

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 СУБАЛЬПЕЙСКИХ ФИТОЦЕНОЗОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО
КАВКАЗА (ТЕБЕРДИНСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК)

Специальности:

1.5.9. Ботаника; 1.5.15. Экология
(биологические науки)

НАУЧНЫЙ ДОКЛАД

Уфа – 2025

Работа выполнена в лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Уфимского института биологии – обособленного структурного подразделения Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук.

Научный руководитель: **Федоров Николай Иванович**
доктор биологических наук, доцент

Научный консультант: **Онипченко Владимир Гертрудович**
доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты: **Акатов Валерий Владимирович**
доктор биологических наук, профессор,
ведущий научный сотрудник кафедры
экологии и защиты окружающей среды
экологического факультета Майкопского
государственного технологического
университета

Решетникова Наталья Михайловна
доктор биологических наук, ведущий
научный сотрудник Главного ботанического
сада им. Н.В. Цицина Российской академии
наук

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Институт экологии
горных территорий им. А.К. Темботова
Российской академии наук, г. Нальчик

Защита диссертации состоится «18» сентября 2025 г. в 14⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета 24.2.479.01, созданного на базе ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий» по адресу: 450008, Республика Башкортостан, г. Уфа, ул. Карла Маркса, 12, корпус 1.

E-mail: dis-bio-uust@yandex.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на сайте ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий», адрес сайта: <http://www.uust.ru>

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Выявление механизмов формирования состава и структуры растительных сообществ представляет собой наиболее актуальную задачу современной геоботаники и экологии. Существует несколько методологических подходов к её решению, среди которых анализ функциональных признаков получил наибольшее развитие в последнее время (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).

Несмотря на относительно невысокое экономическое значение высокогорных экосистем, Кавказ является единственной горячей точкой биоразнообразия, подтвержденной на уровне ЮНЕСКО (Myers, et al., 2000). Субальпийские высокотравья на Кавказе представляют собой уникальный объект для изучения многих вопросов фитоценологии. Высокогорные болота также представляют собой важный элемент горных ландшафтов. На выровненных участках в ряде горных экосистем они могут занимать очень большие площади. В связи с этим очевидна актуальность детального изучения продукции и функциональных особенностей этих сообществ.

Цель исследования - выявить роль функциональных признаков растений в формировании субальпийских высокотравных и болотных сообществ северо-западного Кавказа.

Задачи исследования:

1. Определить видовой состав и структуру ценофлоры субальпийских высокотравных 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 высокогорья 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 высокогорья и болот имеет существенные отличия от других высокогорных сообществ. В составе высокогорных сообществ доминируют представители

семейства *Ariaceae* (зонтичные). Для болотных сообществ характерно преобладание *Cyperaceae* (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 бóльшие 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 бóльшее 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 высокоотравья отличаются от других видов большим вкладом конкурентной (С) 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 I, II, III и IV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Актуальные вопросы охраны биоразнообразия на заповедных территориях» (Уфа, 24-26.11.2020, 2-3.12.2021, 1-4.11.2022, 2-4.10.2024 г.), на VII Международной

научно-практической конференции «Чтения памяти Н.М. Пржевальского: экологический мониторинг на особо охраняемых природных территориях» (Смоленск, 1-3.12.2022), на II Международной научно-практической конференции «Куражсковские чтения» (Астрахань, 18-20.05.2023) и на III Всероссийской Молодежной научной конференции «*Plantae and Fungi*» с международным участием (Владивосток, 25-29.09.2023).

Публикации

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

Личный вклад автора состоит в анализе литературы по теме исследования, сборе полевого материала, 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. Текст диссертации написан автором лично.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы (264 источник, из которых 157 на иностранных языках) и приложения. Объем: диссертации изложена на 193 страницах, включая 10 таблиц и 65 рисунков.

