

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
Уфимский федеральный исследовательский центр
Российской академии наук

На правах рукописи



ГУЛОВ ДАВУТ МЕРЕТГЕЛДИЕВИЧ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ РАСТЕНИЙ ВЫСОКОТРАВНЫХ И
БОЛОТНЫХ СУБАЛЬПИЙСКИХ ФИТОЦЕНОЗОВ СЕВЕРО-
ЗАПАДНОГО КАВКАЗА (ТЕБЕРДИНСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК)

Специальности:

1.5.9. Ботаника; 1.5.15. Экология
(биологические науки)

диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

Федоров Николай Иванович

доктор биологических наук, доцент

Научный консультант:

Онипченко Владимир Гертрудович

доктор биологических наук, профессор

Уфа – 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|----|
| <u>ВВЕДЕНИЕ</u> | 4 |
| <u>ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ</u> | 10 |
| <u>1.1. Надземная биомасса как показатель участия видов в составе сообществ</u> | 10 |
| <u>1.2. Функциональные признаки растений</u> | 20 |
| <u>1.3. Эколого-ценотические стратегии растений в рамках функционального подхода</u> | 28 |
| <u>Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РАЙОНА РАБОТ</u> | 34 |
| <u>2.1. География и геология</u> | 34 |
| <u>2.2. Гидрология</u> | 36 |
| <u>2.3. Климат</u> | 36 |
| <u>2.4. Почвы</u> | 39 |
| <u>2.5. Растительность Тебердинского национального парка</u> | 42 |
| <u>Глава 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ</u> | 51 |
| <u>3.1. Объекты</u> | 51 |
| <u>3.1.1. Субальпийские высокотравные сообщества</u> | 51 |
| <u>3.1.2. Субальпийские болотные сообщества</u> | 54 |
| <u>3.2. Методы исследований</u> | 57 |
| <u>3.2.1. Надземная биомасса растений</u> | 57 |
| <u>3.2.2. Функциональные признаки</u> | 58 |
| <u>3.2.3. Статистические признаки</u> | 60 |
| <u>3.2.4. Расчет эколого-ценотических стратегий</u> | 62 |
| <u>ГЛАВА 4. СТРУКТУРА И ЗАПАСЫ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ СУБАЛЬПИЙСКИХ ВЫСОКОТРАВНЫХ И БОЛОТНЫХ СООБЩЕСТВ ТЕБЕРДИНСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА</u> | 64 |
| <u>4.1. Сообщества субальпийского высокотравья</u> | 64 |
| <u>4.2. Сообщества субальпийских болот</u> | 73 |

| | |
|--|-----|
| <u>ГЛАВА 5. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ РАСТЕНИЙ СУБАЛЬПИЙСКИХ ВЫСОКОТРАВНЫХ И БОЛОТНЫХ СООБЩЕСТВ ТЕБЕРДИНСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА</u> | 83 |
| <u>5.1. Высота растений</u> | 83 |
| <u>5.1.1. Субальпийские высокотравные сообщества</u> | 83 |
| <u>5.1.2. Субальпийские болотные сообщества</u> | 86 |
| <u>5.2. Размерные признаки листа у растений сообществ субальпийских высокотравных и субальпийских болот</u> | 91 |
| <u>5.2.1.2. Субальпийские болотные сообщества</u> | 94 |
| <u>5.2.2. Влажная и сухая масса листа</u> | 97 |
| <u>5.2.2.1. Субальпийские высокотравные сообщества</u> | 97 |
| <u>5.2.2.2. Субальпийские болотные сообщества</u> | 103 |
| <u>5.3. Удельная листовая поверхность (SLA) и содержание сухого вещества в листе (LDMC) у растений субальпийского высокотравья и субальпийских болот Тебердинского национального парка</u> | 112 |
| <u>5.3.1 Удельная листовая поверхность (SLA)</u> | 112 |
| <u>5.3.2. Содержание сухого вещества в листе (LDMC)</u> | 118 |
| <u>ГЛАВА 6. ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ РАСТЕНИЙ СООБЩЕСТВ СУБАЛЬПИЙСКОГО ВЫСОКОТРАВЬЯ И БОЛОТ ТЕБЕРДИНСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА</u> | 127 |
| <u>6.1. Конкурентная стратегия (C)</u> | 127 |
| <u>6.2. Стресс-толерантная стратегия (S)</u> | 132 |
| <u>6.3. Рудеральная стратегия (R)</u> | 138 |
| <u>ВЫВОДЫ</u> | 148 |
| <u>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ</u> | 150 |
| <u>Приложение</u> | 180 |

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Выявление механизмов формирования состава и структуры растительных сообществ представляет собой наиболее актуальную задачу современной геоботаники, ботаники и экологии. Существует несколько различных методологических подходов к её решению, среди которых в последнее время анализ функциональных признаков получил наибольшее развитие (Garnier et al., 2016). Этот подход позволяет выявить, с одной стороны, насколько рассматриваемый признак важен для адаптации тех или иных видов растений к условиям местообитания в фитоценозе, а с другой – насколько он способствует доминированию видов в этом сообществе. Направления изменения признаков у доминирующих и недоминирующих видов могут быть сходными, а могут быть противоположными в связи с асимметричной конкуренцией и изменением среды доминантами (Онипченко, 2013; Kichenin et al., 2013). Причиной разнонаправленности этих изменений может быть также разная роль внешних факторов: доминирующие виды больше взаимодействуют с абиотической средой, а недоминирующие – со средой, измененной доминантами (Richardson et al., 2013; Armillas et al., 2021).

Несмотря на относительно невысокое экономическое значение высокогорных экосистем, Кавказ является единственной горячей точкой биоразнообразия, подтвержденной на уровне ЮНЕСКО (Myers et al., 2000). Субальпийские высокоотравья на Кавказе представляют собой уникальный объект для изучения многих вопросов фитоценологии. Эти сообщества подвержены значительным изменениям в связи с изменением климата (изменяется режим температур, снежности, сдвигаются границы между сообществами и горными поясами) (Онипченко и др., 2024). В связи с этим становится очевидной необходимость детального изучения их продукции и функциональных особенностей.

Высокогорные болота также представляют собой важный элемент

горных ландшафтов. На выровненных участках в ряде горных экосистем они могут занимать очень большие площади. Болотные системы имеют важную водорегулирующую и другие функции, они также формируют большие семенные банки, служащие важным стабилизирующим фактором сохранения разнообразия растений в горах (Semenova, 2004). Поэтому изучение состава, структуры высокогорных сообществ с позиций роли функциональных признаков в их формировании представляет актуальную научную проблему.

Цель и задачи исследования:

Основная цель исследования – выявить роль функциональных признаков растений в формировании субальпийских высокогорных и болотных сообществ северо-западного Кавказа.

В задачи работы входило:

1. Определить видовой состав и структуру ценофлоры субальпийских высокогорных и болотных сообществ.
2. Выявить и сравнить функциональные признаки листьев и высоты растений субальпийских высокогорных и болотных сообществ.
3. Оценить вклад эколого-ценотических стратегий видов в формирование состава субальпийских высокогорных и болотных сообществ.
4. Выявить отличия доминирующих видов в субальпийских высокогорных и болотных сообществах по функциональным признакам листьев, высоте и запасам надземной фитомассы, а также эколого-ценотическим стратегиям.

Научная и практическая значимость

Поставленные задачи направлены на решение глобальных и фундаментальных проблем современной ботаники и экологии: выявление флористического состава и механизмов формирования природных сообществ в представленном виде не имеют мировых аналогов. Научная новизна по специальности «Ботаника» определяется выявлением

флористического состава двух типов – субальпийского высокоотравья и субальпийских болот северо-западного Кавказа – одного из мировых центров биологического разнообразия. Научная новизна по специальности «Экология» определяется тем, что впервые в РФ описана роль функциональных признаков в формировании этих сообществ. Впервые определены важнейшие функциональные признаки растений, связанные с их доминированием в изучаемых сообществах.

Северный Кавказ – единственная территория России, признанная ЮНЕСКО мировым центром биологического разнообразия. На базе проводимых исследований возможна разработка рекомендаций по рациональному природопользованию на территории национального парка и за его пределами.

Положения, выносимые на защиту

1. Таксономическая структура и состав растений субальпийского высокоотравья и болот имеет существенные отличия от других высокогорных сообществ. В составе высокоотравных сообществ доминируют представители семейства *Apiaceae* (зонтичные). Для болотных сообществ характерно преобладание *Suraceae* (осоковые).

2. Сообщества субальпийского высокоотравья имеют большую надземную биомассу, в 2-5 раз превышающую таковую для всех других сообществ альпийского и субальпийского поясов Тебердинского национального парка (ТНП). Надземная биомасса болотных сообществ субальпийского пояса сравнима с таковой для субальпийских лугов и наиболее продуктивных сообществ альпийского пояса ТНП.

3. Функциональные признаки листьев растений исследованных сообществ субальпийских высокоотравья и болот значительно отличаются от таковых для случайного набора видов из местной высокогорной флоры. Виды высокоотравных сообществ имеют большие значения площади и массы листа, удельной листовой поверхности (*specific leaf area, SLA*) и меньшее содержание сухого вещества в листе (*leaf dry matter content,*

LDMC). По сравнению со случайным набором видов, растения субальпийских болот имеют меньшие показатели площади и массы листа, SLA и большее значение LDMC. У видов-доминантов эти различия еще более выражены.

4. Для субальпийской растительности северо-западного Кавказа подтверждена гипотеза о специфичности состава различных типов растительности по спектру эколого-ценотических стратегий: доминанты субальпийского высокогорья отличаются от других видов большим вкладом конкурентной (C) и меньшим вкладом рудеральной (R) стратегий, в то время как доминанты субальпийских болот по сравнению с другими видами этих сообществ имели больший вклад стресс-толерантной (S) и меньший рудеральной (R) стратегий.

Апробация работы. Основные положения работы доложены на II Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Актуальные вопросы охраны биоразнообразия на заповедных территориях» (Уфа, 24–26 ноября 2020), на III Всероссийской научно-практической школе-конференции с международным участием «Актуальные вопросы охраны биоразнообразия на охраняемых территориях» (Уфа, 2–3 декабря 2021), на IV Международной научной конференции «Актуальные вопросы охраны биоразнообразия» (Уфа 1–4 ноября 2022), на VII Международной научно-практической конференции «Чтения памяти Н.М. Пржевальского» экологический мониторинг на особо охраняемых природных территориях (Смоленск, 1–3 декабря 2022), на II Международной научно-практической конференции «Куражсковские чтения» (Астрахань, 18–20 мая 2023), на III Молодежной научно-практической конференции с международным участием «Plantae & Fungi» (Владивосток, 25–29 сентября 2023), а также на IV Международной научной конференции «Актуальные вопросы охраны биоразнообразия», посвященной 60-летию Башкирского отделения Русского ботанического

общества и 100-летию со дня рождения профессора Е.В. Кучерова (Уфа, 2–4 октября 2024).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 13 работ, из них 5 статей, индексируемых в системе международного цитирования Web of Science, 3 статьи RSCI и 5 тезисы в разных журналах в РИНЦ.

Личный вклад автора состоит в анализе литературы по теме исследования, сборе полевого материала (взятие образцов биомассы, разбор укосов), изучение высоты растений и функциональных признаков листьев, лабораторных анализах, обработке и осмыслении полученных данных, формулировании выводов и написании текста работы, и участии в подготовке статей по теме диссертации. В 3х рецензируемых статьях диссертант выступает первым автором, личные доклады на конференциях и совещаниях. Текст диссертации написан автором лично.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы (264 источника, из которых 157 на иностранных языках) и приложения. Объем диссертации составляет 193 страницы и включает 10 таблиц, 65 рисунков.

Благодарности.

Автор выражает искреннюю признательность научному руководителю – доценту, зав. лабораторией геоботаники и растительных ресурсов УИБ УФИЦ РАН. д.б.н. Н.И. Федорову и научному консультанту – профессору, зав. кафедрой экологии и географии растений Биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова д.б.н. В.Г. Онипченко за многолетнюю поддержку, формулирование основной идеи и организацию работы. Выражаю благодарность руководству Тебердинского национального парка в лице заместителя директора по научной работе к.б.н. Д.К. Текееву за предоставленную возможность проводить исследования на территории парка, сотрудникам кафедры экологии и географии растений Биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова к.б.н. А.А. Ахметжановой, к.б.н. Т.Г. Елумеевой, к.б.н. К.В. Дудовой, Т.В.

Полошевец и С.Д. Варыбок за предоставленные данные по растительности, Е.А. Игнатовой за определение образцов мохообразных, студентам Биологического факультета МГУ за помощь в сборе материала. Благодарю руководителя УФИЦ РАН, члена-корреспондента АН РБ, д.б.н. В.Б. Мартыненко, а также сотрудников лаборатории геоботаники и растительных ресурсов УИБ УФИЦ РАН д.б.н. Э.З. Баишеву, д.б.н. П.С. Широких, д.б.н. С.Н. Жигунову, Г.В. Шендель и И.Р. Туктамышева за поддержку и консультации. Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РНФ (проект 19-14-00038).

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Надземная биомасса как показатель участия видов в составе сообществ

Анализ функционального разнообразия опирается на значения функциональных признаков и участие видов в составе сообществ. Участие видов в растительном сообществе может быть оценено различными показателями – проективным покрытием, массой, объемом растений, численностью особей, их встречаемостью и др. (Полевая геоботаника, 1964). Для травяных сообществ с ежегодно обновляемой массой надземных побегов их надземная биомасса служит адекватным показателем участия, поскольку она связана с общим количеством ресурсов, поглощенных растением, их роли в накоплении запасов органического вещества, а также часто используется для оценки наземной продукции. Конечно, для оценки участия может быть более корректным использовать общую биомассу (включая подземную), но в реальных полевых условиях это связано с двумя трудно решаемыми проблемами – идентификация и разбор по видам корней, а также оценка их длительности жизни, необходимая для оценки продукции. Поэтому в нашей работе показателем участия выступает надземная биомасса растений, а в настоящем разделе мы рассмотрим терминологию и оценки надземной биомассы травяных сообществ, поскольку в задачи нашей работы входила также оценка состава и структуры фитомассы субальпийских сообществ двух типов.

Биомасса — общая масса живого органического вещества особей одного вида (точнее популяции), группы видов или сообщества в целом, определяемая на единицу площади или объема местообитания (Миркин, Наумова, 2008). Для растений обычно различают надземную и подземную биомассу, она выражается в массе сырого или сухого вещества на единицу

площади среды обитания или объема, что является одним из важнейших понятий экологии (Миркин, Наумова, 2008). Биомасса чаще всего выражается в массе влажного или сухого вещества на единицу площади, или объема ($\text{г}/\text{м}^2$, $\text{г}/\text{м}^3$, $\text{кг}/\text{га}$ и т.д.). Поскольку наибольшую долю живой биомассы растений составляет вода, а ее содержание сильно зависит от влажности воздуха, для сравнительных оценок используют высушенную при высокой температуре до постоянного веса массу растений, т.е. сухую биомассу, иногда называемую «абсолютно сухой» (Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах, 1978).

Биомасса растений – это совокупная масса растительных организмов, присутствующих в биогеоценозе в момент наблюдения, обитающих на определенной площади в определенном объеме. Биомасса растений включает в себя также неживые ткани, имеющие важное функциональное значение и окруженные живыми тканями, например внутренние слои ксилемы деревьев. Как синоним биомассы растений используется также понятие «урожай на корню» (standing crop) (Онипченко, 2013).

По биомассе отдельных компонентов биоценоза, ее распределению в пространстве и изменению во времени судят о количественных соотношениях масс организмов с различным типом питания, о доминировании видов (см. доминанты), о запасе биомассы и т.д. В частности, биомасса планктонных водорослей открытого пруда оценивается в $5,0 \text{ г}/\text{м}^2$, тропических лесов – более $50000 \text{ г}/\text{м}^2$ (Одум, 1986).

Мортмасса растений – масса отмерших, но частично сохранивших анатомическую структуру частей растений в наземных экосистемах. В лесах выделяют опад (листья и другие короткоживущие части растений), отпад (отмершие многолетние части растений – крупные ветви, стволы и т.п.), в травяных сообществах – ветошь (отмершие надземные части растений, обычно сохраняющие связь с живыми растениями) (Онипченко,

2013). В почве выделяют также отмершие подземные органы растений (корни, корневища и др.).

Фитомасса – суммарная масса живых и отмерших частей на единицу площади или объема местообитания. Мы используем термин “фитомасса” для обозначения живых (зеленых) и отмерших (ветошь) органов растений, как прикрепленных, так и лежащих на поверхности почвы (биомасса + мортмасса), как это было принято для Международной биологической программы (Гришина, 1974). Фитомасса является суммой биомассы и мортмассы (фитомасса = биомасса + мортмасса). Различают надземную фитомассу (листья, хвоя, побеги, стволы и ветви деревьев и др.) и подземную фитомассу (корни, корневища, клубни, луковицы и др.). В разных типах растительных сообществ соотношение подземной и надземной фитомассы различно (так, доля подземной фитомассы растений аридных пустынь увеличивается в период засухи и может превышать надземную в десятки раз). Количественно фитомасса также чаще всего характеризуется в массе «абсолютно» сухого органического вещества или заключенного в нем углерода на единицу площади или объема (г/м^2 , г/м^3 , кг/га и т.д.) (Миркин, Наумова, 2012).

Продукция – количество органического вещества, образуемое на единицу площади за единицу времени. Различают первичную продукцию – продукцию автотрофов и вторичную – продукцию животных – фитофагов. Продукцию растений чаще оценивают как нетто-продукцию (без учета дыхания растений, синоним – чистая продукция) в отличие от брутто-продукции, в которую включено дыхание растений (Миркин, Наумова, 2012).

Соотношение между биомассой и мортмассой показывает интенсивность процессов разложения в растительных сообществах. Чем больше биомасса и меньше мортмасса, тем быстрее разлагаются отмершие органы растений. Для характеристики скорости разложения в сообществах используется несколько индексов, такие как коэффициент разложения –

отношение мортмассы к продукции, соответствующий опадо-подстилочному коэффициенту (Богатырев, Телеснина, 2010), и обратная величина – интенсивности разложения опада (Id) (Гришина, 1986).

В глобальном масштабе важнейшими факторами, определяющими продукцию наземных экосистем, выступают обеспеченность влагой, температура (в холодных и умеренных областях), а также поступление элементов минерального питания в почву (Базилевич, 1993; Онипченко, 2013). Анализ дистанционных данных показывает, что влажность почвы является лимитирующим фактором примерно на 70% территории суши, покрытой растительностью (Liu et al., 2020). Показано важное значение влажности почв для продукции тундровых сообществ. Высокой продукцией характеризуются сообщества только на средне- или хорошо увлажняемых почвах (Dagg, Lafleur, 2011). Для альпийских сообществ Тибета выявлено, что продукция гумидных лугов была весьма чувствительна к изменению температуры, её повышение повышало продукцию без усиления водного стресса. В семиаридных степных лугах преобладающим было влияние увлажнения (Chai et al., 2020).

Соотношение биомассы и продукции показывает скорость оборота биомассы в экосистемах, она более высока в травяных сообществах по сравнению с древесными (Риклефс, 1979).

Температура также оказывает влияние на продукцию и биомассу растений. Так, на основании мета-анализа показано, что среднее увеличение биомассы наземных растений в ответ на потепление климата составляет 12,3% (доверительный интервал 8,4–16,3%). Накопление биомассы древесных растений ожидается более значительным (+26,7%) по сравнению с травянистыми (+5,2%) (Lin et al., 2010).

Детальные исследования состава фитомассы и продукции высокогорных экосистем не очень многочисленны. В целом отмечается, что продукция альпийских лугов за месяц вегетационного периода практически не отличается от таковой для многих неаридных экосистем

Земного шара, включая тропические леса (Körner, 1999), она составляет 170–250 г/м² в месяц, а различия в продукции между экосистемами обусловлены преимущественно различиями в длительности вегетационного периода.

Для кобрезиевых альпийских лугов в Тибете (Haibei) изучена структура биомассы и продукция в связи с вопросом о поглощении CO₂ почвами этих сообществ (Wu et al., 2011). Годичная продукция оценивается в 1240 г/м², из них 53% приходится на корни. Общая структура биомассы: надземная 580 г/м², тонкие корни (менее 2 мм) 218 г/м², толстые корни – 440 г/м² (Wu et al., 2011). Надземная продукция альпийских лугов северного Тибетского плато была очень низкой и варьировала от 7,4 до 68,2 г/м² (Wu et al., 2013, 2014). В горах Тибета отмечено одновершинное распределение биомассы и продукции по градиенту высоты, где в нижних частях склонов продукция лимитируется недостатком влаги, а в верхних – низкими температурами (Wang et al., 2013). Суточная аккумуляция C (продуктивность) в Тибете варьировала от 0,15 г/м² до 0,84 г/м². Она зависела от температуры и влажности почвы (Sun et al., 2020). Изучение разногодичных трендов продукции на альпийских лугах Тибета показало, что с потеплением климата отмечается сезонно более раннее развитие растений и более быстрый их рост, но не происходит изменений годичной продукции биомассы. Продукция несколько возрастает в весеннее время, но снижается в осеннее, в связи с усилением засухи (Wang et al., 2020). Лучшая комбинация признаков для объяснения варьирования продукции в высокогорьях Тибета – филогенетическое разнообразие и высота растений (Liu et al., 2015). Большое влияние на продукцию растений в Тибете имеет вечная и сезонная мерзлота. Здесь надземная биомасса положительно коррелировала с подземной биомассой, почвенной влажностью и содержанием органического вещества в почве, но отрицательно – с температурой почвы и мощностью слоя оттаивания. Таяние мерзлоты

может существенно снизить запасы надземной биомассы. Подземная биомасса, напротив, положительно коррелировала с глубиной протаивания и отрицательно с почвенной влажностью (Mu et al., 2018). На кобрезиевом лугу надземная биомасса зависела преимущественно от количества осадков, а в кустарниковом сообществе – от годовой температуры воздуха (Dai et al., 2019). Солнечная радиация в вегетационный сезон в Тибете – основной фактор формирования надземной биомассы в альпийском поясе (связь отрицательная). В сравнении с альпийскими степями, биомасса альпийских лугов больше зависела от климатических факторов и меньше – от почвенных (Cheng et al., 2022).

В Скандинавии (Норвегия) проведен эксперимент по оценке влияния интенсивности выпаса на биомассу альпийских пастбищ. Биомасса альпийских сосудистых растений уменьшалась с увеличением интенсивности выпаса овец, но слегка возрастала при низкой интенсивности выпаса по сравнению с контролем. Невыпасаемые (контрольные) участки были промежуточными по надземной биомассе. Общая надземная биомасса до эксперимента составляла 160 г/м², в ее составе граминоиды 47%, кустарники 31%, разнотравье 12%, мхи и лишайники – 9% (Austrheim et al., 2014).

Исследована структура фитомассы альпийских кустарниковых сообществ в Пиренеях (Illa et al., 2017). Продукция ограничена низкими температурами на северных склонах и низкой доступностью воды на участках с хорошей водопроницаемостью. Наиболее продуктивные сообщества – это сообщества с доминированием *Arctostaphylos uva-ursi*, а также *Dryas* и *Juniperus* (Illa et al., 2017).

В субальпийском поясе гор Калифорнии изучена надземная биомасса в кустарниковых и луговых сообществах. Она составила для сообществ *Chrysolepis sempervirens* 3857 г/м², *Salix orestera* 3360 г/м², *Phyllodoce breweri* 1614 г/м². Влажные и сухие луга имели 377 и 98 г/м² надземной биомассы соответственно (Rundel, 2015).

В высокогорьях Кавказа показано, что биомасса растений в субальпийском поясе существенно выше, чем в альпийском, кроме того, распределение продукции по элементам мезорельефа принципиально различается в этих поясах. При переходе в вышележащие пояса максимальная продукция сообществ смещается от западин в субальпийском поясе к нижним частям склонов (гераниево-копеечниковые луга) в альпийском (Онипченко и др., 2024). В альпийском поясе самая низкая продукция наблюдается на малоснежных участках, занятых альпийскими пустошами, где промерзающая зимой почва имеет очень низкое плодородие в связи с замедленностью биологического круговорота (Онипченко, 1990).

Проведен обширный анализ многочисленных публикаций для выявления связи продукции сообществ (на разных трофических уровнях) и их разнообразия (Cardinale et al., 2006; van Ruijven, Berendse, 2009). Видовое разнообразие было положительно связано с биомассой организмов для всех 4х трофических уровней, как для водных, так и для наземных экосистем. Однако, почти во всех случаях максимальная биомасса сложных сообществ не превышала таковую для наиболее продуктивного вида в монокультуре. Поэтому рассматриваемая закономерность обусловлена преимущественно «эффектом пробы», т.к. с увеличением видового разнообразия увеличивается вероятность включения в пробы более продуктивных видов (Cardinale et al., 2006).

Для горных лугов (Yulong, Yunnan) показана строгая положительная связь разнообразия с продукцией, которая сохранялась при различных воздействиях (выпас, повышение температуры, внесение азота) (Liu et al., 2018). Для степей северного Китая показано, что видовое богатство растений определяет среднегодовую продукцию сообщества, в то время как видовая асинхронность регулирует стандартное отклонение продукции по годам, то есть стабильность сообщества (Chi et al., 2019).

Кроме того, связь продукции и разнообразия часто опосредуется другими факторами, такими как влияние фитопатогенных грибов. Например, Maron et al. (2011) исследовали влияние фунгицидов на продукцию смешанных посевов с разным видовым богатством. Без фунгицида наблюдалась прямая связь продукции и видового разнообразия, в то время при применении фунгицида эта связь исчезала, т.к. фунгицид увеличивал продукцию бедными видами сообществ на 141%, в то время как многовидовых сообществ – только на 33%, выравнивая таким образом продукцию сообществ с разным числом видов растений (Maron et al., 2011).

Производство растений также хорошо изучено в Европейских Альпах. В целом наземная первичная продукция в год альпийских сообществ колеблется для сомкнутых сообществ Альп в пределах 100–400 г/м², составляя в среднем 200 г/м². Подземная продукция составляет 400±200 г/м² (Körner, 1999). Углеродный баланс альпийского луга и трех болот в высокогорьях Альп показал, что дневная фиксация углерода зависела от солнечной радиации и индекса листовой поверхности. Средняя дневная фиксация CO₂ на лугу составила 3,5 г/м², в болотах 1,5–3,4 г/м² (Koch et al., 2008).

Детально исследована продукция и в различных регионах Арктики, как в нашей стране (Базилевич, 1993), так и за рубежом.

В высокоарктической тундре Шпицбергена изучена многолетняя изменчивость наземной биомассы в течение 12 лет. Биомасса варьировала примерно вдвое (23–46 г/м²) в строгом соответствии с летними температурами (van der Wal, Stien, 2014). В тундровых сообществах Швеции первичная наземная продукция составила 15–270 г/м² в год, а общая биомасса изменялась в пределах 330–2450 г/м². В подземной сфере травяных сообществ часто сосредоточена большая часть биомассы сосудистых растений (80%), но часто значительная продукция (до 85%) приходится на наземные органы. Доля мхов и лишайников в

общей биомассе колеблется от 5% до 45% (Carnioli et al., 2009). Локальные изменения в продукции арктических сообществ, связанные с их положением в мезорельефе, могут быть очень существенны и достигать 10–100 кратной разницы. Для высокой Арктики приводятся следующие величины чистой первичной продукции (г/м² в год): полярные пустыни 1, полупустыни 35, эвтрофные болота 140; для низкой Арктики величины существенно выше: полупустыни 45, заросли кустарничков 375, эвтрофные болота 220, высокотравные сообщества 1000, кочкарные и кустарничковые тундры 225 (Callaghan et al., 2004). С 1960 по 2000 год для влажной прибрежной тундры Аляски отмечены тренды повышения температуры и осадков и снижение выделения CO₂. (Callaghan et al., 2004). При исследовании динамики биомассы в тундровом высокоарктическом сообществе в Канаде в течение 27 лет (1981–2008) показано увеличение надземной продукции, увеличение участия мохообразных и вечнозеленых кустарничков, на фоне относительно стабильного участия листопадных кустарничков, разнотравья, граминоидов и лишайников. Высота покрова растений также увеличилась (Hudson, Henry, 2009).

Большой вклад в биомассу и продукцию в тундрах вносят мохообразные. Так в субарктике (Абиско, Швеция) исследовали продукцию мохообразных (куртинки *Polytrichum piliferum* и *Sphagnum fuscum*) в весенний и летний период (Street et al., 2012). Расчетная брутто-продукция на 1 кв. м за период март–ноябрь составила для *Polytrichum piliferum* около 360 г С и для *Sphagnum fuscum* – 112 г С, что составляет около 90% и 30% от брутто-продукции сосудистых растений за тот же период. В весенний период (до полного распускания листьев сосудистых растений) продукция *Polytrichum* втрое превышала продукцию сосудистых растений (Street et al., 2012).

Изучение биомассы и продукции растительных сообществ важно с нескольких точек зрения. Эти показатели связаны с потенциальным депонированием углерода в экосистеме, а также имеют различное влияние

на видовое разнообразие сообществ и наоборот. Поддержание биологического разнообразия – это одна из важнейших экосистемных функций естественных сообществ (Bennett, 2017).

Долговременные наблюдения на широком спектре используемых лугов в Германии показали, что влияние климата, видового и функционального разнообразия на продукцию луговых сообществ зависит от внесения удобрений и частоты скашивания (Bernhardt-Römermann et al., 2011). Максимальная биомасса достигалась при средней частоте скашивания. Относительная важность количества осадков была наибольшей при высокой частоте скашивания. Относительная роль температуры была высокой при низком уровне нарушений (скашивания) на неудобряемых лугах. Функциональное видовое разнообразие оказывали наибольшее влияние на надземную биомассу лугов при частом скашивании на неудобряемых и удобряемых участках соответственно. Функциональная дивергенция растений была наиболее важна на часто косимых удобряемых лугах (Bernhardt-Römermann et al., 2011).

Tilman et al. (2014) дали обзор влияния разнообразия на продукцию и другие экосистемные функции. Комплексы из многих видов примерно вдвое продуктивнее монокультур (мета-анализ Cardinale et al., 2007) и эта разница увеличивается со временем. У этого явления много причин, среди которых межвидовая комплементарность, большее использование лимитирующих ресурсов, снижение влияния фитофагов и фитопаразитов, обратные связи с циклами биогенов. May (1974) считал, что высокое разнообразие ведет к увеличению стабильности, даже если индивидуальная популяционная стабильность видов невысока. Ряд моделей подтвердили эту точку зрения. При увеличении длительности экспериментов возрастает частота случаев, когда смешанные посевы превосходят по урожаю наиболее продуктивные из монокультур (Cardinale et al., 2007). В экспериментах (Tilman et al., 2006) на 13 год 16-ти видовой посев был также примерно вдвое урожайнее монокультур, в то время как в

начале эксперимента он был лишь на 70% продуктивнее монокультур. Многовидовые посевы были значительно меньше подвержены инвазиям (Knops et al., 1999), эта закономерность была подтверждена и специальными экспериментами с подсевами семян (Fargione et al., 2003).

В горах Центрального Тибета проверяли гипотезу об одновершинном распределении биомассы и продукции по градиенту абсолютной высоты, где в нижних частях склонов продукция лимитируется недостатком влаги, а в верхних – низкими температурами (Wang et al., 2013). Как надземная, так и подземная биомасса на огороженных от выпаса и неогороженных участках возрастала с высотой до уровня 4950–5100 м абс. высоты, а затем снижалась с высоты 5100 м.

В травяных сообществах Чехии исследовали связь продукции и разнообразия для площадок разного размера. Показано, что для мелких площадок характерна отрицательная связь разнообразия и продукции, в то время как в более крупном масштабе значимой связи не выявлено (Simova et al., 2013).

1.2. Функциональные признаки растений

Функциональные признаки – это признаки организма, которые прямо или косвенно влияют на его приспособленность, под которой в биологии понимается эффективность передачи своего генетического материала следующему поколению (Garnier et al., 2016). Они напрямую связаны с основными функциями (рост, накопление биомассы, выживание, репродукция) и косвенно влияют на приспособленность организма в данных условиях, к примеру, размер и площадь листа, сухая и водонасыщенная масса листа, масса семян, содержание химических элементов в листе, способ диссеминации, экобиоморфа. Эти признаки характеризуют разные уровни организации от клеток до организмов (Violle et al., 2007; Garnier et al., 2016). Они важны как для оценки воздействия

растений на среду обитания, так и влияния среды на отдельные организмы и сообщества (Дудова и др. 2019).

Функциональное разнообразие оценивается по характеру распределения функциональных признаков в сообществе (Garnier et al., 2016). Многие вопросы функционирования экосистем связаны с оценкой функционального разнообразия (Flynn et al., 2009; Garnier et al., 2016) и динамикой фитоценозов (Pavoine et al., 2011; Chalmandrier 2014; Carlson et al., 2015; Chalmandrier et al., 2015). Функциональное разнообразие связано с динамикой, устойчивостью, продукцией, балансом элементов минерального питания и многими другими характеристиками функционирования экосистемы (Tilman, 2001; Schleuter et al., 2010). Часто рассматривают два основных подхода для характеристики функционального разнообразия фитоценозов: во-первых, это средние и средневзвешенные значения функциональных признаков, а во-вторых – это индексы функционального разнообразия, которые описывают вариабельность признаков внутри сообщества. В первом случае рассчитывают средние или средневзвешенные величины признаков в сообществе для статистического сравнения с таковыми, рассчитанными при случайной выборке видов из местного пула (de Bello et al., 2012; Garnier et al., 2016). В настоящее время предложено несколько индексов для характеристики функционального разнообразия (Petchey, Gaston, 2002; Zoltan, 2005; Pakeman, 2011; Komac et al., 2015).

Функциональный подход к изучению растительных сообществ оформился к концу прошлого века и продолжает развиваться. Часто используют подходы, базирующиеся на анализе связей признаков с изменениями условий среды обитания и вариабельностью растительных сообществ (Lavorel, Gamier 2002). В начале функциональной структурой сообщества считали участие и разнообразие функциональных групп растений (Garnier et al., 2016). Эти группы устанавливали на базе различий между видами по жизненным формам, морфологии, стратегиям

поглощения элементов минерального питания и других ресурсов и т. д. (McIntyre et al., 1995; Chapin et al., 1996; Gitay, Noble, 1998). Далее было установлено, что использование функциональных групп как таковых менее информативно, чем прямая работа со значениями функциональных признаков (Lavorel et al., 1997; Garnier et al., 2016). С целью стандартизации данных разработаны методические рекомендации для измерений (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy, 2013), а сами данные включаются в мировые базы данных различных функциональных признаков (Poschlod et al., 2003; Kleyer et al., 2008; Kattge et al., 2011, 2020).

В последние годы активно развивается использование функционального подхода (Carlson et al., 2015; Thuiller et al., 2015; Faucon et al., 2017; Funk et al., 2017; Fontana et al., 2017; Thomas, Vesk, 2017, O'Brien et al., 2017). Однако два связанных вопроса в настоящее время не получили достаточного развития, хотя и представляют большой научный интерес:

1) насколько виды, образующие сообщество, отличаются по средним значениям функциональных признаков от таковых для случайных выборок (с таким же числом видов) из местной флоры;

2) насколько различаются средние значения функциональных признаков видов в сообществе от средневзвешенных (по «весу», т.е. участию видов), что позволяет определить, насколько величины этих признаков выше или ниже у доминантов в сравнении с остальными видами (Дудова и др. 2022).

Функциональное разнообразие оценивает разнообразие функциональных признаков организмов в сообществе. Pavoine et al. (2011) привели свидетельства корреляций между функциональным и филогенетическим разнообразием (показатель биоразнообразия) на полевых и имитационных данных. Mason et al. (2005) рассматривают разнообразие между видами внутри сообществ (альфа разнообразие). Однако, при анализе функционального разнообразия надо учитывать

изменчивость признаков внутри видов, а также между сообществами (бета разнообразие) и на региональном уровне (гамма разнообразие). Альфа разнообразие внутри сообщества может быть разложено на межвидовые и внутривидовые компоненты. В то же время функциональное и филогенетическое разнообразие могут быть слабо скоррелированы (Gerhold et al., 2013).

Так, например, изучена связь распространения видов с 12 функциональными признаками растений на территории Нидерландов на основе анализа базы данных по 7644 описаниям по 43 типам растительных сообществ (Douma et al., 2012). Функциональный состав на базе 7 функциональных признаков объясняет до 80% варьирования флористического состава, что показывает ведущую роль этих признаков для процессов формирования состава рассматриваемых растительных сообществ. Величины почти всех изученных признаков показали значимые отличия между сообществами. До 58% описаний могут быть корректно отнесены к соответствующим типам растительности на основании значений 7 функциональных признаков. Комбинация признаков лучше отражала приуроченность к сообществам, чем индивидуальные признаки (Douma et al., 2012).

В Тибете исследована функциональная структура субальпийских луговых сообществ разного сукцессионного возраста (3, 5, 9, 12 лет после забрасывания полей ячменя и ненарушенные) (Zhang et al., 2015). Из абиотических факторов только содержание фосфора в почве показало линейный сукцессионный тренд в зависимости от возраста. Влажность почвы и содержание азота были положительно связаны с функциональным разнообразием внутри сообщества. Сравнение со случайными моделями показало значимый дивергентный тренд в начале сукцессии (3 и 5 лет) и значимый конвергентный на площадках большего возраста (9, 12 лет и ненарушенных). Средневзвешенный для сообщества размер семян увеличивался в ходе сукцессии (Zhang et al., 2015).

Исследовали внутри- и межвидовую изменчивость функциональных признаков на высотной трансекте альпийских и субальпийских сообществ в Новой Зеландии (перепад высот 900 м). Использовали 5 признаков листьев (площадь листа и удельная листовая поверхность, содержание N и P, содержание сухого вещества) для 31 вида доминирующих и не доминирующих видов растений. Выделяли видоспецифичный отклик и отклик на уровне сообществ на изменение абсолютной высоты (Kichenin et al., 2013). С увеличением абсолютной высоты (и деградацией почвы) доминируют виды с более высокими концентрациями N и P, тогда как внутри видов эта концентрация снижается. Использование взвешенных и невзвешенных средних дает разную информацию: невзвешенные оценки больше зависят от конкретных вариаций признаков, тогда как взвешенные оценки зависят от доминирующих видов (Leps et al., 2011; Perez-Ramos et al., 2012).

В работе Kichenin et al. (2013) также показано, что площадь поверхности листа и удельная листовая поверхность (specific leaf area – SLA) обычно уменьшались с увеличением абсолютной высоты и содержанием сухого вещества для отдельных видов. Невзвешенная средняя площадь листьев и SLA также уменьшались с высотой, сухое вещество увеличивалось, но содержание N и P существенно не менялось (Kichenin et al., 2013).

По Westoby (1998) существует 3 относительно независимые группы признаков:

- 1) связанные с поглощением и использованием ресурсов,
- 2) описывающие размеры растений
- 3) характеризующие способность к половому размножению.

В связи с ними в качестве основных признаков изначально использовали удельную листовую поверхность (SLA – specific leaf area, площадь единицы массы листа), высоту, массу семян (Westoby, 1998). В настоящее время спектр измеряемых признаков гораздо шире.

Выделяют группу сильно изменчивых признаков: площадь листа, содержание углерода, фосфора и азота в листе, группу признаков со средней изменчивостью: высота, содержание сухого вещества листьев и удельная листовая поверхность (Kazakov, 2014). Виды, обитающие в разных средах, обладают разными врожденными характеристиками с разной вариабельностью, и такие различия имеют адаптивное значение (Garnier et al., 2016).

Эффективность поглощения и ассимиляции ресурсов лучше объясняется параметрами листьев (площадь, масса, SLA, сухое вещество листа (LDMC), минеральное питание), поскольку учитываются скорость роста растений, скорость фотосинтеза и эффективность использования азота и других элементов (Onoda et al., 2017; Bucher et al., 2021; Rada et al., 2021; Jardine et al., 2020). Кроме того, их экологически высоко пластичные свойства играют ключевую роль в фотосинтезе и конкурентоспособности растений.

Площадь листа может изменяться более чем на 5 порядков и зависит от климатических условий регионов: крупнолистные виды преобладают во влажных, жарких и солнечных условиях, мелколистные виды характерны для сухих, жарких и солнечных условий, а также для высоких широт и высокогорий (Wright et al., 2017).

Использование площади листьев также широко распространено и является наиболее часто измеряемым функциональным признаком (Kattge et al., 2011). При небольшом размере листьев легче поддерживать благоприятную температуру (небольшой пограничный слой воздуха) и высокую эффективность использования воды (Givnish, Vermeij, 1976). Было показано, что листья меньшего размера чаще встречаются у растений в более прохладных, сухих средах обитания с низким содержанием элементов минерального питания (Niinemets et al., 2007). Изучение функциональных свойств листьев связывает их изменчивость с климатом окружающей среды и почвенными градиентами. Например, сравнительное

исследование лесов в Китае и Северной Америке показало, что средний размер листьев хорошо коррелирует с климатическими факторами и первичной продуктивностью экосистемы (Li et al., 2020). В лесах Андо-Амазонии с абсолютной высотой возрастает плотность листьев, содержание воды в листьях, неструктурные углеводы и полифенолы (Asner et al., 2017). Установлено, что внутривидовые и межвидовые изменения признаков могут происходить по градиенту в разных направлениях (Onipchenko et al., 2020), с увеличением абсолютной высоты для отдельных видов площадь и SLA в целом уменьшались, а содержание сухого вещества увеличивалось.

Удельная листовая поверхность (SLA) — одна из самых простых, быстрых и эффективных характеристик для измерения (Westoby, 1998). Она отрицательно коррелирует с длительностью жизни листьев и положительно скоррелирована с максимальной интенсивностью фотосинтеза на единицу массы (Wright et al., 2004). Эта особенность выражает собой «компромисс» (trade-off) между быстрым вкладом ассимилятов в продукцию (высокая SLA, низкое LDMC) и эффективным сохранением этих ассимилятов (низкая SLA, высокое LDMC) (Garnier et al., 2001). Следовательно, SLA увеличивается в ответ на доступность элементов минерального питания из-за высокой скорости роста растений и значительно снижается с увеличением освещенности (Poorter et al., 2010). Сравнительное исследование связи различных функциональных признаков с изменением факторов внешней среды показало, что сухое вещество является лучшим индикатором богатства почвы, а SLA — лучшим индикатором светового режима (для деревьев) (Hodgson et al., 2011).

Другим очень репрезентативным и при этом легко измеряемым функциональным признаком выступает **вегетативная высота растения**. Она измеряется как наименьшее расстояние между верхней границей основных фотосинтетических тканей растений и уровнем субстрата (Cornelissen et al., 2003). Высота аллометрически связана с такими

признаками растения, как диаметр стебля, средняя площадь поперечного среза корня, длина корней, надземная биомасса (Cornelissen et al., 2003; Osada, 2011). Она является лучшим показателем размеров растения, поэтому играет особо важную роль в процессе специализации видов и видообразования (Boucher et al., 2017). Более высокие растения в сообществе получают конкурентное преимущество в борьбе за свет, эффективнее опыляются и распространяют семена. В некоторых случаях вместо высоты растения используют признаки «высота полога» (Westoby et al., 2002; Reich et al., 2003; Caccianiga, 2006) или «максимальная высота» (Kraft, Ackerly, 2010; Lebrija-Trejos et al., 2010). Измерения высоты часто используются в работах по функциональной фитоценологии (Westoby, 1998; Petchey, Gaston, 2002; Lavorel, Garnier, 2002; Reich et al., 2003; Dorado et al., 2006; Woodruff et al., 2009; Ambrose et al., 2009; Pakeman, 2011). В частности, ряд исследований выполнен для альпийских фитоценозов (Carlson et al., 2015; Chalmandrier et al., 2015). Для высокогорных поясов характерно большое разнообразие местообитаний на небольших площадях, сильное влияние отбора среды на состав и структуру растительных сообществ, слабая устойчивость к нарушениям, различные мезоклиматические градиенты, связанные с характеристиками рельефа. Все это дает большие возможности для проведения сравнительных исследований высоты и других функциональных признаков (Onipchenko, 2002; Körner, 2003).

Для тундровых растительных сообществ сделана попытка предсказать параметры углеродного цикла с помощью трех функциональных признаков растений (высота, содержание сухого вещества в листе – LDMC (leaf dry matter content), SLA). Высота растений была наиболее важным признаком для всех параметров углеродного цикла, кроме скорости поглощения С. Сообщества с большей высотой имели более мощный поток С и его накопление в надземной биомассе. Растения с высокой SLA и низкой LDMC отличались более интенсивным

фотосинтезом, а их сообщества высоким экосистемным дыханием и поглощением С почвой (Harpponen et al., 2022).

Средневзвешенные величины SLA для сообществ и варьирование этого показателя снижается при увеличении широты местности, что свидетельствует о наличии абиотического фильтра для этого признака. Для низкогорий показана большая, чем случайная, вариация функциональных признаков, объясняемая биотическим фильтром. В тропиках и по широтному градиенту отношение внутривидовой к межвидовой вариабельности отрицательно скоррелированы с видовым разнообразием сообществ. Высотный градиент отличается от широтного меньшим видовым пулом и площадью сообществ, а также усилением изоляции (Lomolino, 2001).

1.3. Эколого-ценотические стратегии растений в рамках функционального подхода

Согласно Т.А.Работнову (1985) стратегия жизни вида растений обусловлена совокупностью приспособлений, из-за которых он может произрастать вместе с другими растениями. Б.М. Миркиным и Л.Г. Наумовой (1998) составлен обзор типов стратегий видов растений. Наибольшее распространение имеет концепция Ф. Грайма (Grime, 1974, 1979, 2001; Grime, Pierce, 2012), которая базируется на отношении видов к важнейшим комплексным факторам среды – стрессу и нарушениям. Система фитоцено типов, предложенная Л.Г. Раменским (1935, 1938), схожа с концепцией Ф.Грайма. Но в своих дальнейших исследованиях Л.Г.Раменский детально не разработал эти представления, и 40 лет спустя независимо и с несколько другой позиции они были описаны Ф.Граймом

(Grime, 1977). Он рассматривает функциональную классификацию видов растений как проявление их стратегий. Под стратегиями Ф.Грайм понимал «группы сходных или аналогичных, генетически детерминированных признаков, которые часто могут повторяться среди видов или популяций растений и вызывать у них сходство в экологических свойствах» (Grime, 2001). Стресс – это «набор явлений, ограничивающих фотосинтетическую продукцию, например, как недостаток света, воды и элементов минерального питания или неблагоприятные температуры» (Grime, 2001:7). Нарушения «связаны с полным или частичным разрушением уже образованной биомассы растений и возникают как результат деятельности фитофагов, патогенов, человека или других факторов» (Grime, 2001:8). По сочетанию этих факторов выделяется 4 типа местообитаний и 3 типа стратегий – конкуренты, стресс-толеранты и рудералы. Грайм считал, что существование при сильном стрессе и нарушениях вряд ли возможно. **Виды-конкуренты** произрастают и могут доминировать на богатых ЭМП почвах с низким уровнем нарушений (Онипченко и др., 2020). Для местообитаний **стресс-толерантов** характерны различные неблагоприятные факторы среды в сопряжении с бедностью почвы ЭМП. **Рудералы** типичны для условий со значительным уровнем нарушений (Онипченко и др., 2020).

Растения С – конкурентной стратегии типичны для богатых ЭМП почв, они имеют относительно высокую скорость роста, высокие побеги, четко определенный максимум листовой продукции, соответствующий периоду максимальной потенциальной продуктивности, и часто с быстрым укоренением (Grime et al., 1988). Конкуренты вносят небольшую часть продукции в защитные вещества и структуры, их репродуктивное усилие относительно невелико (Garnier et al., 2016). Конкуренты представлены многолетними травами, кустарниками и деревьями (Garnier et al., 2016). Конкурентная стратегия типична для ряда видов растений субальпийских высокогорий северо-западного Кавказа (Дудова и др., 2019).

S – стресс-толеранты адаптированы к неблагоприятным условиям среды, прямо (бедные почвы) или косвенно (низкие температуры, недостаток влаги, засоление) ограничивающим доступность почвенных ресурсов. Они хорошо адаптируются к временным изменениям ресурсов (Grime, 2001). Стресс-толеранты характеризуются низкой относительной скоростью роста (relative growth rate, RGR), это, в основном, вечнозеленые растения с различными вариациями образования листовой продукции без четких пиков, разными формами роста побегов. Вклад в семенное размножение невысок. Опад небольшой, жизненные формы растений-стресс-толерантов представлены многолетними травами, кустарниками и деревьями, также к стресс-толерантам относятся лишайники (Grime et al., 1988).

R – рудералы растут на сильно деградированных территориях (там, где нарушения отчуждают биомассу или нарушают растительный покров). Для рудералов характерны высокая относительная скорость роста, короткая продолжительность жизни, высокая морфологическая пластичность (Онипченко, 2014), ограниченное распространение и низкий прирост при редком опаде. Большая часть продукции используется для производства семян. Типичные рудералы – однолетние травы (Garnier et al., 2016).

Чистое разделение C, S и R возможно в экстремальных условиях жизни и, таким образом, происходит только в части местообитаний растений. Соответственно, J.P.Grime (1979) выделяет четыре «вторичные» стратегии, встречающиеся в средах с различным сочетанием уровня нарушений и стресса: конкурентные рудералы (CR), стресс-толеранты рудералы (SR), стресс-толеранты конкуренты (CS) и виды «CSR», приспособленные к умеренным стрессовым условиям, обусловленным конкурентным влиянием (Grime, 2001). Также J.P.Grime (1979) отмечает, что стратегии могут различаться из-за неоднородности окружающей среды.

Свойства листьев, масса семени, размер растений и фенологические параметры первоначально были использованы для количественного определения стратегии (Pearce et al., 2013). Эти признаки позволили оценить относительную скорость роста и конкурентоспособность вида (Garnier et al., 2016). Однако, многие признаки тесно связаны друг с другом, поэтому рекомендуется уменьшить их число. Затем S. Pierce с соавторами (Pierce et al., 2017) разработали количественный метод оценки вклада стратегий Грайма, основанный на 3 легко измеряемых признаках листьев: сухой и влажной (водонасыщенной) массе и площади. Этот метод основан как на многомерной статистике и принятых представлениях об усилении свойств конкурентности при увеличении площади листа, рудеральности – при интенсификации метаболизма и увеличении содержания воды в листе (до границы суккулентности) и стресс-толерантности – при снижении размеров листа и удельной листовой поверхности, так и экспертной корректировке алгоритма, в которой принимали участие многие коллективы ученых в разных странах (Pierce et al., 2017, Онипченко и др., 2020). В нашем исследовании мы используем именно этот подход. Свойства листьев и LAI – leaf area index – индекс листовой поверхности (общая площадь листьев на единицу площади территории) оказались легко диагностируемыми с помощью аэрофотоснимков и могут служить индикатором комплексной стратегии CSR для больших площадей растительного покрова (Kattenborn et al., 2017).

Ф. Грайм (Grime, 2001) предполагает, что из-за сильного «стресса» в высокогорных местообитаниях преобладают растения стресс-толерантной стратегии. Однако есть исследования, подтверждающие наличие широкого варьирования растений по показателям стратегий в сообществах выше границы леса (Онипченко и др., 2020). Адаптация этих стратегий связана с благоприятными условиями для развития высокопродуктивных сообществ с доминированием конкурентов, а также локальными нарушениями,

связанными с активной деятельностью мелких млекопитающих (Onipchenko et al., 2009).

Биомы с разным климатом содержат виды, существенно отличающиеся по вкладам CSR стратегий, примеры таких видов приведены на рисунке 1 (по Pierce et al., 2017).

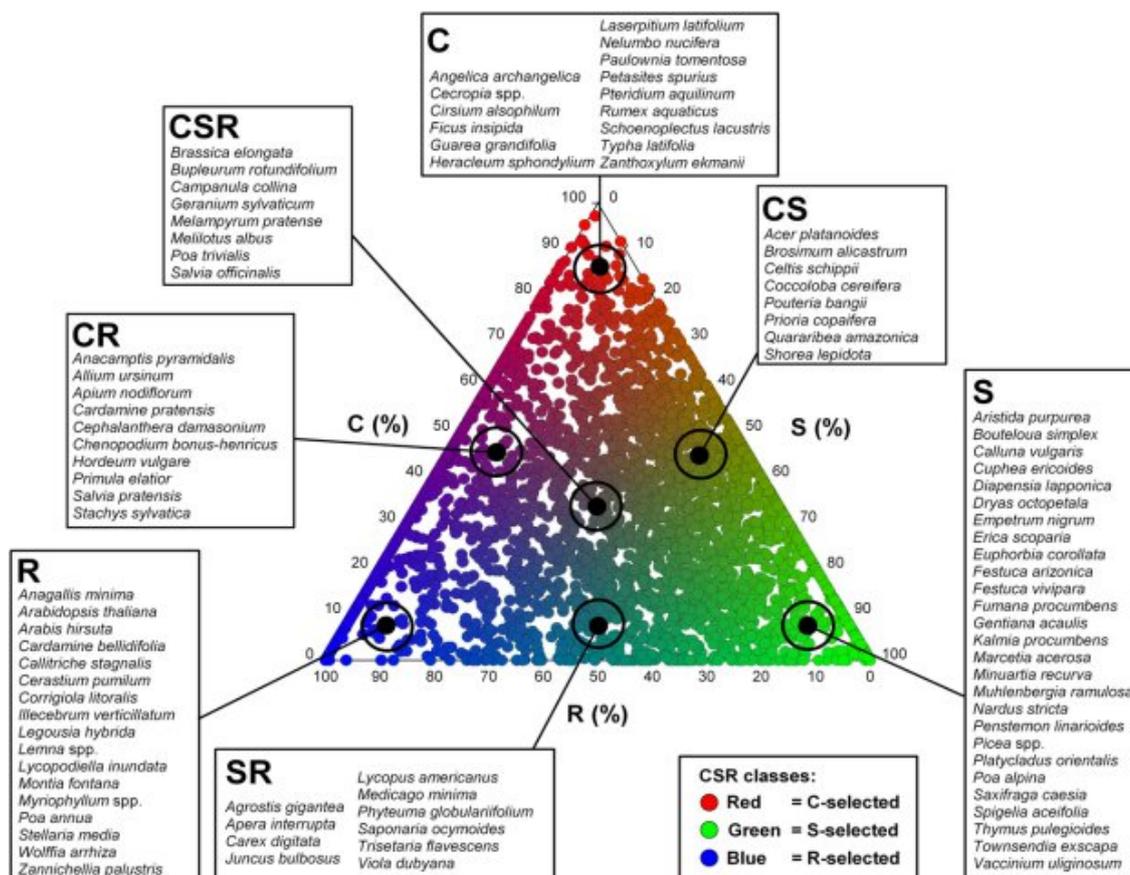


Рисунок 1.1. Относительная доля (%) видов с C-, S - и R-стратегиями для 3068 сосудистых растений, измеренная в естественных местообитаниях по всему миру с использованием глобально калиброванного инструмента анализа CSR "StrateFy". Названия видов распределены по 7 стратегиям (C, CS, CR, CSR, S, SR и R), предложенных Ф. Граймом (по Pierce et al., 2017).

