

## НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

**СОСТАВ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ СУБАЛЬПИЙСКОГО  
ВЫСОКОТРАВЬЯ В ТЕБЕРДИНСКОМ НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ**

Давут Меретгелдиевич Гулов<sup>1,2</sup>, Владимир Гертудович  
Онипченко<sup>1,3,4</sup>, Василий Борисович Мартыненко<sup>2</sup>, Николай Иванович  
Федоров<sup>2</sup>, Оксана Анатольевна Логвиненко<sup>4</sup>, Унух Бекирович Узденов<sup>4</sup>,  
Ольга Петровна Хубиева<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

<sup>2</sup> Институт биологии УФИЦ РАН

<sup>3</sup> Тебердинский национальный парк

<sup>4</sup> Карачаево-Черкесский государственный университет им. У.Д. Алиева

<sup>5</sup> Северо-Кавказская государственная академия

**Автор, ответственный за переписку:** Владимир Гертудович Онипченко,  
vonipchenko@mail.ru

**Аннотация.** Исследован состав надземной фитомассы наиболее продуктивных сообществ высокогорий в Тебердинском национальном парке – субальпийского высокоотравья. Надземная биомасса составила в среднем  $813 \pm 134$  г/м<sup>2</sup>, абсолютно преобладали виды разнотравья (77%), роль злаков невелика (22%), остальные группы сосудистых растений, мхи и лишайники очень редки. Сообщества отличаются полидоминантной структурой, наибольшую надземную биомассу образуют *Angelica tatiana* (20,3%), *Milium effusum* (13,4%), *Ligusticum alatum* (12,9%), *Cephalaria gigantea* (9,5%), *Rumex alpinus* (6,0%), *Heracleum asper* (5,6%). Запасы надземной мортмассы незначительны ( $280 \pm 18$  г/м<sup>2</sup>), что свидетельствует о высокой скорости разложения и интенсивном биологическом круговороте.

**Ключевые слова:** субальпийское высокоотравье, Кавказ, надземная биомасса, продукция, разложение, Ариасеа

**Финансирование.** Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 19-14-00038п). Авторы выражают благодарность В.В.Акатову за ценные замечания и обсуждение.

**Для цитирования:** Гулов Д.М., Онипченко В.Г., Мартыненко В.Б., Федоров Н.И., Логвиненко О.А., Узденов У.Б., Хубиева О.П. Состав надземной фитомассы субальпийского высокоотравья в Тебердинском национальном парке // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2022. Т. 127. Вып. 5. С. 46–53.

## ORIGINAL ARTICLE

**COMPOSITION OF ABOVEGROUND PHYTOMASS OF SUBALPINE  
TALLGRASS IN TEBERDINSKY NATIONAL PARK**

Davut Meretgeldievich Gulov<sup>1,2</sup>, Vladimir Gertrudovich Onipchenko<sup>1,3,4</sup>, Vasily  
Borisovich Martynenko<sup>2</sup>, Nikolai Ivanovich Fedorov<sup>2</sup>, Oksana Anatolievna  
Logvinenko<sup>4</sup>, Unukh Bekirovich Uzdenov<sup>4</sup>, Olga Petrovna Hubieva<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Moscow State University named after M.V. Lomonosov

<sup>2</sup> Institute of Biology of the UFIC RAS

<sup>3</sup> Teberdinsky National Park

<sup>4</sup> Karachay-Cherkess State University named after U.D. Aliyev

<sup>5</sup> North Caucasian State Academy

**The author responsible for the correspondence:** Vladimir Gertrudovich Onipchenko, vonipchenko@mail.ru

**Annotation.** The composition of the aboveground phytomass of the most productive communities of the highlands in the Teberdinsky National Park – the subalpine tallgrass – has been studied. The aboveground biomass averaged  $813 \pm 134 \text{ g/m}^2$ , the species of various forbs absolutely prevailed (77%), the role of grasses is small (22%), the remaining groups of vascular plants, mosses and lichens are very rare. Communities differ in polydominant structure, the largest aboveground biomass is formed by *Angelica tatarica* (20.3%), *Milium effusum* (13.4%), *Ligusticum alatum* (12.9%), *Cephalaria gigantea* (9.5%), *Rumex alpinus* (6.0%), *Heraculum asper* (5.6%). The reserves of aboveground biomass are insignificant ( $280 \pm 18 \text{ g/m}^2$ ), which indicates a high rate of decomposition and an intensive biological cycle small.

