

КАРАЧАЕВО-ЧЕРКЕССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

**БАТЧАЕВА**

Оксана Муссаевна

**ВОССТАНОВИТЕЛЬНАЯ ДИНАМИКА И ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ  
СТРУКТУРА АЛЬПИЙСКИХ ФИТОЦЕНОЗОВ  
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА  
(на примере Тебердинского заповедника)**

Специальность 03.00.16 – Экология

Диссертация

На соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель –  
д.б.н.проф. В.Г. Онипченко

Ставрополь – 2005

## ОГЛАВЛЕНИЕ

	стр.
ВВЕДЕНИЕ .....	4 – 8
Глава 1. Состояние изученности проблемы горизонтальной структуры и динамики растительности	
1.1. Механизмы сосуществования видов растений в фитоценозах .....	9 – 10
1.2. Изучение демулационной динамики фитоценозов .....	10 – 11
1.2.1. Виды нарушений .....	11 – 13
1.2.2. Факторы демулационной динамики .....	13 – 18
1.2.3. Примеры изучения восстановительной динамики и горизонтальной структуры высокогорных фитоценозов .....	18 – 21
Глава 2. Природно-климатические условия района работ	
2.1. Географическое положение и рельеф .....	22
2.2. Климат .....	22 – 25
2.3. Геология и почвы .....	25 – 28
Глава 3. Альпийские фитоценозы – объекты исследования	
3.1. Альпийские лишайниковые пустоши .....	29 – 30
3.2. Пестроовсянницевоы луга .....	30 – 31
3.3. Гераниево – копеечниковые луга .....	32 – 33
3.4. Альпийские ковры .....	33 – 35
Глава 4. Методика исследований	
4.1. Определение зависимости распространения растений от глубины почвы .....	36 – 37
4.2. Восстановительная динамика альпийских фитоценозов .....	37
4.2.1. Искусственные нарушения .....	37 – 39
4.2.2. Зоогенные нарушения .....	39 – 40

4.2.3. Нарушения в результате оползня .....	41
Глава 5. Результаты и обсуждение	
5.1. Глубина почвы .....	42 – 51
5.2. Демутационная динамика после искусственных нарушений ....	51 – 71
5.3. Экологические аспекты демутационной динамики после пороев кабанов на гераниево – копеечниковых лугах .....	72 – 81
5.4. Экологические аспекты демутационной динамики после пороев кабанов на альпийских лишайниковых пустошах .....	81 – 84
5.5. Демутационная динамика на оползневом склоне .....	84 – 87
5.6. Сравнение .....	87 - 90
Выводы .....	91 – 93
Список литературы .....	94 – 108

## ВВЕДЕНИЕ

Изучение основных механизмов, определяющих организацию сообществ различных типов, является центральной задачей экологии. Для решения этой задачи необходима оценка относительной роли отдельных факторов поддержания видового разнообразия, которая может быть произведена на основании как детального описания состава и структуры экосистем, так и анализа отклика сообществ на те или иные формы внешних воздействий.

Высокогорные фитоценозы гумидных регионов представляют удобный объект для экологических исследований. Это связано с несколькими особенностями: а) развитие в близких к экстремальным условиям дает возможность весьма рельефно проявиться абиотическим факторам среды; б) в сомкнутых фитоценозах, и особенно в относительно высокопродуктивных, велика также роль взаимоотношений между видами в формировании их структуры; в) эти сообщества относительно мало нарушены человеком, что позволяет изучать естественные природные процессы. В этой связи понимание внутренних факторов динамической устойчивости растительных сообществ особенно важно, поскольку позволит разработать рекомендации по их использованию и охране, подойти к прогнозу и управлению процессами в сообществах.

Детальное изучение пространственной структуры и динамики высокогорных фитоценозов представляет не только значительный научный интерес, но и диктуется практической необходимостью (Willard, Marr, 1971; Brown et al., 1978; Urbanska, 1986, 1995). Высокогорные территории традиционно использовались человеком в качестве пастбищ. Интенсификация антропогенной нагрузки в связи с перевыпасом скота, развитием добывающей промышленности, индустрии туризма и горно – лыжного спорта, строительством дорог потребовала выработки экстренных мер по восстановлению нарушенных сообществ высокогорий (Stevens, 1979;

Roach, 1984; Коробейникова, 1984а,б; Meisterhaus, 1988). Однако непосредственных наблюдений за восстановлением высокогорных фитоценозов крайне мало (Гаджиев, 1979; Frank, del Moral, 1986; Tsuyusaki, 1991). Демутационные смены здесь существенно отличаются от таковых в более продуктивных сообществах (лесах, степях) участием в них тех же видов растений, которые образуют и ненарушенные ценозы (Макмагон, 1982). Большинство растений равнин и низкогорий не обладает комплексом адаптаций к экстремальным высокогорным условиям (Cunderlikova, Marhold, 1984), поэтому для рекультивации альпийских фитоценозов необходимо использовать виды местной флоры. В связи с этим становится актуальным всестороннее изучение эколого – биологических свойств альпийских видов растений. Анализ популяционных стратегий позволяет найти объяснение сосуществованию видов как одному из возможных механизмов поддержания видового богатства. Сохранение биологического разнообразия во всех его формах является одной из приоритетных задач, поставленных ЮНЕСКО перед мировым сообществом.

В последнее время бурное развитие теоретических представлений о возможных способах сосуществования видов и поддержания флористического разнообразия (см. Gigon, Leutert, 1996) опережает накопление эмпирических данных о функционировании конкретных сообществ. Требуется проведение комплексных исследований естественных горных биоценозов на основе как детального описания их состава и структуры, так и анализа экспериментального отклика сообществ на те или иные формы внешних воздействий. В полной мере такая задача может быть решена при прямых долговременных наблюдениях на стационарах (Beefink, 1979; Herber, 1996).

Между тем альпийские фитоценозы Кавказа остаются относительно мало изученными сообществами. Большинство исследователей лишь на короткое время посещали высокогорные районы, а число стационаров крайне невелико. Среди последних в первую очередь необходимо отметить

высокогорный стационар Института Ботаники АН Грузии в Казбеги (Высокогорная экосистема Казбеги, 1977; Нахуцришвили, 1976, 1979, 1982), на котором выполнено большое число работ преимущественно физиолого – экологического направления. Значительные исследования проведены на стационаре Института Ботаники Армении “Арагац” (Наринян, 1959; Балоян, 1988) и Юго – Осетинском стационаре БИН, которые, к сожалению прекратили свое существование в настоящее время. Работы по изучению растений с точки зрения их популяционных стратегий, восстановления растительного покрова и зависимости распространения видов растений от глубины почвы в альпийском поясе Кавказа практически отсутствуют.

Данная работа является частью проводимых с 1977 года Биологическим факультетом МГУ комплексных исследований структурно – функциональной организации альпийских фитоценозов северо – западного Кавказа. Полевой материал был собран автором в течении 2000-2002 года. В диссертации также использованы материалы, полученные участниками комплексной экспедиции МГУ в предыдущие годы.

*Целью исследования* было оценить связь между распространением видов растений и глубиной почвы и восстановительной динамикой сомкнутых альпийских фитоценозов северо – западного Кавказа на основании многолетних наблюдений, проведенных на постоянных площадках в Тебердинском заповеднике.

Исходя из поставленной цели решались следующие *задачи*:

- 1) изучить распространение растений альпийских фитоценозов в зависимости от экологического фактора глубины почвы и выявить виды растений, характерные для нарушенных участков и приуроченные к определенным глубинам;
- 2) изучить восстановительную динамику после нарушений на примере экспериментов с искусственным удалением всех вегетирующих растений

- 3) Оценить экологическую роль пороев кабанов и оползня в динамике высокогорных растений;
- 4) сравнить степень и темпы демутиации в четырех типах альпийских фитоценозов.

*Научная новизна исследования.* Впервые для высокогорных сообществ Кавказа изучено распространение растений альпийских фитоценозов в зависимости от глубины почвы и выявлены виды растений, характерные для нарушенных участков и приуроченные к определенным глубинам, а также проведены долговременные наблюдения за ходом демутиационных изменений, происходящих в составе и структуре высокогорной растительности; проведен сравнительный анализ степени и темпов демутиации четырех типов альпийских фитоценозов.

*Практическое значение исследования.* Полученные результаты позволяют оценить степень устойчивости высокогорных фитоценозов к различным нарушениям; выявить влияние ценологических условий на ход восстановительных стадий альпийских фитоценозов; рекомендовать виды растений для рекультивации нарушенных высокогорных сообществ.

*Апробация работы.* Материалы диссертации докладывали и обсуждали на заседаниях кафедры природоведения КЧГУ, были представлены на международном симпозиуме «Проблемы изучения и охраны биоразнообразия природных ландшафтов Европы» (2001 г., г.Пенза); на ежегодных научных конференциях КЧГУ «Алиевские чтения» (2001-2002 гг., г.Карачаевск). По теме диссертации опубликовано шесть работ.

Представленная диссертация выполнена в Тебердинском государственном биосферном заповеднике (Карачаевский район, Карачаево – Черкесской республики) на высокогорном стационаре “Малая Хатипара” на

основании долговременного договора о научном сотрудничестве между Биологическим факультетом МГУ и Тебердинским заповедником.

Номенклатура приведена в соответствии со списком флоры сосудистых растений Тебердинского заповедника (Воробьева, Онопченко, 2001).

Огромная помощь в этой работе оказана научным руководителем д.б.н., профессором Онопченко В.Г. Автор также выражает искреннюю благодарность участникам комплексной экспедиции 2000 – 2002 гг. за содействие в сборе материала.



# Глава 1. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ПРОБЛЕМЫ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Тебердинский заповедник является довольно хорошо изученной территорией Кавказа как в отношении флоры (Воробьева, 1977а; Игнатова и др., 1990; Воробьева, Кононов, 1991; Воробьева, Онипченко, 2001), так и в отношении растительности (Тумаджанов, 1953, 1960; Кононов, 1957; Кононов, Савельева, 1977; Воробьева, 1977б, 1981; Онипченко, 2002).

## 1.1. Механизмы сосуществования видов растений в фитоценозах

В развитии экологии XX века огромную роль сыграл и продолжает играть в настоящее время принцип конкурентного исключения, выдвинутый Гаузе (Hutchinson, 1957).

Все факторы, влияющие на структуру ценозов и их флористическое богатство, можно разделить на две большие группы: исторические и (рецентные) экологические. Первые связаны с историей территории, действием экологических факторов в предшествующий период и островным эффектом (MacArthur, Wilson, 1967). Все они определяют ту или иную степень флористической неполноценности территорий или отдельных фитоценозов (по Раменскому, 1924).

Основное внимание экологов привлекали современные экологические механизмы поддержания видового разнообразия. Обзору таких факторов посвящено значительное число работ (Braakhekke, 1980, 1985; Shmida, Ellner, 1984; van der Maarel, 1988, Fowler, 1990; Wilson, 1990; Zobel, 1992). На основании анализа этих работ можно разделить экологические механизмы сосуществования видов в ценозе на 5 основных групп:

1. Расхождение по ресурсам и абиотическая гетерогенность среды как пространственная (вертикальная и горизонтальная), так и временная

- (сезонная и флуктуационная изменчивость, постепенные климатические изменения).
2. Влияние “нарушений”: масс-эффект, “gap”-парадигма и регенерационная ниша, альтернативные стратегии жизненного цикла.
  3. Влияние фитофагов.
  4. Положительные взаимодействия между растениями.
  5. Механизмы сбалансированной конкуренции и замедления конкурентного исключения.

## 1.2. Изучение демулационной динамики фитоценозов

Демулационная, или восстановительная, динамика – это изменения, происходящие в фитоценозах после каких-либо экзо- или эндогенных нарушений растительного покрова. В результате нарушений возникают источники доступных ресурсов для выживших особей и новых колонистов (см. Glenn-Lewin, van der Maarel, 1992). Таким образом, оказывая влияние на условия сосуществования растений, различные типы нарушений имеют большое значение для поддержания видового разнообразия фитоценозов (Grime, 1977, 1979; White, 1979; Pickett, 1980; Sousa, 1984; Denslow, 1985; van der Maarel, 1993).

Из связанных с нарушениями механизмов поддержания видового разнообразия широкое распространение получили концепции регенерационной ниши и альтернативных стратегий жизненного цикла (популяционных, эколого-фитоценологических стратегий). Согласно предложенной Р. Grubb (1977) концепции регенерационной ниши, возможно успешное сосуществование видов, имеющих сходные экологические потребности во взрослом состоянии, но существенно различающихся по условиям приживания их всходов и подростка. Исследователи лесных сообществ считают важнейшим фактором их организации разномасштабную мозаику нарушений (прорывов в пологе, или gaps), позволяющую каждому

виду деревьев находить оптимальные условия для возобновления (Ричардс, 1961, Коротков, 1991; Восточноевропейские..., 1994).

Концепция эколого-фитоценологических стратегий, берущая начало с работ Л.Г. Раменского (1924,1938), получила дальнейшее развитие в трудах ряда исследователей (Grime, 1977, 1979; Миркин, 1983; Работнов, 1985; Ценопопуляции растений, 1988, Романовский, 1989). Т.А. Работнов (1983) определяет жизненную стратегию как “совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность обитать с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующих биоценозах”. К таким приспособлениям относятся: продолжительность жизни, жизненная форма, скорость роста при различном уровне обеспеченности ресурсами, максимальная высота, способность переносить затенение, способ размножения, плодовитость, способность колонизировать освободившееся пространство благодаря вегетативной подвижности или распространению семян и пр. (Drury, 1994). Т.А. Работнов (1985) отмечает, что основные стратегии характеризуют направления отбора и проявляются в виде комплекса адаптаций, поэтому целесообразно рассматривать большую или меньшую (по отношению к другим видам, популяциям, расам и т.п.) степень выраженности эксплерентности, патиентности или виолентности.

На высокогорном стационаре МГУ им. М.В. Ломоносова “Малая Хатипара” были изучены популяционные стратегии 42 видов альпийских растений северо-западного Кавказа (Onipchenko et al., 1998).

### 1.2.1. Виды нарушений

Для поддержания видового разнообразия фитоценозов большое значение имеют различные типы нарушений, вызванных как внутренними (вывалы деревьев), так и внешними (зоотурбации, солифлюкция и др.) для фитоценоза причинами (Grime, 1977, 1979; White, 1979; Pickett, 1980; Denslow, 1985; Souse, 1984; Van der Maarel, 1993). Нарушением считается

неизбирательное удаление (гибель) отдельных особей, связанное с тем или иным воздействием (Souise, 1984). J. Grime (1979) включал в понятие нарушения также отчуждение фитомассы, которое может приводить к невозможности конкурентного исключения со стороны доминантов.

I. S. Zonneveld (1995) обсуждает значение терминов “vicinism” и “mass-effect” и их применение в науке о растительности. Термин висинизм (близость, соседство) в фитоценологическом аспекте был применен Nordnagen (1940) для обозначения влияния массового поступления диаспор из мест обильного развития какого-либо вида в соседние местообитания, где, несмотря на неблагоприятные условия, можно обнаружить возобновление этого вида. Т.е. автор вкладывал в этот термин тот же смысл, какой позднее Shmida и Ellner (1984) в термин “масс-эффект”.

Среди механизмов, связанных с нарушениями, целесообразно рассмотреть “масс – эффект”, концепцию регенерационной ниши и “gap”-парадигму, а так же представления об альтернативных стратегиях жизненного цикла.

Термин “масс – эффект” был использованный в работе A. Shmida и S. Ellner (1984, см. также Hatton, Carpenter, 1986). Он объясняет присутствие в сообществе или на его отдельных участках видов, чьи особи приживаются лишь в местах с ослабленным конкурентным воздействием соседей (например, в местах нарушений) и их популяции поддерживаются за счет постоянного потока диаспор с соседних сообществ или участков. Этот механизм объясняет известный феномен более высокого флористического сходства между соседними площадками, находящимися на некотором удалении друг от друга, но в пределах визуального однородного фитоценоза.

Особую популярность в современной фитоценологии приобрела концепция стратегий жизненного цикла (популяционных стратегий, эколого – фитоценологических стратегий) растений, берущая начало с работ Л.Г. Раменского (1924, 1938), и получившая дальнейшее развитие в трудах ряда исследователей (Grime, 1977, 1979; Миркин, 1983; Работнов, 1985;

Ценопопуляции растений, 1988 и др.). Однако широкое применение анализа стратегий растений в конкретных фитоценозах сдерживается отсутствием четких определений типов стратегий, расплывчатостью и интуитивностью их критериев (Романовский, 1989а).

### 1.2.2. Факторы демулационной динамики

Глубина почвы относится к одному из важных экологических факторов. Западные авторы при описании примеров демулации после локальных нарушений, в ходе которых наблюдается смена доминантных видов, часто употребляют термины “восстановительная сукцессия” (“*revegetation succession*”) или “микросукцессия” (“*microsuccession*”), хотя тип сообщества при этом не изменяется. Мы придерживаемся определения сукцессии, данного Т.А. Работновым (1983: 204): “...необратимый, направленный процесс изменений растительного покрова, проявляющийся в смене одного фитоценоза другими”. Специальная классификация сукцессий была разработана В.Н. Сукачевым (1954). Т.А. Работнов (1993: 194) пишет, что “изменения, связанные с восстановлением растительности на нарушенных местах... можно рассматривать как внутриценозные сукцессии. От типичных сукцессий... они отличаются тем, что происходят на незначительных по площади участках в окружении и под влиянием ненарушенной растительности”.

По механизмам сукцессий наиболее известной является работа J.N. Connell и R.O. Slatyer (1977), которые предложили три модели возможных механизмов сукцессии.

Модель стимуляции предполагает, что виды каждой стадии сукцессии улучшают условия среды для наступления следующей (соответствует представлениям Ф. Клементса).

Модель толерантности предполагает, что виды, первыми заселившие пространство, существенно не улучшают и не ухудшают среду, но в условиях

сомкнутых сообществ более теневыносливые и конкурентоспособные виды следующих стадий вытесняют первых поселенцев.

Согласно модели ингибирования, пионерные виды конкурентно сдерживают наступление видов более поздних стадий, но, будучи более подвержены влиянию вредителей и болезней, рано или поздно сменяются видами более поздних стадий.

Основные параметры процесса демуляции – направление и скорость. К. Prach et al. (1993) предлагают оценивать скорость сукцессии с помощью индексов сходства – различия видового состава, сравнивая описания, сделанные на постоянных площадках через определенный промежуток времени. S. Tsuyuzaki (1991) выражает скорость смены видов через отношение суммы числа появившихся и исчезнувших с наблюдаемых площадок в данном году по сравнению с прошлым (или с начальным годом наблюдений) видов к общему числу зарегистрированных в данном году на всех площадках видов. T. Czarán и S. Bartha (1992) предлагают определять скорость сукцессии методом вычисления Евклидова расстояния между выбранными временными срезами по показателю среднего проективного покрытия видов на постоянных площадках.

Направление и скорость процесса восстановления нарушенной растительности зависят от физико-географических условий, типа биогеоценоза, типа нарушения, его масштаба, интенсивности и периодичности (Glenn-Lewin, van der Maarel, 1992). Рассмотрим эти факторы по отдельности.

*Физико-географические условия.* Наиболее интенсивное влияние климатических условий на ход сукцессии характерно для арктических и высокогорных экосистем (Bliss, 1962; Тишков и др., 1986; Bilings, 1987; Zobel et al., 1997). В неблагоприятный год восстановление может сменяться регрессией. Выживание видов зависит от степени их устойчивости к стрессу. В этой связи период смены видового состава сообщества может быть растянут на неопределенный срок порядка тысячелетий. В

противоположность этому в максимально благоприятных условиях, например, в водных сообществах, период полусмены – нескольких дней или даже часов (Svoboda, Henry, 1987).

