

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 581.5:574

СОСТАВ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ СУБАЛЬПЬИНСКИХ БОЛОТ В ТЕБЕРДИНСКОМ НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ

Давут Меретгелдиевич Гулов^{1,2}, Николай Иванович Федоров², Оксана Анатолиевна Логвиненко⁴, Владимир Гертрудович Онипченко^{1,3,4}

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

² Институт биологии УФИЦ РАН

³ Тебердинский национальный парк

⁴ Карачаево-Черкесский государственный университет им. У.Д. Алиева

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

Аннотация. Исследован состав надземной фитомассы уникальных субальпийских болот в Тебердинском национальном парке. Надземная биомасса сосудистых растений составила в среднем 264 ± 12 г/м², преобладали такие виды, как осоковые и ситниковые (41%), значительна роль разнотравья (37%) и злаков (21%), остальные группы сосудистых растений и лишайники очень редки. Мохообразные составляли 31,6% общей фитомассы (с мортмассой), встречались как сфагновые, так и гипновые мхи. Сообщества отличаются полидоминантной структурой, наибольшую надземную биомассу образуют *Carex nigra* (26,1%), *Nardus stricta* (15,8%), *Cirsium simplex* (13,4%), *Primula auriculata* (6,7%), *Blysmus compressus* (5,2%), *Swertia iberica* (5,2%). Запасы надземной мортмассы незначительны (168 ± 12 г/м²), что свидетельствует о высокой скорости разложения и интенсивном биологическом круговороте. Флористический состав и состав надземной биомассы с преобладанием травянистых растений над мхами и осоковых среди сосудистых растений подтверждают отнесение изученных сообществ к осоко-гипновому типу низинных болот.

Ключевые слова: субальпийское низинное болото, Кавказ, надземная биомасса, продукция, разложение, Сурегасеае

DOI: 10.55959/MSU0027-1403-BB-2023-128-4-27-37

Благодарности. Авторы выражают благодарность Е.А. Игнатовой за определение мхов и В.В. Акатову за ценные замечания к тексту.

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 19-14-00038п).

Для цитирования: Гулов Д.М., Федоров Н.И., Логвиненко О.А., Онипченко В.Г. Состав надземной фитомассы субальпийских болот в Тебердинском национальном парке // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2023. Т. 128. Вып. 4. С. 27–37.

ORIGINAL ARTICLE

COMPOSITION OF ABOVEGROUND PHYTOMASS OF SUBALPINE FENS IN TEBERDINSKY NATIONAL PARK**Davut Meretgeldievich Gulov^{1,2}, Nikolai Ivanovich Fedorov², Oksana Anatolievna Logvinenko⁴, Vladimir Gertrudovich Onipchenko^{1,3,4}**¹ Moscow State Lomonosov University² Institute of Biology of the UFIC RAS: Republic of Bashkortostan³ Teberdinsky National Park: KCR⁴ Karachay-Cherkess State University named after U.D. Aliyev**Corresponding author:** Vladimir Gertrudovich Onipchenko, vonipchenko@mail.ru

Abstract. The composition of the aboveground phytomass of unique subalpine plant community Teberdinsky National Park – the subalpine fens – has been studied. The aboveground vascular plant biomass averaged $264 \pm 12 \text{ g/m}^2$, the species of Cyperaceae prevailed (41%), the role of forbs (37%) and grasses (21%) is smaller, the remaining groups of vascular plants and lichens are very rare. Bryophytes are abundant (31,2% of total aboveground phytomass). Communities have polydominant structure, the largest aboveground biomass is formed by *Carex nigra* (26,1%), *Nardus stricta* (15,8%), *Cirsium simplex* (13,4%), *Primula auriculata* (6,7%), *Blysmus compressus* (5,2%), *Swertia iberica* (5,2%). Mortmass store is relatively small ($168 \pm 12 \text{ g/m}^2$), which indicates a high rate of decomposition and an intensive biological cycle.

Keywords: subalpine fen, the Caucasus, aboveground biomass, production, decomposition, Cyperaceae

Acknowledgements. The authors express their gratitude to E.A. Ignatova for moss identification and V.V. Akatov for useful comments.

Financial Support. The work was carried out with the financial support of the Russian Science Foundation (project 19-14-00038p).

For citation: Gulov D.M., Fedorov N.I., Logvinenko O.A., Onipchenko V.G. Composition of aboveground phytomass of subalpine fens in Teberdinsky National Park // Byul. MOIP. Otd. biol. 2023. T. 128. Vyp. 4. S. 27–37.