В работе Pierce et al. (2017) показано, что на разных стадиях развития сообщества преобладают растения разных стратегий. Стратегия R

доминирует в пионерных сообществах, стратегия SR – у растений средних стадий сукцессий, а стратегия S (стресс-толеранты) характерна для растений климаксного сообщества. В этой работе также были изучены стратегии растений в разных биомах. Растения в тропических и субтропических биомах больше демонстрировали стратегии CS/CSR, в широколиственных и хвойных лесах умеренного пояса доминировали стратегии SR/CSR и так далее. Растения разных жизненных форм также группируются по разным стратегиям: древесные растения CS, кустарники – S/CSR, однолетние травы – R/CSR, многолетние травы – SR/CSR, лианы – CS/CSR, злаки –S/CSR. Разные семейства также имели свои преобладающие стратегии:

R: Brassicaceae, Campanulaceae, Caryophyllaceae, Plantaginaceae,

S: Cyperaceae, Ericaceae, Juncaceae, Salicaceae,

C: Apiaceae (Pierce et al, 2017).

Сравнение результатов определения стратегий по трем функциональным признакам листьев с результатами ISP (Integrated Screening Programme) (Grime et al., 2007) показало неплохое соответствие, однако только 8% видов соответствуют всем трем стратегиям, но 56% видов различаются только на 1 градацию, 97% видов различаются не более, чем на 2 класса.

Критика «стратегий» Грайма заключается в том, что понятия стресса и нарушения носят качественный, а не количественный характер (Stearns, 1976). В настоящее время нет единого мнения о том, какие показатели окружающей среды следует измерять для точного и последовательного описания оси стресса и нарушения, возможна ситуация, когда рассматриваемый как экстремальный стресс (или нарушение) в одном исследовании, может быть рассмотрен в качестве умеренного стресса (или нарушения) в другом (Garnier et al., 2016).

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РАЙОНА РАБОТ

2.1. География и геология

Исследованные нами растительные сообщества находятся на территории Тебердинского национального парка (ТНП), который расположен на северном макросклоне Главного Кавказского хребта, в Карачаево-Черкесской Республике. ТНП имеет два основных участка: Архызский (ущелье Кизгич, 15,6 тыс. га) и Тебердинский (верховья р. Теберда, 69,4 тыс. га). Общая площадь ТНП около 85 тыс. (Воробьева, Онипченко, 2001). В состав ТНП входит высокогорный биосферный полигон, соединяющий участки вблизи Главного Кавказского хребта до Кавказского заповедника.

ТНП располагается преимущественно в области высокогорий: более 80% его площади лежит на высоте более 2000 м н.у.м. Рельеф ТНП сильно фрагментирован и характерен для высокогорных ландшафтов северного склона Кавказа. В южной части ТНП ограничен Главным Кавказским хребтом с вершинами Домбай-Улген (4048 м над ур. моря), Белалакая (3859 м над ур. моря), Софруджу (3785 м над ур. моря), Аманауз (3757 м над ур. моря), и хребет Чотча (3637 м над ур. моря). На востоке ТНП ограничивают вершины Даутско-Тебердинского водораздела: Кышкаджер (3822 м), Назлы (3819 м), Шайтан-Тау (3150 м), а в западной части ТНП – Аксауто-Тебердинским водоразделом. От этого западного водораздела отходят хребты Азгек и Бадук (Тушинский, 1957).

Основную роль в формировании современного рельефа территории парка сыграло многовековое воздействие трех основных факторов: геологическое строение (тектоника и литология), древнее оледенение, флювиогляциальная эрозия. Г.К. Тушинский (1957) разделил территорию современного ТНП на две части, резко различающиеся по характеру

рельефа. Одна из них высокогорная, с крутыми склонами, с резким рельефом, острыми вершинами, обилием скал и большим распространением осыпей и россыпей. На этой территории растительность и почвенный покров слабо развиты в связи с преобладающими процессами усиленного выветривания и денудации. Другая область (среднегорная) отличается более сглаженными чертами рельефа, склонами с различной крутизной, редким выходом (обнажением) горных пород на дневную поверхность и незначительным развитием осыпей. В этой области физическое выветривание идет медленнее в связи с хорошо развитым растительным покровом и более слабым выносом продуктов выветривания. Только после больших пожаров здесь могут наблюдаться вторичные, практически не зарастающие на крутых склонах, осыпи. В этой области верхние части склонов долин чаще выпуклые, а нижние – вогнутые, поэтому многие склоны имеют выпукло-ступенчатую форму.

В ТНП встречаются только силикатные кристаллические и метаморфические породы. По геологическому строению территорию парка можно разделить на 4 литологические зоны, лежащие параллельно водораздельной линии Главного Кавказского хребта (Тушинский, 1957). Геологическое строение территории формирует основные свойства почвообразующих пород. Очень слабая их податливость выветриванию ведет к формированию почвенного профиля небольшой мощности, с высокой скелетностью (каменистостью) почв. Преобладающей почвообразующей породой выступает кора выветривания гранитов и метаморфических пород, но в поймах рек – аллювиальные и моренные отложения (Тушинский, 1957).

Ранее на территории парка отмечали наличие 109 ледников, общей площадью 74,3 кв. км., в настоящее время как число, так и площадь ледников сильно сокращаются в связи с процессами изменения климата. Главный Кавказский хребет все еще отличается большими размерами

современного оледенения и относительно низким положением снеговой линии (Тумаджанов, 1963).

Хребты в северной части национальной парка практически лишены современного оледенения, а их верхние части выположены покровным плейстоценовым оледенением (Щербакова, 1973). На склонах хребтов обычны цирки и кары, говорящие о недавнем существовании мелких висячих ледников (Тушинский, 1957).

2.2. Гидрология

Источниками воды в многочисленных реках ТНП выступают осадки, таяние ледников и снежников. Основные реки Тебердинского участка национального парка – Аманауз, Алибек, Домбай-Ульген, Большой Хутый, Гоначхир (образуется слиянием рек Северный Клухор и Буульген). (Серебряков, 1957). Слияние рек Аманауза и Гоначхира образуют Теберду – главную реку парка с правыми притоками Гедейж, Улу-Муруджу, Шумка и Джемагат и левыми притоками Малый Хутый, Бадук, Большая и Малая Хатипара, Муху (Серебряков, 1957). Помимо этих крупных рек, на склонах можно встретить многочисленные небольшие безымянные речки.

На территории ТНП выявлено до 50 озер, имеющих карстовое и моренное происхождение, среди которых наиболее известными являются Азгекские, Бадукские, Клухорские, Муруджинские озера и озеро Кара-Кель (Серебряков, 1957).

2.3. Климат

Климат района умеренно континентальный, с небольшой амплитудой температур в течение года и относительно высокой среднегодовой температуре. Этот климат характерен для зональной растительности широколиственных лесов низкогорий.

Пестроту климатических условий на территории ТНП определяют следующие факторы – абсолютная высота (средняя температура снижается на $0,5-0,6^{\circ}$ на 100 м подъема) и степень удаленности от водораздельного гребня Главного Кавказского хребта (чем дальше к северу, тем меньше выпадает осадков). Для южных районов ТНП важнейшим климатообразующим процессом выступает перенос через Главный хребет влажных воздушных течений, идущих с Черного моря (Тумаджанов, 1963). Здесь проявляются особенности, характерные для морского типа климата (небольшие годовые колебания температур, высокая относительная влажность воздуха и обилие осадков).

При удалении от Главного Кавказского хребта к северу последовательно повышается сухость климата, происходит существенное уменьшение зимних осадков и сокращение зимнего периода. Количество осадков в Домбае почти вдвое выше, чем в городе Теберда (1344 мм в год и 695 мм в год соответственно), а в области Главного Кавказского хребта выпадает до 3000 мм осадков в год (Тумаджанов, 1963). Длительность сохранения снежного покрова в Теберде - около трех месяцев, в Домбае — около пяти (Тумаджанов, 1963).

С повышением абсолютной высоты количество осадков увеличивается до высоты около 2200 м, а выше несколько снижается. В верхних поясах гор снег лежит в целом дольше, чем в долинах. Высота снеговой линии в пределах парка колеблется от 2900 м н.у.м. на юге и до 3400 м на севере (Тумаджанов, 1963; Серебряков, 1957).

Большой перепад абсолютных высот (от 1260 до 4040 м) формирует вертикальную климатическую поясность. С увеличением высоты снижается континентальность, характеристики приближаются к влажному приморскому типу климата. В городе Теберда средняя температура лета $+14,5^{\circ}\text{C}$, зимы $-2,1^{\circ}\text{C}$. В Домбае температуры ниже - $+12,8^{\circ}\text{C}$ и -5°C , соответственно. В Теберде среднегодовая температура $+6,9^{\circ}\text{C}$, в Домбае $+4,3^{\circ}\text{C}$ (Тумаджанов, 1963).

Можно четко выделить три вертикальных климатических пояса – нивальный, горно-луговой (включая альпийский и субальпийский) и горно-лесной (Серебряков, 1957). Для нивального пояса типичны более резкие колебания температур и меньшее количество осадков по сравнению с поясом максимального их выпадения, который находится в пределах 1800-2200 м над уровнем моря. Даже в летние месяцы в нивальном поясе часто наблюдаются близкие к 0°С температуры (Воробьева, 1977а).

В горно-луговом поясе отмечен большой приток солнечного тепла и значительное увлажнение (Шальнев и др., 1977). Но среднегодовые и даже летние температуры не очень высоки, что связано со значительным эффективным ночным излучением. Средняя температура июля в субальпийском поясе достигает 9,5°С, а в альпийском – только 8,1°С (Шальнев и др., 1977). Здесь также выпадает значительное количество осадков (около 1400 мм за год). Застоя воды обычно не происходит из-за хорошего дренажа и высокой испаряемости, которая связана с низким атмосферным давлением, ветрами и высокой инсоляцией. По температурным условиям климат горно-лугового пояса близок к климату тундры, основное отличие заключается в относительно мягкой зиме и, соответственно, отсутствием промерзания почвы на покрытых мощным снегом территориях. Интенсивность солнечной радиации в горах Кавказа значительно выше, чем в полярных странах. Из-за этого температура почвы часто значительно выше температуры воздуха, причем эти различия увеличиваются с возрастанием абсолютной высоты (Шальнев и др., 1977).

Для горно-лесного пояса типичен более мягкий климат, который часто связан с атмосферными процессами, происходящими в предгорных районах. Здесь средняя температура лета + 14,5°С, а зимы – 2,1°С, среднегодовое количество осадков – около 700 мм (метеостанция Теберда) (Серебряков, 1957).

Климат субальпийского пояса характеризуется коротким, прохладным летом и затяжной зимой с продолжительно лежащим

снеговым покровом (примерно 186 дней для Большой Кавказа) и довольно сильными морозами. Суровость климата объясняет непродолжительную длительность вегетационного сезона – всего 4–5 месяцев. Среднегодовая температура в этом поясе +3.2 °С – +4.1 °С, январская от –4.6 °С до –7.8 °С, июльская от +12.9 °С до +13.7 °С. В год примерно выпадает 1370–1675 мм осадков (Гулисашвили, 1964). Часты густые туманы, переходящие в густые облака и тучи (Шифферс, 1953). Южные склоны часто наветренные из-за преобладания южных ветров, тогда как северные подветренны. Как следствие – на них аккумулируется много снега (Справочник по климату СССР, 1990). Из-за высокой расчлененности рельефа на вершинах, склонах и в ущельях особенный микроклимат (Онищенко, Шилова, 1985). Так, для южных склонов в ущельях и депрессиях местами характерны условия “дождевой тени”, где развиваются менее мощные и более сухие почвы, создаются местообитания частично сухого лесного и степного типа (Шифферс, 1953).

Из-за сложной орографии на территории национального парка типичны резкие местные изменения климата (Серебряков, 1957; Онищенко, Шилова, 1987).

2.4. Почвы

Несмотря на обширные и многочисленные исследования таких видных ученых как С.А. Захаров (1914, 1927), С.В. Зонн (1950), Л.И. Прасолов (1978), В.М. Фридланд (1986), а также целом рядом современных авторов (Геннадиев, 1978; Байрамашвили, 1986; Владыченский, 1992; Онищенко и др., 1998), исследования пространственной неоднородности почв высокогорий крайне немногочисленны и локализованы в пределах отдельных хребтов, площадок или стационаров (Волков, 1999).

Под лесами в ТНП широко представлены бурые горно-лесные почвы, а в высокогорьях – горно-луговые почвы; реже встречаются торфянистые

почвы (под рододендронами и субальпийским криволесьем), а также аллювиальные почвы по речным долинам (Серебряков, 1957; Владыченский и Гришина 1987).

В работе А.В.Волкова (1999) дан сравнительный анализ высокогорных почв Тебердинского заповедника под разными растительными сообществами. В почвах субальпийских болот отмечены самые высокие показатели рН почвы, немного более высокая кислотность выявлена в почвах субальпийского высокотравья. В торфяных почвах болот показано довольно высокое содержание органических веществ и элементов минерального питания (С, N, K, Ca, Mg). Почвы под субальпийским высокотравьем богаты ЭМП в сравнении с почвами других высокогорных сообществ. Здесь особенно велико содержание доступного Р, превышающее таковое в болотах (Волков 1999).

Типична для вышеперечисленных типов почв высокая скелетность. В верхней части альпийского пояса и на крутых склонах в лесном поясе отмечается наличие каменистого панциря (Серебряков, 1957).

Горно-луговые высокогорные почвы (Гришина и др., 1993) могут быть отнесены к кислым, что характерно для этого типа почв, развивающихся на силикатных почвообразующих породах. Водная рН закономерно снижается от пустошей к коврам, это снижение отмечено для всех почвенных горизонтов. Содержание NH_4^+ (обменного) в целом увеличивается вниз по катене от альпийских лишайниковых пустошей к альпийским коврам, а содержание подвижного фосфора в альпийских почвах невелико и колеблется в большинстве случаев в пределах 0,2 – 1,0 мг/100 г почвы. Почвы богаты обменным К в связи с его высоким содержанием в почвообразующей породе – слюдянистых сланцах. Содержание К варьирует преимущественно в пределах 20–40 мг/100 г почвы, но в почвах альпийских ковров иногда может превышать 80 мг/100 г. Наименьшее содержание органического вещества показано для почв лишайниковых пустошей, а наибольшее – в верхнем горизонте почв

ковров, что говорит об увеличении содержания органических веществ по катене от пустошей к коврам. Более развиты почвы под альпийскими лугами, где органическое вещество проникает ниже по профилю почвы в связи с большей глубиной укоренения и роющей активностью кустарниковых полевок (Гришина и др., 1993).

Запасы органического С в почвах альпийского пояса возрастают по катене от пустошей к коврам более, чем в 2 раза: с 15,6 до 32,5 кг/м². Это связано как с увеличением содержания органики в мелкоземе, так и с увеличением запасов мелкозема. Самые низкие запасы органического вещества в дерновом горизонте почвы (0–10 см) выявлены для почв альпийских лугов. Содержание общего азота в дерновых горизонтах минимально в почвах гераниево-копеечниковых лугов и максимально – в альпийских коврах. Это связано с высокой скоростью минерализации азота органических веществ, которая более интенсивна в продуктивных гераниево-копеечниковых лугах (Гришина и др., 1993).

Луговая дернина лучше развита в субальпийском поясе, где описаны горно-луговые остепненные почвы, горно-луговые субальпийские (под субальпийскими мезофитными лугами); горно-торфянистые и горно-лугово-лесные (Фиापшев, 1996). По классификации ФАО, основной тип почв на высокогорных лугах Кавказа – лептосоли (Onipchenko et al., 2012), они же – горно-луговые почвы. Их характерными признаками являются: плотный слой в 10–15 см, хорошо развитая дернина, составляющая 4–11% объема горизонта А, скелетность, содержание гумуса до 21%, кислая реакция (рН=4,4–5,2) (Фиапшев, 1996). Идет аккумуляция N (азота) и P (фосфора) в больших количествах, но из-за низкой микробиальной активности эти элементы находятся в недоступной для растений форме (Макаров и др., 1999). По гранулометрическому составу преобладает легкий суглинок. Другой распространенный тип почв, распространенный в высокогорьях – гистосоли (Terric, Fibric Histosols) или горно-торфянистые почвы. Они

формируются на болотах, а Folie Histosols характерны для рододендронников (Onipchenko, 2002).

Все гистосоли Северо-Западного Кавказа характеризуются высоким уровнем аккумуляции С и N и имеют высокие соотношения С:N и С:Р. Однако, влажные и сухие гистосоли сильно отличаются по кислотности и доступным концентрациям элементов минерального питания. Гистосоли субальпийских и альпийских болот имеют высокие значения рН и содержат относительно высокие концентрации доступных N и Р. В отличие от этого, гистосоли кустарниковых сообществ имеют низкий рН и низкие доступные концентрации N и Р (Волков, 1999).

2.5. Растительность Тебердинского национального парка

Тебердинский национальный парк имеет богатую и разнообразную растительность (Кононов, 1957). На территории ТНП господствуют леса, покрывающие 36% его площади. Луга занимают 28%, скалы, россыпи и осыпи – 26%, ледники – 10% (Воробьева, Кононов, 1991).

На территории ТНП выявлено 1220 видов сосудистых растений (Онипченко, Зернов, 2022), 485 видов мхов (Игнатова и др. 2022) из них 272 вида растений – эндемики Кавказа. 26 видов занесены в Красную книгу России. В национальном парке отмечено более 100 видов древесных растений, по жизненной форме абсолютно преобладают многолетние травянистые растения (Воробьева, Онипченко, 2001).

Разнообразие растительности Кавказа также в значительной степени связано с влиянием весьма сложной прошлой истории его развития. Согласно И.А. Буш (1935), основа растительного покрова Кавказа – древняя. В тех частях Кавказа, где влажный климат мало изменился с конца плиоцена, сохранилось большое число третичных реликтов. Такими районами являются влажные субтропики: западное Закавказье и Талыш. Другие части обеднены третичными реликтами в связи с изменением

климата. Флора субальпийского пояса Кавказа в основном местного происхождения и слабо связана с другими горными системами Евразии, и преобладают во флоре молодые эндемы (Буш, 1935).

Растительный покров горных территорий подчиняется законам вертикальной поясности. По К.В.Станюковичу (1973), пояс – это более или менее широкая и однообразная горизонтальная полоса растительности в горах, представленная либо растительностью одного типа, либо закономерно чередующимися комплексами. Каждый пояс может быть охарактеризован своим набором сообществ, занимающих различное положение в мезорельефе (катене) в зависимости от важнейших биологических и экологических факторов, к которым в гумидных высокогорьях относится мощность снежного покрова и длительность вегетационного периода.

Тип поясности северо-западного Кавказа относят к Кубанскому типу (Кузнецов, 1902; Гроссгейм, 1936 и др.). Полный ряд включает до 10 высотных поясов: степной, лесостепной, дубово-грабовый лесной, березовых лесов, пихтово-еловых лесов, субальпийских лугов, альпийских лугов, субнивальный и нивальный (Огуреева, 1999). На территории ТНП этот ряд представлен не полностью. Здесь можно различить 5 поясов, хорошо выраженных в горах, в тоже время в разной степени проявляющихся во всех его частях: лесной, субальпийский, альпийский, субнивальный и нивальный пояса. В долине Теберды степной и лесостепной пояса не представлены, но здесь можно найти изолированные участки горных степей (*Stipa pulcherrima*, *S. capillata*, *Festuca valesiaca*) [латинские названия сосудистых растений даны по В.Г.Онипченко и А.С.Зернову (2022)]. Восточнее Теберды, в верховьях бассейна Кубани, степные участки с *Festuca valesiaca*, *Stipa caucasica*, *Koeleria cristata* и *Carex humilis*, встречающиеся у подножий склонов, часто зарастают *Juniperus communis*, *J. sabina*, *Berberis vulgaris*, *Rosa pimpinellifolia*, *Rhamnus pallasii*. На скальных выходах произрастают *Astragalus aureus*,

Teucrium polium, *T. chamaedrys*, *Scutellaria orientalis*, *Salvia canescens*, *Thymus marschallianus* (Pavlov, 2004).

Лесной пояс. Этот пояс в ТНП расположен от дна долины р. Теберды (1250 м над ур. моря) до пояса субальпийских лугов (2000 – 2200 м над ур. моря). Основными типами растительности этого пояса являются хвойные и лиственные леса (Кононов, 1957). Состав лесных насаждений национального парка отличается большой пестротой древесных пород, только немногие из них являются преобладающими. Основными лесообразователями здесь выступают такие виды, как *Pinus sylvestris* (сосняки занимают 34% площади лесов заповедника), *Betula litwinowii* (27,1%), *Abies nordmanniana* (12,6%), *Picea orientalis* (8,4%), *Fagus orientalis* (3,3%). Реже встречаются лесные массивы, в которых преобладает *Populus tremula*, *Alnus incana*, *Sorbus aucuparia*. Хвойные леса составляют 2/3 лесной площади национального парка (Воробьева, Кононов 1991).

Сосновые леса образованы *Pinus sylvestris*, они широко распространены в районе наших работ. К сосне изредка примешиваются *Acer trautvetteri*, *Betula litwinowii*, *Populus tremula*, реже *Quercus robur*, в подлеске обычен *Juniperus communis*, ниже по склону – *Rhododendron luteum*. Из травянистых растений здесь часто доминирует *Calamagrostis arundinacea*, встречаются *Convallaria majalis*, *Lathyrus roseus*, *Aquilegia olympica* и многие другие виды (Тумаджанов, 1963).

Pinus sylvestris засухоустойчива и неприхотлива к богатству почвы, она доминирует в северной, более сухой части национального парка. Ближе к Главному Кавказскому хребту, т.е. с увеличением увлажнения, участие сосны в древостоях снижается. В южной части ТНП широко представлены темнохвойные леса из *Abies nordmanniana* и *Picea orientalis*. В последние годы ель сильно снизила свое участие в связи с поражением короедами, участки чистых ельников сменяются смешанными лесами. В темнохвойных лесах как примесь встречаются лиственные породы: *Betula*

pendula, *Padus racemosa*; наземный покров состоит в основном из *Festuca montana*, *Calamagrostis arundinacea*, *Senecio renifolius*, *Polygonatum verticillatum*, *Valeriana alliariifolia*. Увеличивается роль зеленых мхов (Тумаджанов, 1963).

Ольховые леса занимают небольшие площади в пойме реки Теберды, а также ее притоков, они образованы *Alnus incana* и, значительно реже, *A. glutinosa*. В этих лесах отмечено хорошее развитие травяного яруса, в котором часто доминируют *Matteuccia struthiopteris* и *Dryopteris filix-mas* (Тумаджанов, 1963).

В нижней части долины и на её террасах встречаются буковые леса (*Fagus orientalis*), в которые как примесь входят другие породы (*Picea orientalis*, *Betula litwinowii*, *B. pendula*, *Acer platanoides*). Среди кустарников обычен *Corylus avellana*. Травяной ярус образован типичными видами широколиственных лесов – *Dryopteris filix-mas*, *Galium odoratum*, *Oxalis acetosella*, *Myosotis amoena* (Тумаджанов, 1963).

В северной части национального парка присутствуют небольшие остатки дубовых лесов (*Quercus robur*), в состав которых входят также *Betula pendula*, *Carpinus betulus*, *Acer platanoides* и ряд других пород.

Верхняя граница леса на северных склонах образована обычно березовыми криволесьями из *Betula litwinowii* (Тумаджанов, 1963). Они занимают отрицательные элементы мезорельефа, лавиностоки и могут образовывать довольно широкий пояс. На участках с богатыми почвами и в местах обильного снегонакопления (конуса выноса лавин) под пологом берез представлены компоненты субальпийского высокоотравья.

Субальпийский пояс в национальном парке чаще приурочен к высотным интервалам от 1900 до 2650 м над уровнем моря. Над верхней границей леса выделяют субальпийский пояс с мезофитными сообществами и участием высокоотравья (Гроссгейм, Ярошенко, 1929; Гроссгейм, 1932; Шифферс, 1953; Кононов, 1957; Гулисашвили и др., 1975; Воробьева, 1981). В.Н.Кононов (1957) рассматривает внутри этого пояса 3

типа растительных сообществ: остепненные субальпийские луга, родореты (заросли *Rhododendron caucasicum*) и настоящие субальпийские луга. За субальпийским поясом выше следует альпийский: в первом случае в отрицательных элементах мезорельефа развиваются высокотравья – наиболее продуктивные фитоценозы, а во втором аналогичные местообитания занимают низко продуктивные альпийские ковры (Onipchenko, 2002; Гулов и др., 2022).

Субальпийский пояс имеет следующий ряд наиболее характерных фитоценозов по элементам мезорельефа (от гребней к западинам): пестрокопстровые луга – разнотравные вейниковые луга – высокотравные сообщества, в западинах по выходам ручьев и берегам водоемов развиваются субальпийские болота (Онипченко и др., 2024). Поскольку субальпийские болота и высокотравье явились основными объектами наших исследований, их более детальная характеристика приведена в следующей главе.

Субальпийские луга отличаются высоким флористическим и экологическим разнообразием. Большим своеобразием отличаются луга, развивающиеся в условиях зимнего промерзания почвы, где доминирует *Bromus variegatus* (пестрокопстровые луга). Из видов разнотравья на субальпийских лугах наиболее часто встречаются: *Primula ruprechtii*, *Myosotis alpestris*, *Anemone narcissiflora*, *Hedysarum caucasicum*, *Betonica macrantha*, *Scabiosa caucasica*, *Pulsatilla aurea*. Некоторые субальпийские луга имеют высокую флористическую насыщенность, достигающую 50 видов сосудистых растений на 100 м² и 25 видов на 1 м² (Кононов, 1957).

Из злаковых лугов большие площади имеют пестроовсянищевые луга с доминированием *Festuca varia*; пестрокопстровые (*Bromus variegatus*); вейниковые (*Calamagrostis arundinacea*); овсянищевые (*Festuca djimilensis*); полевищевые (*Agrostis vinealis*, *Agrostis capillaris*), вторичные белоусники (с доминированием *Nardus stricta*) (Гулисашвили и др., 1975). Пестрокопстровые луга распространены в более центральных частях

Большого Кавказа. Обычной примесью к костру из злаков выступают *Anthoxanthum odoratum*, *Helictotrichon versicolor*, *Phleum phleoides*, *Calamagrostis arundinacea* и др. Кроме злаков, здесь принимают большое участие бобовые и виды разнотравья, такие как *Trifolium ambiguum*, *Ranunculus oreophilus*, *Veronica gentianoides* и другие (Гроссгейм, 1948).

Субальпийские вейниковые луга образованы злаковыми, разнотравно-злаковыми и разнотравными растениями и характеризуются относительно высоким травостоем. Наиболее распространены на субальпийских злаковых лугах *Calamagrostis arundinacea*, *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca varia*, *Poa longifolia*, характерны также *Betonica macrantha*, *Geranium sylvaticum*, *G. gymnocaulon*, *Phleum alpinum*, *Scabiosa caucasica*, *Polygonum bistorta* и др. Разнотравные луга формируются на ровных местах в мезопонижениях и на северных пологих склонах (Гулисашвили, 1964). По эколого-флористической классификации эти луга относятся к классу *Mulgedio-Aconitetea*, порядку *Calamagrostietalia villosae*, союзу *Calamagrostion arundinaceae*, ассоциации *Betonici macranthae - Calamagrostietum arundinaceae* Onipchenko 2002 (далее **B.m.-C.a.**) (Onipchenko, 2004). **B.m.-C.a.** объединяет сообщества с высокой встречаемостью *Pulsatilla aurea*, *Pedicularis condensata*, *Ranunculus oreophilus*, *Pyrethrum coccineum* и др. Они, как правило, занимают верхнюю часть субальпийского пояса (2250-2650 м н.у.м., в среднем 2460 м). В целом, сообщества этой ассоциации флористически очень богаты. Они приурочены к крутым склонам (7°–35°, в среднем 26°) южной экспозиции, с малым количеством камней и голой почвы. Сообщества относительно продуктивны, но из-за их положения в ландшафте могут испытывать недостаток воды. Они легко деградируют при неумеренном выпасе, поэтому должны подлежать специальной охране (Onipchenko, 2004). Злаково-разнотравные субальпийские луга очень разнообразны. Обычно они рассматриваются как переходные варианты между типично злаковым и разнотравными лугами (Гроссгейм, 1948).

Родореты (рододендроновые стланики) из *Rhododendron caucasicum* обычно выходят из березового криволесья (где часто образуют подлесок) и приурочены к склонам северных экспозиций. Они характеризуются высоким постоянством *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, обычен и *Dicranum scoparium*. Родореты относят к союзу ***Rhododendrion caucasicum***, порядку ***Rhododendro-Vaccinietalia***, классу ***Loiseleurio-Vaccinietea*** (Onipchenko, 2002). Заросли субальпийских кустарников выступают переходным элементом между лесами верхне-лесного пояса и субальпийскими лугами (Гулисашвили и др., 1975).

Кустарниковые стланики с доминированием *Juniperus communis* меньше распространены в альпийском поясе, чем рододендронники. *J. communis* может встречаться и внутри родоретов, однако занимает в них подчиненные позиции. Можжевельник более засухоустойчив, чем *R. caucasicum*, и занимает аналогичные участки в более засушливых местообитаниях в верховьях Кубани (Кононов, 1957). По эколого-флористической классификации эти сообщества относят к союзу ***Aconitonasuti-Juniperion***, порядку ***Rhododendro - Vaccinietalia***, классу ***Loiseleurio-Vaccinietea*** (Onipchenko, 2002). В качестве диагностических видов выступают *Abietinella abietina*, *Aconitum nasutum*, *Bromus variegatus*, *Campanula collina*, *Festuca varia*, *J. communis*, *Senecio aurantiacus*, *Seseli alpinum*. Родореты (стелющиеся кустарники) резко отличаются от субальпийских лугов полным отсутствием дернового процесса (Гроссгейм, 1948).

Альпийский пояс характерен для интервала абсолютных высот от 2500 до 3000 м. Здесь преобладают сомкнутые растительные сообщества, отличающиеся невысокой продукцией. Основным критерием различия между альпийским и субальпийским поясами выступает тип растительного сообщества в западинах и днищах долин (долгоснежных местообитаний): в альпийском поясе это низко продуктивные альпийские ковры, а в субальпийском – высокотравье (Onipchenko, 2004). Важнейшим фактором

формирования пространственной структуры растительного покрова в альпийском поясе выступает мощность снежного покрова (Вальтер, 1975; Нефедьева, Яшина, 1985; Юрцев, Кучеров, 1993).

Альпийские пустоши. Под «пустошами» обычно понимают сообщества холодных биомов с доминированием нетравянистых психрофитов (мхов, кустарничков, лишайников) (Шифферс, 1953, 1960). Альпийские лишайниковые пустоши – это сообщества с низкой продукцией, приуроченные к бесснежным или малоснежным участкам склонов и гребней, где доминируют кустистые лишайники. По эколого-флористической классификации они относятся к классу *Juncetea trifidi*, порядку *Caricetalia curvulae*, союзу *Anemonion speciosae* и ассоциации *Pediculari comosae - Eritrichietum caucasici* (Onipchenko, 2002). Диагностическими видами этой ассоциации служат *Gentiana pyrenaica*, *Carum causicum*, *Vaccinium vitis-idaea* и *Rhizidium rugosum*.

Пестроовсянцевые луга – средние по продукции сообщества с доминированием таких плотнодерновинных злаков как *Festuca varia* и *Nardus stricta*. Этот тип лугов очень широко распространен на Кавказе как в субальпийском, так и в альпийском поясах. По эколого-флористической классификации эти сообщества относят к классу *Calluno-Ulicetea*, порядку *Nardetalia*, союзу *Violo altaicae-Festucion variae* и ассоциации *Violo altaicae-Festucetum variae* (Onipchenko, 2002). В качестве диагностических видов здесь выступают *Scorzonera cana*, *Silene saxatilis* и *Viola altaica*, а также ряд видов растений, типичных для пустошных сообществ – *Carex umbrosa*, *Alchemilla caucasica*, *Helictotrichon versicolor* и *Minuartia circassica* (Onipchenko, 2002). Они чаще встречаются на теплых склонах южной и восточной экспозиции с небольшим накоплением снега в зимнее время (мощность 0,5 – 1,5 метра), этот снег сходит уже в конце мая – июне.

Гераниево-копеечниковые луга – наиболее продуктивные разнотравные сообщества альпийского пояса с доминированием герани голостебельной (*Geranium gymnocaulon*) и копеечника кавказского

(*Hedysarum caucasicum*). Они занимают западины и нижние части склонов со значительной аккумуляцией снега зимой (2 – 3 м). Снег стаивает в конце июня или начале июля, поэтому вегетационный сезон продолжается 2,5 – 3,5 месяцев (Onipchenko, 1994). Кроме герани и копеечника, значительное участие в сложении этих лугов принимают *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca brunnescens*, *Deschampsia flexuosa*, *Nardus stricta* и *Phleum alpinum* (Аксенова, Онипченко, 1998). Эти сообщества относят к ассоциации *Hedysaro caucasicae – Geranietum gymnocauli* (класс *Nardo - Callunetea*) (Onipchenko, 2002).

Альпийские ковры. Этот своеобразный тип альпийской растительности Кавказа упоминается в работах многих ученых, исследовавших этот регион. С.Г.Наринян (1962) считает коврами группировками с преобладанием розеточных и стелющихся растений, в котором роль граминоидов (осок и злаков) незначительна.

Субнивальный пояс расположен выше альпийского до границы снеговой линии (примерно 3000 – 3800 м над ур. моря) или верхней границы распространения сосудистых растений. Для него типичен очень изрезанный рельеф с многочисленными следами деятельности ледников. В этом поясе господствуют скалы, морены и осыпи, к которым приурочены несомкнутые группировки сосудистых растений (Воробьева., 1977а.).

Нивальный пояс включает в себя наиболее высокие вершины и гребни выше снеговой линии (снег не сходит за летний сезон). В нивальном поясе Тебердинского национального парка выше 3800 м над ур. моря сосудистые растения отсутствуют (Воробьева., 1977а, Егоров, Онипченко, 2003).

ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Объекты

Объектами исследования явились субальпийские сообщества двух типов – высокотравья и болота. Район исследования на Северо-Западном Кавказе располагался в нескольких ущельях ТНП (Азгек, Алибек, Домбай, Муруджу, Хаджибей, Большая и Малая Хатипара), Карачаево-Черкесская Республика, Россия в интервале высот 1500– 2650 м над уровнем моря.

3.1.1. Субальпийские высокотравные сообщества

Высокотравье понимается как травяной ценоз, фитоценологически не имеющий общих черт с лугами и сходный с ними только экологически, поскольку представляет собой также группировку мезофильных многолетников (Гроссгейм, 1948). Распространено по всему Большому Кавказу, особенно на западе, но нигде высотной полосы не образует, а приурочено исключительно к наиболее увлажненным депрессиям рельефа разных экспозиций с мощными плодородными почвами и по этим понижениям может опускаться в средний горный пояс и, наоборот, подниматься выше — в альпийский пояс. Характеризуется густым травостоем до 1.5–2.0 м высотой (Гулисашвили, 1975). По этой причине называется ассоциацией гигантских трав (Megaherbeta). В их составе выделяется ядро таких растений (главным образом гигантские виды борщевиков *Heracleum* spp.), которые под полог леса не идут, а связаны с безлесными поймами, пологими ложбинами, устьями мелких речек (Шифферс, 1953). В целом, флористический состав высокотравья неоднороден по отдельным частям Кавказа, и видов, распространенных повсеместно, не так много. К основным ассоциациям субальпийского высокотравья относят фитоценозы с преобладанием *Inula magnifica*, *Telekia*

speciosa, *Aconitum orientale*, *Cicerbita prenanthoides*, *Symphytum asperum*, *Heracleum wilhelmsii* (Гроссгейм, 1948). На плоских вершинах балок часто встречаются крупнозлаковые луга, которые сочетаются с крупным разнотравьем. В нижних частях ложбин при несколько застойном увлажнении развивается болотистый мятликово-разнотравный луг (Шифферс, 1953).

К субальпийскому высокоотравью относятся группировки очень высоких, часто гигантских трав в горах на высоте 1500–2600 м над уровнем моря. По эколого-флористической классификации субальпийские высокоотравные сообщества относят к союзу субальпийских лугов *Rumicion alpini* порядка *Rumicetalia alpini* класса *Mulgedio-Aconitetea* (Onipchenko, 2002; Michl et al., 2010), описанному из Альп. На северо-западном Кавказе представлены сообщества, относящиеся к двум ассоциациям: для *Anthrisko sylvestris-Rumicetum alpini* отмечено 69 видов сосудистых растений, а для *Cephalario giganteae-Ligusticetum alani* — 77 видов (Onipchenko, 2002).

Субальпийское высокоотравье отличается высоким видовым разнообразием. Обычны в составе высокоотравья следующие экологические группы: разнотравье, злаки, бобовые и осоковые. В этих сообществах высока представленность растений семейства зонтичные (Apiaceae). Они достигают мощного развития и часто доминируют в травяном покрове. У борщевиков стебли 3–4 м высотой и 5–10 см в диаметре, огромные, до 150 см в длину, листья, соцветия до 80 см в диаметре (Гулов и др., 2022).

Биологической особенностью субальпийского высокоотравья является высокая скорость роста крупных трав: за 2–3 месяца после стаивания снега травяной покров достигает мощного и пышного развития (Панютин, 1939; Гроссгейм, 1948; Колаковский, 1961; Pavlov, 2004). Оно связано с местообитаниями, защищенными от холодных ветров, где много тепла и света, высокая влажность воздуха, а почва богата элементами минерального питания (Волков, 1999).

В субальпийских высокоотравных сообществах в ТНП чаще доминируют высокие травы, из которых наиболее обычны *Angelica tatianaе*, *Ligusticum alatum*, *Cephalaria gigantea*, *Heracleum asperum* и *Rumex alpinus*. Особую форму высокоотравья представляют заросли из злаков, среди которых преобладает *Milium effusum*, часто встречаются и другие злаки: *Poa longifolia*, *Calamagrostis arundinacea*, а также многочисленное разнотравье. Злаки в этих зарослях имеют значительную высоту и образуют густую дернину (Гулов и др., 2022).

На высокую продукцию и большую интенсивность биологического круговорота в высокоотравных растительных сообществах указывает и высокая относительная продукция тонких корней, измеренная при нашем участии (Онипченко и др., 2019), а также высокая скорость разложения стандартных растительных субстратов (Елумеева и др., 2023).

Рисунок 3.1. Места изучения надземной фитомассы субальпийских высокоотравных сообществ в ТНП:

1. ущелье Малая Хатипара, укосы 1-25 на высоте 2536 н.у.м с координатами 43° 26,17 с.ш. и 41° 41,25 в.д.;
2. ущелье Малая Хатипара, укосы 26-50 на высоте 2610 н.у.м с координатами 43° 26,15 с.ш. и 41° 41,26 в.д.;
3. ущелье Алибек, укосы 51-55 на высоте 1963 н.у.м с координатами 43° 18,07 с.ш. и 41° 33,77 в.д.;
4. ущелье Алибек, укосы по 56-60 на высоте 1961 н.у.м с координатами 43° 18,06 с.ш. и 41° 33,79 в.д.;
5. ущелье Домбай, укосы 61-72 на высоте 1828 н.у.м с координатами 43° 16,43 с.ш. и 41° 39,02 в.д.;
6. ущелье Домбай, укосы 73-80 на высоте 1837 н.у.м по координатами 42° 16,43 с.ш. и 41° 39,06 в.д.;

7. ущелье Хаджибей, укусы 81-90 на высоте 2012 н.у.м с координатами 43° 23,30 с.ш. и 41° 40,24 в.д.

8. ущелье Большая Хатипара, укусы 91-100 на высоте 2401 н.у.м с координатами 43° 25,48 с.ш. и 41° 42,30 в.д.

3.1.2. Субальпийские болотные сообщества

Высокогорные болота представляют собой важный элемент горных ландшафтов. На выровненных участках в ряде горных экосистем (например, в Тибете) они могут занимать очень большие площади (Peng et al., 2020). Болотные системы имеют важную водорегулирующую и другие функции (Михалев, 2005), они также формируют большие семенные банки (Семенова, Онипченко, 1990; Ma et al., 2018), служащие важным стабилизирующим фактором сохранения разнообразия растений в горах (He et al., 2021).

Высокогорные болота представлены преимущественно эвтрофными и мезотрофными сообществами, в условиях альпийского рельефа олиготрофные болота формируются крайне редко (Кимеридзе, 1963; Акатов, 1991). Они питаются за счет выклинивающихся на склонах грунтовых вод, а также хорошего увлажнения по берегам горных речек и озер. В горах Кавказа болота занимают всего около 0,1% площади, встречаясь на разных высотах (600–3400 м), их флористический состав отличается большим своеобразием (Боч, Мазинг, 1979). Флористическая насыщенность болотных сообществ в горах Северного Кавказа небольшая (Onipchenko, Semenova, 1995; Онипченко, Павлов, 2009), но β -разнообразие их весьма существенно.

Высокогорные болота и заболоченные луга занимают небольшие площади в субальпийском поясе ТНП и приурочены к берегам озер и долинам речек и ручьев. Синтаксономия этих сообществ разработана В.В.Акатовым (1989).

Болота и заболоченные луга альпийского пояса относятся к союзу *Caricion fuscae*, порядку *Caricetalia fuscae*, классу *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* (Onipchenko, 2002). Изученные болота отнесены к ассоциации *Swertio ibericae-Caricetum nigrae*, диагностическая комбинация видов которой включает *Potentilla erecta*, *Swertia iberica*, *Dactylorhiza euxina*, *Campylium stellatum*, *Pinguicula vulgaris* и другие виды, в том числе представителей субальпийских лугов и высокотравья (*Veratrum album*, *Geranium sylvaticum*, *Nardus stricta*, *Anthoxanthum odoratum*, *Luzula multiflora*) (Onipchenko, 2002). Доминирующим видом этих болот, как и болот альпийского пояса, выступает *Carex nigra* aggr., имеющая на Кавказе много синонимов (*C. dacica* Heuff., *C. transcaucasica* Egorova и др.). Эта осока часто доминирует в высокогорных болотах Альп, где её проективное покрытие составляет 70% (Listl, Reisch, 2012).

Болота развиваются на торфяной залежи, имеющей мощность около 0,5 м и состоящей из низинного осокового торфа (Павлова, Онипченко, 1992). Среди доминирующих видов можно отметить также *Cirsium simplex*, *Primula auriculata*, *Aulacomnium palustre*. Основное ядро диагностических видов составляют обычные для альпийских ковров виды: *Carum caucasicum*, *Polygonum viviparum*, *Cerastium cerastoides*, *Sibbaldia procumbens* (Onipchenko, 2002).

На субальпийских болотах отмечена высокая продукция тонких корней, измеренная при нашем участии (Онипченко и др., 2019), а также самая высокая среди высокогорных сообществ скорость разложения стандартных растительных субстратов, что свидетельствует о лимитировании разложения недостатком воды во многих других сообществах (Елумеева и др., 2023).

Рисунок 3.2. Места изучения надземной фитомассы субальпийских болотных сообществ в ТНП:

1. ущелье Малая Хатипара, укосы 1-20 на высоте 2540 н.у.м с координатами $43^{\circ} 26,17$ с.ш. и $41^{\circ} 41,25$ в.д;
2. ущелье Муруджу, укосы 21-40 на высоте 2464 н.у.м с координатами $43^{\circ} 19,24$ с.ш. и $41^{\circ} 47,57$ в.д;
3. ущелье Большая Хатипара, укосы 41-50 на высоте 2636 н.у.м с координатами $43^{\circ} 25,25$ с.ш. и $41^{\circ} 39,54$ в.д;
4. ущелье Большая Хатипара, укосы 51-60 на высоте 2632 н.у.м с координатами $41^{\circ} 25,24$ с.ш. и $41^{\circ} 39,54$ в.д;
5. ущелье Муруджу, укосы 61-80 на высоте 2467 н.у.м с координатами $43^{\circ} 19,27$ с.ш. и $41^{\circ} 47,51$ в.д;
6. ущелье Азгек, укосы 81-100 на высоте 2406 н.у.м с координатами $43^{\circ} 25,56$ с.ш. и $41^{\circ} 38,87$ в.д.

3.2. Методы исследований

3.2.1. Надземная биомасса растений

Пробы надземной биомассы собирали на территории ТНП на высоте 1500–2650 м над уровнем моря с середины июля до второй половины августа в 2021–2022 годах в указанных выше ущельях. На выбранных участках соответствующих сообществ по линейным трансектам располагали укосные площадки $0,0625 \text{ м}^2$ (со сторонами 25×25 см). Площадки располагали друг от друга в пределах трансекты на случайном расстоянии от 1 до 7 метров. В пределах каждой трансекты закладывали 5, 10 или 25 укосных площадок. На площадках срезали надземную биомассу на уровне почвы хирургическими ножницами, собирали мортмассу на уровне почвы, мхи и эпигейные лишайники. Укосы в свежем виде помещали в полиэтиленовые пакеты в неосвещенное место.

Мы используем термин “фитомасса” для обозначения суммы живых (зеленых) и отмерших (ветошь прошлых лет) органов растений, как прикрепленных, так и лежащих на поверхности почвы (биомасса + мортмасса), как это было принято для Международной биологической программы (Гришина, 1974).

Всего в общей сложности срезано 200 укосов, для каждого сообщества по 100 укосов.

После сбора укосов их сохраняли в свежем состоянии (в холодильной камере) до момента разбора. Затем в лаборатории укосы разбирали по видам сосудистых растений, а также выделяли фракции ветоши — мортмассы (прошлых лет, ВПЛ), мохообразных (очес) и эпигейных лишайников. Пожелтевшие листья (ветошь текущего года) прибавляли к зеленой массе соответствующего вида для более адекватной оценки надземной продукции.

Всего в укосах субальпийского высокоотравья было выявлено 77 видов сосудистых растений, а в укосах субальпийских болот – 62 вида сосудистых растений.

После разбора по видам и фракциям образцы помещали в бумажные пакеты и после подсушивания на воздухе сушили в сушильных шкафах до постоянного веса (обычно не менее 36 часов при 80°C, крупные фракции – дольше). После сушки крупные образцы (более 10 г) взвешивали на технических весах (точность до 0,1 г), более мелкие образцы – на полуаналитических весах (точность до 0,1 мг). Полученные данные пересчитаны на площадь 1 м².

При анализе надземной биомассы проводилась оценка вклада следующих функциональных групп растений: злаки, бобовые, осоковые и ситниковые, разнотравье, деревья и кустарники.

Номенклатура сосудистых растений дана по работе «Сосудистые растения Тебердинского национального парка» (Онипченко, Зернов, 2022),

номенклатура мохообразных – по работе Е. А. Игнатовой (2022).
Определение видов мохообразных выполнено Е.А. Игнатовой.

3.2.2. Функциональные признаки

В ходе исследования анализировались следующие функциональные признаки: сухая и влажная (водонасыщенная) массы листьев, их площадь (leaf area, LA), содержание сухого вещества в листе, удельная листовая поверхность (specific leaf area, SLA), высота сосудистых растений. Международная методика стандартизованных измерений была опубликована ранее (Cornelissen et al., 2003). Для каждого вида собирали по 10–12 хорошо развитых не поврежденных листьев срединной формации. После сбора их помещали в емкость с небольшим количеством воды, накрывали полиэтиленом и для насыщения листьев влагой помещали на 8–10 часов (обычно ночь) в холодильник (+4°C).

Насыщенные водой листья без черешков взвешивали на полуаналитических весах с точностью до 0,1 мг. После этого их помещали на плотный лист белой бумаги, вкладывали в прозрачную папку и расправляли в течение получаса под действием груза, т.е. ставили под пресс. Расправленные листья помещали в оптический сканер с разрешающей способностью 300 dpi (dots per inch). Затем эти листья сушили при комнатной температуре и затем – при температуре 80°C в сушильном шкафу в течение 8–18 часов, а потом взвешивали для определения сухой массы листьев и содержания воды в них. Отсканированные изображения листьев загружали в программу ImageJ, переводили в режим черно-белого полутонового изображения, получали число пикселей (dots), которое приходится на область листа. При разрешении сканера в 300dpi и известной эквивалентности дюйма (2,54 см) на 300*300 точек приходится $2,5 * 2,5 = 6,25 \text{ см}^2$. Следовательно, для расчета площади листа в см^2 использовали формулу:

$$LA = \text{dots} * 2,54 * 2,54 / 90000$$

SLA (в см²/г) рассчитывали, как отношение LA к сухой массе листа. Содержание воды – как долю (в %) воды от влажной массы.

Высоту измеряли у хорошо развитых растений каждого вида в различных местообитаниях (Lavergne et al., 2003). Для каждого вида проводили 25 измерений. Согласно методике, высоту измеряли как кратчайшее расстояние (нормаль) от верхней границы верхних хорошо развитых листьев (исключая присоцветные) до субстрата (Cornelissen et al., 2003).

Для каждого функционального признака и каждой стратегии получили средние и средневзвешенные значения для всех площадок и для сообщества. Среднее значение рассчитывали для каждой площадки исходя из функциональных признаков присутствующих там видов, а затем усредняли для всех 100 площадок.

Расчет средневзвешенных признаков производили для отдельных площадок по формуле:

$$CWM = \frac{\sum_{i=1}^{i=n} p(i) * trait(i)}{\sum_{i=1}^{i=n} p(i)}$$

где CWM – средневзвешенное значение признака, $p(i)$ – весовой коэффициент для i -го вида (его биомасса), $trait(i)$ – значение признака i -го вида, n – общее число видов на площадке (Garnier et al., 2004). Для сообщества рассчитали среднее по 100 площадкам и его ошибку для каждого признака.

3.2.3. Статистические признаки

Статистический анализ проводили в программе Microsoft Excel, куда сводили все данные по массам фракций (отдельных видов сосудистых растений, ветоши прошлых лет, мхов и лишайников) для каждой из 200 укосных площадок. Рассчитали суммарные, средние, стандартное

отклонение и ошибки средней массы растений, а также минимальные, максимальные значения, встречаемость видов в сообществах, процентный вклад каждого вида в суммарную биомассу по всем площадкам для изучаемых сообществ. Масса для отдельных видов и фракций приводится в граммах на 1 м².

В составе изучаемых сообществ рассчитали отдельно вклад функциональных групп растений: разнотравье, злаки, бобовые, осоки. Рассчитали долю (в %), которую они составляют от надземной биомассы на каждой площадке и в среднем для фитоценоза. Рассмотрели корреляционная зависимость биомассы сосудистых растений от числа видов на одной площадке.

Для каждой площадки рассчитали суммарную фитомассу, то есть суммировали биомассу сосудистых растений, массу мхов, лишайников и ветоши прошлых лет (мортмасса). Для каждой площадки рассчитали отношение мортмассы к биомассе с последующим определением среднего и его ошибки; аналогично рассчитали интенсивность разложения ($I_d = 100/K_d$). На основе данных о составе биомассы рассчитывали кумулятивное участие видов, определили при каком числе видов достигается биомасса в 90, 95, 99 %. Кроме этого, анализировали ранговое распределение видов в сообществе по биомассе.

Для каждого признака листьев и показателя стратегий (см. ниже) рассчитывали средние по 100 площадкам показатели и средневзвешенные показатели с учетом участия («веса») отдельных видов, в качестве меры последнего выступала надземная биомасса. Затем вычисляли среднее значение признаков для случайных выборок видов из базы данных по высокогорной флоре Тебердинского национального парка, включающей 443 вида. В этот пул вошли все виды, отмеченные на пробных площадях 8 сообществ альпийского и субальпийского поясов, а также все виды, отмеченные в 5 описаниях и более в базе данных высокогорной растительности ТНП (Егоров, и др., 2012), т.е. около 90% реальных видов,

образующих высокогорные сообщества, включая немногочисленные виды древесных растений верхней границы леса. Для каждой площадки средняя случайная выборка была определена отдельно для того же числа видов сосудистых растений, которое было отмечено при разборе укосов наземной биомассы с этой площадки.

В связи с тем, что распределение изучаемых признаков часто отличалось от нормального для сравнения средних и случайных средних значений, а также средних и средневзвешенных значений использовали непараметрический критерий Вилкоксона для сопряженных пар (Wilcoxon Matched Pairs Test) (Благовещенский и др., 1987).

