

Карачаево-Черкесский государственный университет

На правах рукописи

Аджиева Рада Башировна

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ УСТОЙЧИВОСТИ
АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА
К ОТЧУЖДЕНИЮ НАДЗЕМНОЙ БИОМАССЫ**

03.00.16 - экология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
д.б.н., проф. **В.Г. Онипченко**

Ставрополь – 2005

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	8
2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА РАБОТ	17
2.1. Географическое положение	17
2.2. Климат	17
2.3. Почвы	18
2.4. Общая характеристика высокогорной растительности ..	20
2.5. Основные потребители первичной продукции	24
2.5.1. Наземные беспозвоночные фитофаги	24
2.5.2. Мелкие млекопитающие	25
2.5.3. Копытные	27
3. ВЫСОКОГОРНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТГБЗ И ЕЕ	
ХАРАКТЕРИСТИКА	29
3.1. Альпийские лишайниковые пустоши	29
3.2. Пестроовсянищевые луга	31
3.3. Гераниево-копеечниковые луга	33
3.4. Альпийские ковры	38
4. ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ	42
5. МЕТОДИКА РАБОТЫ И ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА	
ИССЛЕДОВАНИЯ	51
6. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ	55
6.1. Экспериментальные изучения отавности в условиях засушливого сезона 2000 г.	55
6.2. Восстановление биомассы надземных побегов на следую- щий год после дефолиации в засушливый сезон	60
6.3. Долговременный эксперимент по изучению отавности растений гераниево-копеечниковых лугов	76

6.4. Долговременный эксперимент по изучению отавности	
растений альпийских ковров	86
ВЫВОДЫ	93
ЛИТЕРАТУРА	95

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Способность растений компенсировать частичную потерю своей биомассы – весьма важное приспособление в условиях интенсивного воздействия фитофагов. Высокогорные экосистемы Кавказа развивались под влиянием выпаса диких и домашних копытных, поэтому для большинства растений здесь свойственна значительная устойчивость к периодической дефолиации, хотя разные виды растений различаются по этому признаку.

Анализ работ по влиянию фитофагов в наземных экосистемах показывает, что растения могут выносить существенный уровень изъятия биомассы без снижения первичной продукции (Halaj, Wise, 2001). Возможность компенсационного роста растений после дефолиации зависит как от свойств самих растений (наличия подземных запасующих органов, расположения почек возобновления, скорости роста и т.п.), так и от характера окружения (интенсивности конкуренции – доступности почвенных ресурсов и света), а также от времени, частоты и степени дефолиации. Растения богатых почв более устойчивы к дефолиации по сравнению с видами характерными для бедных почв (Hanley, 1998). Отрастание *Ipomopsis arizonica* после дефолиации существенно снижалось при усилении воздействия конкурентов, уменьшения доступности ресурсов и вторичном воздействии фитофагов (Maschinski, Whitham, 1989 см: Briske, 1996). Изучение реакции растений Австралии на выпас показало, что при небольшом количестве осадков под влиянием выпаса уменьшают свое участие значительно больше видов, чем при обильных осадках (Vesk, Westoby, 2001).

Реакция высокогорных растений на отчуждение биомассы мало исследована. При экспериментальном удалении листьев и стеблей альпийского вида *Oxytropis sericea* биомасса отросших листьев

существенно ниже (чем на контроле), достигая 13% от удаленных, а генеративных побегов растения после дефолиации совсем не образовывали. После удаления листьев запас углеводов в многолетних тканях снижался (Wyka, 1999).

Усилившееся антропогенное воздействие на высокогорные системы ведет к принципиальным изменениям их состава и структуры. Выпас разной интенсивности – один из основных направлений использования альпийских фитоценозов. Реакция растений на выпас во многом определяется их способностью к восстановлению после отчуждения надземной биомассы. Поэтому изучение такой реакции весьма актуально для прогнозирования изменения фитоценозов под воздействием выпаса.

Цель настоящей работы – изучение отавности альпийских растений после искусственной дефолиации.

В задачи работы входило:

1. Оценить влияние дефолиации (отчуждения надземной биомассы) на дальнейшее образование биомассы для растений альпийских ковров и гераниево-копеечниковых лугов.
2. Изучить изменение численности побегов и массы отдельных побегов альпийских растений при разных режимах дефолиации.
3. Выявить наиболее и наименее устойчивые к дефолиации виды альпийских растений.
4. Сравнить реакцию растений альпийских сообществ двух типов на дефолиацию при различных погодных условиях (в средние по метеорологическим условиям годы и при летней засухе).

Положения выносимые на защиту:

1. Увеличение кратности дефолиации и ее продолжительности снижает способность растений восстанавливать свою биомассу
2. Масса отдельных побегов большинства видов при дефолиации снижалась сильнее, чем их численность

3. Растения более продуктивных гераниево-копеечниковых лугов устойчивее к дефолиации в неэкстремальных условиях, чем растения низкопродуктивных альпийских ковров
4. Различия в устойчивости видов к дефолиации в различных сообществах
5. При благоприятных метеорологических условиях растения гераниево-копеечниковых лугов лучше восстанавливают свою биомассу после дефолиации чем растения альпийских ковров, а в условиях летней засухи – наоборот.

Научная новизна. Впервые получены данные по реакции растений на долговременную дефолиацию в условиях нормальных по увлажнению и экстремально засушливых лет. Результаты работы являются новыми как для Северного Кавказа, где аналогичные исследования ранее не проводились, так и для альпийских сообществ гумидных высокогорий России.

Теоретическое и практическое значение работы. Способность восстанавливать надземную биомассу после повреждений – одно из фундаментальных адаптивных свойств растений, используемое при выделении их функциональных типов (Grime, 2001). Без изучения этого признака невозможно создание функциональной классификации высокогорных растений и понимание механизмов динамики альпийских сообществ. Поэтому исследование реакции растений на отчуждение биомассы имеет большое теоретическое значение в современной высокогорной экологии.

На основании полученных результатов, имитирующих отчуждение надземной биомассы при выпасе овец, возможна выработка практических рекомендаций по интенсивности выпаса в отдельных сообществах с целью сохранения структуры и продуктивности высокогорных экосистем. Результаты работы могут быть использованы для составления

экологических шкал реакции растений на дефолиацию, а также при создании в перспективе «Биологической флоры Кавказа», включающей детальные данные по биологии и экологии отдельных видов растений.

Апробация работ. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на заседаниях кафедры природоведения Карачаево-Черкесского государственного университета, были представлены на всероссийской научной конференции "Современные геоэкологические проблемы горных регионов России" (г. Теберда, 12-15 ноября 2003 г), доложены на научной конференции преподавателей и аспирантов КЧГПУ 22-27 апреля 2002 г. (г. Карачаевск). Работа прошла предзащиту на заседании диссертационного совета по биологическим наукам при Ставропольском университете 31 марта 2005 г.

Публикация результатов исследования. В диссертацию включены материалы исследований, в которых диссертант принимал непосредственное участие и является автором или соавтором вышедших по их результатам работ. Всего по материалам диссертации опубликовано 4 работы, еще 1 работа находится в печати.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на ____ стр. машинописного текста, состоит из введения, 6 глав, выводов, списка цитированной литературы, включающего ____ наименований (из них ____ на иностранных языках). Работа содержит 20 таблиц.

Настоящая работа выполнена в течение 2000-2003 гг. Полевой материал был собран на высокогорном стационаре МГУ в Тебердинском заповеднике, расположенном на горе Малая Хатипара.

Огромная помощь этой работе оказана научным руководителем профессором В.Г. Онопченко, а также доцентом О.А. Логвиненко. Автор искренне благодарит всех участников экспедиции 2000-2003 годов за содействие в сборе материала.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В последнее время значительно возросло число работ, касающихся устойчивости растений и растительных сообществ в целом к воздействию фитофагов. Однако результаты исследований, противоречивы и проблема до сих пор остается нерешенной. Под устойчивостью растительности к отчуждению мы вслед за Б.Д. Абатуровым (1985) понимаем способность растений или фитоценозов выдерживать без снижения продуктивности трофическое воздействие фитофагов. Многочисленные экспериментальные данные по искусственному удалению фитомассы или при естественном выедании животными показывают, что растительность неодинаково реагирует на изъятие фитомассы и возможно как положительное, так и отрицательное влияние фитофагов на ее продуктивность. В частности, известна способность растительного покрова устойчиво выдерживать частичное удаление фитомассы (Нечаева, 1954; Гаевская, Краснополин, 1956; Гордева, Ларин, 1965; Ellison, 1960; Mueggler, 1967; Taylor, 1972 и др.). Например, ежемесячная обрезка растений на пастбищных лугах Индии увеличивала урожай надземной фитомассы более, чем в 4 раза (165 г/м^2 вместо $37\text{-}42$) (Kaul, Sapru, 1973). На горных лугах в Польше (Карпаты) при умеренной обрезке растений урожай надземной фитомассы также оказался больше, чем при отсутствии такого воздействия (240 вместо 197 г/м^2), однако увеличение силы воздействия вызывало снижение продуктивности (Traczyk, Kochev, 1974).

Согласно экспериментам в условиях сухих степей и полупустынь, ежемесячная 4 кратная обрезка растений на высоте 6-12 см с отчуждением 40 и 50% надземной фитомассы за вегетационный период оставляла продуктивность практически без изменения (Абатуров, 1984).

Специальные эксперименты по обрезке растений показали, что растительность пустынь Средней Азии выносит отчуждение не более 70-

75% урожая надземной фитомассы (Гаевская, Краснополин, 1956, 1957, см. Абатуров, 1984).

Для естественных пастбищ умеренной зоны эксперименты с разным уровнем удаления фитомассы не многочисленны. Сравнение продуктивности эксплуатируемых пастбищ с продуктивностью огороженных площадей показало, что удаление овцами за пастбищный сезон до 70-90% урожая надземной фитомассы на лугах в Польше (Карпаты) и в Норвегии увеличивало продуктивность на 30-100% (Andrzejewska, 1974; Wielgolaski, 1976, см. Абатуров, 1984).

В тундре постепенное увеличение размера отчуждаемой фитомассы (20%, 35%, 90%) вызывало почти линейное снижение продуктивности. Таким образом, в этих условиях, характеризующихся относительным недостатком тепла и коротким вегетационным периодом, любое удаление фитомассы (начиная с 20% и выше) вызывает заметное снижение продуктивности (Абатуров, 1984).

Аналогичные данные получены и другими исследователями. По данным, полученным в зоне лесотундры К.С. Котелиной (1970, см. Андреяшкина, Игошева, 1979) максимальная продукция травянистых растений наблюдается при одно- двукратном срезании во второй половине июля-первой половине августа. По данным И.С. Хантимера (1970, см. Андреяшкина, Игошева, 1979), двукратное скашивание при влажной погоде и дополнительной подкормке минеральными удобрениями может способствовать получению большего урожая, чем в контроле. Двукратный и тем более многократный укос в течение вегетации значительно снижает продукцию следующего года. Так, при 4-кратном срезании травостоя мелкозлаково-мелкоосоково разнотравного луга на следующий год урожай снизился на 62%, при трехкратном – на 45 % (Братенкова, 1974, см. Андреяшкина, Игошева, 1984).

Положительная реакция на обрезку свойственна не только травянистым растениям, но и некоторым древесно-кустарниковым видам. Показано, например, что однократное отчуждение части растительной массы саксаула черного и белого, солянки Палецкого значительно, почти в 2 раза, увеличивало массу растения (Приходько, 1972). Лесные кустарники, служащие кормом многих растительноядных млекопитающих (лоси, косули, олени), в том числе и сельскохозяйственных, выносят отчуждение в разное время года до 75% годового прироста листьев или побегов. Например, у лесного кустарника *Ceanothus sanguineus* ежегодное в течение 6 лет удаление весной и осенью 75% прироста однолетних побегов лишь незначительно снижало продуктивность растения (Joung, Payne, 1948). Однако летнее удаление даже 50% прироста вызывало их значительное угнетение. Ежегодное осеннее удаление в течение 6 лет 100% годового прироста побегов у кустарников *Amelanchior alnifolia*, *Rosa jonesii*, *Lonicera utahensis* также почти не снижало продуктивность растений, в то же время удаление даже 75% годового прироста весной или летом вызывало снижение роста (Joung, Payne, 1948). Таким образом, во многих приведенных случаях растительность в условиях удаления части живой надземной массы не только не снижает своей продуктивности, но даже ее увеличивает.