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 грунтовых вод, выклинивающихся на склонах, а также за счет хорошего увлажнения по бе-

регам горных речек и озер. В горах Кавказа болота занимают всего около 0,1% площади, встречаясь на разных высотах (600–3400 м над ур. моря), 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.

Мощность торфяной залежи на склоновых («висячих») болотах обычно небольшая (редко выше 0,5–1,0 м). Возраст нижних слоев торфа одного из исследованных болот составляет 2480 ± 102 лет, в верхней части залежи преобладает осоковый торф (Павлова, Онипченко, 1992). Показателем интенсивного биологического круговорота в субальпийских болотах Северного Кавказа может служить как высокая среди

высокогорных сообществ скорость разложения тестовых субстратов (Elumeeva et al., 2018), так и очень существенная корневая продукция растений (Онипченко и др., 2021).

По флористической классификации болотные сообщества высокогорий Кавказа относятся к классу эвтрофных болот *Scheucherio palustris* – *Caricetea fuscae* Tx. 1937 (порядок *Caricetalia fuscae* Koch 1926). Изучаемые нами болота относятся к ассоциации *Swertio ibericae*-*Caricetum nigrae* Onipchenko 2002, 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 высокогорья (*Veratrum album*, *Geranium sylvaticum*, *Nardus stricta*, *Anthoxanthum odoratum*, *Luzula multiflora*) (Onipchenko, 2002). Доминируют в этих болот, как и в болотах альпийского пояса, *Carex nigra* aggr. – вид имеющий на Кавказе много синонимов (*C. dacica* Neuff., *C. transcaucasica* Egorova и др.). Эта осока часто доминирует в высокогорных болотах Европейских Альп, где ее проективное покрытие составляет 70% (Listl, Reisch, 2012).

Изучение функционального разнообразия отдельных типов сообществ предполагает количественное описание участия видов, среди показателей участия чаще используется надземная биомасса (Онипченко и др., 2022). К сожалению, данные о видовом составе надземной биомассы высокогорных болот практически отсутствуют (см. Elumeeva et al., 2015). Общие запасы биомассы и продукция болотных экосистем исследованы несколько лучше, более детально изучены болота США, Канады, Финляндии (Vassander, 1982, Bartsch, 1985, Grigal et al., 1985, Backeus, 1990, Dyck, Shay, 1999, Moore et al., 2002). Есть сведения о продукции высокогорных болот Алтая (Косых и др. 2010). Продукция болот лучше всего исследована в Арктике, где болота играют огромную ландшафтообразующую роль (Базилиевич, 1993, Arndal et al., 2009, Callaghan et al., 2004).

Материалы и методика

Район исследования на северо-западном Кавказе расположен в нескольких долинах Тебердинского национального парка (ущелья Малая и Большая Хатипара, Муруджу, Азгек), Карачаево-Черкесская Республика, Россия. Укосы отобраны на болотах ассоциации *Swertio ibericae*-*Caricetum nigrae* на высоте 2300–2650 м над ур. моря.

Исследования надземной фитомассы проводили в течение полевых сезонов в 2021–2022 гг. Пробные участки были размещены в 4 долинах, укосные площадки размером 25×25 см (площадь 0,0625 или 1/16 м²) располагались в случайном порядке по линейным трансектам. Мы используем термин «фитомасса» для обозначения как живых (зеленых), так и отмерших (ветошь) органов растений, прикрепленных к поверхности почвы (биомасса + мортмасса), как принято в Международной биологической программе (Гришина, 1974). В общей сложности было срезано 100 укосов, которые в свежем состоянии были разобраны по видам с отделением фракций мортмассы, мхов и лишайников. Пожелтевшие листья (ветошь этого года) были добавлены к зеленой массе соответствующего вида для более полного соответствия биомассы надземной продукции.

После разбора все фракции помещали в бумажные пакеты и сушили в сушильных шкафах до постоянной массы (обычно при 80 °С в течение не менее 36 ч, крупные фракции выдерживали дольше). После сушки крупные (более 10 г) образцы взвешивали на технических весах (точность до 0,1 г), более мелкие образцы взвешивали на полуаналитических весах (точность до 0,1 мг). Все величины были выражены в граммах на 1 м². Номенклатура приведена по списку видов Тебердинского национального парка – Онипченко, Зернов (2022). Статистические расчеты выполнены в программе Statistica 12.

