

ПОЛЯНЫ КАВКАЗСКОГО ЗАПОВЕДНИКА: ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ДИНАМИКА

Поляны являются широко распространенным компонентом лесных экосистем заповедника: на северном макросклоне их число составляет не менее 300, южном – 130. Происхождение и формирование крупных полянных комплексов на Западном Кавказе практически все авторы связывают с деятельностью человека, однако с ограничением природопользования на территории заповедника наблюдается их быстрое исчезновение (Лесков, 1932; Еленевский, 1939; Соснин, 1939, 1941; Малеев, 1940; Шифферс, 1953; Ескина, Локтионова, 2004). Между тем, около 80% соэкологически значимых видов автохтонной светлюбивой флоры лесного пояса приурочено к полянам (Ескина, 2003), а леса «паркового типа» (Павлов, 1999), с большой длиной опушечной линии, являются наиболее предпочитаемыми биотопами редких видов лесных копытных – горного зубра и благородного оленя. Несмотря на это, классификация полянных фитоценозов до сих пор остается неполной, а особенности их динамики – неизученными. Настоящая работа обобщает результаты многолетних исследований, которые позволили систематизировать и существенно дополнить фитоценотическое разнообразие полян Западного Кавказа и проанализировать их динамические тенденции в условиях заповедного режима.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В течение 1999–2005 гг. на 30 горных массивах в границах заповедника обследовано 97 лесных полян площадью от 0,3 до 130 га. Основная их часть расположена в интервале 1400–2000 м над ур. м. на относительно пологих склонах южной ориентации, и имеет площадь до 5 га. Окружение полян верхней границы леса представлено в основном первичными кривоствольными формациями, нижней и среднегорной полосы – производными смешанными широколиственными ценозами. Коренные формации окружают поляну реже, как правило, в случае естественного ее происхождения.

Геоботанические описания выполнялись на стандартных площадках 4×4 м. Общее их количество достигает 600. При классификации фитоценозов использован табличный метод Браун-Бланке (Миркин и др., 2001). Видовое разнообразие фитоценозов оценивалось с использованием коэффициента видовой полноты ($BD = S_{400}/S_{16}$) (Акатов, 1995). Для этого на участке однородной растительности площадью 400 м² регулярным способом закладывались 10 площадок размером 4×4 м. Размер обследуемого участка отражает видовое богатство фитоценозов (S_{400}), количество видов в пределах 16 м² характеризует емкость среды (S_{16}).

Изменение площади полян оценивалось путем выполнения абрисов и их сопоставления с архивными материалами (Голгофская, 1950-е гг.), данными топографических карт 1956/57, 1985/87 гг., лесоустройств 1961/81 гг. Кроме того, в пределах

полян и окружающих их лесных сообществах по возможности закладывались почвенные разрезы, определялась возрастная структура древостоя по опушке, а также одиночных деревьев, их групп и подроста в центре поляны. Определение возрастной структуры древостоя опушки проводилось на трансектах размером 50×5 м, в пределах которых пересчитывались все деревья с указанием их породы и диаметра. Возраст определялся на основе соотношения возраста и диаметра модельных деревьев (табл. 1).

Таблица 1

Соотношения между диаметром и возрастом
основных пионерных древесных видов

Название вида	n	r	p	Модель	b_{xy}	s_{y-x}
Осина – <i>Populus tremula</i>	11	0,90	< 0,001	$S = 3,45 d + 5,32$	0,23	4,5
Груша – <i>Pyrus caucasica</i>	17	0,67	< 0,01	$S = 1,05 d + 8,00$	0,43	3,9
Яблоня – <i>Malus orientalis</i>	20	0,57	< 0,01	$S = 1,92 d + 5,36$	0,17	8,6
Слива – <i>Prunus spinosa</i>	13	0,75	< 0,01	$S = 3,46 d + 0,68$	0,17	5,9
Береза – <i>Betula litwinowii</i>	22	0,97	< 0,001	$S = 5,16 d + 1,93$	0,18	4,5
Ива – <i>Salix caprea</i>	20	0,86	< 0,001	$S = 5,94 d + 0,76$	0,12	3,0
Клен – <i>Acer trautvetterii</i>	19	0,92	< 0,001	$S = 10,6 d + 1,26$	0,08	3,5
Ясень – <i>Fraxinus excelsior</i>	8	0,80	< 0,05	$S = 10,6 d + 1,26$		

Обозначения: n – объем выборки; d – диаметр ствола, см; S – возраст, лет; r – коэффициент корреляции Пирсона; p – уровень значимости; b_{xy} – коэффициент регрессии; s_{y-x} – стандартная ошибка предсказанных значений.

