УДК 574.23+574.45+581.412+581.543.6 DOI: 10.14258/pbssm.2026040

Стратегия адаптации туссоков к существованию в семиаридных высокогорьях Республики Алтай

Strategy for adaptation of tussock to existence in the semi-arid highlands of the Altai Republic

Волков И. В. [1], Гуляев Д. И. [1], Сагхир Н. [2], Волкова И. И. [2]

Volkov I. V. [1], Gulyaev D. I. [1], Sagheer N. [2], Volkova I. I. [2]

[1]Национальный парк «Сайлюгемский», п. Кош-Агач, Россия. E-mail: nauka@sailugem.ru
[1]Sailyugemsky National Park, Kosh-Agach village, Russia

[2]Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия
E-mail: volkovhome@yandex.ru, inimra10@gmail.com
[2]National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

Реферат. Анализируется связь строения травянистых побегов и мочковатой корневой системы жизненной формы крупнодерновинных граминоидов (туссоков) с ритмами развития, определяющими адаптацию таких растений к специфике местообитаний в семиаридных высокогорьях Республики Алтай. При хорошем обеспечении водой туссоки быстро создают относительно большую ассимиляционную поверхность, обеспечивая высокую продуктивность (импульсный тип развития). Этому способствуют более стабильные температуры внутри дерновины туссоков чем в окружающей среде, а их относительно слабая устойчивость к высоким температурам нивелируется за счет транспирации. При исчерпании запаса воды в почве, туссоки быстро высыхают и переходят в состояние летнего покоя. Экологические особенности жизненной формы туссоков ограничивают их распространение в семиаридных горах, где они характерны для верхних поясов растительности с менее жарким и более влажным летом, а в поясе горных степей занимают наиболее увлажненные местообитания.

Ключевые слова. Адаптации растений, высокогорья, жизненная форма растения, крупнодерновинные граминоиды, температурный режим растения, туссок.

Summary. This paper analyzes the correlation between the structure of herbaceous shoots and fibrous root systems of the large-bunchgrass graminoids (tussock) life form and the developmental rhythms that determine the adaptation of these plants to the specific habitats of the semiarid highlands of the Altai Republic. With a good water supply, tussocks quickly create a relatively large assimilation surface, ensuring high productivity (pulsed development). This is facilitated by more stable temperatures within the tussock turf than in the surrounding environment, and their relatively weak tolerance to high temperatures is offset by transpiration. When the soil water supply is depleted, tussocks quickly dry out and enter a state of summer dormancy. The ecological characteristics of the tussock life form limit their distribution in the semiarid mountains, where they are typical of the upper vegetation zones with cooler and more humid summers, while in the mountain steppe zone they occupy the most humid habitats.

Key words. Highlands, large-bunchgrass graminoids, plant adaptations, plant life form, plant temperature regime, tussock.

Введение. Одним из широко представленных в высокогорьях растительных сообществ являются туссоки (Körner, 1999) (рис. 1) – сообщества с доминированием плотнодерновинных многолетников-граминоидов, из которых в высокогорьях Республики Алтай (Россиия) преобладают злаки (Poaceae) и осоки (Cyperaceae).

Плотнодерновинные граминоиды по диаметру надземного основания можно разделить на мелкодерновинные – до 5 см, дерновинные – до 10 см и крупнодерновинные, или туссоки, – с диаметром основания более 10 сантиметров.

Внешнее сходство плотнодерновинных и подушковидных растений позволило W. Rauh (1939) отнести туссоки к группе дерновинных подушек. Подушки и дерновины имеют достаточно много раз-

личий, хотя в приспособительном плане их развитие шло в одном направлении – к созданию физиономически сходной плотной структуры. Формирование дерновинных злаков определяется, в основном, интравагинальным типом ветвления, который характерен для ксероморфных злаков преимущественно сухих местообитаний.

Туссоки встречаются не только в горах, но и в опустыненных степях и тундрах, в поймах рек, болотах, где функциональное значение их жизненной формы, связанное со спецификой местообитаний, может существенно различаться.

