от високата стойност на статистическия показател за сходство $R=0.8$, $p<0.01$, генериран от статистическата процедура ANOSIM и илюстрирано на Фигура 3. Растителността се характеризира с широко разпространение и голямо обилие на картъла, както в N-типа (38% средно покритие), така и във V-типа (11,5% средно покритие). Разпространението на храстчетата в N-типа беше силно ограничено. Боровинковото съобщество се откроява със значително по-голям брой характерни видове ($\phi>20$), от които 60% се срещат, макар и рядко, и в тревното съобщество. *Juniperus communis* ssp. *nana* се среща единствено в боровинковото съобщество. Двете съобщества споделят видове, които се срещат масово както в едното, така и в другото съобщество (*F. nigrescens*, *A. flexuosa*, *N. stricta*, *Agrostis capillaris*, *Luzula sudetica*, *Anthoxanthum odoratum*, което приемаме като индикация за преходния им характер.

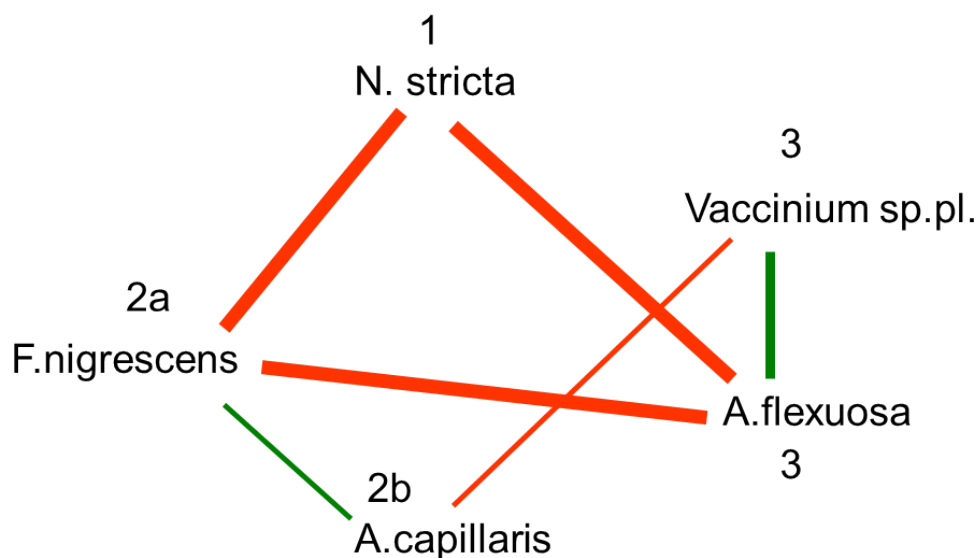
Общо 72 вида бяха установени в изследваната територия. От тях 5 вида бяха определени като доминанти - *Nardus stricta*, *Festuca nigrescens*, *Agrostis capillaris*, *Avenella flexuosa*, *Vaccinium* sp.pl. Възприемаме трите вида боровинки (*V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*) като един вид, поради сходната им екологична роля в изследваната растителност.



Фигура 3. Диференциация на типовете растителност, илюстрирана чрез Nonmetric Multidimensional Scaling (NMDS), като са използвани стойностите на покритие на видовете в пробните площадки с размер 16m²

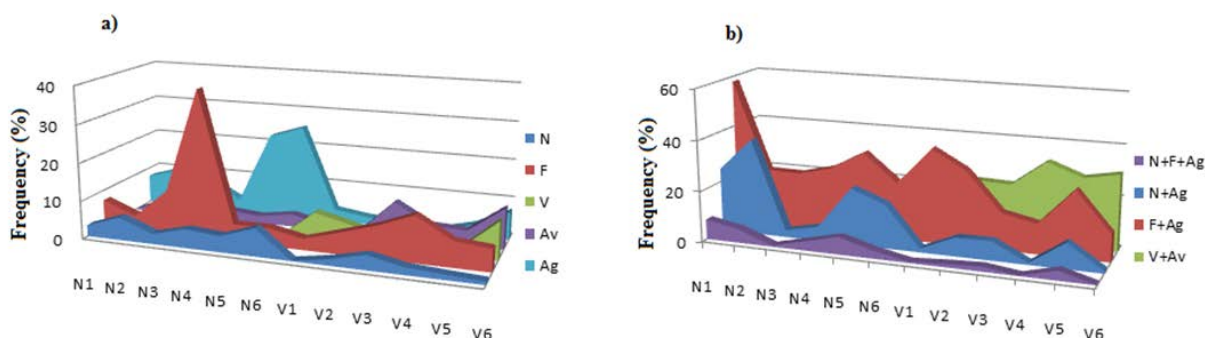
6.2 Пространствена свързаност между популациите на отделните видове

Пространствените връзки между доминантите са представени на Фигура 4. Най-силната установена зависимост сред доминантните видове беше негативното отношение между туфестите житни растения, т.е. изключително малката вероятност всеки два от тях да бъдат намерени на близко разстояние. Установена беше положителна връзка между *F. nigrescens* и *A. capillaris* и в N-типа и във V-типа, което потвърждава резултатите на Montané *et al.* (2010), които установяват, че добрите фуражни видове, подложени на силна паша, имат склонност към близко съжителство. Наблюдава се сравнително силно отрицателно отношение между *A. capillaris* и *Vaccinium* sp.pl. и в същото време положително взаимодействие между *A. capillaris* и *N. stricta* в тревното съобщество. Боровинките потискат обикновената полевица, вероятно чрез засенчване. В стремежа си да избяга от склопа на дребните храстчета, *A. capillaris* намира по-благоприятна среда измежду туфите на *N. stricta* и *F. nigrescens*. По силната положителна пространствена зависимост между *Vaccinium* sp.pl. и *A. flexuosa* и силното негативно отношение на *A. flexuosa* към *N. stricta* и *F. nigrescens* съдим, че *A. flexuosa* не страда от засенчването и използва боровинките за убежище от конкуренцията на останалите доминантни житни, а вероятно и от тревопасните, явление известно като “associational resistance” (Montané *et al.* 2010).



Фигура 4. Пространствени свързаност (взаимодействия) между доминантните видове при малък размер на площадката; използвани са данните от трансектите. Червените линии показват отрицателно взаимодействие, а зелените – положително. Силата на взаимодействието, изразена в броя трансекти, в които дадено взаимодействие е установено е изразена чрез плътността на линията.

F. nigrescens показва значителен отрицателен ефект върху разпространението на подчинените видове в тревното съобщество, който се запазва в голям диапазон от размери на пробните площадки (от 5 cm до 1 m дължина). Способността на чернеещата власатка да ограничава разпространението на подчинените видове силно намалява в боровинковото съобщество, за разлика от *A. capillaris*, който има силен негативен ефект върху разпространението на подчинените видове и в двата типа съобщества. *N. stricta* неочаквано се проявява като най-малко агресивният доминант и дори напълно губи способността си да изключва подчинените видове в боровинковото съобщество (Таблица 1). *N. stricta* присъства постоянно в трансектите, обилието му в голяма част от трансектите е по-малко от това на *F. nigrescens*, *A. capillaris* и дори *A. flexuosa* (във V-типа; Фигура 4).