Благодарности

Автор выражает благодарность научному руководителю Н.И. Федорову и научному консультанту В.Г. Онопченко за ценные советы и помощь в написании работы, руководству Тебердинского национального парка за помощь в организации исследований на территории парка, А.А. Ахметжановой, Э.З. Баишевой, Т.Г. Елумеевой за ценные замечания по тексту диссертации. Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ (проект 19-14-00038).

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе рассмотрено использование надземной биомассы в качестве показателя участия видов в составе сообществ (Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах, 1978; Одум, 1986; Миркин, Наумова, 2012; Онипченко, 2014), мортмасса растений (Онипченко, 2014), фитомасса (Гришина, 1974; Миркин, Наумова, 2012) и продукция (Миркин, Наумова, 2012). Отмечается информативность функциональных признаков листа (Kattge et al., 2011; Wright et al., 2017) и вегетативной высоты растения (Cornelissen et al., 2003; Osada, 2011) для анализа функциональной состава растительных сообществ. Завершает обзор литературы анализ опыта использования эколого-ценотических стратегий по Ф.Грайму (Grime, 1974, 1979, 2001, Grime, Pierce, 2012), основанных на отношении видов растений к стрессу и нарушениям.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследования располагается на юге Карачаево-Черкесской республики (КЧР). Основная часть работы проведена на территории ФБГУ «Тебердинский национальный парк» и прилегающих ущелий. Тебердинский национальный парк (ТНП) – одна из наиболее флористически богатых охраняемых территорий Российской Федерации (Онипченко и др., 2011). На территории национального парка отмечено 1220 видов сосудистых растений (Онипченко, Зернов, 2022), 272 вида сосудистых растений являются эндемиками Кавказа, 26 видов занесены в Красную книгу России. Дана краткая характеристика гидрологической сети, климата, геологии и почвенного покрова ТНП. На территории ТНП распространены леса, покрывающие 36% его площади. Луга занимают 28% площади ТНП, скалы, россыпи и осыпи – 26%, ледники – 10% (Воробьева, Кононов, 1991).

ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объекты исследования - субальпийские сообщества двух типов – высокотравья и болота в нескольких ущельях ТНП (Азгек, Алибек, Домбай, Муруджу, Хаджибей, Большая и Малая Хатипара) в интервале высот 1500-2650 м над уровнем моря.

Сообщества субальпийского высокотравья - травяные фитоценозы, экологически сходные с лугами, поскольку представляет собой также группировки мезофильных многолетников, среди которых обычны *Inula magnifica*, *Telekia speciosa*, *Aconitum orientale*, *Cicerbita prenanthoides*, *Symphytum asperum*, *Heracleum wilhelmsii* (Гроссгейм, 1948). По эколого-флористической классификации их относят 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). На северо-западном Кавказе представлены сообщества, относящиеся к двум ассоциациям: для более рудеральной *Anthrisko sylvestris-Rumicetum alpini* отмечено 69 видов сосудистых растений, а для *Cephalario giganteae-Ligusticetum alani* — 77 видов (Onipchenko, 2002).

Субальпийские болотные сообщества относятся к классу эвтрофных болот *Scheuchzerio palustis – Caricetea fuscae* Тх. 1937 (порядок *Caricetalia fuscae* Koch 1926), 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 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., которая часто доминирует и в высокогорных болотах Европейских Альп, где её проективное покрытие составляет 70% (Listl, Reisch, 2012).

Полевые методы. Материал для исследования собирали на территории ТНП с середины июля до второй половины августа в 2021-2022 годах в

указанных выше ущельях. В выбранных участках соответствующих сообществ по линейным трансектам случайным образом располагали укусные площадки $0,0625 \text{ м}^2$ (со сторонами $25 \times 25 \text{ см}$). На площадках срезали надземную биомассу на уровне почвы хирургическими ножницами, собирали мортмассу на уровне почвы, мхи и эпигейные лишайники.

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 взято 200 укусов (по 100 укусов для каждого сообщества).