3.2.4. Расчет эколого-ценотических стратегий

С. Пирс с соавторами (Pierce et al., 2017) разработали метод количественной оценки вклада стратегий на основе данных по удельной листовой поверхности (SLA) и доле сухого вещества листа (LDMC). Эти признаки отражают основные оси варьирования признаков: экономического спектра листа и размеров растения. Эти оси определяют положение видов в пространстве треугольной CSR-ординации. Виды конкурентной стратегии имеют большую площадь листьев, рудеральной – высокое содержание воды в живых листьях и соответственно низкое содержание сухого органического вещества, стресс-толеранты – мелкие листья с низким содержанием воды (Pierce et al., 2017; Дудова и др., 2019).

Для вычисления вклада CSR стратегий для каждого вида использовали приложение “StrateFy – the global plant strategy calculator tool” для MS Excel, опубликованное в приложении к работе Pierce et al. (2017). В этом подходе для определения вклада стратегий используют ординацию трех функциональных признаков (сухой, водонасыщенной массы листа и его площади) по методу главных компонент, которая позволяет выделить основные оси варьирования признаков. Для каждого

вида, встреченного в сообществах, было получено процентное соотношение CSR-стратегий, а также средние и средневзвешенные стратегии с соответствующими ошибками. Для визуализации полученных данных о стратегиях мы построили треугольник CSR-стратегий.

В программе Rstudio мы рассчитали случайные средние для признаков и стратегий с помощью функций пакетов base, stats, dplyr, tibble (R Core Team, 2022; Wickham et al., 2023; Müller et al., 2023). Имея данные с признаками и стратегиями для всех видов регионального пула, мы случайным образом с помощью функции “sample” выбирали из них значения для каждой площадки в числе равном исходному числу видов на ней. Для расчета случайной высоты мы исключили из регионального пула деревья, чтобы не получить сильно завышенных случайных средних. Возможность повторного выбора значения признака или стратегии одного и того же вида была исключена. Средние и средневзвешенные признаки и параметры также проверили на отклонение от нормального распределения и для сохранения однообразности расчетов сравнили с помощью T-критерия Вилкоксона.

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА И ЗАПАСЫ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ СУБАЛЬПЕЙСКИХ ВЫСОКОТРАВНЫХ И БОЛОТНЫХ СООБЩЕСТВ ТЕБЕРДИНСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА

4.1. Сообщества субальпийского высокоотравья

Фитоценотический анализ обследованных сообществ субальпийского высокоотравья показал, что они относятся к классу *Mulgedio-Aconitetea* (Hadac et Klika in Klika et Hada c 1944); порядка *Rumicetalia alpini* (Pawłowski et al. 1928), союзу субальпийских лугов *Rumicion alpini* (Onipchenko, 2002; Michl et al., 2010), ассоциации *Cephalario giganteae – Ligusticetum alani* и *Cephalario giganteae - Ligusticetum alani* (Onipchenko, 2002). На 100 укосных площадках отмечено 77 видов сосудистых растений (приложение табл. 4.1, 4.2), включая 26 эндемиков Кавказа (*Aconitum orientale*, *Angelica tatiana*, *Astrantia maxima*, *Betonica macrantha*, *Cephalaria gigantea*, *Cicerbita racemosa*, *Dactylorhiza euxina*, *Festuca djimilensis*, *Galega orientalis*, *Geum latilobium*, *Heraclium asperum*, *Lapsana grandiflora*, *Lathyrus cyaneus*, *Ligusticum alatum*, *Lilium monodelfum*, *Myosotis amoena*, *Orobanche grossheimii*, *Pedicularis condensata*, *Pimpinella rhodantha*, *Poa longifolia*, *Pulsatilla aurea*, *Ranunculus caucasicus*, *Senecio platyphylloides*, *Senecio rhombifolius*, *Symphytum asperum* и *Veronica filiformis*).

Структура надземной фитомассы субальпийских высокоотравных сообществ. Биомасса сосудистых растений составила 813 ± 134 г/м², запасы ветоши прошлых лет (мортмасса) – 281 ± 18 г/м², общая надземная фитомасса – 1093 ± 135 г/м². Эпигейные лишайники в пробах полностью отсутствовали, мохообразные встречались крайне редко и с низкой биомассой ($0,22 \pm 0,21$ г/м²) (Табл. 4.3).

Таблица 4.3. Состав надземной фитомассы субальпийского высокоотравья (г/м², n=100).

| | среднее и ошибка | минимум | максимум |
|--------------------------------|---------------------|---------|----------|
| Биомасса сосудистых растений | 813±134 | 50 | 12 516 |
| Биомасса мохообразных | 0,22±0,21 | 0 | 20,8 |
| Мортмасса (ветошь прошлых лет) | 281±18 | 22 | 939 |
| Общая надземная фитомасса | 1093±135 | 278 | 13 340 |

Распределение биомассы по укосных площадкам было очень неравномерным (коэффициент вариации 165%). Надземная биомасса сосудистых растений на большинстве площадок не превышала 100 г/м² (Рис. 4.1). Только на небольшом числе площадок биомасса сосудистых растений существенно превышала среднее значение (51 г), оно было существенно выше медианы (36 г), распределение значимо отличается от нормального, прежде всего за счет нескольких площадок с экстремально высокой биомассой из-за крупных растений.

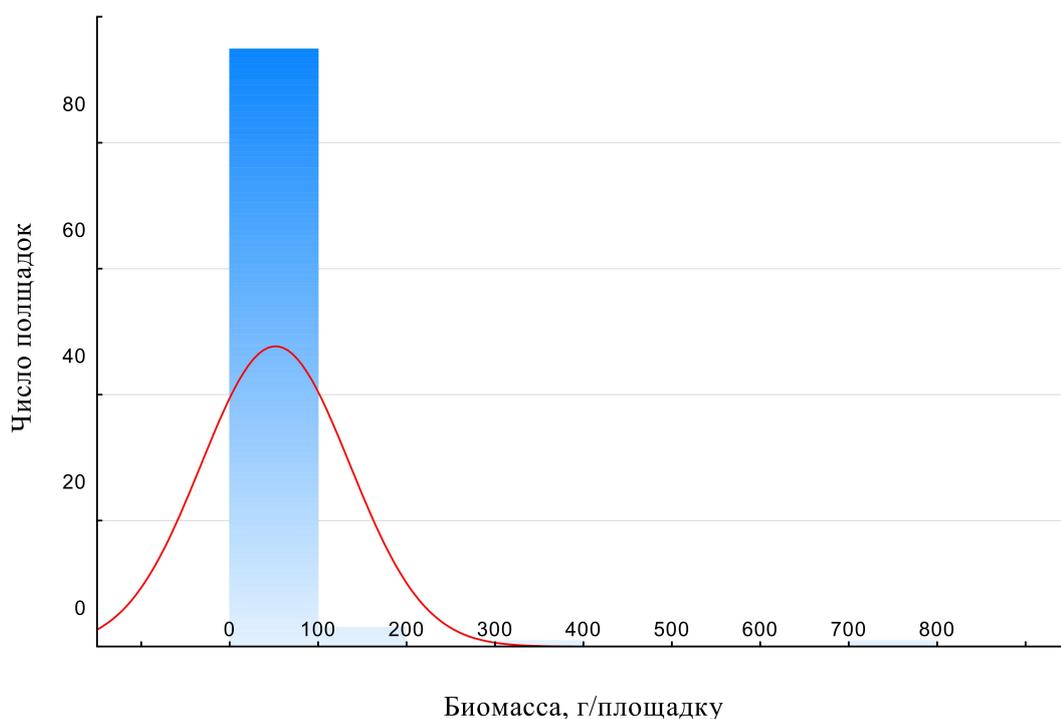


Рисунок 4.1. Гистограмма распределения надземной биомассы сосудистых растений на пробных площадях в сообществах субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,28478$, $p<0,01$ (значимое отличие от нормального распределения). Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Соотношение основных функциональных групп сосудистых растений в надземной биомассе показывает четкую принадлежность субальпийского высокоотравья к разнотравным травяным сообществам с резким преобладанием двудольных, но незначительной ролью представителей семейства Fabaceae (Рис. 4.2). Разнотравье образует около 77% надземной биомассы, на долю злаков приходится 22% надземной биомассы, вклад бобовых и осоковых незначителен ($<1\%$). Высокую надземную биомассу определяет разнотравье, коэффициент детерминации общей биомассы за счет биомассы разнотравья составляет 98% ($p<0,001$).

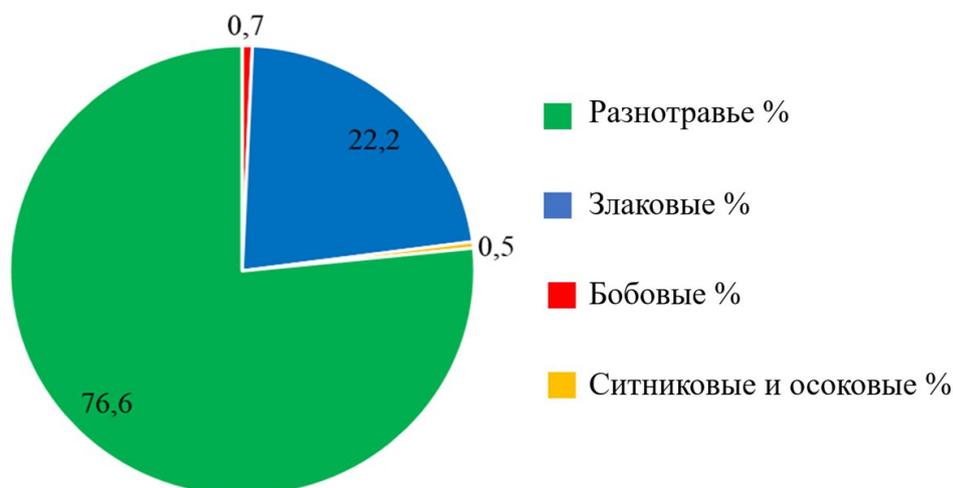


Рисунок 4.2. Соотношение функциональных групп в структуре биомассы высокотравных сообществ, %.

Отношение мортмассы к биомассе, которое в нашем случае соответствует опадо-подстилочному коэффициенту (Богатырев, Телеснина, 2010), или коэффициенту разложения – K_d (Гришина, 1986), равно 0,35, а величина интенсивности разложения ($I_d = 100/K_d$) составляет 286, что позволяет охарактеризовать процесс разложения в изучаемых нами сообществах как «очень интенсивный» (Гришина, 1986). Интересно отметить, что доля ветоши в общей фитомассе отрицательно коррелировала как с общей надземной фитомассой ($r = -0,29, p < 0,01$), так и с живой надземной биомассой ($r = -0,37, p < 0,001$). Это свидетельствует о том, что для участков с низкой живой надземной биомассой характерны растения с относительно трудноразлагаемым опадом, в то время как опад высокопродуктивных растений разлагается быстрее. В целом, отмечается значимая связь между живой надземной биомассой и мортмассой ($r = +0,31, p < 0,01$).

Видовой состав живой надземной биомассы сосудистых растений свидетельствует о полидоминантном характере изучаемых сообществ. Абсолютные доминанты в сообществе отсутствуют и на долю группы содоминирующих видов, в среднем, приходится более 50% общей

надземной фитомассы. Однако абсолютное доминирование отмечалось в пределах отдельных площадок, размеры которых сопоставимы с размерами крупных особей субальпийских растений. В целом, к доминантам – видам, образующим более 5 % общей надземной фитомассы (Работнов, 1984), было отнесено 6 видов: *Angelica tatianaе* (20,8%), *Milium effusum* (13,7%), *Ligusticum alatum* (13,3%), *Cephalaria gigantea* (9,8%), *Rumex alpinus* (6,2%), *Heracleum asperum* (5,7%).

Ранговое распределение видов по живой надземной биомассе в сообществе имеет пологий характер (Рис. 4.3) и характеризуется большим количеством редких видов (36 видов), вклад каждого из которых составляет менее 0,1% надземной биомассы.

Ведущее семейство цветковых растений в обследованных сообществах субальпийского высокоотравья – зонтичные (Apiaceae). В наших укосах зонтичные представлены 11 видами, на долю которых приходится 42,5% общей биомассы сосудистых растений.

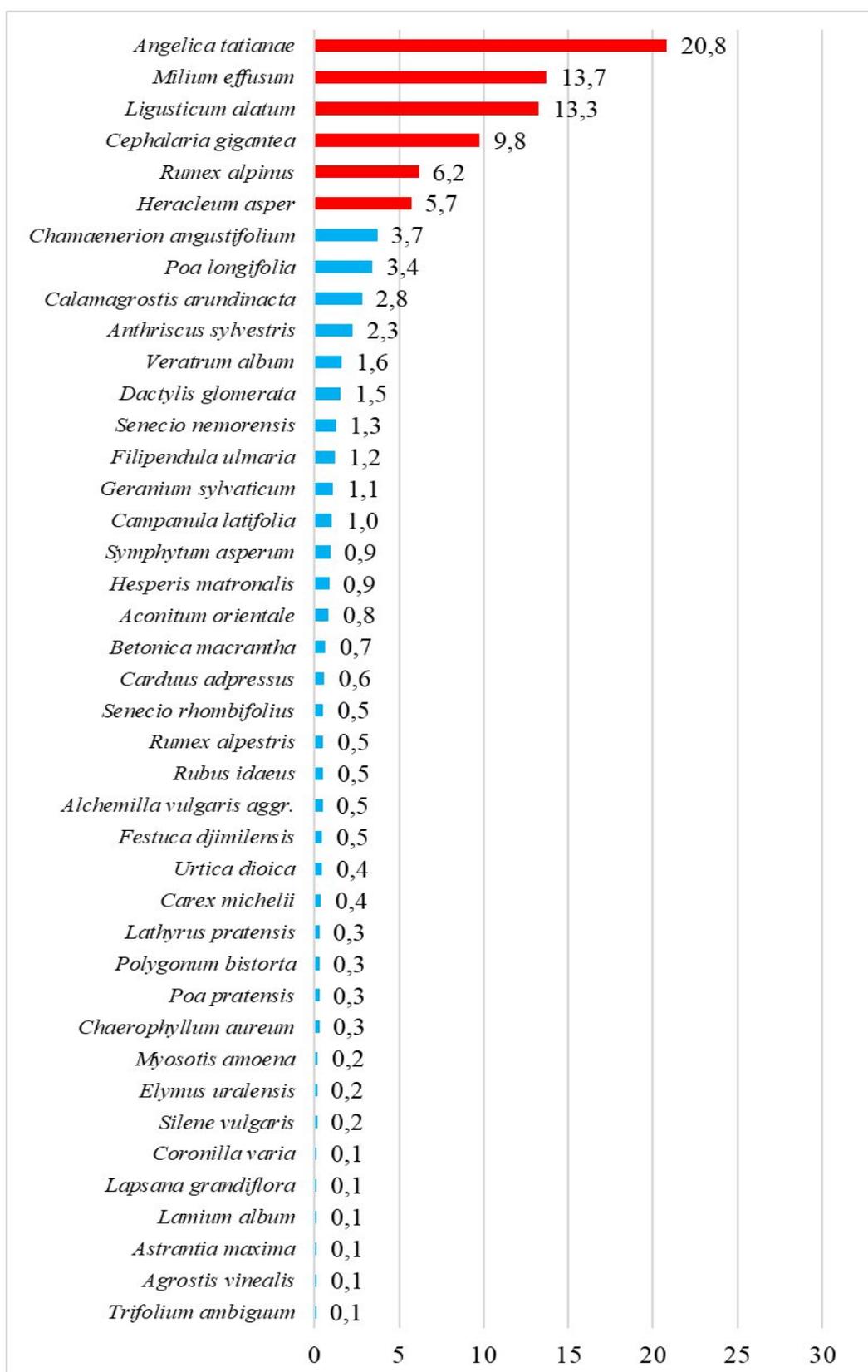


Рисунок 4.3. Ранговое распределение растений надземной биомассе (г/м²) для сообществ субальпийского высокоотравья в порядке убывания участия видов (представлены только виды со средней биомассой более 0,1% от общей).

Число видов сосудистых растений, отмеченных на укосных площадках, варьировало от 2 до 13, составляя в среднем $5,5 \pm 0,3$ на площадку. На основании собранного нами материала не выявлено значимой связи между надземной фитомассой и видовым богатством на пробных площадях.

Таким образом, в изученных субальпийских высокотравных сообществах отношение мортмассы к биомассе (0,35) и величина интенсивности разложения (286) свидетельствуют об интенсивном процессе разложения, так как все травянистые растения высокотравья ежегодно целиком обновляют свои надземные органы.

По сравнению с другими типами растительных сообществ ТНП, надземная фитомасса и биомасса сообществ субальпийского высокотравья больше, чем на субальпийских вейниковых лугах (асс. *Betonici macranthae- Calamagrostietum arundinaceae* (Onipchenko 2002, 2004) (Табл. 4.4) (Полошевец и др., 2024), на субальпийских пестроостровых лугах с доминированием *Bromus variegatus*, а также альпийских гераниево-копеечниковых лугах (Onipchenko, 2004).

Следует отметить, что низкая продуктивность на пестроостровых лугах, формирующихся на гребнях и в верхних частях склонов в субальпийском поясе ТНП, вероятно, объясняется положением этих сообществ в рельефе: на платообразных вершинах и гребнях зима бесснежна, а почва глубоко промерзает (Варыбок и др., 2024).

Таблица 4.4. Сравнительная структура надземной фитомассы для высокогорных растительных сообществ Тебердинского национального парка

| Ценоз | | | | | | | | |
|-------------------------------|------------------|---------------|-----------|----------|----------|---------|---------|---------|
| Параметр, г/м ² | ВТ | БОЛ | ВЕЙ | ПКЛ | АЛП | ПЛ | ГКЛ | АК |
| Биомасса | 813±134 | 264±12 | 384±21 | 349±15 | 113±7 | 306±17 | 318±20 | 129±5 |
| Мортмасса | 281±18 | 168±11 | 393±40 | 293±17 | 230 | 858 | 192 | 183 |
| Мохообразные | 0,22±0,21 | 200±33 | 0,85±0,26 | 22,2±4,4 | 3,4±3,05 | 8,8±2,3 | 1,7±1,6 | 2,7±0,8 |
| Фитомасса | 1093±135 | 632±32 | 777±50 | 664±26 | 784 | 1213 | 527 | 322 |

Примечание. Субальпийские фитоценозы: **ВТ** – субальпийские высокотравные сообщества (Гулов и др., 2022), **БОЛ** – субальпийские болотные сообщества (Гулов и др., 2023), **ВЕЙ** – субальпийские вейниковые луга (Полошевец и др., 2023), **ПКЛ** – субальпийские пестроостровые луга (Варыбок и др., 2024). Альпийские фитоценозы (Onirchenko, 2004): **АЛП** – альпийские лишайниковые пустоши, **ПЛ** – пестроовсяницевые луга, **ГКЛ** – гераниево-копеечниковые луга, **АК** – альпийские ковры. Жирным шрифтом выделены исследованные нами сообществ.

В изученных сообществах субальпийского высокоотравья доля разнотравья (77%) оказалась выше, чем на субальпийских вейниковых лугах (42%), где преимущественно биомассу слагают злаки (57%), и пестрокостровых лугах (33%), субальпийских болотах (37%) где большая доля принадлежит функциональной группе осок и ситников (41%). В альпийских сообществах доля разнотравья зависит от глубины снежного покрова и продолжительности его залегания, поэтому наибольшее участие разнотравных элементов отмечается на альпийских гераниево-копеечниковых лугах и коврах (Онипченко, 2004).

Мортмасса изученных сообществ высокоотравья оказалась в среднем существенно ниже, чем на пестроовсяницевых лугах (Онипченко, 2004) и вейниковых субальпийских лугах (Полошевец и др., 2023), но сравнима с мортмассой пестрокостровых лугов (Варыбок и др., 2024) (Табл.4.4), что свидетельствует о более интенсивном разложении и круговороте в данных сообществах.

По сравнению с субальпийскими лугами Азербайджана и Армении, сообщества субальпийского высокоотравья ТНП значительно более продуктивны: в Азербайджане запасы надземной биомассы субальпийских лугов достигали 350 г/м^2 (Вагабов, 1977), в Армении – 370 г/м^2 (Магакьян, Мириманова, 1951). В то же время, на Западном Кавказе имеются сообщества, у которых запасы надземной фитомассы выше, чем в субальпийском высокоотравье ТНП, например, высокоотравье субальпийского пояса и крупнотравье лесного пояса (более 1000 г/м^2) (Акатов, Акатова, 2016; личное сообщение).

По сравнению с субальпийскими сообществами гумидного биоклиматического сектора Алтае-Саянской горной области (465 г/м^2) (Самбыла, 2013, 2018) и альпийских лугов северо-восточной части Тибетского нагорья (137 г/м^2) (Dai et al., 2019), надземная фитомасса субальпийских высокоотравных сообществ ТНП также характеризуется более высокими показателями.

По своему флористическому составу высокотравье Кавказа сходно с крупнотравными сообществами Дальнего Востока России, где доминируют крупные травы из семейств *Ariaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Polygonaceae* (Морозов, 1994). Интересно, что по числу отмеченных видов в составе флороценотического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа Р.И. Гагнидзе (1974) отмечает преобладание видов семейства *Asteraceae* (*Ariaceae* – на втором месте), в то время как к нашему случаю и по надземной биомассе, и по числу видов на первое место выходят виды семейства *Ariaceae* (11 видов против 7 видов семейства сложноцветных). Однако, надземная живая биомасса сообществ субальпийского высокотравья ТНП несколько ниже, чем аналогичный показатель у крупнотравных сообществ Дальнего Востока (на Камчатке – 916 г/м², на Сахалине – 1457 г/м²) (Морозов, 1994). Надземная фитомасса изученных нами сообществ также существенно ниже, чем в тростниковых зарослях некоторых регионов, например, в пойме р. Чу в Казахстане 1940 г/м² (Демина и др., 1973) или пойме р. Амударья в Туркмении – 4100 г/м² (Гладышев, 1969).

4.2. Сообщества субальпийских болот

В системе флористической классификации растительности болотные сообщества высокогорий Кавказа относятся к классу эвтрофных болот *Scheucherio palustis – Caricetea fuscae* Тх. 1937 (порядок *Caricetalia fuscae* Koch 1926). Изученные сообщества относятся к ассоциации *Swertio ibericae-Caricetum nigrae* Onipchenko 2002. Диагностическая комбинация видов ассоциации включает *Potentilla erecta*, *Swertia iberica*, *Dactylorhiza euxina*, *Campylium stellatum*, *Pinguicula vulgaris* и другие виды, в том числе представителей субальпийских лугов и высокотравья (*Veratrum album*, *Geranium sylvaticum*, *Nardus stricta*, *Anthoxanthum odoratum*, *Luzula multiflora*) (Onipchenko, 2002). В данных субальпийских сообществах

доминирует осока *Carex nigra* aggr. (syn. *Carex dacica* Heuff., *Carex transcaucasica* Egorova и др.). Эта осока доминирует в сообществах альпийских болот ТНП (Onipchenko 2002), а также в сообществах высокогорных болот Альп, где ее проективное покрытие составляет 70% (Listl, Reisch, 2012).

В исследованных болотных сообществах на 100 пробных площадях было отмечено 62 вида сосудистых растений (приложение табл. 4.5, 4.6) включая 15 эндемиков Кавказа (*Betula litwinowii*, *Briza marcowiczii*, *Cardamine uliginosa*, *Carum caucasicum*, *Cirsium simplex*, *Crepis caucasica*, *Dactylorhiza euxina*, *Daphne glomerata*, *Euphrasia ossica*, *Gentiana septemfida*, *Hyalopoa pontica*, *Pedicularis condensata*, *Pedicularis nordmannina*, *Seseli alpinum* и *Swertia iberica*).

Структура наземной фитомассы субальпийских болотных сообществ. Живая наземная биомасса сосудистых растений составляла в среднем 264 ± 12 г/м², ветошь (мортмасса) предыдущих лет – 16 ± 11 г/м², общая наземная фитомасса – 632 ± 32 г/м² (в том числе на долю мохообразных приходилось 200 ± 33 г/м²) (Табл. 4.7). По экспертной оценке, фитомасса мохообразных накапливалась около 4-х лет, поэтому консервативная оценка годичной продукции мохообразных не превышает 50 г/м², а суммарная наземная годичная продукция может быть ориентировочно оценена в 320 г/м² (Гулов и др., 2023).

Таблица 4.7. Состав общей наземной фитомассы субальпийских болот (г/м², n=100)

| | среднее и ошибка | минимум | максимум |
|--------------------------------|---------------------|---------|----------|
| Биомасса сосудистых растений | 264±12 | 67 | 595 |
| Биомасса мохообразных | 200±33 | 0 | 1602 |
| Ветошь прошлых лет (мортмасса) | 168±11 | 19 | 634 |

| | | | |
|---------------------|--------|-----|------|
| Надземная фитомасса | 632±32 | 149 | 1737 |
|---------------------|--------|-----|------|

Распределение живой надземной биомассы по укосным площадкам было неравномерно (коэффициент вариации 45%): на большинстве площадок размером 25×25 см этот показатель был меньше 25 г (Рис. 4.5), а на нескольких площадках существенно превышал среднее значение (16 г). Распределение живой надземной фитомассы близко к нормальному, медиана (15 г) немного ниже, чем среднее значение (16 г).

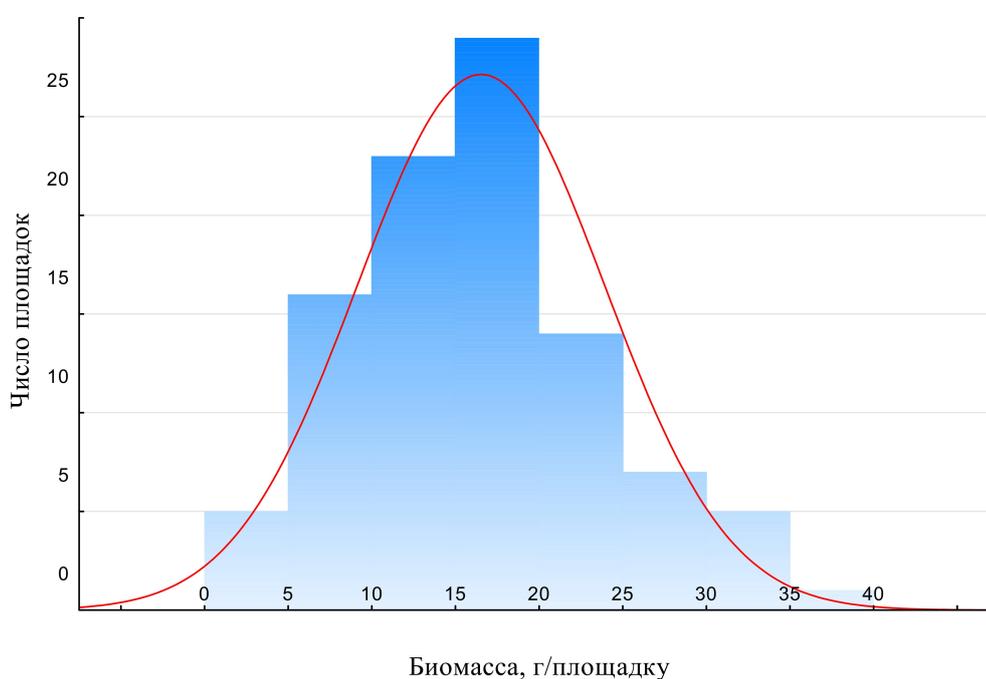


Рисунок 4.5. Гистограмма распределения живой надземной биомассы по пробным площадям. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,07806$, $p>0,20$ (не отличается от нормального распределения). Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Эпигейные лишайники практически полностью отсутствовали, их вклад в биомассу был незначителен и не учитывался. Высшие споровые растения представлены 3 видами с низким участием (*Botrychium lunaria*, *Lycopodium alpinum*, *Selaginella selaginoides*).

Среди основных функциональных групп сосудистых растений преобладают осоковые и ситниковые (41%), на втором месте – разнотравье (37%), на третьем – злаки (21%), роль древесных растений и бобовых очень мала (менее 2%). Таким образом, по составу надземной биомассы субальпийские болота относятся к травяным осоковым (низинным) болотам (Рис. 4.6).

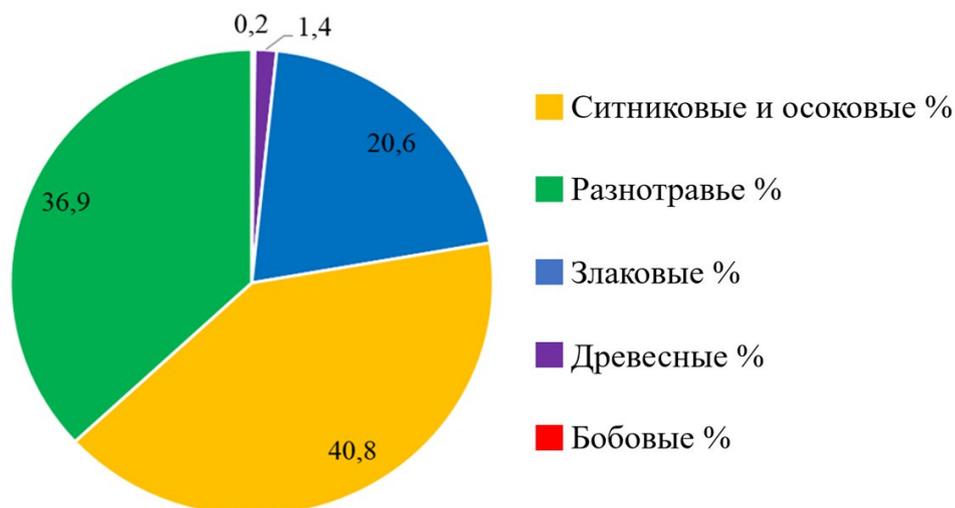


Рисунок 4.6. Соотношение функциональных групп в структуре биомассы болотных сообществ, %.

Коэффициент разложения (отношение мортмассы к живой надземной биомассе) составил около 0.5, а величина интенсивности разложения опада (I_d) – около 200, что позволяет охарактеризовать процесс разложения как «очень интенсивный» (Гришина, 1986), несмотря на неполное разложение и отложение торфа (50–60см), в который уходит небольшая часть продукции.

Биомасса сосудистых растений на площадке положительно коррелировала как с запасами ветоши ($r=+0,46$, $p<0,001$), так и с долей ветоши от общей фитомассы ($r = +0,27$, $p <0,01$). Это свидетельствует о том, что на участках с большей живой надземной биомассой сосудистых растений идет несколько менее интенсивное разложение, т.е.

доминирующие виды (прежде всего, осоки) имеют более устойчивый к разложению опад.

Видовой состав живой надземной биомассы сосудистых растений свидетельствует о полидоминантом характере изучаемых сообществ. Абсолютные доминанты отсутствуют, на долю группы содоминирующих видов, в среднем, приходится более 50% общей надземной фитомассы. Абсолютное доминирование отмечалось на некоторых пробных площадках 25×25 см. В целом, к доминантам – видам, образующим более 5% общей надземной фитомассы (Работнов, 1984), было отнесено 6 видов сосудистых растений: *Carex nigra* (26,1%), *Nardus stricta* (15,8%), *Cirsium simplex* (13,4%), *Primula auriculata* (6,7%), *Blysmus compressus* (5,2%), *Swertia iberica* (5,2%). Ранговое распределение видов по биомассе имеет пологий характер с большим числом редких видов (23 вида), на долю каждого из которых приходится менее 0,1% живой надземной биомассы субальпийского болотного сообщества (Рис. 4.7).

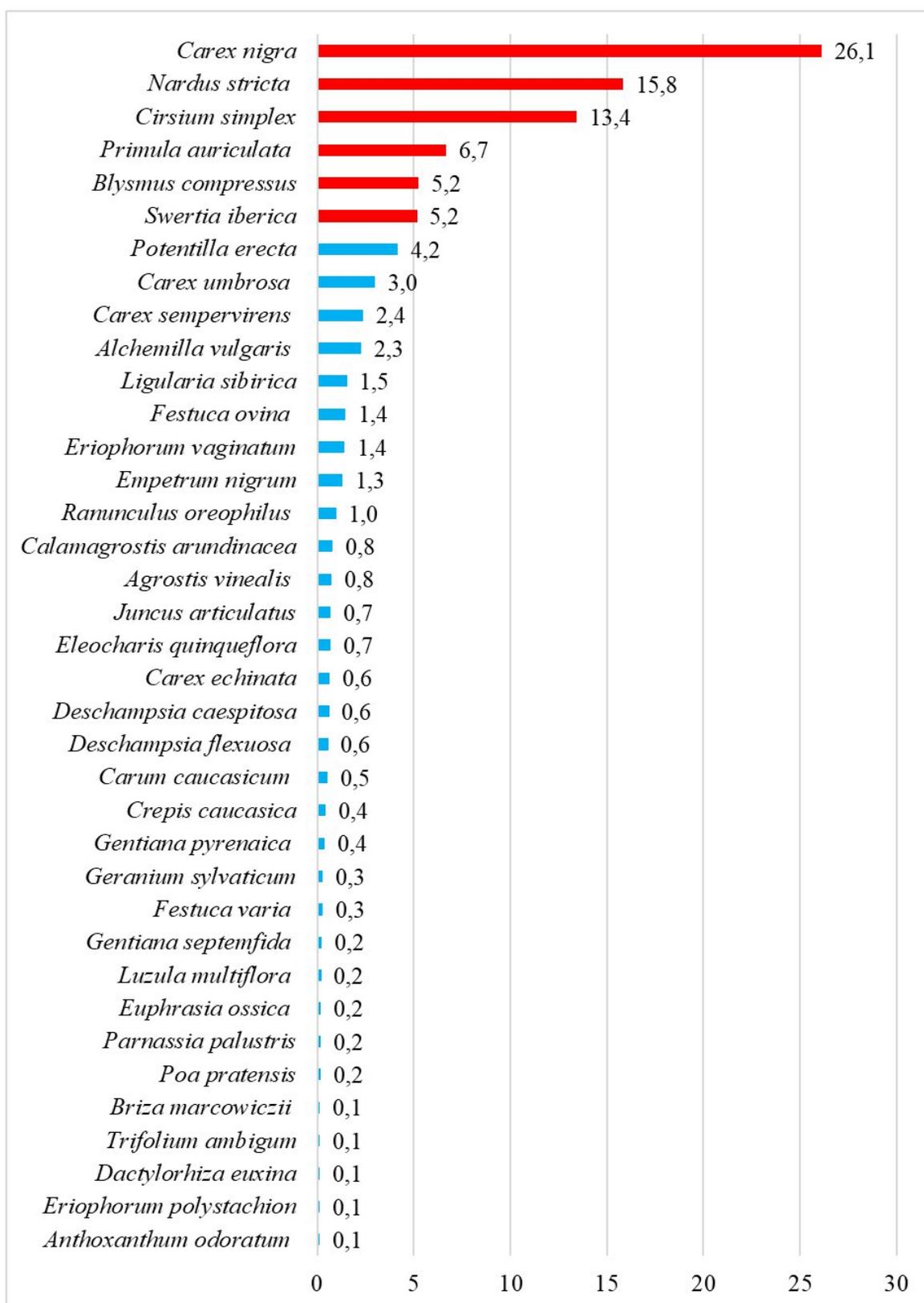


Рисунок 4.7. Ранговое распределение растений по живой надземной биомассе (г/м²) для сообществ субальпийского болота в порядке убывания участия видов (представлены только виды со средней биомассой более 0,1% от общей).

Число видов сосудистых растений на пробных площадках варьировало от 2 до 18, составляя в среднем $8,5 \pm 0,3$. Отмечена слабая положительная связь между числом видов сосудистых растений на площадке и их общей надземной биомассой (коэффициент корреляции Пирсона $r=+0.41$, $p<0,001$, Рис. 4.8). Такой характер связи, видимо, обусловлен отсутствием очень крупных растений и участков с высокой биомассой, что отличает изученные болотные сообщества от сообществ субальпийского высокоотравья (Гулов и др., 2022).

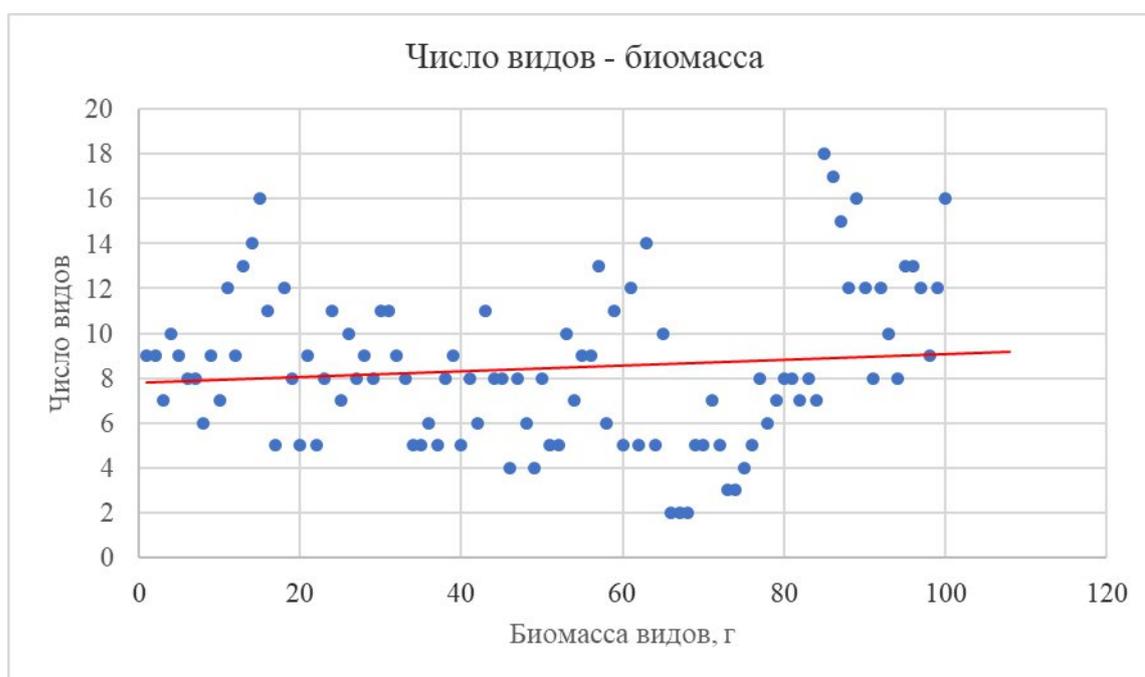


Рисунок 4.8. Зависимость числа видов растений от биомассы на пробных укосных площадях субальпийских болотных сообществ.

По надземной биомассе в изучаемом сообществе ведущий вклад (40 % от надземной живой биомассы) принадлежит семейству осоковые (*Сyperaceae*), которое представлено 9 видами. Злаки представлены большим числом видов (12), но меньшей долей в надземной биомассе (21%). Высокое участие сфагновых мхов (*Sphagnum capillifolium*) отмечено лишь на одном из изученных болот. Наиболее обычны гипновые мхи

(*Aulacomnium palustre*, *Brachythecium mildeanum*, *Campylium protensum*), изредка встречаются мхи *Dicranum bonjeanii*, *Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata*, а также печеночники из рода *Scapania*.

По массе надземной продукции субальпийские болотные сообщества ТНП близки к другим субальпийским сообществам Северо-Западного Кавказа, за исключением сообществ высокотравья (Табл. 4.4) (Гулов и др., 2022). Надземная продукция субальпийских болот близка к таковой для наиболее продуктивных гераниево-копеечниковых альпийских лугов в ТНП (Онипченко, 1990) и существенно превышает таковую для других альпийских сообществ (Табл. 4.4). Интенсивный биологический круговорот связан с питанием изучаемых болот за счет выклинивающихся грунтовых вод и холодных (богатых кислородом) вод горных ручьев и рек. Поэтому высокогорные болота являются эвтрофными, редко при возрастании мощности сфагнового покрова возможен переход к мезотрофной стадии. Отсутствие верховых болот в высокогорьях альпийского типа связано, вероятно, с неустойчивостью большой торфяной массы на склонах. Отдельные участки болот при достижении критической торфяной массы сходят вниз по склонам, вызывая оползни и сели. Таким образом, флористический состав, включающий типичные виды низинных болот европейских равнин (*Parnassia palustris*, *Carex nigra*, *Deschampsia caespitosa*, *Eriophorum polystachion*, *Pinguicula vulgaris* и др.) наряду с эндемиками Кавказа (*Swertia iberica*, *Cirsium simplex*), и состав надземной биомассы с преобладанием травянистых растений над мхами и осоковых среди сосудистых растений подтверждают отнесение их к осоко-гипновому типу низинных болот (Тюремнов, 1976).

Запасы надземной биомассы обследованных субальпийских болот ТНП близки к показателям для описанных на Западном Кавказе субальпийских болот с доминированием *Carex nigra* (631 г/м²), но значительно выше, чем на болотах с доминированием *Carex rostrata* (34,4 ±

18,2 г/м²) (Акатов и др., 2018а, 2018б, 2019). По сравнению с болотами полярного пояса в целом (2,7 г/м²) (Базилевич, 1993, Callaghan et al., 2004) изучаемые нами субальпийские болота имеют значительно более высокие показатели биомассы травянистых растений и более низкие – мохообразных. Аналогичные закономерности отмечены и для болот бореальной и неморальной областей (Базилевич, 1993; Masing et al., 2010), лишь низинные осоковые болота приближаются к исследованным сообществам болот ТНП по составу фитомассы. Сходные с нашими величины фитомассы отмечены для болот лесной зоны в Канаде (587 г/м²), (Moore et al., 2002). Продукция высокогорных низинных болот в субтропических широтах (Колорадо), была существенно выше, особенно с увеличением увлажнения (Millar et al., 2017).

Полученная нами величина общей надземной фитомассы обследованных болот ТНП превышает аналогичный показатель (445 г/м²) для болот лесостепной зоны тайги Западной Сибири (Косых и др., 2010), что обусловлено более высоким увлажнением, но соответствует величине фитомассы олиготрофных болот южнотаежной подзоны Западной Сибири (от 480 г/м² в год до 650 г/м² в год) (Головацкая, 2009) и горного Алтая (от 380 г/м² в год до 870 г/м² в год) (Косых и др., 2010). Общая надземная фитомасса субальпийских болот северо-западного- Кавказа (632±32 г/м²) оказалась очень сходной с данными для высокогорных болот восточной части Цинхя на Тибетском плато (637±22 г/м²) (Elumeeva et al., 2015). На болотах Тибета масса мхов несколько выше, что можно отметить и для лишайников, которые на изученных болотах Кавказа вовсе отсутствуют.

Таким образом, при выполнении исследования нами впервые получены оценки состава фитомассы сообществ субальпийского высокотравья. Выявленная нами величина надземной биомассы (813 ± 134 г/м²) может служить оценкой минимальной надземной продукции, так как все травянистые растения высокотравья ежегодно целиком обновляют

свои надземные органы. Эта величина позволяет рассматривать изучаемые сообщества как высокопродуктивные травяные экосистемы (Работнов, 1974). Их надземная биомасса существенно превышает таковую для большинства типов высокогорных лугов Кавказа (Маилов, 1979; Восканян, Зироян, 1979; Онипченко, 1990; Дзыбов, 2013), а также других горных систем Евразии (Базилевич, 1993; Körner, 2003) и Северной Америки (Bowman, Fisk, 2001; Rundel, 2015).

В изученных субальпийских болотных сообществах ТНП выявлено преобладание в надземной биомассе травянистых растений над мхами и осоковых над другими сосудистыми растениями, что позволяет отнести изученные болота к осоко-гипновому типу низинных болот. Продукция мхов на исследуемых болотах существенно уступает таковой для сфагновых болот бореальной зоны (Küttim et al., 2020).

Надземная биомасса субальпийского высокотравья в 2–5 раз превышает биомассу других сообществ альпийского и субальпийского поясов. Для этого типа сообществ отмечена высокая скорость биологического круговорота с высоким коэффициентом разложения опада. Надземная биомасса субальпийского болота сопоставима с надземной биомассой субальпийских лугов и наиболее продуктивных сообществ альпийского пояса.

Обследованные субальпийские болотные сообщества отличаются высокой скоростью биологического круговорота. Об интенсивном биологическом круговороте на субальпийских болотах также говорят и быстрое разложение тестовых материалов, и высокая продукция тонких корней (Онипченко и др., 2021).

В целом, изученные нами сообщества субальпийского высокотравья и болот отличаются высокой скоростью биологического круговорота, о чем свидетельствуют низкое отношение мортмассы к биомассе и высокий коэффициент разложения.

ГЛАВА 5. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ РАСТЕНИЙ СУБАЛЬПИЙСКИХ ВЫСОКОТРАВНЫХ И БОЛОТНЫХ СООБЩЕСТВ ТЕБЕРДИНСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА

5.1. Высота растений

Высота растения во многом связана с возможностями конкурировать за свет. Это один из самых репрезентативных признаков, который играет важную роль в конкурентоспособности видов (Moles et al., 2009; Дудова и др., 2019).

5.1.1. Субальпийские высокотравные сообщества

Средняя высота видов в исследованных высокотравных сообществах составляет $55,2 \pm 1,3$ см. У травянистых растений наибольшая высота отмечена для растений *Filipendula ulmaria* ($141,04 \pm 3,90$ см), *Campanula latifolia* ($123,68 \pm 3,82$ см), *Cephalaria gigantea* ($101,19 \pm 3,27$ см), которые являются доминантами данных сообществ, *Senecio platyphylloides* ($98,60 \pm 0,26$ см), *Senecio nemorensis* ($95,11 \pm 3,78$ см), а наименьшая высота – для *Myosotis alpestris* ($6,02 \pm 0,39$ см), *Botrychium lunaria* ($5,21 \pm 0,67$ см), *Veronica filiformis* ($3,02 \pm 0,18$ см).

Распределение высоты по видам в сообществе значимо не отличается от нормального (коэффициент вариации 74%) (Рис. 5.1), хотя среднее значение выше медианы (40 см и 33,9 см соответственно). Это говорит о немногочисленности видов с большей высотой растений.

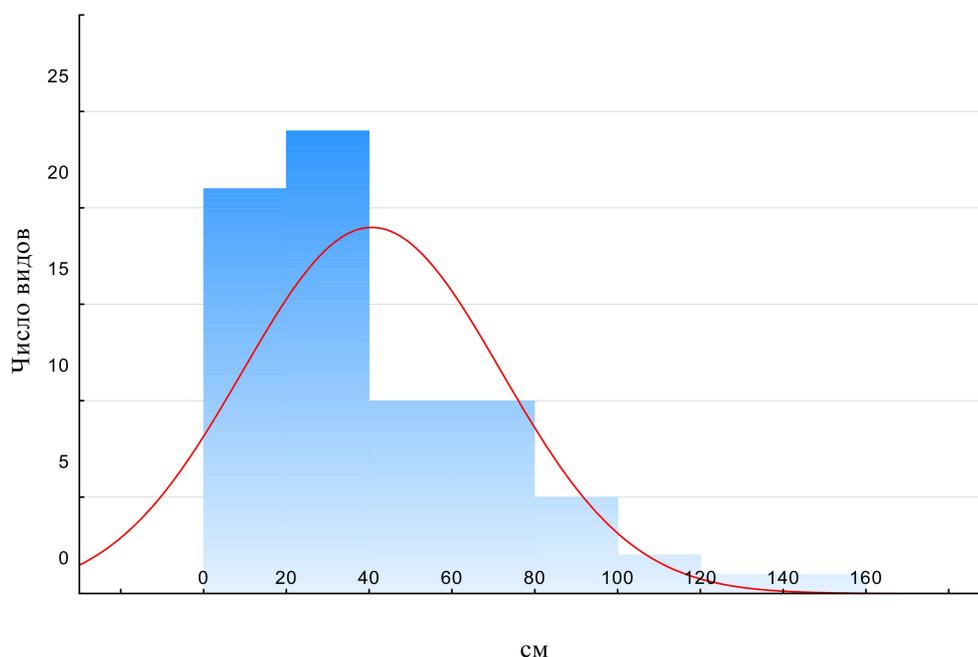


Рисунок 5.1. Гистограмма распределения высоты растений по видам сообществ субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,12313$, $p>0,20$ (отличие от нормального распределения незначимы). Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенной высоты по укосным площадкам относительно равномерное (коэффициент вариации 24 %). Высота большинства растений на площадках варьировала в пределах 30–90 см (Рис. 5.2). Среднее значение (64,8 см) сходно с медианой (65,1 см), а распределение значимо не отличается от нормального.

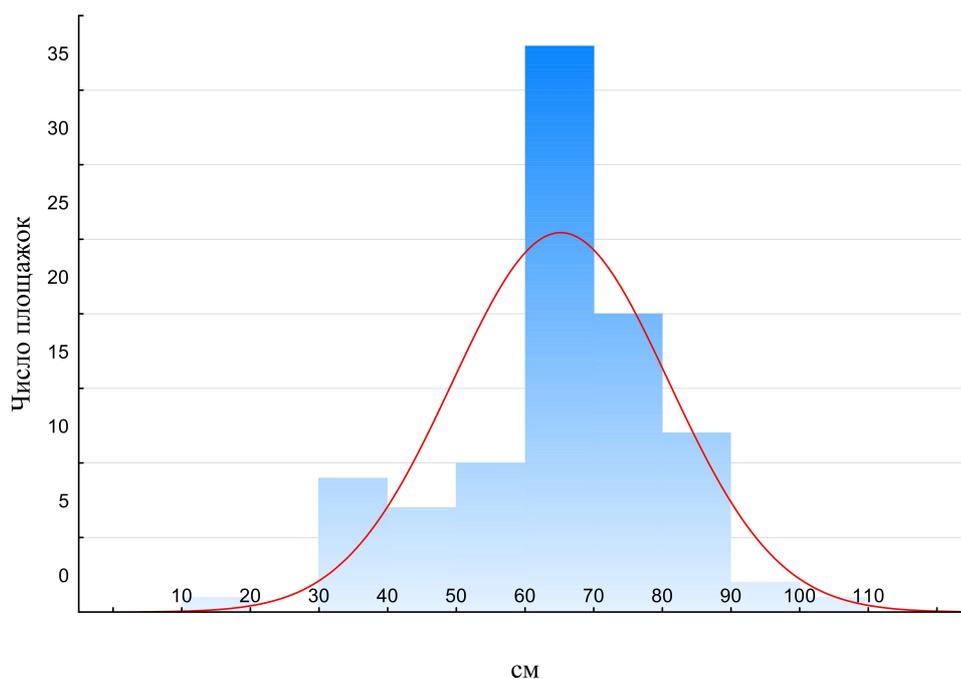


Рисунок 5.2. Гистограмма распределения средневзвешенной высоты растений по площадкам сообществ субальпийского высокоотравья. Критерий Колмогорова-Смирнова $d=0,10921$, $p<0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Средние и средневзвешенные величины высоты растений значимо различаются по площадкам. При этом средняя (по всем площадкам) средневзвешенная высота ($64,8 \pm 1,6$ см) больше, чем средняя (по всем площадкам) высота растений ($55,2 \pm 1,3$ см), то есть высота доминантов существенно выше, чем высота у видов с невысоким обилием. Сравнение с данными случайных выборок из местного пула видов показало, что случайные средние (т.е. средние для случайной выборки) значимо отличаются от средних, рассчитанных для сообществ субальпийского высокоотравья, во всех 100 сравнениях ($p\text{-value} = 0,017$). Среднее значение для случайной выборки видов местной флоры ($27,4 \pm 2,1$ см) примерно вдвое ниже, чем в изученных сообществах субальпийского высокоотравья (Рис 5.3).

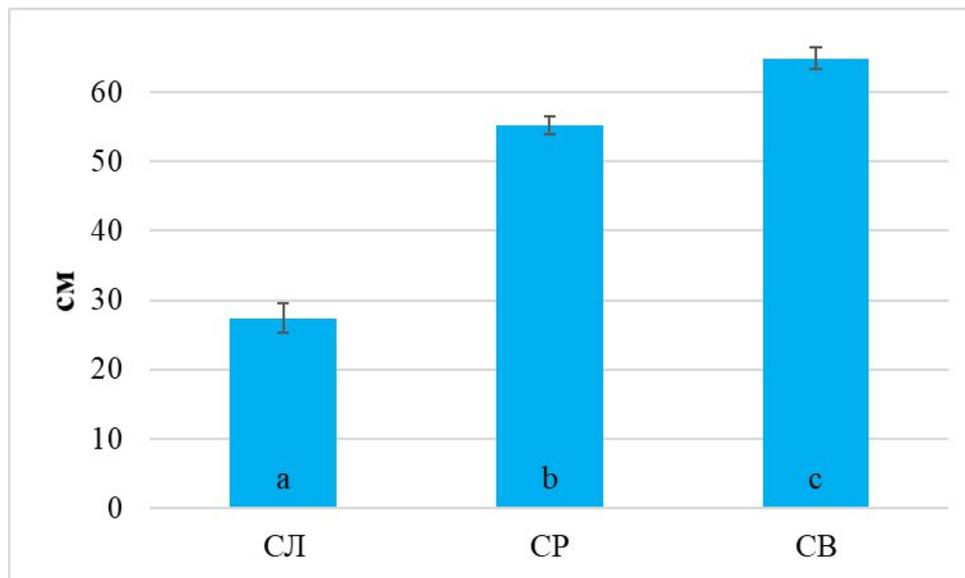


Рисунок 5.3. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, с значений высоты растений сообществ субальпийский высокоотравья (разные буквы a, b, c, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

5.1.2. Субальпийские болотные сообщества

В субальпийских болотных сообществах средняя высота растений ($15,8 \pm 0,4$ см). В болотных сообществах среди древесно-кустарниковых растений наибольшая высота отмечена у *Betula litwinowii* ($231,28 \pm 19,1$ см), среди травянистых растений – у *Aconitum nasutum* ($49,70 \pm 1,51$ см), *Festuca varia* ($44,58 \pm 0,81$ см), *Geranium sylvaticum* ($39,67 \pm 1,55$ см), *Calamagrostis arundinacea* ($35,50 \pm 1,55$ см). Наименьшая высота выявлена у *Gentiana pyrenaica* ($1,79 \pm 0,17$ см), *Eriophorum polystachion* ($1,78 \pm 0,09$ см), *Pinguicula vulgaris* ($1,37 \pm 0,09$ см).