Фигура 5. (а) честота на срещаемост на микроквадрати съдържащи само един доминантен вид и (б) честота на срещаемост на микроквадрати съдържащи дадена комбинация от доминанти, независимо от присъствието на други видове; N-*N. stricta*, F-*F. nigrescens*, Ag-*A. capillaris*, Av-*A. flexuosa* and V-*Vaccinium* sp.pl.; N(1-6): трансекти в N-типа, V(1-6): трансекти във V-типа

Фигура 5 показва една неочаквана тенденция – микроквадратите, в които доминантите са в комбинации в много от трансектите са повече на брой от микроквадратите съдържащи само един от доминантите. По-слабата конкурентоспособност и по-малкото обилие на *N. stricta* вероятно се дължат на цялостното намаляване на пашата в района. Това е създавало условия за бавното оттегляне на *N. stricta* и ре-колонизиране на пасищата от доминантните житни видове за района *F. nigrescens* и *A. capillaris* (Kochev 1967), които показват подчертано конкурентно изключване спрямо подчинените видове. Не беше установена пространствена връзка между *Vaccinium* sp. pl. и *A. flexuosa* и подчинените видове в нито едното от съобществата, но отрицателното въздействие на туфестите житни беше силно намалено в боровинковото съобщество. От тези резултати съдим, че храстчетата подпомагат разпространението на подчинените видове непряко, като намаляват плътността на чима, което е източника на конкурентоспособността на туфестите житни (Koyama *et al.* 2015).

Таблица 1. Пространствена свързаност между доминантите и класовете на локалното видово разнообразие на подчинените видове: S=1: представен е един подчинен вид; S>1: представени два или повече подчинени вида. Изчисленията са на база данните от трансектите. -

1=отрицателна свързаност, 1=положителна свързаност и 0=липсва или статистически недостоверна свързаност; N(1-6): трансекти в N-типа, V(1-6): трансекти във V-типа NARSTR-*Nardus stricta*, FESNIG-*Festuca nigrescens*, AGRCAP-*Agrostis capillaris*, AVEFLE-*Avenella flexuosa*, VACSUM-*Vaccinium* sp. pl.

(A)

	Cover Plots	Grids	Sub- transects
R between types	0,8**	0,85**	0,9**
R between stands N	0,65***	0,65***	0,68***
R between stands V	0,3**	0,6***	0,4***
Av. Diss. N/V	55,00	55,00	55,00
Av. Sim. within N	77,00	73,00	79,00
Av. Sim. within V	62,00	69,00	69,00

(B)

	Species	Av. Diss	Diss/ SD	Contrib %	Cum. %	Species	Av.Sim	Sim/ SD	Contrib %	Cum %
Cover Plots	N/V					N				
	<i>N. stricta</i>	14	2	25	25	<i>N. stricta</i>	32	2	42	42
	<i>Vaccinium spp.</i>	7	1	13	39	<i>F. nigrescens</i>	17	2	22	64
	<i>F. nigrescens</i>	5	1	9	48					
						V				
	<i>A. capillaris</i>	5	1	9	56	<i>F. nigrescens</i>	11	2	18	18
	<i>A. flexuosa</i>	4	1	7	63	<i>Vaccinium spp.</i>	10	2	16	34
						<i>A. flexuosa</i>	10	2	15	50
						<i>N. stricta</i>	8	1	12	62
						N				
Grids	N/V					<i>A. capillaris</i>	27,1	2,2	37,2	37,2
	<i>A. capillaris</i>	9	1	16	16	<i>F. nigrescens</i>	19,9	1,4	27,3	64,4
	<i>Vaccinium spp.</i>	8	3	14	30					
	<i>N. stricta</i>	8	1	13	43	V				
	<i>F. nigrescens</i>	7,4	1,27	12,8	55,41	<i>Vaccinium spp.</i>	14,1	2,5	20,5	20,5
	<i>A. flexuosa</i>	7	1,81	12,3	67,7	<i>A. flexuosa</i>	13,8	2,0	20	40,5
						<i>A. capillaris</i>	12,8	1,7	18,5	59,0
						<i>F. nigrescens</i>	12,7	2,0	18,5	77,5
						N				
Sub- transects	N/V					<i>A. capillaris</i>	31,1	3,0	39,4	39,4
	<i>A. capillaris</i>	10,4	2,07	18,8	19	<i>F. nigrescens</i>	23,2	1,4	29,5	68,9
	<i>Vaccinium spp.</i>	8,4	2,6	15,3	34					
	<i>F. nigrescens</i>	7,2	1,42	13,1	47	V				
	<i>N. stricta</i>	6,1	1,71	11	58,3	<i>Vaccinium spp.</i>	14,9	2,5	21,7	21,7
	<i>A. flexuosa</i>	5,1	1,31	9,3	67,6	<i>F. nigrescens</i>	13,5	1,9	19,7	41,4
						<i>A. flexuosa</i>	13,3	1,7	19,3	60,7

6.4 Влияние на доминантите върху видовото разнообразие

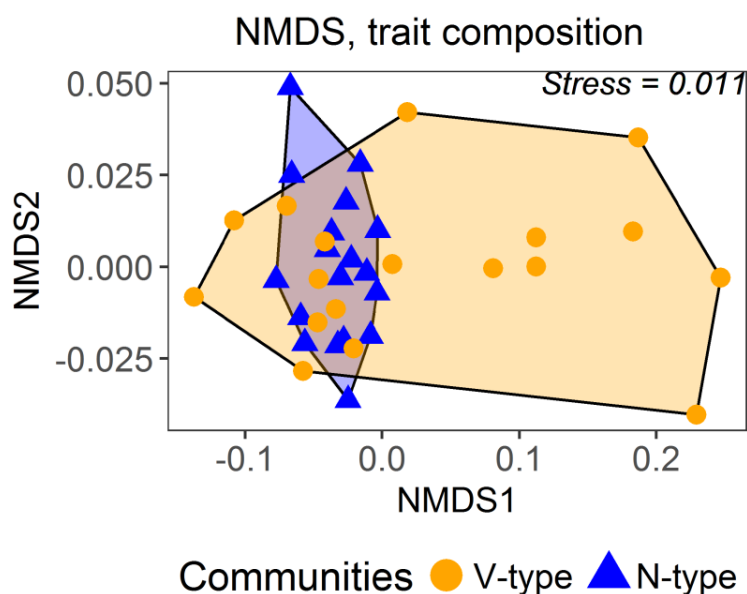
Обилието на всеки от доминантите беше тестван като независима променлива спрямо богатството и разнообразието на подчинените видове в регресионни модели. Поради пространствената свързаност и голямата статистическа зависимост между *Vaccinium* sp.pl. и *A. flexuosa*, както и между *N. stricta*, *F. nigrescens* и *A. capillaris* техните комбинирани обилия също бяха тествани, създавайки независимите променливи VS+AF и NS+FN+AC, които представляват всяка една комбинация от тези видове. Независимата променлива ShannonDom беше създадена на база всички доминанти, за да се установи дали по-голямото разнообразие от доминанти има положителен ефект върху разнообразието на подчинените видове. Резултатите получени от регресионните анализи са обобщени в Таблица 2. Не установихме значима корелация между доминантите и разнообразието на подчинените видове при най-малката площадка от 0.5 m вероятно поради ограниченото и до голяма степен случайно разпространение на подчинените видове, което води до постоянно ниско разнообразие. Корелационните тенденции стават по-ясно доловими при площадка от 2 m и се засилват с увеличаване на размера на площадката. В N-типа се проявява силното негативно влияние на *F. nigrescens* спрямо подчинените видове в съответствие с резултатите за пространствените зависимости (Таблица 1). Във V-типа не се откриха доминанти или техни комбинации със значимо въздействие върху разнообразието. Това е още едно потвърждение, че боровинките създават условия, които смекчават междувидовите взаимодействия и намаляват конкурентоспособността на другите доминанти. Същото важи и за случаите, при които се наблюдава разнообразие от доминанти със сходно обилие, както показва положителната корелация между разнообразието на доминантите и разнообразието на подчинените видове. Постоянен и неизменен „двигател“ на видовото разнообразие за цялата територия и в тревното сообщество е разнообразието на доминантите (ShannonDom), показвайки че подчинените видове се разпространяват и развиват по-добре в условия на споделено доминиране между голям брой видове, в потвърждение на тенденция наблюдавана от LaPlante & Souza (2018).