Результаты

В общей сложности на 100 участках были отмечены 62 вида сосудистых растений. Биомасса сосудистых растений составила 264±12 г/м² (среднее и стандартная ошибка), мортмасса (масса ветоши предыдущих лет) составила 168±11 г/м². Величина общей надземной фитомассы равнялась 631±32 г/м², при этом участие мохообразных оценено в 199 ± 33 г/м² (таблица).

Эпигейные лишайники практически полностью отсутствовали. Высшие споровые растения представлены 3 видами с низким участием (*Botrychium lunaria*, *Lycopodium alpinum*, *Selaginella selaginoides*).

Коэффициент разложения (отношение мортмассы к продукции) равен ~0,5, а величина интенсивности разложения опада (Id) составляет ~200, что позволяет охарактеризовать процесс разложения как «очень интенсивный» (Гришина, 1986), несмотря на неполное разложение и отложение торфа, в который уходит небольшая

Состав надземной фитомассы субальпийских болот ($n = 100$)

Биомасса	Содержание, г/м ²			
	среднее	ошибка	минимум	максимум
Надземная биомасса				
Древесные	3,8	2,7	0,0	260,1
Злаки	54,4	6,1	0,0	264,4
Осоковые и ситниковые	107,8	8,3	9,4	431,7
Бобовые	0,6	0,2	0,0	8,7
Разнотравье	97,5	8,4	0,0	385,4
Биомасса сосудистых растений	264,1	11,8	66,7	595,1
Мохообразные	199,5	33,4	0,0	1601,6
Ветошь (мортмасса)	167,9	11,5	18,8	633,6
Фитомасса общая	631,5	31,8	149,2	1737,0

часть продукции. Биомасса сосудистых растений на площадке положительно скоррелирована 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 биомассой сосудистых растений идет несколько менее интенсивное разложение, т.е. доминирующие виды (прежде всего, осоки) имеют более устойчивый к разложению опад.

Среди основных функциональных групп сосудистых растений изучаемых болот преобладают осоковые и ситниковые (41%), на втором месте – разнотравье (37%), на третьем – злаки (21%), роль древесных растений и бобовых очень мала (менее 2%) (рис. 1). Таким образом, по составу надземной биомассы субальпийские болота относятся к травяным осоковым (низинным) болотам.

Видовой состав надземной биомассы сосудистых растений указывает на отсутствие абсолютных доминантов (>50% надземной фитомассы) и полидоминантность изученных сообществ. Абсолютное доминирование часто встречалось в пределах отдельных площадок. К доминантам – видам, образующим >5% надземной массы (по: Работнов, 1974), можно отнести 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 носит пологий характер (рис. 2) с большим числом редких видов, каждый из которых образует <0,1% надземной

биомассы (23 вида). В изучаемом сообществе ведущее по надземной биомассе семейство цветковых растений – осоковые (Cyperaceae), оно представлено 9 видами, доля в надземной биомассе сосудистых растений 40%. 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*), редко встречаются *Dicranum bonjeanii*, *Hylocomiastrum pyrenaicum*, *Polytrichum commune*, *Sanionia uncinata*, *Scapania* sp. (номенклатура по Игнатовой и др., 2008, определения Е.А. Игнатовой).

Число видов сосудистых растений, отмеченных на укосных площадках, варьировало от 2 до 18 (в среднем $8,5 \pm 0,3$). Отмечена положительная связь между числом видов сосудистых растений на площадке и их суммарной биомассой (коэффициент корреляции Пирсона $r = +0,41$; $p < 0,001$) (рис. 3). Такой характер связи, вероятно, обусловлен отсутствием очень крупных растений и участков с очень высокой биомассой, что отмечается, например, для высококочных сообществ (Гулов и др., 2022).