Вместе с тем многочисленны и другие данные, показывающие, что реакция растений на такое воздействие может быть отрицательной. Это может быть вызвано различными причинами и чаще всего связано с более высокой интенсивностью воздействия. Чрезмерное удаление фитомассы почти во всех случаях значительно сокращает текущий урожай растительных сообществ. В опытах с отдельными видами растений (*Poa pratensis*, *Bouteloua gracilis*, *Stipa spartea*, *Bromopsis inermis* и др.) частая обрезка растений (4-5 раз) на высоте 1,5-3 см от поверхности почвы снизила продуктивность в 8-16 раз (на 80-96%) (Robertson, 1933). То же

происходило и в других случаях, когда те или иные растения многократно в течение всего вегетационного периода подвергались срезанию у поверхности почвы или близко к ней (Ходашева и др., 1979; Плюшкин, Горшкова, 1979; Снегирева, 1979; Subander, 1968; Laycock, Conrad, 1969; Mochnalska-Lawacz, 1974; Owenspy et. al., 1974).

Подобная глубокая обрезка растений, нормальная высота которых превышает 20-30 см и более, соответствует почти полному удалению всей фотосинтезирующей массы и не может не снизить их продуктивности, что и показывают данные опыты. Различные растения по-разному реагируют на удаление фитомассы (Любищев, 1940). По данным американских исследователей, одни виды растений допускают удаление до 80% фитомассы без снижения продуктивности, тогда как для других допустимое изъятие не превышает 10-20% (Браун, 1957). В тундровых фитоценозах, образованных осокой (*Carex concolor*) и вейником (*Calamagrostis landsdorffii*), урожай надземной фитомассы у осоки не снизился даже при интенсивной обрезке, тогда как у вейника при этом же воздействии значительно уменьшился уже в первый год, а в последующие годы вейник практически выпал из травостоя (Андреяшкина, Игошева, 1979). По ряду наблюдений (Снегирева, 1979, Плюшкина, Горшкова, 1979) одна и та же по интенсивности обрезка вызывает неодинаковое снижение урожая у разных видов растений. В курской луговой степи одни виды растений (*Thymus marschallianus*, *Vicia tenuifolia*, *Trifolium montanum* и др.) в первый же год резко снижают продуктивность, другие виды (*Elgtrigia intermedia*, *Festuca valesiaca*) оказываются более устойчивыми, третьи (*Bromopsis riparia*, *Salvia pratensis*) в первый год обрезки даже увеличивают продуктивность и лишь после многолетнего систематического срезания снижают ее (Снегирева, 1979).

Следует особо отметить, что отрицательный эффект обрезки во многих случаях проявляется лишь в последующие годы. Так, однолетняя

интенсивная обрезка (5 раз за сезон на высоте до 4 см над поверхностью почвы) вызвала сокращение продуктивности бородача (*Andropogon gerardi*) лишь на следующий год (Owenspy et. al., 1974). По данным К.С. Ходошевой и др. (1979) снижение продуктивности луговой степи под влиянием обрезки также произошло лишь в последующие годы, так как в первый год наблюдалось ее увеличение. Весьма важно, что и последующая реакция на удаление фитомассы зависит от интенсивности воздействия. Так, трехкратная обрезка в степи овсяницы степной, костра безостого и житняка ширококолосного не снизила продуктивность ни в текущем году, ни на следующий год (а двукратная даже увеличивала), тогда как пятикратная уменьшала продуктивность на будущий год в 1,5-2 раза (Евсеев, Слугина, 1938, см. Абатурова 1984).

Аналогичная закономерность отмечена и для отдельных фитоценозов, относящиеся к типчаково-житняковой ассоциации в полупустыне Прикаспия, которые не снижали продуктивность ни в первый год, ни в последующие 2 года при двукратном срезании на высоте 3 см над уровнем почвы, а в последующие годы наблюдалось снижение продуктивности в 1,5-2 раза (Гордеева, Ларин, 1965). Таким образом, эти данные свидетельствуют, во-первых, о неодинаковой реакции разных видов растений или растительных сообществ на то или иное удаление фитомассы, во-вторых, о различном эффекте этого воздействия на текущую и последующую продуктивность.

При пятикратном укосе осоково-вейникового луга продукция на следующий год уменьшилась на 50%, при двух- и трехкратном – на 45% по сравнению с контролем. Такой же эффект оказывает ежегодное одноразовое кошение травостоя в июне, июле и в августе. После трехкратного срезания в августе продукция пушицы узколистной и арктофилы рыжеватой снизилось до 50% по сравнению с контролем

(Матвеева, 1974; Галактионова и др., 1976, см. Андреяшкина, Игошева, 1974).

Удаление 50% листьев карликовой березки в фазе полного развертывания листовой пластинки, по данным Т.В. Вахтиной (1964, см. Андреяшкина, Игошева, 1984), снижает продукцию текущего и будущего года на 50% и 40% соответственно, при 100% -ном удалении ни к концу данного сезона, ни на следующий год развития листьев не наблюдалось. По данным М.Н. Аврамчика (1939, см. Андреяшкина, Игошева, 1984), после полного удаления листьев в начале сезона новый прирост появился только к концу сезона, но масса его была очень мала.

При искусственном удалении (14-16 июля) 50% листьев у ивы мохнатой (Богачева, 1978, см. Андреяшкина, Игошева, 1984) потери не возмещаются и продукция годичных побегов на 22-30% меньше, чем в контроле.

Проведенный теоретический анализ показал, что реакция растительности на воздействие фитофагов неодинакова (Абатуров, Лопатин, 1985). По данным этих авторов, если фотосинтез ограничен интенсивностью поступления световой энергии, то удаление листьев до определенного уровня увеличивает продуктивность. Если фотосинтез ограничен запасом доступной влаги в почве, то удаление части фитомассы не меняет продуктивности при условии полного использования запасов этой влаги. Если продуктивность ограничена недостатком тепла (при коротком вегетационном периоде), то любое удаление фитомассы ее снижает.

В условиях конкуренции ущерб от дефолиации может быть более существенен для растений, чем при отсутствии конкурентов. Изучение воздействия специализированного фитофага *Antistrophus silphii* (Hymenoptera) на сложноцветное *Silphium integrifolium* в высокотравной прерии показало, что ущерб от фитофага существенно снижается при

ослаблении конкуренции с другими растениями (удалении соседей) (Hantnett, Fay, 1998, 1998).

Как видно из всего выше изложенного, представление о реакции растительного покрова на изъятие фитомассы носят противоречивый характер. Однако эти противоречия в большинстве случаев объяснимы и связаны или с различиями методик проводимых исследований, или с неодинаковой реакцией исследуемых фитоценозов, которая носит закономерный характер.

Эксперименты с частичной дефолиацией всходов деревьев (Lim, Turner, 1996) показали, что виды более богатых почв более устойчивы к дефолиации, чем деревья более бедных почв (Hanley, 1998, 1998).

При экспериментальном удалении листьев и стеблей альпийского вида *Oxytropis sericea* биомасса отросших листьев была существенно ниже, чем на контроле, достигая 13% от удаленных, а генеративных побегов растения после дефолиации совсем не образовывали. После удаления листьев запас углеводов в многолетних тканях снижался (Wyka, 1999). Надземная продукция граминоидов (злаков и осок) в смешанно-злаковой прерии существенно снижалась при частой дефолиации (2-4 раза в месяц), но мало менялась при более редкой. Срезание проведено на высоте 4,5 см. Анализ литературы (Milchunas, Lauenroth, 1993) показал, что только в 17% случаях отчуждение биомассы приводило к увеличению надземной продукции (Green, Detling, 2000).

Новозеландский злак *Chionochloa pallens* после искусственной дефолиации, имитирующей выпас оленей, полностью не восстанавливался и через 20 лет после воздействия. Вес побега, его размер и вес злака на единицу площади оставались примерно на 30% ниже, чем на контроле все это время. Однако в первый год после дефолиации происходит усиленное образование новых побегов, через 8 лет после дефолиации плотность

(численность) побегов была примерно на 50% выше, чем на контроле (Leet al., 2000).

Изучение реакции растений Австралии на выпас показало, что при небольшом количестве осадков под влиянием выпаса уменьшают свое участие значительно больше видов, чем при обильных осадках (Vesk., Westoby., 2001).

Для злаков анализ экспериментов, проведенных в разных природных зонах, показал умеренный отрицательный эффект дефолиации на общую продукцию, сильный отрицательный эффект на конечную живую биомассу и минимальный эффект на массу корней. Растения, растущие при высоком уровне поступления азота, сильнее реагировали на дефолиацию чем растения, растущие без поступления азота (Ferrado, 2002).

Частичная дефолиация растений горных лугов штата Монтана вызывала значительно более сильное снижение роста у видов двудольных растений по сравнению со злаками. Так, продукция *Aster integrifolius* и *Potentilla gracilis* после 3 лет частичной дефолиации снизилось на 50%, а число генеративных побегов на 80%. Наибольшее влияние оказывала дефолиация в июле (середина вегетационного периода). Наиболее ранняя и, напротив, поздняя дефолиация вызывали меньшее снижение продукции (Mueggler, 1967).

Таким образом, проведенный анализ показывает, что реакция фитоценозов на удаление фитомассы в зависимости от условий среды может быть положительной, нейтральной или отрицательной. В целом все изложенные данные позволяют заключить, что противоречия, возникающие при изучении воздействия фитофагов на продуктивность растительности, имеют во многих случаях закономерный характер и обуславливаются неодинаковой реакцией разных фитоценозов или располагающихся в разных природных условиях на удаление фитомассы.

Таким образом, реакция растительности на воздействие фитофагов в различных природных зонах неодинакова и может зависеть от интенсивности поступления световой энергии, доступности влаги в почве, недостатка тепла. Если фотосинтез ограничен интенсивностью поступления световой энергии, то удаление листьев до определенного уровня увеличивает продуктивность. Если фотосинтез ограничен запасом доступной влаги в почве, то удаление части фитомассы не меняет продуктивности при условии полного пользования растительностью запасов этой влаги. И, наконец, если продуктивность ограничена недостатком тепла (при коротком вегетационном периоде), то любое удаление фитомассы ее снижает.

Реакция высокогорных растений на отчуждение биомассы мало исследована, а в экосистемах Кавказа подобные исследования практически не проводились.

Глава 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА РАБОТ

2.1. Географическое положение

Наша работа проводилась в альпийском поясе северо-западного Кавказа на территории Тебердинского государственного биосферного заповедника Карачаево-Черкесской Республики. Исследованные участки располагались на северо-восточных отрогах горы Малая Хатипара в верховьях реки Теберда (приток Кубани) водораздел ущелий М. Хатипара и Аюлюкулак на высоте 2700-2800 м над уровнем моря (43° 27' с.ш., 41° 41' в.д.).

2.2. Климат

Климат альпийского пояса горы Малая Хатипара характеризуется низкими температурами (среднегодовая -1,2 °С) и большим количеством осадков (за год в среднем 1400 мм), что позволяет отнести его к горному климату умеренной зоны, тип Х(VI) по Г.Вальтеру (1975) (Работнов, 1987).

Самыми теплыми месяцами года являются июль и август, средние температуры воздуха которых 7,9 и 8,3 °С соответственно. Устойчивый безморозный период с температурой выше 10 °С отсутствует, хотя в отдельные дни среднесуточная температура может превышать и 15 °С. Безморозный период также практически отсутствует, так как в каждом месяце могут наблюдаться заморозки (Работнов, 1987).