Таблица 2. Линейна регресия за зависимостта на разнообразието на подчинените видове изчислено чрез индекса на Шанон (Shannon index) от доминантите (самостоятелно или в комбинация). Зависимостите са тествани спрямо два набора от данни: данните за целия район на проучване (Area) и данните за всяко от съобществата (N-type, V-type). Използвани са данните от трансектите и площадки с дължина 0.5m, 1m, 2m, 3m, 5m, 10m. Независими променливи: NS, FN, AC, AF, VS - обилие на *N. stricta*, *F. nigrescens*, *A. capillaris*, *A. flexuosa*, *Vaccinium* sp. pl.; NS+FN+AC, VS+AF – комбиниран ефект на обилието на тези видове; ShannonDom – разнообразие на всички присъстващи в площадката доминантни видове, изчислено чрез индекса на Шанон; R²-обшия дял на вариабилността който моделът обяснява; F – сила на независимите променливи; β* - стандартизиран регресионен коефициент; SE (β*) – стандартна грешка на β*. Звездичките показват нивото на статистическа достоверност: **p<0.01 and ***p<0.001. Повечето от регресионните модели имат само една променлива, но за моделите с повече от една променлива за всяка от тях е посочено какъв дял от вариабилността на данните обяснява ‘partial correlation’ (Part. Corr.). Представени са само резултатите с наличие на статистическа достоверност.

Scale	Length of sampling unit	Predictors	R ²	Part. Corr.	F	β*	SE(β*)
Area	2m	VS+AF	0,23***		47	0,48	0,07
		ShannonDom	0,13***		23,4	0,36	0,07
	3m	VS+AF	0,26***		41	0,5	0,08
		SannonDom	0,2***		28,5	0,44	0,08
	5m	AF	0,35***		31,4	0,6	0,1
		VS+AF	0,4***		37,8	0,63	0,1
		ShannonDom	0,4***		41,2	0,64	0,1
		NS+FN+AC	0,17***		12	-0,41	0,2
	10m	AF	0,53***		38,8	0,7	0,1
		VS	0,47***		30,8	0,7	0,12
		VS+AF	0,6***		52,3	0,78	0,1
		ShannonDom	0,44***		27	0,66	0,12
N-type	1m	FN	0,4***		101,5	-0,63	0,06
	2m	FN	0,35***		41,6	-0,59	0,09
	3m	FN	0,41***		41	-0,64	0,1
		NS+FN+AC	0,3***	0,22***	15,8	-0,44	0,1
		ShannonDom		0,15**	10,5	0,36	0,1
	5m	AF	0,48***	0,24**	12,55	0,43	0,1
		FN		0,2*		-0,39	0,1
		ShannonDom	0,38***		17,4	0,6	0,1
	10m	AF	0,8***	0,68***	20,8	0,78	0,1
		FN		0,51**		-0,46	0,1
		NS		0,5**		0,52	0,1
		ShannonDom	0,5**		16	0,7	0,17
V-type	2m	AC	0,16***		15	0,4	0,1
	3m	AC	0,19***		13	0,43	0,12
		NS+FN+AC	0,14**		9,6	0,38	0,12

6.5 Функционални разлики между двете съобщества

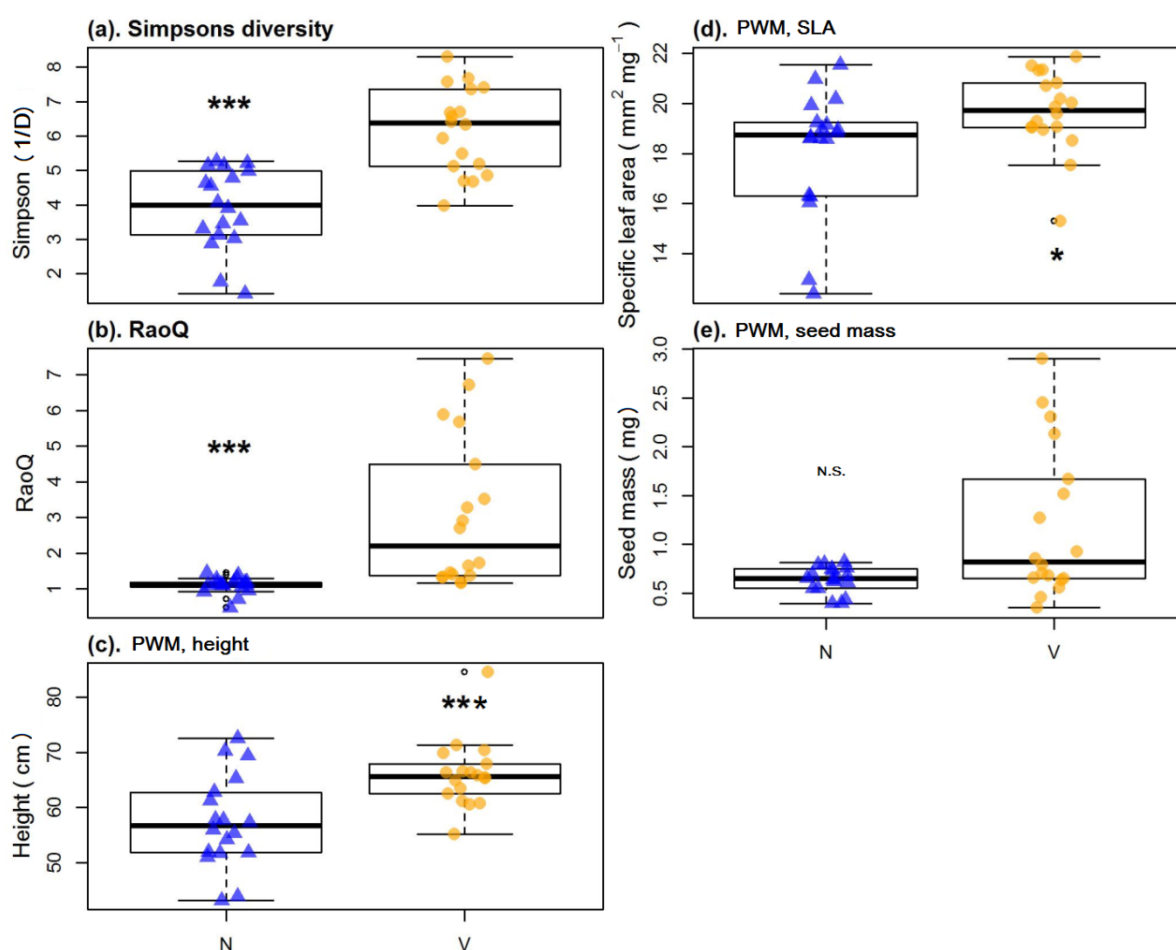
От ординационния анализ (Фигура 6) и ANOSIM, където $R=0.155$, $p<0.01$, става ясно, че двете съобщества не се разделят във функционалното пространство, създадено от стойностите на трите избрани функционални характеристики. Площадките на тревното съобщество се припокриват с част от площадките на боровинковото съобщество. Същевременно тревното съобщество заема малка част от функционалното пространство, т.е. наблюдава се голямо сходство във функционалния състав във всички площадки от N-типа, докато V-типа се характеризира с голяма хетерогенност на функционалния състав. Там където двата типа се застъпват попадат площадки от боровинковото съобщество с голямо обилие на житни видове.