Результаты и обсуждение

Фитоценотическое разнообразие

В результате классификации исследованных фитоценозов и экологического анализа их видового состава выделено 24 группы диагностических видов (д.в.), по сочетанию которых полянные сообщества объединены в 20 типов (фитоценозов) (Приложение). Ниже приводится предварительный продромус и краткая характеристика выделенных типов растительности.

Класс MULGEDIO-ACONITETEA

Асс. *Betonici macranthae*–*Calamagrostietum arundinaceae* (поп. *Calamagrostietalia villosae*) объединяет фитоценозы, близкие по составу к субальпийским, относительно среднетравным лугам, расположенные на верхнем пределе леса (1550–2100 м над ур. м.). Приуроченность этой ассоциации на северном макросклоне к склонам северной экспозиции, а на южном – к южной, может свидетельствовать о существовании определенного экологического оптимума высоты и длительности залегания снежного покрова для сообществ этого типа.

Продромус фитоценозов полей Кавказского заповедника

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВЕРХНЕГО ПРЕДЕЛА ЛЕСА

Класс MULGEDIO-ACONITETEA Hadac&Klika in

Klika&Hadac 1944

Порядок CALAMAGROSTIETALIA VILLOSAE

Pawlowski et al. 1928

Союз Calamagrostion arundinaceae Oberd 1950

Acc. Betonici macranthae-Calamagrostietum arundinaceae

Субасс. В.м.-С.а. typicum Onipchenko 2002

Порядок RUMICETALIA ALPINI Mucina in Karner & Mucina 1993

Союз Rumicion alpini Rubel ex Klika in Klika & Hadac 1944

Acc. Cephalario giganteae-Ligusticetum alani Onipchenko 2002

Сообщество С.г.-Л.а. с Euphorbia eugeniana

Сообщество С.г.-Л.а. Athyrietum distentifolium Latchinsky 2001?

Сообщество Hesperis matronalis – Urtica dioica

Сообщество Н.м.-У.д. с Arafoe aromatica

Сообщество Н.м.-У.д. с Grossheimia pollyphylla

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ГЛИКОФИТНЫХ ЛУГОВ

Класс MOLINIO-ARRHENANTHERETEA R. Tx. 1937

Порядок MOLINIETALIA W. Koch 1926

Союз Deschampsio-Alopecurion Mirkin et Naumova 1986

Сообщество Alopecurus pratensis

Сообщество Deschampsia caespitosa

Союз Caltion R. Tx. 1937 em Bul.-Tul. 1978

Сообщество Scirpus sylvaticus

Сообщество Filipendula ulmaria

Союз Molinion W. Koch 1926

Сообщество Carex dacica

Порядок ARRHENANTHERETALIA Pawl. 1928

Союз Synosurion Tx. 1947

Сообщество Rhynchosorys orientalis – Festuca pratensis

Класс TRIFOLIO-GERANIETEA SANGUINEI Th. Muller 1961

Порядок ORIGANETALIA Th. Muller 1961

Союз Geranion sanguinei Tx. ex th. muller 1961

Сообщество Hypericum perforatum – Melampyrum arvense

Сообщество Н.р.-М.а. с Thymus marschallianus

СИНАНТРОПНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Класс CHENOPODIETEA Br.-Bl. 1952 em. Lohm. J. et R.