Обсуждение

В результате проведенного нами исследования получен состав фитомассы сообществ субальпийских болот. Величина надземной биомассы сосудистых растений может служить минимальной оценкой их годичной продукции

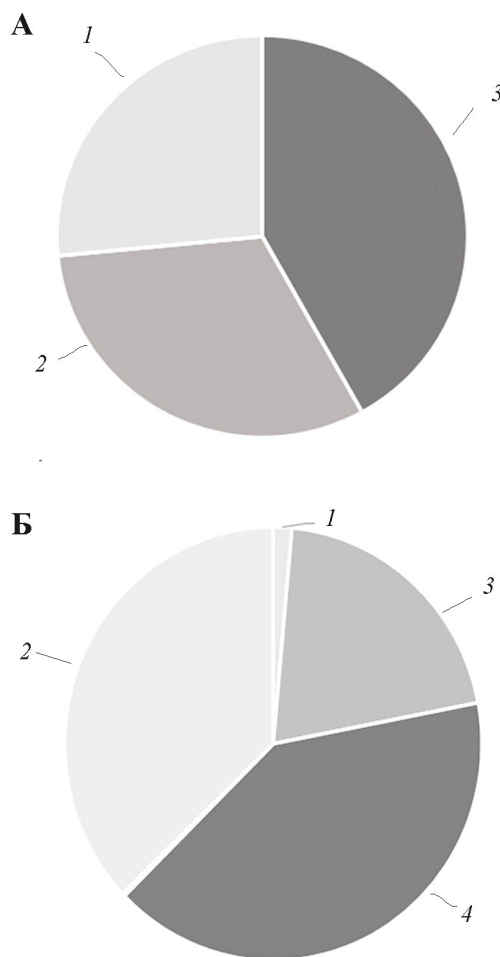


Рис. 1. А – состав надземной фитомассы субальпийских болот (1 – мортмасса, 2 – мхи, 3 – сосудистые растения); Б – соотношение функциональных (хозяйственных) групп видов в надземной биомассе сосудистых растений (1 – древесные, 2 – разнотравье, 3 – злаки, 4 – осоковые и ситниковые)

(264 г/м²). В то же время при значительном участии мохообразных (~200 г/м²) их биомасса по экспертной оценке авторов накапливалась около 4 лет, поэтому консервативная оценка годичной продукции мохообразных не превышает 50 г/м², а суммарная надземная годичная продукция может быть ориентировочно оценена в 320 г/м². Изученные нами сообщества отличаются высокой скоростью биологического круговорота, о чем свидетельствуют низкое отношение мортмассы к биомассе и высокий коэффициент разложения. Об интенсивном биологическом круговороте на субальпийских болотах свидетельствуют и быстрое разложение тестовых материалов, и высокая продукция тонких корней (Онипченко и др. 2021). Продукция мхов на исследуемых бо-

лотах существенно уступает таковой для сфагновых болот бореальной зоны (Küttim et al., 2020). Запасы надземной биомассы наших болот близки к таковым для субальпийских болот с доминированием *Carex nigra* Западного Кавказа, но значительно превышают таковые для болот с доминированием *Carex rostrata* в том же регионе (Акатов и др., 2018а, 2018б, 2019).

По сравнению с болотами полярного пояса в целом (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