**Keywords:** subalpine tall herbs, the Caucasus, aboveground biomass, production, decomposition, Apiaceae

**Financial Support.** The work was carried out with the financial support of the Russian Science Foundation (project 19-14-00038p). The authors express their gratitude to V.V.Akatov for valuable comments and discussion.

**For citation:** Gulov D.M., Onipchenko V.G., Martynenko V.B., Fedorov N.I., Logvinenko O.A., Uzdinov U.B., Khubieva O.P. Composition of aboveground phytomass of subalpine tallgrass in Teberdinsky National Park // Byul. MOIP. Otd. biol. 2022. T. 127. Vyp 5. S 46–53.

Несмотря на относительно невысокое экономическое значение высокогорных экосистем, они остаются важной неотъемлемой частью биосферы. Субальпийские высокогорья 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). Становится очевидной необходимость детального изучения их продукции и функционального разнообразия.

Многие исследователи Кавказа отмечали особый тип растительности, характерный именно для субальпийского пояса – субальпийское высокогорье (Панютин, 1939; Гроссгейм, 1948; Колаковский, 1961; Гагнидзе, 1974; Pavlov, 2004), сходное по филогенетической структуре (доминирование разнотравья – представителей Apiaceae, Polygonaceae, Asteraceae, Rosaceae) с высокогорными сообществами Дальнего Востока России (Морозов, 1994).

Высокогорные сообщества Кавказа развиваются в отрицательных элементах мезорельефа, преимущественно по днищам долин в высотном интервале 1500–2600 м над ур. моря. Для почв этих сообществ характерно высокое содержание элементов минерального питания (Волков, 1999) за счет поступления веществ со склонов и от-

ложений экскрементов скота при интенсивном выпасе. В этих травяных растительных сообществах доминируют крупнолистные корневищные травы, например виды родов *Heracleum*, *Angelica*, *Ligusticum*, *Chaerophyllum*, а также *Anthriscus silvestris*, *Telekia speciosa*, *Senecio* spp., *Campanula* spp. и др. (Панютин, 1939; Колаковский, 1961; Гулисашвили и др., 1975; Onipchenko, 2002). В субальпийском поясе часто развиваются различные типы вторичного (рудерального) высокогорья с участием *Rumex alpinus*, *Veratrum album* и др. (Колаковский, 1961). Высокогорья образуют высокие (до 2–3 м) сомкнутые (проективное покрытие обычно выше 95%) травостои. В их видовое разнообразие большой вклад вносят и более низкорослые виды сосудистых растений под пологом доминантов (Гроссгейм, 1948; Колаковский, 1961). Однако в связи с высокой сомкнутостью травостоев мхи и лишайники не принимают существенного участия в сложении этих растительных сообществ (Onipchenko, 2002).

Высокогорные сообщества имеют максимальную среди других высокогорных сообществ надземную продукцию, однако количественные данные практически отсутствуют (Нахуцришвили и др., 1980; Базилевич, 1993; Дзыбов, 2013). Подземная продукция этих сообществ также весьма значительна (Onipchenko и др., 2021). Интересно отметить, что доминирующие виды высокогорья

часто показывают хорошо выраженную стратегию конкурентности в системе трехкомпонентных стратегий Ф. Грайма (Дудова и др. 2019).

В связи с практической неизученностью видовой структуры уникальных высокотравных сообществ целью настоящей работы стало изучение состава надземной фитомассы этих сообществ, выделение доминирующих видов и оценка соотношения между основными компонентами надземной фитомассы.

### Материалы и методика

Район исследования на Северо-Западном Кавказе располагался в нескольких ущельях Тебердинского национального парка (ущелья Малая Хатипара, Алибек, Домбай, Хаджибей), Карачаево-Черкесская Республика, Россия. Сборы проведены на высоте 1500–2600 м над ур. моря.

По эколого-флористической классификации 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 *Anthriscosylvestris-Rumicetum alpini* отмечено 69 видов сосудистых растений, а для *Cephalario giganteae-Ligusticetum alani* – 77 видов (Onipchenko, 2002).