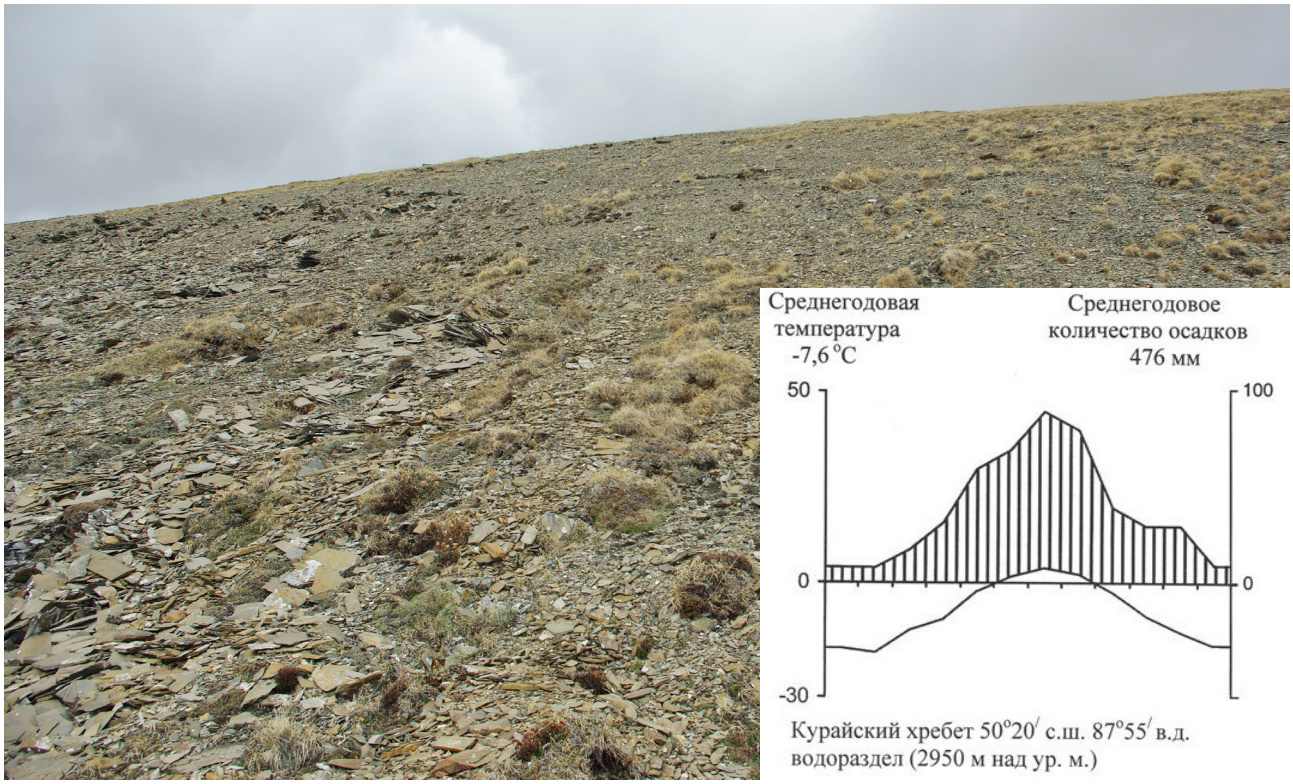


Рис. 1. Сообщество плотнодерновинных граминоидов *Festuca kryloviana* Reverd. в пригребневой части Курайского хребта (Республика Алтай) (фото сделано 08.06.2015, автор Волков И. В.) и климадиаграмма, характеризующая климат на водоразделе Курайского хребта (2950 м над ур. м.), 50°20´ с. ш. 87°55´ в. д. (Волков и др., 2009).

Целью данной работы является изучение особенностей адаптационной стратегии туссоков к условиям существования в засушливых высокогорьях Республики Алтай (Россия).