Распределение высоты растений по видам было неравномерно (коэффициент вариации 165 %). Среднее значение выше медианы (18,3 см

и 12,7 см соответственно). Распределение отличается от нормального (Рис. 5.4).

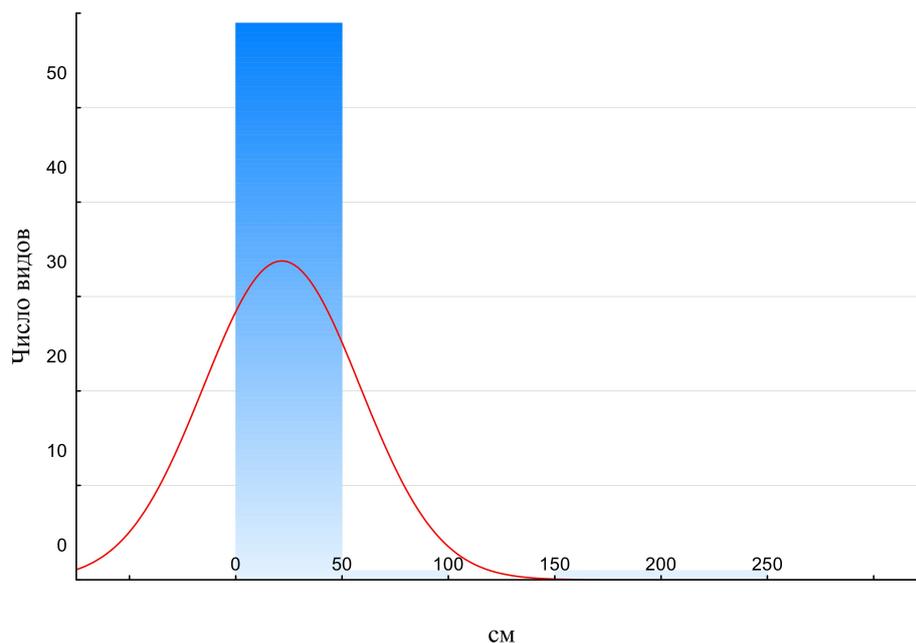


Рисунок 5.4. Гистограмма распределения высоты по видам растений сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,28767$, $p<0,01$ (значимое отличие от нормального распределения). Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенной высоты растений на укосных площадках сообществ болот было равномерным (коэффициент вариации 21 %). Высота у большинства растений на площадках меньше 25 см (Рис. 5.5). Среднее значение и медиана не отличается от среднего (18,5 см), распределение соответствует нормальному.

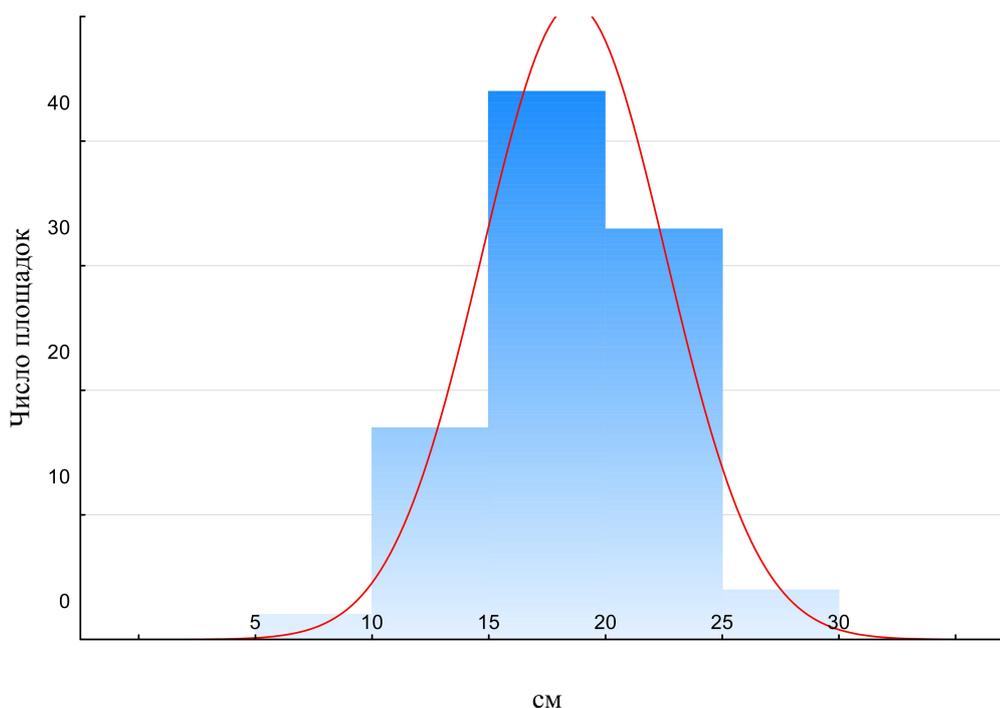


Рисунок 5.5. Гистограмма распределения средневзвешенной высоты растений по площадкам сообществ субальпийских болот. Тест Колмогорова-Смирнова $d=0,05825$, $p>0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Средние и средневзвешенные значения высоты для площадок значительно различаются ($p\text{-value} < 0,0001$). При этом средневзвешенная высота ($18,5 \pm 0,4$ см) была больше средней ($15,8 \pm 0,4$ см). Среднее значение высоты для всех растений из случайной выборки местной флоры ($31,9 \pm 2,5$ см) примерно вдвое больше, чем значение средней высоты растений субальпийских болот (Рис. 5.6).

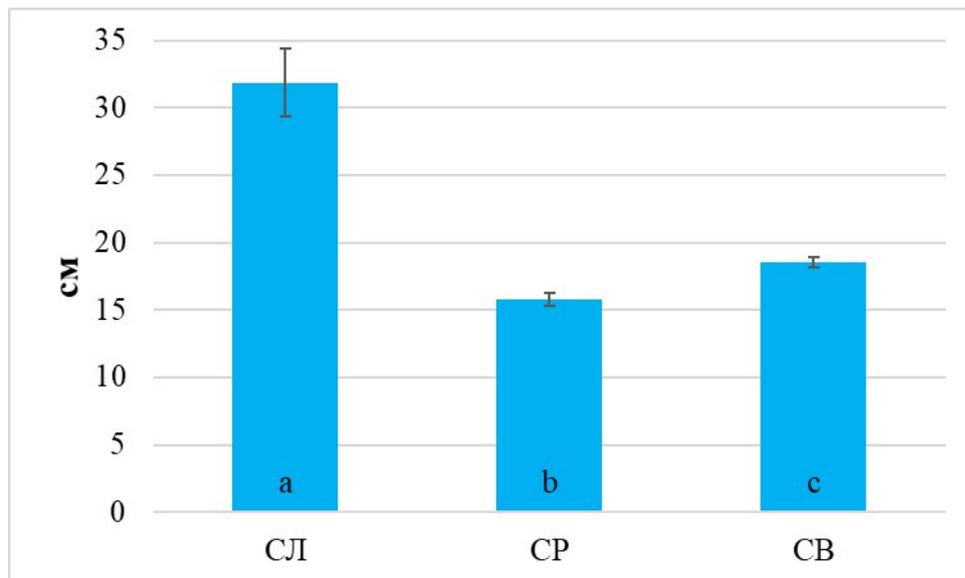


Рисунок 5.6. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, с значений высоты растений сообществ субальпийского болот (разные буквы а, b, с, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

Таким образом, средняя высота растений в субальпийских болотных сообществах в три раза ниже ($15,8 \pm 0,4$ см), чем в сообществах субальпийского высокоотравья ($55,2 \pm 1,3$ см). Сравнение с данными случайных выборок из местного пула видов также показало, что средневзвешенная высота растений в изученных субальпийских высокоотравных сообществах превосходит случайные средние, а в сообществах субальпийских болот, наоборот, ниже, чем случайные средние.

Высокотравье вполне соответствует своему названию, здесь средневзвешенные показатели высоты существенно больше, чем во всех других травяных высокогорных сообществах ТНП (Табл. 5.1), что говорит о более благоприятных для продукции растений условиях: богатые

элементами минерального питания и хорошо увлажненные почвы, низкая интенсивность нарушений, отсутствие зимнего промерзания почвы под глубоким снежным покровом.

Таблица 5.1. Сравнение средневзвешенных значений высоты растений альпийских и субальпийских фитоценозов ТНП (среднее \pm ошибка среднего, n = 100).

| Ценоз | | | | | | | | |
|---------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------|----------------|---------------|--------------|----------------|---------------|
| Признак | ВТ | БОЛ | ВЕЙ | ПКЛ | АЛП | ПЛ | ГКЛ | АК |
| Высота растений, см | 64,8 \pm 1,6 | 18,5 \pm 0,4 | 34,3 \pm 0,9 | 15,7 \pm 0,5 | 6,9 \pm 2,2 | 29 \pm 1,7 | 16,5 \pm 0,7 | 4,8 \pm 0,4 |

Примечание. Субальпийские фитоценозы: **ВТ** – субальпийские высокотравные сообщества (Гулов и др., 2022), **БОЛ** – субальпийские болотные сообщества (Гулов и др., 2023), **ВЕЙ** – субальпийские вейниковые луга (Полошевец и др., 2023), **ПКЛ** – субальпийские пестрокостровые луга (Варыбок и др., 2024). Альпийские фитоценозы (Onipchenko, 2004): **АЛП** – альпийские лишайниковые пустоши, **ПЛ** – пестроовсяницево-луговые луга, **ГКЛ** – гераниево-копеечниковые луга, **АК** – альпийские ковры. Жирным шрифтом выделены исследованные нами сообществ.

Средневзвешенная высота растений субальпийских болот близка к таковой для субальпийских и альпийских лугов, но выше, чем средневзвешенная высота растений альпийских ковров и пустошей ТНП (Табл. 5.1).

Таким образом, проведенное исследование показало, что высота растений является важным функциональным признаком для

характеристики сообществ в условиях высокогорий в целом и для субальпийского пояса в частности. Адаптивная роль этого признака отличается в различных фитоценозах. Среди сообществ субальпийского пояса высота растений иногда связана с их доминированием во всех изученных фитоценозах, что отличает их, например, от низкопродуктивных альпийских ковров, где доминируют более низкие растения (Дудова и др., 2019). Из доминантов сообществ субальпийского высокоотравья только *Cephalaria gigantea* имеет высоту, значительно превышающую другие виды. Значительные показатели высоты в сообществах субальпийского высокоотравья отражают тот факт, что эти местообитания характеризуются высокой влагообеспеченностью и благоприятным режимом минерального питания.

5.2. Размерные признаки листа у растений сообществ субальпийских высокоотравных и субальпийских болот

5.2.1. Площадь листовой поверхности

5.2.1.1. Субальпийские высокоотравные сообщества

Средняя площадь листа (листовой поверхности) у видов сосудистых растений высокоотравных сообществ на площадку составила $216 \pm 17 \text{ см}^2$. Наибольшая площадь листа была у растений видов *Angelica tatiana* ($3789,8 \pm 468,1 \text{ см}^2$), *Heracleum asperum* ($1197,6 \pm 103,8 \text{ см}^2$), *Ligusticum alatum* ($550,58 \pm 47,13 \text{ см}^2$), *Anthriscus sylvestris* ($1281,4 \pm 118,3 \text{ см}^2$), *Senecio platyphylloides* ($364,89 \pm 33,04 \text{ см}^2$), *Senecio rhombifolius* ($300,47 \pm 28,01 \text{ см}^2$), *Aconitum orientale* ($300,17 \pm 35,49 \text{ см}^2$). Первые три из них являются доминантами в сообществах. Наименьшая площадь листа отмечена у *Myosotis alpestris* ($2,10 \pm 0,24 \text{ см}^2$), *Poa longifolia* ($1,27 \pm 0,12 \text{ см}^2$), *Veronica filiformis* ($1,20 \pm 0,11 \text{ см}^2$), *Cruciata laevipes* ($0,24 \pm 0,02 \text{ см}^2$).

Данный показатель очень вариабелен. Сравнение площади листа для растений разных видов показало, что коэффициент вариации этого

признака составляет 334%. Для большинства видов площадь листа не превышает 500 см², лишь у немногих видов площадь листа превышала среднее значение (143 см²), которое существенно меньше медианы (24 см²). Распределение значительно отличается от нормального (Рис. 5.7).

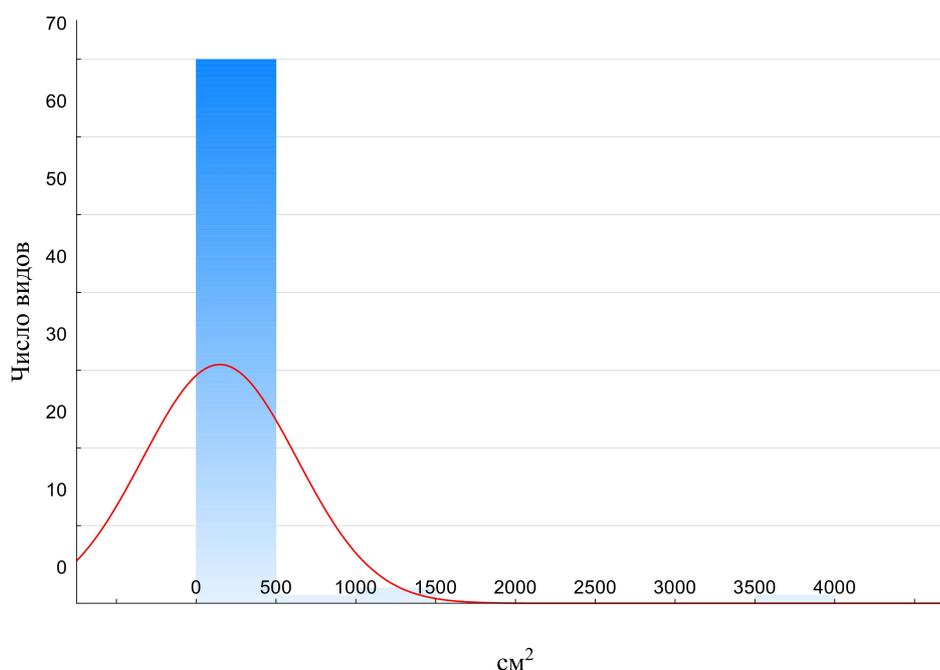


Рисунок 5.7. Гистограмма распределения площади листовой поверхности сосудистых растений по видам сообществ субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,38283$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенной площади листовой поверхности по укосным площадкам также было очень неравномерным (коэффициент вариации 180%). Средневзвешенная площадь листовой поверхности, рассчитанная для одной пробной площади, почти во всех случаях была менее 500 см² (Рис. 5.8). Лишь на немногих площадках этот показатель существенно превышал среднее средневзвешенное значение (297 см²), которое существенно больше медианы (131 см²). Распределение значительно отличается от нормального (Рис. 5.8).

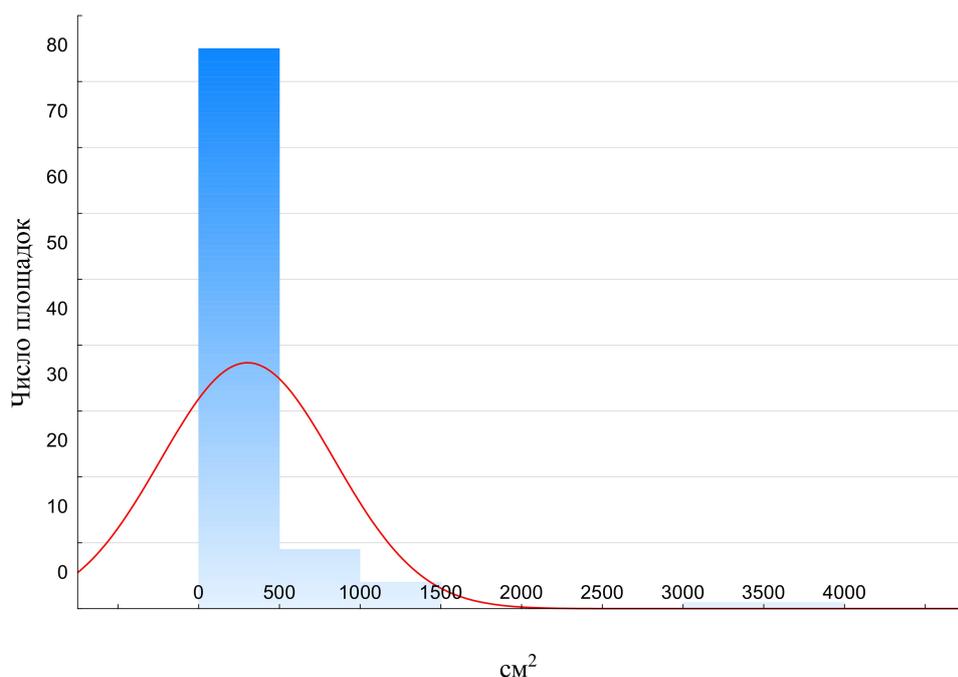


Рисунок 5.8. Гистограмма распределения средневзвешенной площади листовой поверхности сосудистых растений по площадкам сообществ субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,29008$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Между средневзвешенной и средней площадью листовой поверхности растений в сообществах субальпийского высокоотравья выявлено значимое отличие: средние показатели ($216 \pm 17 \text{ см}^2$) ниже, чем средневзвешенные ($297 \pm 53 \text{ см}^2$), что говорит о большем участии видов с более крупными листьями. Случайные средние значимо отличаются от средних во всех 100 сравнениях: $p\text{-values} = 0,108$. Среднее значение для всех случайных меньше, чем у средних и средневзвешенных $79 \pm 16 \text{ см}^2$ (Рис.5.9).

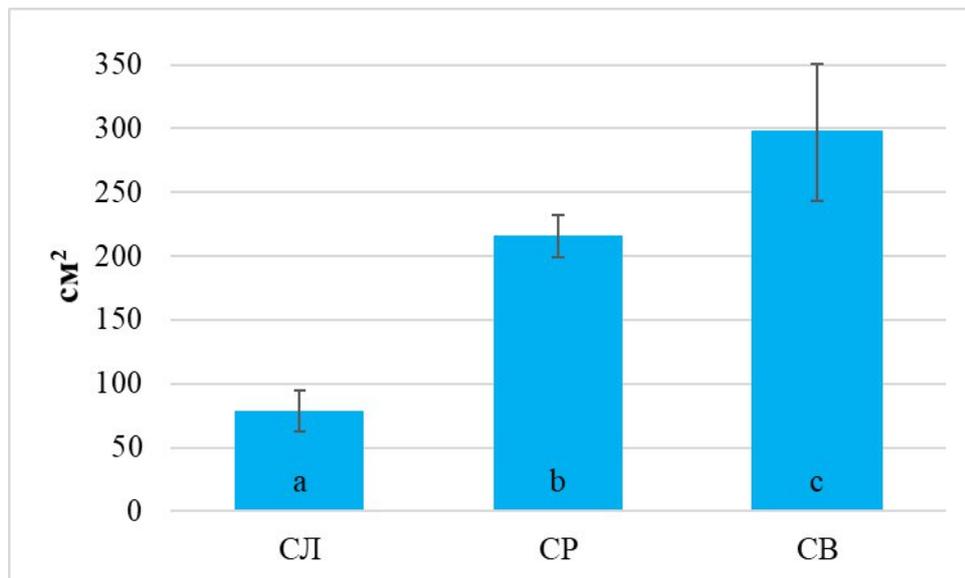


Рисунок 5.9. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, значений площади листа сообществ субальпийского высокоотравья (разные буквы а, b, с, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

5.2.1.2. Субальпийские болотные сообщества

Средняя площадь листовой поверхности сосудистых растений в субальпийских болотных сообществах на площадку составила 11 ± 1 см². Наибольшая площадь листа была у *Ligularia sibirica* ($65,83 \pm 6,53$ см²), *Swertia iberica* ($58,63 \pm 5,01$ см²), которая является доминантом данных сообществ, *Geranium sylvaticum* ($46,34 \pm 5,27$ см²), *Alchemilla vulgaris* ($35,49 \pm 2,98$ см²), *Crepis caucasica* ($25,77 \pm 1,75$ см²). Наименьшая – у *Selaginella selaginoides* ($0,37 \pm 0,00$ см²), *Euphrasia ossica* ($0,35 \pm 0,03$ см²), *Gentiana pyrenaica* ($0,29 \pm 0,03$ см²), *Eleocharis quinqueflora* ($0,21 \pm 0,02$), *Empetrum nigrum* ($0,05 \pm 0,01$ см²), *Phleum alpinum* ($0,04 \pm 0,01$).

Распределение площади листовой поверхности растений разных видов очень неравномерно (коэффициент вариации 142 %). Для большинства растений площадь листовой поверхности варьировала от 1 до 10 см². Среднее значение площади листа (9,8 см²) было больше, чем медиана (3,7 см²). Распределение значимо отличается от нормального (Рис. 5.10).

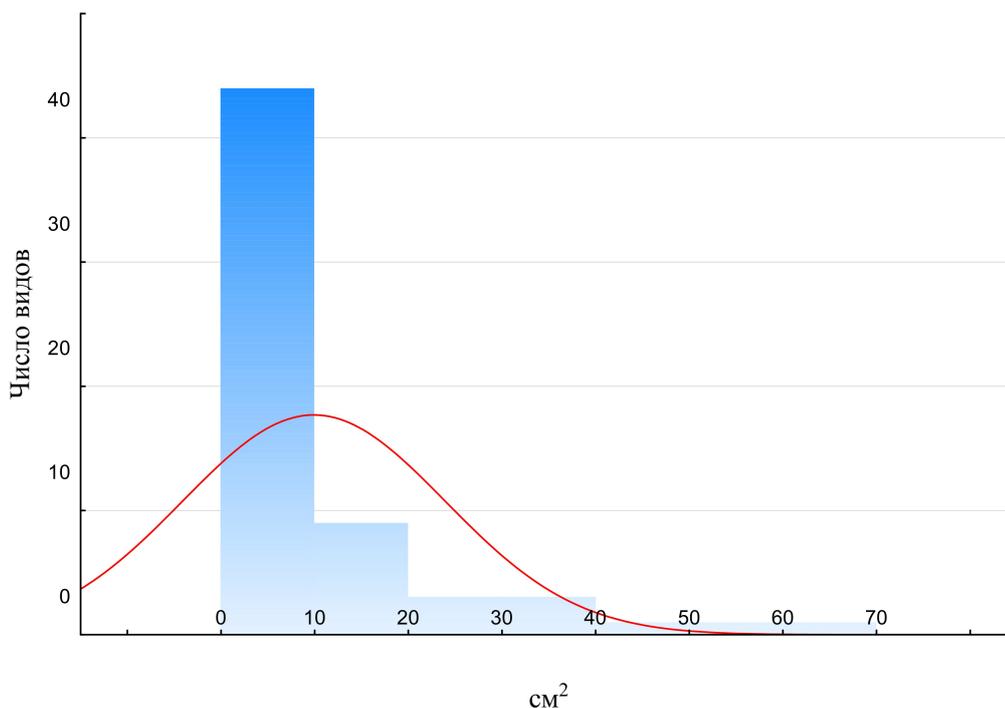


Рисунок 5.10. Гистограмма распределения площади листовой поверхности у сосудистых растений сообществ субальпийских болот по видам. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,26487$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Сравнение распределения средневзвешенной площади листовой поверхности растений из разных пробных площадей было более выравнено (коэффициент вариации 74 %), чем распределение этого признака по видам (коэффициент вариации 142 %). В пределах каждой пробной площади средневзвешенная площадь листовой поверхности у большинства растений была меньше 10 см². Среднее средневзвешенное значение (11,8 см²)

существенно больше медианы ($8,3 \text{ см}^2$). Распределение отличается от нормального (Рис. 5.11).

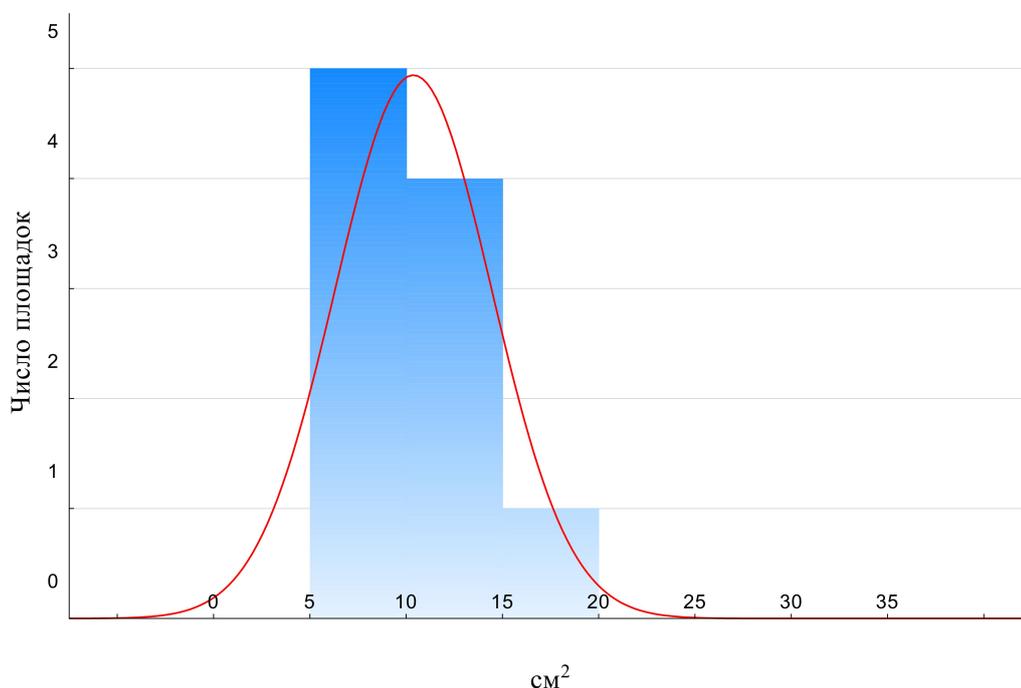


Рисунок 5.11. Гистограмма распределения средневзвешенной площади листовой поверхности сосудистых растений по пробным площадям в сообществах субальпийских болот. Тест Колмогорова-Смирнова $d=0,17713$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Для выборки со всех пробных площадей сообществ субальпийских болот выявлено несущественное отличие между средней и средневзвешенной площадью листовой поверхности: средние показатели ($10,8 \pm 0,6 \text{ см}^2$) чуть ниже, чем средневзвешенные ($11,8 \pm 0,9 \text{ см}^2$). Среднее значение для всех случайных выборок ($88,6 \pm 5,9 \text{ см}^2$) гораздо больше, чем у средних и средневзвешенных величин по площадкам. (Рис. 5.12).

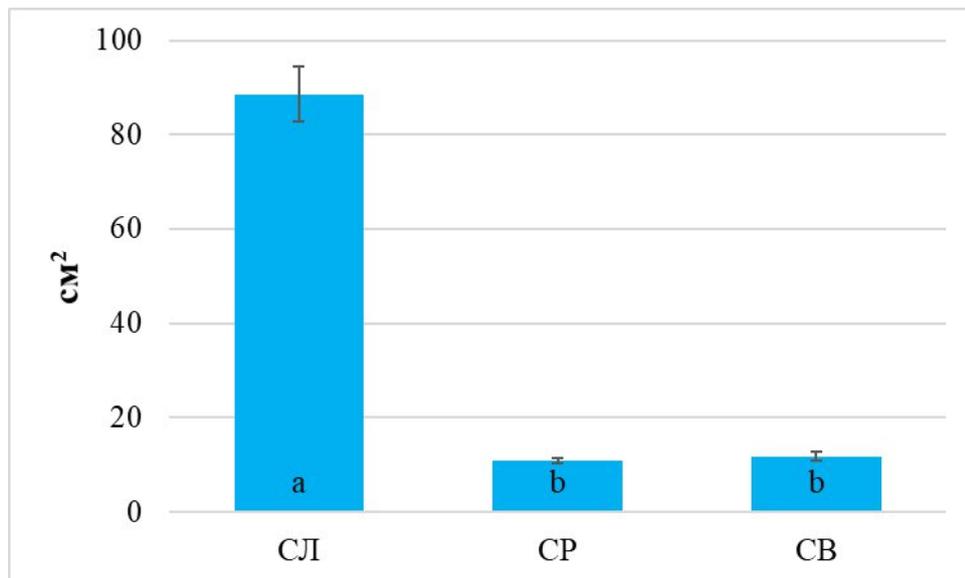


Рисунок 5.12. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, значений площади листа сообществ субальпийских болота (разные буквы а, б, с, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

5.2.2. Влажная и сухая масса листа

5.2.2.1. Субальпийские высокотравные сообщества

Влажная масса листа

Средняя масса влажного листа для видов сообщества на площадках субальпийского высокотравья составила $5,1 \pm 0,4$ г. Наибольшая масса влажного листа была отмечена у растений *Angelica tatiana* ($156,26 \pm 21,21$ г), *Heracleum asperum* ($21,18 \pm 1,85$ г), *Ligusticum alatum* ($9,71 \pm 0,86$ г), *Anthriscus sylvestris* ($27,36 \pm 1,32$ г), *Rumex alpinus* ($14,94 \pm 1,04$ г), *Senecio platyphylloides* ($8,12 \pm 0,89$ г). Первые три из них являются доминантами в изученных субальпийских высокотравных сообществах. Минимальная масса влажного листа выявлена для видов с низким участием: *Myosotis*

alpestris ($0,07 \pm 0,01$ г), *Lathyrus pratensis* ($0,04 \pm 0,00$ г), *Poa longifolia* ($0,03 \pm 0,00$ г), *Veronica filiformis* ($0,01 \pm 0,00$ г), *Cruciata laevipes* ($0,004 \pm 0,001$ г).

Средняя влажная масса листа у большинства видов была меньше 20 г (Рис. 5.13), только у *Angelica tatianaе* она достигала максимальных величин. Среднее значение 4,06 г существенно больше медианы (0,49 г), распределение значимо отличается от нормального. Распределение показателя влажной массы листа по видам очень неравномерно (коэффициент вариации 455%).

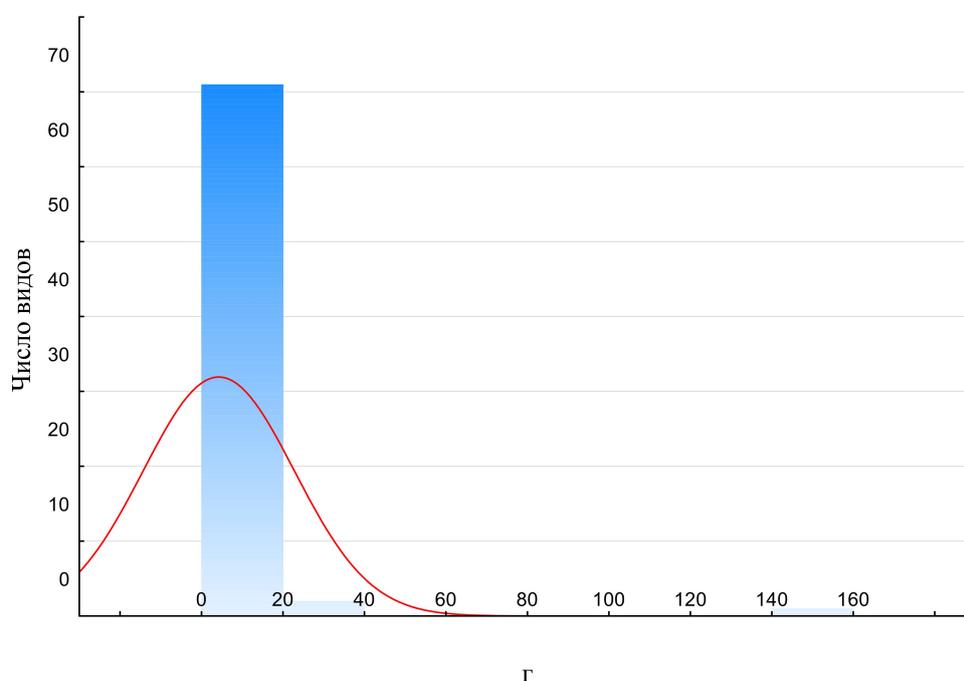


Рисунок 5.13. Гистограмма распределения влажной массы листа по видам сообществ субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,41313$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Для выборки со всех пробных площадей распределение средневзвешенной влажной массы листа также неравномерное (коэффициент вариации 180 %). Средневзвешенная влажная масса листа на большинстве пробных площадей была менее 2 г (Рис. 5.14). Среднее

значение (8,08 г) существенно больше медианы (3,98 г), распределение значимо отличается от нормального.

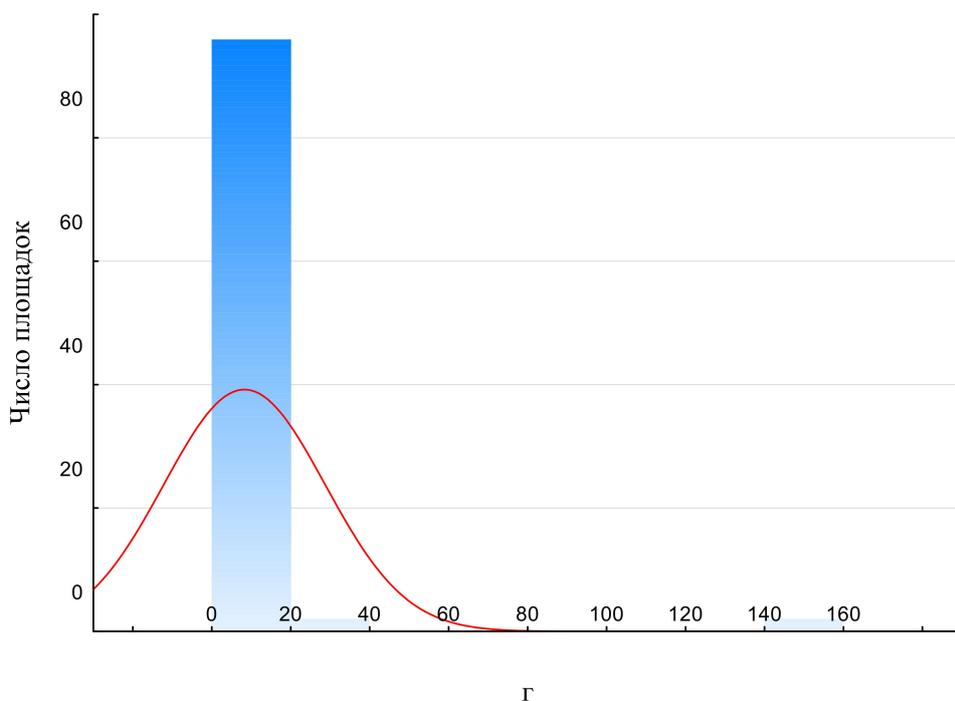


Рисунок 5.14. Гистограмма распределения средневзвешенной влажной массы листа по укосным площадям сообществ субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,34628$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Средние и средневзвешенные (по всем укосным площадкам) величины этого признака значимо не отличаются ($p = 0,119$), но средневзвешенная влажная масса ($8,1 \pm 2$ г) несколько больше средней влажной массы ($5,1 \pm 0,4$ г) (Рис.5.15). Случайные средние меньше средних во всех 100 сравнениях: $p<0,01$. Среднее значение для растений из случайной выборки $3,3 \pm 0,4$ г.

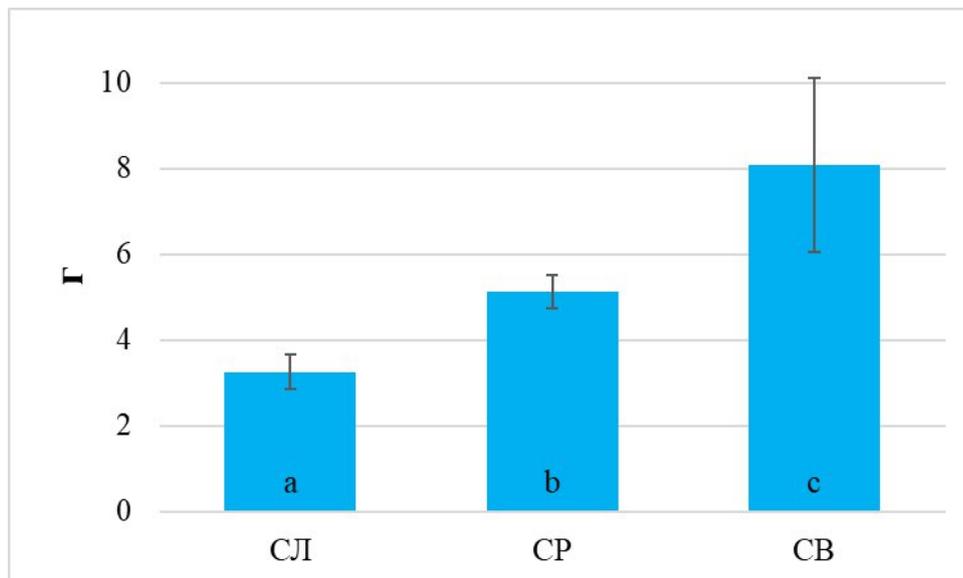


Рисунок 5.15. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, значений влажной массы листа растений сообществ субальпийского высокоотравья (разные буквы а, b, с, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

Сухая масса листа

Средняя масса сухого листа для видов сообщества на площадках субальпийского высокоотравья равна $0,9 \pm 0,1$ г.

Наибольшая масса сухого листа была выявлена для *Angelica tatianaе* ($26,60 \pm 4,32$ г), *Heracleum asperum* ($3,69 \pm 0,33$ г), *Ligusticum alatum* ($2,40 \pm 0,12$ г), *Anthriscus sylvestris* ($4,62 \pm 0,24$ г), *Rumex alpinus* ($2,10 \pm 0,16$ г), *Senecio platyphylloides* ($1,45 \pm 0,16$ г). Первые три вида являются доминантами в субальпийских высокоотравных сообществах ТНП. Минимальные массы были характерны для *Myosotis alpestris* ($0,01 \pm 0,00$ г), *Lathyrus pratensis* ($0,01 \pm 0,00$ г), *Poa longifolia* ($0,01 \pm 0,00$ г), *Veronica filiformis* ($0,001 \pm 0,000$ г), *Cruciata laevipes* ($0,001 \pm 0,000$ г).

Распределение сухой массы листа по видам очень неравномерно (коэффициент вариации 431 %). Сухая масса листа почти у всех видов была меньше 5 г (Рис. 5.16). Только у *Angelica tatianaе* этот показатель был существенно выше (26 г). Среднее значение (0,73 г) существенно больше, медианы (0,09 г), распределение значительно отличается от нормального.

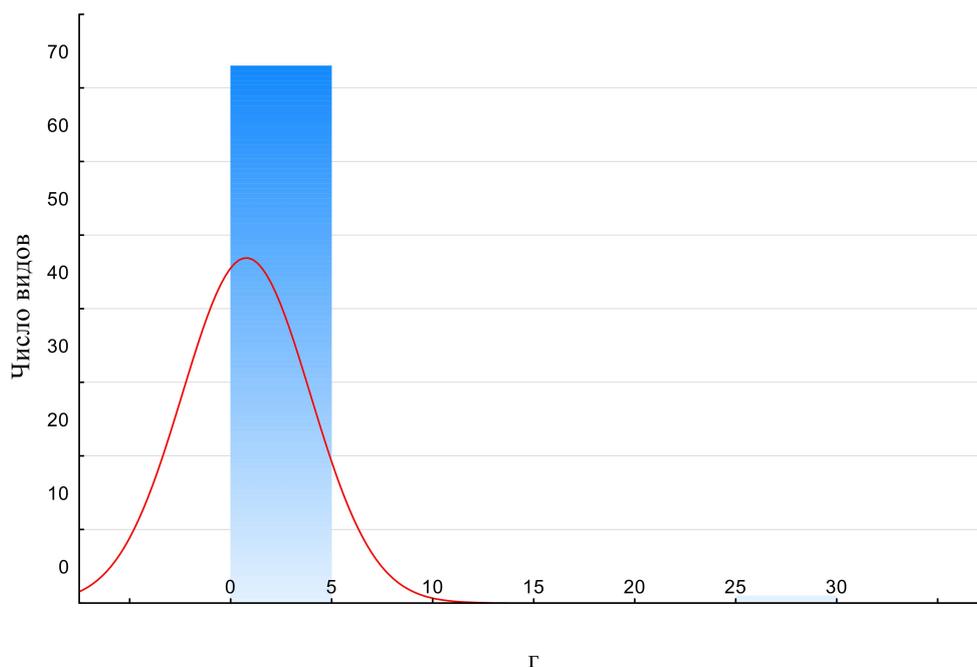


Рисунок 5.16. Гистограмма распределения сухой массы листа по видам растений сообществ субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=40844$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенной сухой массы листа по укосным площадкам было очень неравномерным (коэффициент вариации 237 %). Средневзвешенная сухая масса листа на большинстве площадок была менее одного грамма (Рис. 5.17). Среднее значение средневзвешенной сухой массы $1,46 \pm 0,35$ г существенно больше медианы (0,79 г), распределение значительно отличается от нормального.

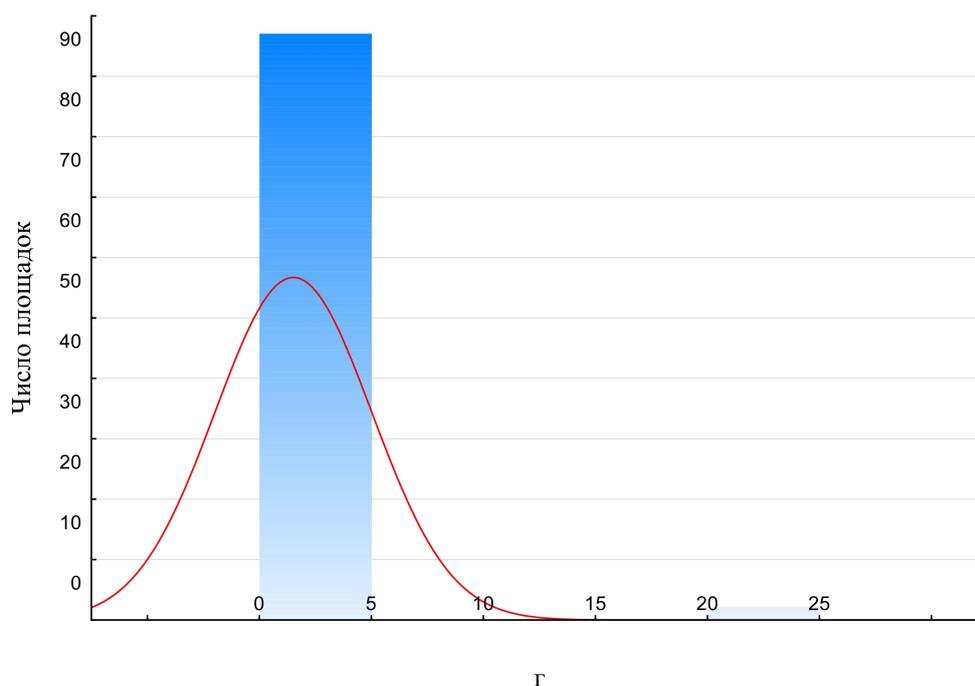


Рисунок 5.17. Гистограмма распределения средневзвешенной сухой массы листа по укосным площадкам сообществ субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,33774$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Случайные средние сухой массы листа значительно отличались от средней сухой массы листа во всех 100 сравнениях (p -values $<0,01$). Средняя сухая масса листа ($0,9 \pm 0,1$ г) больше, чем случайная средняя сухой массы листа ($0,4 \pm 0,1$ г), но меньше, чем средневзвешенная сухая масса листа ($1,5 \pm 0,3$ г) (Рис. 5.18).

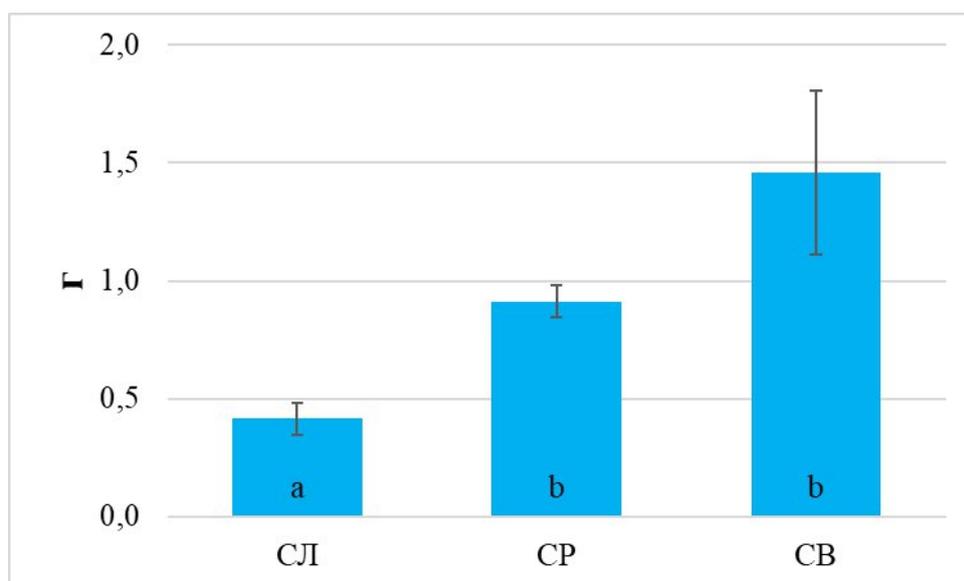


Рисунок 5.18. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, значений сухой массы листа растений сообществ субальпийского высокоотравья (разные буквы а, б, с, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

5.2.2.2. Субальпийские болотные сообщества

Влажная масса листа

Средняя масса влажного листа для видов сообщества на площадках субальпийский болот составила $0,28 \pm 0,02$ г.

Наибольшая масса влажного листа была у *Swertia iberica* ($1,58 \pm 0,16$ г) которая является доминантом данных сообществ, *Ligularia sibirica* ($1,47 \pm 0,16$ г), *Polygonum bistorta* ($0,93 \pm 0,06$ г), *Cirsium simplex* ($0,79 \pm 0,15$ г) которая является доминантом данных сообществ, *Geranium sylvaticum* ($0,76 \pm 0,11$ г), *Daphne glomerata* ($0,55 \pm 0,11$ г). Минимальные массы были характерны для *Lycopodium alpinum* ($0,009 \pm 0,003$ г), *Euphrasia ossica*

($0,007 \pm 0,002$ г), *Cerastium cerastoides* ($0,003 \pm 0,001$ г), *Empetrum nigrum* ($0,002 \pm 0,000$ г), *Selaginella selaginoides* ($0,0003$ г).

Распределение влажной массы листа по видам было неравномерно (коэффициент вариации 149 %). Среднее значение (0,22 г) значительно выше медианы (0,07 г). Распределение отличается от нормального. (Рис. 5.19).

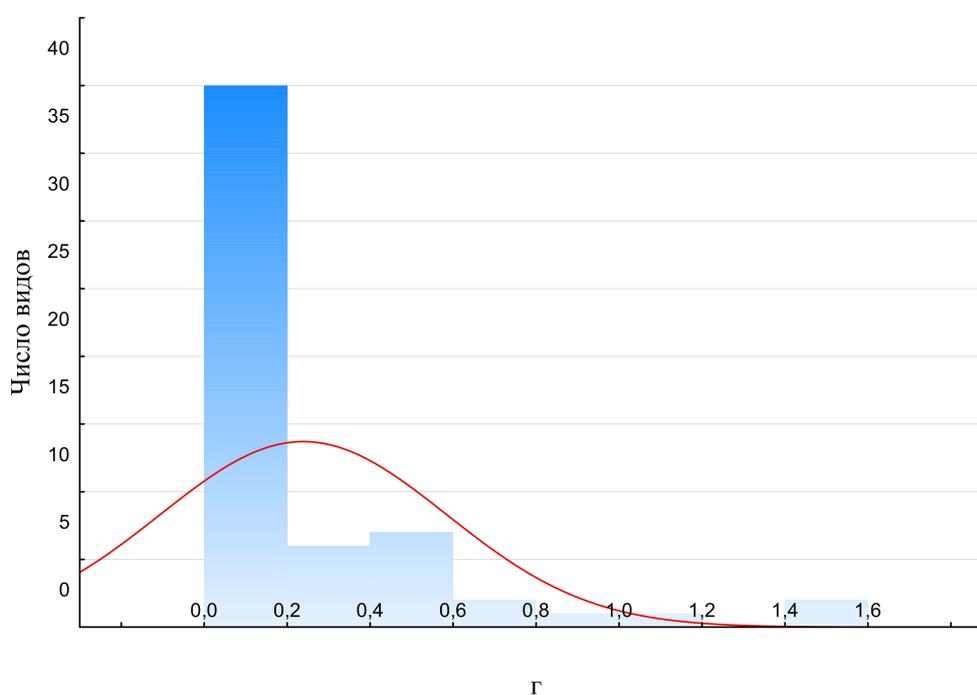


Рисунок 5.19. Гистограмма распределения влажной массы листа по видам сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,27724$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенной влажной массы листа по всем укосным площадкам отличалось от нормального (коэффициент вариации 86 %). (Рис. 5.20). Среднее значение (0,32 г) выше медианы (0,2 г). Распределение приближается к логнормальному.

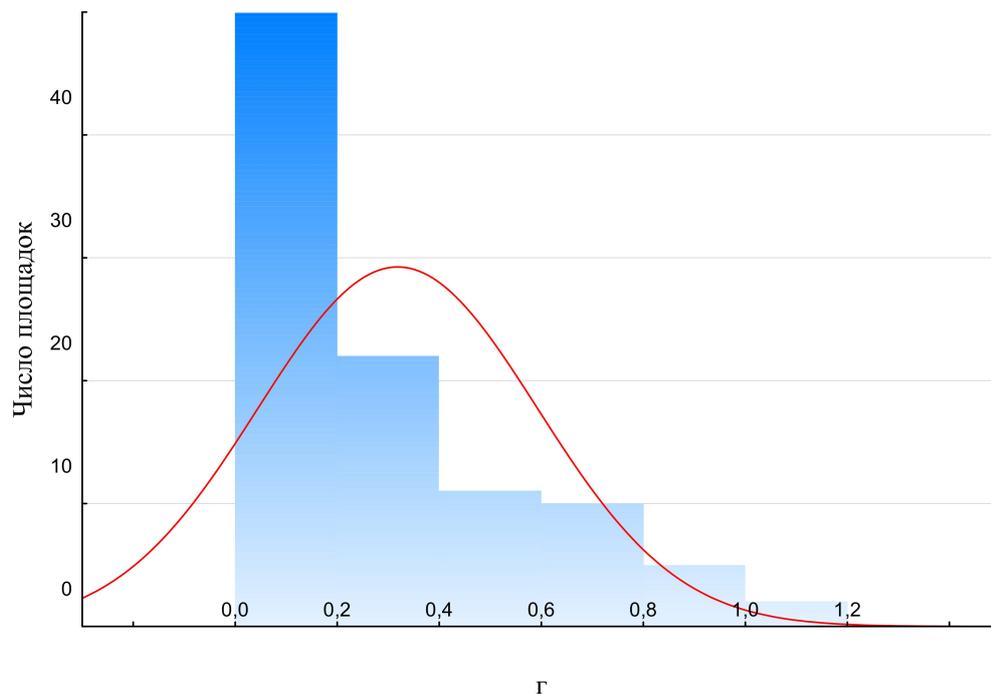


Рисунок 5.20. Гистограмма распределения влажной массы листа по укосных площадкам сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,19877$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Средние и средневзвешенные значения водонасыщенной влажной массы листа значительно различаются. Случайное среднее значение влажной массы листа ($1,6 \pm 0,02$ г) в 5 раз больше, чем значения средней влажной массы листа ($p\text{-value}=0,081$). Средневзвешенная влажная масса листа ($0,32 \pm 0,03$ г) немного выше, чем средняя влажная масса листа ($0,28 \pm 0,02$ г). (Рис.5.21).