Исследование надземной фитомассы проведено в полевые сезоны 2021–2022 гг. В четырех ущельях были заложены пробные площади, на которых располагали укусные площадки 0,0625 м<sup>2</sup> (со сторонами 25×25 см), заложенные по линейным трансектам через случайные промежутки. Мы используем термин «фитомасса» для обозначения живых (зеленых) и отмерших (ветошь) органов растений как прикрепленных, так и лежащих на поверхности почвы (биомасса + мортмасса), согласно Международной биологической программе (Гришина, 1974). С укусных площадок срезали надземную фитомассу и отбирали ветошь на уровне почвы. Всего срезано 100 укусов. Укусы в свежем виде разбирали по видам, а также выделяли фракции ветоши (прошлых лет) и мохообразных. Пожелтевшие листья (ветошь текущего года) прибавляли к зеленой массе соответствующего вида для более адекватной оценки надземной продукции.

После разбора по видам и фракциям образцы помещали в бумажные пакеты и после подсушивания на воздухе помещали в сушильные шкафы, доводя до постоянного веса (обычно не менее 36 ч при 80 °С, крупные фракции выдерживали

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). Все полученные значения пересчитаны на площадь 1 м<sup>2</sup>. Номенклатура дана по списку видов Тебердинского заповедника (Онипченко и др., 2011). Базовые статистические расчеты проведены в программе Statistica12.

### Результаты

Всего на 100 площадках отмечены 77 видов сосудистых растений. Биомасса составила 813 ± 134 г/м<sup>2</sup> (среднее и его ошибка, здесь и далее), ветошь прошлых лет (мортмасса) 280 ± 18 г/м<sup>2</sup>, общая надземная фитомасса 1093 ± 135 г/м<sup>2</sup>. Эпигейные лишайники в пробах полностью отсутствовали, мохообразные встречались крайне редко (0,22 ± 0,21 г/м<sup>2</sup>).

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

Соотношение основных функциональных групп сосудистых растений показывает четкую принадлежность субальпийского высокотравья к разнотравным сообществам с резким преобладанием небобовых двудольных (таблица). Разнотравье образует около 77% надземной биомассы, злаки 22%, роль бобовых и осоковых незначительна (<1%). Высокую надземную биомассу определяет разнотравье, коэффициент детерминации общей биомассы за счет биомассы разнотравья составляет 98% ( $p < 0,001$ ).

Видовой состав надземной биомассы сосудистых растений свидетельствует об отсутствии абсолютных доминантов (> 50% надземной фитомассы) и полидоминантом характере изуча-

**Состав надземной фитомассы субальпийского высокоотравья (г/м<sup>2</sup>, n = 00)**

Надземная биомасса	Среднее	Ошибка	Минимум	Максимум
Бобовые	5,7	2,4	0,0	172
Злаки	180,6	17,5	0,0	1028
Осоки	3,7	3,1	0,0	304
Разнотравье	623	135	0,0	12509
Биомасса сосудистых растений	813	134	51	12516
Мохообразные	0,22	0,21	0,0	20,8
Ветошь (мортмасса)	281	18	22	939
Фитомасса общая	1094	140	278	13340

емых сообществ. Абсолютное доминирование часто встречалось в пределах отдельных площадок, размеры которых сопоставимы с размерами крупных особей субальпийских растений. В целом к доминантам, т.е. видам, образующим более 5% надземной массы (по: Работнов, 1984), можно отнести 6 видов: *Angelica tatianae* (20,3%), *Milium effusum* (13,4%), *Ligusticum alatum* (12,9%), *Cephalaria gigantea* (9,5%), *Rumex alpinus* (6,0%), *Heracleum asper* (5,6%). Ранговое распределение видов по биомассе имеет пологий характер (рисунок) с большим числом редких видов, каждый из которых образует менее 0,1% надземной биомассы (36 видов). Ведущее семейство цветковых растений в изучаемом сообществе – зонтичные (Apiaceae). В наших укосах они представлены 11 видами, в сумме образующими 42,5% общей биомассы цветковых растений!