Кроме общего климата, имеет значение фактор богатства почвы – на богатых почвах скорость сукцессии выше, чем на бедных (Prach et al., 1993), а также орографический фактор. S. Tsuyuzaki (1991), наблюдавший за восстановлением растительности после извержения вулкана на острове Хоккайдо, подчеркивает, что из-за нестабильности почвенного пласта доминантами вероятнее могут стать растения с хорошо развитой корневой системой.

*Тип биогеоценоза* играет существенную роль в определении особенностей сукцессии. В лесных экосистемах выделяется обычно 4-5 стадий процесса, в остальных – 2-3 (Тишков и др., 1986). В тундровых сообществах восстановительные процессы характеризуются бессеменной миграцией, медленным периодическим заселением, медленным преобразованием биотопа живыми организмами, быстрой стабилизацией. Тип сообщества при этом не меняется (Макмагон, 1982).

*Тип нарушения.* Нарушения растительного и почвенного покрова могут быть вызваны самыми разнообразными причинами: зоо- и антропогенным воздействием, пожаром, затоплением, буреломом, ветровалом и т.д. В травяных экосистемах часто встречаются зоогенные нарушения (Watt, 1971; Collins, Barber, 1985; Parish, Turkington, 1990a,b). В работах Spatz и Mueller-Donbois, Pratt, Hobbs (см. Василевич, 1993) на основе наблюдений на участках зоогенных нарушений растительного покрова было показано, что при их зарастании преимущество имеют виды, семена которых могут распространяться на относительно большое расстояние. В субальпийских, альпийских и арктических сообществах деятельность мелких животных – землероев приводит к мозаичности растительного покрова, изменениям флористического состава и способствует повышению флористического разнообразия (Chambers, 1993).

*Масштаб нарушения.* От размера поврежденного участка во многом зависит, какие виды займут освободившееся пространство. Маленькое «окно» имеет большое отношение периметра к площади, что может существенно повлиять на демутиацию (Veblen, 1992). H.R. Blanford (1929: см. Ричардс, 1961), исследуя вечнозеленый лес Малакского полуострова, установил, что наилучшее восстановление доминантов происходит в окнах не более 20 футов (около 6 м) в поперечнике; в более крупных окнах восстановление доминантов в центре не наблюдалось. По данным J. M. Bullock et al., (1995: см. Pakeman et al., 1998) в травяных сообществах маленькие (менее 5 м<sup>2</sup>) «окна» заселяются преимущественно за счет клональной экспансии окружающих растений, тогда как в «окнах» площадью более 7 м<sup>2</sup> вероятнее семенное возобновление, причем доля колонистов генеративного происхождения возрастает по мере удаления от края «окна».

S.L. Collins и S.C. Barber (1985) на основании исследований, проведенных в североамериканской высокотравной прерии, пришли к выводу, что нарушения на маленькой площади не расшатывает динамическое равновесие настолько, чтобы могли внедриться виды-колонисты, а нарушения на большой площади оказывает пагубное влияние на все виды за исключением нескольких толерантных.

S.L. Collins (1989) в той же североамериканской высокотравной прерии наблюдал за восстановлением растительности на нарушенных участках размером 0,2 м<sup>2</sup>. Он пришел к следующим выводам: во-первых, мелкомасштабные нарушения почвенного покрова способствуют повышению видового богатства и разнообразия травяной растительности; во-вторых, перемешивание поверхностных и глубинных слоев почвы приводит к уменьшению семенного банка, но повышает локальное видовое разнообразие в травяных сообществах (Glenn et al., 1992); в-третьих, нарушенный участок обычно колонизируется окружающими его растениями за счет распространения семян или вегетативным способом; в-четвертых, эффект нарушения почвенного покрова обычно краткосрочен даже при



сильном воздействии. Так, показатели видового богатства, флористической насыщенности и общего проективного покрытия на нарушенных площадках достоверно не отличались от таковых на контрольных площадках уже второй год. Автор приводит также данные о восстановлении злаковника в национальном парке Серенгети в Танзании в течении одного-трех лет. S.L. Collins (1989) резюмирует, что вызванная такими нарушениями микросукцессия протекает быстро. Все же мелкомасштабные нарушения почвенного покрова создают недолговечные микрониши для короткоживущих видов внутри сообщества, в котором доминируют многолетние травы.

От *интенсивности нарушения* зависит стартовый видовой состав, т.к. какие-то виды могут сохраниться лучше, другие – хуже, а третьи – вовсе исчезнуть. Согласно принципу Эглера (Egler, 1954), в начальной стадии восстановительной сукцессии уже представлен основной набор видов. J.N. Connell и R.O. Slatyer (1977) считают, что освободившееся в результате сильного нарушения пространство может быть колонизировано с одной стороны, окружающими его взрослыми особями присутствующих в составе сообщества видов (за счет диаспор или вегетативной подвижности), а с другой – заносными диаспорами видов ранних стадий сукцессии. Последние, однако, под влиянием взрослых растений из ненарушенного окружения развиваются и утверждаются на нарушенном участке гораздо медленнее, чем в отсутствии такой конкуренции. В результате слабого нарушения на малой площади место будет заполнено за счет разрастания окружающих взрослых особей и (или) всходов видов более поздних стадий (из семян, находившихся в почве в покоящемся состоянии или получивших в результате нарушения возможность прорасти). В североамериканских прериях наибольшее флористическое богатство наблюдалось на участках с умеренными нарушениями, вызванными различными причинами (Collins, Barber, 1985).

*Периодичность нарушения.* Важно, какой характер носит нарушение – разовый или повторяющийся. Так, наиболее глубокие изменения происходят

(особенно при антропогенном воздействии), если периодичность вызвавшего нарушения фактора меньше периода восстановления биоты (Тишков и др., 1986). Например, структура вересковых пустошей в Шотландии зависит от выжигания: если периодичность пожаров менее 10 лет – доминирует *Eriophorum vaginatum*, а при периодичности 20 лет - *Calluna vulgaris* (Keatinge, 1975: см. Miles, 1979).

Итак, можно сделать заключение, что направление и темпы изменений нарушенной растительности зависят, главным образом, от масштаба и интенсивности нарушения. Эти факторы во многом определяют начальный видовой состав, численность и размещение выживших особей, степень сохранности почвенного банка семян и др. Дальнейший ход процесса в значительной степени зависит от климатических условий, типа биогеоценоза, отсутствия повторных нарушений и от свойства участвующих видов, выражающихся в их сукцессионной стратегиях.

### 1.2.3. Примеры изучения восстановительной динамики и горизонтальной структуры высокогорных фитоценозов

В последнее время начали интенсивно изучаться популяционные стратегии высокогорных растений (Del Moral, 1983, 1985; Del Moral et al., 1985; Schimpf, Baum, 1983; Urbanska, 1984; Grabherr et al., 1987).

В районе Беррокаль-де-ла-Эспинера (Испания) исследовали видовое разнообразие растительных сообществ по градиенту глубины почвы (Puerto, Gomes, 1978). Применяются различные индексы разнообразия (информационный показатель Шеннона – Уивера, выравненность по Э. Пелу, общее количество видов). Описания проведены на 3 трансектах (первая трансекта “разбита” на 4 отрезка, вторая – на 2, третья – на 3); размер учетных площадок – 10x10 см. На 216 описаниях зарегистрировано 66 видов растений. Проведено исследование изменения показателей разнообразия при изменении вдоль градиента глубины почвы. Сделан вывод о возможности

влияния на разнообразие топографических эффектов, связанных с различными условиями увлажнения. Для каждого отрезка трансекты построены кривые встречаемости видов в сообществах. Более подробно рассмотрены изменения для 6 видов (*Sedum arenarium*, *Poa bulbosa*, *Agrostis castellana*, *Anthoxanthum aristatum*, *Vulpia delicatula*).

На освободившемся в следствии нарушения растительного покрова пространстве приживается, как правило, довольно узкий круг адаптированных видов. В экстремальных условиях окружающей среды семенное размножение зачастую играет менее значительную роль по сравнению с вегетативным (Billings, 1974; Eriksson, 1992). F.R. Tschurr (1992) подчеркивает значение для регенерации альпийских растений времени повреждения – времени года и стадии жизненного цикла особи (например, семядольные листья не восстанавливаются; способность к регенерации в определенном возрасте теряется; корневая система некоторых альпийских растений регенерирует лучше всего весной, а хуже всего летом и т.п.). Это особенно важно для маленьких популяций и популяций с быстрым прохождением жизненного цикла. Автор отмечает, что многие альпийские виды при повреждении наращивают большую биомассу, чем была до того.

По мнению ряда исследователей альпийских и высокоширотных сообществ, механизм их демутации может быть объяснен при помощи модели толерантности J.N. Connell и R.O. Slatyer (1977). Так, K. Zobel et al. (1997) наблюдали за восстановлением участка субарктического луга в финской Лапландии, с которого были искусственно удалены все многолетние растения, а также лишайниковый покров для облегчения прорастания семян из почвенного банка. Большинство видов, характерных для поздних стадий сукцессии, изначально присутствовали на экспериментальном участке. Было отмечено лишь несколько видов, отсутствовавших в окружающей ненарушенной растительности.

Роль видов разных стадий сукцессии на альпийских лугах центральных Гималаев и Индии показана в работе H.C.Rikhari et al. (1993). В двух типах

высокогорных сообществ (с доминированием *Trachydium roylei* и *Danthonia cachemiriana*) в интервале абсолютных высот от 3100 до 3750 м были изучены разновозрастные (от 0 до 40 лет) стоянки скота. На каждой из 24 исследованных стоянок было заложено по 20 учетных площадок размером 50x50 см. Виды растений были разделены на 4 категории – высокие травы (выше 30 см); низкие травы (менее 30 см); подушечные и стелящиеся травы; злаки и осоки. Для всех видов измеряли проективное покрытие и надземную биомассу; было подсчитано число видов на единицу площади (флористическая насыщенность). Был проведен корреляционный анализ между возрастом стоянки, проективным покрытием видов, общим числом побегов и их биомассой. В пионерной стадии доминировали высокие травы (*Rumex nepalensis*, *Cirsium wallichii*), но в средней части возрастного градиента (12-22 года) их участие значительно снижается и постепенно сходит на нет, а доминантами становятся низкие и почвопокровные травы – *Plantago major*, *Poligonum filicaule* и *Trachydium roylei*. На стоянках старше 23 лет наряду с *Trachydium roylei* заметно увеличивается покрытие *Potentilla nepalensis* и *Geum elatum*, а также *Danthonia cachemiriana* из злаков и *Carex alpina* из осок. В целом прослеживается четкая тенденция: с возрастом стоянок размеры растений и общая биомасса уменьшаются, а число побегов на единицу площади и флористическая насыщенность возрастают. По мере внедрения видов разных форм роста усложняется структура биомассы сообщества.

Можно резюмировать, что вследствие локальных нарушений высокогорной растительности тип сообщества, как правило, не изменяется. В силу суровых условий среды восстановление происходит медленно. В процессе демуляции участвует узкий набор адаптированных видов, почти нет видов, не встречающихся в окружающей ненарушенной растительности.

Для изучения происходящих в составе и структуре нарушенной растительности изменений необходимы долговременные наблюдения при

постоянном сравнении с контрольными участками. Чаще всего для анализа скорости демуляции используются показатели общего проективного покрытия и флористического богатства, а для оценки участия отдельных видов – их проективного покрытия и флористического богатства. Более точный, хотя и более трудоемкий способ – подсчет численности побегов с дифференциацией их по спектру возрастных состояний. Применение этого метода учета позволяет адекватно выявить роль видов различных популяционных стратегий в процессе восстановления нарушенной растительности высокогорий.

## Глава 2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА РАБОТ

### 2.1. Географическое положение и рельеф

Занимаемый Тебердинским заповедником район представляет собой типично горный участок – 83% его территории расположено на высотах более 2000 метров над уровнем моря (Заповедники Кавказа, 1990). Поясность растительного покрова четко выражена на территории заповедника. Верхняя граница леса проходит на высоте 1900-2400 метров, она очень извилиста и зависит от крутизны и экспозиции склонов.

Стационарные участки альпийских фитоценозов, на которых проводился основной комплекс исследований, располагались на северо-восточных отрогах хребта Малая Хатипара в Тебердинском заповеднике (Карачаевский район, КЧР). Географические координаты 43<sup>0</sup>27 с.ш., 41<sup>0</sup>41 в.д. Пробные площадки были разбиты на различных элементах мезорельефа в пределах днища и склонов цирка, в интервале абсолютных высот 2650-2800 м.

Хребет Хатипара принадлежит к северным отрогам Бокового хребта в системе Большого Кавказа. Стационарные участки удалены от Главного хребта на 22 км.

### 2.2. Климат

Для характеристики климата алипийского пояса хребта Малая Хатипара были использованы как данные ближайшей метеостанции Гидрометеослужбы (“Теберда”, 1328 м абсолютной высоты, 5 км к востоку от стационарных участков) (Справочник по климату СССР, 1966), так и материалы наблюдений метеопункта “Луг 5” Тебердинского заповедника, расположенного на высоте 2750 м на соседнем восточном гребне хребта

Малая Хатипара примерно в 1 км к югу от исследуемых участков. В этой точке в течении 17 лет велись наблюдения за температурой воздуха (с июня по сентябрь) и количеством осадков (весь год) в стандартных метеобудках на высоте 2 м. На основании этих данных была построена климадиаграмма метеопункта “Луг 5” (Онипченко, Онищенко, 1986) (рис.3.1.).

Климат альпийского пояса хребта Малая Хатипара характеризуется низкими температурами (среднегодовая  $-1,2^{\circ}\text{C}$ ) и большим количеством осадков (за год около 1400 мм), что позволяет отнести его к горному климату умеренной зоны, к типу X (VI) по Н. Walter et. al. (1975).

Наиболее теплые месяцы – июль и август, средние температуры воздуха для которых  $+7,9^{\circ}$  и  $+8,3^{\circ}\text{C}$  соответственно. Устойчивый период с температурой выше  $10^{\circ}\text{C}$  отсутствует, хотя в отдельные дни среднесуточная температура может превышать и  $15^{\circ}\text{C}$ . Безморозный период также практически отсутствует, так как в каждом месяце возможны заморозки, однако температура почвы в течение вегетационного сезона на всех фитоценозах не опускается ниже  $0^{\circ}\text{C}$  (Онипченко, Онищенко, 1986). Для высокогорных регионов особенно велико несоответствие между климатическими показателями, полученными в метеорологических будках, и реальным микроклиматом внутри растительного покрова (Вальтер, 1975; Нахуцришвили и др., 1982). Так, на альпийских лишайниковых пустошах амплитуда температур в течение суток на уровне почвы может значительно превышать месячную амплитуду температур в будке (Онипченко, 1983а).

Несмотря на значительное увлажнение (осадки превышают испаряемость, индекс увлажнения Высоцкого-Иванова больше 1), застоя воды обычно не происходит в связи с хорошим дренажем и высокой испаряемостью, обусловленной низким атмосферным давлением, сильными ветрами и высокой инсоляцией. Боковой сток обычно происходит на глубине, превышающей мощность почвенного профиля (Онипченко, Онищенко, 1986).

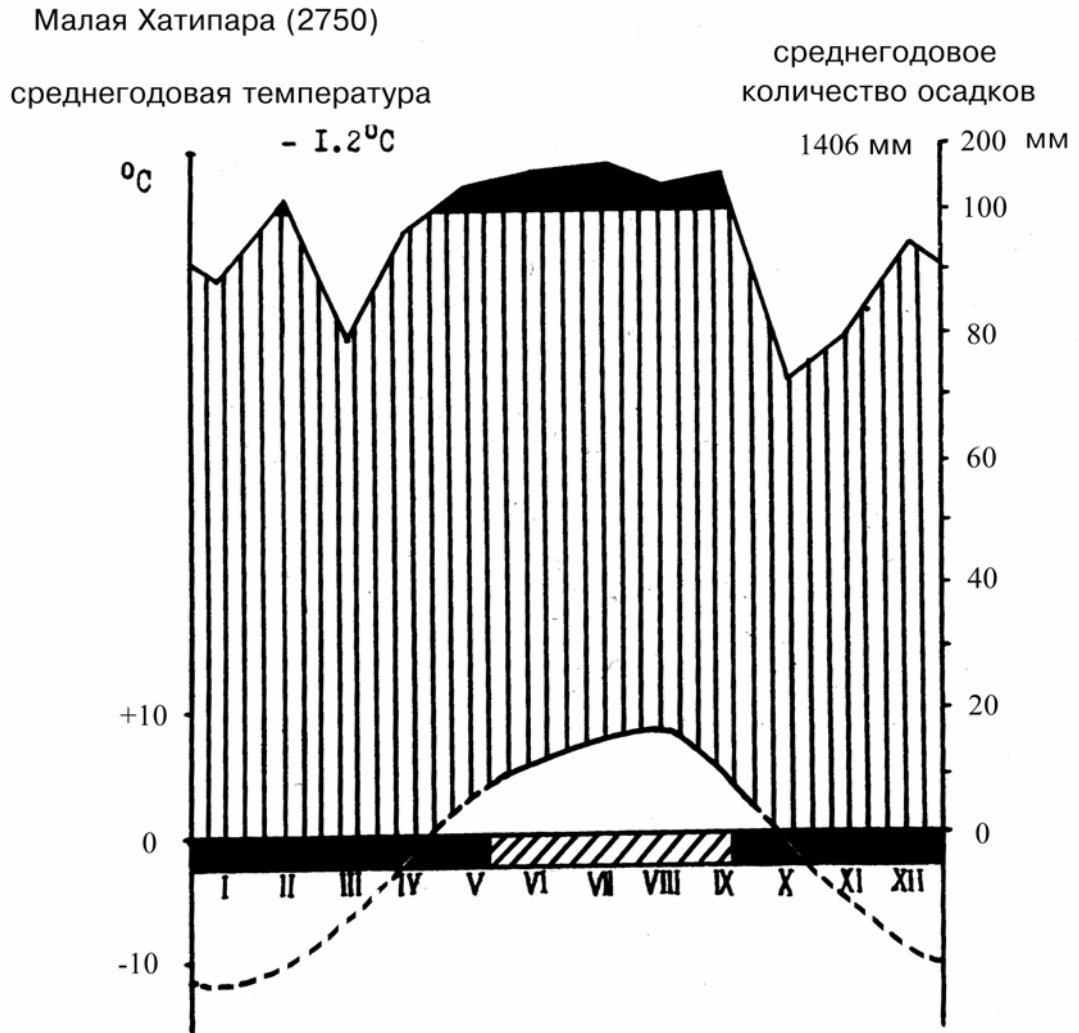


Рисунок 2.2.1. Климадиаграмма метеопункта "Луг V" (Онипченко, 1983)



Большая часть осадков в районе исследований выпадает в виде снега и града, поэтому для оценки их локального поступления особенно важно знать закономерности ветрового перераспределения твердых осадков. В горах важную роль как для температурного режима, так и для других климатических факторов играет экспозиция склона (Борзенкова, 1970). В районе господствуют южные ветры (Справочник по климату СССР, 1966), поэтому с южных и гребневых участков снег обычно сдувается на северные. К тому же на разных участках склонов скорость ветра неодинакова (Bliss, 1971; Горчаковский, Шиятов, 1985).

### 2.3. Геология и почвы

По геологическому районированию Тебердинского заповедника (Тушинский, 1957) район работ относится к зоне распространения докембрийских биотитовых неравномернотекстурированных гранитов и биотитовых сланцев. В скелете почв альпийских пустошей и пестроовсяницевых лугов преобладают обломки сланцев, что позволяет считать почвообразующей породой в этих случаях элювий биотитового сланца с высоким содержанием кварца. Для почв гераниево – копеечниковых лугов и альпийских ковров характерен смешанный элюводелювий сланца и гранита (Вертелина и др., 1996).