Фигура 6. Ординационна диаграма, получена чрез Nonmetric Multidimensional Scaling (NMDS) на разпределението на площадките от 16 м² на двете съобщества N-тип и V-тип във функционалното пространство, ограничено от SWM на трите избрани функционални характеристики: височина на растенията, специфична листна повърхност и маса на семената.

В боровинковото съобщество се наблюдават значително по-големи стойности на NumS, Simpson's 1/D and RaoQ, в сравнение с тревното. Видовото разнообразие в тревното съобщество варира силно, за разлика от функционалното, което има много сходни стойности във всички площадки (Фигура 7). Това потвърждава голямата роля на пашата като филтър при формирането на съобществата (Ross *et al.* 2012). Този филтър пропуска предимно видовете притежаващи такива стойности на функционалните характеристики, които им дават преимущество в условията на интензивна паша. Така съобществото може да е едновременно композиционно вариабилно, но функционално еднотипно. Боровинковото съобщество допуска и дори изисква по-голямо функционално разнообразие, поради промяната в степента на осветеност (Kasari *et al.* 2013) и създаването на разнообразие от микрохабитати (Kelemen *et al.* 2017; Kesting 2009). Боровинковото съобщество благоприятства развитието на растения с по-голяма височина, вероятно заради засилващата се конкуренция за светлина (Louault *et al.* 2005),

предизвикана от засенчване от страна на храстчетата (Kasari *et al.* 2013). Конкуренцията е причината и за слабото покачване на стойностите на SLA в боровинковото съобщество, тъй като по-голямата специфична листна повърхност дава предимство на растенията за усвояване на ресурсите (Violle *et al.* 2009), а оттам и преживяемост в условията на повишена конкуренция. Преобладаващите стойности на масата на семената, са сходни сред площадките на N-типа, което може да се обясни с високото обилие на житни видове (*N. stricta*, *F. nigrescens*, *A. capillaris* and *A. flexuosa*), които продуцират голям брой леки и малки семена (Ross *et al.* 2012). В боровинковото съобщество се наблюдава вариабилност в стойностите на масата на семената, което показва тенденция към разнообразие в стратегиите за разпространение, в отговор на намаляване на пашата и навлизането на храстчета сред тревните съобщества (Liancourt *et al.* 2009, Фигура 10)



Фигура 7. Разлики и вариабилността между N-типа и V-типа и в стойностите на: (a) Simpson's diversity (1/D); (b) Rao Quadratic entropy (RaoQ) и sample weighted mean trait values (SWM) за (c) нисочина на растенията, (d) специфична листна повърхност и (e) маса на семената изчислена на базата на площадките от 16m²; триъгълниците и кръговете означават съответно N-типа и V-типа. Степените на статистическа достоверност са $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), и $p < 0.001$ (***) съгласно непараметричния анализ на променливите.

6.7 Пространствена хетерогенност на двете съобщества в зависимост от мащаба

В тревното съобщество се наблюдава значителна разлика във видовия състав между отделните полигони, което възприемаме като индикация за голяма ландшафтна хетерогенност (виж стойностите на R в Таблица 3А). Стойностите на R за боровинковото съобщество са по-близо до нула, което показва неголяма разлика във видовия състав на полигоните от V-типа и съответно малка ландшафтна хетерогенност. Анализът за приноса на отделните видове (SIMPER) показва, че доминантите са най-значими, както за разликите между двете съобщества, така и за сходството между полигоните във всяко от съобществата (Таблица 3В). Броят на значимите видове е по-малък (два вида) в тревното съобщество, отколкото в боровинковото съобщество, където приносът се разпределя почти равномерно между (три) четири вида (Таблица 3В).

Фината структура на съобществата, представена от максималния брой видови комбинации (maxNRC) и максималното разнообразие на видовете комбинации (maxCD) в полигон, се изразява в значително по-голямата локална хетерогенност на боровинковото съобщество от тази на тревното съобщество, противоположно на хетерогенността на ландшафтно ниво (Фигура 8). И двете съобщества са структурно най-комплексни при най-малките размери площадки – 0,05 m и 0,15 m, но средните стойности на NRC и CD в боровинковото съобщество са винаги по-големи от тези в тревното съобщество (Фигура 9). Структурата на тревното съобщество, както на ландшафтно така и на локално ниво, практически се определя от три вида - *N. stricta*, *F. nigrescens* и *A. capillaris* (Таблица 3В). Варирането в пропорциите на тяхното обилие е причина за разликата между отделните полигони, но еднаквото им отрицателно отношение към останалите видове (Таблицы 1 и 2) ограничава възможността за създаване на разнообразна растителна мозайка на локално ниво (Cipriotti & Aguiar 2005). Боровинковото съобщество представлява точно такава сложна пространствена мозайка, създадена от комбинирането на доминанти с различна биология – многогодишни житни видове и дребни храстчета, които взаимодействат по различен начин с подчинените видове и си влияят взаимно. Установената от нас хомогенност на боровинковото съобщество на ландшафтно ниво е в съответствие с откритието на Anthelme *et al.* (2007), според което навлизането на храсти води до хомогенизиране на ландшафта и със заключенията на Jurasinski & Kreyling (2007), че увеличаването на алфа-разнообразието често е придружено от намаляване на бета-разнообразието на ландшафтно ниво.

Наблюдаваните от нас тенденции в структурата на избраните съобщества потвърждава наблюденията на Bartha *et al.* (2011a) и Virágh *et al.* (2008) за слабо увеличаване на ландшафтното и намаляване на локалното бета-разнообразие в по-деградирани съобщества и с наблюденията на Bartha *et al.* (1998, 2004) на увеличаване на локалната и намаляване на ландшафтната хетерогенност с напредване на сукцесионния процес.

Таблица 3. (А) Ландшафтни различия между двете съобщества (N/V) и сходство в рамките на всяко съобщество (N и V), от процедурата ANOSIM на база площадки 16m² (Cover Plots) и 0,25m² гридове и 5m дълги части от трансекта (Grids and Sub-transects съответно): R-a similarity statistic; звездчките-ниво на статистическа достоверност на R, p<0.01(**) and p<0.001(***)

Av. Diss. е осреднена стойност на степента на различие между двата типа растителност; Av.

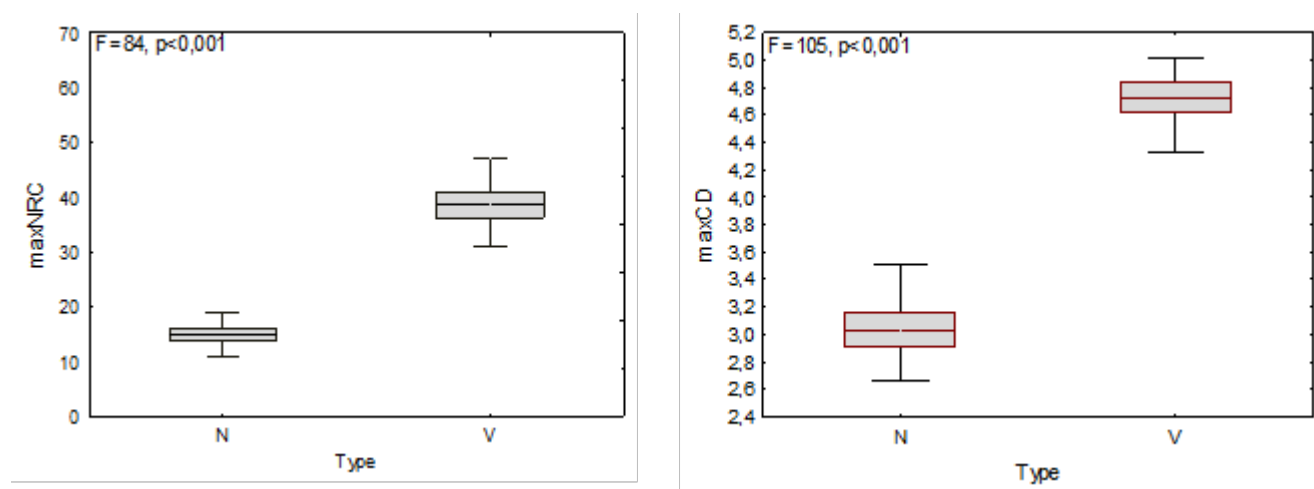
Sim. е осреднена стойност на степента на сходство между площадките от едно и също съобщество; Av. Diss. Av. Diss. и Av. Sim. са изчислени посредством индекса за сходство на Брей-Къртис и са измерени в процент; (В) Стойности, които отразяват приноса на видовете за проява на разлитките между двете съобщества и сходствата в рамките на едно съобщество.