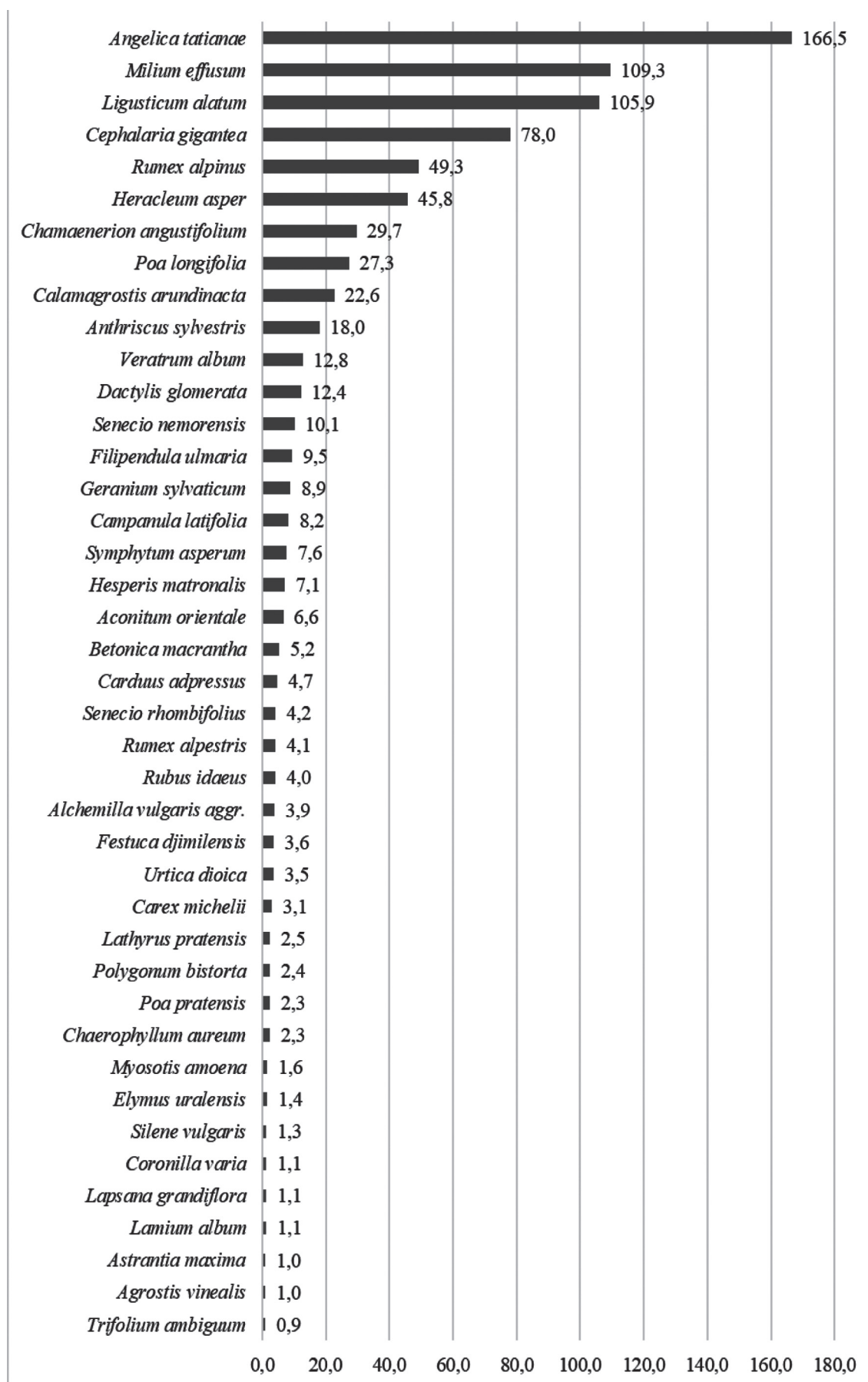
Число видов сосудистых растений, отмеченных на укосных площадках варьировало от 2 до 13, в среднем  $5,9 \pm 0,3$ . На основании собранного нами материала не выявлено значимой связи между надземной продукцией и видовым богатством (данные не приводятся).

**Обсуждение результатов**

В результате исследования нами впервые получены оценки состава фитомассы сообществ субальпийского высокоотравья. Выявленная нами величина надземной биомассы ( $813 \pm 134$  г/м<sup>2</sup>) может служить оценкой минимальной надземной продукции (все травянистые растения высокоотравья ежегодно целиком обновляют свои надземные органы). Эта величина позволяет рассматривать изучаемые сообщества как высокопродуктивные травяные экосистемы (Работнов, 1974). Их надземная биомасса существенно превышает тако-

вую 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). Обычно субальпийские луга Кавказа значительно менее продуктивны, чем изученные высокоотравные сообщества. В Азербайджане запасы надземной биомассы лугов этого типа достигали 350 г/м<sup>2</sup> (Вагабов, 1977), в Армении – 370 г/м<sup>2</sup> (Магакьян, Мириманова, 1951). Наиболее продуктивные гераниево-копеечниковые луга альпийского пояса имеют показатели, сходные с приведенными величинами (Онипченко, 1990). В то же время крупнотравье лесного пояса и высокоотравье субальпийского пояса на Западном Кавказе могут образовывать большую биомассу – более 1000 г/м<sup>2</sup> (Акатов, Акатова, 2016; личное сообщение).