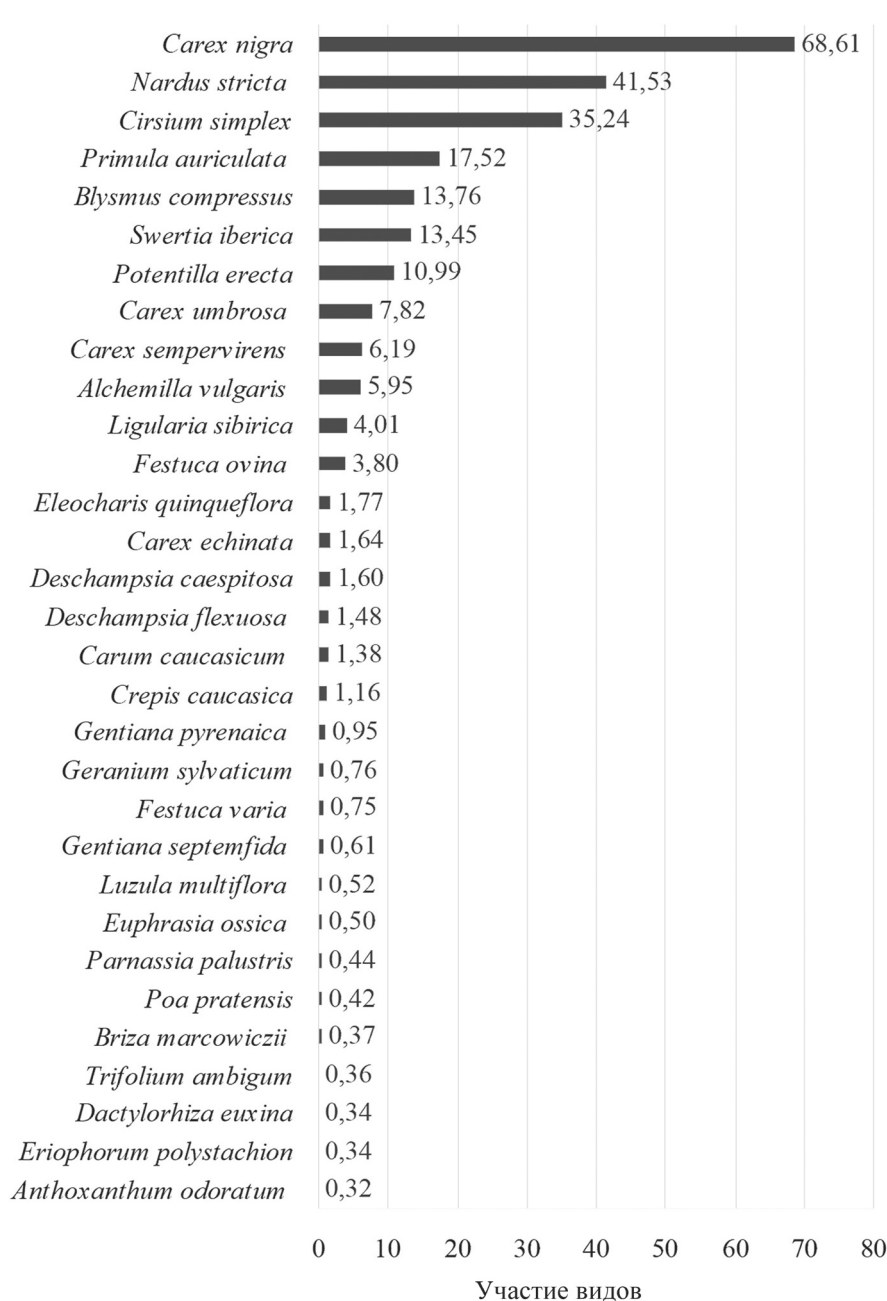


Рис. 2. Надземная биомасса растений субальпийских болот в порядке убывания участия видов (г/м²). Показаны виды, образующие >0,1% надземной биомассы

к исследованным по составу фитомассы. Сходные с нашими величины фитомассы отмечены для болот лесной зоны в Канаде (Mooge et al., 2002). Продукция высокогорных низинных болот в субтропических широтах (Колорадо) была существенно выше и росла с увеличением увлажнения (Millar et al., 2017).

Полученная нами величина фитомассы превышает таковую для лесостепной зоны тайги Западной Сибири, где этот показатель составляет 445 г/м² (Косых и др., 2010), что обусловлено более высоким увлажнением, но соот-

ветствует величине фитомассы олиготрофных болот южнотаежной подзоны Западной Сибири (от 480 до 650 г/м², Головацкая, 2009) и горного Алтая (Косых и др., 2010). Фитомасса субальпийских болот Кавказа (631 г/м²) оказалась очень сходной с таковой для высокогорных болот Тибета (восточная часть Цинхя – Тибетского плато) 637±22 г/м² (Elumeeva et al., 2015). Масса мхов несколько выше на болотах Тибета, что можно отметить и для лишайников, которые на изученных болотах Кавказа вовсе отсутствуют.