Tx. 1961 ex Matusz. 1962

Порядок SISYMBRIETALIA J. Tx. ex Matusz. 1962 em. Gors 1966

Союз Sisymbrium officinalis R. Tx., Lohm., Prsg. in R. Tx. 1950

Сообщество Erigeron canadensis – Agrostis alba

Класс ARTEMISETEA VULGARIS Lohm., Prsg. et Tx. in Tx. 1950

Порядок ARTEMISIETALIA VULGARIS Lohm. in Tx. 1947

Союз Arction lappae Tx. 1937 em. Gutte 1972

Сообщество Mentha caucasica – Stachys sylvatica

Класс EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII R. Tx. et Prsg.

in R. Tx. 1950

Порядок ATROPETALIA Vlieger 1937

Союз Atropion bellae-donna Br.-Bl. ex Aichinger 1933

Сообщество Chamaenerion angustifolium

Союз Sambuco-Salicion capreae R. Tx. et Neumann in R. Tx. 1950

Сообщество Pteridium aquilinum

Сообщество Rubus caesius – Sambucus nigra

Д.в.: *Astrantia maxima*, *Polygonum carneum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Anthoxanthum odoratum* и др. (прил.). Как правило, доминирует *Calamagrostis arundinacea*, или содоминирует с *Poa longifolia*. Высота травостоя (Вт) 40–120 см. Видовое богатство (S_{400}) варьирует от 21 до 54 видов, видовая емкость (S_{16}) – от 13 до 33. Общее число зарегистрированных в описаниях видов 141, из них 41% – представители субальпийских среднетравных лугов. Поляны окружены преимущественно березовыми криволесьями. Степень их полночленности (BD), по сравнению с показателями сообществ субальпийских среднетравных лугов обособленных массивов (Акатов, 1999), оказывается более низкой (1,8 и 1,97).

В составе сообществ этой группы выделена субасс. *Betonici macranthae* – *Calamagrostietum arundinaceae tyricum*, характерными видами которой являются *Geranium gymnocaulon*, *Hedysarum caucasicum*, *Pulsatilla aurea*. Фитоценозы этого типа являются индикаторами долгоснежных местообитаний. Вт 30–90 см. Видовое богатство, как и емкость среды, несколько ниже, чем предыдущей ассоциации (в среднем, 26 и 16,2).

Асс. *Cephalario giganteae-Ligusticetum alani* (пор. *Rumicetalia alpini*) представляет типичное для Западного Кавказа высокоотравье верхней границы леса с характерной бедностью видового состава и выраженной ярусностью травостоя. Фитоценозы, как правило, располагаются на пологих склонах южной ориентации от 1500 до 2100 м над ур. м., в полосе субальпийских пихтарников, верхнегорных букняков и березняков. Д.в.: *Doronicum macrophyllum*. Предпочтительными являются местообитания с более мягким температурным режимом по сравнению с высокогорьем. Происхождение таких полян часто пасторальное, в видовом составе обильны сорные и некормовые виды. Искусственно сниженная граница леса на выпасаемых в прошлом массивах, отсутствие сплошной полосы верхнегорных лесных формаций, а также их высокая проницаемость для травянистых видов открытых местообитаний обуславливают высокое участие в видовом составе таких полян представителей субальпийских среднетравных лугов (до 20%). Абсолютные доминанты отсутствуют, содоминируют *Rumex alpinus*, *Doronicum macrophyllum*, *Heraclium asperum*, *H. mantegazzianum*, *Cephalaria gigantea*. Вт 70–140 см, S_{400} 16–53, S_{16} 12–34,6 видов. Средняя степень полночленности (1,64) оказывается ниже по сравнению со среднетравными полянами (1,8). Наибольшим разнообразием видовой фонд высокоотравных фитоценозов характеризуется на высоте 1500–1800 м над ур. м. – 144 вида, до 1500 м и выше 1800 м – 74 и 84 вида.

В составе ассоциации нами описаны сообщества ниже рангом:

1. Сообщество С.г. – Л.а. с *Euphorbia eugeniae* – наиболее «влажный» и узколокальный вариант ассоциации, приуроченный к западной оконечности ГКХ. Описано на границе КГПБЗ в пределах верхнегорных полян оз. Хмелевского хр. Ачишхо. Характерным является отсутствие в составе колхидских высокоотравных видов (несмотря на близость «колхидских ворот») и высокая доля участия видов субальпийских среднетравных лугов. Вт 60–150 см. При незначительном видовом фонде сообщества (110 видов), степень полночленности (1,8) оказывается достаточно высокой по сравнению с высокоотравными фитоценозами. Это может быть обусловлено существенным увеличением емкости среды (в среднем, 45 видов) и усилением

миграционных процессов в результате пастбищного использования этого района в прошлом и его активного рекреационного освоения.