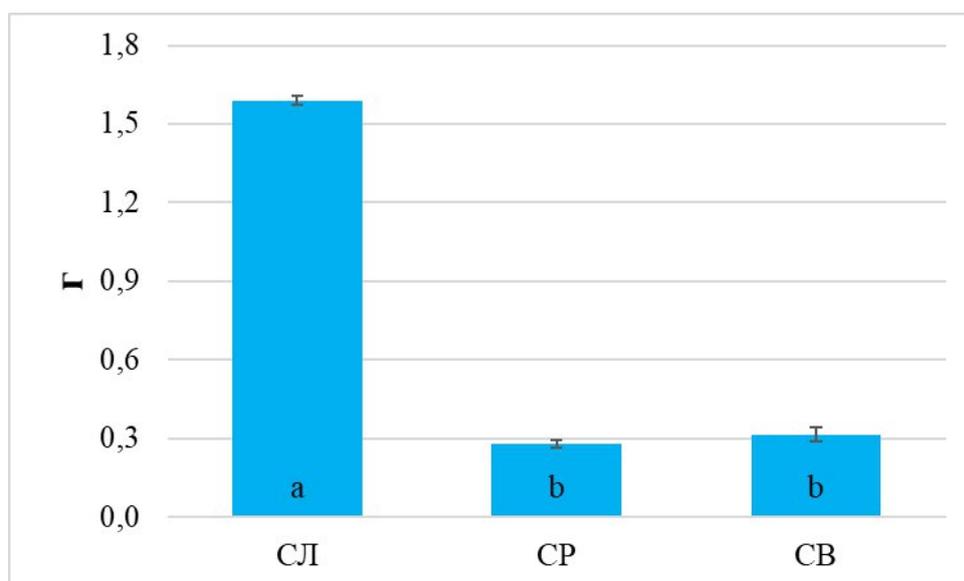


Рисунок 5.21. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, значений влажной массы листа растений сообществ субальпийских болот (разные буквы а, б, с, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

Сухая масса листа

Средняя масса сухого листа для видов сообщества на площадках субальпийских болот равна $0,05 \pm 0,01$ г. Наибольшая масса сухого листа была характерна для видов *Ligularia sibirica* ($0,29 \pm 0,04$ г), *Swertia iberica* ($0,24 \pm 0,02$ г), которая является доминантом данных сообществ, *Polygonum bistorta* ($0,18 \pm 0,01$ г), *Alchemilla vulgaris* ($0,15 \pm 0,01$ г), *Geranium sylvaticum* ($0,14 \pm 0,02$ г). Минимальные показатели массы сухого листа были характерны для *Euphrasia ossica* (0,001 г) *Phleum alpinum* (0,001 г), *Empetrum nigrum* (0,0007 г), *Selaginella selaginoides* (0,0001 г).

Распределение сухой массы листа по видам было ближе к логнормальному (коэффициент вариации 133 %) (Рис. 5.22). Для почти

всех видов характерны очень низкие значения сухой массы листа, среднее значение (0,04 г) в два раза выше медианы (0,02 г).

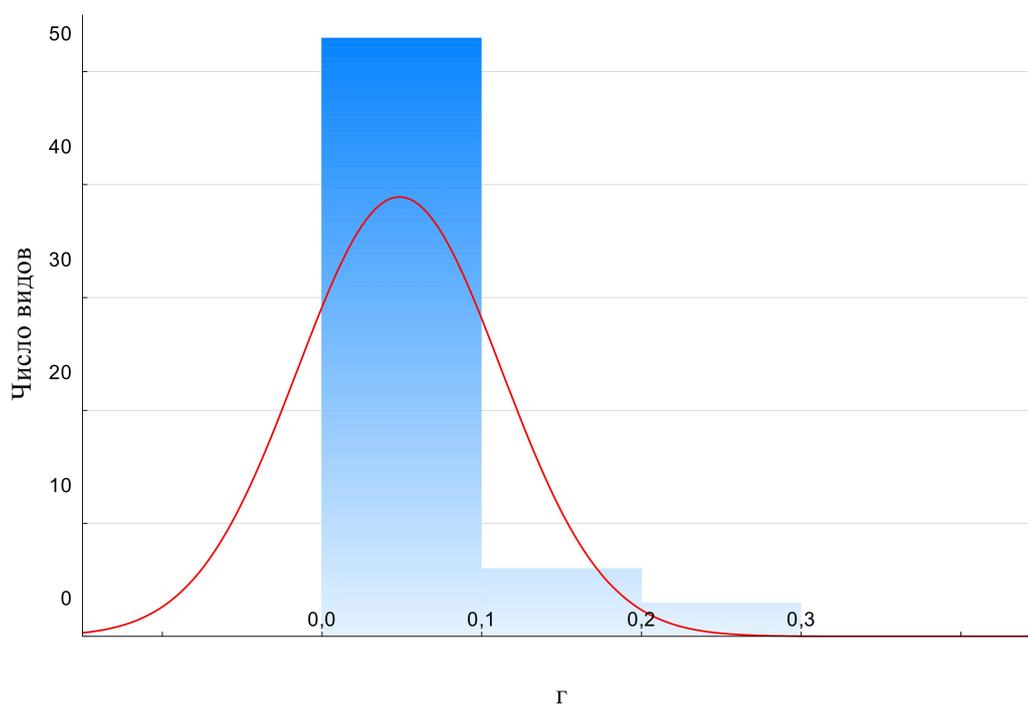


Рисунок 5.22. Гистограмма распределения сухой массы листа видов сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,22786$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенной сухой массы листа по всем укосным площадкам было близко к логнормальному (коэффициент вариации 68 %). (Рис. 5.23).

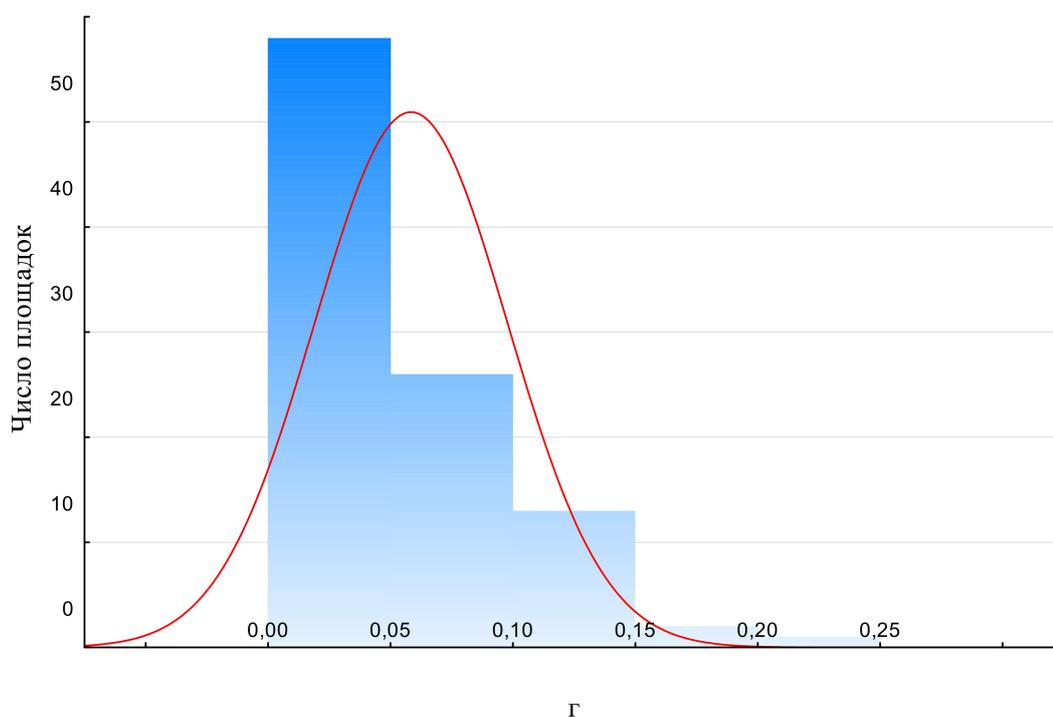


Рисунок 5.23. Гистограмма распределения средневзвешенной сухой массы листа по укосным площадкам. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,17475$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Для значений сухой массы листа случайные средние были значимо выше средних во всех 100 сравнениях: p -values составляет 0,023. Случайное среднее значение сухой массы листа ($0,56 \pm 0,01$ г) выше случайных ($0,05 \pm 0,01$) и средневзвешенных ($0,06 \pm 0,01$) значений (Рис. 5.24).

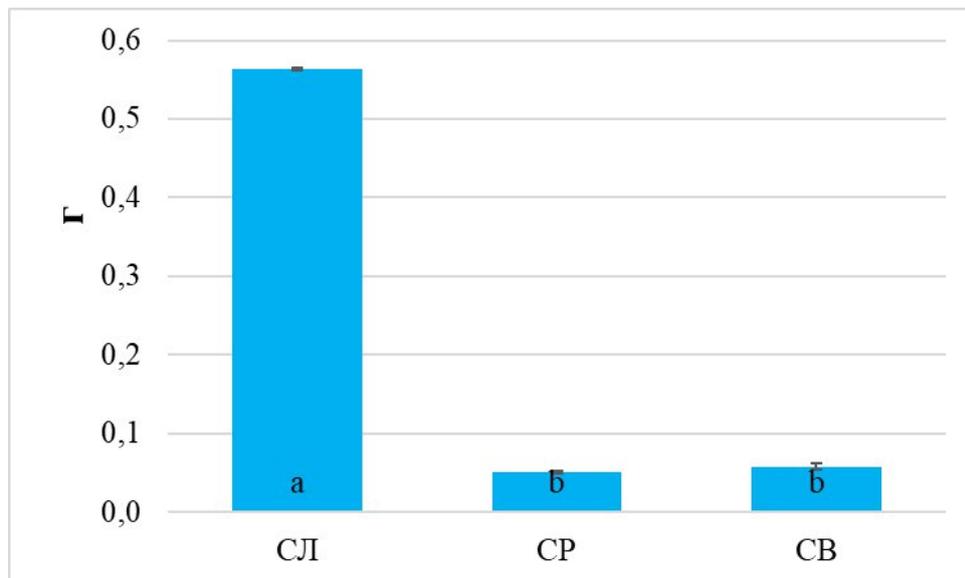


Рисунок 5.24. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, с значений сухой массы листа растений сообществ субальпийских болот (разные буквы а, б, с, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

Таким образом, для сообществ субальпийского высокотравья ТНП было показано, что характер распределения значений влажной массы листа по видам очень неравномерен (коэффициент вариации 455 %) и более сильно варьирует, чем показатели площади листовой поверхности (коэффициент вариации 180 %). Признаки листьев – площадь, сухая и водонасыщенная влажная масса) растений высокотравных сообществ ТНП превышают таковые для случайной выборки высокогорных растений ТНП в 2,5–4 раза (Табл. 5.2). С другой стороны, средние и средневзвешенные значения размерных признаков значимо не различаются, что говорит об их небольшом значении для доминирования видов в этих сообществах.

Для растений сообществ субальпийских болот характерны другие закономерности. Средние и средневзвешенные значения признаков листа

значимо не различаются, но они в 5–10 раз ниже значений из случайной выборки высокогорных растений ТНП (Табл. 5.2). Таким образом, в составе сообществ субальпийских болот преобладают относительно мелколистныe растения, но для доминирования в этом сообществе размеры листьев не имеют существенного значения.

Таблица 5.2. Сравнение средневзвешенных показателей признаков листа (площадь, влажная масса и сухая масса) у растений из разных типов сообществ ТНП (среднее ± ошибка среднего, n = 100).

| Признак | ВТ | БОЛ | ВЕЙ | ПКЛ |
|--------------------------------|----------------|------------------|------------|-----------|
| Площадь листа, см ² | 297±53 | 11,8±0,9 | 20,9 ±0,9 | 7,5±0,3 |
| Влажная масса листа, г | 8,1±2 | 0,32±0,03 | 0,57 ±0,02 | 0,20±0,01 |
| Сухая масса листа, г | 1,5±0,3 | 0,06±0,01 | 0,14 ±0,01 | 0,05±0,01 |

Примечание. **ВТ** – субальпийское высокотравье, **БОЛ** – субальпийские болота (Гулов и др., 2022, 2023), **ВЕЙ** – вейниковые субальпийские луга (Полошевец и др., 2023), **ПКЛ** – пестрокостровые субальпийские луга (Варыбок и др., 2024).

Сравнивая полученные величины функциональных признаков листьев растений изучаемых сообществ с таковыми для других горных систем можно отметить, что средняя площадь листа растений высокотравья (216 см²) существенно выше, чем средняя площадь листа видов разнотравья в Альпах (Körner et al., 1989 – 0,9 см²), альпийских сообществ в Тибете (Elumeeva et al., 2015 – 24 см²) и южноамериканского Парамо (Cruz, Lasso, 2021 – 26,7 см²). Средние данные для субальпийских болот (10,81 см²) также превосходят приведенные значения для Альп и Тибета, но уступают таковым для парамо.

Сравнивая роль функциональных признаков листьев в формировании изучаемых сообществ с таковой для альпийских сообществ, можно

отметить, что по размерным характеристиками листа субальпийские болотные сообщества близки к альпийским пустошам и пестрокостровым лугам (Онипченко и др., 2022). Высокотравье и его доминанты образованы более крупнолистными видами растений, чем модельные сообщества из случайных выборок, что делает высокотравье сходным с наиболее продуктивными сообществами альпийского пояса – гераниево-копеечниковыми лугами (Онипченко и др., 2022).

5.3. Удельная листовая поверхность (SLA) и содержание сухого вещества в листе (LDMC) у растений субальпийского высокоотравья и субальпийских болот Тебердинского национального парка

5.3.1 Удельная листовая поверхность (SLA)

Субальпийские высокоотравные сообщества

Средняя удельная листовая поверхность на влажную биомассу для видов сообщества на площадках субальпийского высокоотравья равна 264 ± 6 см²/г. Наибольшая удельная листовая поверхность была характерна для *Veronica filiformis* ($985,66 \pm 36,65$ см²/г), *Lapsana grandiflora* ($658,73 \pm 39,41$ см²/г), *Rubus idaeus* ($633,17 \pm 53,86$ см²/г), *Poa pratensis* ($490,92 \pm 22,16$ см²/г), *Myosotis amoena* ($472,38 \pm 21,42$ см²/г). Минимальные значения листовой поверхности были характерны для *Rumex alpinus* ($77,37 \pm 2,90$ см²/г), *Lathyrus cyaneus* ($54,51 \pm 2,27$ см²/г), *Festuca varia* ($51,23 \pm 2,78$ см²/г), *Pimpinella rhodantha* ($32,96 \pm 2,81$ см²/г).

Распределение SLA листа по всем видам высокоотравья было относительно равномерно (коэффициент вариации 51 %), среднее значение 2,6 см²/г близко к медиане (2,5 см²/г), распределение немного, но значимо, отличается от нормального (Рис. 5.25).

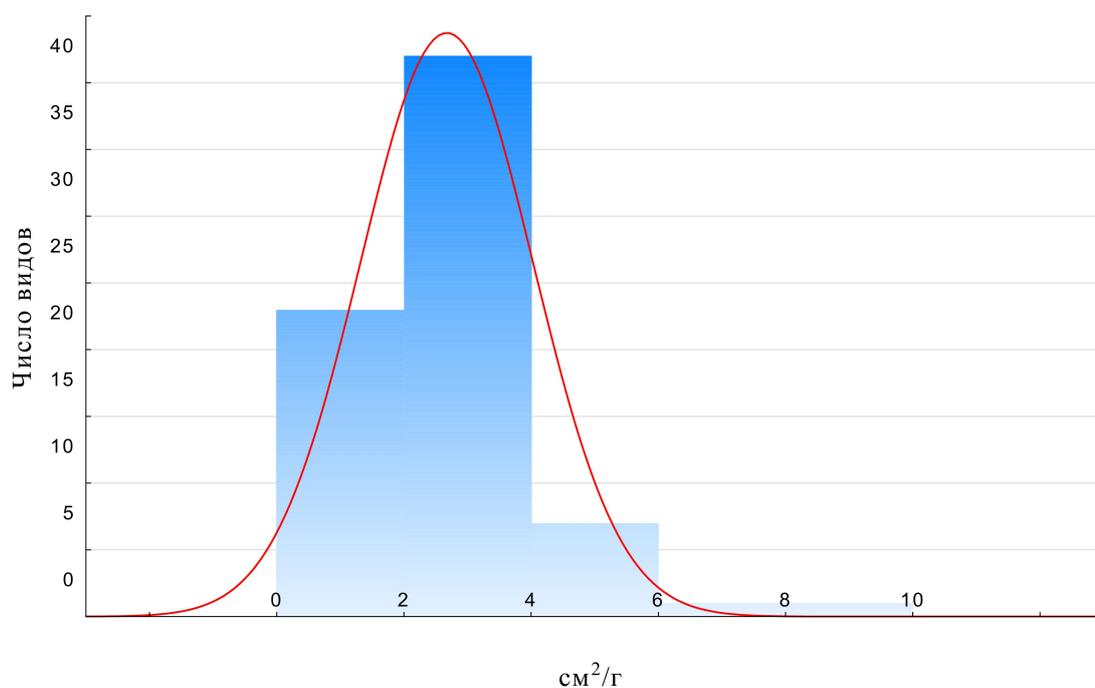


Рисунок 5.25. Гистограмма распределения SLA листа по видам растений сообществ субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,16387$, $p<0,05$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенных величин SLA по всем площадкам значимо не отличается от нормального. Коэффициент вариации составляет 21,7 %, среднее значение 2,4 см²/г очень близко к медиане 2,3 см²/г (Рис. 5.26).

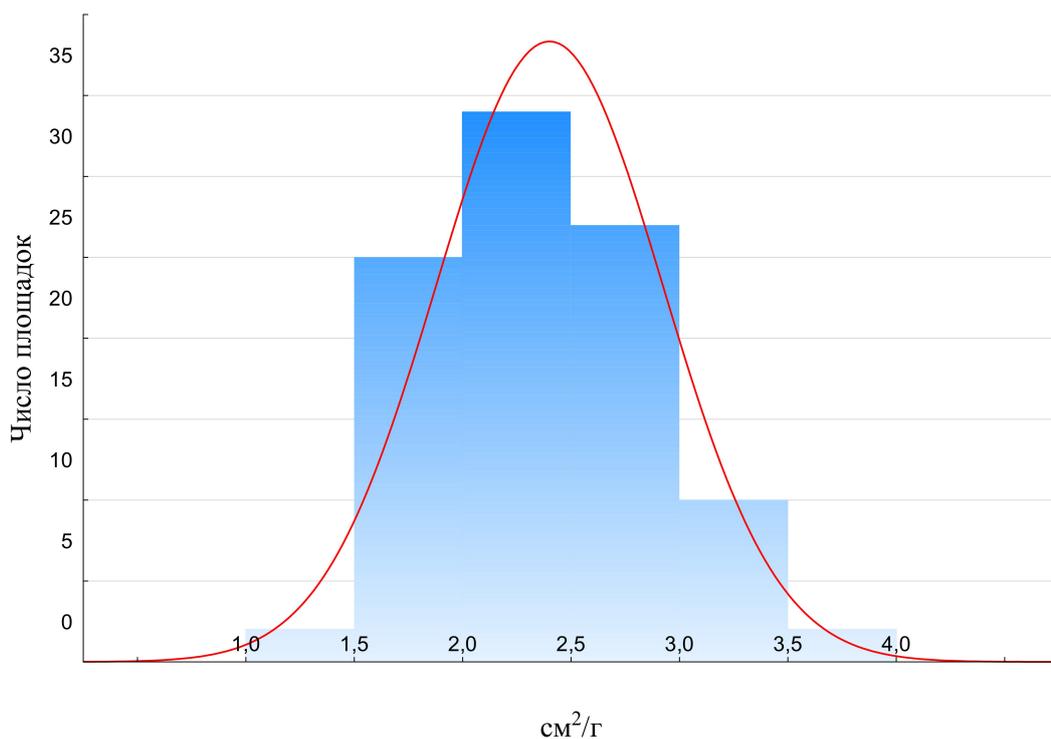


Рисунок 5.26. Гистограмма распределения средневзвешенных значений SLA по укусным площадкам в сообществах субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,0582$, $p>0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

В сообществах субальпийского высокоотравья среднее значение SLA видов (264 ± 6 см²/г) ненамного, но значимо выше значений случайных (233 ± 4 см²/г) и средневзвешенных (240 ± 10 см²/г) значений SLA (Рис. 5.27).

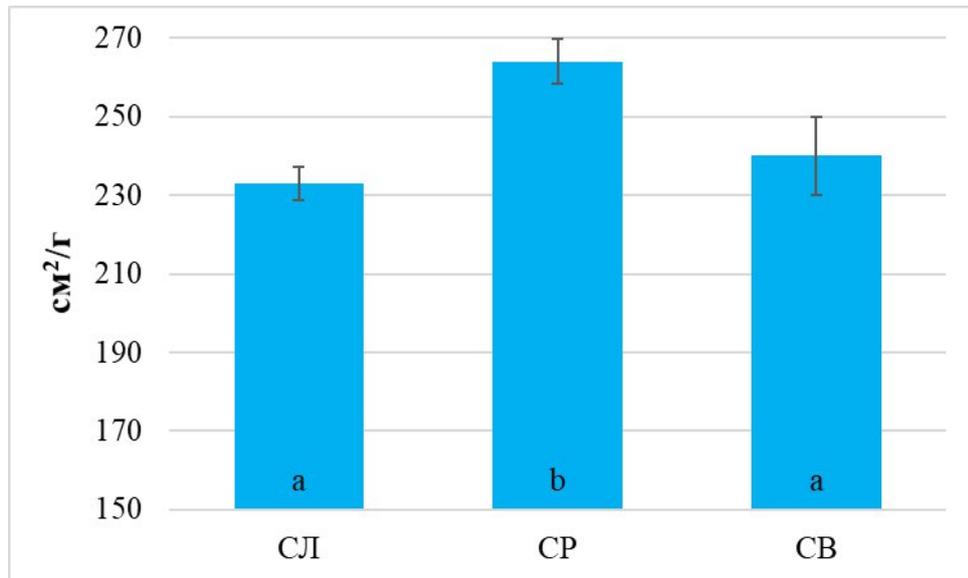


Рисунок 5.27. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, значений удельной листовой поверхности (SLA) сообществ субальпийского высокоотравья (разные буквы а, b, с, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$ по критерию Вилкоксона), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

Субальпийские болотные сообщества

Средняя удельная листовая поверхность (SLA) для видов болотных растений на площадках равна 199 ± 3 см²/г. Наибольшая удельная листовая поверхность была выявлена у видов *Selaginella selaginoides* ($488,78 \pm 12,67$ см²/г), *Parnassia palustris* ($438,07 \pm 28,09$ см²/г), *Hieracium laevigatum* ($380,12 \pm 40,22$ см²/г), *Solidago virgaurea* ($343,19 \pm 36,61$ см²/г), *Dactylorhiza euxina* ($334,50 \pm 20,83$ см²/г). Наименьшая удельная листовая поверхность характерна для *Nardus stricta* ($84,05 \pm 3,95$ см²/г), *Eleocharis quinqueflora* ($82,26 \pm 3,21$ см²/г), *Empetrum nigrum* ($78,68 \pm 3,49$ см²/г), *Festuca varia* ($51,23 \pm 2,78$ см²/г), *Lycopodium alpinum* ($1,45 \pm 0,00$ см²/г).

В целом, на субальпийских болотах средние и средневзвешенные значения SLA значимо не различаются, но они в 5–10 раз ниже, чем SLA случайной выборки высокогорных растений ТНП. Таким образом, в составе сообществ субальпийских болот преобладают мелколистные растения, но размеры листьев не существенны для доминирования в этом сообществе.

Распределение значений SLA по видам близко к нормальному распределению (значимо не отличается). Коэффициент вариации составляет 44 %, среднее значение – 2,1 см²/г, что немного выше медианы (2,0 см²/г) (Рис. 5.28).

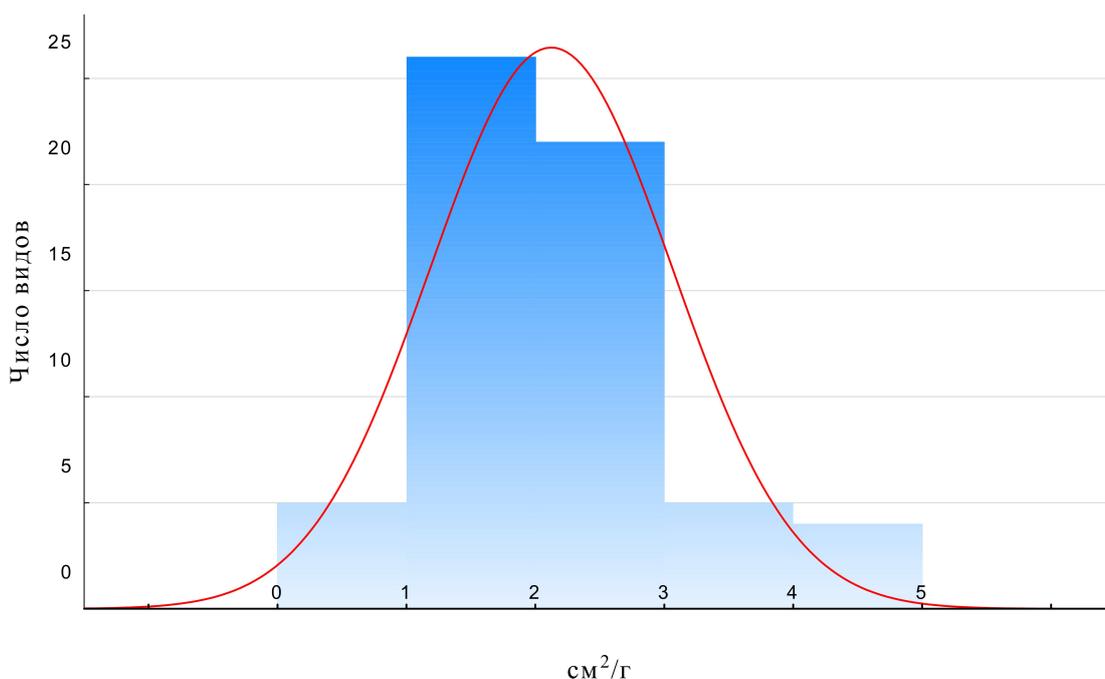


Рисунок 5.28. Гистограмма распределения SLA листа по видам сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,10271$, $p>0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенных величин SLA по всем площадкам не отличается от нормального. Коэффициент вариации невысок (17,2 %).

Среднее средневзвешенное значение SLA ($1,8 \text{ см}^2/\text{г}$) совпадает с медианой (Рис. 5.29).

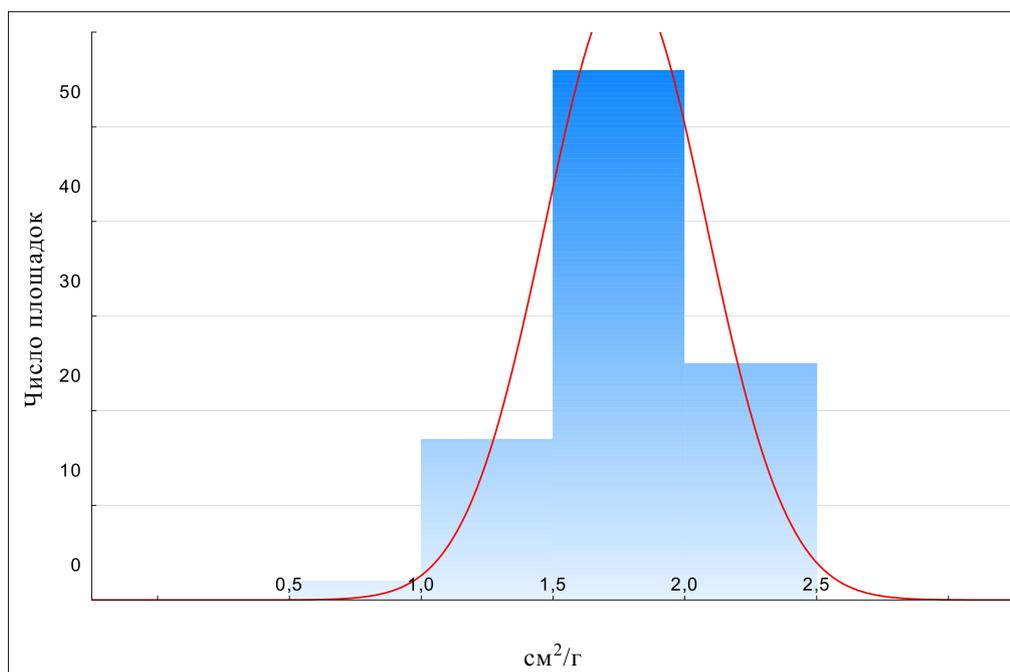


Рисунок 5.29. Гистограмма распределения средневзвешенной величины SLA по укосным площадкам сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,10271$, $p>0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Средние значения SLA ($199 \pm 3 \text{ см}^2/\text{г}$) немного выше средневзвешенных значений SLA ($177 \pm 3 \text{ см}^2/\text{г}$), но значимо эти показатели не различаются. Значения случайных средних значимо отличаются от средних значений SLA. Среднее значение для всех случайных выборок = $230 \pm 2 \text{ см}^2/\text{г}$ (Рис. 5.30).

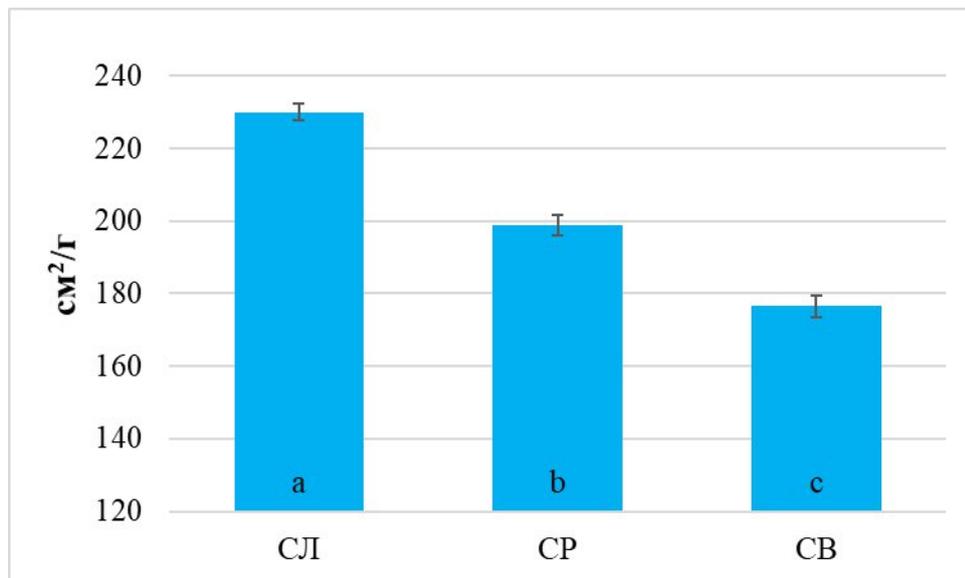


Рисунок 5.30. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, значений удельной листовой поверхности (SLA) сообществ субальпийских болот (разные буквы a, b, c, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$ по критерию Вилкоксона), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

5.3.2. Содержание сухого вещества в листе (LDMC)

Субальпийские высокоотравные сообщества

Среднее значение содержания сухого вещества в листе (LDMC) растений сообществ на площадках субальпийского высокоотравья равняется $21,6 \pm 0,2$ %. Максимальные значения наблюдались у *Festuca varia* ($44,82 \% \pm 0,54$ %), *Pimpinella rhodantha* ($42,11 \% \pm 0,58$ %), *Carex atrata* ($36,06 \% \pm 0,66$ %), *Festuca djimilensis* ($36,04 \% \pm 1,12$ %), *Rubus idaeus* ($35,03 \% \pm 0,66$ %). Минимальные значения были характерны для видов разнотравья: *Lapsana communis* ($13,90 \% \pm 0,85$ %), *Symphytum asperum* ($13,57 \% \pm 0,09$ %), *Rumex alpestris* ($13,45 \% \pm 0,86$ %), *Dactylorhiza euxina* ($9,78 \% \pm 0,92$ %), *Veronica filiformis* ($9,27 \% \pm 0,92$ %).

Распределение LDMC по видам близко к нормальному (не отличается значимо). Коэффициент вариации 31 %, среднее значение (22,4%) близко к медиане (21%) (Рис. 5.31).

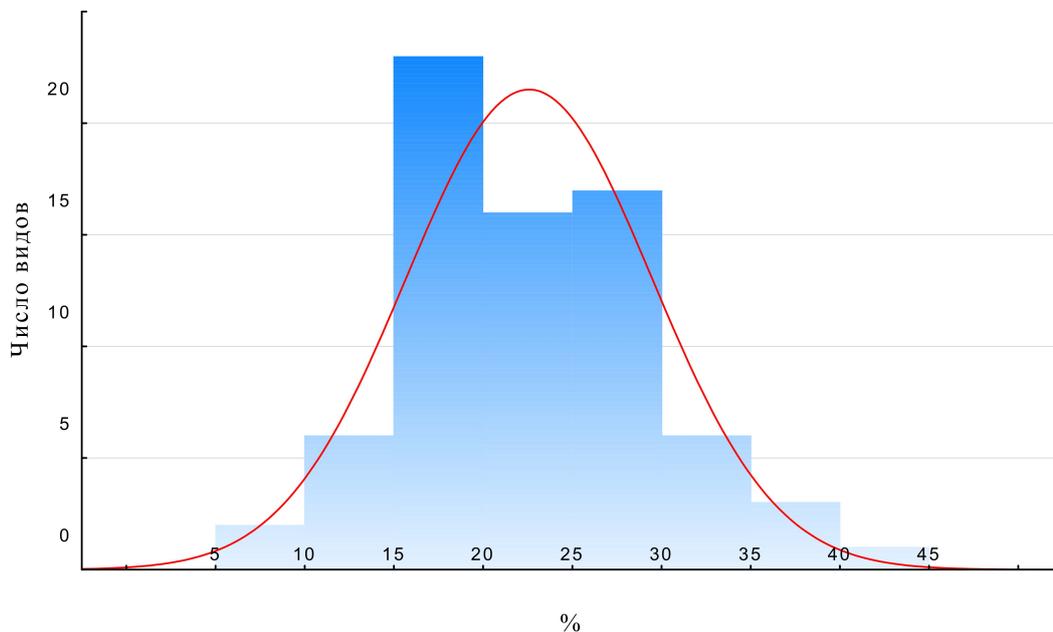


Рисунок 5.31. Гистограмма распределения LDMC по видам растений сообществ субальпийского высокоотравья. Тест Колмогорова-Смирнова $d=0,10532$, $p>0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенных значений LDMC (%) по укосным площадкам в сообществах субальпийского высокоотравья также близко к нормальному, коэффициент вариации небольшой (16 %), среднее значение (22,3 %) практически совпадает с медианой (22,2%) (Рис.5.32).

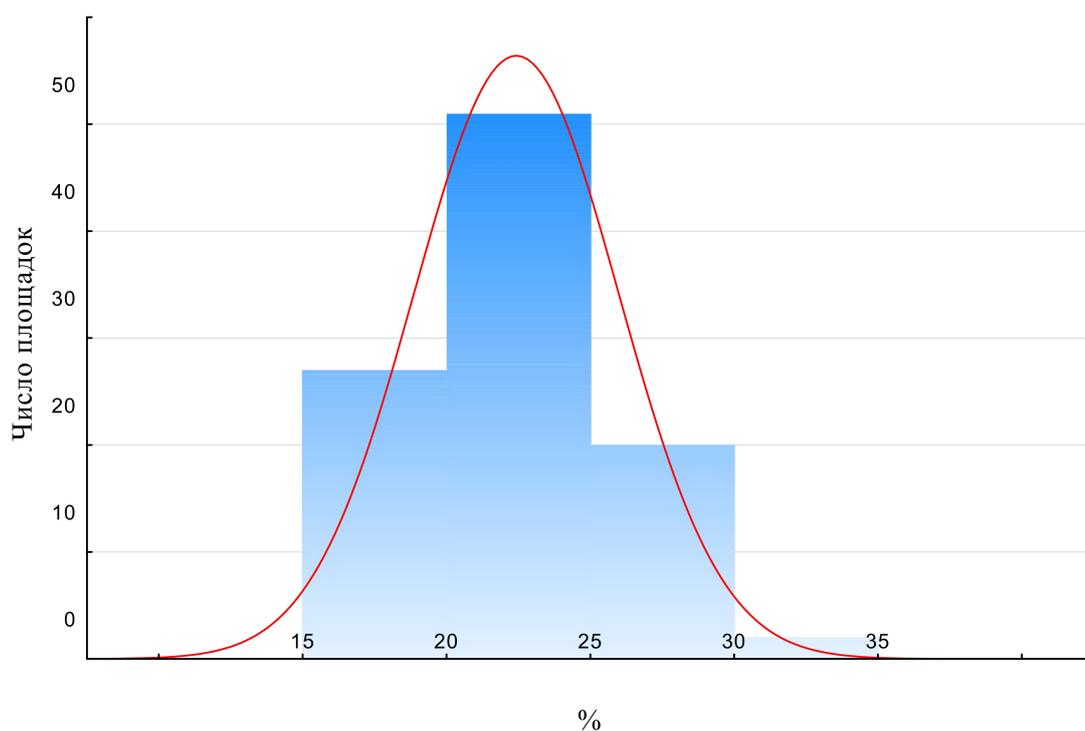


Рисунок 5.32. Гистограмма распределения средневзвешенных значений LDMS (%) по укосным площадкам в сообществах субальпийского высокоотравья. Тест Колмогорова-Смирнова $d=0,05830$, $p>0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Значение LDMS случайной выборки высокогорных растений ТНП ($22,7 \% \pm 0,4 \%$) значительно отличается от средних ($21,6 \% \pm 0,2 \%$) и средневзвешенных ($22,4 \% \pm 0,3 \%$) значений LDMS растений сообществ субальпийского высокоотравья (p -values $0,025$), которые являются более обводненными, чем виды случайной выборки (Рис. 5.33).

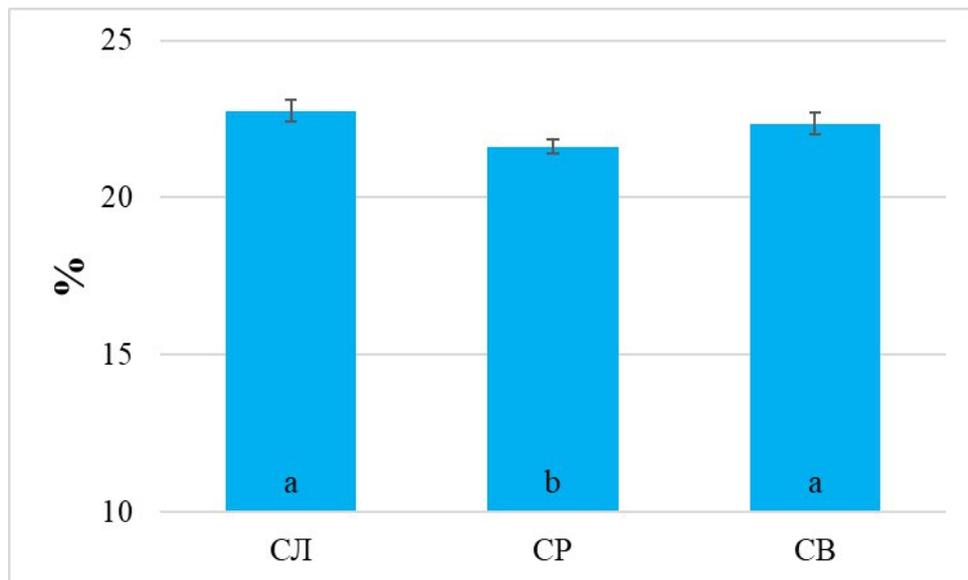


Рисунок 5.33. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, значений LDMC растений сообществ субальпийского высокоотравья (разные буквы a, b, c, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$ по критерию Вилкоксона), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

Сообщества субальпийских болот

Для растений сообществ субальпийских болот среднее значение содержания сухого вещества в листе (LDMC) равняется $26 \pm 0,3\%$. Максимальные значения наблюдались у *Carex echinata* ($62,08 \% \pm 3,88 \%$), *Festuca ovina* ($46,05 \% \pm 0,55 \%$), *Festuca varia* ($44,82 \% \pm 0,54 \%$), *Nardus stricta* ($42,03 \% \pm 0,60 \%$), *Empetrum nigrum* ($41,94 \% \pm 0,56 \%$), *Vaccinium vitis idaea* ($39,37 \% \pm 0,51 \%$). Минимальные значения были характерны для *Rhinanthus minor* ($14,58 \% \pm 0,85 \%$), *Cirsium simplex* ($14,14 \% \pm 0,86 \%$), *Parnassia palustris* ($12,85 \% \pm 0,87 \%$), *Primula auriculata* ($12,34 \% \pm 0,86 \%$), *Dactylorhiza euxina* ($9,78 \% \pm 0,93 \%$).

Распределение LDMC листа по видам сообществ субальпийских болот близко к нормальному (коэффициент вариации 36%), среднее значение – 25%, медиана – 24%, (Рис. 5.34).

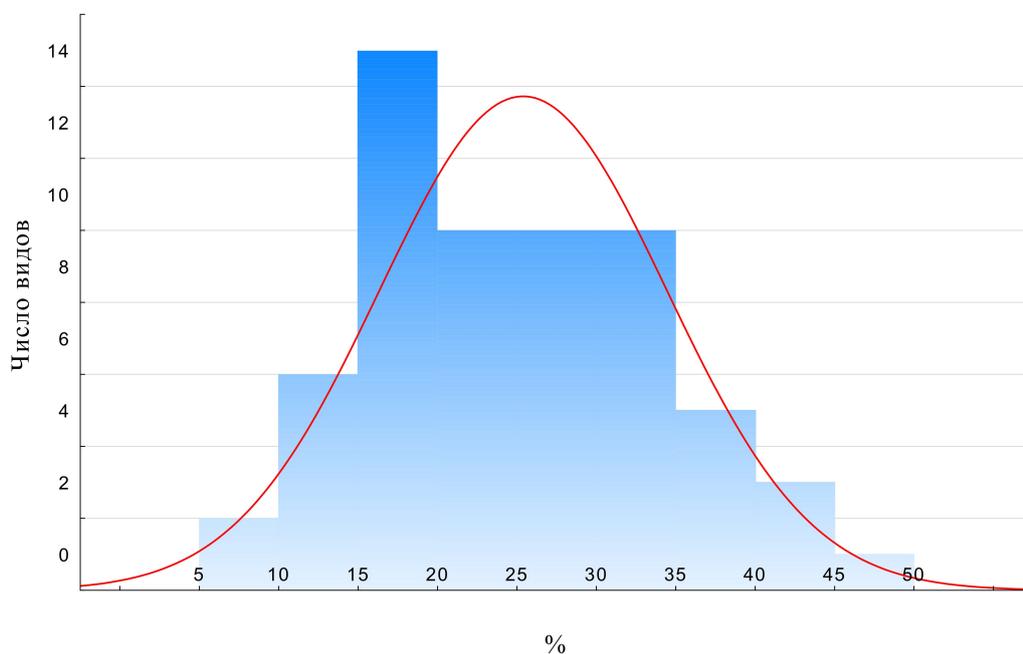


Рисунок 5.34. Гистограмма распределения содержания сухого вещества (LDMC) (в %) по видам сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,10448$, $p<0,10$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение сухой массы листа по укосным площадкам сообществ субальпийских болот близко к нормальному (коэффициент вариации 20 %), значения средней и медианы равны (29 %) (Рис. 5.35).

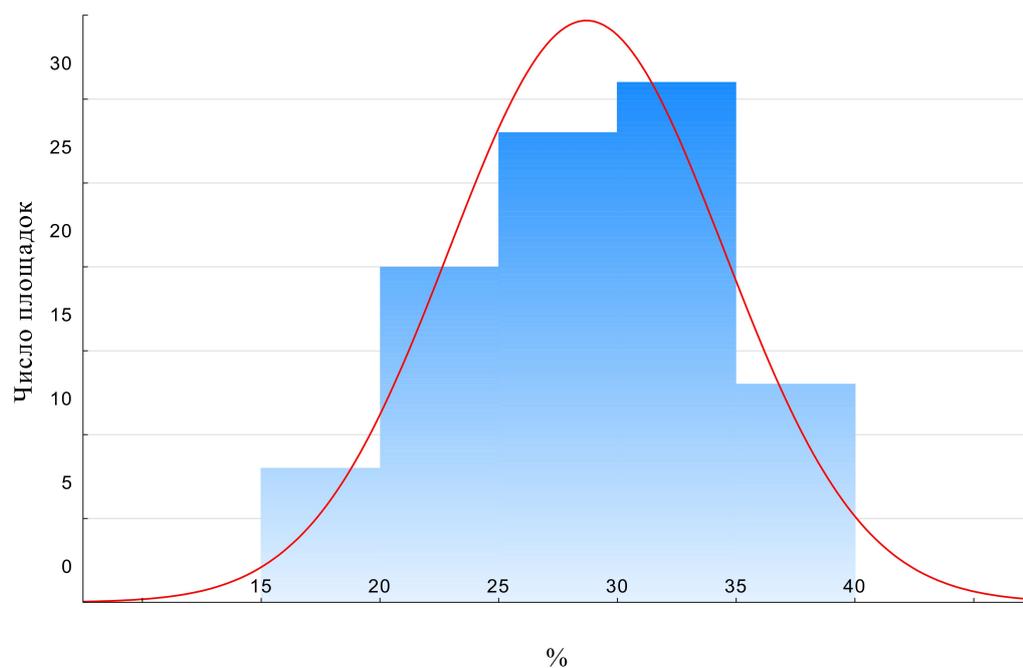


Рисунок 5.35. Гистограмма распределения LDMS% листа по укосным площадкам сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,06293$, $p>0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Средние значения LDMS ($26 \pm 0,3 \%$) значительно ниже, чем средневзвешенные ($28,6 \pm 0,6 \%$). Случайные средние ($22,9 \pm 0,2 \%$) значительно отличаются от средних во всех 100 сравнениях: $p < 0,00001$ (Рис. 5.36.).

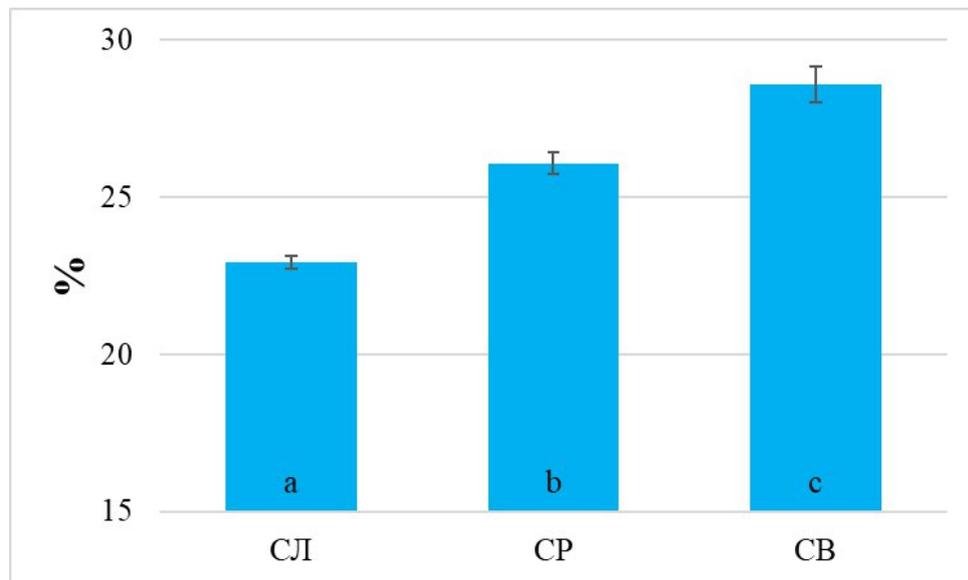


Рисунок 5.36. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, значений LDMC растений сообществ субальпийских болот (разные буквы a, b, c, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$ по критерию Вилкоксона), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

Таким образом, для растений субальпийских болот, значения SLA значимо снижаются, а LDMC повышаются в ряду «случайная выборка – среднее значение – средневзвешенное значение». Это означает, что произрастающие на болотах растения имеют более жесткие листья с большим содержанием сухого вещества, по сравнению с растениями из других высокогорных сообществ, эта зависимость еще сильнее проявляется у доминантов в сравнении с другими видами.

Изученные нами сообщества высокотравья и болот субальпийского пояса имеют более высокие показатели удельной листовой поверхности и более низкие – содержания сухого вещества в листе по сравнению с двумя другими типичными сообществами субальпийского пояса – вейниковыми

и пестростростровыми лугами (Табл. 5.3). Это подтверждает общую закономерность повышения SLA и снижения LDMC вниз по катене от автономных и транзитных сообществ к гидроморфным, занимающим западины и нижние части склонов (куда и относятся болота и высокотравья) (Cornwell, Ackerly, 2009; Asefa et al., 2022) (Табл. 5.3)

Таблица 5.3. Сравнение средневзвешенных показателей SLA (на сухую массу) и LDMC растений субальпийских сообществ 4х типов ТНП (среднее и ошибка, n = 100).

| Признак | ВТ | БОЛ | ВЕЙ | ПКЛ |
|---|-------------------|-------------------|------------|------------|
| Удельная листовая поверхность (SLA), см ² /г | 240 ± 10 | 177 ± 3 | 153 ± 2 | 168 ± 2 |
| Содержание сухого вещества (LDMC), % | 22,4 ± 0,3 | 28,6 ± 0,6 | 31,7 ± 0,3 | 29,5 ± 0,3 |

Примечания: **ВТ** – высокотравье, **БОЛ** – субальпийские болота (наши данные, Гулов и др., 2023), **ВЕЙ** – вейниковые субальпийские луга (Полошевец и др., 2023), **ПКЛ** – пестростростровые субальпийские луга (Варыбок и др., 2024).

Средняя удельная листовая поверхность (SLA) у растений высокотравья существенно выше, чем у болотных растений, а у последних близка к средней SLA высокогорных растений Альп 189 см²/г, (Körner et al., 1989). Это подтверждает наш вывод о формировании высокотравных сообществ преимущественно растениями с крупными и мягкими листьями.

Наиболее важное экологическое различие между местообитаниями сообществ субальпийского высокотравья и субальпийских болот ТНП состоит в увлажнении почв. Если почвы под сообществами субальпийского высокотравья хорошо дренированы, то болотные торфяные почвы насыщены водой. Эти почвы имеют существенные различия по многим свойствам, при этом, по формальным показателям

болотные почвы содержат больше элементов минерального питания, т.е. должны рассматриваться как более плодородные (Волков, 1999). Однако, надземная продукция субальпийских высокотравных сообществ в 2,5–3 раза выше, чем в субальпийских болотах ТНП (Гулов и др., 2022, 2023).

По литературным данным, при увеличении увлажнения происходит изменение функциональных признаков сообществ: возрастают размер листьев и/или удельная листовая поверхность и снижается содержание сухого вещества в листе (Zirbel et al., 2017; Wright et al., 2017; Yang et al., 2019). Сравнение выявленных нами аналогичных показателей растений сообществ субальпийского высокотравья и болот противоречит этой закономерности, так как насыщенные водой почвы болот в связи со спецификой экологических условий не могут рассматриваться в одном ряду увеличения влажности с другими наземными экосистемами. Эти условия характеризуются высоким стрессом, частично аналогичным недостатку влаги, что ведет к преобладанию стресс-толерантной стратегии доминирующих видов растений (Moog et al., 2017).

Различия функциональных признаков растений сообществ субальпийского высокотравья и болот ТНП определяются доступностью элементов минерального питания (ЭМП) в почве. Большинство растений сообществ субальпийского высокотравья может получать ЭМП в условиях хорошего дренажа от грибов арбускулярной микоризы (Нозадзе, 1968). В водонасыщенных грунтах субальпийских болот, которые чаще имеют и более низкую температуру, развитие арбускулярных микориз незначительно (Deerika, Kothamasi, 2015), а эрикоидные также мало представлены в связи с крайне малым участием вересковых кустарничков в составе сообществ. Осоки, доминирующие на болотах, также обычно безмикоризны в почвах с высоким содержанием воды (Miller et al., 1999; Веселкин и др., 2014).

ГЛАВА 6. ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ РАСТЕНИЙ СООБЩЕСТВ СУБАЛЬПИЙСКОГО ВЫСОКОТРАВЬЯ И БОЛОТ ТЕБЕРДИНСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА

6.1. Конкурентная стратегия (С)

Субальпийские высокоотравные сообщества

Средний вклад С-стратегии среди видов на площадках субальпийских высокоотравных сообществ составляет $45,9 \% \pm 1 \%$. Максимальные значения вклада конкурентности были отмечены у *Angelica tatianaе* (94 %), *Anthriscus sylvestris* (87 %), *Heracleum asperum* (85 %), *Veratrum album* (81 %), *Senecio platyphylloides* (79 %). Первые три вида являются доминантами в изученных сообществах. Наименее выражена С-стратегия у *Lathyrus pratensis* (12 %), *Poa longifolia* (10 %), *Veronica filiformis* (6 %), *Lathyrus cyaneus* (5 %), *Cruciata laevipes* (0 %).

Распределение вклада С-стратегии по видам близко к нормальному, коэффициент вариации 50%, среднее значения (42 %) практически совпадает с медианой (41 %) (Рис. 6.1).