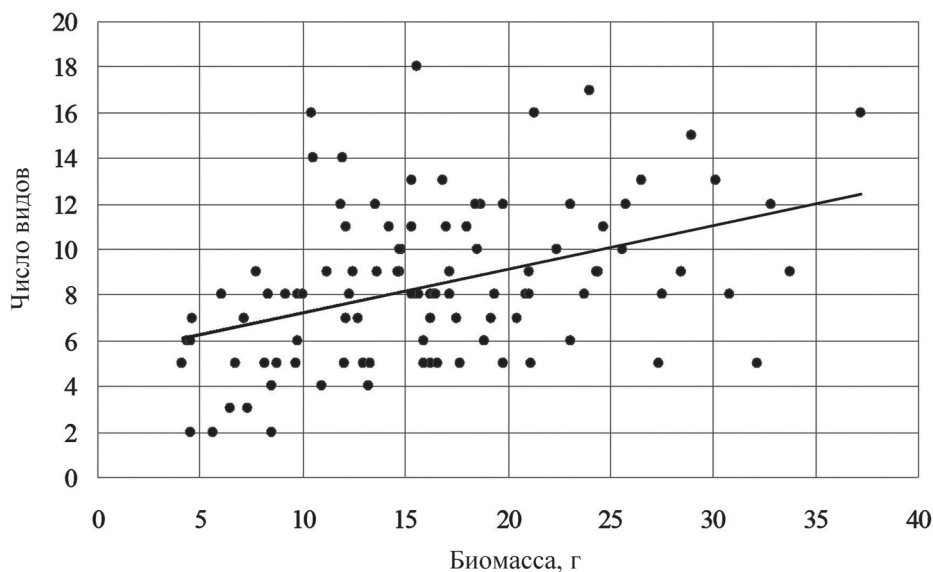


Рис. 3. Связь надземной биомассы сосудистых растений (г) с числом видов на площадках 25×25 см в субальпийских болотах. Коэффициент корреляции Пирсона $r = +0,41$ ($p < 0,001$)

По надземной продукции субальпийские болота близки к другим субальпийским сообществам Северо-Западного Кавказа, за исключением высокотравья, где продукция существенно выше (Гулов и др., 2022). Надземная продукция субальпийских болот близка к таковой для наиболее продуктивных гераниево-копеечниковых альпийских лугов в Тебердинском национальном парке (Онипченко, 1990) и существенно превышает таковую для других альпийских сообществ. 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 мезо-

трофной 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).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В. Структура и динамика растительности кислотрофного озера на Западном Кавказе // Бюлл. МОИП, отд. Биологический. 1991. Т. 96. Вып. 3. С. 82–87.
- 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.
- 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.
- 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.
- Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993.

- Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л., 1979. 188 с.
- Головацкая Е.А. Биологическая продуктивность олиготрофных и эвтрофных болот южнотажной подзоны Западной Сибири // *Journal of Siberian Federal University. Biology* 1. 2009. N 2. С. 38–53.
- Гришина Л.А. Биологический круговорот и его роль в почвообразовании. М., 1974. 128 с.
- Гришина Л.А. Гумусообразование и гумусное состояние почв. М., 1986. 244 с.
- 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. биологический*. 2022. Т. 127. № 5. С. 46–53.
- Игнатова Е.А., Игнатов М.С., Константинова Н.А., Золотов В.И., Онипченко В.Г. Флора мохообразных Тебердинского заповедника (аннотированный список видов). М., 2008. 86 с.
- 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.).
- Косых Н. П., Миронычева-Токарева Н. П., Кирпотина Л.В. Продуктивность осоковых болот горного Алтая // *Вестник Томского государственного педагогического университета*. 2010. Вып. 3 (93). С. 87–91.
- Михалев С.С. Основы болотоведения. М., 2005. 258 с.
- Онипченко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа // *Бюл. МОИП. Отд.биол.* 1990. Т. 95. N 6. С. 52–62.
- 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. N 5. С. 569–579.
- 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. N 2. С. 127–137.
- Онипченко В.Г., Зернов А.С. Сосудистые растения Тебердинского национального парка (Флора и фауна заповедников, вып. 99Б). М., 2022. 177 с.
- 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.
- 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.
- Работнов Т.А. Луговедение. М., 1974. 384 с.
- Семенова Г.В., Онипченко В.Г. Жизнеспособные семена в почвах альпийских сообществ Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ) // *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1990. Т. 95. N 5. С. 77–87.
- Тюремнов С.Н. Торфяные месторождения. М., 1976. 488 с.
- Arndal M.F., Illeris L., Michelsen A., Tamstorf M., Hansen B.U. Seasonal variation in gross ecosystem production, plant biomass, and carbon and nitrogen pools in five high arctic vegetation types // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2009. Vol. 41. N 2. P. 164–173.
- Backeus I. Production and depth distribution of fine roots in a boreal open bog // *Ann Bot Fenn*. 1990. Vol. 27. P. 261–265.
- Bartsch I., Moore T.R. A preliminary investigation of primary production and decomposition in subarctic peatlands // *Can. J. Bot*. 1985. Vol. 63. P.1241–1248.
- 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. Vol. 33. N 7. P. 448–458.
- Dyck B.S., Shay J.M. Biomass and carbon pools of two bogs in the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario // *Can. J. Bot*. 1999. Vol. 77. P. 291–304.
- Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Akhmetzhanova A.A., Makarov M.I., Keuskamp J.A. Stabilization versus decomposition in alpine ecosystems of the Northwestern Caucasus: the results of tea bag burial experiment // *Journal of Mountain Science*. 2018. Vol. 15. N 8. P. 1633–1641.
- 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.
- Grigal D.F., Buttlerman C.G., Kernick L.K. Biomass and productivity of the woody strata of forested bogs in northern Minnesota // *Can. J. Bot*. 1985. Vol. 63. P. 2416–2424
- 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.
- 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.
- 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.