(А)

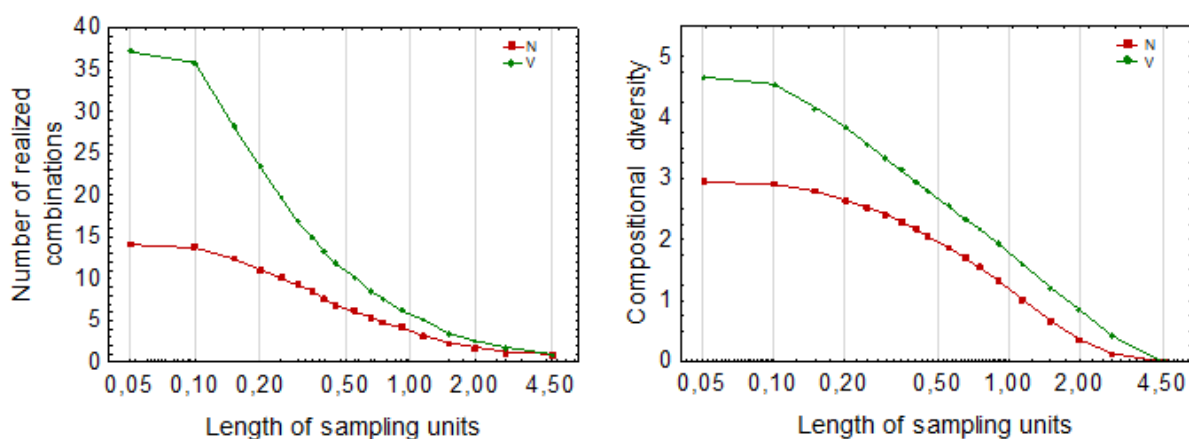
	Cover Plots	Grids	Sub- transects
R between types	0,8**	0,85**	0,9**
R between stands N	0,65***	0,65***	0,68***
R between stands V	0,3**	0,6***	0,4***
Av. Diss. N/V	55,00	55,00	55,00
Av. Sim. within N	77,00	73,00	79,00
Av. Sim. within V	62,00	69,00	69,00

(В)

	Species	Av. Diss	Diss/ SD	Contrib %	Cum. %	Species	Av.Sim	Sim/ SD	Contrib %	Cum %	
Cover Plots	N/V					N					
	N. stricta	14	2	25	25		N. stricta	32	2	42	42
	Vaccinium	7	1	13	39		F. nigrescens	17	2	22	64
	F. nigrescens	5	1	9	48						
						V					
	A. capillaris	5	1	9	56		F. nigrescens	11	2	18	18
	A. flexuosa	4	1	7	63		Vaccinium spp.	10	2	16	34
							A. flexuosa	10	2	15	50
							N. stricta	8	1	12	62
Grids	N/V					N					
	A. capillaris	9	1	16	16		A. capillaris	27,1	2,2	37,2	37,2
	Vaccinium	8	3	14	30		F. nigrescens	19,9	1,4	27,3	64,4
	N. stricta	8	1	13	43	V					
	F.	7,4	1,27	12,8	55,41		Vaccinium spp.	14,1	2,5	20,5	20,5
	A. flexuosa	7	1,81	12,3	67,7		A. flexuosa	13,8	2,0	20	40,5
							A. capillaris	12,8	1,7	18,5	59,0
						F. nigrescens	12,7	2,0	18,5	77,5	
	Sub- transects	N/V					N				
A. capillaris		10,4	2,07	18,8	19	A. capillaris		31,1	3,0	39,4	39,4
Vaccinium		8,4	2,6	15,3	34	F. nigrescens		23,2	1,4	29,5	68,9
F.		7,2	1,42	13,1	47						
N. stricta		6,1	1,71	11	58,3	V					
A. flexuosa		5,1	1,31	9,3	67,6		Vaccinium spp.	14,9	2,5	21,7	21,7
							F. nigrescens	13,5	1,9	19,7	41,4
							A. flexuosa	13,3	1,7	19,3	60,7



Фигура 8. Различия между двата типа растителност, (ANOVA тестове), по отношение на техния максимален брой видови комбинации (max. NRC) и максимално разнообразие на видовите комбинации (max. CD).



Фигура 9. Брой видови комбинации (Number of realized combinations) и разнообразие на видовите комбинации (Compositional diversity) като функция на размера на пробната площадка в метри (length of sampling unit).

6.8 Значение на размера, формата и конфигурацията на отчетните площадки за оценка на видовото богатство

Проучванията свързани с този дисертационен труд и прилагането на методите с висока резолюция доведоха и до обогатяването на знанията за ефекта на размера, формата и конфигурацията на отчетните площадки за оценка на видовото богатство в тревните съобщества. Методологичното изследване беше извършено на база данни събрани чрез методите с висока резолюция в различни тревни съобщества в шест европейски държави, включително България, в рамките на проект SIGNAL по програма BiodivERsA. На терен бяха събрани данни за вкоренените видове в микроквадрати от 5 × 5 cm, подредени в гридови рамки с общ размер 240 × 40 cm. Рамките бяха поставени в

шест компактни локалитета в мезофилно тревно съобщество, избрано за целите на проекта. Компютърно бяха генерирани три размера квадратни и правоъгълни площадки чрез сливане на компактни или разпръснати микроквадрати с различен брой 4, 16 и 64. Изчислен беше броя видове за всеки размер и форма площадка. Бяха направени сравнителни анализи за установяване на разликите във видовото богатство при различните конфигурации на пробните площадки. Беше установено, че площадките с по-издължена форма съдържат по-голям среден брой видове от по-компактните: $16:1 > 4:1 > 1:1$, но ефектът от „издължаване“ на площадките върху видовото богатство е пренебрежително малък, за да има значение при съпоставка на изводите от екологични изследвания, използвали площадки с различна форма. Установена е зависимост наречена species-extent relationship (SER), според която средният брой видове се увеличава с увеличаване на площта, от която площадките са формирани, дължаща се на така наречения принцип в биогеографията „distance decay“ (Nekola & White 1999).