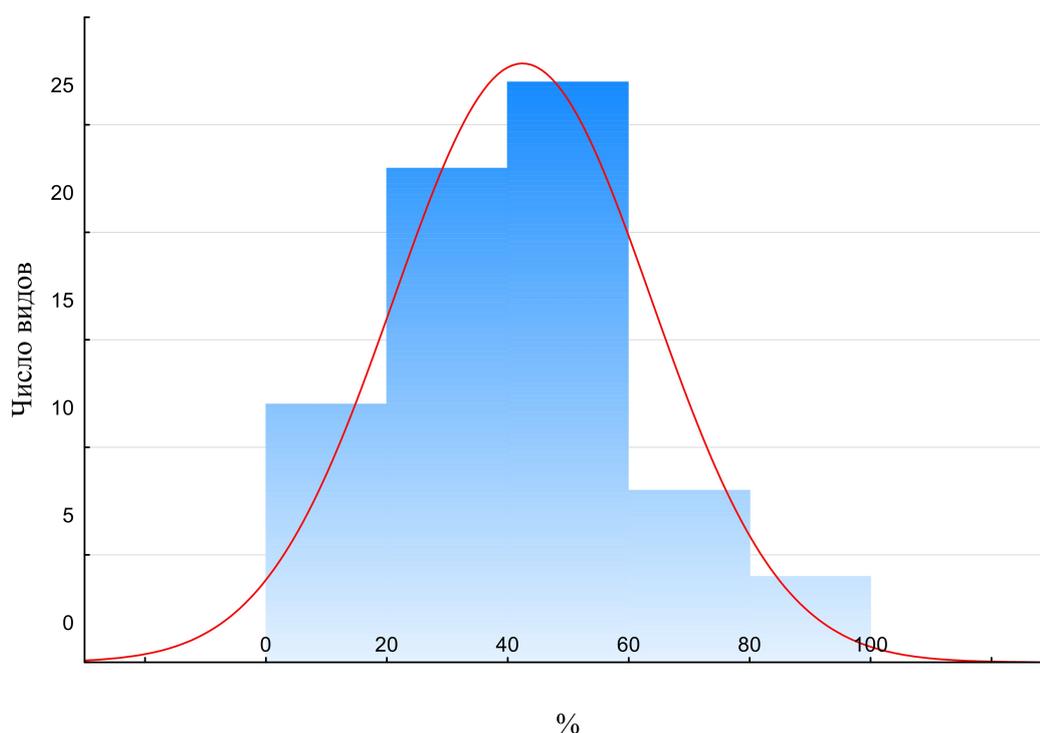


Рисунок 6.1. Гистограмма распределения видов с С-стратегией в сообществах субальпийского высокоотравья (в %). Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,06945$, $p>0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенной С-стратегии по площадкам довольно равномерное (коэффициент вариации 37%), значимо не отличается от нормального. Среднее средневзвешенное значение (50,1%) практически совпадает с медианой (49,9%) (Рис. 6.2).

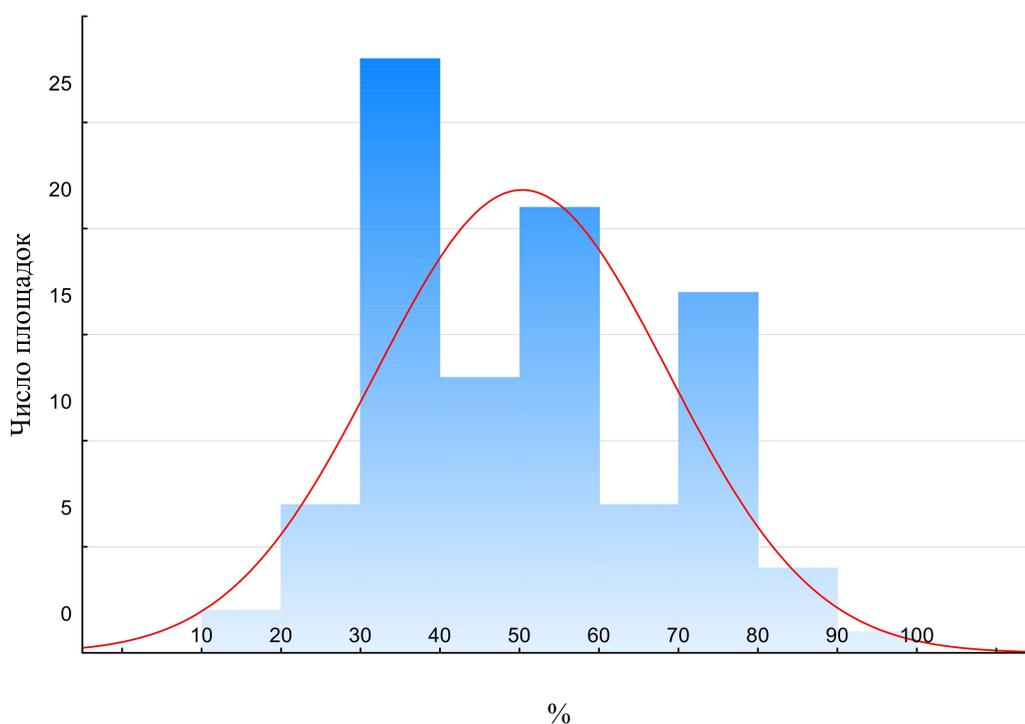


Рисунок 6.2. Гистограмма распределения средневзвешенных С-стратегий по укосным площадкам сообществ субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,11880$, $p<0,15$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Вклад С-стратегии для случайных выборок $29,5\% \pm 0,6\%$, что существенно ниже, чем величины, полученные для субальпийских

высокотравных сообществ (среднее по площадкам значение $45,9 \% \pm 1 \%$, средневзвешенные значения $50 \% \pm 1,8 \%$) (Рис. 6.3). Таким образом, средневзвешенное значение выше среднего, которое в свою очередь выше случайного, что говорит как о важной роли С-стратегии как в формировании состава высокотравных сообществ, так и о большей выраженности конкурентной стратегии у видов-доминантов.

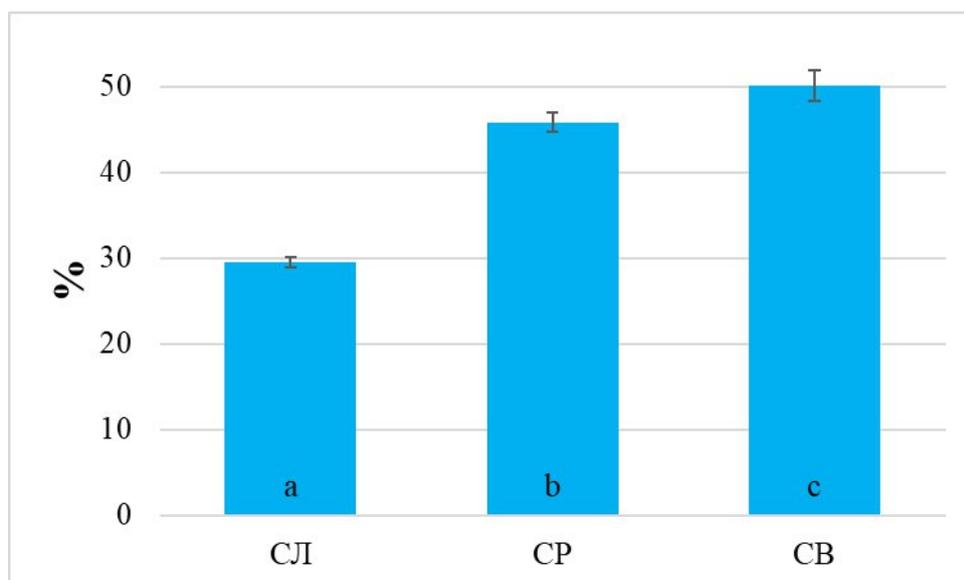


Рисунок 6.3 СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, значений вклада конкурентной-стратегии (С) % в сообществ субальпийского высокотравья (разные буквы а, b, c, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

Сообщества субальпийских болот

Средний вклад С-стратегии среди видов на площадках субальпийских болотных сообществ составляет $23,2 \% \pm 0,7 \%$. Среди видов болотных растений максимальные значения вклада С-стратегии были отмечены у *Swertia iberica* (34 %) которая является доминантом

данных сообществ, а также у *Ligularia sibirica* (33 %), *Geranium sylvaticum* (28 %), *Cirsium simplex* (28 %), *Polygonum bistorta* (27 %). Наименьшие показатели С-стратегии отмечены у *Vaccinium vitis idaea* (1 %), *Eleocharis quinqueflora* (1 %), *Gentiana pyrenaica* (1 %), *Euphrasia ossica* (1 %). Четыре вида болотных растений в изученных сообществах имели нулевой вклад С-стратегии: *Cerastium cerastoides*, *Empetrum nigrum*, *Lycopodium alpinum*, *Selaginella selaginoides*.

Распределение вклада С-стратегии по видам сообществ субальпийских болот неравномерное, коэффициент вариации 76%, среднее значение 22%, медиана 16%, распределение значительно отличается от нормального (Рис. 6.4).

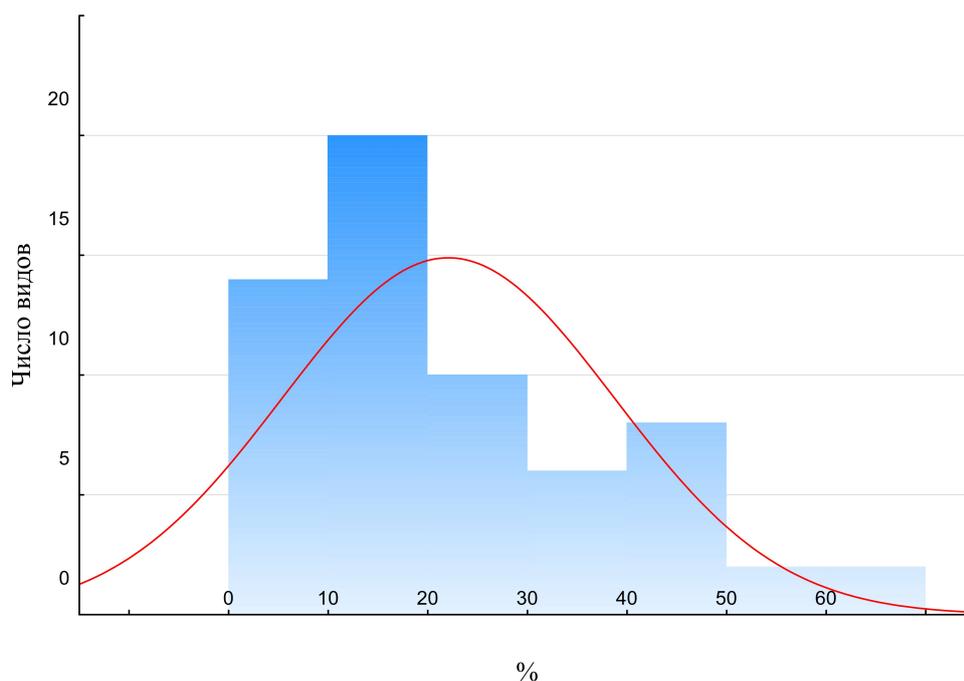


Рисунок 6.4. Гистограмма распределения вклада С-стратегии (в %) по видам сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,15632$, $p<0,01$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенных значений вклада С-стратегии по площадкам субальпийского болота близко к логнормальному, коэффициент вариации 49 % (Рис. 6.5).

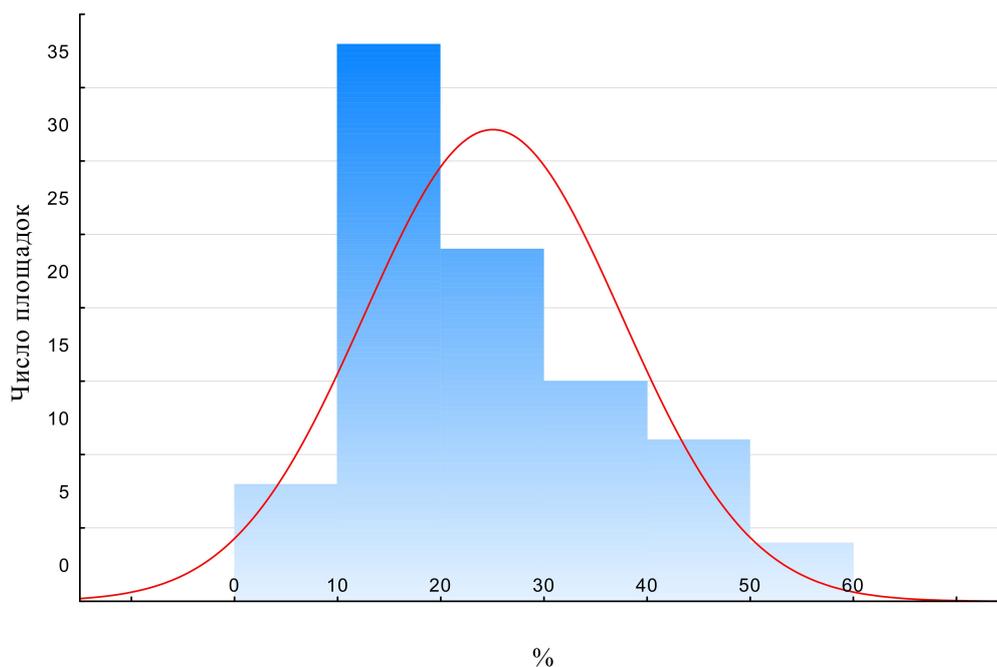


Рисунок 6.5. Гистограмма распределения средневзвешенной доли С-стратегии (в %) по укосным площадкам сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,15760$, $p<0,05$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Вклад С-стратегии для средней случайной выборки составляет $27,9 \% \pm 0,5 \%$, средние значения по площадкам $23,2 \% \pm 0,7 \%$, средневзвешенные значения $24,8 \% \pm 1,2 \%$ (Рис. 6.6). Таким образом, конкурентная стратегия у болотных растений выражена слабее, чем у растений случайных выборок.

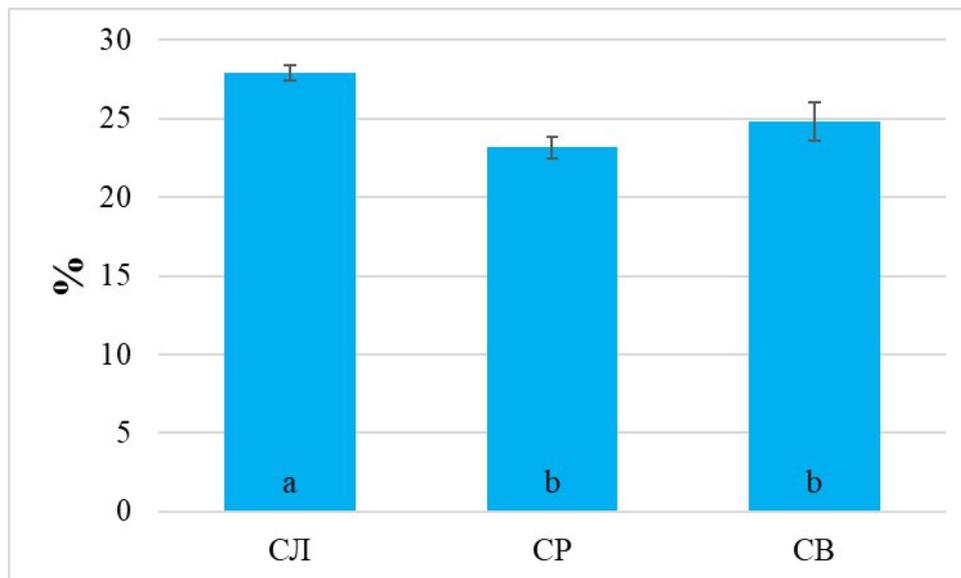


Рисунок 6.6. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, значений вклада конкурентной стратегии (С) % в сообществах субальпийских болот (разные буквы а, b, с, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

6.2. Стресс-толерантная стратегия (S)

Субальпийские высокотравные сообщества

Средний вклад видов с S-стратегией на площадках субальпийских высокотравных сообществ составляет $23,9 \% \pm 1,1 \%$. Максимальные значения вклада стресс-толерантной стратегии (S) были отмечены у *Lathyrus cyaneus* (95 %), *Festuca varia* (87 %), *Festuca djimilensis* (74 %), *Carex atrata* (65 %), *Cruciata laevipes* (62 %). Наименее выражена S-стратегия у *Coronilla varia* (2 %), *Cephalaria gigantea* (1 %), *Heracleum asper* (1 %), *Angelica tatiana* (1 %). У многих растений высокотравья вклад S-стратегии близок к 0, к таким видам относятся: *Botrychium lunaria*, *Carduus adpressus*, *Dactylorhiza euxina*, *Lapsana grandiflora*, *Lilium*

monadelphum, *Myosotis amoena*, *Rumex alpestris*, *Silene vulgaris*, *Senecio nemorensis*, *Senecio rhombifolius*, *Symphytum asperum*, *Veratrum album*, *Veronica filiformis*.

Распределение значений вклада S-стратегии по видам не равномерное. Коэффициент вариации 94%, среднее значение (21%) ниже медианы (24%) (Рис. 6.7).

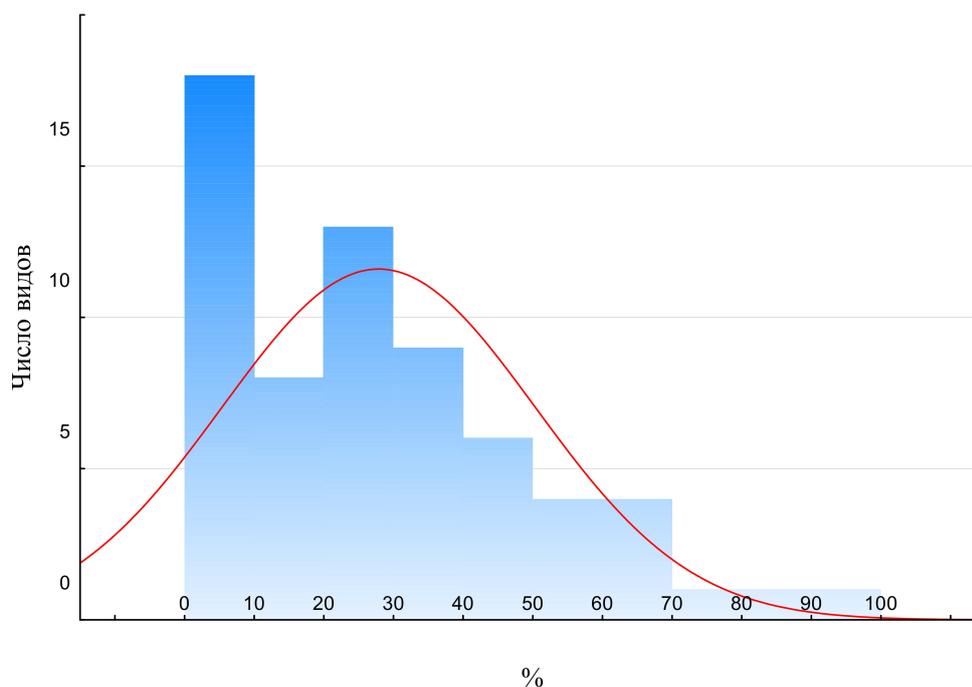


Рисунок 6.7. Гистограмма распределения вклада видов с S-стратегией (в %) по укосным площадкам сообществ субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,14368$, $p<0,10$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенных значений стресс-толерантной стратегии по площадкам значимо не отличается от нормального (коэффициент вариации 61%). Среднее значение близко к медианному (25 % и 23 %, соответственно) (Рис. 6.8).

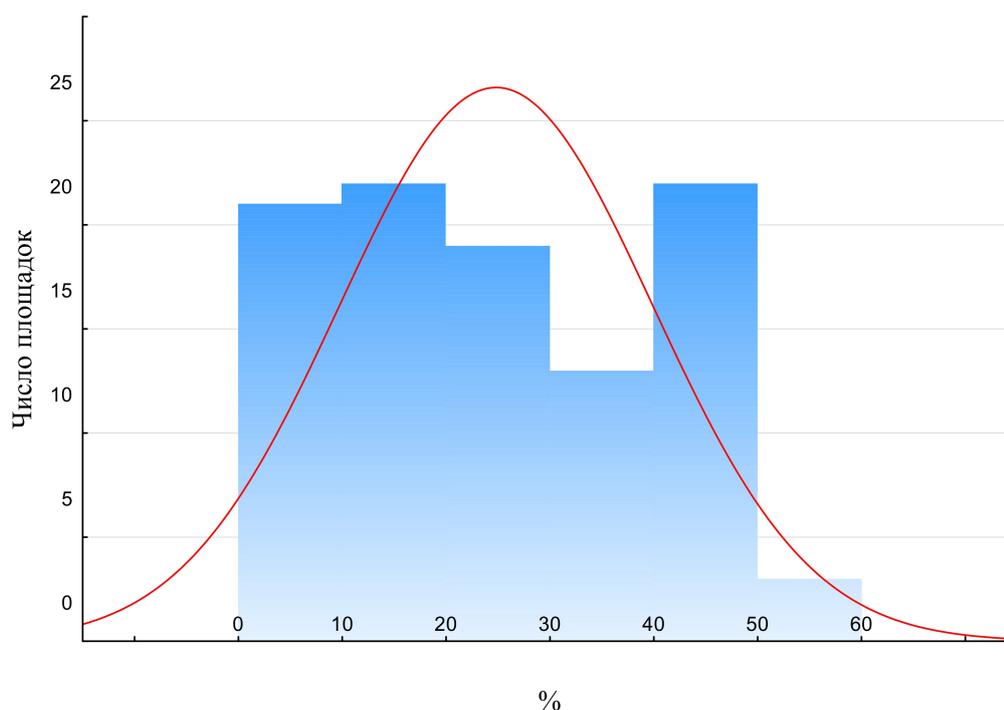


Рисунок 6.8. Гистограмма распределения средневзвешенных значений вклада S стратегии (%) по укосных площадкам субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,09845$, $p>0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Вклад стресс-толерантной стратегии (S) среди случайных наборов высокогорных растений Теберды составляет $33,1 \% \pm 2,5 \%$, что значительно больше не отличающихся между собой средних и средневзвешенных значений для субальпийского высокоотравья ($23,9 \% \pm 1,1 \%$ и $24,6 \% \pm 1,5 \%$) соответственно, (Рис. 6.9).

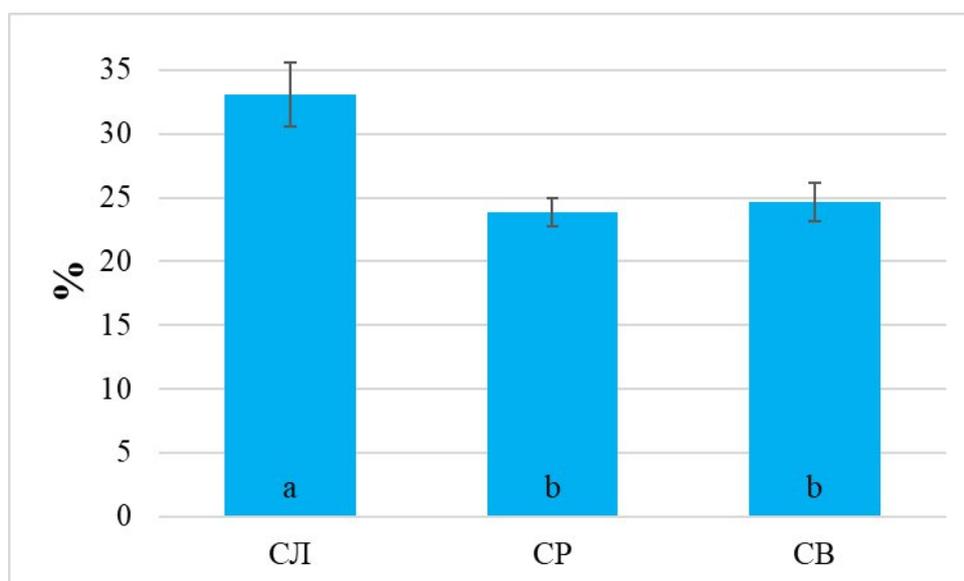


Рисунок 6.9. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, значений вклада стресс-толерантной (S) стратегии в сообщества субальпийский высокогорья (разные буквы a, b, c, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

Сообщества субальпийских болот

Средний вклад S-стратегии среди видов на площадках субальпийских болотных сообществ составляет $42,4 \% \pm 1,1 \%$. В болотных сообществах максимальные значения стресс-толерантной стратегии были у *Lycopodium alpinum* (76 %), *Festuca varia* (52 %), *Empetrum nigrum* (49 %), *Nardus stricta* (47 %), *Festuca ovina* (47 %). Наименьшие показатели S-стратегии отмечены у *Solidago virgaurea* (6 %), *Geranium sylvaticum* (5 %), *Aconitum nasutum* (5 %), *Trifolium badium* (3 %), *Gentiana septemfida* (1 %). Следующие виды болотных растений в изученных сообществах имели нулевой вклад S-стратегии: *Botrychium lunaria*, *Cardamine uliginosa*, *Crepis caucasica*, *Dactylorhiza euxina*,

Hieracium laevigatum, *Leontodon hispidus*, *Parnassia palustris*, *Pinguicula vulgaris*, *Primula auriculata*, *Rhinanthus minor*, *Swertia iberica*.

Распределение вклада стресс-толерантной стратегии (S) по видам значительно не отличается от нормального. Коэффициент вариации составил 74%, среднее значение – 40%, медиана – 41 % (Рис. 6.10).

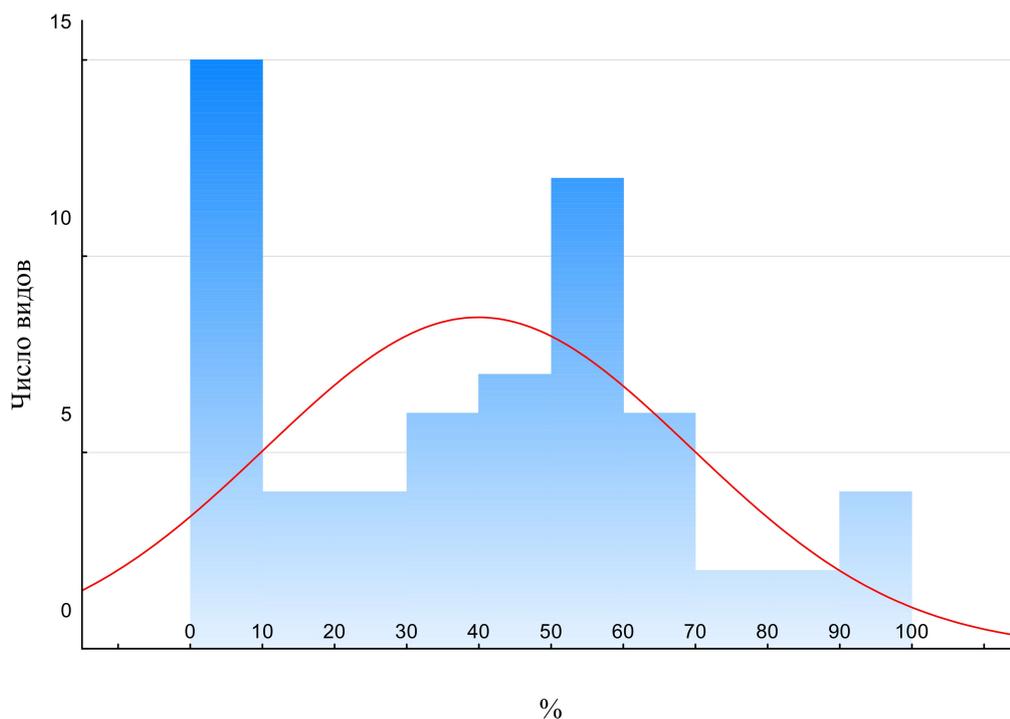


Рисунок 6.10. Гистограмма распределения вклада стресс-толерантной стратегии (S) по видам сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,10787$, $p<0,10$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение вклада средневзвешенной стресс-толерантной стратегии (S) по площадкам довольно равномерное (коэффициент вариации 41%), значительно не отличается от нормального, среднее значение (48%) близко к медианному (51 %) (Рис. 6.11).

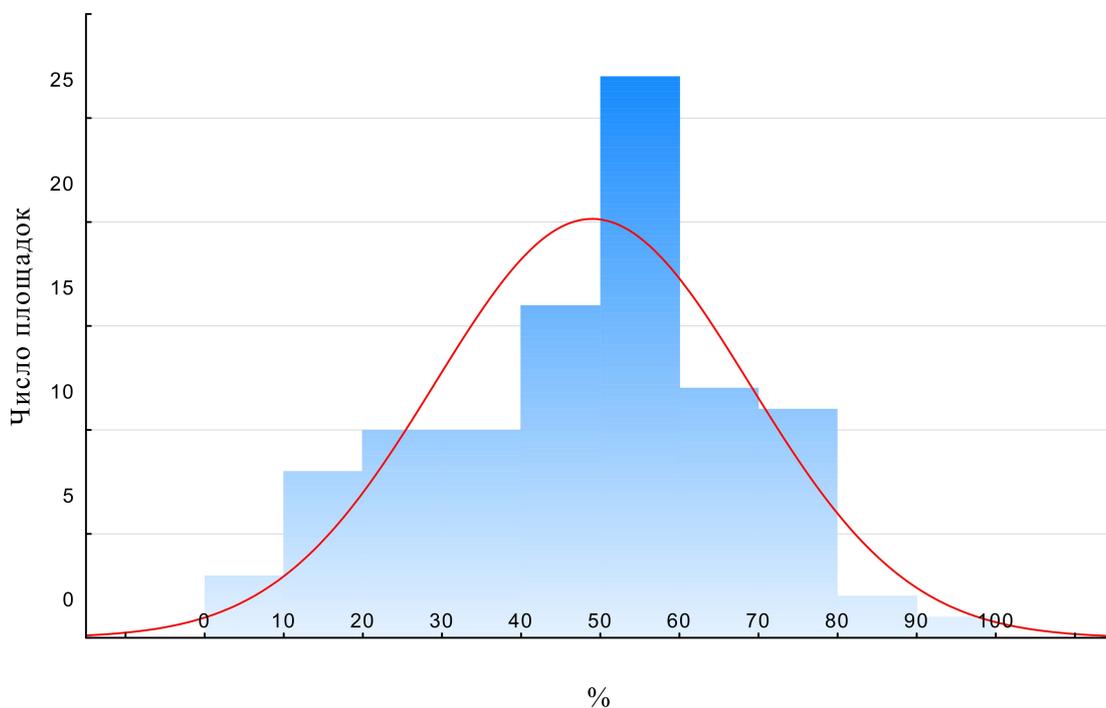


Рисунок 6.11. Гистограмма распределения вклада средневзвешенной стресс-толерантной стратегии по укосным площадкам сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,11961$, $p<0,15$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Вклад стресс-толерантной стратегии (S) для случайных выборок составляет $33,6 \% \pm 0,3 \%$, для изученных болотных сообществ среднее значение составляет $42,4 \% \pm 1,1 \%$, средневзвешенное $48,6 \% \pm 2 \%$, (Рис. 6.12). Таким образом, по сравнению со случайной выборкой высокогорных видов ТНП, вклад видов с стресс-толерантной стратегией в сообществах субальпийских болот выражен сильнее.

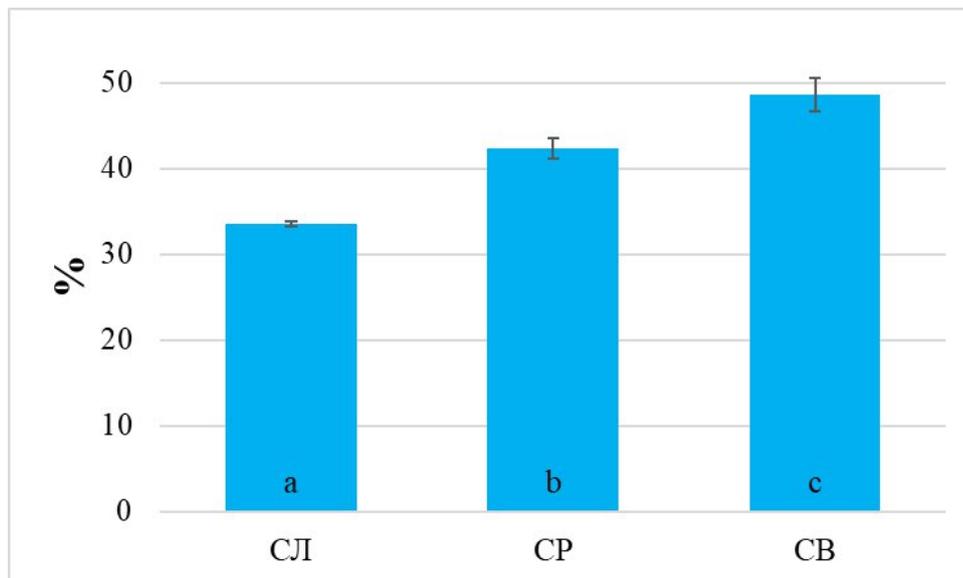


Рисунок 6.12. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, значений вклада стресс-толерантной (S) стратегии в сообщества субальпийских болот (разные буквы a, b, c, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

6.3. Рудеральная стратегия (R)

Субальпийские высокотравные сообщества

Средний вклад видов с R-стратегией на площадках субальпийских высокотравных сообществ составляет $30,3 \% \pm 0,8 \%$. Максимальные значения вклада R-стратегии были отмечены у *Veronica filiformis* (94 %), *Poa pratensis* (70 %), *Myosotis amoena* (70 %), *Botrychium lunaria* (68 %), *Lapsana grandiflora* (65 %). Наименьшие показатели R-стратегии отмечены у *Filipendula ulmaria* (8 %), *Angelica tatiana* (5 %), *Festuca djimilensis* (4 %), у ряда видов (*Festuca varia*, *Lathyrus cyaneus*, *Rumex alpinus*) вклад этой стратегии близок к 0.

Распределение вклада R-стратегии среди видов сообществ субальпийского высокоотравья соответствует нормальному (коэффициент вариации 57%). Средняя величина (34%) близка к медиане (32%) (Рис. 6.13).

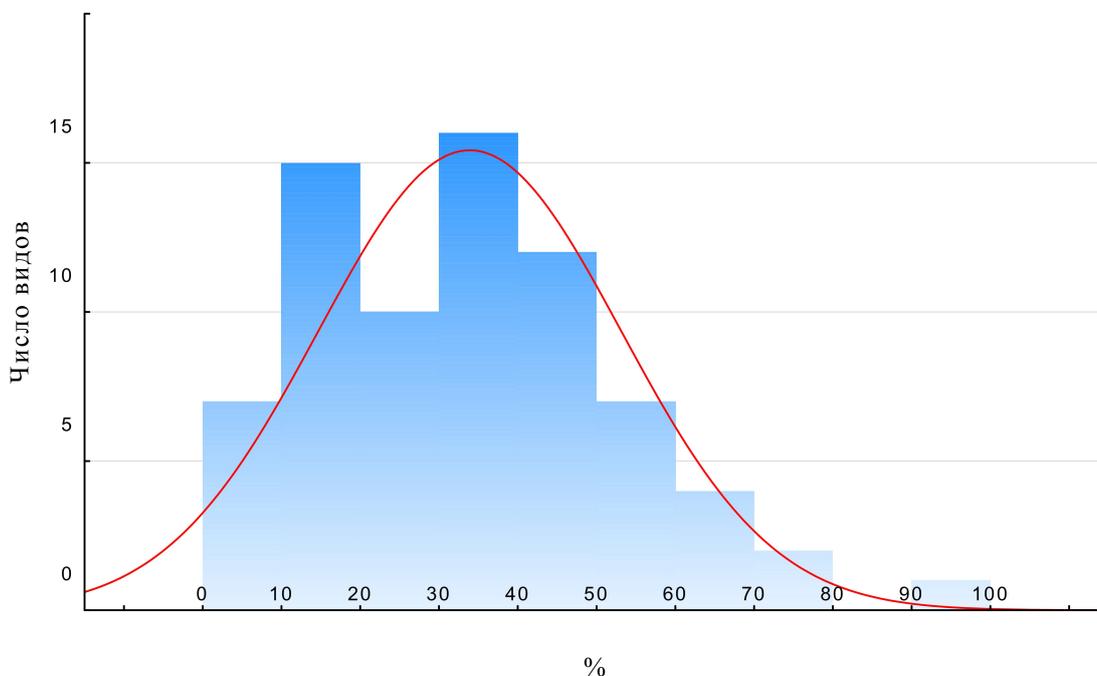


Рисунок 6.13. Гистограмма распределения вклада R-стратегии по видам сообществ субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,07033$, $p>0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение средневзвешенных величин вклада R-стратегии по площадкам довольно равномерное (коэффициент вариации 38%), значимо не отличается от нормального, среднее значение близко к медианному (25% и 24%, соответственно) (рис. 6.14).

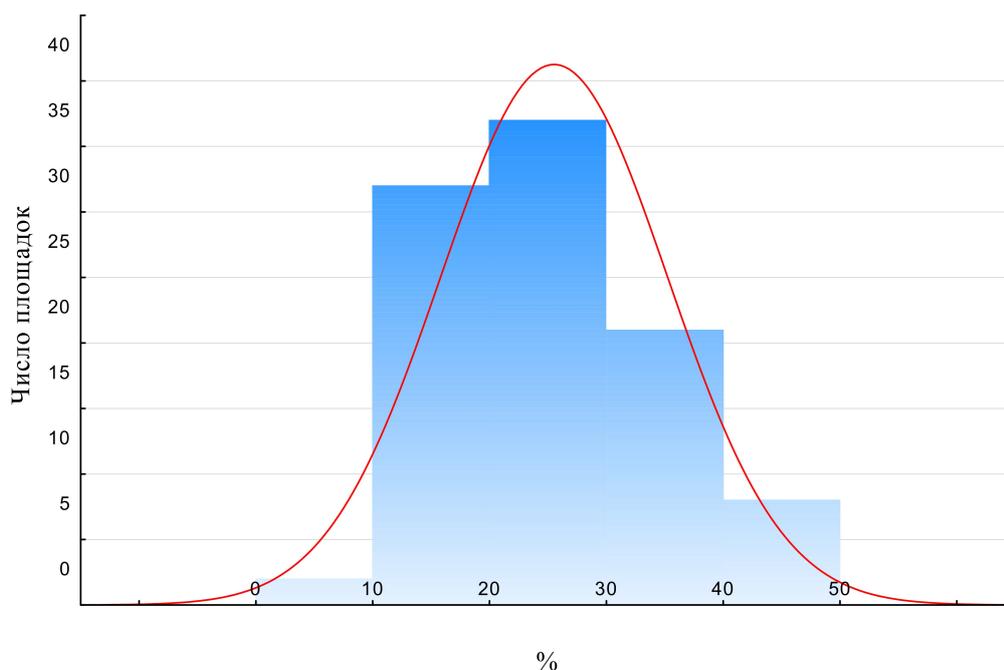


Рисунок 6.14. Гистограмма распределения средневзвешенных значений вклада R-стратегии по укосным площадкам субальпийского высокогорья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,08872$, $p>0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Средний вклад R-стратегии среди случайных выборок высокогорных растений ТНП составляет $39,7 \% \pm 0,8 \%$, что значимо выше, чем средние ($30,3 \% \pm 0,8 \%$) и средневзвешенные ($25,3 \% \pm 0,9 \%$) значения для видов сообществ субальпийского высокогорья (Рис. 6.15).

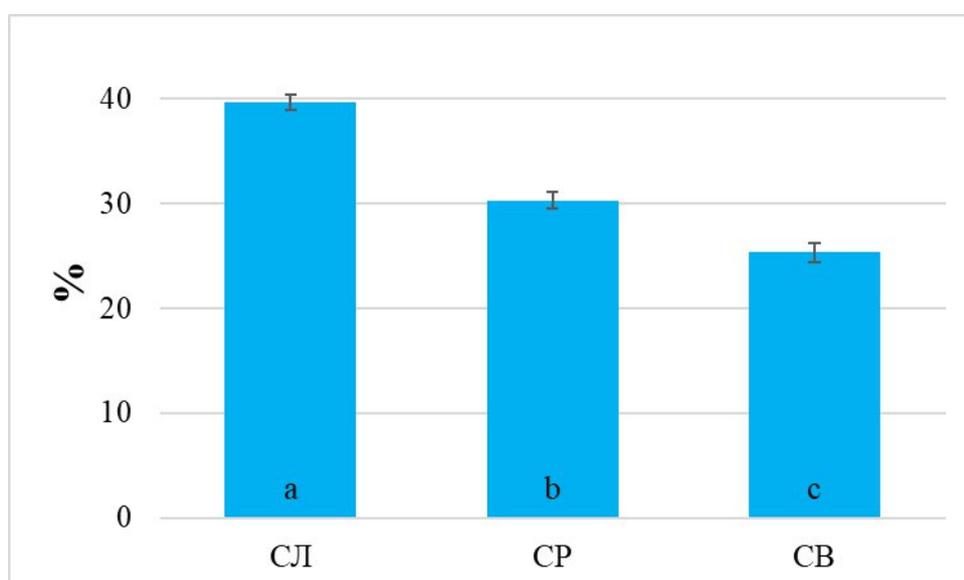


Рисунок 6.15. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, значений вклада рудеральной (R) стратегии в сообщества субальпийский высокоотравья (разные буквы a, b, c, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

Сообщества субальпийских болот

Средний вклад R-стратегии среди видов на площадках субальпийских болотных сообществ составляет $34,5 \% \pm 0,7 \%$. В изученных сообществах болот максимальные значения рудеральной стратегии были у *Parnassia palustris* (95 %), *Rhinanthus minor* (95 %), *Crepis caucasica* (95 %), *Pinguicula vulgaris* (94 %), *Gentiana septemfida* (93 %). Наименьший вклад R-стратегии отмечен у *Festuca ovina* (51 %), *Empetrum nigrum* (51 %), *Nardus stricta* (51 %), *Festuca varia* (40 %), *Lycopodium alpinum* (24 %).

Распределение вклада R-стратегии по видам неравномерное. Коэффициент вариации 61%, среднее значение 38%, медиана чуть меньше среднего 36 % (Рис. 6.17). Распределение значительно отличается от нормального.

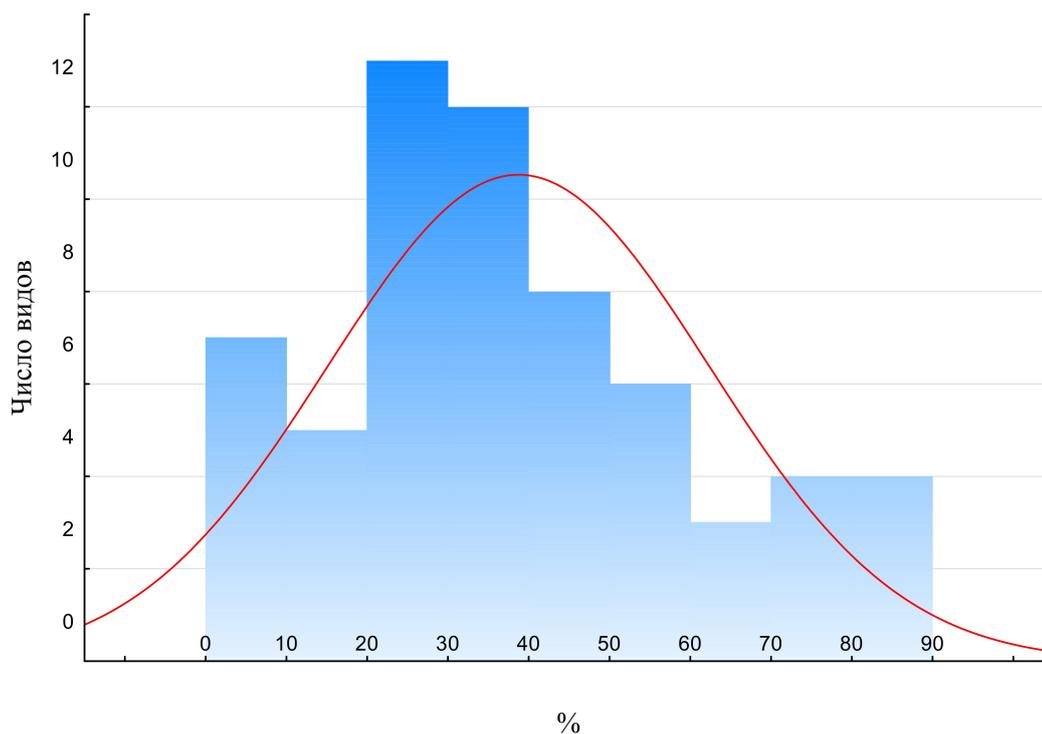


Рисунок 6.17. Гистограмма распределения вклада R-стратегии (в %) по видам сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,11540$, $p<0,05$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Распределение вклада средневзвешенной R-стратегии по площадкам не отличается от нормального. Коэффициент вариации 34%, среднее значение 26%, медиана составляет 27% (Рис. 6.18).

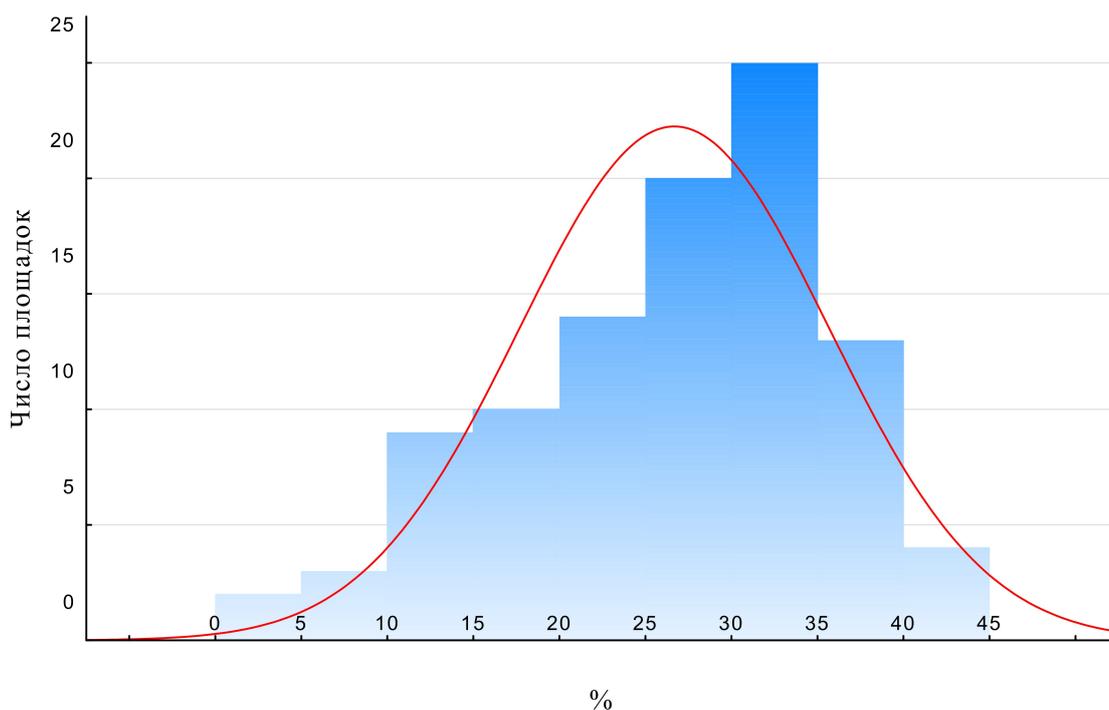


Рисунок 6.18. Гистограмма распределения вклада R-стратегии по укосным площадкам сообществ субальпийских болот. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,08890$, $p>0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Вклад вклада R-стратегии для случайных выборок высокогорных видов ТНП составляет $37,3 \% \pm 0,9 \%$, для сообществ субальпийских болот среднее значение составляет $34,5 \% \pm 0,7 \%$, а средневзвешенное значение $26,5 \% \pm 0,9 \%$ (Рис. 6.19). Таким образом, вклад видов с R-стратегией в сообществах субальпийских болот, по сравнению со случайной выборкой высокогорных видов ТНП, выражен в меньшей степени.

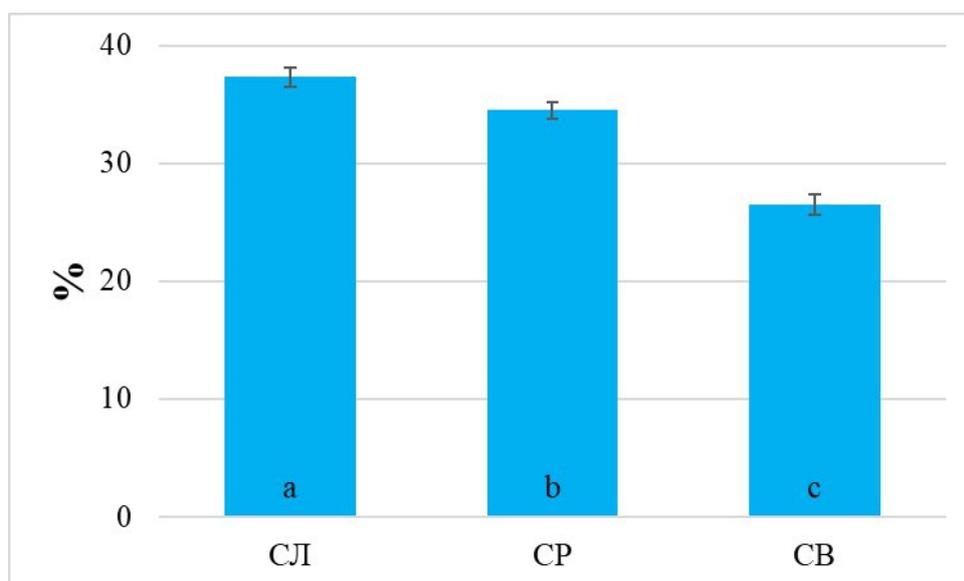


Рисунок 6.19. СЛ – случайная выборка из высокогорной флоры, СР – среднее значение по видам, встреченным на площадках без учета участия, СВ – средневзвешенное значение по видам с учетом надземной массы растений, по критерию Вилкоксона, значений вклада рудеральной (R) стратегии в сообщества субальпийских болот (разные буквы a, b, c, показывают отличия на уровне значимости $p < 0,05$), $n = 100$. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

Сравнение вклада видов с разными стратегиями в изученные субальпийские сообщества показало, что растения сообществ субальпийского высокоотравья имеют больший вклад С-стратегии и меньший S- и R-стратегий, по сравнению со случайными выборками из высокогорных растений ТНП. При этом доминирующие виды растений имеют более выраженное преобладание С-стратегии и меньший вклад R-стратегии, по сравнению с другими видами субальпийских высокоотравных сообществ ТНП.

Растения субальпийских болот, наоборот, характеризуются менее выраженными С- и R-стратегиями, и более выраженной S-стратегией. При этом у доминирующих видов вклад S-стратегии возрастает, а вклад R-

стратегии снижается. Средневзвешенные оценки стратегий по площадкам показывают меньший разброс, чем стратегии отдельных видов.

Данные выводы также подтверждаются результатами ординации видов и средневзвешенных значений (по площадкам) в треугольнике стратегий Грайма (Рис. 6.20).

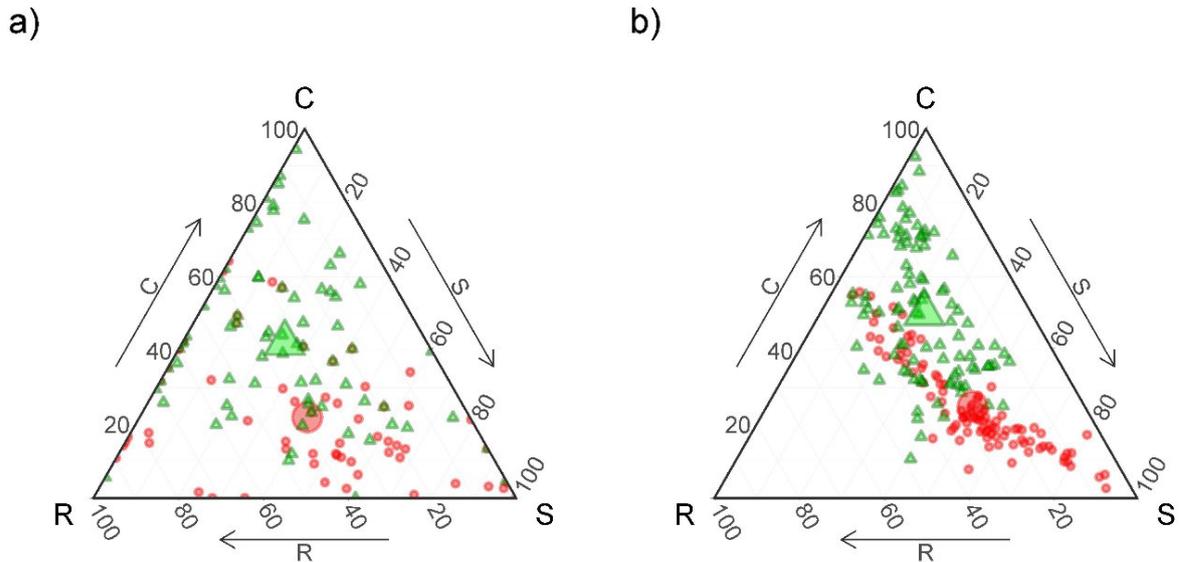


Рисунок 6.20. Ординация видов (а) и средневзвешенных значений по площадкам (б) стратегий в треугольнике Ф.Грайма. Красными кружками показаны растения и площадки субальпийских болот, зелеными треугольниками – растений и площадок высокотравья. Крупными фигурами показаны средние (центрированные) значения вклада CSR стратегий.

По результатам ординации, растения субальпийских болот характеризуются меньшим вкладом видов с С- и R-стратегиями, и большим – с S-стратегией, при этом у доминирующих видов еще более возрастает вклад S-стратегии и снижается вклад R стратегии. Средневзвешенные оценки стратегий по площадкам показывают меньший разброс, чем стратегии отдельных видов. Треугольные схемы Грайма

также четко показывают смещение средневзвешенных значений стратегий на болотах к S-углу, а площадок высокотравья – к C-углу (Рис. 6.20).

В заключение можно отметить, что наши результаты показывают как различную роль функциональных признаков листьев в формировании состава субальпийских сообществ, так и разные направления изменений признаков для видов, входящих в состав сообщества, включая доминанты. Можно выделить 3 типа таких изменений.

1) однонаправленные изменения: средневзвешенные значения функциональных признаков доминирующих видов отличаются от его средних в ту же сторону, что и средние от случайных, т.е. для доминирования важно еще большее отклонение от случайного, чем просто для участия в составе сообществ. Сюда относятся размерные характеристики листьев растений высокотравья (площадь, влажная и сухая масса) и вклад C-стратегии. В этом случае мы имеем ряд значимых различий случайное < среднего < средневзвешенного. Для субальпийских болот такая же закономерность характерна для содержания сухого вещества и вклада S-стратегии (случайное < среднего < средневзвешенного), а также для SLA болотных растений и R-стратегии растений высокотравья и болот (но здесь случайное > среднего > средневзвешенного).