По своему филогенетическому составу высокоотравье Кавказа сходно с крупнотравными сообществами Дальнего Востока России, доминируют крупные травы из семейств Apiaceae, Asteraceae, Rosaceae, Polygonaceae (Морозов, 1994). Интересно отметить, что по числу отмеченных видов в составе флороценотического комплекса субальпийского высокоотравья Кавказа Р.И. Гагнидзе (1974) отмечает преобладание Asteraceae (Apiaceae – на втором месте), в то время как в нашем случае и по надземной биомассе, и по числу видов на первое место выходят Apiaceae (11 видов против 7 у сложноцветных). Однако крупнотравные сообщества чаще превышают исследованные по надземной биомассе, которая может достигать на Камчатке 916 г/м<sup>2</sup>, а на Сахалине 1457 г/м<sup>2</sup> (Морозов, 1994). Высокоотравье в Тебердинском национальном парке также существенно уступает по продукции внетропическим



Надземная биомасса растений субальпийского высокоотравья в порядке убывания участия видов (г/м<sup>2</sup>).  
Показаны виды, образующие более 0,1% надземной биомассы

травяным сообществам Евразии (тростниковым зарослям), где надземная продукция достигает  $1940 \text{ г/м}^2$  (пойма р. Чу в Казахстане) (Демина и др., 1973) и даже  $4100 \text{ г/м}^2$  (пойма р. Амударья в Туркмении) (Гладышев, 1969).

Изученные нами сообщества отличаются высокой скоростью биологического круговорота, о

чем свидетельствуют низкое отношение мортмассы к биомассе и высокий коэффициент разложения. По этим показателям они близки к дальневосточному крупнотравью (Морозов, 1994).

Таким образом, изученное нами субальпийское высокотравье – наиболее продуктивные травяные сообщества высокогорий Кавказа.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В., Акатова Т.В. Уровень доминирования в травяных сообществах с разными моделями организации // Сборник научных трудов ГНБС. 2016. Т. 143. С. 16–24.
- Базилевич Н.И., Давыдова М.В., Яшина А.В. Трансформация горных экосистем Большого Кавказа под влиянием хозяйственной деятельности. М., 1987. 160 с.
- Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М., 1993.
- Богатырев Л.Г., Телеснина В.М. Словарь терминов и показателей, используемых при изучении биологического круговорота. М., 2010. 184 с.
- Вагабов З.В. Фитомасса луговой растительности Малого Кавказа (в пределах Азербайджана) // Проблемы ботаники. Т. 13. Баку, 1977. С. 66–69.
- Волков А.В. Зависимость свойств высокогорных почв от от растительности и положения в рельефе / В кн. Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации // Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника, вып. 15. Отв. ред. В.Н. Павлов. М., 1999. С. 14–40.
- 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.
- Гагнидзе Р.И. Ботанико-географический анализ флорценоотического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа. Тбилиси, 1974. 228 с.
- Гладышев А.И. Количественная характеристика и биологическая продуктивность тростниковой ассоциации в пойме среднего течения Амударья // Изв. АН Туркменской ССР, серия биол. науки. 1969. N 4. С. 68–71.
- Гришина Л.А. Биологический круговорот и его роль в почвообразованию М., 1974. 128 с.
- Гришина Л.А. Гумусообразование и гумусное состояние почв М., 1986. 244 с.
- Гроссгейм А.А. Растительный покров Кавказа. М., 1948. 268 с.
- Гулисашвили В.З., Махатадзе Л.Б., Прилипко Л.И. Растительность Кавказа. М., 1975. 235 с.
- Демина О.М., Харламова Э.И., Янгальчева Л.Х. Стационарные исследования луговой растительности в низовьях реки Чу // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 6. С. 806–814.
- Дзыбов Д.С. Флора и растительность Карачаево-Черкесии. Ставрополь, 2013. 424 с.
- Дудова К.В., Джатдоева Т.М., Дудов С.В., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Онипченко В.Г. Конкурентная стратегия растений субальпийского высокотравья Северо-Западного Кавказа // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2019. Т. 74. № 3. С. 179–187.
- Колаковский А.А. Растительный мир Колхиды. М., 1961. 582 с.
- Магакьян А.К., Мириманова Л.С. Фрагменты субальпийского высокотравья в Ахтинском районе Армянской ССР // Тр. Ереванского зооветеринарного института. 1951. Вып. 13. С. 197–206.
- Маилов А.И. Биологический круговорот органической массы, азота и зольных элементов на горных послелесных лугах Талыша Азербайджанской ССР // Проблемы ботаники. 1979. Т. 14. Вып. 1. С. 151–156.
- Морозов В.Л. Феномен природы – крупнотравье. М., 1994. 228 с.
- Нахуцришвили Г.Ш., Чхиквадзе А.К., Хецуриани Л.Д. Продуктивность высокогорных травяных сообществ Центрального Кавказа. Тбилиси, 1980. 152 с.
- Онипченко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. № 6. С. 52–62.
- Панютин П.С. Высокотравье Западного Кавказа // Изв. Гос. геогр. об-ва. 1939. Т. 71. № 9. С. 1339–1351.
- Работнов Т.А. Луговедение. М., 1974. 384 с.
- 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.
- Körner C. Alpine plant life / Ed. Berlin, 2003. 345 p.
- 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.
- Onipchenko V. G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the northwestern Caucasus. Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübel. 2002. N 130.
- 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.
- 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.