7 Изводи

1. Пробните площадки с удължена правоъгълна форма съдържат по-голям среден брой видове от по-компактните: $16:1 > 4:1 > 1:1$, но ефектът от „издължаване“ на площадките върху видовото богатство е пренебрежително малък, за да има значение при съпоставка на изводите от екологични изследвания, използвали площадки с различна форма.
2. Максималното композиционното разнообразие във фината структура на двете съобщества се разкрива при най-малките размери на пробната площадка 5×5 cm и 5×10 cm; при 5×450 cm размер на площадката композиционното разнообразие е практически нула.
3. Силна отрицателна пространствена корелация е установена между доминантните тухести житни видове *Nardus stricta*, *Festuca nigrescens* и *Avenella flexuosa* при малки размери на площадките, т.е. вероятността тези видове да се срещнат в непосредствена близост един до друг е много малка.
4. Доминантът с най-силно изразено въздействие, проявено като отрицателен ефект върху разпространението и разнообразието на подчинени видове е *Festuca nigrescens*.
5. *A. flexuosa* използва боровинките за убежище от конкуренцията на останалите доминантни житни, а вероятно и от тревопасните, изразено чрез силната пространствена връзка между *A. flexuosa* и *Vaccinium* sp. pl.
6. Силата на шестте установени доминанта не е абсолютна, а зависи от комбинирането между тях и съотношението на обилията им. По-голямото разнообразие на доминантите е по-благоприятно за общото видово богатство, от монодоминантността.
7. Морфологията и разпространението на надземните части на доминантите, а не само тяхното обилие е важен фактор, определящ структурата и разнообразието на съобществата.
8. Храстчетата с ниско покритие (до 30-40%) благоприятстват видовото и функционалното разнообразие, най-вече косвено, като ограничават

конкурентоспособността на доминантните туфести житни видове *N. stricta* и *F. nigrescens* и създават нови микрохабитати.

9. Тревните съобщества имат по-голяма ландшафтна хетерогенност, поради по-силно изразените колебания в пропорциите на доминиращите видове (*N. stricta*, *F. nigrescens* и *A. capillaris*) и по-слаба фино-машабна хетерогенност, дължаща се на ограничаващото им действие върху разпространението на останалите видове.
10. Навлизането на дребни храстчета сред пасищата води до хомогенизиране на видовия състав на ландшафтно ниво и по-голяма фино-машабна хетерогенност, поради комбинациите на доминанти от различен биологичен тип, които взаимодействат по различен начин с подчинените видове и си влияят взаимно.
11. Дълготрайната паша в района е довела до хомогенизиране във функционалния състав и разнообразие на тревното съобщество, тъй като условията на интензивна паша действат като филтър, който пропуска видовете притежаващи такива стойности на функционалните характеристики, които им дават преимущество в тези условия.
12. Условията на повишена конкуренция за светлина и създаването на микрохабитатно разнообразие в боровинковото съобщество водят до разнообразие в стратегиите за разпространение и достъп до светлина, демонстрирано от повишеното функционално разнообразие и стойностите на височината и специфичната листна повърхност на растенията.
13. Получените резултати дават основание да се препоръча умерена паша и равномерно разпределение на пашуващите животни, така че да се запази мозаечността на растителната покривка на ландшафтно и локално ниво, като най-благоприятна за растителното разнообразие.

7.1 Декларация за оригиналност

Резултатите, обсъжданията и изводите са лично дело на докторанта и не са заимствани от други източници без съответното цитиране

8 Приноси на дисертационния труд

1. За първи път се въвеждат в страната методите на микроценологията.
2. Обогатени са методичните познания свързани с прилагането на различни размери и форма на пробните площадки използвани при събиране и анализиране на данни за растителността.
3. За първи път е проведено проучване на закономерностите в пространствената и функционална структура на два типа съобщества развиващи се във високопланинските пасища в Централен Балкан. Изследвания върху растителността от подобен тип с методите на микроценологията са като цяло рядкост в научната литература, а върху идентичен тип съобщества липсват.
4. Изследвано е функционалното разнообразие като инструмент за разкриване на тенденции в стратегиите и адаптациите на растителността в отговор на промените в пасищното натоварване. Този компонент на биоразнообразието рядко е изучаван в България.
5. Потвърдена е наблюдаваната тенденция към хомогенизация във видовия състав на растителността на ландшафтно ниво с напредване на сукцесионния процес и увеличаване на алфа разнообразието.
6. Демонстрирана е близката пространствена свързаност между *Vaccinium* sp.pl. и *Avenella flexuosa*.
7. Разкрита е ролята на боровинковите храстчета като фактор за ограничаване на силните конкурентни способности на туфестите житни видове *Nardus stricta* и *Festuca nigrescens*.

9 Лично участие в научни форуми и докладване на резултати от дисертацията

Семинар по екология, София 2015 – постер на тема: *High resolution vegetation analyses of managed Arrhenatherion elatioris community (Terziyska et al.)*

EVS Симпозиум, Рим 2016-презентация на тема: *Species diversity and community structure of mountain pastures – a case study from Balkan Range (Terziyska et al.)*

EDGG Конференция, Сигишоара 2016, по Програма за подпомагане на младите учени в БАН – презентация на тема: *Functional diversity of high mountain pasture communities: a trait based comparative study (Terziyska et al.)*

10 Публикации свързани с дисертационния труд

Güler, Behlül et al. **How plot shape and spatial arrangement affect plant species richness counts: implications for sampling design and rarefaction analyses.** 2016: *Journal of vegetation science* 27/4: 692-703. – 17 цитата

Terziyska, Tsvetelina S. et al. 2019. **Species and functional differences between subalpine grasslands with and without dwarf shrub encroachment.** *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* DOI: 10.1080/11263504.2019.1651780– 0 цитата

11 Списък на цитиранията на публикациите свързани с дисертацията

Публикация свързана с дисертацията:

Güler, Behlül et al. **How plot shape and spatial arrangement affect plant species richness counts: implications for sampling design and rarefaction analyses.** 2016: *Journal of vegetation science* 27/4: 692-703

Цитирания:

Storch, D. (2016). The theory of the nested species–area relationship: geometric foundations of biodiversity scaling. *Journal of vegetation science*, 27(5), 880-891.

Berg, C., Schwager, P., Pörtl, M., & Dengler, J. (2016). Plot sizes used for phytosociological sampling of bryophyte and lichen micro-communities. *Herzogia*, 29(2), 654-668.

Joubert, L., Pryke, J. S., & Samways, M. J. (2017). Moderate grazing sustains plant diversity in Afromontane grassland. *Applied vegetation science*, 20(3), 340-351.

Cancellieri, L., Mancini, L. D., Sperandii, M. G., & Filibeck, G. (2017). In and out: Effects of shoot-vs. rooted-presence sampling methods on plant diversity measures in mountain grasslands. *Ecological indicators*, 72, 315-321.

Lepesi, N., Bede-Fazekas, Á., Czúcz, B., & Somodi, I. (2017). Adaptive capacity of climate sensitive habitats to climate change in Hungary. *IDŐJÁRÁS/QUARTERLY JOURNAL OF THE HUNGARIAN METEOROLOGICAL SERVICE*, 121(4), 415-436.

Joubert-Van der Merwe, L., & Pryke, J. S. (2018). Is cattle grazing more important than landscape heterogeneity for grasshoppers in Afromontane grassland?. *Journal of Orthoptera Research*, 27, 13.

Takashina, N., Beger, M., Kusumoto, B., Rathnayake, S., & Possingham, H. P. (2018). A theory for ecological survey methods to map individual distributions. *Theoretical ecology*, 11(2), 213-223.

Hesselbarth, M. H., Sciaini, M., With, K. A., Wiegand, K., & Nowosad, J. (2019). landscapemetrics: an open-source R tool to calculate landscape metrics. *Ecography*, 42(10), 1648-1657.

Hobohm, C., Janišová, M., Steinbauer, M., Landi, S., Field, R., Vanderplank, S., ... & de Nascimento, L. (2019). Global endemics-area relationships of vascular plants. *Perspectives in Ecology and Conservation*. 17(2), 41-49.

Hoffmann, S., Steiner, L., Schweiger, A. H., Chiarucci, A., & Beierkuhnlein, C. (2019). Optimizing sampling effort and information content of biodiversity surveys: a case study of alpine grassland. *Ecological Informatics*, 51, 112-120.