2) Признак важен для формирования состава сообщества, но не важен для доминирования в нем. В этом случае средние и средневзвешенные величины значимо не отличаются, но обе величины отличаются от случайного. Сюда относятся размерные характеристики листьев и вклада C-стратегии болотных растений (случайное > среднее \approx средневзвешенное) и вклада S-стратегии у растений высокотравья.

3) Наиболее интересен третий вариант – разнонаправленное изменение средних и средневзвешенных величин. Он отмечен в двух связанных случаях у растений субальпийских высокотравных

фитоценозах, здесь случайные величины не отличаются от средневзвешенных, а средние величины значимо больше (SLA) или меньше (LDMC) их. Предполагается, что в этом случае отбор признаков по-разному действует на вхождение видов в состав сообщества и на доминирование в нем.

Последний вариант изменения признаков ранее также отмечался в литературе. Например, для горных лугов в Аргентине показано, что присутствие вида и его высокое участие в составе сообществ не всегда связаны с одними и теми же признаками (Cingolani et al., 2007).

ВЫВОДЫ

1. Во флористическом составе субальпийского высокоотравья доминируют представители семейства зонтичные и отмечено 77 видов, из которых 26 видов — эндемики Кавказа. Во флористическом составе субальпийских болот найдено 62 вида, из которых 15 видов — эндемики Кавказа. В болотных сообществах выявлено преобладание в надземной биомассе травянистых растений над мхами и осоковых над другими сосудистыми растениями, что позволяет отнести изученные болота к осоко-гипновому типу низинных болот.

2. Надземная биомасса субальпийского высокоотравья в 2–5 раз превышающую биомассу других сообществ альпийского и субальпийского поясов. Для этого типа сообществ отмечена высокая скорость биологического круговорота с высоким коэффициентом разложения опада. Надземная биомасса субальпийского болота сопоставима с надземной биомассой субальпийских лугов и наиболее продуктивных сообществ альпийского пояса.

3. Средняя высота растений в сообществах субальпийского высокоотравья ($55,2 \pm 1,3$ см) в три раза больше, чем в субальпийских болотных сообществах ($18,3 \pm 3$ см). Сравнение с данными случайных выборок из местного пула видов также показало, что средневзвешенная высота растений в изученных субальпийских высокоотравных сообществах превосходят случайные средние, а в сообществах субальпийских болот, наоборот, ниже, чем случайные средние.

4. Функциональные признаки листьев растений значительно отличаются в двух исследованных субальпийских сообществах – болотах и высокоотравье – от таковых для случайного набора видов из местной высокогорной флоры. Виды, входящие в состав высокоотравных сообществ, имеют большие размеры (площадь и массу) листьев, большую удельную

листовую поверхность и меньшее содержание сухого вещества в листе по сравнению со случайными выборками местной флоры.

5. Растения субальпийских болот по сравнению со случайным набором видов имеют меньшие размеры листьев, меньшую удельную листовую поверхность и большее содержание сухого вещества, а доминанты изученных субальпийских болот по сравнению с другими видами имеют еще более низкую удельную листовую поверхность и высокое содержание сухого вещества.

6. Доминанты субальпийского высокотравья отличаются от других видов растений большим вкладом конкурентной (С) и меньшим вкладом рудеральной (R) стратегий, в то время как доминанты субальпийского болота по сравнению с другими видами этого сообщества имели больший вклад стресс-толерантной (S) и меньший вклад рудеральной (R) стратегий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акатов В.В. Структура и динамика растительности ацидотрофного озера на Западном Кавказе // Бюлл. МОИП, отд. Биологический. – 1991. – Т. 96. – Вып. 3. – С. 82–87.
2. Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Растительные сообщества суровых и благоприятных местообитаний: особенности организации, структура доминирования и её связь с видовым богатством // Журнал Общей Биологии. – 2019. – Т. 80. - № 2. – С. 145–160
3. Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Связь доминирования и выравненности с продуктивностью и видовым богатством в растительных сообществах разных моделей организации // Экология. – 2018б. - № 4. – С. 264–274.
4. Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Связь между степенью доминирования и видовым богатством в травяных сообществах с разной продуктивностью // Сибирский экологический журнал. – 2018а. – Т. 25. - № 4. – С. 397–410.
5. Аксенова А.А., Онипченко В.Г. О возможности фенологического расхождения растений альпийских сообществ: эксперименты с одновременным затенением гераниево-копеечникового луга // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол., 1998. – т. 103. – вып. 5. – с. 24 – 30.
6. Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. – М.: Наука, 1993. – 293 с.
7. Байрамашвили Е.И. Гумусовое состояние горно-луговой альпийской почвы под различными растительными ассоциациями // Биологические науки, 1986, № 2, с. 94-98.
8. Богатырев Л.Г., Телеснина В.М., Словарь терминов и показателей, используемых при изучении биологического круговорота. – М.: МАКС Пресс, 2010. – 184 с.

9. Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 188 с.
10. Буш Н.А., 1935. Ботанико-географический очерк Кавказа - Л.: Изд. Акад. наук СССР – 107 с.
11. Вальтер Г. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. т. 3. Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. - М.: Прогресс, 1975. - 430 с.
12. Варыбок С.Д., Онипченко В.Г., Елумеева Т.Г., Гулов Д.М. Функциональное разнообразие субальпийских пестрострочных лугов Северо-Западного Кавказа // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. – 2024. – Т. 74, № 4 – С. 330-337.
13. Владыченский А.С. Дифференциация почвенного покрова в альпийском поясе Западного Кавказа // Вестник МГУ. Серия 17. Почвоведение. – 1992. - №4. – С. 43-51.
14. Волков А.В. Зависимость свойств высокогорных почв от растительности и положения в рельефе // Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. Москва, 1999. Вып. 15: Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации. С. 14 - 40.
15. Воробьева Ф.М. Классификация высокогорной растительности Тебердинского заповедника // Флора и растительность заповедников РСФСР (Тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР). М., 1981. – с. 88 - 107.
16. Воробьева Ф.М. Растительность альпийского пояса Тебердинского заповедника // Тр. / Тебердинский гос. заповедник. Ставрополь, 1977, т. 9 с. 27 – 87
17. Воробьева Ф.М. Флора субнивального пояса Тебердинского заповедника // Тр.: / Тебердин. гос. заповедник. Ставрополь, 1977а. – т. 9. – с. 3 – 26.
18. Воробьева Ф.М., Кононов В.Н. Флора (сосудистые растения) // Тр.: / Тебердин. гос. заповедник. Ставрополь, 1991. – т.8. – с. 8 – 15.

19. Воробьева Ф.М., Онипченко В.Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список) // Флора и фауна заповедников, вып. 99. М., 2001. – 99 с.
20. Восканян В.Е., Зироян А.Н. Продуктивность и фитомасса основных сообществ южного макросклона горы Арагац // Проблемы ботаники. 1979. Т. 14. Вып. 1. С. 144–147
21. Геннадиев А.Н. Изучение почвообразования методом хронорядов (на примере почв Приэльбрусья) // Почвоведение – 1978 - №12. – с. 33–43.
22. Головацкая Е.А. Биологическая продуктивность олиготрофных и эвтрофных болот южнотаежной подзоны Западной Сибири // Journal of Siberian Federal University. Biology 1. 2009. N 2. С. 38–53.
23. Гришина Л.А. Биологический круговорот и его роль в почвообразовании – М.: Изд-во МГУ, 1974.– 128 с.
24. Гришина Л.А. Гумусообразование и гумусное состояние почв М.: Изд-во МГУ, 1986. – 244 с.
25. Гришина Л.А., Онипченко В.Г., Макаров М.И. и др. Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. - 88.
26. Гришина Л.А., Онипченко В.Г., Макаров М.И., Ванясин В.А. Изменчивость свойств горно-луговых альпийских почв северо-западного Кавказа в различных экологических условиях // Почвоведение, 1993. – № 3. – с. 5 – 12.
27. Гроссгейм А.А. Анализ флоры Кавказа [Текст]. - Баку: [б. и.], 1936. - 257 с.
28. Гроссгейм А.А. Растительный покров Кавказа. - М.: Изд. Моск. о-ва испытателей природы, отд. ботан-й, 1948. – 268 с.
29. Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. 1932. Том 3. Geraniaceae-Scrophulariaceae. 405 pp. (Труды Ботанического сада ССР Армении /

- Народный комиссариат земледелия ССР Армении. Научная серия № 2: 1–405)
30. Гроссгейм А.А., Ярошенко П.Д. Очерк растительности летних пастбищ Нухинского уезда. Баку: Изд-е Наркомзема, 1929. – сер. В. – т. 1. – 84 с.
31. Гулисашвили В.З. Природные зоны и естественно-исторические области Кавказа. - М.: “Наука”, 1964. – 327 с.
32. Гулисашвили В.З., Махатадзе Л.Б., Прилипко Л.И. Растительность Кавказа. М: “Наука”, 1975. – 235 с.
33. Гулов Д.М., Елумеева Т.Г., Федоров Н.И., Полошовец Т.В., Клиник Г.В., Логвиненко О.А., Джатдоева Т.М., Онопченко В.Г. Функциональные признаки листьев и экологические стратегии важны для формирования растительных сообществ субальпийских болот и высокотравья // Журнал общей биологии. 2024. Т. 85. № 2, с. 83-94.
34. Гулов Д.М., Онопченко В.Г., Мартыненко В.Б., Федоров Н.И., Логвиненко О.А., Узденов У.Б., Хубиева О.П. Состав надземной фитомассы субальпийского высокотравья в Тебердинском национальном парке // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2022. Т. 127. № 5. С. 46–53.
35. Гулов Д.М., Федоров Н.И., Логвиненко О.А., Онопченко В.Г. Состав надземной фитомассы субальпийских болот в Тебердинском национальном парке // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2023а. Т. 128. № 3. С. 27-37.
36. Дзыбов Д.С. Флора и растительность Карачаево-Черкесии. Ставрополь, 2013. 424 с.
37. Дудова К.В. 2019. Влияние функциональных признаков альпийских растений на состав и структуру фитоценозов: дис. канд. биол. наук – М.

38. Дудова К.В., Атабаллыев Г.Г., Ахметжанова А.А., Гулов Д.М., Дудов С.В., Елумеева Т.Г., Кипкеев А.М., Логвиненко О.А., Семенова Р.Б., Смирнов В.Э., Текеев Д.К., Салпагаров М.С., Онопченко В.Г. Опыт изучения функционального разнообразия альпийских сообществ на примере анализа высоты растений // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. №. 6. С. 439-450.
39. Дудова К.В., Атабаллыев Г.Г., Ахметжанова А.А., Гулов Д.М., Дудов С.В., Елумеева Т.Г., Клиник Г.В., Логвиненко О.А., Семенова Р.Б., Онопченко В.Г. Высота как функциональный признак альпийских растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2019. Т. 124. №. 1. С. 33-46.
40. Дудова К.В., Джатдоева Т.М., Дудов С.В., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Онопченко В.Г. Конкурентная стратегия растений субальпийского высокогорья Северо-Западного Кавказа // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология, 2019, том 74, № 3, С. 179-187.
41. Егоров А.В., Онопченко В.Г. Ревизия субнивальной флоры Тебердинского заповедника // Структурно-функциональная организация альпийских сообществ Тебердинского заповедника / Труды Тебердинского гос. биосферного заповедника, вып. 20. Отв.ред. В.Н.Павлов. М.: б.и., 2003, с. 54-59
42. Егоров А.В., Онопченко В.Г., Текеев Д.К. Экологические характеристики высокогорных растений Тебердинского заповедника. – Кисловодск: МИЛ, 2012. – 256 с.
43. Елумеева Т.Г., Макаров М.И., Кадулин М.С., Замалетдинова К.Н., Малышева Т.И., Гулов Д.М., Ахметжанова А.А., Чепурнова М.А., Онопченко В.Г. Содержание органического вещества и скорость разложения стандартного материала в почвах высокогорных фитоценозов тебердинского национального парка // ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2023, № 12, с. 1628–1643

44. Захаров С.А. К характеристике высокогорных почв Кавказа // Изв. Константиновского межевого института. М., 1914. – т. 5. – 368 с.
45. Захаров С.А. Почвы горных районов СССР // Почвоведение, 1937. – № 6. – с. 810 – 848.
46. Зонн С.В. Горно – лесные почвы Северо-Западного Кавказа – М. – Л.: Изд-во АН СССР. 1950. – 320 с.
47. Керэфов К.Н., Фиапшев Б.Х. Природные зоны и пояса Кабардино-Балкарской АССР. Нальчик: Б. и., 1977. 71 с
48. Кимеридзе К.Р. К изучению одного из типов альпийских осоковых болот на Большом Кавказе / Сообщения АН ГССР. Тбилиси, 1963. Т. 30. N 3. С. 311–318 (на груз.)
49. Колаковский А.А. Растительный мир Колхиды. М., 1961. 582 с.
50. Кононов В.Н. Растительность Тебердинского заповедника // Тр. / Тебердинский гос. заповедник. Ставрополь, 1957. – т. 1. – с. 85 – 112.
51. Кузнецов Н. И. О ботанико-географических исследованиях Кавказа, совершенных по поручению Императорского Русского Географического Общества // Изв. Имп. рус. геогр. об-ва. — 1902. — Т. XXXVIII, вып. II. — С. 206—227. (с картой Кавказского края с нанесением ботанических маршрутов экскурсий, совершенных по поручению И. Р. Г. Общ. проф. Н. И. Кузнецовым и его помощниками Н. А. Бушем и А. В. Фоминым в гг. 1888—1900)
52. Магакьян А.К., Мириманова Л.С. Фрагменты субальпийского высокотравья в Ахтинском районе Армянской ССР // Тр. Ереванского зооветеринарного института. 1951. Вып. 13. С. 197–206.
53. Маилов А.И. Биологический круговорот органической массы, азота и зольных элементов на горных после лесных лугах Талыша Азербайджанской ССР // Проблемы ботаники. 1979. Т. 14. Вып. 1. С. 151–156.
54. Макаров М.И. Изучение фосфорсодержащих компонентов гумусовых соединений почвы методом ^{31}P ядерного магнитного

- резонанса // Докучаевское наследие в науке и практике (материалы региональной научно-практической конференции к 150-летию В.В.Докучаева). Смоленск. 1996. С. 87-88.
- 55.Макаров М.И. Формы соединений фосфора в гуминовых кислотах и фульвокислотах некоторых типов почв // Вестн. Моск. ун-та, сер.17. Почвоведение. 1996. №2. С. 27-35.
- 56.Макаров М.И. Элементы баланса веществ в условиях альпийской лишайниковой пустоши Северного Кавказа // Вестник Моск. ун-та, сер. 17. Почвоведение, 1983. – № 3. – с. 55 – 58.
- 57.Макаров М.И., Онипченко В.Г., Малышева Т.И., Булатникова И.В., Вертелина О.С. Биологический круговорот и роль растений в формировании свойств почв альпийских экосистем Северо-Западного Кавказа // Вестник Моск. ун-та, Сер 17 Почвоведение, 1999, N 3, с. 29-37
- 58.Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах [Н.И. Базилевич, А.А. Титлянова, В.В. Смирнов и др.; Науч. ред. А.А. Роде] М.: Мысль, 1978.- 183 с.
- 59.Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепции науки о растительности. Учебное пособие. Изд. Уфа: АН РБ, Гелем 2012. – 488 с. – ISBN 978-5-7501-1350-7
- 60.Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 1998. Наука о растительности. Уфа: Гилем. 413 с.
- 61.Михалев С.С. Основы болотоведения. М., 2005. 258 с.
- 62.Наринян С.Г. Альпийские ковры Кавказа как особый тип растительного покрова (вопросы их генезиса и классификации) // Тр./ Ботан.ин-т АН АрмССР. Ереван, 1962, т. 13, с.5-27.
- 63.Наринян, С. Г. Альпийские ковры Армении [Текст]: Автореферат дис. на соискание ученой степени доктора биологических наук / АН Арм. ССР. Отд-ние биол. наук. - Ереван: [б. и.], 1967. - 71 с.

64. Нефедьева Е.А., Яшина А.В. Роль снежного покрова в дифференциации ландшафтной сферы // Отв. ред. Г. Д. Рихтер, В. С. Преображенский; АН СССР, Ин-т географии. - Москва: Наука, 1985. - 143 с.
65. Огуреева Г.Н. (ред.) Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных стран. Пояснительный текст и легенда карты. М.: ЭКОР Москва, 1999. – 64 с.
66. Одум Ю. Экология. Т. 1-2. М.: Мир, 1986. 328 с., 376 с.
67. Онипченко В. Г., Гулов Д. М., Ишбирдин А.Р., Макаров М. И., Ахметжанова А. А., Логвиненко О. А., Хубиева О. П., Текеев Д. К., Елумеева Т. Г. Анализ особенностей продукции тонких корней в высокогорных сообществах методом вращающегося с использованием чайных ситечек // Сибирский экологический журнал. 2021. Т. 5. С. 569–579.
68. Онипченко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ Северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. № 6. С. 52–62.
69. Онипченко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. N 6. С. 52–62
70. Онипченко В.Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. Учебное пособие. Изд. 2-е, стер. Москва: Красанд 2014. – 576 с.
71. Онипченко В.Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. – М.: Красанд, 2013. – 576 р.
72. Онипченко В.Г., Варыбок С.Д., Ахметжанова А.А. Что такое субальпийский пояс на Кавказе? // Доклады АМАН, 2024. - Т. 24. – № 2. – с. 85-94.
73. Онипченко В.Г., Вертелина О.С., Макаров М.И. Пространственная гетерогенность высокогорных фитоценозов и свойств почвы // Почвоведение, 1998. – № 6. – с. 689 – 695.

- 74.Онипченко В.Г., Дудова К.В., Ахметжанова А.А., Хомутовский М. И., Джатдоева Т.М., Текеев Д.К., Елумеева Т.Г. Какие стратегии растений способствуют их доминированию в альпийских сообществах? // Журнал Общей Биологии, 2020. т. 81. № 1. С. 37–46.
- 75.Онипченко В.Г., Дудова К.В., Гулов Д.М., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Елумеева Т.Г. Функциональные признаки листьев растений важны для формирования состава альпийских растительных сообществ // Журнал Общей Биологии, 2022. Т. 83. № 2. С. 127–137.
- 76.Онипченко В.Г., Зернов А.С. Сосудистые растения Тебердинского национального парка / Флора и фауна заповедников. Вып. 99Б. М. 2022. – 177 с.
- 77.Онипченко В.Г., Казанцева Е.С., Елумеева Т.Г., Захарова Е.А., Петрова С.Е., Ахметжанова А.А., Царегородцева А.А., Текеев Д.К. Абиотические факторы сильнее влияют на функциональные признаки, чем биотические: эксперименты с пересадками в высокогорьях // Журнал Общей Биологии, 2020. Т. 81. № 5. С. 352–261.
- 78.Онипченко В.Г., Павлов В.Н. Флористическая насыщенность альпийских сообществ зависит от занимаемой ими площади // Доклады Академии наук. 2009. Т. 427. N 5. С. 710–712.
- 79.Онищенко В.В., Шилова О.А. Динамика некоторых климатических характеристик в условиях высокогорья // Экологические исследования на Северо-Западном Кавказе. – М.: МЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1985. С. 141–152.
- 80.Павлова И.В., Онипченко В.Г. Динамика альпийской растительности Северо-Западного Кавказа в голоцене // Историческая экология диких и домашних копытных. История пастбищных экосистем. М., 1992. С. 109–129.
- 81.Панютин П.С. Высокотравье Западного Кавказа // Изв. Гос. геогр. об-ва. 1939. Т. 71. № 9. С. 1339–1351.

82. Полевая геоботаника. Т.3. Лавренко Е.М., Корчагин А.А. (ред.). – М.-Л.: Наука, 1964. – 531 с.
83. Полошеев Т.В., Онипченко В.Г., Сандалова Е.В., Джатдоева Т.М., Елумеева Т.Г. Функциональные признаки листьев и стратегии растений субальпийских ветвистых лугов северо-западного Кавказа // Вестник Московского Университета. Серия 16. Биология / Lomonosov Biology Journal. 2024 т. 79. № 1. С. 21–27.
84. Прасолов Л.И. Генезис, география и картография почв. – М.: Наука. 1978. – 263 с.
85. Работнов Т.А. Луговоеведение. М., 1974. 384 с.
86. Работнов Т.А., 1985. О типах стратегии растений // Экология. № 3. С. 3–12.
87. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно–геоботаническое изучение земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
88. Раменский Л.Г., 1935. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. № 4. С. 25–40.
89. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979.- 424 с.
90. Самбыла Ч.Н. 2018. Фитомасса высокогорных растительных сообществ Алтае-Саянской горной области, дис. доктор биол. наук - Кызыл. - Режим доступа: http://www.csbg.nsc.ru/uploads/avtoref/2018/Самбыла_Ч_Н_Автореферат.pdf
91. Серебряков А.К. Почвы тебердинского государственного заповедника // Тр. / Тебердин. гос. заповедник, вып. 1. Ставрополь, 1957. – с. 51 – 84.
92. Смирнов В.Э. Функциональная классификация растений методами многомерной статистики // Математическая биология и биоинформатика. 2007. Т. 2, №1, С. 1-17.
93. Справочник по климату СССР, 1990. Вып. 13. – Л.: Гидрометеиздат – 278 с.

94. Станюкович К. В. Растительность гор СССР: (Ботанико-географический очерк) / Отв. ред. акад. А. Н. Максумов; АН ТаджССР. Совет по изучению производительных сил. — Душанбе: Дониш, 1973. — 411 с.
95. Тиунов Н.А., Гнездилов В.М., Онипченко В.Г. Насекомые-фитофаги в альпийских фитоценозах: оценка пищевых предпочтений и роли в сообществах // Комплексные исследования альпийских экосистем Тебердинского заповедника / Под ред. В.Н. Павлова, В.Г. Онипченко и Т.Г. Елумеевой (Тр. / Тебердин. гос. биосферн. заповедник; вып.21). М.: б.и., 2004. — с. 156 – 159
96. Тумаджанов И.И. Горно-луговые ландшафты Тебердинского заповедника // Тр./ Тбилис. бот. ин-т. Тбилиси, 1953, т. 15, с. 251-284.
97. Тумаджанов И.И. Опыт дробного геоботанического районирования северного склона Большого Кавказа (на примере Карачая). Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1963. 242 с.
98. Тушинский Г.К. Геоморфологический очерк Тебердинского государственного заповедника // Тр./ Тебердинский гос. заповедник. Ставрополь, 1957, т. 1, с. 3-49.
99. Тюремнов С.Н. Торфяные месторождения. М., 1976. 488 с.
100. Фиापшев Б. Х. Высокогорные почвы центральной части Северного Кавказа (Кабардино-Балкария и сопредельные территории) // Главное управление высших учебных заведений, Кабардино-Балкарская государственная сельскохозяйственная академия. - Нальчик: КБГСХА, 1996. - 135 с.
101. Фиапшев Б.Х. Высокогорные почвы Центральной части Северного Кавказа (Кабардино-Балкария и сопредельные территории). Нальчик: Изд-во Кабардино-Балкарской гос. сельскохозяйств. академии, 1996. - 137с.
102. Фридланд В.М. Проблемы географии, генезиса и классификации почв. — М.: Наука, 1986. — 243 с

103. Шальнев В.А., Серебряков А.К., Чикалин А.Н. Горно-луговые почвы хребта Малая Хатипара // Тр./ Тебердинский гос. заповедник. Ставрополь, 1977, т. 9, с.88-104.
104. Шифферс Е.В. О некоторых разногласиях в типологических схемах и трактовке поясов растительности высокогорий Кавказа // Проблемы ботаники. М. – Л., 1960. – и т. 5. – с. 127 – 134.
105. Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.-Л.: Изд. Акад.наук СССР, 1953. 368 – 399 с.
106. Щербакова Е.М. Древнее оледенение Большого Кавказа. М.: изд-во Моск. Ун-те, 1973. – 272 с.
107. Юрцев Б.А., Кучеров И.Б. Анализ микропоясного ряда тундровых сообществ северного горного склона (запад Чукотского нагорья) // Ботан. журн. 1993. Т.78, № 3. С.11-32.
108. Ambrose A.R., Sillett S.C., Dawson T.E. Effects of tree height on branch hydraulics, leaf structure and gas exchange in California redwoods // Plant Cell Environ, 2009. V. 32. № 7. P. 743–757.
109. Armillas C.A., Borer E.T., Seabloom E.W., Alberti J., Baez S., Bakker J.D., Boughton E.H., Buckley Y.M., Bugalho M.N., Donohue I., Dwyer J., Firm J., Gridzak R., Hagenah N., Hautier Y., Helm A., Jentsch A., Knops J.M.H., Komatsu K.J., Laanisto L., Laungani R., McCulley R., Moore J.L., Morgan J.W., Peri P.L., Power S.A., Price J., Sankaran M., Schamp B., Speziale K., Standish R., Virtanen R., Cadotte M.W. Opposing community assembly patterns for dominant and nondominant plant species in herbaceous ecosystems globally // Ecology and Evolution, 2021, v. 11, N 24, p. 17744-17761
110. Asefa M., Worthy S.J., Cao M., Song X., Lozano Y., Yang J. Above- and below-ground plant traits are not consistent in response to drought and competition treatments // Annals of Botany, 2022, V. 130, N 7, p. 939-950.

111. Asner G.P., Martin R.E., Anderson C.B., Kryston K., Vaughn N., Knapp D., Yadvinder M. Scale dependence of canopy trait distributions along a tropical forest elevation gradient // *New Phytologist*, 2017. V. 214. №3. P. 973–988.
112. Bello F., Lavorel S., Lavergne S., Albert C.H., Boulangeat I. et al. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: A case study in the French Alps // *Ecography*, 2012. V. 36. № 3. P. 393–402.
113. Bennett E.M. *Research Frontiers in Ecosystem Service Science // Ecosystems*, 2017. V. 20 P. 31–37. DOI: 10.1007/s10021-016-0049-0
114. Bernhardt-Romermann M., Romermann C., Sperlich S., Schmidt W. Explaining grassland biomass – the contribution of climate, species and functional diversity depends on fertilization and mowing frequency // *Journal of Applied Ecology*, 2011, V. 48, N. 5a P. 1088–1097
115. Boucher F.C., Verboom G.A., Musker S., Ellis A.G. Plant size: A key determinant of diversification // *New Phytol*, 2017. V. 216. № 1. P. 24–31.
116. Bowman W.D., Fisk M.C. Primary production / Structure and function of an alpine ecosystem: Niwot Ridge, Colorado (ed. W.D. Bowman, T.R. Seastedt). Oxford, 2001. P. 177–197
117. Bucher S.F., Auerswald K., Grün-Wenzel C., Higgins S.I., Römermann C. Abiotic site conditions affect photosynthesis rates by changing leaf functional traits // *Basic and Applied Ecology*, 2021. V. 57. P. 54–64.
118. Caccianiga M., Luzzaro A., Pierce S., Ceriani R.M., Cerabolini B. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification // *Oikos*, 2006, V. 112. № 1. P. 10–20.
119. Callaghan T.V., Biorn L.O., Chernov Y., Chapin T., Christensen T.R., Huntley B., Ims R.A., Johansson M., Jolly D., Jonasson S., Matveyeva N., Panikov N., Oechel W., Shaver G. Effects on the function

- of arctic ecosystems in the short- and long-term perspectives // *Ambio*, 2004. V.33 n. 7 p. 448-458.
120. Campioli M., Michelsen A., Demey A., Vermeulen A., Samson R., Lemeur R. Net primary production and carbon stocks for subarctic mesic-dry tundras with contrasting microtopography, altitude, and dominant species // *Ecosystems*, 2009 v.12 n. 5 p. 760-776
121. Cardinale B.J., Srivastava D.S., Duffy J.E., Wright J.P., Downing A.L., Sankaran M., Jouseau C. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems // *Nature*, 2006, V. 443, p. 989-992.
122. Cardinale, B.J., Wrigh, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., Loreau, M. & Weis, J.J. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007. V. 104, P. 18123–18128.
123. Carlson B.Z., Choler P., Renaud J., Dedieu J.P., Thuiller W. Modelling snow cover duration improves predictions of functional and taxonomic diversity for alpine plant communities // *Ann. Bot*, 2015, V. 116. № 6. P. 1023–1034.
124. Chai X., Shi P., Song M., Zong N., He Y., Li Y., Zhang X., Liu Y. The relative controls of temperature and soil moisture on the start of carbon flux phenology and net ecosystem production in two alpine meadows on the Qinghai-Tibetan Plateau. // *Journal of Plant Ecology*, 2020. V. 13 N. 2 P. 247–255.
125. Chalmandrier L. A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns // *Journal of Vegetation Science*, 2014. V. 24. № 5. P. 853–864.
126. Chalmandrier L., Münkemüller T., Lavergne S. et al. Effects of species' similarity and dominance on the functional and phylogenetic structure of a plant metacommunity // *Ecology*, 2015. V. 96. № 1. P. 143–153

127. Chapin F.S., Bret-Harte M.S., Hobbie S.E., Zhong H. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change // *Journal of Vegetation Science*, 1996. V. 7. № 3. P. 347–358.
128. Cheng Z., Zhao J., Sun J., Wu G.-L. Determining the role of richness and evenness in alpine grassland productivity across climatic and edaphic gradients // *Oecologia*, 2022. V. 200 N. 3-4 P. 491–502
129. Chi Y., Xu Z., Zhou L., Yang Q., Zheng S., Li S.-p. Differential roles of species richness versus species asynchrony in regulating community stability along a precipitation gradient // *Ecology and evolution*, 2019. V. 9 N.24. P. 14244–14252
130. Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D. E., Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide // *Australian Journal of Botany*, 2003. V. 51. № 4. P. 335–380.
131. Cornwell W.K., Ackerly D.D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California // *Ecological Monographs*, 2009, v. 79, N 1, p. 109-126
132. Dagg J., Lafleur P. Vegetation Community, Foliar Nitrogen, and Temperature Effects on Tundra CO₂ Exchange across a Soil Moisture Gradient // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2011. V. 43 N. 2 P. 189-197.
133. Dai L, Guo X, Ke X, Lan Y, Zhang F, Li Y, Lin L, Li Q, Cao G, Fan B, Qian D, Zhou H, Du Y. Biomass allocation and productivity-richness relationship across four grassland types at the Qinghai Plateau // *Ecology and evolution*, 2019. V. 10. № 1. P. 506–516.
134. Dai L., Ke X., Guo X., Du Y Zhang F., Li Y., Li Q., Lin L., Peng C., Shu K., Cao G. Responses of biomass allocation across two vegetation types to climate fluctuations in the northern Qinghai–Tibet Plateau // *Ecology and evolution*, 2019. V. 9. N 10 P. 6105–6115

135. de Bello F., Lavorel S., Lavergne S., Albert C.H., Boulangeat I. et al., Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: A case study in the French Alps // *Ecography*. 2012. V. 36. № 3. P. 393–402
136. Dorado F., Diéguez-Aranda U., Barrio Anta M., Sánchez Rodríguez M., Gadow K., von, A generalized heightdiameter model including random components for radiata pine plantations in northwestern Spain // *For. Ecol. Manag.*, 2006. V. 229. № 1–3. P. 202–213.
137. Douma J.C., Aerts R., Witte J.P.M., Bekker R.M., Kunzmann D., Metselaar K., van Bodegom P.M. A combination of functionally different plant traits provides a means to quantitatively predict a broad range of species assemblages in NW Europe // *Ecography*, 2012, V. 35, N 4, p. 364-373
138. Ehrenfeld J.G. Ecosystem consequences of biological invasions // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2010, V. 41, p. 59-80.
139. Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Rovnaia E.N., Wu Y., Werger M.J.A. Alpine plant communities of the Tibet and Caucasus: in quest of functional convergence // *Botanica Pacifica*. 2015. Vol. 4. N 1. P. 7–16.
140. Fargione J, Brown C, Tilman D. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2003. V. 101 N. 89 P. 16–20
141. Faucon M.P., Houben D., Lambers H. Plant functional traits: Soil and ecosystem services // *Trends Plant Sci*. 2017. V. 22. № 5. P. 385–394.
142. Flynn D.F.B., Gogol-Prokurat M., Nogeire T. et al. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa // *Ecol. Lett.* 2009. V. 12. № 1. P. 22–33.
143. Fontana V., Kohler M., Niedrist G., Bahn M., Tappeiner U., Frenck G. Decomposing the land-use specific response of plant functional traits

- along environmental gradients // *Sci. Total Environ.* 2017. V. 599. P. 750–759.
144. Funk J.L., Larson J.E., Ames G.M., Butterfield B.J., Cavender-Bares J. et al., Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes // *Biol. Rev.* 2017. V. 92. № 2. P. 1156–1173.
145. Garnier E., Cortez J., Billès G., Navas M.L., Roumet C., Debussche M., Toussaint, J.P., Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession // *Ecology*, 2004. V. 85. № 9. P. 2630–2637.
146. Garnier E., Navas M., Grigulis K. *Plant Functional Diversity*. – Oxford: Oxford University Press, 2016. – 231 p.
147. Garnier E., Navas M.L., Grigulis K. *Plant functional diversity*. Oxford: Oxford UP; 2016. 249 pp.
148. Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K. Plant traits and ecosystem properties // *Plant functional diversity*. – Oxford: Oxford UP, 2016, p. 119-153
149. Garnier E., Shipley B., Roumet C., Laurent G. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content // *Functional Ecology*, 2001. V. 15. № 5. P. 688–695.
150. Gerhold, P., Price, J.N., Pussa, K., Kalamees, R., Aher, K., Kaasik, A. Partel, M. Functional and phylogenetic community assembly linked to changes in species diversity in a long-term resource manipulation experiment // *Journal of Vegetation Science*, 2013 V. 24 N. 5d. P. 843–852
151. Gitay H., Noble I.R. *Middle East and arid Asia // The Regional Impacts of Climate Change: An Assessment of Vulnerability*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1998. P. 231–252.
152. Givnish T. J., Vermeij G. J. Sizes and shapes of liane leaves // *The American Naturalist*, 1976. V. 110. № 975. P. 743–778.

153. Grime J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // *American Naturalist*, 1977. V. 111. № 982. p. 1169-1194/
154. Grime J.P. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. – Chichester: J.Wiley and Sons. 1979. – 268 p.
155. Grime J.P. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. – Chichester: J. Wiley and Sons, 2001. – 176 p.
156. Grime J.P. Vegetation classification by reference to strategies // *Nature*. 1974. V. 250. P. 26-31.
157. Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. *Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species*. L.: Unwin Hyman, 1988. – 742 p.
158. Grime J.P., Pierce S. *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. – Chichester: Wiley and Sons, 2012. – 240 p.
159. He M., Xin C., Baskin C.C., Li J., Zhao Y., An H., Sheng X., Zhao L., Zhao Y., Ma M. Different response of transient and persistent seed bank of alpine wetland to grazing disturbance on the Tibetan Plateau // *Plant and Soil*. 2021. Vol. 459. N 1–2. P. 93–107
160. Hodgson J.G., Montserrat-Marti G., Charles M., Jones G., Wilson P., Shipley B., Royo Pla F. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? // *Annals of Botany*, 2011. V. 108. № 7. P. 1337–1345.
161. Hudson J. M. G., Henry G. H. R. Increased plant biomass in a High Arctic heath community from 1981 to 2008 // *Ecology*, 2009, V. 90 N. 10 P. 2657–2663
162. Hulshof C.M., Violle C., Spasojevic M.J., McGill B., Damschen E., Harrison S., Enquist B.J. Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude // *Journal of Vegetation Science*, 2013, V. 24, N 5, p. 921-931.

163. Illa E., Ninot J.M., Anadon-Rosell A., Oliva F. The role of abiotic and biotic factors in functional structure and processes of alpine subshrub communities // *Folia Geobotanica*, 2017, V. 52, N 2, p. 199-215, k/k 2017-27.
164. Jardine E.C., Thomas G.H., Forrestel E.J., Lehmann C.E.R., Osborne C.P. The global distribution of grass functional traits within grassy biomes // *Journal of Biogeography*, 2020. V. 47. № 3. P. 553–565.
165. Kattenborn T., Fassnacht F.E., Pierce S., Lopatin J., Grime J.P., Schmidtlein S. Linking plant strategies and plant traits derived by radiative transfer modeling // *Journal of Vegetation Science*, 2017, V. 28. № 4. P. 717–727.
166. Kattge J, Bonisch G, Diaz S, et al. TRY plant trait database - enhanced coverage and open access // *Global Change Biology*, 2020, V. 26, N 1, p. 119-188.
167. Kattge J., Díaz S., Lavorel S., Prentice I. C., Leadley P., Bönisch G., Wirth C. TRY – a global database of plant traits // *Global Change Biology*, 2011. V. 17. № 9. P. 2905–2935.
168. Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kattge, J., & Garnier, E. (2014). Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science*, 25(1), 235–247. doi:10.1111/jvs.12066
169. Kerkhoff, A. J., & Enquist, B. J. Ecosystem allometry: the scaling of nutrient stocks and primary productivity across plant communities // *Ecology Letters*, 2006. V. 9, P. 419–427
170. Kichenin E., Wardle D.A., Peltzer D.A., Morse C.W., Freschet G.T. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradients // *Functional Ecology*, 2013. V. 27. № 5. P. 1254–1261
171. Kichenin E., Wardle D.A., Peltzer D.A., Morse C.W., Freschet G.T. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on

- community-level trait measures along an environmental gradients // *Functional Ecology*, 2013, V. 27, N 5, p. 1254-1261.
172. Kikvidze Z., Pugnaire F.F., Brooker R.W.R., Choler P., Lortie C.J. et al. Linking patterns and processes in alpine plant communities: A global study // *Ecology*, 2005. V. 86. № 6. P. 1395–1400.
173. Kleyer M., Bekker R.M., Knevel I.C. The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest European flora // *J. Ecol.* 2008. V. 96. № 6. P. 1266–1274.
174. Knops JMH, Tilman D, Haddad NM, Naeem S, Charles E, et al. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecol. Lett.* 1999. V. 2 N. 2 P. 86–93
175. Koch O., Tscherko D., Kupperts M., Kandeler E. Interannual ecosystem CO₂ dynamics in the alpine zone of the Eastern Alps, Austria // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2008. V. 40 n. 3 p. 487-496
176. Komac B., Pladevall C., Domènech M., Fanlo R. Functional diversity and grazing intensity in sub-alpine and alpine grasslands in Andorra // *Appl. Veg. Sci.* 2015 V. 18. № 1. P. 75–85
177. Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* // Springer, Berlin, 2003. V. 53. № 2. 345–349 p.
178. Körner C., *Alpine plants: stressed or adapted?* // *Physiological plant ecology*. Press M.C., Scholes J.D., Barker M.G. (eds.). Oxford: Blackwell Science, 1999, p. 297-311.
179. Kraft N.J.B., Ackerly D.D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian Forest // *Ecol. Monogr.* 2010. V. 80. № 3. P. 401–422.
180. Küttim M., Küttim L., Ilometz M., Laine A.M. Controls of Sphagnum growth and the role of winter // *Ecological Research*. 2020. Vol. 35. N 1. P. 219–234.

181. Laughlin D., Strahan R., Adler P., Moore M. Survival rates indicate that correlations between community-weighted mean traits and environments can be unreliable estimates of the adaptive value of traits // *Ecology Letters*, 2018. V. 21. №3. P. 411–421.
182. Lavergne S., Garnier E., Debussche M. Do rock endemic and widespread plant species differ under the Leaf-Height-Seed plant ecology strategy scheme? // *Ecol. Lett.* 2003. V. 6. № 5. P. 398–404.
183. Lavorel S., Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail // *Funct. Ecol.* 2002. V. 16. № 5. P. 545–556.
184. Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J., Forbes T.D.A. Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance // *Trends in Ecology and Evolution*, 1997. V. 12. № 12. P. 474– 478.
185. Lebrija-trejos E., Pérez-garcía E.A., Meave J.A., Bongers F., Poorter L. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system // *Ecology*, 2010. V. 91. № 2. P. 386–398.
186. Leps, J., de Bello, F., Smilauer, P. & Dolezal, J. (2011) Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34, 856–863
187. Li Y., Reich P.B., Schmid B., Shrestha N., Feng X., Lyu T., Wang Z. Leaf size of woody dicots predicts ecosystem primary productivity // *Ecology Letters*, 2020. V. 23. № 6. P. 1003–1013.
188. Lin D., Xia J., Wan S. Climate warming and biomass accumulation of terrestrial plants: a meta-analysis // *New Phytologist*, 2010, V. 188, №1, P. 187–198
189. Listl D., Reisch C. Spatial genetic structure of the sedge *Carex nigra* reflects hydrological conditions in an alpine fen // *Arctic, antarctic, and alpine research*. 2012. Vol. 44. N 3. P. 350–358.

190. Liu J., Liu D., Xu K., Gao L.-m., Ge X.-j., Burgess K.S., Cadotte M.W. Biodiversity explains maximum variation in productivity under experimental warming, nitrogen addition, and grazing in mountain grasslands // *Ecology and evolution*, 2018. V. 8 N. 20 P. 10094–10112.
191. Liu J., Zhang X., Song F., Zhou Z., Cadotte M.W., Bradshaw C.J.A. Explaining maximum variation in productivity requires phylogenetic diversity and single functional traits // *Ecology*, 2015. V. 96 N. 1, pp. 176–183
192. Liu L., Greaver T.L. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment // *Ecology Letters*, 2010, V. 13, N 7, p. 819-828, k/k 2010-97.
193. Liu L., Gudmundsson L., Hauser M., Qin D., Li S., Seneviratne S.I. Soil moisture dominates dryness stress on ecosystem production globally // *nature communications*, 2020, V. 11, N. 1, P.4892
194. Ma M., Walck J.L., Ma Z., Wang L., Du G. Grazing disturbance increases transient but decreases persistent soil seed bank // *Ecological Applications*. 2018. Vol. 28. N 4. P. 1020–1031.
195. Maron J.L., Marler M., Klironomos J.N., Cleveland C.C. Soil fungal pathogens and the relationship between plant diversity and productivity // *Ecology Letters*, 2011, v. 14, №1, p. 36–41
196. Masing V., Botch M., Laanelaid A. Mires of the former Soviet Union // *Wetlands Ecology and Management*. 2010. Vol. 18. P. 397–433, k/k 2010–149.
197. Mason N.W.H., Mouillot D., Lee J.B., Wilson W.G. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity // *Oikos*, 2005. V. 111. № 1. P. 112–118.
198. May RM. 1974. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Monogr. Popul. Biol. 6. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press. 1st ed., 2nd printing

199. McGill B. J., Enquist B. J., Weiher E., Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits // *Trends in Ecology and Evolution*, 2006. V. 21. № 4. P. 178–185.
200. McIntyre S., Lavorel S., Tremont R.M. Plant life-history attributes: Their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation // *J. Ecol.* 1995. V. 83. № 1. P. 31–44.
201. Michl T., Dengler J., Huck S. Montane-subalpine tall-herb vegetation (Mulgedio-Aconitetea) in central Europe: Large-scale synthesis and comparison with northern Europe // *Phytocoenologia*. 2010. Vol. 40. N 2–3. P. 117–154.
202. Migliavacca M. Trasformazioni del lavoro e nuovi diritti. Alcune riflessioni sul concetto di cittadinanza // *Studi di sociologia*. 2007. V. 45. № 2. P. 157–176.
203. Millar D.J., Cooper D.J., Dwire K.A., Hubbard R.M., von Fischer J. Mountain peatlands range from CO₂ sink at high elevations to sources at low elevations: implications for changing climate // *Ecosystems*. 2017. Vol. 20. N 2. P. 416–432.
204. Moles A., Warton D., Warman L. et al. Global patterns in plant height. *J. Ecol.* 2009; v.97 N.5. P. 923–932.
205. Moles A.T. Being John Harper: Using evolutionary ideas to improve understanding of global patterns in plant traits // *J. Ecol.* 2018. V. 106. №1. P. 1-18.
206. Moore T.R., Bubier J.L., Frolking S.E., Lafl eur P.M., Roulet N.T. Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog // *J. Ecol.* 2002. Vol. 90. N 1. P. 25–36
207. Mu C., Li L., Zhang F., Li Y., Xiao X., Zhao QW., Zhang T. Impacts of permafrost on above- and belowground biomass on the northern Qinghai-Tibetan Plateau // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2018. V. 50 N. 1 P. e1447192 (8 pages)

208. Müller K, Wickham H., 2023.tibble: Simple Data Frames. R package version 3.2.1, <<https://CRAN.R-project.org/package=tibble>>.
209. Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B., Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities // Nature, 2000, V. 403, p. 853-858
210. Niinemets Ü., Portsmouth A., Tena D., Tobias M., Matesanz S., Valladares F. Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy // Annals of Botany, 2007. V. 100. № 2. P. 283–303. № 1. P. 109–120.
211. O'Brien M.J., Engelbrecht B.M.J., Joswig J. A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones // J. Appl. Ecol. 2017. V. 54. № 6. P. 1669–1686.
212. Onipchenko V.G. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hoch Schule, Stiftung Rübel, in Zürich. – 2002. – Heft 130.
213. Onipchenko V.G. The structure and dynamics of alpine plant communities in the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus // Oecologia Montana. 1994. V. 3. № 1. P. 40–50.
214. Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., Gerasimova M.A., Volkova E.V., Cornelissen J.H.C. Experimental comparison of competition and facilitation in alpine communities varying in productivity // J. Veg. Sci. 2009. V. 20. № 4. P. 718– 727.
215. Onipchenko V.G., Rozhin A.O., Smirnov V.E., Akhmetzhanova A.A., Elumeeva T.G., Khubieva O.P., Dudova K.V., Soudzilovskaia N.A., Cornelissen J.H.C. Do patterns of intra-specific variability and community weighted-means of leaf traits correspond? An example from alpine plants // Botanica Pacifica, 2020. V. 9. № 1. P. 53–61.

216. Onipchenko V.G., Semenova G.V. Comparative analysis of the floristic richness of alpine communities in the Caucasus and the Central Alps // *Journal of Vegetation Science*. 1995. Vol. 6. N 2. P. 299–30
217. Onoda Y., Wright I.J., Evans J.R., Hikosaka K., Kitajima K., Niinemets U., Poorter H., Tosens T., Westoby M. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economic spectrum // *New Phytologist*, 2017. V. 214. № 4. P. 1447-1463.
218. Osada N. Height-dependent changes in shoot structure and tree allometry in relation to maximum height in four deciduous tree species // *Funct. Ecol.* 2011. V. 25. № 4. P. 777–786.
219. Pakeman R.J. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly // *J. Ecol.* 2011. V. 99. № 5. P. 1143–1151.
220. Pavlov V.N. Plant geographical description of the area // *Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus* (ed. Onipchenko V.G.). Dordrecht e.a.: Kluwer Academic Publishers, 2004, p.25-54
221. Pavlov V.N. Plant geographical description of the area // In: *Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus* (ed. Onipchenko V.G.). Dordrecht, 2004. P. 25–54
222. Pavoine S., Vela E., Gachet S., Bélair G., de, Bonsall M.B. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: A novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly // *J. Ecol.* 2011 V. 99. № 1. P. 165–175
223. Peng A., Klanderud K., Wang G., Zhang L., Xiao Y., Yang Y. Plant communities responses to warming modified by soil moisture in the Tibetan Plateau // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2020. Vol. 52. N 1. P. 60–69 (DOI: 10.1080/15230430.2020.1712875).
224. Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., Cornelissen J.H.C. New handbook for standardized

- measurement of plant functional traits worldwide // *Australian Journal of Botany*, 2013. V. 61. № 3. P. 167–234.
225. Petchey O.L., Gaston K.J. Functional diversity (FD), species richness and community composition // *Ecol. Lett.* 2002. V. 5. № 3. P. 402–411.
226. Pierce S., Brusa G., Vagge I., Cerabolini B.E. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants // *Funct. Ecol.* 2013. Vol. 27. №. 4. P. 1002–1010.
227. Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B., Kattge J., Díaz S., Kleyer M., Tampucci D. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide // *Functional Ecology*, 2017. V. 31. № 2. P. 444–457.
228. Poorter H., Niinemets Ü., Walter A., Fiorani F., Schurr U. A method to construct dose-response curves for a wide range of environmental factors and plant traits by means of a meta-analysis of phenotypic data // *Journal of Experimental Botany*, 2010. V. 61. № 8. P. 2043–2055.
229. Poschlod P., Kleyer M., Jackel A.K., Dannemann A., Tackenberg O. BIOPOP — A database of plant traits and internet application for nature conservation // *Folia Geobotanica*, 2003. V. 38. № 3. P. 263–271
230. R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
231. Rada F., Sarmiento L., Garcia-Varela S. Plant functional traits along an old-field succession in the high tropical Andes // *Acta Oecologica*, 2021. V. 111. P. 103738.
232. Reich P.B., Wright I.J., Cavender-Bares J., Craine J.M., Oleksyn J. et al., The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies // *Int. J. Plant Sci.* 2003. V. 164. № 3. P. 143–164.

233. Richardson S.J., Williams P.A., Mason N.W.H., Buxton R.P., Courtney S.P., Rance B.D., Clarkson B.R., Hoare R.J.B., John M.G.St., Wisser S.K. Rare species drive local trait diversity in two geographically disjunct examples of a naturally rare alpine ecosystem in New Zealand // *Journal of Vegetation Science*, 2012, V. 23, N 4, p. 626-639.
234. Rundel P.W. Biomass, productivity, and nutrient allocation in subalpine shrublands and meadows of the Emerald Lake Basin, Sequoia National Park, California // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2015. Vol. 47. N 1. P. 115–123
235. Rundel P.W. Biomass, Productivity, and Nutrient Allocation in Subalpine Shrublands and Meadows of the Emerald Lake Basin, Sequoia National Park, California // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2015. V.47 n. 1 p. 115-123.
236. Schleuter A.D., Daufresne M., Massol F., Argillier C. A user's guide to functional diversity indices // *Ecological Monographs*, 2010. V. 80. № 3. P. 469–484.
237. Semenova G.V. Soil seed banks // In: *Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus* (ed. Onipchenko V.G.). Dordrecht e.a.: Kluwer Academic Publishers, 2004, p. 194-212.
238. Simova I., Li Y.M., Storch D. Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool // *Journal of Ecology* 2013, V. 101, N.1 P. 161–170
239. Stearns S. C. Life-history tactics: a review of the ideas // *Q. Rev. Biol.* 1976. V. 51.P. 3-47.
240. Street L.E., Stoy P.C., Sommerkorn M., Fletcher B.J., Sloan V.L., Hill T.C., Williams M. Seasonal bryophyte productivity in the sub-Arctic: a comparison with vascular plants // *Functional Ecology*, 2012. V. 26 N. 2a P. 365–378

241. Sun J., Zhou T.C., Liu M., Chen Y.C., Liu G.H., Xu M., Shi P.L., Peng F., Atsushi Tsunekawa A., Liu Y., Wang X.D., Dong S.K., Zhang E.J., Li Y.N. Water and heat availability are drivers of the aboveground plant carbon accumulation rate in alpine grasslands on the Tibetan Plateau // *Global Ecol Biogeogr*, 2020. V. 29. N. 1 P. 50–64.
242. Thomas F.M., Vesk P.A. Are trait-growth models transferable? Predicting multi-species growth trajectories between ecosystems using plant functional traits // *PLoS ONE*. 2017. V. 12. № 5. P. 1–19.
243. Thuiller W., Pollock L.J., Gueguen M., Münkemüller T. From species distributions to meta-communities // *Ecol. Lett.* 2015. V. 18. № 12. P. 1321–1328.
244. Tilman D, Hill J, Lehman C. Carbon-negative biofuels from low-input high-diversity grassland biomass. *Science*, 2006a. V. 314 P.1598–600
245. Tilman D, Reich PB, Knops JMH. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 2006b. V. 441 P. 629–32
246. Tilman D. Functional Diversity // *Encyclopedia of biodiversity*. 2001. V. 3.
247. Tilman D., Isbell F., Cowles J.M. Biodiversity and ecosystem functioning // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2014, p. 45471-493
248. van der Wal R., Stien A. High-arctic plants like it hot: a long-term investigation of between-year variability in plant biomass // *Ecology*, 2014. V. 95 N. 12 pp. 3414–3427
249. van Ruijven J., Berendse F. Long-term persistence of a positive plant diversity-productivity relationship in the absence of legumes // *Oikos*, 2009, v. 118, N 1, p. 101-106.

250. Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. Let the concept of trait be functional! // *Oikos*, 2007. V. 116. № 305. P. 882–892.
251. Wang H., Liu H., Cao G., Ma Z., Li Y., Zhang F., Zhao X., Zhao X., Jiang L., Sanders N.J., Classen A.T., He J.S. Alpine grassland plants grow earlier and faster but biomass remains unchanged over 35 years of climate change // *Ecology Letters*, 2020. V. 23 N. 4 P. 701–710
252. Wang Z., Luo T., Li R., Tang Y., Du M. Causes for the unimodal pattern of biomass and productivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient in semi-arid regions // *Journal of Vegetation Science*, 2013. V. 24. N. 1 P. 189–201.
253. Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme // *Plant Soil*. 1998. V. 199. № 2. P. 213–227.
254. Westoby M., Falster D. S., Moles A. T., Vesk P. A., Wright I. J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species // *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002. V. 33. № 1. P. 125–159.
255. Wickham H, François R, Henry L, Müller K, Vaughan D. 2023. dplyr: Grammar of Data Manipulation. R package version 1.1.1, <<https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>>.
256. Woodruff D.R., Meinzer F.C., Lachenbruch B., Johnson D.M. Coordination of leaf structure and gas exchange along a height gradient in a tall conifer // *Tree Physiol*. 2009. V. 29. № 2. P. 261–272.
257. Wright I. J., Reich P. B., Westoby M., Ackerly D. D., Baruch Z., Bongers F., Villar R. The worldwide leaf economics spectrum // *Nature*, 2004. V. 428. № 6985. P. 821–827.
258. Wright I.J., Dong N., Maire V., Prentice I.C., Westoby M., Díaz S., Gallagher R.V., Jacobs B.F., Kooyman R., Law E.A., Leishman M.R., Niinemets U., Reich P.B., Sack L., Villar R., Wang H., Wilf P. Global climatic drivers of leaf size // *Science*, 2017. V. 357. P. 917–921.