2. Сообщество С.г. – L.a с *Athyrium distentifolium* – папоротниковые поляны с абсолютным доминированием *Athyrium distentifolium* (д.в.), содоминирующим видом зачастую выступает *Rhododendron caucasicum*. Фитоценозы этого типа преобладают в зоне ГКХ на отрезке г. Бзыш – хр. Ачишхо – хр. Агепста и экотопически приурочены к курумам и долгоснежным местообитаниям. Вт 150 см. S_{16} 9–14 видов. В условиях, благоприятных для поселения высших растений, кочедыжник оказывается неконкурентоспособным и даже при незначительном нарушении почвенного покрова (на месте стоянок, около троп) его доминирующая роль резко снижается. Это в свою очередь приводит к увеличению емкости среды (до 29 видов), в основном, за счет высокотравных видов союза. Аналогичные сообщества описаны в высокогорье Кузнецкого Алатау (Лящинский, 2001). По предположению автора, этот тип фитоценозов объединяет наиболее примитивные и древние сообщества высокотравий, сохранившиеся с раннетретичного периода.

Сообщество *Hesperis matronalis* – *Urtica dioica* может служить индикатором естественного происхождения поляны, связанного с нарушением почвенного покрова (лавины, оползни, осыпи, ветровалы), отличается низким участием субальпийских видов. Д.в.: *Hesperis matronalis*, *Lamium album*, *Aconitum orientale*, *Urtica dioica*. Сообщество характеризуется сочетанием в видовом составе эвритопных высокотравных видов и высокотравных видов, приуроченных к лесному поясу. В результате значительной высоты (до 200 см) доминантов (*Heracleum asperum*, *Telekia speciosa*, *Eleutherospermum cicutarium*) в видовом составе отсутствуют д.в. как высокогорных, так и нижнегорных лугов. S_{400} 26–38 видов, S_{16} 14–25 видов. Относительная неполночленность (1,64) фитоценозов этой группы может быть обусловлена недостаточностью периода заселения после действия нарушающего фактора, регулярностью нарушения и, как правило, существенной изоляцией от источников диаспор.

В пределах этого фитоценона выделены сообщества ниже рангом:

1. Сообщество Н.м. – U.d. с *Arafoe aromatica* характеризуется высоким участием в составе реликтовых эндемичных видов. Среди д.в. преобладают виды с ареалом колхидского типа – *Arafoe aromatica*, *Cirsium czerkessicum*, *Inula magnifica*, из которых первые два вида узколокальны (западно-кавказская группа ареалов). Поляны этого типа описаны с Фишт-Оштенского массива и его ближайшего окружения – хр. Бзыч, Амуко, Бзыш, Пшихашха, Кут. S_{16} варьирует от 30 до 74 видов, что значительно превышает средние значения для Н.м. – U.d. Емкость среды увеличена, вероятно, за счет невысокого обилия видов с большой площадью поверхности листовой пластинки (*Heracleum asperum*, *Aconitum orientale*), а также в результате воздействия выпаса и рекреации.

2. Сообщество Н.м. – U.d. с *Grossheimia polyphylla* – высокотравные фитоценозы, близкие по составу к сообществу с *Arafoe aromatica*, описаны в зоне ГКХ в бассейне р. Мзымта (хр. Ачишхо, Угловая Агепста, оз. Кардывач). Вследствие удаленности от западной оконечности ГКХ видовой состав обеднен колхидскими элементами, их встречаемость и обилие уступают доминирующую роль более широко распространенным высокотравным видам с кавказским горным типом ареала

– *Grossheimia polyphylla* (д.в.), *Doronicum macrophyllum*, *Ligusticum alatum*. S_{400} сообщества значительно снижено по сравнению с предыдущим вариантом (21 и 41 вид) при сравнимой емкости среды.