- 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.
- 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.
- 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.
- Moore T.R., Bubier J.L., Froelking S.E., Lafleur 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
- Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus // *Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, Zurich, H.* 130. 2002. 168 p.
- 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. 299–304.
- 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).
- Vassander H. Plant biomass and production in virgin, drained and fertilized sites in a raised bog in southern Finland // *Ann. Bot. Fenn.* 1982. Vol. 19. P. 103–125.

REFERENCES

- Akatov V.V. Struktura i dinamika rastitel'nosti atsidotrofnogo ozera na Zapadnom Kavkaze // *Byul. MOIP. Otd. Biologicheskii*. 1991. T. 96. Vyp. 3. S. 82–87.
- Akatov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. Svyaz' mezhdu stepen'yu dominirovaniya i vidovym bogatstvom v travyanykh soobshchestvakh s raznoi produktivnost'yu // *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 2018a. T. 25. № 4. S. 397–410.
- Akatov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. Svyaz' dominirovaniya i vyravnennosti s produktivnost'yu i vidovym bogatstvom v rastitel'nykh soobshchestvakh raznykh modelei organizatsii // *Ekologiya*. 2018b. № 4. S. 264–274.
- Akatov V.V., Akatova T.V., Chefranov S.G. Rastitel'nye soobshchestva surovyykh i blagopriyatnykh mestoobitaniy: osobennosti organizatsii, struktura dominirovaniya i ee svyaz' s vidovym bogatstvom // *Zhurnal Obshchei Biologii*. 2019. T. 80. № 2. S. 145–160.
- Bazilevich N.I. *Biologicheskaya produktivnost' ekosistem Severnoi Evrazii*. M., 1993.
- Boch M.S., Mazing V.V. *Ekosistemy bolot SSSR*. L., 1979. 188 s.
- Golovatskaya E.A. *Biologicheskaya produktivnost' oligotrofnyykh i evtrofnyykh bolot yuzhnotaehznoi podzony Zapadnoi Sibiri* // *Journal of Siberian Federal University. Biology* 1. 2009. N 2. S. 38–53.
- Grishina L.A. *Biologicheskii krugovorot i ego rol' v pochvoobrazovanii*. M., 1974. 128 s.
- Grishina L.A. *Gumusoobrazovanie i gumusnoe sostoyanie pochv*. M., 1986. 244 s.
- Gulov D.M., Onipchenko V.G., Martynenko V.B., Fedorov N.I., Logvinenko O.A., Uzdenov U.B., Khubieva O.P. Sostav nadzemnoi fitomassy subal'piiskogo vysokotravya v Teberdinskom natsional'nom parke // *Byul. MOIP. Otd. Biol.* 2022. T. 127. N 5. S. 46–53.
- Ignatova E.A., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Zolotov V.I., Onipchenko V.G. Flora mokhoobraznykh Teberdinskogo zapovednika (annotirovannyi spisok vidov). M., 2008. 86 s.
- Kimeridze K.R. K izucheniyu odnogo iz tipov al'piiskikh osokovykh bolot na Bol'shom Kavkaze / *Soobshcheniya AN GSSR*. Tbilisi, 1963. T. 30. N 3. S. 311–318 (na gruz.).
- Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Kirpotina L.V. Produktivnost' osokovykh bolot gornogo Altaya // *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta*. 2010. Vyp. 3 (93). S. 87–91.
- Mikhalev S.S. *Osnovy bolotovedeniya*. M., 2005. 258 s.
- Onipchenko V.G. Fitomassa al'piiskikh soobshchestv Severo-Zapadnogo Kavkaza // *Byul. MOIP. Otd. biol.* 1990. T. 95. N 6. S. 52–62.
- Onipchenko V.G., Gulov D.M., Ishbirdin A.R., Makarov M.I., Akhmetzhanova A.A., Logvinenko O.A., Khubieva O.P., Tekeev D.K., Elumeeva T.G. Analiz osobennosti produktivnosti tonkikh kornei v vysokogornykh soobshchestvakh metodom vrastaniya s ispol'zovaniem chaynykh sitechek // *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 2021. N 5. S. 569–579.
- Onipchenko V.G., Dudova K.V., Gulov D.M., Akhmetzhanova A.A., Tekeev D.K., Elumeeva T.G. Funktsional'nye priznaki list'ev rastenii vazhny dlya formirovaniya sostava al'piiskikh rastitel'nykh soobshchestv // *Zhurnal Obshchei Biologii*. 2022. T. 83. N 2. S. 127–137.
- Onipchenko V.G., Zernov A.S. Sosudistye rasteniya Teberdinskogo natsional'nogo parka (Flora i fauna zapovednikov. Vyp. 99B). M., 2022. 177 s.
- Onipchenko V.G., Pavlov V.N. Floristicheskaya nasyshchennost' al'piiskikh soobshchestv zavisit ot zanimaemoi imi ploshchadi // *Doklady Akademii nauk*. 2009. T. 427. N 5. S. 710–712.
- Pavlova I.V., Onipchenko V.G. Dinamika al'piiskoi rastitel'nosti Severo-Zapadnogo Kavkaza v golotsene // *Istoricheskaya ekologiya dikikh i domashnykh kopytnykh*.