Актуальность исследования обусловлена: 1) скудностью экологической информации из-за труднодоступности и сложности исследований в высокогорьях (Leng et al., 2024); 2) изучением адаптаций жизненных форм высокогорных растений, как основы структурной организации фитоценозов как энергетического каркаса высокогорных экосистем; 3) для понимания механизма функционирования и устойчивости высокогорных экосистем к негативным воздействиям естественных и антропогенных факторов. Данные исследования особенно актуальны для понимания закономерностей распределения высокогорной растительности при дистанционном зондировании и прогнозе ее изменения в условиях глобальной трансформации климата.

Материалы и методы. Исследования проводились на территории Республики Алтай (Россия). В верховьях реки Тюте (Северо-Чуйский хребет, Республика Алтай, Россия) на высоте 2907 м над ур. м. с помощью логгеров ТР-1 с 15.07.2018 по 17.07.2018 были проведены исследования температурного режима туссока осоки печальной (*Carex tristis* M. Bieb.) (рис. 2, 3) с диаметром дерновины 45 см и высотой 7 см. Первый датчик был установлен на поверхности почвы рядом с растением, второй в дерновине на глубине около 2 см, третий в середине дерновины. Периодичность фиксации температур – 5 минут.

В работе использован анализ литературных данных по экологии туссоков применительно к условиям обитания таких растений на территории Республики Алтай.

Результаты. В высокогорьях Юго-Восточного Алтая, расположенных на стыке границ России, Монголии, Китая и Казахстана, встречаются сообщества курпнодерновинных граминоидов (туссоков) (рис. 1), которые по мнению К. Кернера (Körner, 1999) являются одной из наиболее распространенных жизненных форм растений в высокогорьях.

Для понимания адаптации туссоков представляет интерес особенности их температурного режима. На рисунке 2 в виде графиков представлены исследования температур внутри *Carex tristis* и температуры на поверхности открытой почвы рядом с растением (защищенный от прямого солнечного излучения датчик). Местообитание *Carex tristis*, во время исследования имело хорошее увлажнение за счет подтока влаги с вышерасположенных тающих снежников. По нашим наблюдениям к середине августа листья этого вида засыхают и растение переходит в состояние физиологического покоя.