Класс MOLINIO-ARRHENANTHERETEA

Сообщество с *Alopecurus pratensis* (пор. Molinietales) – сенокосные луга речных террас с доминированием *Alopecurus pratensis*, *Carex leporina* и злаков (700–1300 м над ур. м.). В окружении преобладают прибрежные ольшаники и надпойменные дубовые леса с примесью граба, каштана, бука. Фитоценозы этого типа широко распространены в окрестностях кордонов. Вт 60–90 см. S_{16} 6–17 видов, преобладают мезогигрофиты.

Сообщество с *Deschampsia caespitosa* объединяет фитоценозы речных пойм на уплотненных, часто глеевых, почвах, преобладает в местах массового выпаса домашних или диких животных в условиях избыточного увлажнения и служит индикаторным при определении степени пастбищной деградации влажных лугов. Описаны на полянах Верхней 3 Роты, кордона Карапырь, Мастаканской долины, Алоусских полянах (1150–1950 м над ур. м.). Увеличение доли участия в видовом составе *Deschampsia caespitosa* сопровождается процессом кочкообразования и изменением водного режима почв, поэтому сообщество способно длительно существовать даже после прекращения внешних воздействий. S_{16} 11–20 видов, преобладают мезогигрофиты.

Сообщество с *Scirpus sylvaticus* представляет наиболее сырые луга порядка, является переходным к сообществам травяных болот. Описано на небольшом участке сенокоса кордона Закан. Доминирующая роль принадлежит *Scirpus sylvaticus*. S_{16} 10 видов.

Сообщество с *Filipendula ulmaria* – высокотравные фитоценозы сырых богатых почв с доминированием *Filipendula ulmaria*. Распространены в поймах рек преимущественно среди буко-пихтарников от 1200 до 1700 м над ур. м. (Алоусские поляны, Старый лагерь Уруштен). В видовом составе в небольшом обилии представлены виды субальпийских высокотравных фитоценозов и мезогигрофильные виды. Вт 60–120 см. S_{16} более высокая по сравнению с другими сообществами этого порядка (22 вида), S_{400} варьирует от 21 до 38 видов, степень полнотности – 1,78.

Сообщество *Carex dacica* – мелкоосоковые моховые фитоценозы на торфянистых переувлажненных почвах, переходные к классу Scheuchzerio-Caricetea nigrae, с абсолютным доминированием *Carex dacica*. Описано на заболоченных участках Хмелевских озер (хр. Ачишхо) и Мастаканской долины на высоте 1600–1950 м над ур. м. В видовом составе в небольшом обилии присутствуют мезогигрофиты субальпийского пояса. Вт 30 см, S_{16} 9 видов, S_{400} 15–25 видов.

Сообщество *Rhynchospora orientalis* – *Festuca pratensis* (пор. Arrhenatheretalia) объединяет сенокосные фитоценозы и представляет собой стадию аллогенной сукцессии высокотравных послелесных лугов. Характерным является высокое участие в составе сообщества видов настоящих мезофильных лугов нижнегорья, способных наращивать биомассу при сенокосном режиме за счет горизонтального кущения. Вт 60 см. Д.в.: *Rhynchospora orientalis*, *Trifolium medium*, *Taraxacum officinalis*, *Vicia cracca*. Содоминируют *Phleum pratense*, *Poa pretense*, *Festuca pra-*

tensis. Фитоценозы характеризуются наибольшей S_{16} (29–35 видов) и S_{400} (49–64 вида), невысоким BD (1,76).