- Istoriya pastbishchnykh ekosistem. M., 1992. S. 109–129.
- Rabotnov T.A. Lugovedenie. M., 1974. 384 s.
- Semenova G.V., Onipchenko V.G. Zhiznesposobnye semena v pochvakh al'piiskikh soobshchestv Teberdinskogo zapovednika (Severo-Zapadnyi Kavkaz) // Byul. MOIP. Otd. biol. 1990. T. 95. N 5. S. 77–87.
- Tyuremnov S.N. Torfyanye mestorozhdeniya. M., 1976. 488 s.
- Arndal M.F., Illeris L., Michelsen A., Tamstorf M., Hansen B.U. Seasonal variation in gross ecosystem production, plant biomass, and carbon and nitrogen pools in five high arctic vegetation types // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2009. Vol. 41. N 2. P. 164–173.
- Backeus I. Production and depth distribution of fine roots in a boreal open bog // Ann Bot Fenn. 1990. Vol. 27. P. 261–265.
- Bartsch I., Moore T.R. A preliminary investigation of primary production and decomposition in subarctic peatlands // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. P. 1241–1248.
- 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. Vol. 33. N 7. P. 448–458.
- Dyck B.S., Shay J.M. Biomass and carbon pools of two bogs in the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario // Can. J. Bot. 1999. Vol. 77. P. 291–304.
- Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Akhmetzhanova A.A., Makarov M.I., Keuskamp J.A. Stabilization versus decomposition in alpine ecosystems of the Northwestern Caucasus: the results of tea bag burial experiment // Journal of Mountain Science. 2018. Vol. 15. N 8. P. 1633–1641.
- 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.
- Grigal D.F., Buttlerman C.G., Kernick L.K. Biomass and productivity of the woody strata of forested bogs in northern Minnesota // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. P. 2416–2424
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Masing V., Botch M., Laanelaid A. Mires of the former Soviet Union // Wetlands Ecology and Management. 2010. Vol. 18. P. 397–433.
- 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.
- Moore T.R., Bubier J.L., Frolking S.E., Lafleur 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
- Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, Zurich, H. 130. 2002. 168 p.
- 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. 299–304.
- 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).
- Vassander H. Plant biomass and production in virgin, drained and fertilized sites in a raised bog in southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1982. Vol. 19. P. 103–125.
- Vassander H. Plant biomass and production in virgin, drained and fertilized sites in a raised bog in southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1982. Vol. 19. P. 103–125.

Информация об авторах

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

Онипченко Владимир Гертрудович – зав. кафедрой экологии и географии растений Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (vonipchenko@mail.ru);

Федоров Николай Иванович – сотр. лаборатории экологии растительных ресурсов Уфимского институт биологии УФИЦ РАН, докт. биол. наук (fedorov@anrb.ru);

Логвиненко Оксана Анатольевна – доцент КЧГУ, канд. биол. наук (logvinenko09@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.

Conflict of interests

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 29.11.2022; одобрена после рецензирования 06.05.2023; принята к публикации 12.05.2023.

The article was submitted 29.11.2022; approved after reviewing 06.05.2023; accepted for publication 12.05.2023.