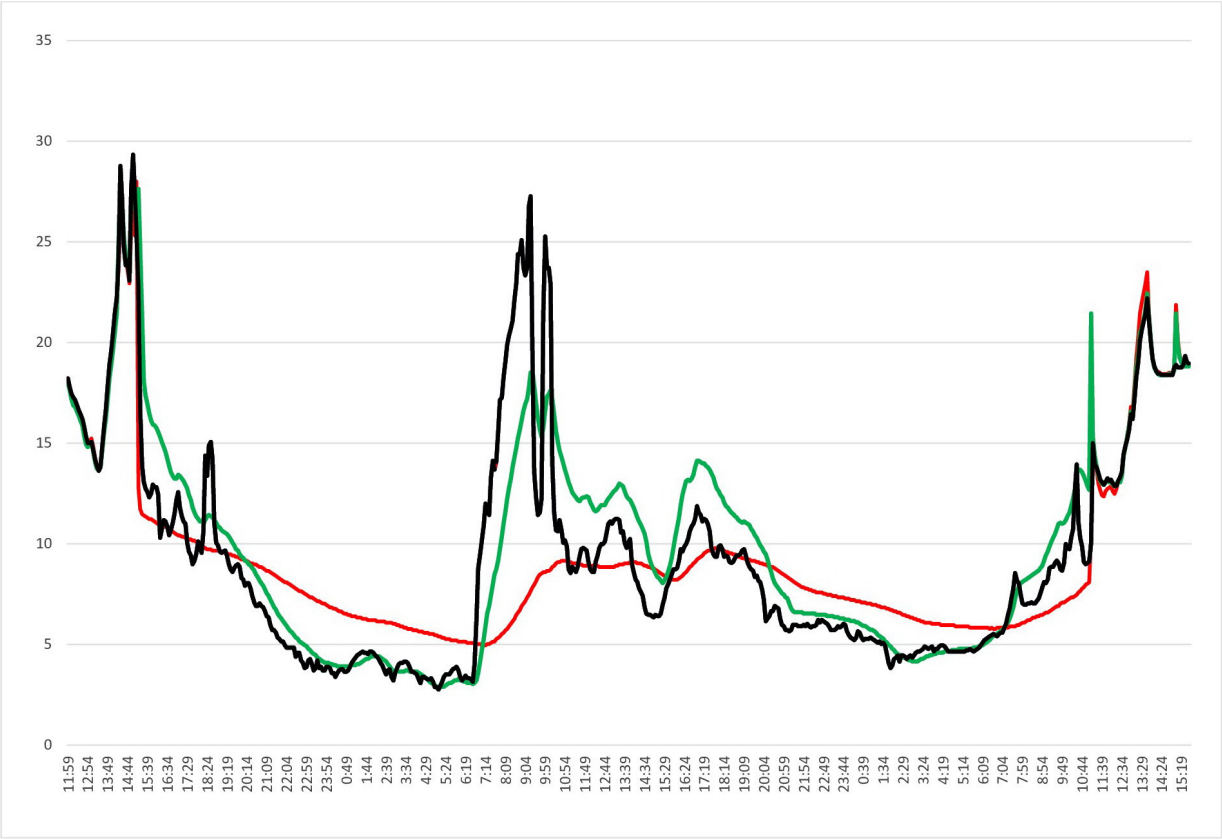


Рис. 2. Динамика температуры внутри туссока *Carex tristis* в верховьях долины Тюте (Республика Алтай). Черная линия показывает температуру на поверхности почвы, зеленая – в поверхностном слое дерновины, красная линия – в центре дерновины. По оси абсцисс – время (часы, минуты), по оси ординат – температура °С.

Обсуждение. В высокогорьях, для которых характерна высокая динамика температур при, в целом, низкой их сумме, температурный режим среды (при коротком периоде вегетации) является основным фактором, лимитирующим жизнь растений. Поэтому специфика формирования температурного режима туссоков является важным аспектом их адаптации к существованию в высокогорьях.

Анализ графика (рис. 2) показывает, что при резких колебаниях температуры на поверхности почвы и в поверхностном части дерновины, внутри туссока температура относительно стабильна. Это способствуют поддержанию физиологической активности и помогает избегать шока при резких заморозках, вероятность наступления которых в период вегетации в высокогорьях достаточно велика. Это подтверждается исследованиями (Hofstede et al., 1995) показывающими, что жизненная форма туссоков в парамос способствует защите от суровых климатических условий, та как температура на уровне меристем была выше, чем в остальной части кочки. С другой стороны, как видно на графике (рис. 2),

температура на поверхности туссока может превышать температуру на поверхности почвы. При более длительном и более стабильном повышении температуры (рис. 2, правая часть графика) дерновина туссока может нагреваться, причем сильнее всего нагревается центральная часть, температура которой может превышать температуру на её поверхности. Поэтому сердцевина туссоков аридных горах часто высыхает (афро-альпийская *Festuca pilgeri* St.) и может иметь более высокую температуру, чем температура окружающего воздуха (Beck, 1994; Körner, 1999). Этим туссоки отличаются от подушковидных растений, стабильная температура в центре и даже в поверхностном слое которых, никогда не то что не превышает, но даже не приближается к показателям экстремальных изменений температуры в окружающей среде (Volkov, Volkova, 2015). Полное высыхание туссоков и переход в состояние физиологического покоя происходит тогда, когда в почве заканчиваются запасы доступной влаги. При хорошем обеспечении влагой туссоки, обладая «интенсивной» мочковатой корневой системой способны эффективно обеспечивать водное питание. У злаков этому способствует интенсивный рост ассимилирующих молодых побегов, за счет интеркалярного (вставочного) роста, когда растущий побег расчленяется на членики-метамеры, каждый из которых растет самостоятельно. Интенсивная транспирация при этом является механизмом, способствующим снижению температуры (у интенсивно транспирирующих видов охлаждение листьев по сравнению с воздухом может достигать 15 °С (Радченко, 1966)). Вероятно, охлаждение с помощью транспирации у туссоков, в сочетании с относительной терморегуляцией, достаточно эффективно. Как отмечает Ch. Körner (1999) в гумидных горах дерновины туссоков прогреваются меньше, чем более простертые кустарники и травы. Эта особенность важна для понимания адаптаций туссоков, учитывая, что под воздействием мощной солнечной радиации, температуры поверхности открытых участков почвы в высокогорьях может достигать 80 °С (Körner, 1999). Дерновина туссоков, возвышаясь над поверхностью почвы испытывает меньшее влияние экстремальных температур поверхностного слоя почвы, который нагревается под воздействием очень сильной в высокогорьях солнечной радиации.