В ходе исследования у растений были определены такие функциональные признаки, как: сухая и влажная (водонасыщенная) масса листьев, площадь листьев (leaf area, LA), содержание сухого вещества в листе (leave dry matter content, LDMC), удельная листовая поверхность (specific leaf area, SLA), высота растений. Высоту растений измеряли по принятому международному протоколу измерений как кратчайшее расстояние от верхних, хорошо развитых листьев, до субстрата (Cornelissen et al., 2003, Perez-Harguindeguy et al., 2013).

Лабораторная методы. Укусы разбирали по видам сосудистых растений, а также выделяли фракции ветоши (прошлых лет, мортмасса), эпигейных мохообразных и лишайников. Пожелтевшие листья (ветошь текущего года) прибавляли к зеленой массе соответствующего вида для более адекватной оценки надземной продукции.

После разбора по видам и фракциям образцы сушили в сушильных шкафах до постоянного веса (обычно не менее 36 часов при 80°C , крупные фракции – дольше) и взвешивали. Все данные пересчитаны на площадь 1 м^2 . Номенклатура в работе дана по списку видов ТНП (Онипченко, Зернов, 2022).

Определение функциональных признаков листьев проводили по стандартным методикам (Cornelissen et al., 2003, Perez-Harguindeguy et al., 2013) не менее, чем в 10-ти кратной повторности.

Для каждого признака листьев и показателя стратегий 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 ТНП, 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 (Onipchenko, 2002). Для каждой площадки средняя случайная выборка была определена отдельно для того же числа видов сосудистых растений, которое было отмечено при разборе укосов надземной биомассы с этой площадки.

Расчет эколого-ценотических стратегий. Для вычисления степени выраженности трех базовых стратегий (CSR) для каждого вида использовали приложение “StrateFy – the global plant strategy calculator tool” для MS Excel, опубликованном в работе С.Пирса с соавторами (Pierce et al., 2017), где за основу определения вклада стратегий берут ординацию 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 был построен треугольник CSR-стратегий.

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

Структура надземной фитомассы. В укосах субальпийских высокотравных сообществах отмечено 77 видов сосудистых растений. Биомасса составила 813 ± 134 г/м² (среднее и его ошибка, здесь и далее), мортмасса – 280 ± 18 г/м², общая надземная фитомасса – 1093 ± 135 г/м². Эпигейные лишайники в пробах полностью отсутствовали, мохообразные встречались крайне редко, абсолютно преобладали виды разнотравья (77%), роль злаков невелика (22%), роль бобовых и осоковых незначительна (<1%) (Рис. 4.1).

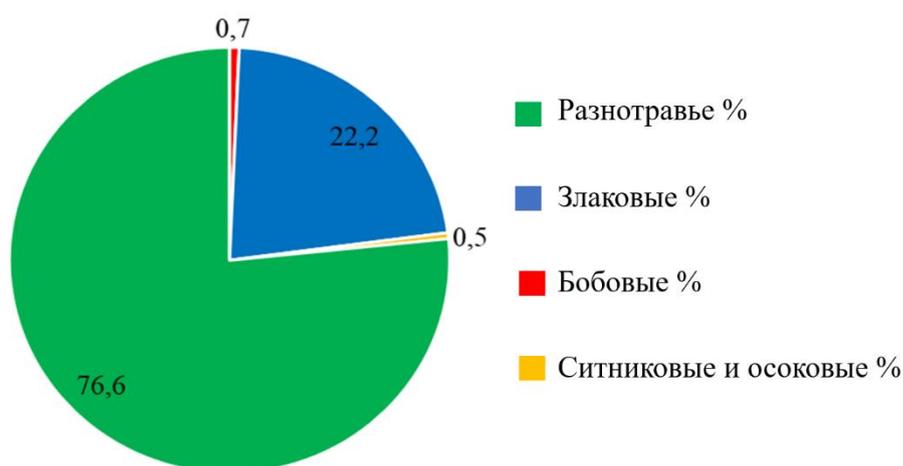


Рисунок 4.1. Соотношение функциональных групп сосудистых растений в структуре биомассы субальпийских высокотравных сообществ.