Несмотря на значительное увлажнение (осадки превышают испаряемость индекс увлажнения Высоцкого-Иванова больше 1), застоя воды не происходит в связи с хорошим дренажем и высокой испаряемостью, обусловленной низким атмосферным давлением, сильными ветрами и высокой инсоляцией. Боковой сток происходит на

глубине, превышающей мощность почвенного профиля. Большая часть осадков в районе исследований выпадает в виде снега и града и для оценки их локального поступления особенно важно знать закономерности ветрового перераспределения твердых осадков. В районе господствуют южные ветры (Справочник по климату..., 1967), поэтому с южных и гребневых участков снег обычно сдувается на северные. Экспозиция склона здесь играет большую роль почти для всех климатических факторов.

2.3. Почвы

В исследуемом районе работ распространены горно-луговые альпийские почвы, развивающиеся на силикатных почвообразующих породах, главным образом, биотитовых сланцах, реже с примесью серых гранитов. Нижеследующее описание почв района исследований приводится по статье Л.А. Гришиной с соавторами (1993). Эти почвы имеют хорошо развитый темноокрашенный дерновый горизонт с большим количеством корней растений и относительно невысокой каменистостью. Нижняя граница дернового горизонта хорошо диагностируется по плотному сплетению корней, объем которых здесь составляет 4-11% от почвы, а в нижележащем горизонте не превышает 3%. Вниз по профилю убывает биомасса подземных органов растений и содержание гумуса, каменистость увеличивается. Окраска меняется от буровато-серой или буровато-черной в дерновом горизонте до светло-бурой в нижних горизонтах. В профиле исследуемых почв выделяется переходный к породе горизонт В. Он характеризуется высокой каменистостью и светлой окраской. В то же время в нем присутствует значительное количество живых корней растений, мелкозем этого горизонта содержит 5-10%

гумуса. В целом дифференциация по горизонтам в горно-луговых почвах выражена слабо, переход между ними постепенный.

Каменистость почв закономерно увеличивается вниз по профилю. Среди камней преобладают крупные обломки породы размером >10 мм (особенно в нижних горизонтах). Плотность сухого мелкозема меньше 1 г/см^3 , что обусловлено высокой пористостью, большими запасами органического вещества и живых корней в изученных горно-луговых почвах.

По гранулометрическому составу почвы исследуемых сообществ относятся к легко и среднесуглинистым, лишь почвы альпийских пустошей имеют супесчаный состав.

Альпийские почвы имеют высокие водопроницаемость и влагоемкость. Коэффициент фильтрации Качинского больше 1 мм/мин , а в почвах альпийских лугов он превышает 3 мм/мин . Полная влагоемкость дернового горизонта почв на некоторых участках сообществ превосходит 150% , а полевая более 100% .

Почвы являются кислыми ($\text{pH} < 6$). Актуальная кислотность подвержена значительной сезонной динамике с тенденцией к уменьшению pH в середине вегетационного периода, что, видимо, связано с усилением выделений органических кислот и углекислоты корнями растений в этот период.

Количество обменного кальция в дерновых горизонтах изученных почв составляет около 6 мг экв/100 г почвы. Исключение составляют почвы некоторых участков АЛП (где оно возрастает до 9 мг экв) и АК (с крайне низким содержанием кальция – около 1 мг экв). Содержание обменного магния во всех горизонтах и кальция в нижних горизонтах описываемых почв невелико (обычно $< 2 \text{ мг экв/100 г}$).

Степень насыщенности основаниями дерновых горизонтов почв не превышает 40% . Обеспеченность почв подвижными азотом и фосфором

низкая, а калием высокая. Содержание обменного аммония составляет 2-5 мг на 100 г. почвы. А содержание подвижного фосфора в почвах исследуемых сообществ в большинстве случаев 0.2-1.0 мг на 100 г почвы. Содержание калия в дерновых горизонтах колеблется в пределах 20-40 мг на 100 г почвы. С глубиной содержание подвижного калия обычно существенно уменьшается.

Почвы богаты гумусом. Общие запасы органического вещества в почвах (без учета подземных органов растений) альпийских сообществ колеблются от 15,6 до 32,5 кг/м². Содержание валового азота довольно высокое и в целом составляет 0,3-0,7%.

2.4. Общая характеристика высокогорной растительности

Растительный покров высокогорий подчиняется законам вертикальной поясности. В горах Кавказа многими исследователями (Гроссгейм, 1948; Шифферс, 1953, 1960; Кононов, 1957; Гулисашвили, Махатадзе, Прилипко, 1975; Воробьева, 1981) выделяются следующие растительные пояса выше верхней границы леса: субальпийский, альпийский, субнивальный и нивальный.

Субальпийский пояс в северо-западной части Кавказа лежит в пределах от 2000-2200 до 2500-2600 метров над уровнем моря и непосредственно примыкает к верхней границе леса. Он характеризуется несколькими типами растительности: субальпийскими лугами, субальпийским высокотравьем, зарослями кустарниковых стлаников, а также березовыми и буковыми криволесьями, образованными *Betula litwinowii* и *Fagus orientalis* (Гулисашвили и др., 1975; Онипченко, 1989; Воробьева, 1991) (здесь и далее латинские названия приводятся по Ф.М. Воробьева, В.Г. Онипченко, 2001).

Среди лугов в пределах Тебердинского биосферного заповедника распространены злаковые луга (с доминированием *Festuca varia*, *Bromus variegata*, *Calamagrostis arundinacea*) со значительным участием и видов разнотравья (*Polygonum bistorta*, *Hedysarum caucasicum*, *Astrantia maxima*).

Типичным типом растительности субальпийского пояса в заповеднике являются высокотравные (до 1.5-2 м высотой, а иногда и выше) луга, которые обладают высокой продуктивностью и развиваются в местах аккумуляции снега по конусам выноса, лавиностокам, днищам долин, западинам на склонах, а также на местах старых кошар. В их состав, в основном, входят почти не поедаемые скотом, вредные и ядовитые виды растений, такие как *Urtica dioica*, *Cirsium chlorocomos*, *C. obvallatum*, *C. pugnax*, *Veratrum album*, *Rumex alpinus* и другие (Борлаков, Галкин, 1986; Онипченко, 1989).

Значительные площади в субальпийском поясе занимают кустарниковые стланики из *Rhododendron caucasicum*. Имеются и заросли стелющегося *Juniperus communis*.

Альпийский пояс простирается от высоты 2500-2600 м до 3000 м над уровнем моря. В нем выделяются следующие типы растительности: скально-осыпная, ковры, пустоши, луга, кустарниковые стланики, высокогорные болота (Воробьева, 1977б).

Характерными видами для скальных растительных сообществ являются ксеропсихрофильные подушечники (*Potentilla divina*, *Draba rigida*, *Minuartia circassica*), растения с мощным, глубоко уходящим в трещину скалы, стержневым корнем (*Chamaesciadium acaule*, *Jurinea coronopifolia*), суккуленты (*Sempervivum caucasicum*), многие растения каменистых и щебнистых мест (*Anthemis macroglossa*, *Valeriana alpestris*). Обильны также различные злаки и осоки (*Poa alpina*, *Alopecurus dasyanthus*, *Carex oreophila*) (Воробьева, 1977б).

Видовой состав осыпей зависит от их состояния: для подвижных влажных осыпей характерны такие виды, как *Nepeta supina*, *Lamium tomentosum*, *Eunomia rotundifolia*, *Saxifraga flagellaris*, *Draba scabra*. На более закрепленных влажных осыпях поселяются *Corydalis conorhiza*, *Senecio taraxacifolius*, *Carum caucasicum*, *Poa caucasica*, *Phleum alpinum*. Сухие же осыпи беднее типичными осыпными видами, нежели влажные, а в основном здесь встречаются растения каменистых мест и скал: *Astragalus levieri*, *Minuartia circassica*, *Campanula ciliata* (Воробьева, 1977б).

Альпийские ковры представляют собой психрофитные сообщества, формирующиеся вблизи ледников или мест длительного залегания снега, образованные почти целиком из приземистых длинностержневых и длиннокорневищных растений (*Campanula tridentata*, *Sibbaldia procumbens*,) с прижатыми к почве стелющимися побегами или розетками листьев (Воробьева, 1977б). В альпийском поясе Тебердинского заповедника распространены колокольчиковые, сиббальдиевые, лютиковые и тминные ковры, которые не занимают здесь значительных пространств, а встречаются лишь небольшими участками.

Пустоши приурочены к моренным буграм, выпуклым гребням и крутым склонам ледниковых цирков, где снег сдувается ветрами и почва сильно промерзает. Доминантами пустошей являются нетравянистые психрофиты, главным образом, лишайники (*Cetraria islandica*, *Cladonia mitis*) и кустарнички (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*). Ярус травянистых растений разрежен и состоит из *Anemone speciosa*, *Luzula spicata*, *Campanula tridentata*, *Carum caucasicum*, *Minuartia circassica*, *Primula ruprechtii*, *Helictotrichon versicolor* (Воробьева, 1977б).

Луга являются наиболее распространенным типом растительности в альпийском поясе Тебердинского заповедника. Господствуют среди них пустошные луга: плотнодерновинные с доминированием злаков или осок (*Festuca varia*, *F. brunnescens*, *Carex umbrosa*, *C. sempervirens*, *Nardus stricta*)

и рыхлодерновинные, образованные *Deschampsia flexuosa* или *Bromus variegatus*. Большое распространение имеют также гераниево-копеечниковые луга с доминированием *Geranium gymnocaulon* и *Hedysarum caucasicum* (Онипченко, 1989). Значительные площади в альпийском поясе занимают кустарниковые стланики, образованные *Rhododendron caucasicum* и *Juniperus communis*.

Высокогорные болота встречаются около концов современных ледников и ниже на дне долин. Доминируют здесь зеленые мхи, видовой состав высших растений, как правило, беден и представлен преимущественно *Eriophorum vaginatum* и *Carex nigra* (Воробьева, 1977б).

Субнивальный пояс сменяет альпийский с высоты около 3000 м над уровнем моря, а его верхняя граница связана с верхними высотными отметками распространения цветковых растений (в горах КЧР это около 3700-3800 м) (Онипченко, 1989). Для него характерны разреженные группировки сосудистых растений на скалах и осыпях, имеющие очень низкую продуктивность (до 20 г/м² в год) (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Флористический состав растений субнивального пояса довольно богат, например, для территории Тебердинского заповедника в этом поясе отмечено приблизительно 162 видов цветковых растений (Егоров, Онипченко, 2003).

Нивальный пояс расположен выше субнивального. Сосудистые растения в нем отсутствуют, на снегах встречаются водоросли (*Navicula mutica*, *Chlamydomonas nivalis* и другие), а на обнаженных местах - лишайники (виды родов *Lecanora*, *Lecidea*, *Rhizocarpom*, *Aspicilia* и другие) (Шифферс, 1953).

2.5. Основные потребители первичной продукции в альпийском поясе Северо-Западного Кавказа

2.5.1. Наземные беспозвоночные фитофаги

Среди наземных насекомых-фитофагов наибольшее участие в составе изученных альпийских сообществ имеют саранчовые, представленные 5 основными видами: *Nocaracris cyanipes* F.-W., *Podisma teberdi* Rmme., *Stenobothrus nigromaculatus* DOV.-ZAP., *Omocestus viridulus* L., *Gomphocerus sibiricus caucasicus* Motsch. (определения А.П. Михайленко). Наиболее обильны саранчовые на хорошо прогреваемых участках альпийских пустошей, их численность сильно варьируют по годам, но в большинстве случаев доминирующим видом является здесь бескрылая кобылка *P. uvarovi*. Все отмеченные виды прямокрылых полифаги, хотя определенная пищевая специализация имеет место. Крупные бескрылые кобылки (*P. teberdina*, *N. cyanipes*) чаще используют в пищу двудольные растения, а также ветошь, в то время как крылатые формы (*S. nigromaculatus*, *O. viridulus*), имеют лучшие приспособления для поедания узких листьев однодольных растений.