259. Wu J., Shen Z., Shi P., Zhou Y., Zhang X. Effects of grazing exclusion on plant functional group diversity of alpine grasslands along a precipitation gradient on the Northern Tibetan Plateau // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2014, V. 46, N 2, p. 419-429.
260. Wu Y., Elumeeva T.G., Kazantseva E.S., Wu Y., Wang Q., Dudova K.V., Onipchenko V.G. The CSR strategies of alpine plants and community functional diversity in the Eastern Qinghai-Tibetan mountains // *Botanica Pacifica*, 2023. V. 12. № 1.
261. Wu Y., Wu J., Deng Y., Tan H., Du Y., Gu S., Tang Y., Cui X. Comprehensive assessments of root biomass and production in a *Kobresia humilis* meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau // *Plant and Soil*, 2011, V. 338, N 1-2, p. 497-510.
262. Wu, J. S., Zhang, X. Z., Shen, Z. X., Shi, P. L., Xu, X. L., and Li, X. J. Grazing exclusion effects on AGB and WUE of alpine grasslands on the northern Tibetan Plateau // *Rangeland Ecology and Management*, 2013 V.4 N. 1 P. 454–461.
263. Yang Z., X., Zhou M., Ai D., Wang G., Wang Y., Chu C., Lundholm J. The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient // *Scientific Reports*, 2015. V. 5. № 1. P. 15723.
264. Zoltan B.-D. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits // *J. Veg. Sci.* 2005. V. 16. № 5. P. 533–540.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 4.1. Сообщества субальпийский высокоотравья список видов, их масс с стандартной ошибкой среднего (SE) и стратегий для 100 площадок.

| Вид | Средняя масса вида, г/м ² | Встречаемость вида в укосах | Максимальная масса в одной площадке, г/м ² | Вклад стратегий С:S:R % | Стратегия |
|----------------------------------|---|--------------------------------|---|-------------------------------|-----------|
| <i>Achillea millefolium</i> | 0,25 ± 0,2 | 1 | 1,5 | 66 : 25 : 9 | C |
| <i>Aconitum nasutum</i> | 0,02 ± 0,02 | 2 | 0,06 | 47 : 10 : 42 | CR |
| <i>Aconitum orientale</i> | 6,62 ± 3,8 | 6 | 6,8 | 78 : 4 : 18 | C |
| <i>Agrostis vinealis</i> | 0,99 ± 0,7 | 3 | 2,04 | 16 : 58 : 27 | S |
| <i>Alchemilla vulgaris aggr</i> | 3,89 ± 1,0 | 19 | 1,3 | 41 : 29 : 30 | CR |
| <i>Alopecurus pratensis</i> | 0,22 ± 0,2 | 1 | 1,4 | 25 : 42 : 34 | SR |
| <i>Angelica tatianaе</i> | 166,5 ± 126,4 | 2 | 515 | 94 : 1 : 5 | C |
| <i>Anthriscus sylvestris</i> | 18,00 ± 8,1 | 22 | 5,06 | 87 : 0 : 12 | C |
| <i>Astrantia maxima</i> | 0,99 ± 0,4 | 16 | 0,4 | 32 : 37 : 31 | CSR |
| <i>Betonica macrantha</i> | 5,23 ± 2,4 | 12 | 2,7 | 47 : 35 : 19 | CS |
| <i>Botrychium lunaria</i> | 0,03 ± 0,01 | 9 | 0,02 | 32 : 0 : 68 | R |
| <i>Bupleurum falcatum</i> | 0,01 ± 0,01 | 2 | 0,02 | 26 : 51 : 23 | S |
| <i>Bromus variegatus</i> | 0,5 ± 0,5 | 1 | 3 | 20 : 61 : 19 | S |
| <i>Calamagrostis arundinacta</i> | 22,62 ± 9,3 | 9 | 15,6 | 25 : 56 : 19 | S |
| <i>Campanula latifolia</i> | 8,21 ± 3,6 | 16 | 3,2 | 38 : 21 : 41 | CR |
| <i>Carduus adpressus</i> | 4,69 ± 3,5 | 6 | 4,8 | 62 : 0 : 38 | C |
| <i>Carex atrata</i> | 0,63 ± 0,3 | 6 | 0,7 | 19 : 65 : 16 | S |
| <i>Carex michelii</i> | 3,07 ± 3,0 | 1 | 19,0 | - | - |
| <i>Carex sylvatica</i> | 0,01 ± 0,01 | 1 | 0,5 | 17 : 52 : 31 | S |
| <i>Cephalaria gigantea</i> | 78,00 ± 30,5 | 31 | 15,6 | 75 : 1 : 24 | C |
| <i>Cerinthe glabra</i> | 0,20 ± 0,2 | 1 | 1,2 | - | - |
| <i>Chaerophyllum aureum</i> | 2,29 ± 1,6 | 3 | 4,7 | 60 : 9 : 31 | C |
| <i>Chaerophyllum bulbosum</i> | 0,02 ± 0,01 | 2 | 0,06 | 60 : 9 : 31 | C |

| | | | | | |
|-----------------------------------|---------------|----|------|--------------|-----|
| <i>Chamaenerion angustifolium</i> | 29,72 ± 10,1 | 12 | 15,3 | 31 : 44 : 25 | S |
| <i>Cicerbita racemosa</i> | 0,07 ± 0,04 | 4 | 0,1 | 44 : 0 : 56 | CR |
| <i>Clinopodium vulgare</i> | 0,17 ± 0,1 | 5 | 0,2 | 20 : 19 : 61 | R |
| <i>Coronilla varia</i> | 1,15 ± 1,1 | 1 | 7,1 | 37 : 2 : 62 | R |
| <i>Cruciata laevipes</i> | 0,41 ± 0,2 | 6 | 0,4 | 0 : 62 : 38 | S |
| <i>Dactylis glomerata</i> | 12,38 ± 5,0 | 13 | 5,9 | 40 : 41 : 19 | CS |
| <i>Dactylorhiza euxina</i> | 0,00 ± 0,00 | 1 | 0,01 | 41 : 0 : 59 | CR |
| <i>Festuca djimilensis</i> | 3,64 ± 3,3 | 3 | 7,5 | 22 : 74 : 4 | S |
| <i>Festuca gigantea</i> | 0,51 ± 0,3 | 3 | 1,05 | 46 : 9 : 44 | CR |
| <i>Festuca varia</i> | 0,13 ± 0,1 | 1 | 0,8 | 13 : 87 : 0 | S |
| <i>Filipendula ulmaria</i> | 9,49 ± 4,8 | 6 | 9,8 | 58 : 34 : 8 | C |
| <i>Elymus uralensis</i> | 1,39 ± 1,4 | 1 | 8,6 | 27 : 38 : 36 | SR |
| <i>Galeopsis tetrahit</i> | 0,19 ± 0,1 | 2 | 0,6 | 32 : 16 : 52 | R |
| <i>Galega orientalis</i> | 0,26 ± 0,2 | 1 | 1,6 | 54 : 20 : 25 | C |
| <i>Geranium sylvaticum</i> | 8,89 ± 2,9 | 27 | 2,04 | 49 : 9 : 41 | CR |
| <i>Geum latilobium</i> | 0,20 ± 0,1 | 3 | 0,4 | 57 : 26 : 18 | C |
| <i>Heracleum asper</i> | 45,78 ± 19,4 | 33 | 8,6 | 85 : 1 : 14 | C |
| <i>Hesperis matronalis</i> | 7,08 ± 6,5 | 2 | 21,9 | 56 : 3 : 41 | CR |
| <i>Lamium album</i> | 1,13 ± 0,9 | 4 | 1,8 | 44 : 19 : 37 | CR |
| <i>Lapsana grandiflora</i> | 1,14 ± 0,5 | 8 | 0,9 | 35 : 0 : 65 | R |
| <i>Lathyrus cyaneus</i> | 0,40 ± 0,3 | 4 | 0,6 | 5 : 95 : 0 | S |
| <i>Lathyrus pratensis</i> | 2,46 ± 1,8 | 6 | 2,5 | 12 : 41 : 47 | SR |
| <i>Ligusticum alatum</i> | 105,95 ± 22,9 | 37 | 17,7 | 75 : 12 : 12 | C |
| <i>Lilium monodelphum</i> | 0,16 ± 0,1 | 2 | 0,5 | 42 : 0 : 58 | CR |
| <i>Milium effusum</i> | 109,35 ± 13,7 | 74 | 9,1 | 31 : 33 : 35 | CSR |
| <i>Myosotis alpestris</i> | 0,70 ± 0,4 | 3 | 1,5 | 22 : 22 : 56 | R |
| <i>Myosotis amoena</i> | 1,58 ± 0,6 | 17 | 0,6 | 30 : 0 : 70 | R |
| <i>Orobanche grossheimii</i> | 0,18 ± 0,1 | 1 | 1,1 | - | - |
| <i>Pedicularis condensata</i> | 0,12 ± 0,1 | 2 | 0,4 | 37 : 38 : 25 | CS |
| <i>Pimpinella rhodantha</i> | 0,01 ± 0,01 | 2 | 0,02 | 44 : 23 : 33 | CR |
| <i>Poa longifolia</i> | 27,35 ± 12,2 | 22 | 7,7 | 10 : 41 : 49 | R |
| <i>Poa pratensis</i> | 2,33 ± 1,4 | 4 | 3,6 | 26 : 4 : 70 | R |
| <i>Polygonum bistorta</i> | 2,37 ± 1,5 | 6 | 2,4 | 57 : 16 : 27 | C |
| <i>Prunella vulgaris</i> | 0,01 ± 0,01 | 1 | 0,05 | 25 : 19 : 56 | R |

| | | | | | |
|--------------------------------|--------------|----|------|--------------|----|
| <i>Pulsatilla aurea</i> | 0,00 ± 0,00 | 1 | 0,01 | 55 : 30 : 15 | C |
| <i>Ranunculus caucasicus</i> | 0,63 ± 0,4 | 4 | 1,0 | 45 : 19 : 36 | CR |
| <i>Rubus idaeus</i> | 4,04 ± 2,1 | 9 | 2,8 | 42 : 27 : 31 | C |
| <i>Rumex alpestris</i> | 4,13 ± 2,7 | 4 | 6,4 | 52 : 0 : 48 | CR |
| <i>Rumex alpinus</i> | 49,32 ± 12,3 | 24 | 12,7 | 40 : 60 : 0 | CS |
| <i>Silene vulgaris</i> | 1,26 ± 1,0 | 4 | 2,0 | 42 : 0 : 58 | CR |
| <i>Senecio nemorensis</i> | 10,07 ± 6,2 | 3 | 20,8 | 58 : 0 : 42 | CR |
| <i>Senecio platyphylloides</i> | 0,15 ± 0,1 | 1 | 1,0 | 79 : 3 : 18 | C |
| <i>Senecio rhombifolius</i> | 4,23 ± 2,6 | 3 | 8,7 | 73 : 0 : 27 | C |
| <i>Seseli libanotis</i> | 0,00 ± 0,00 | 1 | 0,01 | 63 : 25 : 12 | C |
| <i>Stachys germanica</i> | 0,03 ± 0,02 | 2 | 0,09 | 48 : 26 : 27 | C |
| <i>Symphytum asperum</i> | 7,56 ± 4,1 | 8 | 5,8 | 60 : 0 : 40 | CR |
| <i>Thalictrum minus</i> | 0,00 ± 0,00 | 1 | 0,01 | 56 : 28 : 16 | C |
| <i>Trifolium ambiguum</i> | 0,90 ± 0,7 | 7 | 0,8 | 23 : 40 : 37 | SR |
| <i>Trifolium repens</i> | 0,03 ± 0,03 | 1 | 0,2 | 20 : 40 : 41 | SR |
| <i>Urtica dioica</i> | 3,52 ± 2,3 | 7 | 3,1 | 39 : 25 : 36 | CR |
| <i>Veratrum album</i> | 12,83 ± 6,8 | 6 | 13,2 | 81 : 0 : 19 | C |
| <i>Veronica filiformis</i> | 0,09 ± 0,08 | 7 | 0,08 | 6 : 0 : 94 | R |
| <i>Vicia sepium</i> | 0,15 ± 0,1 | 3 | 0,3 | 25 : 38 : 36 | SR |
| <i>Vicia tenuifolia</i> | 0,46 ± 0,3 | 8 | 0,4 | 31 : 23 : 46 | R |

Таблица 4.2. Функциональные признаки видов в сообщества субальпийский высокоотравья с стандартной ошибкой среднего (SE).

| Вид | Высота растений, см | Влажная масса листа, г | Сухая масса листа, г | Площадь листа S, см ² | Удельная листовая поверхность (SLA), см ² /г | Содержание сухого вещества в листе (LDMS), % |
|----------------------------------|---------------------|------------------------|----------------------|----------------------------------|---|--|
| <i>Achillea millefolium</i> | 25,76 ± 0,83 | 1,20 ± 0,16 | 0,24 ± 0,03 | 26,79 ± 3,50 | 112,49 ± 6,22 | 20,05 ± 0,81 |
| <i>Aconitum nasutum</i> | 49,70 ± 1,51 | 0,52 ± 0,03 | 0,09 ± 0,01 | 20,87 ± 1,63 | 227,20 ± 12,09 | 18,21 ± 0,74 |
| <i>Aconitum orientale</i> | 66,30 ± 2,66 | 6,89 ± 0,95 | 1,24 ± 0,19 | 300,17 ± 35,49 | 259,00 ± 20,13 | 18,05 ± 0,80 |
| <i>Agrostis vinealis</i> | 22,31 ± 0,77 | 0,08 ± 0,00 | 0,02 ± 0,00 | 3,93 ± 0,33 | 171,64 ± 11,47 | 29,77 ± 0,76 |
| <i>Alchemilla vulgaris</i> | 24,49 ± 1,13 | 0,59 ± 0,05 | 0,15 ± 0,01 | 35,49 ± 2,98 | 246,26 ± 12,97 | 25,15 ± 0,73 |
| <i>Alopecurus pratensis</i> | 43,54 ± 1,22 | 0,17 ± 0,02 | 0,05 ± 0,01 | 10,58 ± 1,26 | 240,37 ± 13,51 | 27,33 ± 0,65 |
| <i>Angelica tatianaе</i> | 84,01 ± 2,91 | 156,26 ± 21,21 | 26,60 ± 4,32 | 3789,8 ± 468,1 | 151,92 ± 7,97 | 17,02 ± 0,80 |
| <i>Anthriscus sylvestris</i> | 69,60 ± 2,55 | 27,36 ± 1,32 | 4,62 ± 0,24 | 1281,4 ± 118,3 | 274,65 ± 17,32 | 16,90 ± 0,82 |
| <i>Astrantia maxima</i> | 13,25 ± 0,62 | 0,31 ± 0,04 | 0,09 ± 0,01 | 20,41 ± 1,85 | 252,84 ± 12,28 | 27,26 ± 0,69 |
| <i>Betonica macrantha</i> | 34,93 ± 1,62 | 0,81 ± 0,08 | 0,20 ± 0,02 | 31,46 ± 2,38 | 160,70 ± 6,68 | 24,95 ± 0,74 |
| <i>Botrychium lunaria</i> | 5,21 ± 0,67 | 0,12 ± 0,01 | 0,02 ± 0,00 | 4,22 ± 0,73 | 213,68 ± 11,51 | 16,56 ± 0,81 |
| <i>Bromus variegatus</i> | 21,85 ± 0,69 | 0,13 ± 0,01 | 0,04 ± 0,00 | 6,51 ± 0,31 | 154,08 ± 7,15 | 32,47 ± 0,62 |
| <i>Bupleurum falcatum</i> | 12,44 ± 0,59 | 0,21 ± 0,02 | 0,06 ± 0,00 | 10,30 ± 0,83 | 165,07 ± 4,63 | 29,28 ± 0,74 |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> | 35,50 ± 1,55 | 0,21 ± 0,01 | 0,07 ± 0,01 | 11,11 ± 1,25 | 160,40 ± 14,93 | 33,27 ± 0,66 |
| <i>Campanula lactiflora</i> | 123,68 ± 3,82 | 0,38 ± 0,02 | 0,08 ± 0,01 | 21,24 ± 0,83 | 269,22 ± 12,36 | 21,05 ± 0,79 |

| | | | | | | |
|-----------------------------------|---------------|-------------|-------------|----------------|----------------|--------------|
| <i>Carduus adpressus</i> | 34,16 ± 1,62 | 1,33 ± 0,19 | 0,21 ± 0,03 | 49,16 ± 5,95 | 240,83 ± 14,91 | 15,46 ± 0,87 |
| <i>Carex atrata</i> | 10,96 ± 0,73 | 0,13 ± 0,01 | 0,05 ± 0,00 | 6,97 ± 0,60 | 145,80 ± 3,15 | 36,06 ± 0,66 |
| <i>Carex sylvatica</i> | 28,16 ± 1,89 | 0,09 ± 0,00 | 0,03 ± 0,00 | 6,77 ± 0,58 | 227,18 ± 11,24 | 28,27 ± 0,73 |
| <i>Cephalaria gigantea</i> | 101,19 ± 3,27 | 4,28 ± 0,49 | 0,73 ± 0,08 | 183,96 ± 17,95 | 259,65 ± 9,91 | 16,99 ± 0,83 |
| <i>Chaerophyllum aureum</i> | 51,77 ± 2,99 | 1,93 ± 0,18 | 0,39 ± 0,03 | 172,17 ± 13,10 | 440,41 ± 13,57 | 20,40 ± 0,83 |
| <i>Chaerophyllum bulbosum</i> | 51,77 ± 2,99 | 1,93 ± 0,18 | 0,39 ± 0,03 | 172,17 ± 13,10 | 440,41 ± 13,57 | 20,40 ± 0,83 |
| <i>Chamaenerion angustifolium</i> | 32,38 ± 2,41 | 0,27 ± 0,03 | 0,07 ± 0,01 | 11,49 ± 1,21 | 164,92 ± 4,02 | 25,97 ± 0,72 |
| <i>Cicerbita racemosa</i> | 12,22 ± 0,69 | 0,41 ± 0,04 | 0,07 ± 0,01 | 24,06 ± 1,91 | 359,59 ± 12,82 | 16,58 ± 0,84 |
| <i>Clinopodium vulgare</i> | 22,68 ± 0,99 | 0,08 ± 0,01 | 0,02 ± 0,00 | 6,44 ± 0,39 | 430,90 ± 37,28 | 20,46 ± 0,68 |
| <i>Coronilla varia</i> | - | 0,25 ± 0,00 | 0,04 ± 0,00 | 14,87 ± 2,91 | 354,89 ± 23,78 | 16,83 ± 0,12 |
| <i>Cruciata laevipes</i> | 11,97 ± 0,42 | 0,00 ± 0,00 | 0,00 ± 0,00 | 0,24 ± 0,02 | 224,58 ± 10,84 | 31,05 ± 0,67 |
| <i>Dactylis glomerata</i> | 65,89 ± 3,64 | 0,69 ± 0,06 | 0,21 ± 0,02 | 35,79 ± 3,02 | 177,63 ± 11,57 | 22,90 ± 0,65 |
| <i>Dactylorhiza euxina</i> | 13,18 ± 0,78 | 0,55 ± 0,11 | 0,05 ± 0,01 | 18,71 ± 3,12 | 334,50 ± 20,83 | 9,78 ± 0,92 |
| <i>Elymus uralensis</i> | 85,80 ± 2,91 | 0,20 ± 0,01 | 0,06 ± 0,00 | 17,41 ± 3,23 | 299,30 ± 17,23 | 28,93 ± 1,02 |
| <i>Festuca djimilensis</i> | 38,65 ± 1,91 | 0,18 ± 0,01 | 0,06 ± 0,00 | 6,90 ± 0,39 | 106,48 ± 9,89 | 36,04 ± 1,12 |
| <i>Festuca gigantea</i> | 68,32 ± 4,61 | 0,61 ± 0,09 | 0,12 ± 0,01 | 39,32 ± 3,01 | 341,76 ± 21,23 | 18,76 ± 0,28 |
| <i>Festuca varia</i> | 44,58 ± 0,81 | 0,17 ± 0,02 | 0,08 ± 0,01 | 3,85 ± 0,25 | 51,23 ± 2,78 | 44,82 ± 0,54 |
| <i>Filipendula ulmaria</i> | 141,04 ± 3,90 | 2,83 ± 0,12 | 0,92 ± 0,06 | 123,52 ± 9,28 | 134,66 ± 10,29 | 32,46 ± 2,05 |
| <i>Galega orientalis</i> | 82,88 ± 3,01 | 1,61 ± 0,23 | 0,41 ± 0,03 | 121,56 ± 10,01 | 181,47 ± 10,84 | 19,74 ± 0,01 |
| <i>Galeopsis tetrahit</i> | 66,20 ± 1,84 | 0,22 ± 0,03 | 0,04 ± 0,00 | 14,30 ± 1,48 | 359,48 ± 55,12 | 19,74 ± 0,81 |
| <i>Geranium sylvaticum</i> | 39,67 ± 1,55 | 0,76 ± 0,11 | 0,14 ± 0,02 | 46,34 ± 5,27 | 332,76 ± 20,42 | 18,86 ± 0,85 |
| <i>Geum latilobium</i> | 46,16 ± 1,10 | 2,00 ± 0,19 | 0,53 ± 0,05 | 102,49 ± 10,13 | 195,05 ± 6,44 | 26,58 ± 0,73 |

| | | | | | | |
|-------------------------------|--------------|--------------|-------------|----------------|----------------|--------------|
| <i>Heracleum asperum</i> | 50,22 ± 2,78 | 21,18 ± 1,85 | 3,69 ± 0,33 | 1197,6 ± 103,8 | 328,00 ± 17,43 | 17,42 ± 0,83 |
| <i>Hesperis matronalis</i> | 36,91 ± 1,08 | 0,82 ± 0,01 | 0,14 ± 0,01 | 31,73 ± 2,71 | 226,40 ± 14,76 | 15,28 ± 0,89 |
| <i>Lamium album</i> | 24,60 ± 1,65 | 0,54 ± 0,04 | 0,11 ± 0,01 | 28,21 ± 1,63 | 256,55 ± 14,84 | 20,80 ± 0,79 |
| <i>Lapsana communis</i> | 51,80 ± 2,43 | 0,27 ± 0,03 | 0,04 ± 0,00 | 23,97 ± 2,37 | 658,73 ± 39,41 | 13,90 ± 0,85 |
| <i>Lathyrus cyaneus</i> | 32,30 ± 1,10 | 0,15 ± 0,01 | 0,03 ± 0,00 | 1,77 ± 0,15 | 54,51 ± 2,27 | 21,49 ± 0,61 |
| <i>Lathyrus pratensis</i> | 20,15 ± 1,71 | 0,04 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 2,32 ± 0,22 | 253,62 ± 19,74 | 24,15 ± 0,72 |
| <i>Ligusticum alatum</i> | 74,02 ± 2,52 | 9,71 ± 0,86 | 2,40 ± 0,12 | 550,58 ± 47,13 | 234,36 ± 10,69 | 24,70 ± 0,74 |
| <i>Lilium monadelphum</i> | 55,85 ± 2,88 | 0,36 ± 0,04 | 0,05 ± 0,02 | 14,46 ± 1,53 | 325,41 ± 27,01 | 15,10 ± 0,54 |
| <i>Milium effusum</i> | 63,65 ± 1,80 | 0,29 ± 0,05 | 0,08 ± 0,02 | 21,00 ± 1,92 | 339,75 ± 35,47 | 26,53 ± 0,65 |
| <i>Myosotis alpestris</i> | 6,02 ± 0,39 | 0,07 ± 0,01 | 0,01 ± 0,00 | 2,10 ± 0,24 | 172,37 ± 13,36 | 18,30 ± 0,83 |
| <i>Myosotis amoena</i> | 7,11 ± 0,47 | 0,17 ± 0,02 | 0,02 ± 0,00 | 11,28 ± 1,49 | 472,38 ± 21,42 | 14,31 ± 0,86 |
| <i>Pedicularis condensata</i> | 17,47 ± 0,95 | 0,40 ± 0,06 | 0,10 ± 0,02 | 16,49 ± 1,67 | 189,29 ± 16,30 | 24,60 ± 0,73 |
| <i>Pimpinella rhodantha</i> | 42,68 ± 1,57 | 0,04 ± 0,00 | 0,02 ± 0,00 | 0,52 ± 0,05 | 32,96 ± 2,81 | 42,11 ± 0,58 |
| <i>Poa longifolia</i> | 62,36 ± 1,40 | 0,03 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 1,27 ± 0,12 | 245,57 ± 41,51 | 21,78 ± 0,73 |
| <i>Poa pratensis</i> | 11,52 ± 0,52 | 0,11 ± 0,01 | 0,02 ± 0,00 | 9,05 ± 0,89 | 490,92 ± 22,16 | 17,22 ± 0,78 |
| <i>Polygonum bistorta</i> | 14,15 ± 0,60 | 0,93 ± 0,06 | 0,18 ± 0,01 | 29,38 ± 2,16 | 166,24 ± 10,15 | 19,26 ± 0,81 |
| <i>Prunella vulgaris</i> | 29,42 ± 1,56 | 0,12 ± 0,01 | 0,02 ± 0,00 | 6,46 ± 0,52 | 273,88 ± 16,16 | 19,59 ± 0,07 |
| <i>Pulsatilla aurea</i> | 31,83 ± 0,88 | 1,66 ± 0,17 | 0,44 ± 0,05 | 71,80 ± 7,65 | 163,51 ± 5,80 | 26,63 ± 0,73 |
| <i>Ranunculus caucasicus</i> | 20,26 ± 0,79 | 0,62 ± 0,06 | 0,13 ± 0,01 | 32,19 ± 2,97 | 253,55 ± 8,98 | 20,97 ± 0,79 |
| <i>Rubus idaeus</i> | 27,78 ± 3,33 | 0,60 ± 0,05 | 0,21 ± 0,02 | 124,69 ± 4,46 | 633,17 ± 53,86 | 35,03 ± 0,66 |
| <i>Rumex alpestris</i> | 21,26 ± 0,69 | 0,78 ± 0,04 | 0,10 ± 0,01 | 27,36 ± 1,88 | 263,74 ± 15,05 | 13,45 ± 0,86 |
| <i>Rumex alpinus</i> | 66,05 ± 4,25 | 14,94 ± 1,04 | 2,10 ± 0,16 | 161,65 ± 11,54 | 77,37 ± 2,90 | 14,08 ± 0,84 |

| | | | | | | |
|--------------------------------|--------------|-------------|-------------|----------------|----------------|--------------|
| <i>Senecio nemorensis</i> | 95,11 ± 3,78 | 1,04 ± 0,14 | 0,17 ± 0,02 | 47,01 ± 4,92 | 298,87 ± 15,74 | 16,09 ± 0,83 |
| <i>Senecio platyphylloides</i> | 98,60 ± 0,26 | 8,12 ± 0,89 | 1,45 ± 0,16 | 364,89 ± 33,04 | 257,35 ± 12,02 | 17,86 ± 0,82 |
| <i>Senecio rhombifolius</i> | 82,68 ± 5,32 | 4,51 ± 0,87 | 0,74 ± 0,18 | 300,47 ± 28,01 | 404,60 ± 18,60 | 16,47 ± 0,08 |
| <i>Seseli libanotis</i> | 32,78 ± 1,48 | 3,09 ± 0,33 | 0,80 ± 0,10 | 125,55 ± 12,77 | 162,76 ± 8,40 | 25,98 ± 0,70 |
| <i>Silene vulgaris</i> | 33,74 ± 1,49 | 0,40 ± 0,03 | 0,06 ± 0,00 | 16,99 ± 1,03 | 306,70 ± 12,53 | 14,09 ± 0,89 |
| <i>Stachys germanica</i> | 38,37 ± 1,45 | 1,00 ± 0,14 | 0,26 ± 0,04 | 69,14 ± 8,25 | 276,12 ± 17,60 | 26,21 ± 0,69 |
| <i>Symphytum asperum</i> | 70,50 ± 2,20 | 1,67 ± 0,29 | 0,23 ± 0,03 | 86,24 ± 17,89 | 372,69 ± 41,19 | 13,57 ± 0,09 |
| <i>Thalictrum minus</i> | 11,89 ± 0,45 | 2,14 ± 0,65 | 0,62 ± 0,08 | 119,25 ± 9,09 | 191,00 ± 8,09 | 29,17 ± 0,90 |
| <i>Trifolium ambiguum</i> | 12,40 ± 0,64 | 0,14 ± 0,01 | 0,04 ± 0,00 | 9,93 ± 0,70 | 253,94 ± 7,83 | 27,16 ± 0,74 |
| <i>Trifolium repens</i> | 7,70 ± 1,06 | 0,10 ± 0,01 | 0,03 ± 0,00 | 6,52 ± 0,50 | 262,91 ± 15,15 | 25,88 ± 0,66 |
| <i>Urtica dioica</i> | 88,05 ± 1,29 | 0,48 ± 0,12 | 0,11 ± 0,03 | 31,76 ± 6,61 | 331,57 ± 26,75 | 23,67 ± 0,74 |
| <i>Veratrum album</i> | 70,44 ± 3,11 | 7,34 ± 1,56 | 1,12 ± 0,25 | 238,87 ± 43,95 | 238,93 ± 15,57 | 15,31 ± 0,84 |
| <i>Veronica filiformis</i> | 3,02 ± 0,18 | 0,01 ± 0,00 | 0,00 ± 0,00 | 1,20 ± 0,11 | 985,66 ± 36,65 | 9,27 ± 0,92 |
| <i>Vicia sepium</i> | - | 0,18 ± 0,01 | 0,05 ± 0,00 | 13,82 ± 0,12 | 277,80 ± 21,07 | 27,93 ± 0,98 |
| <i>Vicia tenuifolia</i> | 41,72 ± 2,24 | 0,22 ± 0,01 | 0,05 ± 0,00 | 12,71 ± 1,25 | 276,23 ± 17,61 | 21,09 ± 0,82 |

Таблица 4.5. Сообщества субальпийских болот список видов, их масс с стандартной ошибкой среднего (SE) и стратегий для 100 площадок.

| Вид | Средняя масса вида, г/м ² | Встречаемость вида в укосах | Максимальная масса в одной площадке, г/м ² | Вклад стратегий C:S:R % | Стратегия |
|----------------------------------|---|--------------------------------|---|-------------------------------|-----------|
| <i>Aconitum nasutum</i> | 0,05 ± 0,05 | 3 | 0,31 | 22 : 5 : 73 % | CR |
| <i>Agrostis vinealis</i> | 1,97 ± 0,61 | 21 | 2,72 | 5 : 25 : 70 % | SR |
| <i>Alchemilla vulgaris</i> | 5,95 ± 2,58 | 15 | 11,80 | 24 : 17 : 59 % | CR |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> | 0,32 ± 0,14 | 6 | 0,60 | 7 : 34 : 59 % | SR |
| <i>Betula litwinowii</i> | 0,02 ± 0,02 | 1 | 0,12 | 17 : 28 : 55 % | SR |
| <i>Briza marcowiczii</i> | 0,37 ± 0,16 | 8 | 0,75 | 6 : 26 : 68 % | SR |
| <i>Botrychium lunaria</i> | 0,00 ± 0,00 | 1 | 0,00 | 11 : 0 : 89 % | R |
| <i>Blysmus compressus</i> | 13,76 ± 3,74 | 16 | 12,36 | 8 : 27 : 65 % | SR |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> | 2,08 ± 2,00 | 2 | 12,50 | 13 : 30 : 56 % | SR |
| <i>Cardamine uliginosa</i> | 0,20 ± 0,15 | 4 | 0,89 | 19 : 0 : 81 % | R |
| <i>Carex canescens</i> | 0,02 ± 0,01 | 3 | 0,07 | 4 : 33 : 64 % | SR |
| <i>Carex echinata</i> | 1,64 ± 0,63 | 13 | 2,68 | 6 : 27 : 68 % | SR |
| <i>Carex nigra</i> | 68,61 ± 6,89 | 94 | 24,70 | 12 : 28 : 60 % | SR |
| <i>Carex sempervirens</i> | 6,19 ± 1,69 | 20 | 6,76 | 7 : 34 : 59 % | SR |
| <i>Carex umbrosa</i> | 7,90 ± 2,10 | 22 | 6,65 | 6 : 36 : 58 % | SR |
| <i>Carum caucasicum</i> | 1,38 ± 0,37 | 22 | 1,28 | 12 : 18 : 70 % | R |
| <i>Cerastium cerastoides</i> | 0,12 ± 0,07 | 10 | 0,37 | 0 : 10 : 90 % | R |
| <i>Cirsium simplex</i> | 35,24 ± 6,20 | 54 | 17,70 | 28 : 0 : 72 % | CR |
| <i>Crepis caucasica</i> | 1,16 ± 0,44 | 16 | 1,79 | 5 : 0 : 95 % | R |
| <i>Daphne glomerata</i> | 0,16 ± 0,1 | 1 | 0,98 | 23 : 24 : 53 % | CSR |
| <i>Dactylorhiza euxina</i> | 0,34 ± 0,14 | 12 | 0,66 | 20 : 0 : 80 % | R |
| <i>Deschampsia caespitosa</i> | 1,60 ± 0,94 | 6 | 5,04 | 12 : 31 : 57 % | SR |
| <i>Deschampsia flexuosa</i> | 1,48 ± 1,05 | 15 | 6,48 | 2 : 41 : 57 % | SR |
| <i>Empetrum nigrum</i> | 3,40 ± 2,71 | 2 | 16,25 | 0 : 49 : 51 % | SR |

| | | | | | |
|---------------------------------|--------------|----|-------|----------------|----|
| <i>Eriophorum polystachion</i> | 0,34 ± 0,17 | 4 | 0,72 | 18 : 31 : 51 % | SR |
| <i>Eriophorum vaginatum</i> | 3,72 ± 1,81 | 14 | 9,50 | 9 : 32 : 60 % | SR |
| <i>Euphrasia ossica</i> | 0,50 ± 0,19 | 18 | 0,81 | 1 : 9 : 91 % | R |
| <i>Festuca ovina</i> | 3,80 ± 1,30 | 18 | 6,56 | 2 : 47 : 51 % | SR |
| <i>Festuca varia</i> | 0,75 ± 0,61 | 2 | 3,70 | 8 : 52 : 40 % | SR |
| <i>Gentiana pyrenaica</i> | 0,95 ± 0,24 | 29 | 0,80 | 1 : 11 : 88 % | R |
| <i>Gentiana septemfida</i> | 0,61 ± 0,61 | 1 | 3,81 | 6 : 1 : 93 % | R |
| <i>Geranium sylvaticum</i> | 0,76 ± 0,38 | 7 | 1,78 | 28 : 5 : 66 % | CR |
| <i>Hieracium laevigatum</i> | 0,00 ± 0,00 | 1 | 0,02 | 21 : 0 : 79 % | CR |
| <i>Hyalopoa pontica</i> | 0,04 ± 0,03 | 2 | 0,18 | 6 : 18 : 76 % | R |
| <i>Juncus articulatus</i> | 1,85 ± 1,04 | 7 | 4,87 | 4 : 22 : 74 % | SR |
| <i>Eleocharis quinqueflora</i> | 3,37 ± 2,52 | 15 | 15,60 | 1 : 22 : 77 % | SR |
| <i>Leontodon hispidus</i> | 0,10 ± 0,05 | 4 | 0,26 | 15 : 0 : 85 % | R |
| <i>Ligularia sibirica</i> | 4,01 ± 2,02 | 9 | 8,41 | 33 : 7 : 59 % | CR |
| <i>Luzula multiflora</i> | 0,52 ± 0,19 | 13 | 0,88 | 5 : 21 : 74 % | SR |
| <i>Lycopodium alpinum</i> | 0,01 ± 0,01 | 1 | 0,04 | 0 : 76 : 24 % | SR |
| <i>Nardus stricta</i> | 41,53 ± 5,12 | 80 | 15,80 | 2 : 47 : 51 % | SR |
| <i>Parnassia palustris</i> | 0,44 ± 0,12 | 20 | 0,41 | 5 : 0 : 95 % | R |
| <i>Pedicularis condensata</i> | 0,21 ± 0,12 | 9 | 0,68 | 18 : 19 : 63 % | R |
| <i>Pedicularis nordmannina</i> | 0,24 ± 0,10 | 9 | 0,36 | 9 : 11 : 81 % | R |
| <i>Phleum alpinum</i> | 0,09 ± 0,07 | 2 | 0,36 | 8 : 33 : 59 % | SR |
| <i>Pinguicula vulgaris</i> | 0,09 ± 0,04 | 7 | 0,15 | 6 : 0 : 94 % | R |
| <i>Poa pratensis</i> | 0,42 ± 0,22 | 6 | 1,14 | 5 : 18 : 77 % | R |
| <i>Polygonum bistorta</i> | 0,07 ± 0,04 | 3 | 0,26 | 27 : 8 : 66 % | CR |
| <i>Polygonum viviparum</i> | 0,25 ± 0,10 | 10 | 0,47 | 11 : 14 : 76 % | R |
| <i>Potentilla erecta</i> | 10,99 ± 2,27 | 36 | 6,76 | 7 : 18 : 74 % | R |
| <i>Primula auriculata</i> | 17,52 ± 3,46 | 47 | 10,20 | 18 : 0 : 82 % | R |
| <i>Ranunculus oreophilus</i> | 2,54 ± 0,63 | 23 | 1,67 | 10 : 11 : 79 % | R |
| <i>Rhinanthus minor</i> | 0,03 ± 0,02 | 3 | 0,11 | 5 : 0 : 95 % | R |
| <i>Selaginella selaginoides</i> | 0,01 ± 0,01 | 2 | 0,04 | 0 : 19 : 81 % | R |
| <i>Seseli alpinum</i> | 0,05 ± 0,04 | 2 | 0,23 | 13 : 23 : 63 % | SR |
| <i>Sibbaldia procumbens</i> | 0,16 ± 0,12 | 2 | 0,66 | 8 : 26 : 67 % | SR |
| <i>Solidago virgaurea</i> | 0,05 ± 0,05 | 1 | 0,29 | 16 : 6 : 78 % | R |
| <i>Swertia iberica</i> | 13,55 ± 2,81 | 44 | 9,80 | 34 : 0 : 66 % | CR |

| | | | | | |
|------------------------------|-------------|----|------|----------------|----|
| <i>Trifolium ambigum</i> | 0,36 ± 0,15 | 9 | 0,54 | 13 : 22 : 66 % | SR |
| <i>Trifolium badium</i> | 0,19 ± 0,06 | 15 | 0,31 | 7 : 3 : 90 % | R |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | 0,05 ± 0,03 | 2 | 0,15 | 5 : 30 : 65 % | SR |
| <i>Vaccinium vitis idaea</i> | 0,20 ± 0,14 | 2 | 0,67 | 1 : 44 : 55 % | SR |

Таблица 4.6. Функциональные признаки видов в субальпийской болотной сообществ с стандартной ошибкой среднего (SE).

| Вид | Высота растений, см | Влажная масса листа, г | Сухая масса листа, г | Площадь листа S, см ² | Удельная листовая поверхность (SLA), см ² /г | Содержание сухого вещества в листе (LDMS), % |
|----------------------------------|---------------------|------------------------|----------------------|----------------------------------|---|--|
| <i>Aconitum nasutum</i> | 49,70 ± 1,51 | 0,52 ± 0,03 | 0,09 ± 0,01 | 20,87 ± 1,63 | 227,20 ± 12,09 | 18,21 ± 0,74 |
| <i>Agrostis vinealis</i> | 22,31 ± 0,77 | 0,08 ± 0,00 | 0,02 ± 0,00 | 3,93 ± 0,33 | 171,64 ± 11,47 | 29,77 ± 0,76 |
| <i>Alchemilla vulgaris</i> | 24,49 ± 1,13 | 0,59 ± 0,05 | 0,15 ± 0,01 | 35,49 ± 2,98 | 246,26 ± 12,97 | 25,15 ± 0,73 |
| <i>Anthoxanthum odoratum</i> | 15,88 ± 0,92 | 0,07 ± 0,01 | 0,03 ± 0,00 | 4,16 ± 0,27 | 164,39 ± 3,87 | 35,12 ± 0,66 |
| <i>Betula litwinowii</i> | 231,28 ± 19,1 | 0,33 ± 0,05 | 0,11 ± 0,01 | 18,98 ± 2,73 | 177,08 ± 9,00 | 32,61 ± 0,68 |
| <i>Blysmus compressus</i> | 10,24 ± 0,47 | 0,04 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 2,32 ± 0,15 | 153,47 ± 3,05 | 28,04 ± 0,52 |
| <i>Botrychium lunaria</i> | 5,21 ± 0,67 | 0,12 ± 0,02 | 0,02 ± 0,00 | 4,22 ± 0,73 | 213,68 ± 11,51 | 16,56 ± 0,81 |
| <i>Briza marcowiczii</i> | 10,24 ± 0,47 | 0,04 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 2,32 ± 0,15 | 248,42 ± 10,98 | 26,45 ± 0,71 |
| <i>Calamagrostis arundinacea</i> | 35,50 ± 1,55 | 0,21 ± 0,02 | 0,07 ± 0,01 | 11,11 ± 1,25 | 160,40 ± 14,93 | 33,27 ± 0,66 |
| <i>Cardamine uliginosa</i> | 16,14 ± 1,27 | 0,40 ± 0,01 | 0,05 ± 0,00 | 15,46 ± 1,09 | 320,58 ± 20,33 | 12,34 ± 0,89 |
| <i>Carex canescens</i> | 21,09 ± 0,85 | 0,02 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 1,59 ± 0,19 | 245,56 ± 9,88 | 35,69 ± 0,66 |
| <i>Carex echinata</i> | 19,77 ± 5,98 | 0,04 ± 0,00 | 0,02 ± 0,01 | 2,38 ± 0,17 | 194,53 ± 20,52 | 62,08 ± 3,88 |
| <i>Carex nigra</i> | 27,18 ± 0,84 | 0,14 ± 0,02 | 0,05 ± 0,01 | 8,76 ± 1,01 | 202,55 ± 8,70 | 31,57 ± 0,73 |
| <i>Carex sempervirens</i> | 14,45 ± 0,58 | 0,07 ± 0,00 | 0,02 ± 0,00 | 3,45 ± 0,22 | 153,93 ± 6,07 | 34,65 ± 0,70 |
| <i>Carex umbrosa</i> | 8,13 ± 0,53 | 0,05 ± 0,00 | 0,02 ± 0,00 | 3,08 ± 0,32 | 175,22 ± 7,99 | 37,81 ± 0,59 |

| | | | | | | |
|--------------------------------|--------------|-------------|-------------|--------------|----------------|--------------|
| <i>Carum caucasicum</i> | 4,95 ± 0,13 | 0,19 ± 0,02 | 0,05 ± 0,01 | 6,85 ± 0,47 | 156,93 ± 18,18 | 25,76 ± 0,57 |
| <i>Cerastium cerastoides</i> | 2,68 ± 0,22 | 0,02 ± 0,00 | 0,00 ± 0,00 | 0,91 ± 0,16 | 237,99 ± 8,82 | 14,67 ± 0,86 |
| <i>Cirsium simplex</i> | 18,64 ± 1,27 | 0,79 ± 0,15 | 0,11 ± 0,02 | 22,32 ± 3,65 | 206,59 ± 7,85 | 14,14 ± 0,86 |
| <i>Crepis caucasica</i> | 18,62 ± 0,66 | 0,49 ± 0,04 | 0,07 ± 0,01 | 25,77 ± 1,75 | 235,91 ± 9,12 | 16,18 ± 0,39 |
| <i>Dactylorhiza euxina</i> | 28,14 ± 1,00 | 0,05 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 1,55 ± 0,08 | 334,50 ± 20,83 | 9,78 ± 0,93 |
| <i>Daphne glomerata</i> | 13,18 ± 0,78 | 0,55 ± 0,11 | 0,05 ± 0,01 | 18,71 ± 3,12 | 133,67 ± 4,73 | 30,18 ± 0,69 |
| <i>Deschampsia caespitosa</i> | 27,20 ± 1,08 | 0,26 ± 0,05 | 0,08 ± 0,02 | 10,77 ± 1,80 | 134,25 ± 8,70 | 32,05 ± 0,67 |
| <i>Deschampsia flexuosa</i> | 13,07 ± 0,65 | 0,02 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 0,76 ± 0,06 | 127,63 ± 7,88 | 38,33 ± 0,66 |
| <i>Eleocharis quinqueflora</i> | 5,22 ± 0,28 | 0,01 ± 0,00 | 0,00 ± 0,00 | 0,21 ± 0,02 | 82,26 ± 3,21 | 24,04 ± 0,76 |
| <i>Empetrum nigrum</i> | 5,55 ± 0,37 | 0,00 ± 0,00 | 0,00 ± 0,00 | 0,05 ± 0,00 | 78,68 ± 3,49 | 41,94 ± 0,56 |
| <i>Eriophorum polystachion</i> | 1,78 ± 0,09 | 0,13 ± 0,01 | 0,04 ± 0,00 | 3,67 ± 0,21 | 118,80 ± 6,43 | 33,09 ± 0,43 |
| <i>Eriophorum vaginatum</i> | 20,61 ± 0,86 | 0,13 ± 0,01 | 0,04 ± 0,00 | 3,67 ± 0,21 | 94,84 ± 2,98 | 29,20 ± 0,66 |
| <i>Euphrasia ossica</i> | 2,62 ± 0,16 | 0,01 ± 0,00 | 0,00 ± 0,00 | 0,35 ± 0,03 | 259,18 ± 12,39 | 19,17 ± 0,80 |
| <i>Festuca ovina</i> | 10,86 ± 0,50 | 0,01 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 0,69 ± 0,03 | 111,22 ± 4,94 | 46,05 ± 0,55 |
| <i>Festuca varia</i> | 44,58 ± 0,81 | 0,17 ± 0,02 | 0,08 ± 0,00 | 3,85 ± 0,25 | 51,23 ± 2,78 | 44,82 ± 0,54 |
| <i>Gentiana pyrenaica</i> | 1,79 ± 0,17 | 0,01 ± 0,00 | 0,00 ± 0,00 | 0,29 ± 0,03 | 160,69 ± 8,22 | 23,19 ± 0,81 |
| <i>Gentiana septemfida</i> | 15,71 ± 0,85 | 0,05 ± 0,01 | 0,01 ± 0,00 | 1,86 ± 0,17 | 243,05 ± 13,65 | 16,96 ± 0,90 |
| <i>Geranium sylvaticum</i> | 39,67 ± 1,55 | 0,76 ± 0,11 | 0,14 ± 0,02 | 46,34 ± 5,27 | 332,76 ± 20,42 | 18,86 ± 0,85 |
| <i>Hieracium laevigatum</i> | 18,28 ± 1,00 | 0,41 ± 0,04 | 0,06 ± 0,01 | 20,71 ± 1,50 | 380,12 ± 40,22 | 14,81 ± 0,81 |
| <i>Hyalopoa pontica</i> | 10,15 ± 0,69 | 0,05 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 2,58 ± 0,22 | 245,61 ± 13,76 | 23,54 ± 0,73 |
| <i>Juncus articulatus</i> | 14,62 ± 0,45 | 0,04 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 1,26 ± 0,20 | 127,90 ± 15,40 | 23,46 ± 0,17 |
| <i>Leontodon hispidus</i> | 5,50 ± 0,48 | 0,20 ± 0,02 | 0,03 ± 0,00 | 8,45 ± 0,68 | 275,23 ± 16,73 | 15,85 ± 0,82 |

| | | | | | | |
|---------------------------------|--------------|-------------|-------------|--------------|----------------|--------------|
| <i>Ligularia sibirica</i> | 22,85 ± 0,73 | 1,47 ± 0,16 | 0,29 ± 0,04 | 65,83 ± 6,53 | 231,21 ± 9,48 | 19,90 ± 0,77 |
| <i>Luzula multiflora</i> | 8,94 ± 0,42 | 0,04 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 2,47 ± 0,21 | 264,99 ± 31,42 | 24,49 ± 0,58 |
| <i>Lycopodium alpinum</i> | 7,50 ± 0,33 | 0,01 ± 0,00 | 0,00 ± 0,00 | 4,00 ± 0,00 | 1,45 ± 0,00 | 27,60 ± 0,71 |
| <i>Nardus stricta</i> | 17,72 ± 0,77 | 0,02 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 0,77 ± 0,05 | 84,05 ± 3,95 | 42,03 ± 0,60 |
| <i>Parnassia palustris</i> | 5,35 ± 0,29 | 0,03 ± 0,00 | 0,00 ± 0,00 | 1,61 ± 0,21 | 438,07 ± 28,09 | 12,85 ± 0,87 |
| <i>Pedicularis condensata</i> | 17,47 ± 0,95 | 0,40 ± 0,06 | 0,10 ± 0,02 | 16,49 ± 1,67 | 189,29 ± 16,30 | 24,60 ± 0,73 |
| <i>Pedicularis nordmannina</i> | 2,87 ± 0,17 | 0,08 ± 0,01 | 0,02 ± 0,00 | 3,73 ± 0,49 | 234,24 ± 17,11 | 20,07 ± 0,78 |
| <i>Phleum alpinum</i> | 18,39 ± 0,95 | 0,00 ± 0,00 | 0,00 ± 0,00 | 0,04 ± 0,01 | 170,43 ± 7,78 | 36,21 ± 0,60 |
| <i>Pinguicula vulgaris</i> | 1,37 ± 0,09 | 0,38 ± 0,03 | 0,08 ± 0,01 | 9,34 ± 0,62 | 114,07 ± 3,78 | 21,60 ± 0,83 |
| <i>Poa pratensis</i> | 11,52 ± 0,52 | 0,11 ± 0,01 | 0,02 ± 0,00 | 9,05 ± 0,89 | 240,38 ± 7,08 | 17,22 ± 0,78 |
| <i>Polygonum bistorta</i> | 7,46 ± 0,77 | 0,93 ± 0,06 | 0,18 ± 0,01 | 29,38 ± 2,16 | 166,24 ± 10,15 | 19,26 ± 0,81 |
| <i>Polygonum viviparum</i> | 9,28 ± 0,41 | 0,12 ± 0,01 | 0,03 ± 0,00 | 3,17 ± 0,64 | 128,81 ± 20,28 | 20,73 ± 0,77 |
| <i>Potentilla erecta</i> | 9,38 ± 0,44 | 0,05 ± 0,01 | 0,01 ± 0,00 | 3,53 ± 0,42 | 246,55 ± 12,30 | 27,99 ± 0,73 |
| <i>Primula auriculata</i> | 10,27 ± 0,72 | 0,52 ± 0,03 | 0,06 ± 0,00 | 17,66 ± 1,15 | 277,88 ± 14,64 | 12,34 ± 0,86 |
| <i>Ranunculus oreophilus</i> | 5,89 ± 0,38 | 0,14 ± 0,03 | 0,03 ± 0,01 | 4,34 ± 0,86 | 162,07 ± 7,82 | 19,70 ± 0,80 |
| <i>Rhinanthus minor</i> | 16,11 ± 0,96 | 0,04 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 1,49 ± 0,15 | 250,49 ± 10,55 | 14,58 ± 0,85 |
| <i>Selaginella selaginoides</i> | 3,94 ± 0,31 | 0,00 ± 0,00 | 0,00 ± 0,00 | 0,37 ± 0,00 | 488,78 ± 12,67 | 25,34 ± 0,83 |
| <i>Seseli alpinum</i> | 9,80 ± 0,52 | 0,19 ± 0,02 | 0,05 ± 0,01 | 10,32 ± 0,82 | 205,52 ± 11,58 | 27,70 ± -,72 |
| <i>Sibbaldia procumbens</i> | 6,12 ± 0,32 | 0,92 ± 0,01 | 0,07 ± 0,00 | 3,90 ± 0,45 | 190,93 ± 6,84 | 28,94 ± 0,67 |
| <i>Solidago virgaurea</i> | 21,21 ± 1,04 | 0,20 ± 0,02 | 0,04 ± 0,00 | 12,01 ± 1,07 | 343,19 ± 36,61 | 18,67 ± 0,80 |
| <i>Swertia iberica</i> | 28,78 ± 1,28 | 1,58 ± 0,16 | 0,24 ± 0,02 | 58,63 ± 5,01 | 246,25 ± 9,35 | 15,43 ± 0,84 |
| <i>Trifolium ambiguum</i> | 12,20 ± 0,61 | 0,14 ± 0,01 | 0,04 ± 0,00 | 9,93 ± 0,70 | 253,94 ± 7,83 | 27,16 ± 0,74 |

| | | | | | | |
|------------------------------|--------------|-------------|-------------|--------------|----------------|--------------|
| <i>Trifolium badium</i> | 12,40 ± 0,64 | 0,15 ± 0,01 | 0,04 ± 0,00 | 11,54 ± 0,92 | 278,55 ± 29,30 | 17,50 ± 0,27 |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | 13,88 ± 1,05 | 0,03 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 2,67 ± 0,33 | 249,26 ± 28,92 | 32,52 ± 0,64 |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | 2,53 ± 0,23 | 0,01 ± 0,00 | 0,01 ± 0,00 | 0,52 ± 0,03 | 103,78 ± 5,25 | 39,37 ± 0,51 |