Сообщества отличаются полидоминантной структурой, наибольшую надземную биомассу образуют *Angelica tatianaе* (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 ± 18 г/м²), что свидетельствует о высокой скорости разложения и интенсивном биологическом круговороте. Ведущее семейство цветковых растений в изучаемом сообществе – зонтичные (Ариасеae). В наших укосах они представлены 11 видами, в сумме образующими 42,5% общей биомассы цветковых растений!

В укосах субальпийских болотных сообществ отмечено 62 вида сосудистых растений. Биомасса сосудистых растений 264 ± 12 г/м², мортмасса 168 ± 11 г/м², общая надземная фитомасса 631 ± 32 г/м², из них мохообразные 200 ± 33 г/м². Преобладали осоковые и ситниковые (41%), значительна роль разнотравья (37%) и злаков (21%), роль древесных растений и бобовых незначительна (менее 2%) (Рис. 4.2). Мохообразные составляли 31,6% общей фитомассы, встречались как сфагновые, так и гипновые мхи.

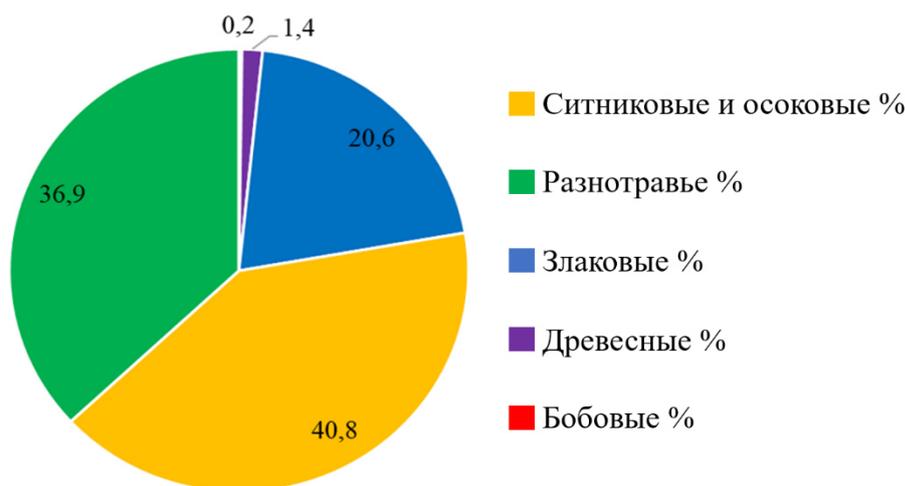


Рисунок 4.2. Соотношение функциональных групп сосудистых растений в структуре биомассы субальпийских болотных сообществ.

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 сосудистых растений 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.

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

5.1. Высота растений

Распределение высоты растений 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.