Основные свойства горно – луговых почв альпийского пояса Кавказа, развивающихся под травяной растительностью на силикатных породах, были описаны в работах С.А. Захарова (1914, 1937), Ю.А.Ливеровского (1945, 1987), А.А.Алиева (1978) и других исследователей. К таким свойствам относятся: малая мощность почвенного профиля, высокая каменистость, большое содержание гумуса в верхних горизонтах почвы, кислая и сильнокислая реакция, насыщенность основаниями. Эти свойства отмечены исследователями, изучавшими почвы высокогорий Тебердинского

заповедника (Антипов-Каратаев и др., 1936; Серебряков, 1957; Шальнев и др., 1977; Владыченский, Гришина, 1987).

Характеристику горно-луговых альпийских почв исследуемых сообществ мы приводим по работе Л.А. Гришиной с соавторами (1993).

Во всех исследованных почвах хорошо развит дерновый горизонт, имеющий темную окраску с большим количеством корней растений и относительно невысокой каменистостью. Нижняя граница дернового горизонта хорошо диагностируется по плотному сплетению корней, при этом объем корней в дерновом горизонте составляет 4-11% от объема почвы, а в нижележащем не превышает 3%. Далее вниз по профилю убывает биомасса подземных органов растений и содержание гумуса, а каменистость возрастает. Окраска меняется от буровато – серой или буровато – черной в дерновом горизонте до светло – бурой в нижних горизонтах. В целом дифференциация по горизонтам в горно-луговых почвах выражена слабо, переход между ними постепенный (табл.3.1.).

Почвы альпийских лугов отличаются более мощным почвенным профилем, здесь создаются наиболее благоприятные условия для жизнедеятельности растений.

В исследованных профилях не обнаружены признаки подзолистого процесса, а процессы оглеения в незначительной степени выражены лишь в горизонте В почв альпийских ковров, испытывающих сильное переувлажнение в период таяния снега, но в конце лета эти почвы могут сильно иссушаться (Онипченко, 1995). Эти признаки отличают изучаемые нами почвы от широко распространенных в высокогорьях Альп подзолов и псевдоглеев (Kubiena, 1953; Bouma et al., 1969; Bouma, van der Plas, 1971; Gracanin, 1972; Posch, 1977; Nestroy, 1984; Muller, 1987) и сближают их с дерновыми почвами (Alpine Turf soils) Скалистых гор Колорадо (Retzer, 1956, 1974; Johnson, Cline, 1965) и альпийскими гумусовыми почвами высокогорий Австралии (Costin et al., 1952; Costin, 1955). По системе классификации почв

Сообщество	АЛП	ПЛ	ГКЛ	АК
Мощность гумусовых горизонтов, см (Ad+A+AB)	15-20	20-24	19-22	16-17
pH горизонта Ad (водная вытяжка)	5,6	5,1	5,1	4,7
pH горизонта Ad (KCl)	4	4	4,1	3,8
Каменистость слоя 0-10 см (объемные %)	13	10	9	5
Потери от прокаливания гор. Ad, %	18	23	22	29
N общий в гор. Ad, %	0,77	0,73	0,56	1,32
Запасы гумуса в слое 0-40 см, кг/кв.м	15,6	19,6	23	32,5
Водопроницаемость (коэффициент фильтрации, мм/мин)	1,1	3,7	5,4	1,9
Содержание подвижных форм элементов минерального питания в горизонте Ad, мг/100 г почвы:				
N(NH <sub>4</sub> )	1,2	3,2	4,2	6,1
P	0,6	0,5	0,8	0,7
K	29	19	31	61

Таблица 2.3.1. Некоторые свойства почв альпийских сообществ (по: Гришина и др., 1993). Обозначения сообществ: АЛП – альпийские лишайниковые пустоши; ПЛ – пестроовсяннищевые луга; ГКЛ – гераниево-копеечниковые луга; АК – альпийские ковры

Сообщество		АЛП	ПЛ	ГКЛ	АК
Надземная фитомасса	сосудистые растения	110±7	307±17	319±20	129±5
	лишайники	440±23	36±2	6±3	2±1
	мохообразные	3±3	9±2	2±2	3±1
	ветошь и мортмасса	229±17	909±104	200±17	156±28
Подземная биомасса		478±42	636±34	1392±177	944±128
Подземная мортмасса		403±38	565±46	491±49	592±38
Годичная нетто-продукция		150	400	550	200

Таблица 2.3.2. Фитомасса и продукция альпийских сообществ (г/м<sup>2</sup> сухой массы; среднее значение и его ошибка) (по: Онипченко, 1985, 1990).

США они могут быть отнесены к группе Cryorthents подпорядка Orthents порядка Entisols (Supplement..., 1967). По классификации ФАО эти почвы могут быть отнесены к Умбриковым Лептосолям (Почвенная карта мира, 1990).

Под дерновинами плотнодерновинных происходит накопление органики за счет разлагающейся ветоши и корней. Содержание общего азота и гумуса под дерновинами существенно выше, чем в междерновинных участках. Такое накопление рассматривается как механизм монополизации почвенных ресурсов из прилегающих участков за счет иммобилизации биогенов под дерновиной (Briske, Derner, 1998).

По гранулометрическому составу исследуемые почвы относятся к легко и среднесуглинистым, лишь почвы альпийских пустошей имеют супесчаный состав, что, видимо, связано с меньшей интенсивностью выветривания первичных минералов. В целом наблюдается тенденция утяжеления гранулометрического состава от почв альпийских лишайниковых пустошей к альпийским коврам.

## Глава 3. АЛЬПИЙСКИЕ ФИТОЦЕНОЗЫ – ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 3.1. Альпийские лишайниковые пустоши

Термин “пустоши” применяется для обозначения сообществ с доминированием нетравянистых психрофитов (лишайников, мхов, кустарничков) (Шифферс, 1953, 1960). Аналогичные термины широко используются в англоязычной (heath) и немецкоязычной (Heiden) литературе, посвященной высокогорной и тундровой растительности. Лишайниковые пустоши района наших исследований занимают следующее положение в системе флористической классификации (Онипченко и др., 2002):

*Juncetea trifidi* Hadas 1946

*Caricetalia curvulae* Braun-Blanguet & Jenni 1926

*Anemonion speciosae* Minaeva ex Onipchenko 2002

*Pediculari comosae-Eritrichietum caucasici* Minaeva & Onipchenko 2002

*P.c. – E.c. oxytropidetosum kubanensis* Minaeva & Onipchenko 2002

Альпийские лишайниковые пустоши (далее – АЛП) приурочены к наветренным гребням и склонам и характеризуются очень маломощным снежным покровом или его отсутствием в зимнее время, что приводит к глубокому – более 40 см – промерзанию верхних горизонтов почвы (Онипченко, Онищенко, 1986). Длительность вегетационного периода составляет 4,5-5,5 месяца. Абсолютным доминантом выступает *Cetraria islandica* (L.) Ach. Из сосудистых растений по системе жизненных форм Раункиера безусловно преобладают гемикриптофиты (63-67% флористического состава и 83-93% надземной фитомассы), немало хамефитов (22-23% и 7-16% соответственно); роль гео- и терофитов невелика (Онипченко, 1993). Флористическое богатство составляет 14,8 вида на

площадку 25x25 см и 36 видов на 25 м<sup>2</sup> (Онипченко, Семенова, 1988). АЛП имеют наименьшую в ряду изучаемых сообществ надземную и подземную биомассу сосудистых растений и годовую продукцию, но наибольшую биомассу лишайников – 440 г/м<sup>2</sup> (табл. 2.2). По фитомассе значительную часть составляют *Carex sempervirens*, *Carex umbrosa*, *Festuca ovina* – из однодольных, *Antennaria dioica*, *Anemone speciosa* – из двудольных (Онипченко, 1985, 1986а, б).

АЛП самые гомогенные среди изученных сообществ северо – западного Кавказа, и “масс-эффект” практически не проявляется в их горизонтальной структуре (Онипченко, Покаржевская, 1994). Конкуренционные отношения между особями проявляются здесь в непосредственной близости на расстоянии всего нескольких сантиметров, что обуславливает весьма своеобразную тонкую горизонтальную структуру сообществ данного типа. Мелкие пятна (до 10 см в диаметре) и отдельные куртинки лишайников чередуются с дерновинами и отдельными побегами сосудистых растений. Чистые пятна лишайников или сосудистых растений диаметром более 20 см практически не встречаются (Онипченко, 1984, 1985).

В условиях малой мощности почв и их бедности элементами минерального питания растения развивают мощную корневую систему, занимающую большую площадь, чем могут занять их надземные побеги. Таким образом в надземной сфере образуются “пустоты”, которые заселяются лишайниками, получающими элементы минерального питания из атмосферы. Лишайники доминируют по биомассе, но практически не конкурируют с сосудистыми растениями за почвенные ресурсы (Онипченко, 1995).

### 3.2. Пестроовсянницевые луга

Пестроовсянницевые луга (далее – ПЛ) имеют следующее синтаксономическое положение (Онипченко, устное сообщение):

*Calluno-Ulicetea* Braun-Blanguet & Tuxen ex Klika & Hadac 1944

*Nardetalia* Oberd ex Preising 1949

*Violo altaicae* – *Festucion variae* all. nov.

*Violo altaicae* – *Festucetum variae typicum* Rabotnova & Onipchenko 2002

Эти сообщества занимают выпуклые участки склонов с незначительной мощностью снегового покрова в зимний период (0.5-1.5 м). ПЛ освобождаются от снега в начале июня; вегетационный период длится 3,5-4,5 месяца. Доминируют плотнодерновинные злаки, доля которых составляет более 80% надземной биомассы. Абсолютным доминантом является *Festuca varia*, значительное участие *Nardus stricta*. Фитоценозы этой ассоциации отличаются высоким флористическим богатством – 11,1 вида на площадку 25x25 см и 48,6 вида на 25 м<sup>2</sup> (Онипченко, Семенова, 1988) и годичной продукцией – 400 г/м<sup>2</sup>. ПЛ имеют наибольшую среди рассматриваемых фитоценозов надземную мортмассу, примерно в три раза превышающую надземную биомассу сосудистых растений. Это связано с высокой продуктивностью сообществ и низкой скоростью разложения отмерших листьев плотнодерновинных злаков (Лейнсоо и др., 1991).

Пестроовсянницевоы луга наименее гомогенны среди исследованных альпийских сообществ, и “масс-эффект” здесь сильно выражен. Основные доминанты - *Festuca varia*, *Nardus stricta*, образуя большое количество медленно разлагающейся ветоши, препятствуют расселению других видов в этом сообществе. Возможно, что приток диаспор из соседних местообитаний, т.е. “масс-эффект”, может поддерживать жизнеспособность многих видов с низкой встречаемостью, которые, распространяясь вегетативным путем, формируют пятна между дерновинами *Festuca varia* и *Nardus stricta*. Участки нарушений, возникающие в результате незначительной роющей деятельности грызунов, могут способствовать приживанию всходов этих видов.

### 3.3. Гераниево – копеечниковые луга

Положение гераниево – копеечниковых лугов в системе высокогорной растительности следующее (Онипченко, устное сообщение):

*Calluno-Uulicetea* Braun-Blanguet & Tuxen ex Klika & Hadac 1944

*Nardetalia* Oberd Ex Preising 1949

*Hedysaro caucasicae* – *Geranion gymnocauli* Onipchenko all. nov.

*Hedysaro caucasicae* – *Geranietum gymnocauli typicum* Rabotnova & Onipchenko 2002

Эти сообщества характерны для склонов, ложбин и небольших западин со значительной аккумуляцией снега (2-4 м). Вегетационный период обычно начинается в конце июня – начале июля и длится 2,5-3,5 месяца. Роль основных доминантов меняется в зависимости от степени увлажнения и мощности снегового покрова: на более сухих участках выше участие *Hedysarum causicum*, а на более влажных абсолютным доминантом становится *Geranium gymnocaulon*. Преобладают *Festuca brunnescens*, *Deschampsia flexuosa*, *Anthoxanthum odoratum*, *Phleum alpinum*, *Nardus stricta* из видов злаков, а также *Carum meifolium*, *Matricaria caucasica* среди видов разнотравья. Флористическая насыщенность составляет 11,4 вида на площадку 25x25 см и 30,6 вида на 25 м<sup>2</sup> (Онипченко, Семенова, 1988). ГКЛ – самые продуктивные из всех фитоценозов альпийского пояса (550 г/м<sup>2</sup> в год), с наибольшей надземной биомассой, которая почти втрое превышает подземную некротомассу (табл.2.2), тогда как в других сообществах это соотношение составляет чуть более 1 (Онипченко, 1990). На ГКЛ особенно интенсивна роющая деятельность кустарниковых полевок (*Pitymys majori* Thos.), (Фомин и др., 1989), создающая многочисленные перманентные мелкомасштабные нарушения растительного покрова.



Хотя это сообщество довольно неоднородно, степень “масс-эффекта” здесь ниже, чем на ПЛ (Онипченко, 1995). Так как роющая активность животных имеет огромное значение для этого типа сообществ, можно предположить, что интенсивное нарушение сообщества снижает воздействие доминантов и позволяет заселять территорию другим видам. Высокий процент видов средней встречаемости является результатом конкурентного давления со стороны основных доминантов и наличия многочисленных участков с нарушенным почвенным покровом, где возможно приживание всходов этих видов, что и создает в целом картину средней выраженности “масс-эффекта”.

Относительно увеличивают свое участие на нарушенных площадках виды альпийских растений, обладающие чертами эксплерентной стратегии (Раменский, 1938, Романовский, 1989а; Онипченко и др., 1991).

### 3.4. Альпийские ковры

Сомкнутые сообщества долгоснежных местообитаний на Кавказе традиционно рассматриваются как альпийские ковры – фитоценозы с доминированием видов шпалерного и розеточного разнотравья или “мелкотравные приснежные луговины” (Шифферс, 1953).

Синтаксономическое положение изученных нами альпийских ковров следующее (Онипченко и др., 1992):

*Salicetea herbaceae* Br.-Bl. 1947

*Salicetalia herbaceae* Br.-Bl. 1926

*Sibbaldion* Rabotnova 1987

*Sibbaldenion* Onipchenko 1992

*Hyalopoo ponticae* – *Pedicularietum nordmanniana* (Rabotnova 1987)

Rabotnova 1992.

Относящиеся к данной ассоциации фитоценозы приурочены к днищам цирков и западинам со значительным снегонакоплением зимой (более 4

метров), коротким вегетационным периодом (около 2 – 2,5 месяцев). Снег обычно сходит в конце июля – начале августа. В то же время летом эти сообщества могут подвергаться значительному иссушению в связи с отсутствием постоянной подпитки талыми водами. Проективное покрытие травянистых растений обычно более 50%, чаще 80-90%, каменистость незначительна, мохообразные могут играть существенную роль в сложении фитоценозов. Высота растительного покрова не превышает 3-5 см, что и обуславливает их “ковровый” облик. Доминируют *Sibbaldia procumbens*, *Taraxacum stevenii*, *Gnaphalium supinum*, *Minuartia aisoides*. Из злаков значитель представлен *Nardus stricta*. Сообщества флористически бедны – 7,9 вида на площадку 25x25 см, 18 видов на 25 м<sup>2</sup> (Онипченко, Семенова, 1988). АК низкопродуктивны – 200 г/м<sup>2</sup> в год. Надземная биомасса сосудистых растений невелика (129 г/м<sup>2</sup>), что примерно в 7 раз меньше подземной. АК характеризуется наименьшей в ряду исследуемых сообществ надземной (156 г/м<sup>2</sup>) и наибольшей подземной (596 г/м<sup>2</sup>) мортмассой (табл. 2.2.).

АК – наиболее бедные по видовому составу сообщества, но при этом несколько более гетерогенные, чем альпийские пустоши. Неоднородность горизонтальной структуры альпийских ковров может определяться небольшими различиями с средним времени схода снега на разных участках, так как здесь этот фактор лимитирует развитие растений. Тонкая мозаика растительного покрова в зависимости от времени схода снега в многоснежных местообитаниях была описана еще в классической работе W.D. Billings и L.C. Bliss (1959).

\* \* \*

Из приведенных данных видно, что надземная биомасса и годовая продукция лугов (особенно – ГКЛ) альпийского пояса в 2-3 раза выше, чем пустошей и ковров. Это свидетельствует о более благоприятных условиях для развития растений в средней части экологического градиента мощности

снегового покрова. На бесснежных лишайниковых пустошах развитие ограничено зимним промерзанием верхних горизонтов почвы, тогда как обильное снегонакопление сокращает период вегетации альпийских ковров.

В отличие от более продуктивных сообществ (лесов, степей), в демутационных сменах высокогорной растительности участвуют те же виды, которые образуют и ненарушенные фитоценозы (Макмагон, 1982; Онипченко, Голиков, 1996). Наиболее подвержены нарушениям гераниево-копеечниковые луга, реже альпийские лишайниковые пустоши.

Таким образом, изучаемые сомкнутые растительные сообщества Тебердинского заповедника существенно различаются по своей горизонтальной структуре и степени гетерогенности, что может быть связано с различной выраженностью “масс-эффекта”.

## Глава 4. МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

### 4.1. Определение зависимости распространения растений от глубины почвы

Прямое определение глубины почвы под различными растениями в значительной повторности явилось бы весьма трудоемкой процедурой, нарушающей почвенный покров, поэтому оно полностью неприемлемо в заповедных условиях. В связи с этим мы использовали косвенный метод оценки глубины почвы “до первого камня”. Суть метода заключалась в погружении в почву металлического прута до первого препятствия, обусловленного залеганием крупного (более 2-3 см в диаметре) камня. Хотя этот подход и не оценивает непосредственно мощность гумусовых горизонтов почвы, полученные величины глубин скоррелированы с глубиной залегания обломочного материала и при значительной выборке дают представление о мощности верхних горизонтов почв, характеризующихся меньшей каменистостью.

Исследования проводили по следующей схеме: в каждом сообществе с помощью рулетки были заложены по 10 – 12 линий (трансект) длиной 10–15 м. На каждой линии через десять сантиметров (для АЛП через 5 см) производили замер глубины почвы до первого камня с помощью железного щупа и отмечали вид растений, присутствовавший в точке замера глубины.

Инструмент для замера глубины представлял собой заостренную железную палку диаметром 0,6 мм, длиной 50 см (Рисунок 4.1.1.).

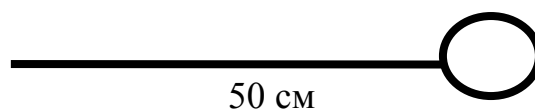


Рисунок 4.1.1. Инструмент для замера глубины почвы

Трансекты располагали случайным образом. Все полученные данные по глубине почвы для отдельных видов сравнивали между собой с

использованием однофакторного дисперсионного анализа в программе “Statistica 5.0”. При обработке данных для каждого вида брали не менее десяти замеров. Максимальное число не ограничено и составляло несколько сотен для доминирующих видов.

Также для отдельных видов растений произвели промеры почвы под ними и на расстоянии 1 м от них – три промера под видом растения, три - на расстоянии одного метра (более 100 – кратная повторность).

Исходя из характера имеющихся данных вид растений рассматривался как независимый фактор, а глубина почвы под ним – как зависимый, естественно, в статистическом, а не функциональном смысле этих слов. При наличии значимого влияния фактора “вид растений” на показатель “глубина почвы” производили оценку значимости различий между видами с использованием LSD – теста.