В целом, исходя из биомассы животных этой группы, можно предположить незначительное изъятие ими первичной продукции, не превышающее обычно 2 г/м² (по личному мнению М.Е. Черняховского). Однако воздействие на наиболее предпочитаемые виды растений может иметь существенное значение.

К сожалению, роль других групп наземных беспозвоночных в альпийских биогеоценозах практически не изучена. На основании низкой численности этой группы животных и отсутствии визуально заметных повреждений растений мы можем предположить незначительное влияние фитофагов, потребляющих вегетативные органы растений, на основании

низкой численности этой группы животных и отсутствии визуально заметных повреждений растений. В то же время, многочисленные потребители генеративных органов растений, особенно семяпочек и развивающихся семян, могут существенным образом снижать семенную продуктивность многих видов растений в альпийских фитоценозах. Этот вопрос, несомненно, требует специальных исследований.

2.5.2. Мелкие млекопитающие

Население мелких млекопитающих изучаемых альпийских сообществ по данным учетов в канавках (Фомин, Онипченко, 1986) включает 2 вида землероек (*Sorex satunini* L., *S. volnuchini* L.) и 4 вида грызунов (*Sicista kluchorica* Sokol. et al., *Apodemus sylvaticus* L., *Chionomys nivalis* Mart., *Pitimys majori* Thom.). Среди этих видов лишь кустарниковая полевка (*P. majori*) является массовым видом, обладающим, кроме того, способностью к интенсивной роющей деятельности (Формозов, Просвирнина, 1935; Громов, Воробьев, 1955; Тарасов, 1984).

Кустарниковые полевки в альпийском поясе имеют четкое биотопическое распределение в зависимости от типа растительного сообщества. Максимальная их численность наблюдается на гераниево-копеечниковых лугах (в годы пика до 950 особей на гектар), меньшая – на пестроовсяницевых лугах, незначительная – на альпийских пустошах и коврах (Фомин, Онипченко, 1986).

Различные типы фитоценозов в отношении поедаемости образующих их видов растений кустарниковой полевкой сходны, а резкая биотопическая неоднородность размещения полевок в альпийском поясе связана, по-видимому, с продуктивностью и защитными свойствами травостоев. Во всех сообществах, кроме пустошей, средние баллы поедаемости, рассчитанные по флористическому составу, выше, чем

таковые, рассчитанные с учетом участия видов в сложении сообществ (Фомин, Онихченко, 1986). Это свидетельствует о том, что доминанты этих сообществ поедаются несколько хуже остальных компонентов. Последнее особенно характерно для альпийских ковров: большинство слагающих это сообщество видов хорошо поедается кустарниковой полевкой, а доминирующий вид – *Sibbaldia procumbens* – совершенно не поедается. Однако обилие на коврах сиббальдии связано скорее с имевшим место ранее интенсивным выпасом скота, а не с питанием полевок, численность которых в этих ценозах крайне низка. Доминирующие виды сосудистых растений альпийских пустошей, наоборот, лучше поедаются полевыми, чем остальные виды, поэтому при поселении полевок на пустошах может происходить существенное изменение их структуры.

На основании изучения надземной продукции альпийских сообществ по численности полевок в них и значения трофического индекса для этого вида (отношение общего веса съеденного зверьком за сутки корма к весу его тела, Ларина, Тарасов, 1980). С.В. Фомин и В.Г. Онихченко (1986) оценили величину изъятия фитомассы в разных сообществах. Полученные величины, безусловно, носят ориентировочный характер, но позволяют предполагать в целом незначительное (до 5-7%) изъятие надземной годичной продукции кустарниковой полевкой. Лишь в наиболее населенных полевыми гераниево-копеечниковых лугах в годы пика численности изъятие с учетом травматического опада может достигать 15% и сравнимо с таковым для субальпийских лугов (около 300 кг/га, см. Ларина, Тарасов, 1980).

Реальное отчуждение биомассы, возможно, вдвое выше и на гераниево-копеечниковых лугах может достигать 30% надземной продукции. Это, несомненно, оказывает существенное влияние как на интенсивность биологического круговорота в этих сообществах, так и на

участие в травостое отдельных видов растений в зависимости от их поедаемости.

Суммарное потребление первичной продукции фитофагами в большинстве наземных экосистем составляет от 0,2 до 15-20% (Злотин, 1984), полевки в разных сообществах потребляют обычно 1-4% годичной продукции (Функциональные связи..., 1983). В целом данные по альпийским сообществам хорошо согласуются с этими наблюдениями.

Гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ) в годы пика численности практически повсеместно подвержены влиянию интенсивной роющей деятельности этого вида. Поселения полевок на пестроовсяницевых лугах обычно встречаются вблизи участков ГКЛ, а на альпийских пустошах обнаружены лишь отдельные норы, функционирующие, видимо, только в летний период.

2.5.3. Копытные

Основными видами копытных, использующих альпийские фитоценозы как кормовые станции, в Тебердинском заповеднике являются кубанский тур (*Capra caucasica* Guldenst.), серна (*Rupicapra rupicapra* L.) и кабан (*Sus scrofa* L.).

Численность тура в целом в высокогорьях Тебердинского заповедника составляла около 63 особей на 10 км² (Тарасов, 1963, см. Равкин, 1975). В районе наших исследований их численность значительно ниже, что связано с отсутствием в непосредственной близости от стационарных участков больших массивов труднодоступных скал, служащих турам убежищем при нападении хищников. В летний период при обилии кормов изъятие фитомассы копытными незначительно, но зимой они могут использовать до 70% фитомассы на доступных малоснежных участках

(Бобырь, Онипченко, 1990), что, однако, оказывает небольшое влияние на растения, т.к. отчуждается преимущественно ветошь. Лишь в местах значительной концентрации туров может наблюдаться деградация лишайникового покрова, так как *Cetraria islandica* и другие виды кустистых лишайников составляют значительную долю в зимнем рационе этого вида.

Численность серн в районе наших исследований невелика, а приуроченность их кормовых стаций преимущественно к субальпийскому поясу не дает возможности рассматривать их как значимых консументов в исследуемых сообществах.

Кабан изредка поднимается в альпийский пояс и производит порои в поисках подземных органов ряда видов растений. Местами эти порои могут иметь большое значение и рассматриваться как факторы нарушений, приводящих к изменению структуры сообществ и демулационным сменам на отдельных участках. Особенно длительно такие смены идут на альпийских пустошах.

* * *

Анализ консортивных связей альпийских растений с основными фитофагами показывает, что практически все изученные виды могут поедаться кем-либо из животных. Хуже всего поедаются *Sibbaldia procumbens* и *Vaccinium vitis-idaea*, в то время как некоторые виды охотно поедает большинство фитофагов. К таким видам относятся *Campanula tridentata*, *Carum caucasicum*, *Plantago atrata*, участие которых в составе сообществ может лимитироваться и деятельностью фитофагов. Например, встречаемость *Carum caucasicum* находится в обратной зависимости от численности кустарниковых полевок (Онипченко, 1987).

Глава III. ВЫСОКОГОРНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ТЕБЕРДИНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА И ЕЕ ХАРАКТЕРИСТИКА

3.1. Альпийские лишайниковые пустоши

Альпийские лишайниковые пустоши занимают наветренные гребни и верхние части склонов гор. Мощность снежного покрова незначительна (3-12 см) или снег полностью отсутствует. Вегетационный период наиболее длительный и продолжается около 5 месяцев – с мая по сентябрь. Начинается он с оттаивания верхних горизонтов почвы.

Почвы альпийских лишайниковых пустошей характеризуются малой мощностью дернового горизонта – 10-12 см и малой мощностью почвенного профиля – до 30 см. Они отличаются высокой каменистостью, которая резко возрастает от верхнего к нижним горизонтам и составляет в дерновом горизонте 6,8-36,8% по весу и 2,1-12,6% по объему, а горизонта В – 63,6-93,2% и 44,8-90,3% соответственно (Гришина и др., 1986). По гранулометрическому составу почвы альпийских лишайниковых пустошей относятся к супесчаным. Влагоемкость их низкая (менее 100%). Общие запасы органического вещества в почвах этих сообществ наименьшие среди почв других альпийских сообществ и составляют около 16 кг/м² (Гришина и др., 1991).

Доминируют в сообществе кустистые лишайники (главным образом *Cetraria islandica*). Среди сосудистых растений большое участие имеют *Campanula tridentata*, *Anemone speciosa*, *Festuca ovina*, *Carex umbrosa*, *Carex sempervirens*, *Antennaria dioica*, *Carum caucasicum*. Видовая насыщенность сосудистыми растениями относительно высокая – 25 видов на 1 м² и 40 видов на 100 м² (Онипченко, Семенова, 1988). В составе сообщества преобладают многолетние поликарпики (37 видов из 41 отмеченных). Для этого сообщества характерны виды со слабой

вегетативной подвижностью. Значительно участие растений с полурозеточной формой роста симподиальной модели, но также велика доля видов, относящихся к моноподиальной розеточной модели. Наибольшая часть растений пустошей относится к гемикриптофитам, наибольшее участие здесь имеют стержнекорневые и короткокорневищные растения (Покаржевская, Онипченко, 1995).

По флористической классификации альпийские лишайниковые пустоши относятся к ассоциации *Pediculari comosae* - *Eritrichietum caucasicum* союза *Anemonion speciosae* класса *Juncetea trifidi* (Onipchenko, 2002).

Альпийские лишайниковые пустоши – низкопродуктивные сообщества. Основную надземную биомассу образуют лишайники (более 400 г/м²). Запасы подземной фитомассы составляют 880 г сухой массы на кв.м. Общая годовая продукция альпийских лишайниковых пустошей оценивается в 150 г/м² (Онипченко, 1990). Большая часть (96-99%) надземной фитомассы расположена в пятисантиметровом слое над уровнем почвы, а основная масса подземных органов (78-81%) сосредоточена в дерновом горизонте почвы до глубины 8-10 см (Онипченко, 1985).

Проективное покрытие сосудистых растений на альпийских пустошах составляет 30-40%, лишайников – 35-50%. Травянистые растения не образуют сомкнутого полога, а относительно равномерно встречаются среди хорошо развитого лишайникового покрова (Гришина и др., 1986). Тем не менее, эдификаторами альпийских пустошей являются сосудистые растения, определяющие их структуру. Из-за малой мощности и бедности почв элементами минерального питания растения развивают корневую систему на значительно большей площади, чем их надземные органы. А образующиеся в надземной сфере "пустоты" занимают лишайники. При

увеличении содержания в почве элементов минерального питания происходит увеличение надземной массы травянистых растений, смыкание их полога и медленное вытеснение лишайников (Гришина и др., 1986).

В почвах альпийских лишайниковых пустошей найдены жизнеспособные семена 23 видов растений. Практически все они являются типичными компонентами этих сообществ. В то же время у *Antennaria dioica*, принимающей значительное участие в сложении фитоценоза, семян в почве не обнаружено. В семенном запасе лишайниковых пустошей доминируют *Gentiana pyrenaica*, *Primula algida*, *Veronica gentianoides* (Семенова, Онипченко, 1990).

По классификации И.В. Борисовой (1972) растения исследуемых альпийских сообществ относятся к пяти феноритмотипам (Гришина и др., 1986; Онипченко, Устинова, 1993). На альпийских лишайниковых пустошах по числу видов преобладают весенне-летне-осеннезеленые растения (74%), но в надземной фитомассе их участие снижается до 47%, значительную роль в сложении фитоценозов играют летне-зимнезеленые (41%) и вечнозеленые (11%) растения – *Antennaria dioica*, *Gentiana pyrenaica*. Роль весенне-летнезеленых и летне-осеннезеленых видов незначительна (Гришина и др., 1986), что типично для сообществ бедных местообитаний.