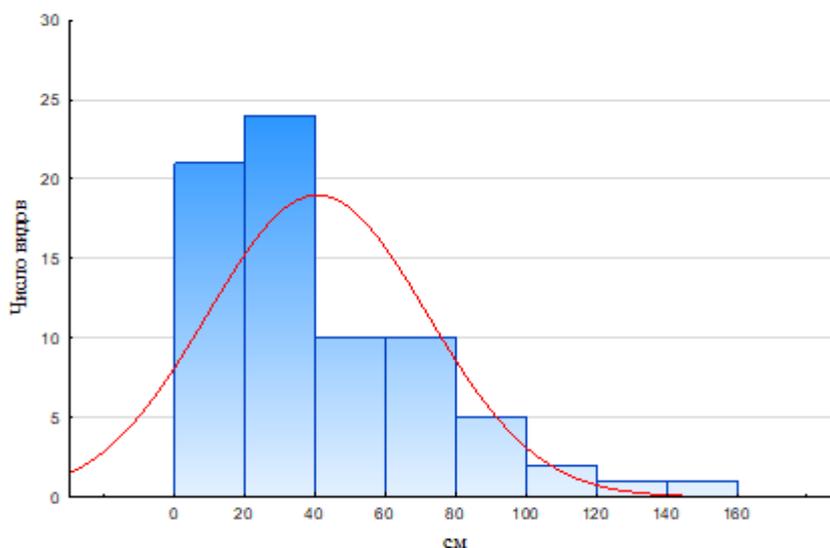


Рисунок 5.1. Гистограмма распределения высоты растений по видам растений сообществ субальпийского высокоотравья. Тест критерия Колмогорова-Смирнова $d=0,12313$, $p>0,20$ (отличие от нормального распределения незначимы). Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

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.

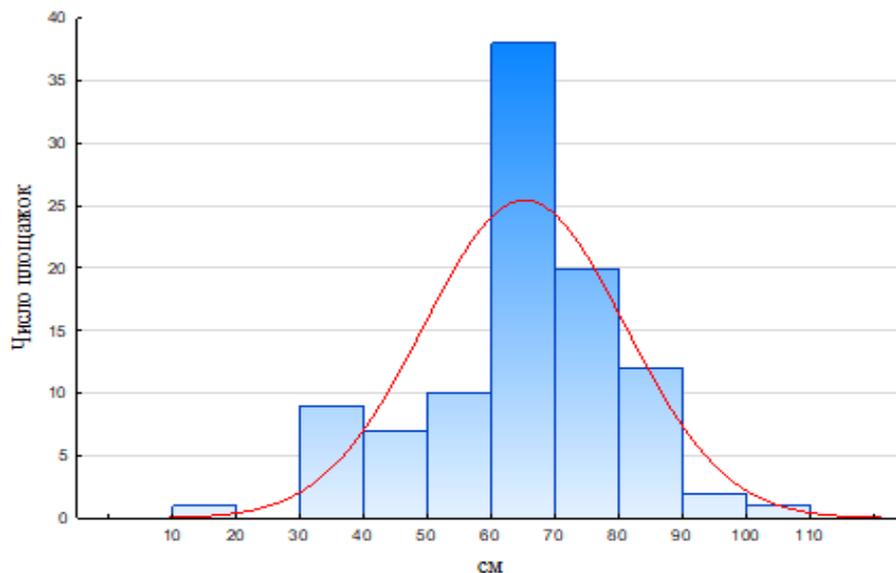


Рисунок 5.2. Гистограмма распределения средневзвешенной высоты растений по площадкам сообществ субальпийского высокоотравья. Критерий Колмогорова-Смирнова $d=0,10921$, $p<0,20$. Красной линией обозначено ожидаемое нормальное распределение.

Средняя высота растений в субальпийского высокоотравных сообществе в три раза выше ($55,2 \pm 1,3$ см), чем в субальпийских болотных сообществах ($18,3 \pm 3$ см). Средневзвешенные показатели высоты растений в сообществах субальпийского высокоотравья ($64,8 \pm 1,6$) существенно выше, чем во всех остальных травяных высокогорных сообществах ТНП, 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. Таким образом, высокоотравье вполне соответствует своему названию (рис.5.3).