## 4.2. Восстановительная динамика альпийских фитоценозов

### 4.2.1. Искусственные нарушения

При проведении эксперимента по изучению запасов жизнеспособных семян в почве (Семенова, Онопченко, 1991) в июле 1988 г. во всех четырех исследуемых фитоценозах было заложено по 10 учетных площадок по 500 см<sup>2</sup>, так что общая площадь учета составила 0,5 м<sup>2</sup>. Они были ограничены круглыми металлическими обручами, на 3-5см заглубленными в почву. С экспериментальных площадок сразу были удалены все вегетирующие растения; в в 1988-1989 гг. удаляли все появившиеся всходы, вследствие чего семенной банк был обеднен. В августе 1993 г. были сняты ограничительные обручи.

Для контроля за ходом демуляции в каждом типе сообществ на постоянных трансектах, заложенных ранее для изучения разногодичной

динамики фитоценозов, было выбрано по 10 ненарушенных площадок размером 25x25 см, расположенных вблизи экспериментальных площадок.

Во всех исследуемых фитоценозах экспериментальные и контрольные площадки располагались на двух пробных участках: “верхнем” – в более сухих условиях с меньшей мощностью снегового покрова зимой и “нижнем” – в более влажных условиях при большей мощности снега.

Наблюдения на нарушенных и контрольных площадках вели ежегодно в течении 12 лет (1991-2002) в июле – августе. На всех площадках визуально оценивали проективное покрытие основных групп растений (сосудистые, мохообразные, лишайники) и обнаженной почвы. Было подсчитано количество побегов всех видов сосудистых растений, поскольку показатель количества побегов в условиях альпийских сообществ наиболее четко показывает изменения участия видов в составе фитоценозов (Онипченко, 1995). Для каждого вида определяли число ювенильных особей, вегетативных и генеративных побегов (для видов розеточной и полурозеточной жизненных форм – *Campanula tridentata*, *Eritrichium caucasicum*, *Anemone speciosa* – в качестве побегов учитывали генеративные розетки).

На основе полученных данных во всех исследованных сообществах для нарушенных и контрольных участков за каждый год наблюдений было подсчитано: а) общее число видов на участке в целом (флористический состав) и флористическая насыщенность в среднем на площадку; б) суммарное количество побегов каждого вида растений; в) частота встречаемости каждого вида. Проверка статистической значимости различий между экспериментальными и контрольными данными была проведена с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Для анализа были отобраны виды с частотой встречаемости не ниже 30-ти процентов и суммарной численностью не менее 10 побегов. Расчеты были проведены в программе Excel 1997.

Для выявления значимости отличий за период наблюдений в целом был применен двухфакторный дисперсионный анализ. Расчеты были проведены в программе Statistica 5.0.

Для сравнения хода демуляции в разных сообществах за каждый год наблюдений были рассчитаны коэффициенты, характеризующие меру сходства опытных и контрольных участков. По показателю общего числа видов был рассчитан коэффициент Сьеренсена. По показателю суммарной численности побегов (с трансформацией исходных данных логарифмированием по основанию натурального логарифма) был рассчитан коэффициент Чекановского.

Для ординации экспериментальных и контрольных участков четырех исследуемых фитоценозов методом бестрендового соответствия (DCA) был также использован показатель интегральной численности побегов видов сосудистых растений (после трансформации логарифмированием по основанию натурального логарифма). Данные за каждый год наблюдений были представлены точкой в многомерном пространстве, спроецированном на две оси максимального варьирования. Расчеты произведены в программе MVSP 2.2.

#### 4.2.2. Зоогенные нарушения

На альпийских лишайниковых пустошах в целом не часто встречаются зоогенные нарушения, вызванные роющей деятельностью крупных млекопитающих (кабанов, медведей). Роющая деятельность кабанов проявляется в различных равнинных и горных сообществах (Соколов, Темботов, 1993). В отличие от лесов, где зарастание пороев кабанов происходит относительно быстро (Евстигнеев и др., 1999), на низкопродуктивных альпийских пустошах этот процесс занимает десятилетия (Онипченко, Голиков, 1996). ГКЛ по сравнению с другими альпийскими сообществами развиваются в относительно благоприятных условиях, и

имеет довольно высокую продукцию, но и наиболее подвержены зоогенным нарушениям (Onipchenko, Rabotnova, 1994). В связи с этим интересно исследовать процессы восстановления растительности на пороях в этих сообществах и сравнить их скорость со скоростью восстановления в других сообществах. Весной 1981 г. в пределах стационарного участка АЛП были замечены порои кабанов (*Sus scrofa*) общей площадью около 5 м<sup>2</sup>. Кабаны разрыли дерновый горизонт почвы, извлекая крупные корни *Carum caucasicum*, *Campanula tridentata* и *Trifolium polyphyllum*. Большая часть поверхности почвы была лишена растений, в следствии чего наблюдалось “морозное кипение” – вспучивание поверхностного слоя почвы, особенно повреждающее всходы и ювенильные особи. Осенью 1999 года в результате интенсивной роющей деятельности кабана вблизи стационара образовались значительные площади пороев на ГКЛ и прилегающих участках альпийских ковров. На участке ГКЛ 15 августа 2000 года (после сильной засухи) было заложено 5 постоянных площадок размером 50x50 см, каждая из них в свою очередь была поделена на 4 площадки размером 25x25 см. На участках пороев АЛП было заложено 5 постоянных площадок размером 25x25 см. Ежегодно для АЛП в течении 22 лет (1981- 2002 гг.), для ГКЛ в течении 3 лет (2000-2002 гг.), учитывали общее проективное покрытие сосудистых растений, лишайников и мохообразных, а также процент обнаженной почвы. Для каждого вида сосудистых растений определяли число ювенильных особей, вегетативных и генеративных побегов (для видов розеточной и полурозеточной жизненных форм – *Campanula tridentata*, *Eritrichium caucasicum*, *Anemone speciosa* – в качестве побегов учитывали генеративные розетки). За каждый год наблюдений было подсчитано общее число видов, а также флористическая насыщенность в среднем на площадку 25x25 см. Для контроля АЛП было взято 20 площадок такого же размера, которые были расположены поблизости от нарушенных. Для проверки статистической значимости различий применяли t-критерий Стьюдента.



#### 4.2.3. Нарушения в результате оползня

В 1993 году на участке ГКЛ на склоне восточной экспозиции крутизной 30-35° (абсолютная высота 2750 м) был замечен оползень площадью около 40 кв. м<sup>2</sup>, образовавшийся, по-видимому, весной при сходе снега. На этом участке было заложено 15 учетных площадок размером 25х25 см – по 5 площадок в верхней, средней и нижней частях оползня соответственно. Наблюдения велись в 1993-1994 и 1996-2002 гг. Учитывали проективное покрытие сосудистых растений, лишайников и мохообразных, а также долю обнаженной земли. Для каждого вида сосудистых растений определяли число ювенильных особей, вегетативных и генеративных побегов.

## Глава 5. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### 5.1. Глубина почвы

Самый низкий показатель средней глубины гумусового горизонта почвы «до первого камня» среди всех изученных фитоценозов имеет АК – 13,5 см, затем в порядке возрастания АЛП – 17,3 см, ПЛ и ГКЛ имеют одинаковую среднюю глубину почвы – 19 см. Эти данные хорошо согласуются с характеристиками почвенных профилей (мощность гумусовых горизонтов) в соответствующих сообществах, описанных ранее (Гришина и др., 1993). Фактор глубины статистически значимо зависел от вида растений во всех исследованных растительных сообществах. Результаты исследований показали приуроченность многих видов растений к определенным глубинам почвы.

Все часто встречающиеся на АЛП виды можно разделить на 3 группы (Рисунок 5.1.1.). К первой группе относятся виды, встречающиеся при мощности почвы (до первого камня) менее 17 см. Сюда относятся *Helictotrichon versicolor*, *Bromus variegatus*, *Anthemis marschalliana*, *Carex umbrosa*, *Minuartia circassica*, *Oxytropis kubanensis*, *Carum caucasicum*, *Arenaria lychnidea*. Участки, лишенные растений, а также пятна мхов и лишайников характеризуются также незначительной мощностью почвы. Ко второй группе растений, приуроченных к почвам средней мощности 17-20 см можно отнести *Antennaria dioica*, *Campanula tridentata*, *Festuca ovina*, *Trifolium polyphyllum*, *Alchemilla caucasica*, *Anemone speciosa*. Три вида растений, часто встречающихся на участках с мощностью почвы более 20 см, относятся к третьей группе – *Campanula collina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Agrostis vinealis*. В рассмотренные группы входят растения разных жизненных форм, но интересно отметить, что последнюю группу (растения на более глубоких участках почвы) образуют виды, обладающие наиболее значительной вегетативной подвижностью. Среди видов первой группы

присутствуют очень долгоживущие корневищно – стержнекорневые виды характерные для скально – осыпных группировок (*Minuartia circassica*, *Arenaria lychnidea*) (Шхагапсоев, 1994). Можно предположить, что эти растения, благодаря своему долголетию, могли остаться на пустошах от предшествующих стадий сукцессии – открытых группировок сухих осыпей, где они также были приурочены к участкам с маломощной почвой (Таблица 5.1.1.).

Если в целом наши данные подтверждают это предположение на исследуемом масштабе расстояний (десятки метров), то попытки выявить приуроченность видов скально – осыпного комплекса (*Minuartia circassica*, *Arenaria lychnidea*, *Trifolium polyphyllum*) к микроучасткам (в пределах 1 метра) не дали положительных результатов. Специальные промеры почвы под этими растениями и на расстоянии 1 м от них (более 100 – кратная повторность) не выявили значимых различий по глубине почвы. Поэтому, приуроченность этих видов к участкам маломощных почв может проявляться лишь на больших расстояниях. Возможно, что в целом эти виды чаще встречаются на пустошах, развивающихся на более маломощных почвах.

Виды, произрастающие на ПЛ, при средней глубине гумусовых горизонтов почвы 19 см также можно разделить на 3 группы по встречаемости (Рисунок 5.1.2.). К первой группе относится вид, часто встречающийся при глубине почвы менее 15 см – *Gentiana septemfida*. Ко второй группе видов растений, приуроченных к почвам средней мощности 15-20 см можно отнести большинство исследованных видов растений, среди которых *Carex umbrosa*, *Anthemis cretica*, *Carex atrata*, *Anthoxanthum odoratum*, *Deschampsia flexuosa*, *Campanula collina*, *Gentiana pyrenaica*, *Scorzonera cana*, *Festuca ovina*, *Leontodon hispidus*, *Veronica gentianoides*, *Anemone speciosa*, *Campanula tridentata*, *Fritillaria montana* (см. таблицу 5.1.2.) Два вида растений, чаще встречающихся на участках с мощностью почвы более 20 см относятся к третьей группе – *Festuca varia*, *Nardus stricta*. Таким образом, на ПЛ дифференциация растений по приуроченности к



<b>Вид</b>	<b>Число точек</b>	<b>Средняя глубина см</b>	<b>Различия</b>
<i>Helictotrichon versicolor</i>	12	11,3	a
<i>Bromus variegatus</i>	18	11,4	a
<i>Anthemis marschalliana</i>	17	12,6	ab
<i>Carex umbrosa</i>	61	13,2	abc
<i>Minuartia circassica</i>	52	14,7	abcd
<i>Oxytropis kubanensis</i>	50	14,9	abcde
<i>Carum caucasicum</i>	29	15,4	abcdef
<i>Arenaria lychnidea</i>	13	15,8	abcdefg
<i>Antennaria dioica</i>	166	16,7	bcdefg
<i>Campanula tridentata</i>	133	17,0	cdef
<i>Festuca ovina</i>	246	17,0	def
<i>Trifolium polyphyllum</i>	148	17,3	bcdef
<i>Alchemilla caucasica</i>	24	17,8	def
<i>Anemone speciosa</i>	77	18,9	fgh
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	125	20,3	efg
<i>Campanula collina</i>	19	20,9	g
<i>Agrostis vinealis</i>	35	25,9	h
<i>Обнаженная почва</i>	15	14,9	abcde
<i>Мхи и лишайники</i>	112	14,7	abcd

Таблица 5.1.1. Средняя глубина почвы до первого камня под растениями альпийских пустошей. В столбце «Различия» разными буквами отмечены виды, различающиеся по глубине почвы на уровне  $P < 0,05$ .

участкам с разной глубиной почвы выражена менее значимо, чем в других сообществах. На этом фоне большая мощность почвы под плотнодерновинными злаками (*Festuca varia*, *Nardus stricta*), видимо, связана с биогенной аккумуляцией органических остатков под дерновинами. Как было показано ранее (Briske, Derner, 1998), под дерновинами плотнодерновинных злаков происходит накопление органики за счет разлагающейся ветоши и корней, повышается содержание общего азота и гумуса. Такое накопление рассматривается как механизм монополизации почвенных ресурсов из прилегающих участков за счет иммобилизации биогенов под дерновиной. Плотное переплетение корней этих злаков, с другой стороны, способствует меньшему варьированию в пространстве многих химических свойств почвы, что было показано ранее (Онипченко и др., 1998) (Таблица 5.1.2.).

В ГКЛ, как и в выше названных сообществах, приуроченность видов растений к определенной мощности почвы не так ярко выражена, но дифференциация на группы вполне очевидна (Рис. 5.1.3.). В связи с этим можно выделить следующие группы: первая – виды, чаще встречающиеся при глубине почвы менее 18 см. Это *Veronica gentianooides*, *Pulsatilla aurea*, *Erigeron caucasicus*, *Matricaria caucasica*, *Rumex alpestris*, *Carum meifolium*, *Anthoxanthum odoratum*. Вторая группа – это виды, встречающиеся при мощности почвы 18-20 см: *Festuca brunnescens*, *Sibbaldia procumbens*, *Phleum alpinum*, *Scorzonera cana*, *Carex atrata*, *Geranium gymnocaulon*, *Nardus stricta*. К третьей группе можно отнести виды растений, чаще встречающиеся при глубине почвы более 20 см: *Leontodon hispidus*, *Hedysarum caucasicum*, *Deschampsia flexuosa*. Как и на альпийских пустошах, здесь прослеживается значимая зависимость между жизненной формой растений и их приуроченностью к участкам почвы разной глубины (Табл.5.1.3.).

В АК четыре вида растений *Luzula multiflora*, *Campanula tridentata*, *Minuartia aizoides*, *Hyalopoa pontica* чаще встречаются при небольшой мощности почвы 11-12 см. К средним глубинам 13-16 см приурочены



<b>Вид</b>	<b>Число точек</b>	<b>Средняя глубина см</b>	<b>Различия</b>
<i>Veronica gentianoides</i>	34	15,2	a
<i>Pulsatilla aurea</i>	17	16,1	ab
<i>Erigeron caucasicus</i>	12	16,3	ab
<i>Matricaria caucasica</i>	79	16,8	ab
<i>Rumex alpestris</i>	16	17,0	abc
<i>Carum meifolium</i>	61	17,7	abc
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	27	17,8	abcd
<i>Festuca brunnescens</i>	46	18,1	abcd
<i>Sibbaldia procumbens</i>	27	18,3	abcde
<i>Pleum alpinum</i>	15	18,4	bcd
<i>Scorzonera cana</i>	23	18,9	bcde
<i>Carex atrata</i>	46	19,0	bcde
<i>Geranium gymnocaulon</i>	49	19,7	ce
<i>Nardus stricta</i>	114	20,2	de
<i>Leontodon hispidus</i>	16	21,5	ef
<i>Hedysarum caucasicum</i>	34	22,2	f
<i>Deschampsia flexuosa</i>	42	23,4	f

Таблица 5.1.2. Средняя глубина почвы до первого камня под растениями гераниево – копеечниковых лугов. В столбце «Различия» разными буквами отмечены виды, различающиеся по глубине почвы на уровне  $P < 0,05$ .





<b>Вид</b>	<b>Число точек</b>	<b>Средняя глубина см</b>	<b>Различия</b>
<i>Gentiana septemfida</i>	18	14,3	a
<i>Fritillaria montana</i>	12	16,1	ab
<i>Campanula tridentata</i>	12	16,1	ab
<i>Anemone speciosa</i>	17	16,35	ab
<i>Veronica gentianoides</i>	26	16,6	ab
<i>Leontodon hispidus</i>	14	16,7	ab
<i>Festuca ovina</i>	27	16,8	ab
<i>Scorzonera cana</i>	28	16,9	ab
<i>Gentiana pyrenaica</i>	34	17,2	abc
<i>Campanula collina</i>	18	17,6	ab
<i>Deschampsia flexuosa</i>	143	18,3	b
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	24	18,4	bc
<i>Carex atrata</i>	39	18,6	bc
<i>Anthemis cretica</i>	26	18,8	bc
<i>Carex umbrosa</i>	14	19,2	bc
<i>Nardus stricta</i>	113	20,1	c
<i>Festuca varia</i>	128	22,7	d

Таблица 5.1.3. Средняя глубина почвы до первого камня под растениями пестроовсяннищевых лугов. В столбце «Различия» разными буквами отмечены виды, различающиеся по глубине почвы на уровне  $P < 0,05$ .

следующие виды: *Sibbaldia procumbens*, *Carex pyrenaica*, *Potentilla crantzii*, *Carum caucasicum*, *Gnaphalium supinum*, *Taraxacum stevenii*, *Pedicularis nordmanniana*. Два вида произрастают при мощности почвы 17-19 см. Это *Carex atrata* и *Catabrosella variegata*. *Cerastium cerastoides* приурочена к наибольшей глубине 20 см (рис.5.1.4.). Конечно, как и в других случаях, вряд ли можно рассматривать мощность почвы как самостоятельный фактор, влияющий на структуру растительности. Действие этого фактора скорее опосредованное и связано с зависимостью богатства почвы от ее мощности. На альпийских коврах мощность почвы может быть связана с мощностью снежного покрова обратным образом – более долгоснежные участки могут иметь менее развитые почвы в связи с ограниченным периодом вегетации растений и накоплением органики. Это предположение хорошо согласуется с приуроченностью *Hyalopoa pontica* к участкам с маломощной почвой, но наиболее мощным снежным покровом (Захаров и др., 2001). *Cerastium cerastoides* – диагностический вид ассоциации *Caro caucasici* – *Carisetum nigrae* (Onipchenko, 2002), объединяющей сообщества заболоченных участков со значительным торфонакоплением, что хорошо согласуется с приуроченностью этого вида к более мощным почвам (Таблица 5.1.4.)

Таким образом, наши исследования показали, что приуроченность видов растений к определенным глубинам почвы наименее выражена на ПЛ, на всех других сообществах дифференциация видов по этому показателю проявляется сильнее. Наряду с другими факторами, неоднородность почвенного покрова может способствовать сосуществованию видов растений разной экологии в одном фитоценозе.

## 5.2. Демутационная динамика после искусственных нарушений

Последние годы отличались значительными колебаниями метеорологических условий. Так, в августе 1998 года и особенно в июле 2000 года были зафиксированы максимальные за последние 20 лет температуры и



<b>Вид</b>	<b>Число точек</b>	<b>Средняя глубина см</b>	<b>Различия</b>
<i>Lusula multiflora</i>	18	10,5	ab
<i>Campanula tridentata</i>	12	11,3	a
<i>Minuartia aizoides</i>	48	11,7	ab
<i>Hyalopoa pontica</i>	27	11,9	ab
<i>Sibbaldia procumbens</i>	63	12,85	abc
<i>Carex pyrenaica</i>	21	13,0	abcd
<i>Potentilla crantzii</i>	57	13,8	bcde
<i>Carum caucasicum</i>	39	13,9	cd
<i>Gnaphalium supinum</i>	16	14,3	cde
<i>Taraxacum stevenii</i>	41	14,4	de
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	29	15,2	cde
<i>Carex atrata</i>	18	16,5	e
<i>Catabrosella variegata</i>	26	16,5	e
<i>Cerastium cerastoides</i>	19	19,95	f

Таблица 5.1.4. Средняя глубина почвы до первого камня под растениями альпийских ковров. В столбце «Различия» разными буквами отмечены виды, различающиеся по глубине почвы на уровне  $P < 0,05$ .