## REFERENCES

- Akatov V.V., Akatova T.V. Uroven' dominirovaniya v travyanykh soobshchestvakh s raznymi modelyami organizatsii // Sbornik nauchnykh trudov GNBS. 2016. T. 143. P. 16–24.
- Bazilevich N.I., Davydova M.V., Yashina A.V. Transformatsiya gornyykh ekosistem Bol'shogo Kavkaza pod vliyaniem khozyaistvennoi deyatel'nosti. M., 1987. 160 p.
- Bazilevich N.I. Biologicheskaya produktivnost' ekosistem Severnoi Evrazii. M., 1993.
- Bogatyrev L.G., Telesnina V.M. Slovar' terminov i pokazatelei, ispol'zuemykh pri izuchenii biologicheskogo krugovorota. M., 2010. 184 p.
- Vagabov Z.V. Fitomassa lugovoi rastitel'nosti Malogo Kavkaza (v predelakh Azerbaidzhana) // Problemy botaniki. T. 13. Baku, 1977. P. 66–69.
- Volkov A.V. Zavisimost' svoystv vysokogornyykh pochv ot rastitel'nosti i polozheniya v rel'efe / V kn. Vysokogornyye ekosistemy Teberdinskogo zapovednika: sostav, struktura i eksperimental'nyi analiz mekhanizmov organizatsii // Tr. Teberdinskogo gos. biosfernogo zapovednika, vyp. 15. Otv. red. V.N. Pavlov. M., 1999. P. 14–40.
- Voskanyan V.E., Ziroyan A.N. Produktivnost' i fitomassa osnovnykh soobshchestv yuzhnogo makrosklona gory Aragats // Problemy botaniki. 1979. T. 14. Vyp. 1. P. 144–147.
- Gagnidze R.I. Botaniko-geograficheskii analiz florotsenoticheskogo kompleksa subal'piiskogo vysokotrav'ya Kavkaza. Tbilisi, 1974. 228 p.
- Gladyshev A.I. Kolichestvennaya kharakteristika i biologicheskaya produktivnost' trostnikovoi assotsiatsii v poime srednego techeniya Amudar'i // Izvestiya AN Turkmenskoi SSR, seriya biol. nauki. 1969. № 4. P. 68–71.
- Grishina L.A. Biologicheskii krugovorot i ego rol' v pochvoobrazovaniiyu M., 1974. 128 p.
- Grishina L.A. Gumusoobrazovanie i gumusnoe sostoyanie pochv M., 1986. 244 s.
- Grossgeim A.A. Rastitel'nyi pokrov Kavkaza. M., 1948. 268 p.
- Gulisashvili V.Z., Makhatadze L.B., Prilipko L.I. Rastitel'nost' Kavkaza. M., 1975. 235 p.
- Demina O.M., Kharlamova E.I., Yangalycheva L.Kh. 1973. Statsionarnyye issledovaniya lugovoi rastitel'nosti v nizov'yakh reki Chu // Bot. zh. T. 58. № 6. 806–814 p.
- Dzybov D.S. Flora i rastitel'nost' Karachaevo-Cherkessii. Stavropol', 2013. 424 p.
- Dudova, K.V., Dzhathoeva, T.M., Dudov, S.V., Akhmetzhanova, A.A., Tekeev, D.K., Onipchenko, V.G. Konkurentnaya strategiya rastenii subal'piiskogo vysokotrav'ya Severo-Zapadnogo Kavkaza // Vestnik Moskovskogo universiteta. Ser. 16. Biologiya. 2019. Vol. 74. № 3. P. 179–187.
- Kolakovskii A.A. Rastitel'nyi mir Kolkhidy. M., 1961. 582 s.
- Magak'yan A.K., Mirimanova L.S. Fragmenty subal'piiskogo vysokotrav'ya v Akhtinskom raione Armyskoi SSR // Tr. Erevanskogo zooveterinarnogo instituta. 1951. Vyp. 13. P. 197–206.
- Mailov A.I. Biologicheskii krugovorot organicheskoi massy, azota i zol'nykh elementov na gornyykh poslelesnykh lugakh Talysa Azerbaidzhanskoi SSR // Problemy botaniki. 1979. T. 14. Vyp. 1. P. 151–156.
- Morozov V.L. Fenomen prirody – krupnotrav'e. M., 1994. 228 s.
- Nakhutsrishvili G.Sh., Chkhikvadze A.K., Khetsuriani L.D. Produktivnost' vysokogornyykh travyanykh soobshchestv Tsentral'nogo Kavkaza. Tbilisi, 1980. 152 p.
- Onipchenko V.G. Fitomassa al'piiskikh soobshchestv severo-zapadnogo Kavkaza // Byul. MOIP. Otd. biol. 1990. T. 95. N 6. P. 52–62.
- Panyutin P.S. Vysokotrav'e Zapadnogo Kavkaza // Izv. Gos. geogr. ob-va. 1939. T. 71. № 9. P. 1339–1351.
- Rabotnov T.A. Lugovedenie. M., 1974. 384 s.
- Bowman W.D., Fisk M.C. Primary production // In: Structure and function of an alpine ecosystem: Niwot Ridge, Colorado (ed. W.D. Bowman, T.R. Seastedt). Oxford, 2001, p. 177–197
- Körner C. Alpine plant life / Ed. Berlin, 2003. 345 p.
- 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.
- Onipchenko V. G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the northwestern Caucasus. Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübel. 2002. N 130.
- Pavlov V.N. Plant geographical description of the area / Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus (ed. Onipchenko V.G.). Dordrecht, 2004. P. 25–54.
- 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.