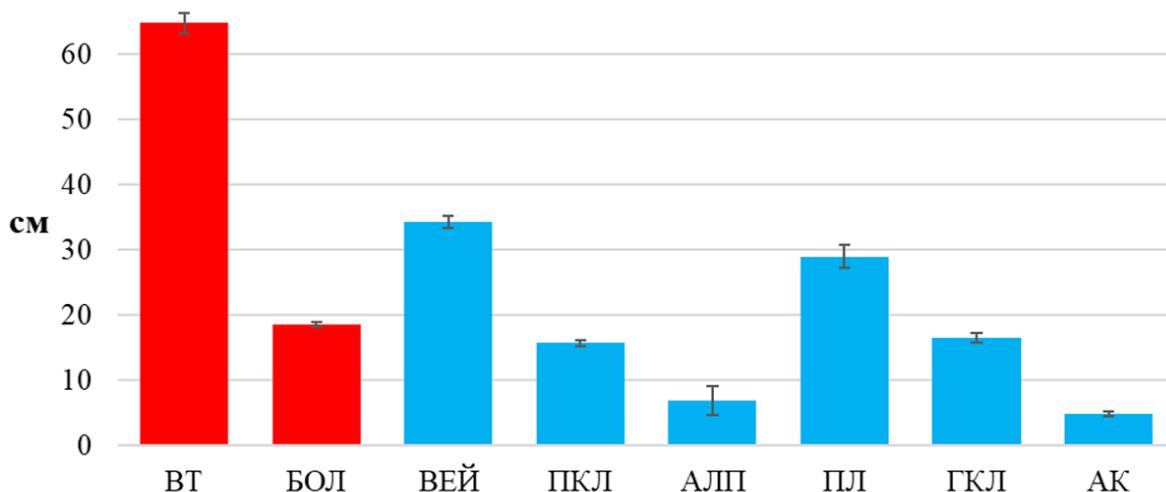


Рисунок 5.3. Средневзвешенная высота растений на площадках в высокогорных сообществах ТНП. **ВТ** – субальпийские высокотравные сообщества, **БОЛ** – субальпийские болотные сообщества, **ВЕЙ** – субальпийские вейниковые луга (Полошевец и др., 2023), **ПКЛ** – субальпийские пестроостровные луга (Варыбок и др., 2024), **АЛП** – альпийские лишайниковые пустоши, **ПЛ** – пестроовсянищевые луга, **ГКЛ** – гераниево-копеечниковые луга, **АК** – альпийские ковры (Onipchenko, 2004), n = 100. Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

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

5.2. Функциональные признаки листьев растений субальпийских высокотравных сообществ и субальпийских болот

В работе детально описаны статистические оценки средних, средневзвешенных и средних из случайных выборок функциональных признаков листьев растений сообществ субальпийского высокотравья и болот (площадь листа, влажная и сухая масса листа, удельная листовая поверхность, содержание сухого вещества).

Площадь листа является одним из наиболее часто измеряемых функциональных признаков растений, изменчивость которых тесно связана с микроклиматом среды обитания и почвенными градиентами (Violle et al., 2007; Garnier et al., 2016).

Средняя площадь листа у видов растений высокотравных сообществ превышает аналогичный показатель для вейниковых и пестроостровных субальпийских лугов ТНП 14-29 раз, а сообществ болот – в 25 раз (рис. 5.4).