В аридных горах интенсификация роста годичных побегов туссоков обычно характерна для начального периода вегетации, когда в почве имеются достаточные запасы влаги после стаивания снегового покрова, или осуществляется подток воды с вышележащих тающих снежников и ледников, что позволяет быстро создавать достаточно большую ассимилирующую поверхность и активно запасать питательные вещества – импульсный (интенсивный) тип развития по сравнению с экстенсивной стратегией подушковидных растений, которые поддерживают постоянную физиологическую активность небольшой фотосинтезирующей поверхности. Данный ритм развития характерен прежде всего для туссоков произрастающих на наиболее высоких хребтах, выше местообитаний которых имеется хорошо выраженный нивально-гляциальный пояс.

В Юго-Восточном Алтае, в горах, не достигающих 3000 м над ур., не формируются ледники или снежники-перелетки, сезонное развитие туссоков здесь связано с особенностями выпадения осадков в сезон вегетации (таяние достаточно скудного зимнего снегового покрова и конденсация тумана, вероятно, являются менее значимыми источниками воды). Этому способствует абсолютное преобладание суммы летних осадков (рис. 1), количество которых за три летних месяца может быть сравнимо, и даже может превышать их сумму за все остальные месяцы. Но, как правило, выпадение осадков подвержено достаточно резкой сезонной динамике. Это подтверждается наблюдениями за развитием побегов доминанта высокогорных степей на хребте Сайлюгем (Юго-Восточный Алтай) – мелкодерновинного злака *Poa attenuata* Trin., у которого летом 2022 г. наблюдали две хорошо выраженные генерации молодых побегов – первый подъярус высотой 20 см состоял из высохших побегов, что связано с отмеченной в этом районе в 2022 г. чрезвычайно засушливой весной. В результате дождей, выпавших в начале лета, появилась вторая генерация побегов, высота которых к августу составляла 17 см. Так же, пик формирования молодых побегов у туссоков на относительно невысоких хребтах Алтая может быть связан не с таянием относительно маломощного зимнего снегового покрова, который обычно сдувается ветрами и/или испаряется под воздействием мощного солнечного излучения, почти не смачивая почву (Волков, 2007), а с сильными ливнями. При этом, развиваясь из пазушных почек в глубине растения, молодые побеги, разрастаясь между отмершими прошлогодними побегами, не столько увеличивают размены растения, сколько его плотность. За счет преобладающего вертикального роста генерация молодых побегов у овсяницы Крылова развивается в основном над прошлогодними побегами (которые полегают), часто создавая довольно значительную ассимилирующую поверхность. Это противоречит мнению не-

которых исследователей (Hnatiuk, 1978; Körner, 1999), что для туссоков характерна малая суммарная площадь зеленых листьев (индекс листовой поверхности (LAI) у туссоков приближается к таковому у подушковидных растений и оценивается между 2 и 3 м^2 листовой площади на каждый квадратный метр площади поверхности сообщества).

Исследования туссоков в андийских высокогорьях показали, что из-за затенения наружным слоем побегов туссока, его внутренняя зона получает всего 10 % света от падающего на его поверхность (Molina-Montenegro et al., 2006), что, естественно, сказывается на потенциальной продуктивности. Но, при этом необходимо учитывать высокую интенсивность солнечной радиации, которая в значительной мере компенсирует эффект затенения внутренней зоны туссоков. Относительно большая ассимиляционная поверхность, образующаяся у туссоков в благоприятных условиях, определяет их высокую потенциальную биологическую продуктивность. Ch. Körner (2003) подсчитал, что 20 солнечных или 40 облачных дней было достаточно для того, чтобы дерновинная осока в высокогорьях восполняла ежегодные инвестиции в листовую массу, что так-же не согласуется с мнением об относительно небольшом объеме функционирующей ассимиляционной поверхности туссоков, которая в действительности характеризует переходную к покою фенологическую стадию развития.