<i>Alchemilla caucasica</i> {13}	Ac
<i>Anthemis cretica</i> {15}	Acr
<i>Antennaria dioica</i> {2}	Ad
<i>Arenaria lychnidea</i> {17}	Al
<i>Anthemis marschalliana</i> {19}	Am
<i>Anthoxanthum odoratum</i> {13}	Ao
<i>Anemone speciosa</i> {7}	As
<i>Agrostis vinealis</i> {11}	Av
<i>Bromus variegatus</i> {15}	Bv
<i>Carex atrata</i> {13}	Ca
<i>Carum caasicum</i> {12}	Cca
<i>Cerastium cerastoides</i> {10}	Cce
<i>Campanula collina</i> {14}	Cco
<i>Carum meifolium</i> {12}	Cm
<i>Carex pyrenaica</i> , {4}	Cp
<i>Campanula tridentata</i> {4}	Ct
<i>Carex umbrosa</i> {8}	Cu
<i>Catabrosella variegata</i> {14}	Cv
<i>Deschampsia flexuosa</i> {14}	Df
<i>Erigeron caucasicus</i> {11}	Ec
<i>Festuca brunnescens</i> {5}	Fb
<i>Fritillaria montana</i> {3}	Fm
<i>Festuca ovina</i> {1}	Fo
<i>Festuca varia</i> {1}	Fv
<i>Geranium gymnocaulon</i> {2}	Gg
<i>Gentiana pyrenaica</i> , {6}	Gp
<i>Gentiana septemfida</i> . {10}	Gs
<i>Gnaphalium supinum</i> {8}	Gsu
<i>Hedysarum caucasicum</i> {1}	Hc
<i>Hyalopoa pontica</i> {13}	Hp
<i>Helictotrichon versicolor</i> {18}	Hv
<i>Leontodon hispidus</i> {6}	Lh
<i>Luzula multiflora</i> {6}	Lm

Табл.5.1.5. Список сокращений к таблицам 5.1.1.-5.1.4.

<i>Minuartia aizoides</i> {5}	Ma
<i>Minuartia circassica</i> {9}	Mc
<i>Matricaria caucasica</i> {3}	Mca
<i>Nardus stricta</i> {10}	Ns
<i>Oxytropis kubanensis</i> {10},	Oc
<i>Phleum alpinum</i> {15}	Pa
<i>Pulsatilla aurea</i> {16}	Pau
<i>Potentilla crantzii</i> {11}	Pc
<i>Pedicularis nordmanniana</i> {9}	Pn
<i>Rumex alpestris</i> {17}	Ra
<i>Scorzonera cana</i> {12}	Sc
<i>Sibbaldia procumbens</i> {7}	Sp
<i>Trifolium polyphyllum</i> , {3}	Tp
<i>Taraxacum stevenii</i> {12}	Ts
<i>Veronica gentianoides</i> {9}	Vg
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> {5}	Vv
Обнаженная земля {16}	BS
Мхи, лишайники {6}	BL

Табл.5.1.5. Список сокращений к таблицам 5.1.1.-5.1.4. (продолжение)

минимальные показатели количества осадков и относительной влажности воздуха (Летопись природы..., 1980-2000). Это оказало значительное влияние на ход и темпы демутиации в экспериментах с искусственными нарушениями.

До 1998 года эксперименты по изучению демутиационной динамики после искусственных нарушений провел и проанализировал Голиков К.А., и работа в данном направлении выполнена автором на основе научных и экспериментальных данных, полученных Голиковым К.А.

Проективное покрытие сосудистых растений на экспериментальных площадках во всех фитоценозах на протяжении периода наблюдений было ниже контрольного (Табл.5.2.1.). На ГКЛ были отмечены самые высокие значения, в наибольшей степени, по сравнению с другими сообществами, приближающиеся к контрольным показателям. Для АК характерно самое контрастное соотношение. Развивающиеся в условиях обильного снегонакопления, АК меньше других сообществ пострадали от засухи 2000 года, но краткость вегетативного сезона серьезно ограничивает скорость демутиации. Напротив, в бесснежных местообитаниях АЛП, особенно на склоновом участке юго-восточной экспозиции, стрессовое воздействие на растения во время засухи было максимально выражено. Вследствие этого на опытных площадках значительно увеличилась доля поверхности почвы, занятая лишайниками (главным образом – *Cetraria islandica*, фрагменты слоевища которой были скорее всего занесены ветром с соседних мест) и мохообразными. Проективное покрытие мохообразных возросло в связи с улучшением освещенности на уровне почвы, составив до 15% на АЛП и 5-6% на ПЛ против 0,5% на контрольных участках этих сообществ.

Флористическая насыщенность в результате засухи наиболее значительно снизилась на АЛП: если до 2000 г общее число видов на экспериментальном участке превышало контрольные значения, а среднее на площадку - приближалось к ним, то после засухи эти показатели упали ниже исходного уровня 1991 г. (Рис.5.2.1.). Флористическая насыщенность ГКЛ в





2000 г также резко снизилось - почти в два раза, однако в последующие годы возрастало динамичнее, чем в других сообществах (Рис.5.2.3.). В меньшей степени влияние засухи сказалось на ПЛ. В составе этого сообщества преобладают плотнодерновинные злаки, способные в силу биоморфологических особенностей более успешно переносить дефицит влаги (Рис.5.2.2.). Тенденции восстановления флористической насыщенности АК не прослеживаются (Рис.5.2.4.).

Обеднение почвенного банка семян и механические преграды заносу диаспор существенно замедляют восстановление нарушенной растительности. В Англии на примере флористически бедных травяных сообществ на кислых почвах было показано, что в результате искусственного обеднения почвенного банка семян общее проективное покрытие сосудистых растений сократилось на 20%, а флористическая насыщенность на учетную площадку – почти на 30% (Pakeman et al., 1998).

Таким образом, из-за меньшей степени сомкнутости травостоя и мощности корневых систем растения на экспериментальных участках пострадали от засухи сильнее, чем на контрольных.

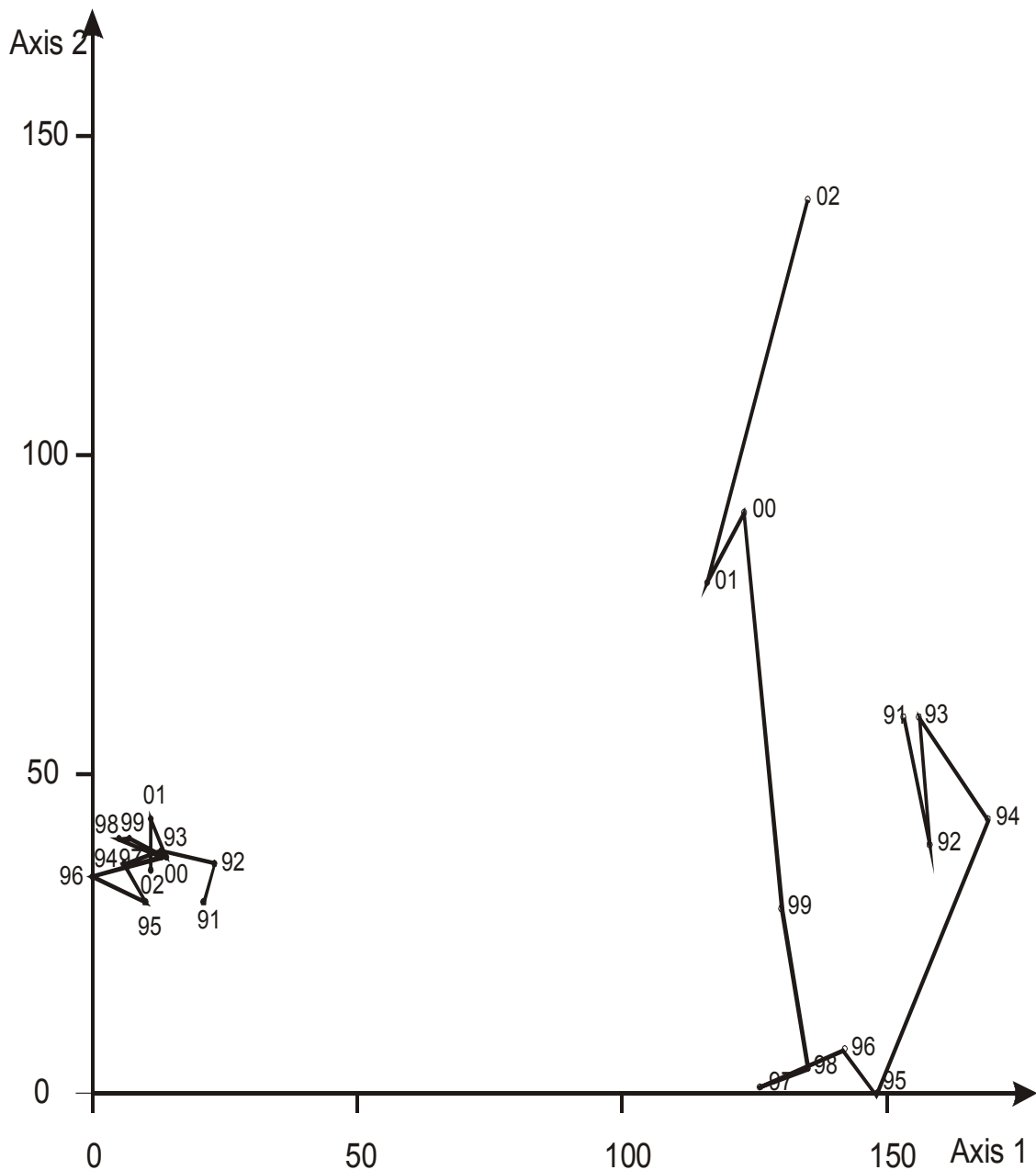
Засуха существенно повлияла на численность побегов многих видов растений. Большой интерес представляют результаты ординации изучаемых площадок в осях наибольшего варьирования (Рис.5.2.5-5.2.8.). Во всех сообществах первая ось четко связана с демутационным статусом площадок, разделяя нарушенные и контрольные участки. Колебания состава контрольных площадок незначительны и разнонаправлены, что свидетельствует о флуктуационном характере их динамики. Изменение состава сообществ на нарушенных участках, напротив, имеет большую амплитуду – точки, соответствующие состоянию опытных площадок на протяжении периода наблюдений, оказались разнесенными по второй оси. Наиболее интересным при анализе полученной картины представляется то, что наблюдаемые изменения на нарушенных площадках во всех сообществах не направлены прямо в сторону увеличения сходства с контрольными



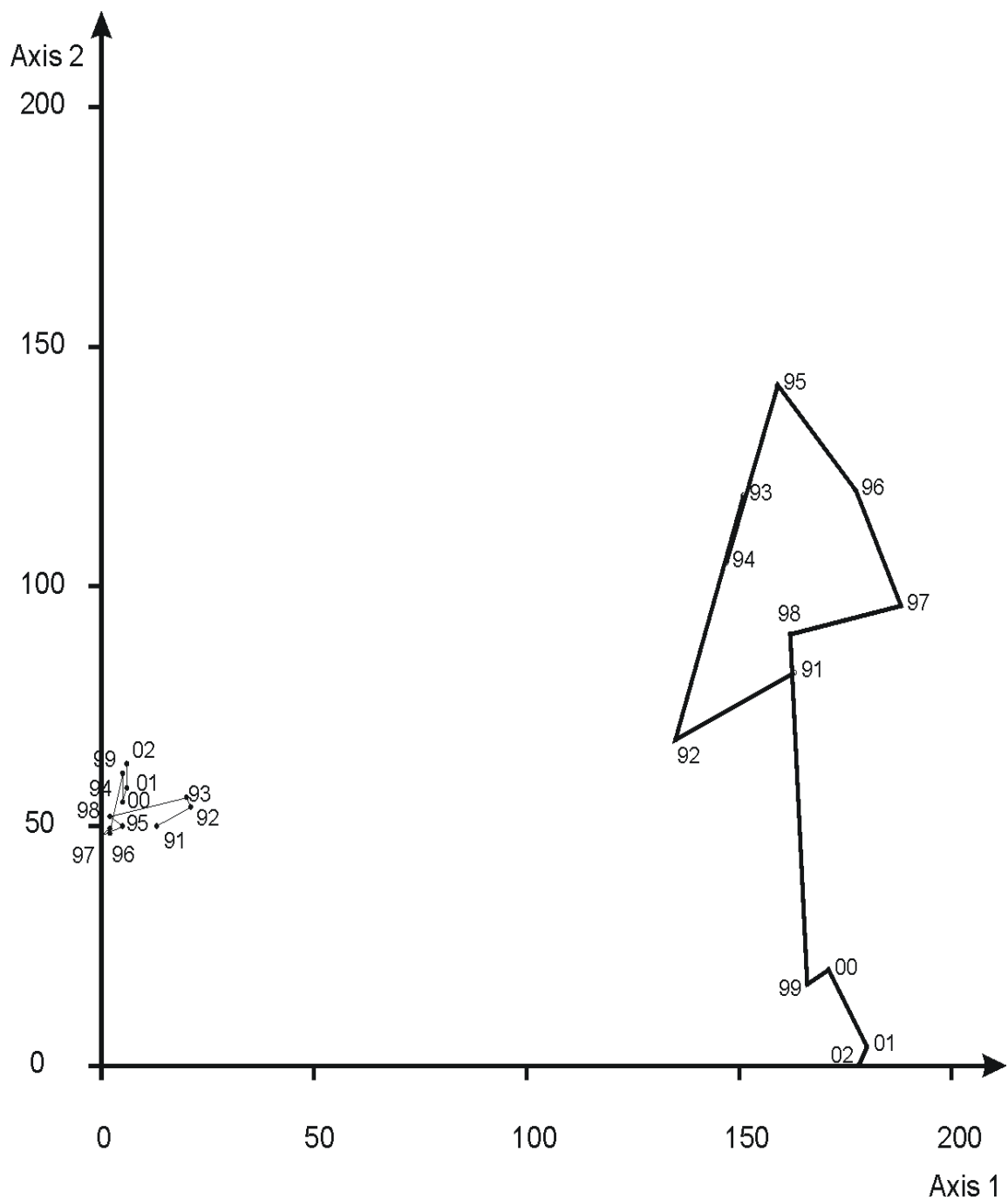






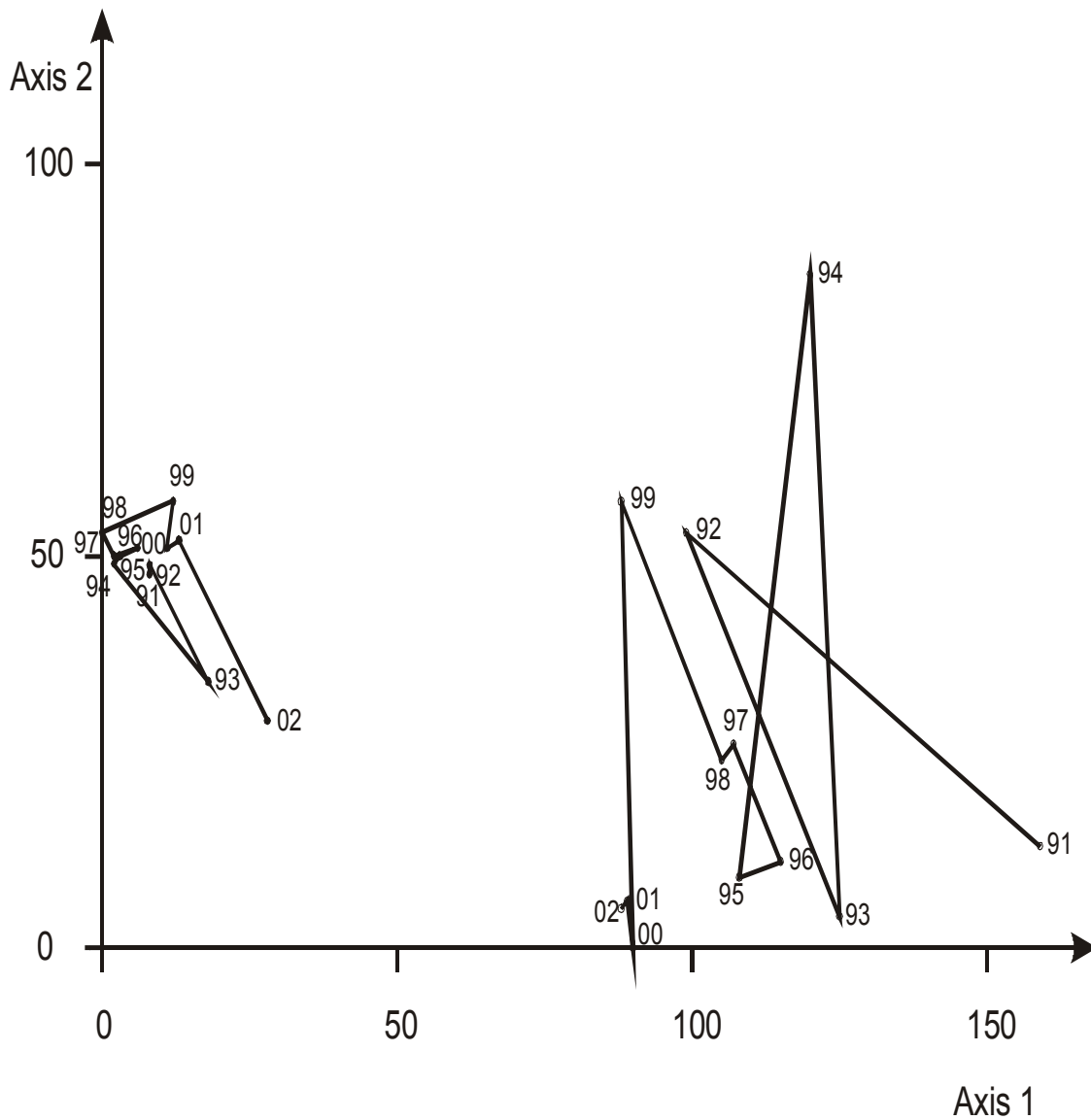


**Рис. 5.2.5.** Альпийские лишайниковые пустоши. Ординация методом бестрендового анализа соответствия (DCA) экспериментальных и контрольных участков исследуемых фитоценозов по показателю интегральной численности побегов видов растений – проекция на две оси максимального варьирования.