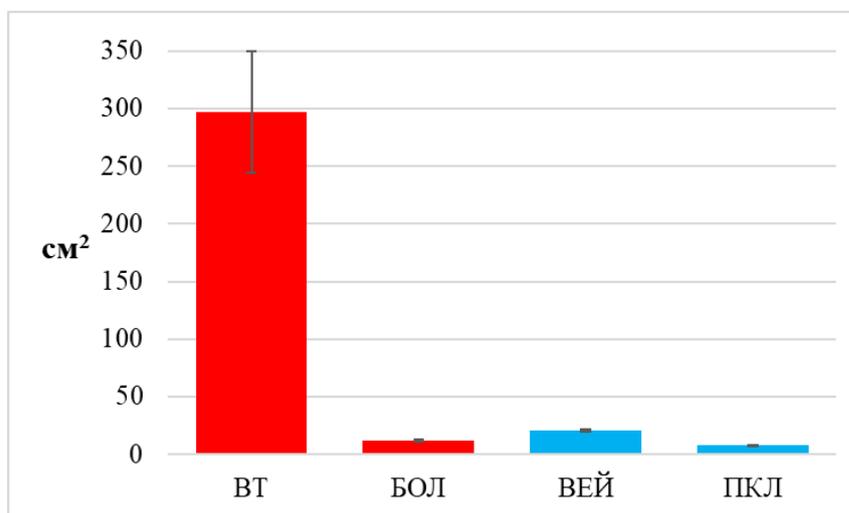


Рисунок 5.4. Средняя площадь листьев растений в субальпийских сообществах ТНП. **ВТ** – субальпийские высокотравные сообщества, **БОЛ** – субальпийские болотные сообщества, **ВЕЙ** – субальпийские вейниковые луга (Полошовец и др., 2023), **ПКЛ** – субальпийские пестростростровые луга (Варыбок и др., 2024). Вертикальный отрезок показывает ошибку среднего.

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. 5.1). Это подтверждает общую закономерность повышения удельной листовой поверхности и снижения содержания сухого вещества в листе вниз по катене от автономных и транзитных сообществ к гидроморфным, занимающим западины и нижние части склонов (куда и относятся болота и высокотравья).

Таблица 5.1. Сравнение средневзвешенных показателей удельная листовая поверхность (SLA) и содержание сухого вещества (LDMC) растений субальпийских сообществ 4х типов ТНП (среднее и ошибка, n = 100). Значимо отличающиеся величины отмечены разными буквами (p<0,05)

Признак	ВТ	БОЛ	ВЕЙ	ПКЛ
SLA, см ² /г	240±10a	177±3b	153±2c	168±2d
LDMC, %	22,4±0,4a	28,6±0,6b	31,7±0,3c	29,5±0,3b

Сокращения: **ВТ** – высокотравье (Гулов и др., 2022), **БОЛ** – субальпийские болота (Гулов и др., 2023), **ВЕЙ** – вейниковые субальпийские луга (Полошовец и др., 2023), **ПКЛ** – пестростростровые субальпийские луга (Варыбок и др., 2024).

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

Методической основой для определения взаимосвязи между функциональными признаками растений и типом их эколого-фитоценотической стратегии в конкретном сообществе является подход, разработанный С. Пирсом с соавторами, при котором 3 легко измеряемых признака листьев (сухая и влажная масс и площадь) использованы для количественной оценки вклада стратегий Грайма. Этот метод основан как на статистике и принятых представлениях об усилении свойств конкурентности при увеличении площади листа, рудеральности - при интенсификации метаболизма и увеличении содержания воды в листе и стресс-толерантности - при снижении размеров листа и удельной листовой поверхности, так и экспертной корректировке алгоритма (Pierce et al., 2017).

Сравнение вклада видов с разными стратегиями в изученные субальпийские сообщества показало, что растения сообществ субальпийского высокоотравья имеют больший вклад С-стратегии ($45,9 \pm 1,1\%$) и меньший S- ($23,9\% \pm 1,1\%$) и R- ($30,3 \pm 0,8\%$) 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 ($23,2\% \pm 0,7\%$) - и R ($34,5 \pm 0,7\%$) -стратегиями, и более выраженной S ($42,4 \pm 1,2\%$) –стратегией по сравнению со случайной выборкой. 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.

Треугольные схемы Грайма также четко показывают смещение средневзвешенных значений стратегий на болотах к стресс-толерантам, а

высокотравья – к конкурентам (рис 6.1).