С уменьшением запаса доступной влаги в почве туссоки постепенно высыхают, сокращая количество зеленых побегов и переходят в состояние летнего полу-покоя, а в дальнейшем (при исчерпании запасов влаги в почве) и покоя. Исследования снежной кочки (*Chionochloa rigida* (Raoul) Zotov) в Новой Зеландии показали, что этот вид туссоков способен к эффективной устьичной регуляции транспирации при снижении парциального давления водяного пара в воздухе, в то время как при неограниченной влажности в условиях эксперимента в теплице он способен поддерживать высокую транспирацию (Holdsworth, Mark, 1990; Davie et al., 2006).

Для туссоков, формируемых кобрезиями и овсянницами характерно ксероморфное строение листьев, благодаря чему эти растения за счет экономии влаги способны дольше поддерживать физиологическую активность в периоды с экстремально высокими температурами. Но, вероятно, при недостатке доступной влаги, туссоки все равно вынуждены сокращать площадь транспирирующих зеленых побегов, что увеличивает риск перегрева, из-за чего вся надземная часть растения может быстро засохнуть и растение переходит в состояние летнего покоя. При этом для многих туссоков переход в состояние летнего покоя в конце периода вегетации может быть связан не только с экологическими условиями, но и с ритмами развития. Вопрос использования благоприятных условий в середине и конце потенциального периода вегетации для физиологической активности у различных видов туссоков, вероятно, решается по-разному.

Как и в случае с подушковидными растениями, контроль цикла питания у туссоков и возможного долговременного захвата пространства и устойчивости к замораживанию и пожарам (Beck, 1994; Körner, 1999) может быть не менее или даже более важной селективной причиной, чем нагревание дерновины (Körner, 1999). Относительно стабильная температура внутри туссоков, благоприятна для деятельности организмов-редуцентов, что способствует процессу «локального почвообразования», которое особенно характерного для подушковидных растений (Volkov, Volkova, 2015). Но, при этом, скорость минерализации отмершей фитомассы и её включение в «локальный круговорот» ограничены длительностью жизни туссоков (максимальный абсолютный возраст, который Т. И. Серебряковой (1971) удавалось определить у *Festuca varia* Haenke, равнялся 50–60 годам, а у крупных кочек *Eriophorum vaginatum* L. в тундрах определенный возраст составляет от 122 до 187 лет (Стешенко, 1973; Wein, 1973; Chapin et al., 1979; Mark et al., 1985; Curasi et al., 2023), что несравненно меньше возраста подушковидных растений, который для партикулирующих экземпляров диаметром 12 метров может достигать порядка 5200 лет! (Волков, 2003).

Экзотермические процессы при гниении мертвой фитомассы, вероятно, способствуют повышению температуры в сердцевине растения, и путем формирования обратной положительной связи с физиологической активностью, при резких колебаниях температуры окружающей среды (воздействие резких колебаний температуры уменьшает сосущую силу корней, которая наблюдаются и после того, как растение выйдет из «шока» (Культиасов, 1982)) способствуют общей физиологической устойчивости туссоков в высокогорьях. Поступление минеральных веществ и влаги (которая задерживается мертвым губчатым органическим веществом в центре туссоков) в область корневой системы живой части растения, вероятно, способствует стабилизации водного и минерального питания. Результатом

этого является усиление активной транспирации, которая позволяет избегать температурных стрессов, особенно когда надземная часть растения нагрелась, а почва еще холодная.