Nicod, C., Leys, B., Ferrez, Y., Manneville, V., Mouly, A., Greffier, B., ... & Gillet, F. (2019). Towards the assessment of biodiversity and management practices in mountain pastures using diagnostic species?. *Ecological Indicators*, 107, 105584.

Filibeck, G., Sperandii, M. G., Bazzichetto, M., Mancini, L. D., Rossini, F., & Cancellieri, L. (2019). Exploring the drivers of vascular plant richness at very fine spatial scale in sub-

Mediterranean limestone grasslands (Central Apennines, Italy). *Biodiversity and Conservation*, 1-25.

Hoffmann, S., Steiner, L., Schweiger, A. H., Chiarucci, A., Benner, J., Provenzale, A., & Beierkuhnlein, C. (2019). Data on alpine grassland diversity in Gran Paradiso National Park, Italy. *Data in brief*, 24, 103942.

Wang, Y., Zhai, X., Sun, H., Chang, H., & Rong, L. (2019). Performance of different sampling methods in estimating species richness in semiarid grassland. *Ecological Engineering*, 136, 10-16.

Gaspard, G., Kim, D., & Chun, Y. (2019). Residual spatial autocorrelation in macroecological and biogeographical modeling: a review. *Journal of Ecology and Environment*, 43(1), 19.

Räsänen, A., Juutinen, S., Tuittila, E. S., Aurela, M., & Virtanen, T. (2019). Comparing ultra-high spatial resolution remote-sensing methods in mapping peatland vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 30(5), 1016-1026.

Seidling, W., Hamberg, L., Máliš, F., Salemaa, M., Kutnar, L., Czerepko, J., ... & Canullo, R. (2020). Comparing observer performance in vegetation records by efficiency graphs derived from rarefaction curves. *Ecological Indicators*, 109, 105790.

12 Литература

- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., ... Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, **14**(1), 19–28.
- Anthelme, F., Villaret, J.-C., & Brun, J.-J. (2007). Shrub encroachment in the Alps gives rise to the convergence of sub-alpine communities on a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, **18**(3), 355–362.
- Apostolova, I., & Meshinev, T. (2001). Economic productivity of major high-mountain pasture types on the territory of the Central Balkan National Park. *Phytologia Balcanica*, **7**(1), 65–73.
- Avolio, M. L., Forrester, E. J., Chang, C. C., Pierre, K. J. L., Burghardt, K. T., & Smith, M. D. (2019). Demystifying dominant species. *New Phytologist*, **223**(0), 1106–1126.
- Bartha, S., Campetella, G., Bódis, J., & Mucina, L. (2004). On the Importance of Fine-Scale Spatial Complexity in Vegetation Restoration Studies. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, (30), 101–116.
- Bartha, S., Campetella, G., Kertész, M., ... Kovacs-Lang, E. (2011a). Beta diversity and community differentiation in dry perennial sand grasslands. *Annali Di Botanica*, **1**(0), 9–18.
- Bartha, S., Collins, S. L., Glenn, S. M., & Kertész, M. (1995). Fine-scale spatial organization of tallgrass prairie vegetation along a topographic gradient. *Folia Geobotanica*, **30**(2), 169–184.
- Bartha, S., Czárán, T., & Podani, J. (1998). Exploring plant community dynamics in abstract coenostate spaces. *Abstracta Botanica*, **22**, 49–66.
- Bartha, S., Zimmermann, Z., Horváth, A., ... Penksza, K. (2011b). High resolution vegetation assessment with beta-diversity – a moving window approach. *Journal of Agricultural Informatics*, **2**(1), 1–9.
- Bondev, I. (1991). The vegetation of Bulgaria [Map 1:600 000 with explanatory text], Sofia: St. Kliment Ohridski University Press.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, **16**(5), 533–540.
- Chytrý, M., Tichý, L., & Holt, J. (2006). Chapter 1.10, The fidelity concept. In *JUICE, program for management, analysis and classification of ecological data: Program manual*, Brno: Vegetation Science Group, Masaryk University, pp. 45–53.
- Cipriotti, P. A., & Aguiar, M. R. (2005). Effects of grazing on patch structure in a semi-arid two-phase vegetation mosaic. *Journal of Vegetation Science*, **16**(1), 57–66.
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*, Washington: Carnegie Institution of Washington.
- Deák, B., Valkó, O., Kelemen, A., ... Tóthmérész, B. (2011). Litter and graminoid biomass accumulation suppresses weedy forbs in grassland restoration. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, **145**(3), 730–737.
- Douma, J. C., Haan, M. W. A. de, Aerts, R., Witte, J.-P. M., & Van Bodegom, P. M. (2012). Succession-induced trait shifts across a wide range of NW European ecosystems are driven by light and modulated by initial abiotic conditions. *Journal of Ecology*, **100**(2), 366–380.
- Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., ... Wright, J. (2017). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, **92**(2), 1156–1173.
- Gleason, H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **53**(1), 7–26.
- Götzenberger, L., Bello, F. de, Bråthen, K. A., ... Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, **87**(1), 111–127.
- Grime, J. P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Retrieved from <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19790790102>
- Juhász-Nagy, P. (1993). Notes on compositional diversity. In J. Pádisák, C. S. Reynolds, & U. Sommer, eds., *Intermediate Disturbance Hypothesis in Phytoplankton Ecology*, Springer Netherlands, pp. 173–182.
- Juhász-Nagy, P., & Podani, J. (1983). Information theory methods for the study of spatial processes and succession. *Vegetatio*, **51**(3), 129–140.

- Jurasinski, G., & Kreyling, J. (2007). Upward shift of alpine plants increases floristic similarity of mountain summits. *Journal of Vegetation Science*, **18**(5), 711–718.
- Kasari, L., Gazol, A., Kalwij, J. M., & Helm, A. (2013). Low shrub cover in alvar grasslands increases small-scale diversity by promoting the occurrence of generalist species, **33**, 293–308.
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., ... Wirth, C. (2011). TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology*, **17**(9), 2905–2935.
- Kelemen, A., Tölgyesi, C., Kun, R., Molnár, Z., Vadász, C., & Tóth, K. (2017). Positive small-scale effects of shrubs on diversity and flowering in pastures, **37**, 399–413.
- Kesting, S. (2009). *Shrub encroachment of temperate grasslands: Effects on plant biodiversity and herbage production*. Retrieved from <https://ediss.uni-goettingen.de/handle/11858/00-1735-0000-0006-B044-0>
- Kleyer, M., Bekker, R. M., Knevel, I. C., ... Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, **96**(6), 1266–1274.
- Kochev, H. (1967). Shrub and grass vegetation in the high-mountain area of the Troyan section of the Balkan Range, **17**, 5–90.
- Koyama, A., Yoshihara, Y., Jamsran, U., & Okuro, T. (2015). Role of tussock morphology in providing protection from grazing for neighbouring palatable plants in a semi-arid Mongolian rangeland. *Plant Ecology & Diversity*, **8**(2), 163–171.
- Kraft, N. J. B., & Ackerly, D. D. (2014). Assembly of Plant Communities. In R. K. Monson, ed., *Ecology and the Environment, The Plant Sciences 8*, New York: Springer Science+Business Media.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, **91**(1), 299–305.
- LaPlante, E., & Souza, L. (2018). Plant dominance in a subalpine montane meadow: biotic vs. abiotic controls of subordinate diversity within and across sites. *PeerJ*, **6**, e5619.
- Laughlin, D. C., Strahan, R. T., Moore, M. M., Fulé, P. Z., Huffman, D. W., & Covington, W. W. (2017). The hierarchy of predictability in ecological restoration: are vegetation structure and functional diversity more predictable than community composition? *Journal of Applied Ecology*, **54**(4), 1058–1069.
- Liancourt, P., Tielbörger, K., Bangerter, S., & Prasse, R. (2009). Components of ‘competitive ability’ in the LHS model: Implication on coexistence for twelve co-occurring Mediterranean grasses. *Basic and Applied Ecology*, **10**(8), 707–714.
- Louault, F., Pillar, V. D., Aufrère, J., Garnier, E., & Soussana, J.-F. (2005). Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science*, **16**(2), 151–160.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*, John Wiley & Sons.
- Meshinev, T., Apostolova, I., Kachaunova, E., Velchev, V., & Bondev, I. (2000). Flora and plant communities. In A. Popov, ed., *High mountain treeless zone of the Central Balkan National Park*, Bulgarian-Swiss Biodiversity Conservation Programme, pp. 1–337.
- Montané, F., Casals, P., Taull, M., Lambert, B., & Dale, M. R. T. (2010). Spatial patterns of shrub encroachment in neighbouring grassland communities in the Pyrenees: floristic composition heterogeneity drives shrub proliferation rates. *Plant Ecology*, **211**(2), 267–278.
- Nekola, J. C., & White, P. S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, **26**(4), 867–878.
- Pedashenko, H., Apostolova, I., & Oldeland, E. (2015). The effects of livestock numbers and land cover transformation processes on rangelands in the Balkan Mountains between 1947 and 2012. *Floristisch-Soziologische Arbeitsgemeinschaft e. V. (FlorSoz)*, 417–432.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., ... Cornelissen, J. H. C. (2016). Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **64**(8), 715–716.
- Phillips, J. (1931). The Biotic Community. *Journal of Ecology*, **19**(1), 1–24.
- Purschke, O., Schmid, B. C., Sykes, M. T., ... Prentice, H. C. (2013). Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. *Journal of Ecology*, **101**(4), 857–866.