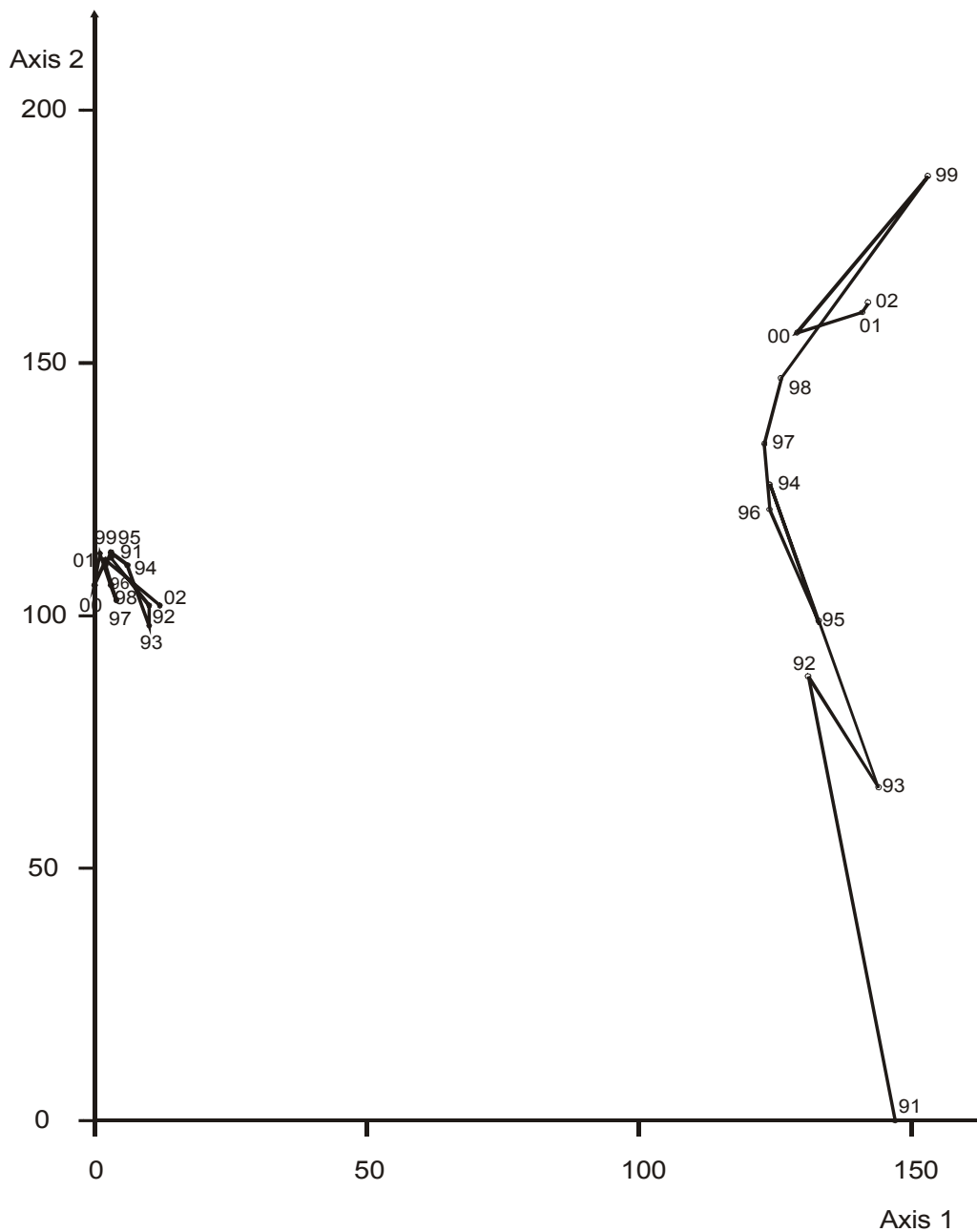


**Рис. 5.2.6. Пестроовсянищевые луга.** Ординация методом бестрендового анализа соответствия (DCA) экспериментальных и контрольных участков исследуемых фитоценозов по показателю интегральной численности побегов видов растений – проекция на две оси максимального варьирования.





**Рис. 5.2.7.** Гераниево-копеечниковые луга. Ординация методом бестрендового анализа соответствия (DCA) экспериментальных и контрольных участков исследуемых фитоценозов по показателю интегральной численности побегов видов растений – проекция на две оси максимального варьирования.



**Рис. 5.2.8. Альпийские ковры.** Ординация методом бестрендового анализа соответствия (DCA) экспериментальных и контрольных участков исследуемых фитоценозов по показателю интегральной численности побегов видов растений – проекция на две оси максимального варьирования.

площадками. На этом фоне несколько выделяются изменения на ГКЛ, где все же заметно постепенное приближение показателей на экспериментальных площадках к контрольным. В других сообществах в последние три года даже наметилась тенденция отклонения от контроля.

На экспериментальном участке АЛП после засухи численность побегов подавляющего большинства видов значительно снизилась (см. табл. 5.2.2.). Особо пострадали виды, размножающиеся семенным путем – *Euphrasia ossica*, *Carum caucasicum* и *Campanula tridentata*. Относительно стабильной оставалась лишь численность *Carex umbrosa* и *Festuca ovina*. На ПЛ, напротив, численность побегов ряда видов возросла. Это относится в первую очередь к плотнодерновинным злакам – *Festuca brunnescens*, *Deschampsia flexuosa*, *Nardus stricta*, а также *Agrostis vinealis*, обладающей выраженной способностью к клональному росту. После засухи также увеличилась численность *Veronica gentianoides*. На ГКЛ в последние три года наряду с *Festuca brunnescens*, *Nardus stricta* и *Agrostis vinealis* возрастала численность *Anthoxanthum odoratum*. В то же время *Carum meifolium*, *Matricaria caucasica* и *Hedysarum caucasicum*, размножающиеся семенным путем и представленные главным образом ювенильными особями, резко снижают свое участие на нарушенных площадках. На АК устойчиво увеличивалась численность вегетативноподвижных злаков *Agrostis vinealis* и *Catabrosella variegata*. Это виды с выраженной эксплерентной стратегией, реагирующие на появление свободного пространства и увеличение освещенности на уровне почвы (Rabotnova, Onipchenko, 1994; Onipchenko et al., 1998).

Таким образом, сильнее всего от засухи пострадали экспериментальные участки АЛП и, чуть менее, ГКЛ. Но если на АЛП тенденции к восстановлению пока не прослеживаются, то для ГКЛ характерны самые высокие темпы демуляции. Фитоценозы этой ассоциации расположены в наиболее благоприятных для жизнедеятельности растений экологических условиях альпийского пояса. К тому же интенсивная роющая деятельность кустарниковых полевок – *Pitymys majori* Thos. в естественных







сообществах ГКЛ (Фомин и др., 1989) обуславливает большое сходство контрольных площадок с нарушенными. Влияние засухи на экспериментальные площадки ПЛ и АК выражено в меньшей степени. На ПЛ демулационные процессы выражены неявно, так как зарастание нарушенных площадок сдерживается влиянием ветоши – отмерших, но не разложившихся листьев плотнoderновинных злаков. Медленнее всего изменения происходят в экстремальных экологических условиях АК, несмотря на то, что обильное снегонакопление явилось фактором, амортизировавшим воздействие засухи на растения.

Вследствие засухи происходит перераспределение доли ряда видов по сравнению с контролем. Численность некоторых видов – преимущественно размножающихся семенным путем и представленных ювенильными особями – на экспериментальных площадках резко снижается: *Euphrasia ossica*, *Carum caucasicum* и *Campanula tridentata* на АЛП, *Carum meifolium*, *Matricaria caucasica* и *Hedysarum caucasicum* на ГКЛ.

В то же время на нарушенных участках ряд видов демонстрирует прогрессивную динамику численности. Это плотнoderновинные злаки: *Festuca brunnescens*, *Deschampsia flexuosa*, *Nardus stricta* на ПЛ и ГКЛ; вегетативно подвижные злаки: *Agrostis vinealis* – на ПЛ, ГКЛ и АК, *Catabrosella variegata* – на АК (Таблица 5.2.2.).

Итак, засуха существенно замедлила процесс восстановления нарушенной альпийской растительности. Наиболее сильно влияние засухи было в бесснежных обитаниях АЛП. Во всех изученных фитоценозах наблюдалось резкое снижение флористической насыщенности. Ряд видов, представленных преимущественно ювенильными особями, исчез с экспериментальных участков. В то же время возросла численность некоторых видов плотнoderновинных и вегетативноподвижных злаков.

Таким образом, путем перераспределения доли разных групп видов достигается динамическая устойчивость исследованных альпийских фитоценозов к локальным нарушениям и экотопическим флуктуациям.

### 5.3. Экологические аспекты демулационной динамики после пороев кабанов ГКЛ

За трехлетний период наблюдений проективное покрытие сосудистых растений на нарушенных площадках возросло в среднем с 5% до 29% (Табл.5.3.1.). В то же время на ненарушенных почвах проективное покрытие составляет около 75% (Onipchenko, 1994).

**Таблица 5.3.1.** Изменение среднего проективного покрытия на площадках пороев кабанов в течение трёх лет наблюдений (в %)

	годы		
	2000	2001	2002
<b>Травянистые растения</b>	5 $\pm$ 1	11 $\pm$ 1,1	30 $\pm$ 2,9
<b>Обнаженная почва</b>	75 $\pm$ 4,4	64 $\pm$ 3,8	48 $\pm$ 4,1
<b>Ветошь растений</b>	18 $\pm$ 2,4	25 $\pm$ 3,2	22 $\pm$ 3,1

Общее число видов, отмеченных на площадках, за три года изменялось незначительно: в первый насчитывалось 11 видов, во второй год – 10, в третий год – 12 (Рис.5.3.1.). Флористическая насыщенность в среднем для экспериментальной маленькой площадки 25x25 не превышает 3-5 видов. На ненарушенных контрольных площадках флористическая насыщенность составляет в среднем 11,4 видов на такую же площадку, из чего можно сделать вывод, что для полного восстановления нарушенных участков трех лет явно недостаточно. В восстановительной смене участвуют виды растений, в основном характерные для данного фитоценоза, такие как *Carum meifolium*, у которого число ювенильных особей преобладало над числом вегетативных и генеративных (Рис.5.3.2.-5.3.7.), *Catabrosella variegata*,

















*Matricaria caucasica*, *Festuca brunnescens*, *Gagea fistulosa*, *Minuartia circassica*. Такие виды, как , *Gagea fistulosa* и *Agrostis vinealis* появились на исследуемых площадках на второй год наблюдения, при этом если у *Gagea fistulosa* на следующий год после появления наблюдалось резкое увеличение числа вегетативных побегов (с 71 до 171), то у *Agrostis vinealis* произошло незначительное уменьшение количества вегетативных побегов с 39 до 35.

Генеративных побегов у *Agrostis vinealis* на изученных участках пороев не отмечено. *Anthoxanthum odoratum* был отмечен лишь в первый год исследований, в дальнейшем он исчез. У *Sibbaldia procumbens* в первый год наблюдений преобладали ювенильные особи, а затем резко возросло число вегетативных побегов, что превысило численность ювенильных особей почти вдвое, а в дальнейшем и втрое. Генеративных побегов у этого вида также не было отмечено.

*Catabrosella variegata*, имевшая в первый год исследований незначительное количество вегетативных и генеративных побегов, в дальнейшем резко увеличила число вегетативных побегов, а генеративные побеги на третий год исчезли. Напротив, у *Matricaria caucasica* наблюдался интенсивный рост числа и вегетативных, и генеративных побегов, при этом число ювенильных особей в последние два года было примерно одинаково. У *Festuca brunnescens* шло постепенное увеличение числа вегетативных и генеративных побегов. В остальном видовой состав оставался довольно однообразным и изменения в структуре сообщества были связаны с увеличением числа побегов растений.

Среднее проективное покрытие обнаженной почвы уменьшилось за три года наблюдений с 74,5% до 48% (Табл. 5.3.1.).

Таким образом, для ГКЛ характерны относительно высокие темпы восстановления. На нарушенных площадках за период наблюдений резко увеличилась доля видов с выраженной эксплерентной стратегией, реагирующих таким образом на появление свободного пространства. К таким видам в первую очередь относятся *Festuca brunnescens*, *Catabrosella*



*variegata*, *Carum meifolium*, *Matricaria caucasica*, *Gagea fistulosa*, *Sibbaldia procumbens*.

#### 5.4. Экологические аспекты демутационной динамики после пороев кабанов АЛП

**Проективное покрытие.** За период наблюдений 1981 –2002 гг площадь обнаженной почвы заметно сократилась (в среднем с 70 до 2%). Общее проективное покрытие сосудистых растений возросло с 2 до 50%, несколько превысив в 1996 –1998 гг. контрольное значение, но в результате засухи 1998 года резко снизилось до 33%, и в последующие годы не превышало 46%. В то же время проективное покрытие кустистых лишайников достигло 26%, что приблизительно вдвое меньше, чем в контроле. Наибольший процент покрытия лишайников наблюдался в 1999 году (33%) и в 2002 (34%), наименьший в 2000 г, что, вероятно, является реакцией на засушливый год. Интересно и увеличение покрытия мохообразных до 4-6% в период с 1981 до 1998 гг., в 2002 г достигнув максимума 14%, в то время как на контрольных площадках их покрытие не превышает 1%. Это свидетельствует о проявлении у мхов черт эксплерентности, в особенности у таких видов как *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. и, вероятно, связано с увеличением свободного пространства вследствие нарушения дернины. Таким образом, скорость демутации отдельных компонентов альпийских лишайниковых пустошей значительно различаются. Медленнее всего происходит восстановление лишайникового покрова, по-видимому, в первую очередь из-за низкой скорости роста кустистых лишайников – *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb. и *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach. ex Schaer. (Онипченко, 1985). Аналогичные результаты получены и при наблюдениях за восстановлением сообщества альпийских подушечников в Новой Зеландии (Roxburgh et al., 1988), где через 11 лет после механического

повреждения лишайниковый покров, в котором преобладали *Alectoria nigricans* (ach.) Nyl., *Cladonia mitis* и *Thamnolia vernicularis*, не восстановился. При экспериментальном изучении демутации лишайниковых пустошей в северо-западной Германии также было показано, что эпигейные лишайники уступали в конкурентном отношении сосудистым растениям (Muller et al., 1993).

**Флористическая насыщенность.** Всего за 22 года наблюдений на нарушенных площадках был отмечен 21 вид сосудистых растений, при этом ежегодно регистрируемое число видов увеличивалось с 10 до 16 в 1981-1998 гг, но вследствие засухи 1998 и 2002 гг. число видов сосудистых растений снизилось до 11 (2001 г) и 12 (2002 г) видов. Отличие от контрольных площадок статистически значимо в первые два года наблюдений при уровне значимости 1% и в последующие четыре года – 5%; к десятому году различие нивелируется. Это происходит как за счет постепенного увеличения частоты встречаемости видов, присутствующих на нарушенных площадках с первого года наблюдений – *Luzula spicata*, *Carum caucasicum*, так и вследствие появления видов, не отмеченных ранее (*Alchemilla caucasica*, *Eritrichium caucasicum*, *Veronica gentianoides*, *Euphrasia ossica*, *Pedicularis comosa*, *Anthemis cretica*), но типичных для лишайниковых пустошей.

**Численность побегов.** В первый год наблюдений количество побегов большинства видов на контрольном участке значительно превышает таковое на участке пороев (Таблица 5.4.1.). В последующие годы самое быстрое увеличение числа побегов на нарушенном участке установлено для ряда видов сосудистых растений – *Campanula tridentata*, *Carex sempervirens*, *Festuca ovina*, *Luzula spicata*. Однако все эти виды заметно сократили численность побегов после засушливых годов. Так, численность побегов *Campanula tridentata*, достигнув в 1999 году наивысшей точки, затем снизилась до 73-77 побегов. Некоторые виды в ответ на неблагоприятные



климатические условия исчезли с экспериментальных площадок (*Alchemilla caucasica*, *Erigeron alpinus*, *Pedicularis comosa*, *Potentilla gelida* и др.).

*Helictotrichon versicolor* и *Gentiana pyrenaica* устойчиво появлялись на постоянных площадках лишь спустя 5 лет после нарушения, но, если *Helictotrichon versicolor* в дальнейшем продолжал увеличивать число побегов, незначительно реагируя на засуху, то *Gentiana pyrenaica* в 2001-2002 гг на экспериментальных площадках уже не отмечена.

Медленнее всего идет восстановление *Anemone speciosa* и *Eritrichium caucasicum*, так как их семенная продукция невысока, а вегетативное размножение отсутствует. Для последнего вида до сих пор сохраняется статистическая значимость различия числа побегов между нарушенным и контрольным участками.

В целом демулационная смена на альпийских лишайниковых пустошах происходит медленно и следы пороев все еще отчетливо проявляются через 22 года. В восстановительной смене участвуют виды растений, доминирующее и на ненарушенных участках. Меняется лишь относительная роль отдельных групп. На основании наших наблюдений можно выделить признаки, отличающие восстановительные стадии альпийских пустошей от ненарушенных (на протяжении нескольких десятилетий) сообществ. Для первых характерно меньшее проективное покрытие кустистых лишайников, наличие небольших участков обнаженной почвы, большее участие злаков, осок и *Luzula spicata*, при незначительном участии *Anemone speciosa*.

#### 5.5. Демулационная динамика ГКЛ после оползня

Проективное покрытие сосудистых растений на участке оползня за годы наблюдений не превышало 2-3% (Таблица 5.5.1.). При сходе снега камни скатываются с верхней стороны склона, частично сдирая появившиеся на площадках растения, что приводит к увеличению покрытия обнаженной почвы и камней.

Вид	год								
	93	94	96	97	98	99	00	01	02
<i>Agrostis vinealis</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Alchemilla caucasica</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anthemis cretica</i>	0	0	1	12	0	36	15	1	53
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0	0	0	7	15	72	33	43	28
<i>Campanula collina</i>	0	0	0	0	0	0	14	6	1
<i>Campanula tridentata</i>	1	0	0	0	0	0	1	3	0
<i>Carex atrata</i>	0	0	1	4	7	2	24	0	0
<i>Carex oreophila</i>	30	0	0	0	0	0	30	32	0
<i>Carum caasicum</i>	0	0	0	0	0	0	18	13	0
<i>Carum meifolium</i>	7	5	19	18	23	79	0	0	54
<i>Deschampsia flexuosa</i>	0	0	0	0	0	435	40	1	210
<i>Draba hispida</i>	15	14	27	0	0	0	0	0	0
<i>Euphrasia ossica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	23
<i>Festuca brunnescens</i>	0	0	8	0	24	54	0	54	16
<i>Festuca ovina</i>	1	0	39	60	197	0	34	193	22
<i>Gagea fistulosa</i>	6	0	3	1	0	0	0	0	0
<i>Geranium gymnocaulon</i>	0	0	0	25	0	29	19	9	21
<i>Gnaphalium supinum</i>	0	0	0	0	0	6	0	0	8
<i>Hedysarum caasicum</i>	0	0	0	20	23	25	3	31	9
<i>Helictotrichon versicolor</i>	0	0	0	0	4	14	0	0	0
<i>Leontodon hispidus</i>	0	0	3	0	0	6	0	0	0
<i>Luzula multiflora</i>	4	1	17	24	55	74	16	0	0
<i>Luzula spicata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	19
<i>Matricaria caucasica</i>	0	0	0	18	0	24	92	71	57
<i>Pedicularis condensata</i>	0	0	0	1	0	0	1	4	0
<i>Phleum alpinum</i>	14	17	95	45	11	43	45	46	24
<i>Potentilla crantzii</i>	0	0	0	0	0	0	7	0	0
<i>Potentilla gelida</i>	7	0	0	0	0	0	9	11	0
<i>Pulsatilla aurea</i>	5	1	1	1	0	0	8	8	3
<i>Ranunculus oreophilus</i>	0	0	0	0	0	8	0	0	0
<i>Rumex alpestris</i>	0	0	0	16	0	8	2	2	3
<i>Sedum tenellum</i>	1	0	2	3	0	11	1	5	0
<i>Senecio taraxacifolius</i>	1	0	0	0	0	0	1	3	0
<i>Seseli alpinum</i>	6	0	0	0	0	0	6	0	0
<i>Sibbaldia procumbens</i>	2	0	0	0	0	16	10	0	16
<i>Taraxacum stevenii</i>	0	0	6	6	0	3	4	0	0
<i>Veronica gentianoides</i>	0	0	0	2	0	2	6	21	0
<i>Viola altaica</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	0

Таблица 5.5.1. Динамика суммарной численности побегов на участке оползня гераниево-копеечниковых лугов

Между тем до 1998 года на оползневом участке наблюдалось возрастание флористического богатства и флористической насыщенности. Общее число видов увеличилось с 9 (в 1993 г.) до 17 (в 2002 г.), сравнившись таким образом с общим показателем. Максимальное значение – 20 видов – было достигнуто в 1997 г. (Таблица 5.5.2.)