Отмирающая фитомасса у туссоков в высокогорьях, вероятно, не играют такой значительной роли в «замыкании цикла питания», как это наблюдается у более длительно живущих подушковидных растений. Но, туссоки играют большую роль в формировании и удержании органогенного мелкозема, играя значительную роль в почвообразования в высокогорных условиях (рис. 3). И хотя относительно невысокая длительность жизни туссоков, как и медленная скорость минерализации мертвого органического вещества в суровых условиях высокогорий, не позволяют им как подушковидным растениям полностью «замкнуть» круговорот элементов питания, они, как и другие растения, могут использовать доступные элементы питания, оставшиеся от более ранних поколений растений. Накопление мертвой органики, так же способствует процессам локального почвообразования в виде долго сохраняющихся бугорков органогенного перегноя (рис. 3) и способствует развитию почв и растительных сообществ в высокогорьях. Поэтому туссоки выполняют в высокогорных экосистемах роль растений-инженеров, способствуя процессам локального почвообразования.



Рис. 3. Слева – сенильная партикуляция *Carex tristis* с накопившимся органогенным мелкоземом в центре распадающегося кольца из парциальных кустов и поселяющимися на его поверхности другими видами растений (Курайский хребет, Юго-Восточный Алтай); справа – сенильная стадия развития плотнодерновинной *Kobresia smirnovii* (хребет Сайлюгем, Юго-Восточный Алтай).

Заключение. Стратегия адаптации туссоков к обитанию в семиаридных высокогорьях, связана с высоким потенциалом ростовой активности, определяемой интеркалярным ростом побегов и «интенсивным» типом корневой системы, реализуемых обычно в начале периода вегетации. С интенсификацией ростовой и физиологической активности туссоков связана активная транспирация, за счет которой эти растения избегают перегрева в условиях высокой динамики температур. С другой стороны, плотная жизненная форма туссоков способствует нивелированию влияния заморозков (как и у подушковидных растений). Взаимообусловленность температурного гомеостаза и физиологической стабильности туссоков способствует их относительно высокой биологической продуктивности, которая позволяет накопить питательные вещества в краткий период, когда в почве сохраняются запасы доступной влаги. Благодаря этому, растения с такой жизненной формой способны сохранить положительный углеродный баланс, используя часть относительно небольшого, климатически благоприятного периода вегетации в высокогорьях.

Таким образом, травянистые жизненные формы туссоков, не так эффективно защищены от высокой динамики температур характерной для высокогорной зоны (особенно при высоких температурах), как подушковидные растения, и компенсируют это охлаждением за счет транспирации, эффективному при достаточном запасе воды в почве и «интенсивной» мочковатой корневой системе. Благодаря быстрому увеличению фотосинтезирующей поверхности они способны эффективно использовать периоды, с температурами благоприятными для ассимиляции и быстро переходить в состояние физиологического покоя при исчерпании запасов доступной влаги в почве. Такая стратегия к обитанию в верхнем высотном поясе аридных высокогорий является промежуточной между подушковидными растениями, максимально выносливыми в функциональном состоянии и мезоморф-

ными травами, которые имеют максимальную относительную фотосинтезирующую поверхность, но защищены от перепадов температуру, только за счет физиологических механизмов и минимальных размеров, позволяющих обитать в укрытиях между камнями где формируется более благоприятный микроклимат и накапливается мелкозем (Волков, 2007). Широкое распространение туссоков в горах показывает эффективность адаптаций туссоков, но относительно слабая их устойчивость к перегреву определяет особенности их распространения в семиаридных горах, где растения с этой жизненной формой более характерны для верхних поясов гор. На меньших абсолютных высотах в Юго-Восточном Алтае туссоки тяготеют к более увлажненным склонам западной и северной экспозиций и местообитаниям с близко залегающими грунтовыми водами, в то время, как сухие склоны занимают мелкодерновинные криофитные степи.

Благодарности. Работа поддержана грантом: ЭКО-26-1-001808 «Сохраним аргали в Юго-Восточном Алтае». Президентский фонд экологических проектов «Природа».

ЛИТЕРАТУРА

Волков И. В. Биоморфологические адаптации высокогорных растений. – Томск: Изд-во ТГПУ, 2007. – 412 с.

Волков И. В., Волкова И. И, Севастьянов В. В. Влияние климатических условий на распространение некоторых типов высокогорной растительности // Вестник ТГПУ, 2009. – Вып. 6(84). – С. 132–137.