**Информация об авторах**

Гулов Давут Меретгелдиевич – мл. науч. сотр. кафедры экологии и географии растений Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, аспирант Уфимского института биологии УФИЦ РАН (davut.gulov.96@mail.ru)

Онипченко Владимир Гертудович – зав. кафедрой экологии и географии растений Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, профессор Карачаево-Черкесского государственного университета им. У.Д. Алиева, глав.

науч. сотр. Тебердинского национального парка докт. биол. наук (vonipchenko@mail.ru);

Мартыненко Василий Борисович – исполняющий обязанности руководителя Уфимского федерального исследовательского центра РАН, докт. биол. наук (vb-mart@mail.ru);

Федоров Николай Иванович – зав. лабораторией экологии растительных ресурсов Уфимского института биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, докт. биол. наук (fedorov@anrb.ru);

Логвиненко Оксана Анатolieвна – преподаватель Карачаево-Черкесского государственного университета им. У.Д. Алиева, канд. биол. наук (logvinenko09@mail.ru);

Узденов Унух Бекирович – зав. кафедрой биологии и химии Карачаево-Черкесского государственного университета им. У.Д. Алиева, канд. биол. наук (uunuh@mail.ru)

Хубиева Ольга Петровна – преподаватель Северо-Кавказской государственной академии, канд. биол. наук (oxubieva@mail.ru)

### **Вклад авторов**

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

### **Contribution of the authors**

the authors contributed equally to this article..

### **Конфликт интересов**

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### **Conflicts of interests**

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 19.09.2022; одобрена после рецензирования 08.10.2022; принята к публикации 26.10.2022.

The article was submitted 19.09.2022; approved after reviewing 08.10.2022; accepted for publication 26.10.2022.