Не отмеченные в контроле виды встречаются эпизодически, за исключением *Draba hispida* и *Sedum tenellum*. Эти типичные эксплеренты, с малой биомассой, продуцирующие множество мелких семян, которые в большом количестве накапливаются в почвенном банке. Эти виды характерны для участков мелкомасштабных нарушений ГКЛ, так как положительно отзываются на улучшение освещенности на уровне почвы (Rabotnova, Onipchenko, 1994). Видимо, из-за неблагоприятных условий *Draba hispida* в 2001-2002 гг не была отмечена на экспериментальных площадках, также как *Luzula multiflora* и *Carum caucasicum*. Только один вид – *Phleum alpinum* – встречается на нарушенном участке на протяжении всего периода наблюдений с высоким постоянством. Снижение численности побегов *Phleum alpinum* в последние годы скорее всего вызваны механическим повреждением куртины камнями при сходе снега или неблагоприятными климатическими условиями.

В последние 3-4 года возросло участие некоторых видов растений, в том числе *Anthemis cretica* и *Matricaria caucasica*. Эти виды обладают типично эксплерентной стратегией (Rabotnova, Onipchenko, 1994), увеличивая свою численность как за счет семенного, так и умеренного вегетативного размножения. *Hedysarum caucasicum* и *Geranium gymnocaulon* появились на третий год исследований в заметном количестве. Они представлены в основном ювенильными особями. Эти виды производят много крупных семян, которые поступили с соседних ненарушенных участков. Прочие виды на опытном участке немногочисленны.

Сползание поверхностного слоя почвы значительно усложняет восстановление почвенного покрова, на этом фоне контрастно выглядит

Таблица 5.5.2. Изменение среднего проективного покрытия на участке оползня (в %)

Покрытие	год									
	93	94	96	97	98	99	00	01	02	
ОПП камней %	46	46	52	63	65	65	52	72	92	
ОПП мхов %	0	4,3	1,3	2,2	0,3	0,5	0	0	0	
ОПП травы %	0,5	0,4	0,8	2,5	5,8	6,2	3,1	28	7,8	

сочетание минимального проективного покрытия сосудистых растений и высокой флористической насыщенности, в отдельные годы превышающей контрольные показатели. При этом на нарушенном участке за счет поступления диаспор из окружающего ненарушенного сообщества отмечено большое видовое разнообразие: одновременно присутствуют как виды с выраженной эксплерентной стратегией, так и виоленты – доминанты в естественных условиях.

## 5.6. Сравнение

При нарушениях растительного покрова обычно уменьшается мощность почвы за счет разрушения дернового горизонта и усиления эрозии. В этой связи интересно сравнить поведение видов по их реакции на нарушения и связь с глубиной почв, т.е. проверить, действительно ли виды с эксплерентными свойствами чаще встречаются на участках маломощных почв внутри изученных альпийских сообществ.

При сравнении результатов исследований, можно сделать вывод, что из всех изученных видов растений только несколько характерны одновременно и для нарушенных местообитаний и маломощных почв (Табл.5.6.1.). На АЛП таким видом является *Helictotrichon versicolor*, на ГКЛ - *Matricaria caucasica*, *Anthoxanthum odoratum*, на АК - *Minuartia aizoides*. *Campanula collina* характерна для нарушенных почв, но почвы на месте ее

произрастания достаточно глубокие. На мелких участках почв этот вид практически не отмечен.

На ПЛ совпадений видового состава нарушенных и маломощных почв также не наблюдается. Не всегда виды маломощных почв индицируют нарушения. Так, *Bromus variegatus*, *Anthemis marchalliana*, *Carex umbrosa*, *Minuartia circassica*, *Oxytropis kubanensis*, *Carum caucasicum* и *Arenaria lychnidea* на АЛП; *Gentiana septemfida* на ПЛ; *Veronica gentianoides*, *Pulsatilla aurea*, *Erigeron caucasicus*, *Rumex alpestris* и *Carum meifolium* на ГКЛ; *Luzula multiflora*, *Campanula tridentata*, и *Hyalopoa pontica* на АК встречаются в основном на мелких почвах, но на нарушенных почвах практически отсутствуют.

Некоторые виды растений приурочены только к почвам относительно большой мощности, на мелких и нарушенных почвах они отмечены в очень небольших количествах. Это *Vaccinium vitis-idaea*, *Agrostis vinealis* на АЛП; *Festuca varia*, *Nardus stricta* на ПЛ; *Leontodon hispidus*, *Hedysarum caucasicum* и *Deschampsia flexuosa* на ГКЛ; *Cerastium cerastoides* на АК.



Сообщества	Виды нарушенных почв	Виды мелких почв	Виды глубоких почв
АЛП	<b>Порои</b> <i>Campanula tridentata</i> <i>Carex sempervirens</i> <i>Festuca ovina</i> <b><i>Helictotrichon versicolor</i></b> <i>Luzula spicata</i> <i>Trifolium polyphyllum</i>	<b><i>Helictotrichon versicolor</i></b> <i>Bromus variegatus</i> <i>Anthemis marschalliana</i> <i>Carex umbrosa</i> <i>Minuartia circassica</i> <i>Oxitropis cubanensis</i> <i>Carum caucasicum</i> <i>Arenaria lychnidea</i>	<i>Campanula collina</i>  <i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Agrostis vinealis</i>
	<b>Обручи</b> <i>Anemone speciosa</i> <i>Campanula collina</i> <i>Campanula tridentata</i>  <i>Carex umbrosa</i>  <i>Carum caucasicum</i> <i>Festuca ovina</i> <i>Trifolium polyphyllum</i> <b><i>Helictotrichon versicolor</i></b>		
ПЛ	<b>Обручи</b> <i>Campanula collina</i> <i>Agrostis vinealis</i> <i>Deschampsia flexuosa</i> <i>Festuca brunnescens</i> <i>Nardus stricta</i> <i>Silene saxatilis</i> <i>Veronica gentianoides</i>	<i>Gentiana septemfida</i>	<i>Festuca varia</i> <i>Nardus stricta</i>

Таблица 5.6.1. Сравнение отдельных видов растений

Сообщества	Виды нарушенных почв	Виды мелких почв	Виды глубоких почв
<b>ГКЛ</b>	<b>Порои</b> <i>Carum meifolium</i> <i>Catabrosella variegata</i> <i>Matricaria caucasica</i> <i>Sibbaldia procumbens</i> <i>Festuca brunnescens</i> <i>Gagea fistulosa</i>	<i>Veronica gentianoides</i> <i>Pulsatilla aurea</i> <i>Erigeron caucasicus</i> <i>Matricaria caucasica</i> <i>Rumex alpestris</i> <i>Carum meifolium</i>	<i>Leontodon hispidus</i> <i>Hedysarum caucasicum</i> <i>Deschampsia flexuosa</i>
	<b>Обручи</b> <i>Agrostis vinealis</i> <b><i>Anthoxanthum odoratum</i></b> <i>Festuca brunnescens</i> <i>Nardus stricta</i> <i>Phleum alpinum</i>	<b><i>Anthoxanthum odoratum</i></b>	
	<b>Оползень</b> <b><i>Anthoxanthum odoratum</i></b> <i>Phleum alpinum</i> <i>Festuca ovina</i> <i>Festuca varia</i> <b><i>Luzula multiflora</i></b>		
<b>АК</b>	<b>Обручи</b> <i>Agrostis vinealis</i>  <i>Minuartia aizoides</i>  <i>Carex oreophila</i>  <i>Catabrosella variegata</i>	<i>Lusula multiflora</i> <i>Campanula tridentata</i> <i>Minuartia aizoides</i> <i>Hyalopoa pontica</i>	<i>Cerastium cerastoides</i>

Таблица 5.6.1. Сравнение отдельных видов растений (продолжение)

## ВЫВОДЫ

Долговременное исследование демулационной динамики (1983-2002 гг), горизонтальной структуры и зависимости распространения растений на альпийских лишайниковых пустошах, пестроовсяннищевых лугах, гераниево-копеечниковых лугах и альпийских коврах, проведенное на высокогорном стационаре МГУ “Малая Хатипара” в Тебердинском заповеднике (Карачаево-Черкесская республика) позволило сделать следующие выводы:

1. Во всех изученных ценозах получена значительная связь между глубиной почвы и видом растения, но на разных ценозах характер зависимости неодинаков. Так, наши исследования показали, что приуроченность видов растений к определенным глубинам наименее выражена на пестроовсяннищевых лугах, на всех других сообществах дифференциация видов растений по этому показателю проявляется сильнее. При сравнении результатов исследований, можно сделать вывод, что из всех изученных видов растений только несколько характерны для нарушенных и мелких почв. На альпийских лишайниковых пустошах таким видом является *Helictotrichon versicolor*, на гераниево-копеечниковых лугах - *Matricaria caucasica*, *Anthoxanthum odoratum*, на альпийских коврах - *Minuartia aizoides*. Не всегда виды мелких почв индицируют нарушения. Так, некоторые виды растений встречаются в основном на мелких почвах, но на нарушенных почвах отсутствуют. Некоторые виды растений приурочены только к большим глубинам, на мелких и нарушенных почвах они отмечены в очень небольших количествах. Это *Vaccinium vitis-idaea*, *Agrostis vinealis* на альпийских лишайниковых пустошах; *Festuca varia*, *Nardus stricta* на пестроовсяннищевых лугах; *Leontodon hispidus*, *Hedysarum caucasicum* и *Deschampsia flexuosa* на гераниево-копеечниковых лугах; *Cerastium cerastoides* на АК.

2. Восстановление растительного покрова, нарушенного вследствие зоогенных или искусственных нарушений идет с разной для четырех типов

фитоценозов скоростью. На нарушенных площадках за период наблюдений резко увеличилась доля видов с выраженной эксплерентной стратегией, реагирующих таким образом на появление свободного пространства. Самые низкие показатели восстановления почвенного покрова характерны для альпийских ковров. Развивающиеся в условиях обильного снегонакопления, АК меньше всего пострадали от неблагоприятных климатических условий среды, в частности от засухи 2000 года, но краткость вегетативного сезона серьезно ограничивает скорость демутиации.

3. В целом демутиационные смены после пороев кабанов и оползня в динамике высокогорных растений длятся десятки и более лет для полного восстановления растительного покрова. Даже мелкомасштабные нарушения занимают в процессе восстановления много времени. На участке оползня при сходе снега камни скатываются с верхней стороны склона, частично сдирая появившиеся на площадках растения, что приводит к увеличению покрытия обнаженной почвы и камней. Сползание поверхностного слоя почвы значительно усложняет восстановление почвенного покрова, на этом фоне контрастно выглядит сочетание минимального проективного покрытия сосудистых растений и высокой флористической насыщенности, в отдельные годы превышающей контрольные показатели. При этом на нарушенном участке за счет поступления диаспор из окружающего ненарушенного сообщества отмечено большое видовое разнообразие: одновременно присутствуют как виды с выраженной эксплерентной стратегией, так и виоленты – доминанты в естественных условиях.

4. Самые высокие темпы демутиации характерны для гераниево-копеечниковых лугов. Восстановление покрытия растений на альпийских коврах происходило в наименьшей степени. Тенденции восстановления флористической насыщенности на альпийских лишайниковых пустошах не прослеживается. На пестроовсянницевых лугах демутиационные процессы выражены неявно, так как зарастание нарушенных площадок сдерживается

влиянием ветоши – отмерших, но не разложившихся листьев  
плотнoderновинных злаков.

\*\*\*

Таким образом, динамическая устойчивость исследованных альпийских фитоценозов к воздействию факторов окружающей среды и к локальным нарушениям проявляется в поддержании значительного постоянства флористического состава. Это достигается за счет перераспределения численности побегов различных групп видов в составе сообществ.

Наибольшая степень устойчивости характерна для гераниево-копеечниковых лугов, расположенных в самых благоприятных для развития растений экологических условиях, а наименьшая – для расположенных в экстремальных условиях альпийских ковров.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Алиев Г.А. Почвы Большого Кавказа.- Баку: Элм, 1978.- 158 с.
2. Антипов-Каратаев И.Н., Антипова-Каратаева Т.Ф., Симакова Л.Т. О горнолесных и горно-луговых почвах района Теберды Северного Кавказа // Тр./ Почв. ин-т им. В.В. Докучаева. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936, т. 13, с.367-398.
3. Балоян С.А. Растительность альпийского пояса горы Арагац// Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР. Ереван, 1988, т. 11, с.103-119.
4. Борзенкова И.И. Об особенностях радиационного режима горных областей // Тепловой баланс. Л.: 1970. С. 39-49.
5. Вальтер Г. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика т.3. Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. - М.: Прогресс, 1975. - 430 с.
6. Василевич В.И. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Ботан. журн., 1993, т. 78, № 10, с.1-15.
7. Вертелина О.С., Онипченко В.Г., Макаров М.И. Первичные минералы и процессы выветривания в высокогорных почвах Тебердинского заповедника//Вестник Моск. ун-та, сер.17 Почвоведение. 1996. № 1. с. 3-10.
8. Владыченский А.С., Гришина Л.А. Почвы Тебердинского заповедника // Динамика, структура почв и современные почвенные процессы (Сб. науч. трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР). М., 1987, с. 65-87.
9. Воробьева Ф.М. Флора субнивального пояса Тебердинского заповедника // Тр./ Тебердин. гос. заповедник. Ставрополь, 1977а, т. 9, с.3-26.
10. Воробьева Ф.М. Растительность альпийского пояса Тебердинского заповедника // Тр./ Тебердин. гос. заповедник. Ставрополь, 1977б, т. 9, с. 37-87.

11. Воробьева Ф.М. Классификация высокогорной растительности Тебердинского заповедника // Флора и растительность заповедников РСФСР (Сб. науч. трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР), отв. ред. Забродин В.А. М., 1981, с.88-107.
12. Воробьева Ф.М., Кононов В.Н. Флора (сосудистые растения) // Тр./ Тебердин. гос. заповедник. Ставрополь: Кн.изд-во, 1991, т. 13.- 137 с.
13. Восточноевропейские широколиственные леса. Отв. ред. О.В. Смирнова. - М.: Наука, 1994.- 364 с.
14. Высокогорная экосистема Казбеги. – М. - Тбилиси: б.и., 1977.- 82 с.
15. Гаджиев В.Д. Особенности восстановления сообществ в высокогорьях Кавказа // Проблемы ботаники. Новосибирск, 1979. Т. 14. № 1.
16. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. - М.: Наука, 1985. - 208 с.
17. Гришина Л.А., Онопченко В.Г., Макаров М.И., Ванясин В.А. Изменчивость свойств горно-луговых альпийских почв северо-западного Кавказа в различных экологических условиях // Почвоведение, 1993, No 3, с.5-12.
18. Заповедники Кавказа. Заповедники СССР. / под общ. ред. В.Е. Соколова, Е.Е. Сыроечковского. - М.: Мысль, 1990.
19. Захаров С.А. К характеристике высокогорных почв Кавказа // Известия Константиновского межевого института.- М., 1914, т. 5. - 368 с.
20. Захаров С.А. Почвы горных районов СССР // Почвоведение, 1937, No 6, с.810-848.
21. Игнатова Е.А., Ваня Й., Воробьева Ф.М. Бриофлора Тебердинского заповедника // Тр./ Тебердинский гос. заповедник. Ставрополь, 1990, т. 12.- 40 с.
22. Классификация и диагностика почв СССР. - М.: Колос, 1977.
23. Кононов В.Н. Растительность Тебердинского заповедника // Тр./ Тебердинский гос. заповедник. Ставрополь, 1957, т. 1, с.85-112.

24. Кононов В.Н., Савельева В.В. Очерк растительности Архыза // Тр./ Тебердинский гос. заповедник. Ставрополь, 1977, т. 9, с.194-213.
25. Коробейникова В.П. Восстановление растительности высокогорных лугов после вытаптывания (Северный Урал) // Устойчивость растительности к антропогенным факторам и биорекультивация в условиях Севера. Матер. Всес. сов.: Охрана растительного мира сев. регионов. Сыктывкар, 1984а, т. 2, с.14-18.
26. Коробейникова В.П. Рекреационные изменения некоторых горных лугов на Северном Урале // Растительные сообщества Урала и их антропогенная деградация. Свердловск, 1984б, с.102-109.
27. Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки, 1991, No 8, с.7-20.
28. Лейнсоо Т.Н., Онипченко В.Г., Лейнсоо Т.А., Великанов Л.Л. Закономерности изменения биомассы почвенных микромицетов в альпийских сообществах северо-западного Кавказа // Микология и фитопатология, 1991, т. 25, № 3, с.206-212.
29. Летопись природы Тебердинского заповедника. 1980-1997.
30. Ливеровский Ю.А. К генезису горно-луговых почв // Почвоведение, 1945, No 2, с.83-101.
31. Ливеровский Ю.А. Почвы центральной части северных склонов Большого Кавказа // Проблемы генезиса и географии почв. М.: Наука, 1987, с.189-206.
32. Макмагон Дж. А. Сукцессии экосистем: предварительный сравнительный анализ. "Биосферный заповедник. Тр. 2 Сов.-амер. симпоз., Флорида, нац. парк Эверглейдс, 10-15 марта 1980". — Л., 1982. — С. 21-38.
33. Методические рекомендации по охране и рациональному природопользованию альпийских фитоценозов северо-западного Кавказа / Сост. Онипченко В.Г. - МГУ им. М.В. Ломоносова, 1989.
34. Миркин Б.М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений //



- Журнал общей биологии, 1983, т. 44, No 5, с.603-613.
35. Миркин Б.М. Антропогенная динамика растительности / Итоги науки и техники. ВИНТИ. Ботаника. 1984. т.5.
36. Наринян С.Г. Предварительные результаты экологического изучения альпийских ковров Арагаца // Известия АН АрмССР (биол. науки), 1959, т. 12, с.3-15.
37. Нахуцришвили Г.Ш. Экологические исследования на Казбегском высокогорном стационаре // Экология, 1976, № 3, с. 81-86.
38. Нахуцришвили Г.Ш. Современное состояние изучения высокогорных экосистем // Проблемы ботаники. Новосибирск, 1979, т. 14, вып. 2, с.6-11.
39. Нахуцришвили Г.Ш. Об итогах экологических исследований в высокогорьях Грузии // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1982, т. 87, № 6, с. 12-22.
40. Нахуцришвили Г.Ш., Чернуска А., Зебер М. Особенности фитолимата, солнечной радиации и теплового режима двух экосистем альпийского пояса Центрального Кавказа // Известия АН ГССР, сер.биол., 1982, т. 8, No 4, с.272-276.
41. Онипченко В.Г. Состав и структура альпийских лишайниковых пустошей. Дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. М.: МГУ, биологический ф-т. 1983а.
42. Онипченко В.Г. Сезонная динамика фитоценоза альпийской пустоши на Северном Кавказе // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1983б, т. 88, вып. 5, с. 106-114.
43. Онипченко В.Г. Структура, фитомасса и продуктивность альпийских лишайниковых пустошей // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1985, т. 90, No 1, с. 59-66.
44. Онипченко В.Г. Альпийские лишайниковые пустоши в системе высокогорных сообществ // Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986а, с.4-8.