3.2. Пестроовсяницевые луга

Пестроовсяницевые луга (ПЛ) занимают склоны с невысоким снежным покровом зимой (0,5-1,5 м). Сходит снег в конце мая - июне.

Почвы пестроовсяницевых лугов отличаются наибольшей мощностью почвенного профиля (40-50 см) и дернового горизонта (12-15 см). Верхняя часть дернового горизонта (2 см) представляет собой губкоподобную массу из плотно переплетенных корней растений, а надпочвенный слой

высотой до 3 см состоит из медленно разлагающейся ветоши плотнoderновинных злаков.

Пестроовсянищевые луга характеризуются самой высокой флористической насыщенностью среди альпийских фитоценозов, где на одном квадратном метре произрастает 24 вида, а на ста квадратных метрах в среднем - 57 видов (Онипченко, Семенова, 1988). Доминируют в сообществе плотнoderновинные злаки (преимущественно *Festuca varia*, *Nardus stricta*), но по числу видов здесь преобладают короткокорневищные растения как, например, *Erigeron caucasicus*, *Senecio aurantiacus*, *Veronica gentianoides* и другие. В составе пестроовсянищевых лугов отмечено 53 многолетних поликарпика, один многолетний монокарпик (*Carum meifolium*) и один однолетник (*Euphrasia ossica*). Преобладают здесь виды со слабой вегетативной подвижностью. Наиболее характерна для большинства видов растений пестроовсянищевых лугов симподиальная полурозеточная модель развития и полурозеточная форма роста. Гемикриптофиты принимают наибольшее участие в составе этих фитоценозов как по числу видов, так и по биомассе и встречаемости (Покаржевская, Онипченко, 1995).

Синтаксономическое положение пестроовсянищевых лугов следующее: ассоциация *Viola altaicae* – *Festucetum variae* Rabotnova et Onipchenko 2002, союз *Viola altaicae* – *Festucion variae*, порядок *Nardetalia*. Пестроовсянищевые луга имеют довольно высокую продуктивность. Суммарная фитомасса в этих сообществах составляет около 2400 г/м². Надземная биомасса сосудистых растений превышает 300 г/м², основную часть которой (более 80%) образуют плотнoderновинные злаки. Запас надземной мортмасса (ветоши) в сообществе превышает 900 г/м², что, видимо, связано с низкой скоростью разложения листьев плотнoderновинных злаков, у которых сильно развита склеренхима (Онипченко, 1990). Запасы подземной фитомассы в сообществе

составляют около 1200 г/м^2 , при этом подземная мортмасса (565 г/м^2) лишь несколько уступает биомассе (635 г/м^2). Отношение общей надземной биомассы к подземной почти равно единице, что объясняется большими запасами ветоши в надземной сфере. Суммарная годовая продукция пестроовсяницевых лугов ориентировочно оценивается в 400 г/м^2 (Онипченко, 1990).

Горизонтальная структура пестроовсяницевых лугов характеризуется наибольшей гетерогенностью среди альпийских сообществ. Видимо, большое количество медленно разлагающейся ветоши основных доминантов – *Festuca varia* и *Nardus stricta* – препятствует распространению многих видов растений, не обладающих вегетативной подвижностью (Онипченко, Покаржевская, 1994).

В почвах пестроовсяницевых лугов обнаружены семена 23 видов растений. Преобладают в семенном банке *Carex atrata*, *Cerastium purpurascens*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta*. Не обнаружены семена таких доминирующих видов как *Deschampsia flexuosa* и *Leontodon hispidus*. А у абсолютного доминанта пестроовсяницевых лугов *Festuca varia* в почвах были обнаружены лишь единичные всхожие семена (Семенова, Онипченко, 1990).

На пестроовсяницевых лугах, как и в других альпийских сообществах, преобладают виды, относящиеся по феноритмотипу к весенне-летне-осеннезеленым (35%). Однако наибольшую биомассу (85%) образуют летне-зимнезеленые виды (*Festuca varia*, *Nardus stricta*) (Онипченко, Устинова, 1993).

3.3. Гераниево-копеечниковые луга

Одним из объектов наших исследований служили гераниево-копеечниковые луга – высокопродуктивные разнотравные сообщества с

доминированием герани голостебельной (*Geranium gymnocaulon*) и копеечника кавказского (*Hedysarum caucasicum*). Эти фитоценозы занимают нижние части склонов и небольшие западины со значительной аккумуляцией снега зимой (2 -3 м). Снег сходит в конце июня или начале июля, вегетационный сезон продолжается 2,5 - 3 месяца (Onipchenko, 1994). *Geranium gymnocaulon* и *Hedysarum caucasicum* являются основными доминантами сообщества, кроме того, здесь велико участие *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca brunnescens*, *Deschampsia flexuosa*, *Nardus stricta* и *Phleum alpinum* (Аксенова, Онипченко, 1998). Гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ) относятся к ассоциации *Hedysaro caucasicae* – *Geranietum gymnocauli* Rabotnova et Onipchenko 2002 (класс *Nardo* - *Callunetea* Prsg. 1949). (Onipchenko, 2002).

Видовое разнообразие гераниево-копеечниковых лугов сравнительно низкое. Мхи и лишайники играют весьма незначительную роль в сложении этих сообществ (Onipchenko, 1994).

Почвы гераниево-копеечниковых лугов детально исследованы и описаны в работах Л.А. Гришиной и др. (1993), О.С. Вертелиной и др. (1996, 1999), А.В. Волкова (1999). По сравнению с почвами других альпийских сообществ, почвы гераниево-копеечниковых лугов отличаются наибольшими величинами содержания обменного аммония (3,2 мг/100 г) (Онипченко и др., 1998). По-видимому, это связано с высокой продуктивностью этого типа сообществ и высокой микробиологической активностью. Кроме того, на содержание обменного аммония влияет интенсивная роющая деятельность грызунов (Волков, 1999, Онипченко и др. 1998, Фомин, 1986), т.к. в результате зоогенных нарушений в почвах ГКЛ происходит недоиспользование подвижных форм азота (Гришина и др. 1993).

Более низкое содержание углерода и общего азота по сравнению с пустошами и коврами может быть обусловлено интенсивной

минерализацией органического вещества в этом сообществе (Гришина и др. 1993). Содержание обменного фосфора среднее или высокое, а обменных катионов – незначительное. Для почв, развивающихся под гераниево-копеечниковыми лугами, характерно также пониженное содержание обменного кальция, что ведет к увеличению степени ненасыщенности основаниями и повышению гидролитической кислотности этих почв (Волков, 1999).

Гераниево-копеечниковые луга имеют наибольшую годовую продукцию среди исследованных сообществ альпийского пояса (около 550 г/м²) (Онипченко, 1990).

Гераниево-копеечниковые луга горы Малая Хатипара обладают самой большой надземной и в особенности подземной биомассой (Онипченко, 1990). В составе надземной биомассы этих лугов более половины приходится на разнотравье. *Geranium gymnocaulon* является основным доминантом на лугах этого типа. Кроме этого вида, к доминантам могут быть отнесены *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca brunnescens*, *Hedysarum caucasicum*, *Nardus stricta* и *Phleum alpinum*. В сложении подземной биомассы существенную роль играют толстые корни и корневища (более 2 мм в диаметре), поскольку в составе фитоценоза велико участие стержнекорневых (*Campanula tridentata*, *Hedysarum caucasicum*, *Scorzonera cana* и др.) и корневищных (*Geranium gymnocaulon*, *Matricaria caucasica*, *Phleum alpinum* и др.) растений. Доля тонких корней составляет около 30%. Наибольшая биомасса корней располагается в самом верхнем горизонте почвы. Корни некоторых растений проникают на значительную глубину, однако, их биомасса резко убывает вниз по профилю. Отметим также, что масса живых подземных органов почти вдвое превышает массу отмерших (Онипченко, 1990).

Для ГКЛ характерно самое низкое отношение мортмассы к биомассе сосудистых растений (по сравнению с другими сообществами), как в надземной, так и в подземной сфере, что является еще одним доказательством высокой интенсивности биологического круговорота (Онипченко, 1990). Состав жизненных форм растений ГКЛ описан в работе Г.А. Покаржевской и В.Г. Онипченко (1995). На пробных площадках были отмечены 38 видов, среди которых один однолетник, 36 многолетних травянистых поликарпика и один многолетний монокарпик. В альпийских сообществах горы М. Хатипара наиболее представлена полурозеточная форма роста. Это характерно и для растений субнивального и субальпийского поясов Центрального Кавказа (Нахуцришвили, 1981; Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). Что касается розеточных и безрозеточных форм роста, то на гераниево-копеечниковых лугах безрозеточные растения по числу видов преобладают над розеточными. Аналогичная картина характерна для других высокопродуктивных сообществ альпийского пояса – пестроовсяницевых лугов. В сообществах с суровыми условиями местообитания (альпийские ковры и пустоши), наоборот, видов розеточных растений больше, чем безрозеточных. В видовом составе ГКЛ, как и других изученных альпийских сообществ, преобладают растения с симподиальной полурозеточной моделью побегообразования по классификации Т.И. Серебряковой, а также, гемикриптофиты по классификации К. Раункиера, а участие остальных групп незначительно (Онипченко, Покаржевская, 1995). Биоморфологический анализ по системе жизненных форм И.Г. Серебрякова показал, что на ГКЛ наибольшим числом видов представлены короткокорневищные и рыхлодерновинные растения, которые образуют и наибольшую надземную биомассу. Таким образом, в условиях гераниево-копеечниковых лугов короткокорневищные и дерновинные (плотно- и рыхлодерновинные) преобладают над другими группами растений.

Наименее представлены однолетники и луковичные растения, а также многолетние монокарпики (Онипченко, Покаржевская, 1995).

Доминанты ГКЛ обладают комплексом адаптаций видов виолентной стратегии, такими, как крупные семена, высокий урожай семян при отсутствии их запаса в почве. По содержанию живых семян в почве гераниево-копеечниковые луга занимают среднее положение – 3850 семян/м². Как известно, количество живых семян в почве альпийских сообществ возрастает от сухих к влажным местообитаниям (Semenova, Onipchenko 1994). Всего в почве ГКЛ были обнаружены семена 19 видов, среди которых доминируют семена *Nardus stricta* и *Carex atrata*. Основную часть семенного банка составляют виды с эксплерентной стратегией: *Luzula multiflora*, *Matricaria caucasica*, *Veronica gentianoides* и т.д. (Семенова, Онипченко, 1990; Semenova, Onipchenko, 1994).

Как и в других альпийских сообществах, основная масса жизнеспособных семян (70%) находится в верхнем слое почвы (2 см). Тем не менее, погребенные семена встречаются до глубины 10 см, что глубже, чем в других сообществах. Это обусловлено постоянным перемешиванием почвенных слоев в результате интенсивной роющей деятельности кустарниковой полевки (Semenova, Onipchenko 1994).

Снеговой покров на гераниево-копеечниковых лугах составляет зимой 1,5-3 м и более. Он сходит обычно в конце июня или начале июля, т.е. позже максимума солнечной активности. Поэтому сезонное развитие гераниево-копеечниковых лугов протекает в благоприятных температурных условиях (июль - август). Тем не менее, световые условия в этот период ограничены, т.к. уменьшается длина дня и высота солнца над горизонтом (Аксенова, Онипченко 1998).

Виды растений гераниево-копеечниковых лугов относятся к 5 феноритмотипам по классификации И.В. Борисовой (1972). В условиях рассматриваемого сообщества особенно велика роль видов, имеющих

зеленые листья только в течение вегетационного периода. Наибольшую биомассу (76%) образуют виды, относящиеся к весенне-летне-осеннему феноритмотипу. Около 1/4 биомассы составляют летне-зимнезеленые виды, что значительно меньше, чем в других сообществах. Это указывает на более интенсивный круговорот и высокое плодородие почв гераниево-копеечниковых лугов.