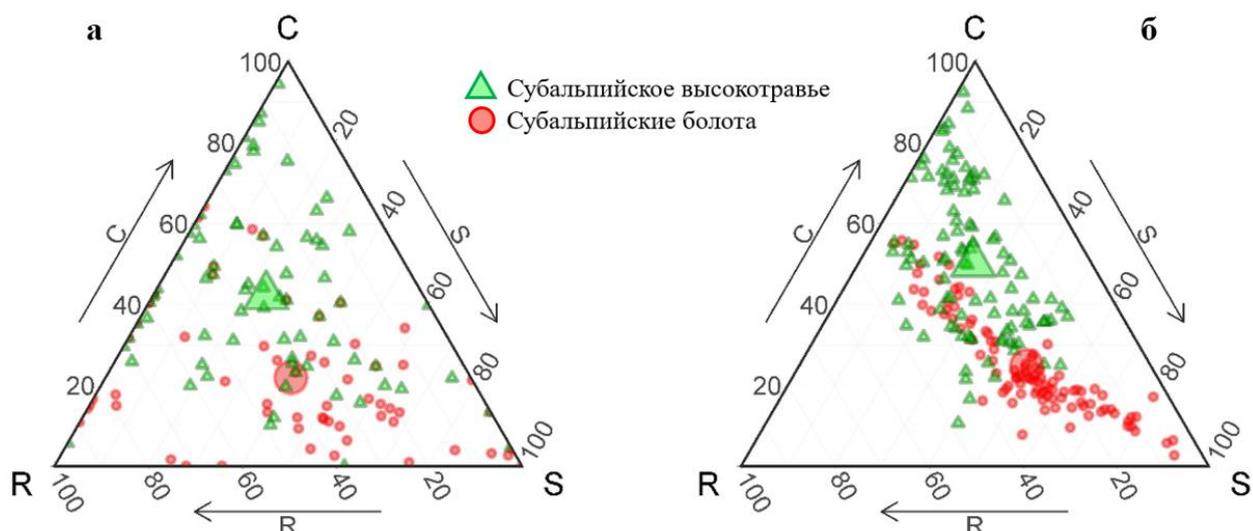


Рисунок 6.1. Ординация видов (а) и средневзвешенных значений по площадкам (б) стратегий в треугольнике Ф. Грайма. Крупными фигурами показаны средние (центрированные) значения вклада CSR стратегий

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.

ВЫВОДЫ

1. Во флористическом составе субальпийского высокотравья доминируют представители семейства *Ариáceае* 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 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.

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 значимо 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 высокоотравья 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 основных публикаций по теме диссертации
Научные статьи, опубликованных в журналах, входящих в базы цитирования Scopus, WoS, RSCI

1. 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., Онипченко В.Г. Опыт изучения функционального разнообразия альпийских сообществ на примере анализа высоты растений // Журнал общей биологии. - 2019. - Т. 80, №. 6. - С. 439-450.
2. 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.
3. 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.
4. Елумеева Т.Г., Макаров М.И., Кадулин М. С., Замалетдинова К.Н., Т.И. Малышева Т. И., **Гулов Д.М.**, Ахметжанова А.А., Чепурнова М.А., Онипченко В. Г. Содержание органического вещества и скорость разложения стандартного материала в почвах высокогорных фитоценозов Тебердинского национального парка // Почвоведение. - 2023, № 12. - С. 1628–1643.
5. **Гулов Д.М.**, Елумеева Т.Г., Федоров Н.И., Полошевец Т.В., Клинк Г.В., Логвиненко О.А., Джатдоева Т.М., Онипченко В.Г. Функциональные признаки листьев и экологические стратегии важны для формирования растительных сообществ субальпийских болот и высокоотравья // Журнал общей биологии. - 2024. - Т. 85, № 2. - С. 83-94.
6. Дудова К.В., Атабаллыев Г.Г., Ахметжанова А.А., **Гулов Д.М.**, Дудов С.В., Елумеева Т.Г., Клинк Г.В., Логвиненко О.А., Семенова Р.Б., Онипченко В.Г. Высота как функциональный признак альпийских растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. - 2019. - Т. 124, №. 1. - С. 33-46.
7. **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 // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. - 2022. - Т. 127, № 5. - С. 46–53.
8. **Гулов Д.М.**, Федоров Н.И., Логвиненко О.А., Онипченко В.Г. Состав надземной фитомассы субальпийских болот в Тебердинском национальном парке // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2023. - Т. 128, № 3. - С. 27-37.

Иные публикации: имеется на странице соискателя в ИАС «ИСТИНА»: <https://istina.msu.ru/profile/gulov/> и в «Elibrary»: <https://www.elibrary.ru/>