- 45.Онипченко В.Г. Состав, структура и продуктивность фитоценоза // Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. М.: Изд-во Моск. ун-та , 1986б, с.41-57.
- 46.Онипченко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1990, т. 95, вып. 6, с. 52-62.
- 47.Онипченко В.Г. Структурно-функциональная организация альпийских фитоценозов северо-западного Кавказа. Дисс. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. М.: МГУ, биологический ф-т. 1995.
- 48.Онипченко В.Г. Экспериментальное изучение структуры фитоценозов альпийских лишайниковых пустошей // Доклады МОИП. Зоология и ботаника. 1983 г. М, 1984, с.78-81.
- 49.Онипченко В.Г., Гужова Г.А., Семенова Г.В., Работнова М.В. Популяционные стратегии альпийских растений северо-западного Кавказа // Экология популяций, отв.ред. Шилов И.А. М., 1991, с.165-180.
- 50.Онипченко В.Г., Онищенко В.В. Климатические особенности альпийских пустошей // Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986, с.9-24.
- 51.Онипченко В.Г., Минаева Т.Ю., Работнова М.В. К синтаксономии альпийских сообществ Тебердинского заповедника // Рукопись депонирована ВИНТИ, 09.03.87 г., N 1675-B87 . М., 1987.-32 с.
- 52.Онипченко В.Г., Покаржевская Г.А. Изучение пространственной структуры альпийских сообществ с позиций теории "масс-эффекта" // Бюлл.Моск.о-ва испытателей природы. Отд.биол., 1994, т. 99, No 3, с.58-64.
- 53.Онипченко В.Г., Семенова Г.В. Флористическая насыщенность некоторых альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Вестник Моск. ун-та, сер. 16 Биология, 1988, No 3, с.42-45.
- 54.Онипченко В.Г., Любезнова Н.В., Покаржевская Г.А., Работнова М.В.

- Синтаксономия альпийских сообществ Тебердинского заповедника. Класс *Salicetea herbaceae* Br.-Bl. 1947 // Рукопись депонирована ВИНТИ, 22.09.92 г., N 2828-B92. М., 1992.-20 с.
- 55.Онипченко В.Г., Устинова Я.А. Сезонная динамика альпийских фитоценозов Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ) // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1993, т. 98, вып. 6, с. 71-79.
- 56.Онипченко В.Г., Вертелина О.С., Макаров М.И. Пространственная гетерогенность высокогорных фитоценозов и свойств почвы // Почвоведение. 1998. № 6. с. 689-695.
- 57.Почвенная карта мира. Пересмотренная легенда.- Рим:ФАО, 1990. - 136 с.
- 58.Работнов Т.А. Фитоценология. – 1-е изд. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. 384 с.
- 59.Работнов Т.А. Фитоценология. 2-е изд. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. - 293 с.
- 60.Работнов Т.А. О типах стратегий растений // Экология, 1985, No 3, с.3-12.
- 61.Работнов Т.А. Г.А. Глисон и Л.Г. Раменский // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1993, т. 98, вып. 4, с. 134-140.
- 62.Работнова М.В., Онипченко В.Г., Устинова Я.А. Влияние экспериментального затенения на фитоценозы альпийских пустошей // Вестник Моск. ун-та, сер. 16 Биология, 1992, No 1, с.57-65.
- 63.Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и методы их изучения // Вестник опытного дела Средне-Черноземной области. Воронеж, 1924, с.37-73.
- 64.Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. - М.: Сельхозгиз, 1938.- 620 с.
- 65.Ричардс П.У. Тропический дождевой лес. — М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1961. — 448 с.

66. Романовский Ю.Э. Современное состояние концепции стратегии жизненного цикла // Биол. науки, 1989, No 11, с.18-31.
67. Семенова Г.В., Онипченко В.Г. Опыт изучения семенных банков альпийских сообществ в природных условиях // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1991, т. 96, вып. 4, с. 117-122.
68. Серебряков А.К. Почвы Тебердинского государственного заповедника // Тр./ Тебердин. гос. заповедник. Ставрополь, 1957, т. 1, с.51-84.
69. Соколов В.Е., Темботов А.К. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Копытные. М.: Наука, 1993. – 528 с.
70. Справочник по климату СССР.- Л.: Гидрометиздат 1966 - 1967, т. 13, No 2-3.- 492 с., 332 с.
71. Сукачев В.Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопросы ботаники. - 1954. - Вып. I. - С. 291-309 (Избр. труды. - 1975. - Т. 3. - С. 425-435.
72. Тишков А.А., Исаков Ю.А. и др. Зональные закономерности динамики экосистем. — М., 1986.
73. Тумаджанов И.И. Горно-луговые ландшафты Тебердинского заповедника // Тр./ Тбилис. бот. ин-т. Тбилиси, 1953, т. 15, с. 251-284.
74. Тумаджанов И.И. К типологии субальпийских криволесий Тебердинского заповедника // Тр./ Тебердинский гос. заповедник. Ставрополь, 1960, т. 2, с. 63-105.
75. Тушинский Г.К. Геоморфологический очерк Тебердинского государственного заповедника // Тр./ Тебердинский гос. заповедник. Ставрополь, 1957, т. 1, с. 3-49.
76. Фомин С.В., Онипченко В.Г., Сеннов А.В. Питание и роющая деятельность кустарниковой полевки (*Pitymys majori* Thos.) в альпийских сообществах северо-западного Кавказа// Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1989, т. 94, вып. 3, с. 6-13.
77. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) /Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров, О.В. Смирнова. М.: Наука,

- 1988.- 184 с.
- 78.Шальнев В.А., Серебряков А.К., Чикалин А.Н. Горно-луговые почвы хребта Малая Хатипара // Тр./ Тебердинский гос. заповедник. Ставрополь, 1977, т. 9, с.88-104.
- 79.Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953.- 400 с.
- 80.Шифферс Е.В. О некоторых разногласиях в типологических схемах и трактовке поясов растительности высокогорий Кавказа // Проблемы ботаники. М.-Л., 1960, т. 5, с.127-134.
- 81.Beefink W.G. Vegetation dynamics in retrospect and prospect introduction to the proceedings of the second symposium of the working group on succession research on permanent plots // *Vegetatio*, 1979, V. 40, № 2, p. 101-105.
- 82.Billings W.D. Arctic and alpine vegetation: plant adaptations to cold summer climates // *Arctic and alpine environments* / Ives J.D., Barry R.G. (eds.). London. Methuen and Co., 1974, pp. 403-443.
- 83.Billings W.D. Constraints to plant growth, reproduction, and establishment in arctic environments // *Arctic and alpine research*, 1987, V. 19, p. 357-365.
- 84.Bliss L.C. Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions // *Arctic*, 1962, V. 15, p. 117-144.
- 85.Bliss L.C. Arctic and alpine plant life cycles // *Annual Review of Ecology and Systematics*. - 1971. - Vol. 2. - P. 405-438.
- 86.Bouma J., Hoeks J., van der Plas L., van Scherrenburg B. Genesis and morphology of some Alpine Podzol Profiles // *Journal of Soil Science*, 1969, V. 20, No 2, p.384-398.
- 87.Bouma J., van der Plas L. Genesis and morphology of some Alpine Pseudogley Profiles // *Journal of Soil Science*, 1971, V.22, No 1, p.81-93.
- 88.Braakhekke W.G. The significance of competition for plant diversity // *Z.zool.Syst.Evolut.-forsch.*, 1985, V. 23, No 4, p.315-327.
- 89.Brown R.W., Johnston R.S., Johnson D.A. Rehabilitation of alpine tundra

- disturbances // J. Soil Water Conservation. 1978. V. 33. № 4.
90. Bullock J.M., Clear Hill B., Silvertown J., Sutton M. Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species // *Oikos*, 1995, V. 72, No 2, p. 273-282.
91. Chambers J.C. Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type // *Can. J. Bot.*, 1993, v. 71, p. 471-485.
92. Collins S.L., Barber S.C. Effects of disturbance on diversity in mixed-grass prairie // *Vegetatio*. — 1985. — Vol. 64. — № 2-3. - P. 87-94.
93. Collins S.L. Experimental analysis of patch dynamics and community heterogeneity in tallgrass prairie // *Vegetatio*. — 1989. — Vol. 85. — P. 57-66.
94. Connell J.N., Slatyer R.O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation // *Amer. Natur.* - 1977. - Vol.111. - N 982. - P. 1119-1144.
95. Costin A.B. Alpine soils in Australia with reference to conditions in Europe and New Zealand // *Journal of Soil Science*, 1955, V. 6, No 1, p.35-50.
96. Costin A.B., Hallsworth E.G., Woof M. Studies in pedogenesis in New South Wales. III. The Alpine Humus Soils // *Journal of Soil Science*, 1952, V. 3, No 2, p.190-218.
97. Cunderlikova B., Marhold K. Príspevok k poznaniu vegetácie lyžiarskych zjazdoviek vo Vysokých a Západných Tatrách // *Zborník prac o Tatranskom Narodnom Parku*, 1984, v. 25, p. 89-116.
98. Czarán T., Bartha S. Spatiotemporal dynamic models of plant populations and communities // *Tree*, 1992, v. 7, № 2, p. 38-42.
99. del Moral R. Competition as a control mechanism in subalpine meadows // *Amer. J. Bot.*, 1983, V. 70, No 2, p.232-245.
100. del Moral R. Competitive effects of the structure of subalpine meadow communities // *Can. J. Bot.*, 1985, V. 63, No 8, p.1444-1452.

101. del Moral R., Clappitt C.A., Wood D.M. Does interference cause niche differentiation? Evidence from subalpine plant communities // *Amer. J. Bot.*, 1985, V. 72, No 12, p.1891-1901.
102. Denslow J.S. Disturbance - mediated coexistence of species // *The ecology of natural disturbance and path dynamics.* / Pickett S.T.A., White P.S.(eds.). Orlando e.a.: Academic Press, 1985, p.307-323.
103. Egler F.E. Vegetation science concepts. Initial floristic composition - a factor in old-field vegetation development // *Vegetatio.* - 1954. - Vol.4. - P. 412-417.
104. Eriksson O. Evolution of seed dispersal and recruitment in clonal plants // *Oikos*, 1992, 63, p. 439-448.
105. Frank D.A., del Moral R. Thirty-five years of secondary succession in a *Festuca viridula* - *Lupinus latifolius* dominated meadow at Sunrise, Mount Rainier National Park, Washington // *Canadian Journal of Botany.* - 1986. - Vol. 64. - P. 1232-1236.
106. Fowler N.L. Disorderliness in plant communities: comparisons, causes, and consequences // *Perspectives on plant competition*, Grace J.B., Tilman D. (eds.). San Diego e.a.: Academic Press 1990, p. 291-306.
107. Gigon A., Leutert A. The dynamic keyhole-key model of coexistence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands // *Journal of Vegetation Science*, 1996, No 7, p. 29-40.
108. Glenn-Lewin D.C., Peet R.K., Veblen T.T. (eds.). *Plant succession: theory and prediction.* London, N. Y.: Chapman and Hall, 1992, vii+352p.
109. Glenn-Lewin D.C., van der Maarel E. Pattern and processes of vegetation dynamics // *Plant succession: theory and prediction/ Glenn-Lewin D.C. et al. (eds.).* London, New York: Chapman and Hall, 1992, p. 11-59.
110. Grabherr G., Mair A., Stimpfl H. Wachstums- und Reproduktionsstrategien von Hochgebirgspflanzen und ihre Bedeutung für die Begrünung von Schipisten und anderen hochalpinen Erosionsflächen // *Verh. Ges. Okol. Gottingen*, 1987, Bd. 15, S. 183-188.

111. Gracanic Z. Die Boden der Alpen // Ganssen R., Gracanic Z. (eds.)  
Bodengeographie mit besonderer Berücksichtigung, der Boden  
Mitteleuropas. Stuttgart: Koehler 1972, p. 172-191.
112. Grime J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in  
plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // The  
American Naturalist, 1977, V. 111, № 982, p. 1169-1194.
113. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes.- Chichester e.a.:  
J. Wiley and Sons, 1979.- 371 p.
114. Grubb P. The maintenance of species-richness in plant communities:  
the importance of the regeneration niche // Biological Review, 1977, V. 52,  
№ 1, p. 107-145.
115. Hatton T.J., Carpenter A.T. An empirical test of the mass effect  
determinant of species richness // Vegetatio, 1986, V. 68, No 1, p. 33-36.
116. Herben T. Permanent plots as tools for plant community ecology //  
Journal of Vegetation Science, 1996, № 7, p. 195-202.
117. Hutchinson G.E. Concluding remarks, Cold Spring Harbor Symp. //  
Quantitative Biology, 1957, v. 22, p.415-422.
118. Johnson D.D., Cline A.J. Colorado mountain soils // Advances in  
Agronomy. New York & London: Academic Press, 1965, v. 17, p. 233-  
281.
119. Kubiena W.L. The soils of Europe.- London: T.Murby, 1953.-317 p.
120. MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography.-  
Princeton: Princeton Univ. Press, 1967.- 203 p.
121. McCook L.J. Understanding ecological community succession: causal  
models and theories, a review// Vegetatio, 1994, V. 110, № 2, p. 115-147.
122. Meisterhans E. Vegetationsentwicklung auf Skipistenplanierungen in  
der alpinen Stufe bei Davos // Veröffentlichungen des Geobotanischen  
Institutes der ETH, Stiftung Rubel. Zurich, 1988, H. 97.- 169 S.
123. Miles J. Vegetation Dynamics. London: Chapman and Hall, 1979, 80  
p.



124. Muller M. Bodenbildung auf Silikatunterlage in der Alpen Stufe des Oberengadins (Zentralalpen, Schweiz) // *Catena*, 1987, Bd. 14, No 5, S.419-437.
125. Muller J., Vagts I., Kinder M., Bronnenhuber R. Vegetation dynamics and plant strategies in lichen dominated heathlands // *Scripta Geobot.* 1993. V. 21. pp. 39-51.
126. Nestroy O. Aspekte der Bodenentwicklung unter Almen der Ostalpen // *Wien. geogr. Schr.*, 1984, Bd. 59-60, S. 67-72.
127. Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., Semenova G.V. Shading experiments in the alpine grasslands // Onipchenko V.G., Blinnikov M.S.(eds.). *Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus /Veroffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, in Zurich. Zurich, 1994, H. 115, p.89-99.*
128. Onipchenko V.G., Semenova G.V., van der Maarel E. Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus // *Journal of Vegetation Science.* 1998. № 9. p. 27-40.
129. Pakeman R.J., Attwood J.P., Engelen J. Sources of plant colonizing experimentally disturbed patches in an acidic grassland, in eastern England // *Journal of Ecology*, 1998, V. 86, № 6, p. 1032-1041.
130. Parish R., Turkington R. The influence of dung pats and molehills on pasture composition // *Can. J. Bot.*, 1990a, V. 68, № 8, p. 1698-1705.
131. Parish R., Turkington R. The colonization of dung pats and molehills in permanent pasture // *Can. J. Bot.*, 1990b, V. 68, № 8, p. 1706-1711.
132. Posch A. Bodenkundliche Untersuchungen im Bereich der Glocknerstrasse in den Hohen Tauern (2300-2600 m MH) // *Alpine Grasheide Hohe Tauern. Ergebnisse der Okosystemstudie Veroff. Osterr. Mass-Hochgebirgsprogramms Hohe Tauern. Cernuska A. (Schr.). Innsbruck: Universitatsverlag Wagner, 1977, Bd. 1, S. 111-121.*
133. Prach K., Pysek P., Smilauer P. On the rate of succession // *Oikos*. — 1993. — Vol. 66. — N 2. — P. 343-346.

134. Pickett S.T.A. Non-equilibrium coexistence of plants // Bull. Torr. Bot. Club, 1980, V. 107, No 2, p. 238-248.
135. Rabotnova M.V., Onipchenko V.G. Natural "gaps" in alpine meadows and plant population strategies // Onipchenko V.G., Blinnikov M.S. (eds.). Experimental investigations of alpine plant communities in the northwestern Caucasus / Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel. Zurich, 1994, H. 115. S. 83-88.
136. Retzer J.L. Alpine soils of the Rocky Mountains // Journal of Soil Science, 1956, V. 7, No 1, p. 22-32.
137. Retzer J.L. Alpine soils // Arctic and Alpine Environment. Ives J.D., Barry R.G.(eds.). London: Methuen and Co, 1974, p. 771-802.
138. Rikhari H.C., Negi G.C.S., Ram J., Singh S.P. Human-induced secondary succession in an alpine meadow of central Himalaya, India // Arctic and alpine research, 1993, V. 25, № 1, p. 8-14.
139. Roach D.A. Recovery of alpine disturbances: early growth and survival in populations of the native species, *Arenaria groenlandica*, *Juncus trifidus*, and *Potentilla tridentata*//Arc. and Alpine Research, 1984, V.16, №1, p.37-43.
140. Roxburgh S.H., Wilson J.B., Mark A.F. Succession after disturbance of a New Zealand high-alpine cushionfield//Arc. alpine research. 1988. V.20, № 2.
141. Schimpf D.J., Baun R. Reproductive attributes of some Rocky Mountain subalpine herbs in successional context // Great Basin Naturalist, 1983, V. 43, No 4, p. 573-578.
142. Shmida A., Ellner S. Coexistence of plant species with similar niches // Vegetatio, 1984, V. 58, No 1, p. 29-55.
143. Sousa W.P. The role of disturbance in natural communities // Annual Review of Ecology and Systematics, 1984. V. 15, p. 353-391.
144. Svoboda J., Henry G.H.R. Succession in marginal arctic environments // Arctic and alpine research. - 1987. - Vol.19. - P. 373-384.

145. Stevens D.R. Problems of revegetation of Alpine tundra // Proc. 1st Conf. Sci. Res. National Parks, New Orleans, 1976. Washington, 1979, p. 241-245.
146. Supplement to soil classification system (7th Approximation) // Soil Survey Staff, Soil Conservation Service, USDA, 1967.- 207 p.
147. Tschurr F.R. Experimentelle Untersuchungen über das Regenerationsverhalten bei alpinen Pflanzen /Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel, in Zürich. 1992. Heft 108. 128 S.
148. Tsuyuzaki S. Species turnover and diversity during early stages of vegetation recovery on the volcano Usu, northern Japan // Journal of Vegetation Science. - 1991. - Vol.2. - P. 301-306.
149. Urbanska K.M. Plant reproductive strategies // Plant Biosystematics. Grant F.W.(ed.), 1984, p. 211-228.
150. Urbanska K.M. High altitude revegetation research in Switzerland – problems and perspectives // Urbanska K.M. (ed.). Aspekte der Geobotanik / Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rubel. Zürich, 1986. H. 87. S. 155-167.
151. Urbanska K.M. Ecological restoration above the timberline and its demographic assessment / Urbanska K.M., Grodzinska K. (eds.). Restoration Ecology in Europe. Zurich, Geobotanical Institute SFIT, 1995, pp. 15-36.
152. van der Maarel E. Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability // Journal of Vegetation Science, 1993, V. 4, No 6, p. 733-736.
153. Veblen T. Regeneration dynamics // Plant succession: theory and prediction/ Glenn-Lewin D.C. et al. (eds.). London, New York: Chapman and Hall, 1992, p. 152-187.
154. Walter H., Harnickell E., Mueller-Dombois D. Klimadiagramm-Karten. - Stuttgart: Gustav Fischer, 1975.- 36 S.
155. Watt A.S. Factors controlling the floristic composition of some plant communities in Breckland // The scientific management of animal and plant

- communities for conservation. Duffey E., Watt A.S.(eds.). Oxford e.a.: Blackwell SP, 1971, p.137-152.
156. White P. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation // Bot. Review, 1979, v. 45, p. 229-299.
157. Willard B.E., Marr J.W. Recovery of alpine tundra under protection after damage by human activities in the Rocky Mountains of Colorado // Biol. Conservation. 1971. V. 3. № 3.
158. Wilson J.B. Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's 'Paradox of the plankton': evidence from New Zealand plant communities // N.Z.J. Ecol., 1990, V.13, No 1, p. 17-42.
159. Zobel M. Plant species coexistence - the role of historical, evolutionary and ecological factors // Oikos, 1992, V. 65, No 2, p. 314-320.
160. Zobel K., Moora M., Brown V.K., Niemela P., Zobel M. Secondary succession and summer herbivory in a subarctic grassland: community structure and diversity // Ecography, 1997, V. 20, p. 595-604.
161. Zonneveld I.S. Vicinism and mass effect // Journal of Vegetation Science, 1995, V. 6, No 3, p. 441-444.