Эксперименты по затенению ГКЛ с целью изучения возможности фенологического расхождения растений альпийских сообществ были проведены А.А. Аксеновой и В.Г. Онопченко (1998). Различная интенсивность поглощения света в разные периоды вегетации у разных растений, наряду с толерантностью к его недостатку, может служить фактором, поддерживающим видовое разнообразие.

3.4. Альпийские ковры

Альпийские ковры как особый тип высокогорной растительности Кавказа отмечен в работах многих исследователей этого региона. С.Г. Наринян (1962) ограничивает понятие альпийских ковров группировками с господством розеточных и стелющихся растений при незначительном участии осок и злаков. По его мнению, настоящие альпийские ковры Кавказа – это специфический тип растительных сообществ высокогорий, отличающийся как по флористическому составу, так и по структуре фитоценозов от альпийских лугов.

Ф.М. Воробьева (1977) под коврами понимает высокогорные психрофитные сообщества, формирующиеся вблизи ледников или мест длительного залегания снега, образованные почти целиком приземистыми длинностержнекорневыми и длиннокорневищными растениями (*Campanula tridentata*, *Sibbaldia procumbens*, *Trifolium polyphyllum* и др.) с прижатыми к почве стелющимися побегами или розетками листьев.

Альпийские ковры на территории Тебердинского государственного заповедника больших пространств не занимают, а встречаются лишь небольшими участками.

Видовой состав растений альпийских ковров очень разнообразен (здесь насчитывается около 200 видов сосудистых растений), и большинство из них образуют прикорневые розетки или стелются по почве (шпалерные формы) (Гулисашвили и др., 1975). Альпийские ковры характеризуются низкой флористической насыщенностью (числом видов на единицу площади). Для ковров Тебердинского заповедника она составляет в среднем: на площадках 50 x 50 см – 9,4 вида; на 1 м² – 11,4 и на 25 м² – 18 видов (Онипченко, Семенова, 1988).

По системе флористической классификации высокогорные ковровые сообщества долгоснежных местообитаний относятся к классу *Salicetea herbaceae* Br.-Bl. 1947 порядку *Hyalopoetalia ponticae* ассоциации *Hyalopoo ponticae* – *Pedicularietum nordmannianae* Rabotnova et Onipchenko 2002 (Onipchenko, 2002).

В ходе биоморфологического анализа основных компонентов альпийских ковров Тебердинского заповедника (Покаржевская, Онипченко 1995) было отмечено 23 многолетних травянистых поликарпика, один полукустарничек (*Sibbaldia procumbens*) и один многолетний монокарпик (*Carum meifolium*). Здесь преобладают виды со слабой вегетативной подвижностью, вегетативно неподвижные, а также растения симподиальной полурозеточной и моноподиальной розеточной модели. Полурозеточная форма роста наиболее часто встречающаяся у видов альпийских ковров. Среди жизненных форм Раункиера наибольшую группу образуют гемикриптофиты. В составе надземной биомассы альпийских ковров Тебердинского заповедника невелика доля мохообразных (2,7 г/м²) и лишайников (1,5 г/м²) (Онипченко, 1990). Большую часть надземной биомассы составляют сосудистые растения (129

г/м²), из них наибольший вклад дают следующие виды (г/м²): *Gnaphalium supinum* 11,0, *Minuartia aizoides* 13,4, *Nardus stricta* 15,1, *Sibbaldia procumbens* 49,4, *Taraxacum stevenii* 17,8. Среди других альпийских сообществ ковры характеризуются наибольшим отношением подземной биомассы к надземной. Подземная биомасса составляет здесь 944 г/м², что существенно ниже, чем отмечалось для ковров Армении. Это может быть связано со значительно меньшим участием стержнекорневых растений в рассматриваемых коврах Теберды. Эти сообщества также характеризуются наиболее низкой потенциальной годичной продукцией подземных органов (19% от подземной биомассы). Ориентировочная суммарная годичная продукция для ковров составляет 200 г/м².

В почвах альпийских ковров Тебердинского заповедника найдено значительное количество жизнеспособных семян – в среднем 2810 на кв. метр (Семенова, Онипченко, 1990). В наибольшем количестве были представлены семена следующих видов (в скобках – число семян на кв. м): *Gnaphalium supinum* (1475), *Luzula multiflora* (90), *Sibbaldia procumbens* (762), *Taraxacum stevenii* (245). В исследованных сообществах отмечены также многочисленные луковички *Gagea fistulosa* (990 луковичек на кв. метр). Основная масса семян и луковичек располагалась на глубине 0-2 см.

Среди альпийских сообществ Тебердинского заповедника, ковры характеризуются меньшей степенью развития микосимбиотрофизма по сравнению с лугами (Байкалова, Онипченко, 1988). Видимо, это связано с неблагоприятными почвенными условиями (повышенная влажность, позднее прогревание). Численность крупных почвенных беспозвоночных на коврах по сравнению с другими сообществами невелика, общая биомасса составляет здесь 0,37 г/м². Чаще других отмечены долгоносики (*Curculionidae*): 0,15 г/м² и чернотелки (*Tenebrionidae*) 0,1 г/м², а дождевые черви не встречаются вообще (Onipchenko, Zhakova, 1997).

Многие растения альпийских ковров хорошо поедаются позвоночными фитофагами. К прекрасным кормовым видам относятся такие доминанты этих сообществ, как *Campanula tridentata*, *Carum caucasicum*, *Taraxacum stevenii*. Эти виды хорошо поедаются грызунами, в частности кустарниковой полевкой (Фомин и др., 1989). Однако, численность этих животных здесь низкая. С этим может быть связана и высокая представленность в составе ковровых фитоценозов таких видов, как *Carum caucasicum*, *Campanula tridentata*, широко распространенных в альпийском поясе в целом (Онипченко, 1987).

Глава 4. ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ

В этой главе дается характеристика изученных видов. В первом эксперименте нами было изучено 19 видов растений из 4-х ценозов. Их краткая характеристика дается в таблице 1. Во втором эксперименте было изучено 20 видов растений, произрастающих в 2-х ценозах. Характеристика представлена в таблице 2. Более детальное описание отдельных видов приводится ниже.

Agrostis vinealis – короткокорневищный многолетник. Образует сученные дерновинки (Гроссгейм, 1946; Толчайн, 1947). Поликарпик. Полурозеточное растение с симподиальным ветвлением. По данным В.Н. Голубева (1984) длиннокорневищное растение. Хорошо поедается в сене, на пастбищах в зависимости от фаз вегетации удовлетворительно и хорошо (Гроссгейм, 1946). При экспериментальном прекращении выпаса овец в Уэлсе этот вид в большинстве случаев резко увеличивал свое участие в составе пастбищных ценозов. В ходе сукцессии этот вид заменял *A. capillaris*, менее устойчивую к деятельности полевок, резко увеличивших свою численность при прекращении выпаса (Hill et. al., 1992).

Anemone speciosa – имеет полурозеточные, полициклические надземные побеги, возобновляющиеся моноподиально, и короткое вертикальное корневище с кистекорневой системой. Соцветие – простой зонтик или цветки одиночные (Зиман, 1979). Субэндем Кавказа (Харадзе и др., 1977). Скотом не поедается, к выпасу не устойчива (Ларин и др., 1950). Криптофит (Иванов, 1988). По данным Н.Л. Цепковой и Л.М. Гольдберга (1990) мезофит, гемикриптофит, многолетник.

Nardus stricta – многолетнее поликарпическое растение, плотнодерновинный злак (Шалыт, Калмыкова, 1935; Linkola, Tiirika, 1936; Сергеев, 1935). В районе наших исследований цветет в июле – в начале августа. Является показателем бедных, кислых почв (Андреев, 1985). Плотная дерно-

Список изученных видов и их характеристика в эксперименте 2000 г

Вид	Сообщество	Жизненная форма
<i>Anemone speciosa</i>	АЛП	Кистекарневой геофит
<i>Carex atrata</i>	ГКЛ	Рыхлодерновинный гемикриптофит
<i>Carum caucasicum</i>	АЛП	Стержнекарневой геофит
<i>Festuca ovina</i>	АЛП	Плотнодерновинный гемикриптофит
<i>Festuca varia</i>	ПЛ	Плотнодерновинный гемикриптофит
<i>Geranium gymnocaulon</i>	ГКЛ	Короткокарневищный гемикриптофит
<i>Gnaphalium supinum</i>	АК	Короткокарневищный гемикриптофит
<i>Hedysarum caucasicum</i>	ГКЛ	Стержнекарневой гемикриптофит
<i>Leontodon hispidus</i>	ПЛ	Короткокарневищный гемикриптофит
<i>Matricaria caucasica</i>	ГКЛ	Короткокарневищный гемикриптофит
<i>Minuartia aizoides</i>	АК	Карневищно-стержнекарневой гемикриптофит
<i>Nardus stricta</i>	ПЛ	Плотнодерновинный гемикриптофит
<i>Oxytropis kubanensis</i>	АЛП	Стержнекарневой гемикриптофит
<i>Polygonum bistorta</i>	ПЛ	Короткокарневищный геофит
<i>Scorzonera cana</i>	ПЛ	Стержнекарневой геофит
<i>Sibbaldia procumbens</i>	АК	Карневищный полукустарничек
<i>Taraxacum stevenii</i>	АК	Стержнекарневой геофит
<i>Trifolium polyphyllum</i>	АЛП	Карневищно-стержнекарневой геофит

Список изученных видов и их характеристика в 3х летнем эксперименте

Вид	Сообщество	Жизненная форма
<i>Agrostis vinealis</i>	ГКЛ	Корневищный гемикриптофит
<i>Carex atrata</i>	ГКЛ	Рыхлодерновинный гемикриптофит
<i>Carum meifolium</i>	ГКЛ	Стержнекорневой геофит
<i>Catabrosella variegata</i>	АК	Полурозеточный рыхлодерновинный гемикриптофит
<i>Carex oreophila</i>	АК	Корневищный гемикриптофит
<i>Carex pyrenaica</i>	АК	Дерновинный гемикриптофит
<i>Festuca brunnescens</i>	ГКЛ	Плотнодерновинный гемикриптофит
<i>Geranium gymnocaulon</i>	ГКЛ	Короткокорневищный гемикриптофит
<i>Gnaphalium supinum</i>	АК	Короткокорневищный гемикриптофит
<i>Hedysarum caucasicum</i>	ГКЛ	Стержнекорневой гемикриптофит
<i>Hyalopoa pontica</i>	АК	Корневищный гемикриптофит
<i>Matricaria caucasica</i>	ГКЛ	Короткокорневищный гемикриптофит
<i>Minuartia aizoides</i>	АК	Корневищно-стержнекорневой гемикриптофит
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	АК	Короткокорневищный геофит
<i>Pedicularis condensata</i>	АК	Ксеромезофит, гемикриптофит
<i>Potentilla crantzii</i>	АК	Корневищно-стержнекорневой гемикриптофит
<i>Pulsatilla aurea</i>	ГКЛ	Стержнекорневой геофит
<i>Phleum alpinum</i>	ГКЛ	Психромезофит

Таблица 2 (окончание)

<i>Rumex alpestris</i>	ГКЛ	Короткокорневищный геофит
<i>Sibbaldia procumbens</i>	АК	Корневищный полукустарничек
<i>Taraxacum stevenii</i>	АК	Стержнекорневой геофит
<i>Trifolium polyphyllum</i>	АЛП	Корневищно-стержнекорневой геофит

вина белоуса нарастает с одного конца и отмирает с другого, так как образующие ее побеги живут 2-3 года. Особенности строения дерновины связаны с ранним развитием боковой почки в пазухе профилла (пролиста) каждого нового побега и с симподиальным нарастанием корневища (Рытова, 1987).

Растет на пустошах, на болотистых низовых лугах (Hugon и др., 1991). В Тебердинском заповеднике встречается повсеместно, произрастая в светлых лесах, зарослях рододендрона кавказского, болотах, на субальпийских и альпийских лугах на высоте 1350 - 2700 м (Воробьева, 1991). Является показателем бедных, кислых почв (Андреев, 1985).