Волков И. В. Подушковидные растения Юго-Восточного Алтая. – Томск: Изд-во ТГПУ, 2003. – 199 с.

Культиасов И. М. Экология растений. – М.: Изд-во Московского университета, 1982. – 384 с.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М. Из-во. «Наука», 1971. – 358 с.

Стешенко А. П. Определение возраста растений-подушек (*Sibbaldia tetrandra* Bunge) в условиях высокогорий Памира // Бот. журн., 1973. – Т. 58, № 7. – С. 1004–1011.

Радченко С. И. Температурные градиенты среды и растения. – М.; Л.: Наука, 1966. – 387 с.

Besk E. Turnover and conservation of nutrients in the pachycaul Senecio keniodendron // Tropical alpine environments. – Cambridge, 1994. – P. 215–221.

Chapin F. S., Van Cleve K., Chapin M. C. Soil temperature and nutrient cycling in the tussock growth form of *Eriophorum vaginatum* // The Journal of Ecology, 1979. – № 67. – P. 169–189.

Curasi S. R., Fetcher N., Wright K. S., Weldon D. P., Rocha A. V. Insights into the tussock growth form with model–data fusion // New Phytologist, 2023. – Vol. 239. – P. 562–575. https://doi.org/10.1111/nph.18751

Davie T. J. A., Fahey B. D., Stewart M. K. Tussock grasslands and high water yield: a review of the evidence // Journal of Hydrology (NZ), 2006. – Vol. 45 (2). – P. 83–94.

Hofstede R. G .M., Chilito E. J. P., Sandovals E. M. Vegetative structure, microclimate, and leaf growth of a páramo tussock grass species, in undisturbed, burned and grazed conditions // Vegetatio, 1995. – № 119. – P. 53–65. https://doi.org/10.1007/BF00047370

Holdsworth D. K., Mark A. F. Water and nutrient input: output budgets: effects of plant cover at seven sites in upland snow tussock grasslands of Eastern and Central Otago, New Zealand // Journal of the Royal Society of New Zealand, 1990. – Vol. 20. – P. 1–24.

Hnatiuk R. J. The growth of tussosk grasses on an equatorial high mountain and on two sub-antarctic islands // Geoecological relations between the southern temperate zone and the tropical mountains. Erdwiss Forschung 11. –Wiesbaden, 1978. – P. 159–190.

Körner Ch. Alpine Plant Life. – Berlin, 1999. – 338 p. https://doi.org/10.1007/978-3-642-98018-3

Körner Ch. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. – Berlin: Springer, 2003. – 344 p. https://doi.org/10.1007/978-3-642-18970-8

Leng R., Harrison S., Byers E. A., Magar M., Rai H., Raj Rijal R., Anderson K. Alpine vegetation community patterns in the Khumbu region, Nepalese Himalaya // Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2024. – Vol. 56(1). https://doi.org/10.1080/15230430.2024.2309686

Mark A. F., Fetcher N., Shaver G. R., Chapin F. S. Estimated ages of mature tussocks of *Eriophorum vaginatum* along a latitudinal gradient in central Alaska, U.S.A // Arctic and Alpine Research, 1985. – № 17. – P. 1–5.

Molina-Montenegro M. A., Badano E. I., Cavieres L. A. Cushion plants as microclimatic shelters for two ladybird beetles species in alpine zone of central Chile // Arct. Antarct. Alp., 2006. – Res. 38. – P. 224–227.

Volkov I. V., Volkova I. I. More than just a plant: cushion plants as biodiversity protectors in high mountains of Siberia // International Journal of Environmental Studies, 2015. – Vol. 72, № 3, Special Issue: The great Ob River basin. – P. 474–489. https://doi.org/10.1080/00207233.2015.1027594

Wein R. W. *Eriophorum vaginatum* L. // Journal of Ecology, 1973. – № 61. – P. 601–615.

Rauh W. Über polsterformigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der hoheren Pflanzen // Nova Acta Leopoldina, 1939. – Bd. 7. – № 49. – S. 289–462.