- Ross, L. C., Woodin, S. J., Hester, A. J., Thompson, D. B. A., & Birks, H. J. B. (2012). Biotic homogenization of upland vegetation: patterns and drivers at multiple spatial scales over five decades. *Journal of Vegetation Science*, **23**(4), 755–770.
- Royal Botanic Gardens Kew. (2019). Seed Information Database (SID). Version 7.1., Kew.
- Spasojevic, M. J., & Suding, K. N. (2012). Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, **100**(3), 652–661.
- Szentes, S., Sutyinszki, Z., Szabó, G., ... Bartha, S. (2012). Grazed Pannonian grassland beta-diversity changes due to C4 yellow bluestem. *Central European Journal of Biology*, **7**(6), 1055–1065.
- Vandewalle, M., Purschke, O., de Bello, F., ... Sykes, M. T. (2014). Functional responses of plant communities to management, landscape and historical factors in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **25**(3), 750–759.
- Velev, N. I., & Apostolova, I. I. (2008). Successional changes of *Nardus stricta* communities in the Central Balkan Range (Bulgaria), **14**, 65–74.
- Violle, C., Garnier, E., Lecoecur, J., ... Navas, M.-L. (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, **160**(4), 747–755.
- Virágh, K., Horváth, A., Bartha, S., & Somodi, I. (2008). A multiscale methodological approach for monitoring the effectiveness of grassland management. *Community Ecology*, **9**(2), 237–246.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., & Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**(1576), 2403–2413.
- Weiher, E., & Keddy, P. (Eds.). (2001). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*, Cambridge University Press.
- Wellstein, C., Competella, G., Spada, F., ... Bartha, S. (2014). Context-dependent assembly rules and the role of dominating grasses in semi-natural abandoned sub-Mediterranean grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **182**, 113–122.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**(2), 213–227.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**(3), 279–338.
- Whittaker, R. H. (1977). Evolution of species diversity in land communities. *Evolutionary Biology*, **10**, 1–67.
- Wilson, J. B., & Gitay, H. (1995). Community structure and assembly rules in a dune slack: Variance in richness, guild proportionality, biomass constancy and dominance/diversity relations. *Vegetatio*, **116**(2), 93–106.
- Zhang, H., Qi, W., John, R., Wang, W., Song, F., & Zhou, S. (2015). Using functional trait diversity to evaluate the contribution of multiple ecological processes to community assembly during succession. *Ecography*, **38**(12), 1176–1186.
- Велев, В. (2002). Климатично райониране. In *География на България. Физическа и социално-икономическа география*, София, България: ForKom Publisher, pp. 155–156.
- Педашенко, Х. (2015). *Динамика на растителността в пилотен район на НП Централен Балкан за последните 65 години*, Институт по биоразнообразие и екосистемни изследвания, София, България.

High resolution vegetation analyses for assessing community assembly in grasslands –a case study from Bulgaria

(Summary)

The aim of the study was, by applying microcoenological survey, to reveal the spatial organization, patterns of dominance and functional diversity of selected communities within the vegetation mosaic in high-mountain pastures, demonstrating the driving role of biotic interactions for vegetation structure. Six study sites were located along an east-west uniform ridgeline of 4.5 km. At each site a pair of adjacent stands of pure grassland N-type and grassland colonized by dwarf shrubs V- type were established (6 sites×2stands). Within each community type 50 × 50 m plot were established, where all species present were recorded. Within these plots, three random plots, sized 4 m × 4 m and five grids sized 0.5×0.5 m and one rectangular 52 m long transect (20 m × 6 m), positioned in the middle of the 50 × 50 m plot were sampled. Projected cover of species in 16m² plots and all species rooted in 0.05m×0.05m microquadrats within the grids and transects were recorded, as measures of species abundance. Values of three plant traits-height (H), specific leaf area (SLA) and seed mass (SM), were collected for all species in the area to assess the functional aspects of vegetation.

Dominants were identified and the spatial associations among them were assessed. Dominants were tested as drivers of diversity, by calculating spatial associations and linear dependences between them and sub-ordinate species richness and diversity. Coarse-scale and fine-scale spatial heterogeneity within each community were revealed by common analytical procedures (ANOSIM, SIMPER) and high resolution structure attributes (Number of realized combinations, NRC and Compositional diversity, CD), respectively. The differences of functional diversity and the mean values of the three selected traits were assessed between the two communities.

The two communities were differentiated by their species composition. Grasslands colonized by dwarf shrubs had higher species and functional diversity and richer species and functional composition, compared to pure grasslands. Six dominants were identified *N. stricta*, *F. nigrescens*, *Agrostis capillaris*, *A. flexuosa* and *Vaccinium* sp.pl. Strong negative spatial association was observed between *N. stricta*, *F. nigrescens* and *A. flexuosa* and positive spatial association between *A. flexuosa* and *Vaccinium* sp.pl. Significant spatial associations were found between three of the dominant grasses – *N. stricta*, *F. nigrescens*, *A. capillaris* and the species richness of sub-ordinate species. From those *F. nigrescens* demonstrated most considerable competitive exclusion on subordinate species in the N-type. No dominants as driver of diversity were distinguished in the V-type. The grasslands colonized by dwarf shrubs demonstrated low coarse-scale and high fine-scale beta-diversity (spatial heterogeneity). The opposite trend was observed in the pure grassland.

The high resolution approach was applied for the first time in Bulgaria. For the first time a thorough and elaborate investigation was conducted of the regularities in the vegetation assembly, defined by biotic drivers. The functional diversity and composition were assessed and used as instruments for detecting trends in the strategies and adaptations of vegetation types in response to changes in grazing pressure. This component of biodiversity was studied for the first time in Bulgaria. A contribution to the knowledge about the effect of sampling approach on the species richness and diversity assessment prior to the field data collection was made.