Поедается скотом только до колошения и после отрастания отавы (Андреев, 1985).

Травостой *Nardus stricta* используется в основном как пастбище (Андреев, 1985). Отмечено отличное поедание серной в августе (Насимович, 1946б). Белоус относится к травам низкого кормового достоинства (Штреккер, 1933; Ларин и др., 1950). По шкале Л.Г. Раменского в ряду пастбищной дигрессии белоус встречается почти во всех ступенях (с 1 по 9): от лугов, где выпас и сенокос не оказали заметного воздействия, до пастбищ с сильным влиянием выпаса или полусбоя. Пастьба способствует распространению белоусников, так как белоус хорошо противостоит вытаптыванию. В то же время интенсивный

выпас уменьшает его семенную продуктивность (Chadwick, 1960; Жукова, 1970).

Festuca ovina - многолетний злак до 50 см в высоту, образующий плотные дерновины, вегетативно практически неподвижный (Покаржевская, Онипченко, 1995). Жизненная форма – дерновинный, плотнокустовый злак (Наринян, 1959). По данным Н.Л. Цепковой и Л.М. Гольдберга (1990) мезофит, гемикриптофит.

В районе наших исследований цветет в июле. В Тебердинском заповеднике растет на лугах в лесном, субальпийском и альпийском поясах на высоте 1350-3000 м, встречаясь повсеместно или рассеянно (Воробьева, 1991).

Культивируемый на пастбищах злак. Поедается кавказским туром в июле и августе и активно – в зимнее время (Насимович, 1949а). По данным Ю.А. Яровенко и М.Х. Ахтаева (1988) *Festuca ovina* – одно из основных кормовых растений дагестанского тура. Листья и подземные побеги поедаются кавказским уларом, листья и проростки – кавказским кекликом (Ткаченко, 1966). Поедается овцами отлично. При ежеледечном (через 10 дней) скашивании дает прирост 46,5% от первоначальной массы, в другой год – 25,8% (уровень почвы). При срезании ежемесячно – 9,9% (уровень почвы) и 24,6% (уровень 1 см). При срезании 2 раза за лето – 71%, один раз – 25,8% (уровень почвы) (Сердюков, 1930).

В результате прекращения выпаса овец на ряде пастбищ в Великобритании, *Festuca ovina* уменьшила свое участие в травостое (Raues, 1981, Hill et. al. 1992).

Роль *Festuca ovina* увеличивается при вытаптывании лишайникового покрова.

Leontodon hispidus – многолетнее вегетативно подвижное растение высотой 15-40 см. Ксеромезофит, гемикриптофит (Цепкова, Гольдберг, 1990).

Встречается повсеместно в луговых сообществах, лесных полянах, в кустарниках, на субальпийских и альпийских лугах, моренах до 3000 м над уровнем моря (Воробьева, 1991).

Соцветия используются в пищу кавказским уларом, в питании птенцов встречаемость – 43% (Ткаченко, 1966). Хорошо поедается овцами. При исключении выпаса (ограждения) резко увеличивается число генеративных побегов.

Carex atrata – многолетнее растение с корневищем, образует рыхлые дерновины, вегетативно среднеподвижное (Покаржевская, Онипченко, 1995). Модель побегообразования – симподиальная, среднерозеточная. В ТГБЗ встречается на субальпийских и альпийских лугах, поднимается в субнивальном поясе до высоты 3250 м.

По наблюдениям в Краснодарском крае в альпийском поясе на лугах и пустошах скотом поедается хорошо (Ларин и др., 1950).

Carum meifolium – ксеромезофит, гемикриптофит, многолетник, монокарпик (Цепкова, Гольдберг, 1990). Превосходно выносит вытаптывание, быстро отрастает после стравливания (Коласовский, 1935). Хорошо и отлично поедается всеми видами скота (Ларин и др., 1950).

Carum caucasicum – короткостержневой травянистый длительно вегетирующий поликарпик (Нахуцришвили, 1974).

Корни охотно поедаются кабаном (Дуров, 1975). Листья, цветы и плоды поедаются кавказским тетеревом, а листья, плоды, корневища – кавказским уларом, листья и плоды кекликом (Ткаченко, 1966). Поедается овцами отлично. При ежедекадном скашивании дает прирост 18% от массы первоначально срезанного побега. При ежемесячном срезании на уровне почвы – 43,8%, на уровне 1 см – 55%. При срезании 2 раза за лето – 61%, один раз – 23,5 % (уровень почвы) (Сердюков, 1930).

Catabrosella variegata – травянистый поликарпик, полурозеточный гемикриптофит, плотнодерновинный вегетативно слабо подвижный (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Охотно поедается скотом (Гроссгейм, 1946) (Ларин и др. 1950). В большом количестве поедается кавказским туром в августе (Насимович, 1949а).

Scorzonera cana – многолетнее растение со стержневой корневой системой, вегетативно неподвижное (Покаржевская, Онипченко, 1995).

Phleum alpinum – многолетнее растение, образует рыхлые дерновины и короткие корневища. Психромезофит. Цветет в июле-августе.

Ценная кормовая трава высокогорных пастбищ (Дикорастущие растения, 1977). Хорошее кормовое растение горных пастбищ Бернских Альп (Dahler, 1992).

Pedicularis condensata – криптофит (Иванов, 1988). По наблюдениям Н.Л. Цепковой и Л.М. Гольдберга (1990) ксеромезофит, гемикриптофит, многолетник. Кистеклубнестержневое безрозеточное растение. Мезофит (Нахуцришвили, 1974).

Отмечено поедание серной в июле и августе (Насимович, 1949б).

Pedicularis nordmanniana – на пастбищах и в сене скотом не поедается или поедается плохо (Ларин и др., 1950).

Potentilla crantzii – растение с мощным корневищем. Кистеклубнестержневое безрозеточное растение. Мезофит (Нахуцришвили, 1974). Криптофит (Иванов, 1988). По сведениям Н.Л. Цепковой и Л.М. Гольдберга (1990) ксеромезофит, гемикриптофит, многолетник. Овцами поедается слабо (Сердюков, 1930). Другими видами скота поедается удовлетворительно, и плохо или совсем не поедается при наличии лучших кормовых растений (Ларин и др., 1950). Является индикатором пастбищного использования субальпийских лугов (Цепкова и др, 1984).

Pulsatilla aurea – характерны стержневая корневая система, подземные побеги образованы ветвями каудекса, надземные побеги моноподиальные, полициклические (Зиман, 1980). Листья используются в пищу кавказским уларом (Ткаченко, 1966).

Geranium gymnocaulon – травянистый поликарпик, полурозеточный, вегетативно мало подвижный гемикриптофит. Модель побегообразования – симподиальная, полурозеточная.

В ТГБЗ встречается в субальпийском и альпийском поясах, но может подниматься в субнивальный до высоты 3000 м и по моренам спускаться даже в лесной до 2000 м. Особенно характерна для альпийского пояса, в котором выступает доминантом гераниево-копеечниковых лугов. Удовлетворительно поедается скотом (Ларин и др, 1950).

Hedysarum caucasicum – травянистый поликарпик, безрозеточный, стержнекорневой, вегетативно неподвижный гемикриптофит. Модель побегообразования симподиальная, безрозеточная. По сведениям Н.Л. Цепковой, Л.М. Гольдберга (1950) ксеромезофит, гемикриптофит, многолетник.

В ТГБЗ встречается в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах. Доходит до 3000 м. Характерными местообитаниями являются морены, каменистые места и луга (Воробьева, Онипченко, 2001). Поедается серной и кавказским туром в июле и августе (Насимович, 1949). Скотом поедается хорошо (Ларин и др, 1950).

Листья и плоды *Hedysarum caucasicum* служат кормом кавказского тетерева и кавказского улара (Ткаченко, 1966).

Gnaphalium supinum – травянистый поликарпик, полурозеточный гемикриптофит, короткокорневищный, вегетативно умеренно подвижный, сильно опушенный (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). По наблюдениям Морозовой (Ларин и др., 1950) хорошо поедается овцами.

Hyalopoa pontica – на альпийских лугах и пустошах Западного Кавказа поедается овцами отлично (Дояренко, 1948) (Ларин и др., 1950).

Taraxacum stevenii – имеет укороченные стебли в виде корневых шеек, листья ланцетные, прикорневые в розетках. Из центра розетки выходят в виде стрелок цветоносы. Растения содержат млечный сок (Андреев, 1985). Встречается на лугах и каменистых местах в альпийском и субальпийском поясах, на высоте 2100-3150 м (Воробьева, 1991).

По сведениям Б.В. Сердюкова (1930) поедаемость овцами удовлетворительная. При ежедекадном скашивании дает прирост по массе 49,9 % от начального укуса (Сердюков, 1930). Хорошо выносит выпас. Хорошо и отлично поедается всеми видами скота (Ларин и др., 1950).

Trifolium polyphyllum – Листья поедаются кавказским уларом (Ткаченко, 1966). Хорошее пастбищное растение, отлично поедается скотом на альпийских лугах и пустошах (Ларин и др., 1950).

Matricaria caucasica – короткокорневищный гемикриптофит, скотом не поедается (Ларин и др., 1950).

Minuartia aizoides – мезокриптофит, кистекорневой подушечный хамефит (Зироян, Овнанян, 1989). Отлично поедается скотом в течение всего сезона (Тер-Даниелян, 1949), а по сведениям Толчанина (Ларин и др., 1950) поедается плохо.

Глава 5. МЕТОДИКА РАБОТЫ И ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТА ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа проведена на высокогорном стационаре "Малая Хатипара" в Тебердинском заповеднике. Реакцию растений на дефолиацию исследовали в условиях природных сообществ, т.е. при наличии естественных конкурентных отношений, воздействий фитофагов и т.п.

Проведены две серии экспериментов. В первой серии экспериментов изучалось воздействие кратковременной (в течение 1 года) дефолиации в период засухи 2000 г. Исследовали 19 видов альпийских растений в четырех основных фитоценозах: альпийских лишайниковых пустошах (АЛП) – 5 видов, пестроовсяницевых лугах (ПЛ) – 5, гераниево-копеечниковых лугах ГКЛ) – 5, альпийских коврах (АК) – 4 вида (табл.1).

Второй эксперимент предназначался для более детального изучения 11 видов ГКЛ и 10 видов АК при долговременной дефолиации. Эксперимент был проведен в течение трех лет при разных (от одного- до трехкратного) режимах отчуждения надземных органов в следующие сроки: июль, июль-август, июль-август-сентябрь. В таблицах и в тексте варианты опыта отмечены римскими цифрами (I, II, III), а сроки срезания – арабскими (1, 2, 3). Срезание проводили у поверхности почвы ножницами. Для эксперимента использовали группы побегов или особей отдельных растений в зависимости от их морфологии.

Срезание проводили на небольших площадках (площадь не более 50 см²), включающие группу побегов (*Agrostis vinealis*, *Carex atrata*, *Carex oreophila*, *Carex pyrenaica*, *Catabrosella variegata*, *Geranium gymnocaulon*, *Gnaphalium supinum*, *Hyalopoa pontica*, *Matricaria caucasica*, *Minuartia aizoides*, *Pedicularis nordmanniana*, *Phleum alpinum*, *Potentilla crantzii*, *Sibbaldia procumbens*, *Taraxacum stevenii*), а у *Hedysarum caasicum* срезали группу побегов, выходящих из одного корня.

Опыт для каждого растения проводили по схеме 1 контроль и 3 варианта (одно-, двух-, и трехкратное) срезание за сезон в разные сроки (табл. 3), для растений альпийских ковров трехкратное срезание не проводили в связи с коротким вегетационным периодом. На контрольных площадках в первые 2 года производили только подсчет побегов растений, а их срезание было выполнено только на третий (2003) год. Повторность учета в каждом варианте – 10-15 кратная, однако в ряде случаев в связи с гибелью растений итоговая повторность была ниже начальной.

Результаты опыта учитывали по 3-м характеристикам:

1. Биомасса на учетных площадках по каждому режиму вырезания.
2. Изменение численности побегов. Подсчитывали число побегов в момент каждого укуса. Для видов, единицей учета которых был один побег, учитывали также численность прикорневых листьев.
3. Среднюю массу побега рассчитывали делением биомассы на число побегов, отросших к данному укусу. Неотросшие побеги в расчет не принимали, масса побега принималась равная нулю только при полном отсутствии отрастания во всех повторностях данного варианта. Для видов, единицей учета которых был один побег, учитывали также среднюю массу одного листа.

Изменение численности побегов определяли путем прямого подсчета числа побегов. Образцы в поле высушивали до воздушно-сухого состояния, а затем в сушильном шкафу до постоянного веса при температуре 105 °С (3-5 ч). На основании полученных данных для каждого показателя рассчитывали средние значения и статистическую ошибку среднего. Для оценки среднего веса побега использовали формулу сложного среднего из неравных выборок (Волкова и др., 1999), поскольку взвешивание отдельных побегов не проводили. Сравнение между вариантами проводили на основании расчета средних значений, ошибки среднего и критерия Стьюдента, а также дисперсионного анализа.

**Сроки срезания исследуемых растений в трехлетнем
эксперименте**

Вид	год	к	I-1	II-1	II-2	III-1	III-2	III-3
<i>Agrostis vinealis</i>	2001	16.08	16.08	16.08	25.08	16.08	25.08	13.08
	2002	04.08	04.08	04.08	22.08	04.08	22.08	12.08
	2003	18.07	18.07	18.07	15.08	18.07	15.08	07.09
<i>Carex atrata</i>	2001	28.07	28.07	28.07	23.08	28.07	23.08	13.09
	2002	29.07	29.07	29.07	21.08	29.07	21.08	12.09
	2003	16.07	16.07	16.07	14.08	16.07	14.08	07.09
<i>Carex pyrenaica</i>	2001	22.08	22.08	22.08	13.09	-	-	-
	2002	24.08	24.08	24.08	12.09	-	-	-
	2003	23.08	23.08	23.08	07.09	-	-	-
<i>Carex oreophilla</i>	2001	21.08	21.08	21.08	13.09	-	-	-
	2002	25.08	25.08	25.08	12.09	-	-	-
	2003	14.08	14.08	14.08	07.09	-	-	-
<i>Catabrosella variegata</i>	2001	22.08	22.08	22.08	13.09	-	-	-
	2002	24.08	24.08	24.08	12.09	-	-	-
	2003	13.08	13.08	13.08	07.09	-	-	-
<i>Festuca brunnesens</i>	2001	30.07	30.07	30.07	24.08	30.07	24.08	13.09
	2002	30.07	30.07	30.07	23.08	30.07	23.08	12.09
	2003	17.07	17.07	17.07	14.08	17.07	14.08	07.09
<i>Geranium gymnocaulon</i>	2001	29.07	29.07	29.07	24.08	29.07	24.08	13.09
	2002	29.07	29.07	29.07	21.08	29.07	21.08	12.09
	2003	18.07	18.07	18.07	15.08	18.07	15.08	07.09
<i>Gnaphalium supinum</i>	2001	19.08	19.08	19.08	15.09	-	-	-
	2002	24.08	24.08	24.08	12.09	-	-	-
	2003	13.08	13.08	13.08	07.09	-	-	-
<i>Hedysarum causicum</i>	2001	28.07	28.07	28.07	23.08	28.07	23.08	13.09
	2002	29.07	29.07	29.07	21.08	29.07	21.08	12.09
	2003	18.07	18.07	18.07	14.08	18.07	14.08	07.09
<i>Hyalopoa pontica</i>	2001	21.08	21.08	21.08	13.09	-	-	-
	2002	24.08	24.08	24.08	13.09	-	-	-
	2003	14.08	14.08	14.08	07.09	-	-	-
<i>Matricaria caucasica</i>	2001	29.07	29.07	29.07	24.08	29.07	24.08	13.09
	2002	29.07	29.07	29.07	23.08	29.07	23.08	12.09
	2003	17.07	17.07	17.07	14.08	17.07	14.08	07.09
<i>Minuartia aizoides</i>	2001	19.08	19.08	19.08	13.09	-	-	-
	2002	24.08	24.08	24.08	12.09	-	-	-
	2003	11.08	11.08	11.08	07.09	-	-	-
<i>Pulsatilla aurea</i>	2001	31.07	31.07	31.07	24.08	31.07	24.08	15.09
	2002	31.07	31.07	31.07	25.08	31.07	25.08	13.09
	2003	19.07	19.07	19.07	15.08	19.07	15.08	07.09
<i>Phleum alpinum</i>	2001	01.08	01.08	01.08	24.08	01.08	24.08	13.09
	2002	01.08	01.08	01.08	21.08	01.08	25.08	12.09
	2003	16.07	16.07	16.07	15.08	16.07	15.08	07.09

Таблица 3 (окончание)

<i>Вид</i>	год	к	I-1	II-1	II-2	III-1	III-2	III-3
<i>Potentilla gelida</i>	2001	20.08	20.08	20.08	13.09			
	2002	24.08	24.08	24.08	12.09	-	-	-
	2003	11.08	11.08	11.08	07.09			
<i>Pedicularis nordmaniana</i>	2001	20.08	20.08	20.08	13.09			
	2002	23.08	23.08	23.08	12.09	-	-	-
	2003	13.08	13.08	13.08	07.09			
<i>Rumex alpestris</i>	2001	31.07	31.07	31.07	24.08	31.07	24.08	15.09
	2002	31.07	31.07	31.07	25.08	31.07	25.08	13.09
	2003	19.07	19.07	19.07	15.08	19.07	15.08	07.09
<i>Sibbaldia procumbens</i>	2001	17.08	17.08	17.08	15.09			
	2002	23.08	23.08	23.08	12.09	-	-	-
	2003	11.08	11.08	11.08	07.09			
<i>Taraxacum stevenii</i>	2001	18.08	18.08	18.08	13.09			
	2002	23.08	23.08	23.08	12.09	-	-	-
	2003	11.08	11.08	11.08	07.09			

Обозначение: к – контроль, I – однократное, II – двукратное, III – трехкратное скашивание. 1, 2, 3, - сроки срезания

Глава 6. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

6.1. Экспериментальные изучения отавности в условиях засушливого сезона 2000 г.

В гумидных высокогорьях Тебердинского заповедника влага редко лимитирует развитие растений. Однако в отдельные засушливые годы такое лимитирование имеет место. Именно таким оказался 2000 год. По данным ГМС «Теберда» в этом году выпало следующее количество осадков (в скобках – процент от среднемесячного количества последних лет наблюдений): июнь – 78 мм (91%), июль – 13 мм (16%), август – 55 мм (88%), сентябрь – 8 мм (13%), т.е. в целом за четыре месяца выпало около половины нормы осадков (52%). В этом году в эксперименте у большинства изученных видов отрастание даже после однократной дефолиации было незначительным, а у ряда видов практически отсутствовало. Ни один из исследуемых видов после дефолиации не образовал генеративных побегов. Численность большинства видов после дефолиации снижалась в несколько раз (табл. 4), особенно ко второму укусу по сравнению с первым. Дальнейшее снижение численности побегов от второго укуса к третьему было незначительным, а у *Festuca ovina*, *Oxytropis kubanensis* и *Scorzonera cana* произошло даже некоторое увеличение численности побегов в эти сроки. Совершенно отсутствовало отрастание побегов после первого укуса у *Polygonum bistorta*. Напротив, *Carex atrata*, *Taraxacum stevenii* и *Geranium gymnocaulon* сохраняли большую часть побегов после однократной дефолиации. Среди изученных видов 4 вида растений увеличили численность своих побегов после первого укуса – это *Leontodon hispidus*, *Matricaria caucasica*, *Gnaphalium supinum* и *Minuartia aizoides*. Вероятно, срезание побегов этих видов вызвало рост новых побегов из пазушных почек.

Таблица 4

Изменение численности побегов в экспериментах по дефолиации альпийских растений

Вид	Сообщество	I	II		III		
		1	1	2	1	2	3
<i>Anemone speciosa</i> *	АЛП	53(10)	110(17)	31	53(11)	14	11
<i>Carum caucasicum</i> *	АЛП	44	38	15	29	11	11
<i>Festuca ovina</i>	АЛП	110(21)	130(28)	1	165(12)	19	50
<i>Oxytropis kubanensis</i>	АЛП	191(9)	198(25)	62	151(48)	48	68
<i>Trifolium polyphyllum</i>	АЛП	24	25	11	19	11	3
<i>Festuca varia</i>	ПЛ	667(149)	641(59)	203	512(61)	231	200
<i>Leontodon hispidus</i>	ПЛ	40(17)	27(17)	36	22(19)	31	33
<i>Nardus stricta</i>	ПЛ	956(1)	1059(4)	660	1040(3)	819	803
<i>Polygonum bistorta</i>	ПЛ	(10)	(15)	1	(13)	0	0
<i>Scorzonera cana</i>	ПЛ	13(10)	13(8)	21	16(4)	8	13
<i>Carex atrata</i>	ГКЛ	40(5)	41(6)	35	36(4)	35	29
<i>Geranium gymnocaulon</i>	ГКЛ	10(6)	8(3)	6	9(5)	9	2
<i>Hedysarum caucasicum</i>	ГКЛ	38(8)	45(12)	0	49(9)	9	8
<i>Matricaria caucasica</i>	ГКЛ	57(42)	103(68)	311	118(31)	284	193
<i>Gnaphalium supinum</i>	АК	161(4)	121	133	-	-	-
<i>Minuartia aizoides</i>	АК	277(9)	233(13)	309	-	-	-
<i>Sibbaldia procumbens</i>	АК	204(27)	193(35)	154	-	-	-
<i>Taraxacum stevenii</i>	АК	47(7)	48(2)	47	-	-	-

Обозначения: Римские цифры – вариант эксперимента, арабские – номер укоса. Численность генеративных побегов, в случае их присутствия, указана в скобках, остальные значения относятся к вегетативным побегам. Звездочкой (*) отмечены виды, для которых учитывались отдельные побеги и в данной таблице приведено число листьев на побег. Сокращенные названия сообществ: АЛП – альпийская лишайниковая пустошь, ПЛ – пестроовсянищевый луг, ГКЛ – гераниево-копеечниковый луг, АК – альпийский ковер.

Масса отдельного побега существенно снижалась при увеличении частоты срезания (табл. 5). Практически у всех изученных видов масса новых побегов во втором укосе не превышала 30% от исходного. Лишь у *Festuca ovina* отмечено некоторое увеличение массы побега в третий срок по сравнению со вторым, у всех остальных видов вес отдельных побегов в этом варианте существенно снижался.

Таблица 5

Изменение массы отдельного побега растений в экспериментах по дефолиации

Вид	I		II			III			
	N	1	N	1	2	N	1	2	3
<i>Anemone speciosa</i> *	6	37±4	14	45±6	21±7	6	52±6	21±6	4,5±0,8
<i>Carum caucasicum</i> *	13	49±9	10	47±5	11±2	9	81±13	13±4	6,4±0,9
<i>Festuca ovina</i>	10	18±2	10	14±3	0,2±0,2	7	14±3	0,3±0,2	0,7±0,1
<i>Oxytropis kubanensis</i>	8	50±13	10	78±10	18±4	10	100±19	22±5	10±1,4
<i>Trifolium polyphyllum</i>	17	63±5	17	70±14	5,7±1,7	16	57±6	5,4±1,6	0,5±0,3
<i>Festuca varia</i>	7	52±4	7	52±5	1,6±0,4	7	42±5	3,4±0,8	1,5±0,2