Класс TRIFOLIO-GERANIETEA SANGUINEI

Сообщество *Hypericum perforatum* – *Melampyrum arvense* – ксеротермные опушки вторичных сосняков и интразональных грабо-дубняков на сухих щебнистых, преимущественно юго-западных склонах. Встречены на хр. Орлиный, Бурьянистый, Дудугуш, Агепста, Цахвоа, в верховьях р. Цице (1300–1850 м). Д.в.: *Hypericum perforatum*, *Verbascum thapsus*, *Heracleum leskovi*, *Calamintha clinopodium*, *Sedum hispanicum*, *Trifolium alpestre*. Преобладают широко распространенные ксерофильные и петрофильные виды. Проективное покрытие видов 50–80%, вт 20–40 см. Д.в. высших синтаксономических рангов (из которых в описаниях встречены с высоким постоянством *Achillea millefolium*, *Galium verum*, *Melampyrum arvense*, *Festuca ovina*, *Brachypodium pinnatum*) приурочены к ксеротермным лесам и наиболее типичны в субконтинентально-субсредиземноморской области как ясно выраженные члены лесостепного комплекса (Jасucs, 1972; по: Нешатаеву, 1973). S_{16} достаточно высокая (29 видов), видовой фонд – 94 вида.

В пределах этого синтаксона выделяется сообщество с *Thymus marschallianus* (остепненные поляны), отличающееся присутствием в составе степных видов и ореоксерофитов (д.в.): *Agrostis vinealis*, *Festuca rupicola*, *Thymus marschallianus*, *Securigera orientalis*, *Sedum pallidum*, *Papaver orientalis*, *Linum nervosum*, *Stipa pennata*. Эта особенность определяется, по-видимому, региональными особенностями и генезисом полян. Остепненные фитоценозы на Западном Кавказе немногочисленны, встречаются спорадически в пределах лесных полян, обезлесенных склонов и невысоких вершин, как правило по продольным долинам и, преимущественно в восточных районах (г. Закан, хр. Магишо). Наиболее вероятным нам представляется вторичное происхождение подобных фитоценозов, вызванное сведением дубовых лесов в этих районах еще во времена черкесских поселений. Проникновение степных элементов на Западный Кавказ связано со смещением равновесия в пределах экотона геоботанических округов в связи с деятельностью человека (массовый выпас). В свою очередь, некоторые авторы (Захаров, 1935; Малеев, 1939, 1940; Галушко, 1976) считают, по крайней мере, растительность остепненных фитоценозов Западного Кавказа первичной. Вполне вероятно, что формирование остепненных полян происходило за счет сохранившихся с ксеротермического периода фрагментов горных степей, выполняющих роль очагов заселения почвенных субстратов, нарушенных процессами эрозии. Вторичное облесение этих участков исключалось неблагоприятными лесорастительными условиями. В настоящее время исчезновение изолированных малочисленных ценопопуляций степных видов (*Papaver orientalis*, *Stipa pennata*) можно прогнозировать с высокой вероятностью уже в ближайшее время.

Класс CHENOPODIETEA

Сообщество *Erigeron canadensis* – *Agrostis alba* – фитоценозы залежного типа на открытом, хорошо дренированном субстрате достаточно открытых мест. Характерны для районов, активно осваиваемых человеком (кордоны Пслух, Лаура, Закан, Карапырь, Черноречье, Гузерибль), редко встречаются выше 900–1100 м.

Наряду с лесными и опушечными видами в составе этого сообщества широко представлены адвентивные и нехарактерные для этого высотного пояса сорные виды (*Erigeron canadensis*, *Plantago lanceolata*, *Prunella vulgaris*). Д.в.: *Erigeron canadensis*, *Agrostis alba*. Эти же виды являются доминирующими в составе и проксивном покрытии сообщества. Вт 100–140 см, S_{16} 14–34 видов, S_{400} в среднем 30, всего – 39 видов.

Класс ARTEMISETEA VULGARIS

Сообщество *Mentha caucasica* – *Stachys sylvatica* – залежи на богатых свежих почвах (кордоны Киша, Умпырь, 750–1200 м). Отличается от предыдущего типа присутствием в составе мезогигрофитов и отсутствием агрессивных адвентивных видов. В видовом составе преобладают виды лесного крупнотравья и высокотравные сорные виды. Д.в.: *Elytrigia repens*, *Stachys sylvatica*, *Mentha longifolia*, *Carduus semineudus*, *Echinops sphaerocephalus*, *Leonurus glaucenscens*. Вт 100–160 см, S_{400} от 34 до 54 видов, S_{16} в среднем 26 видов. Видовой состав характеризуется высокой динамичностью: с уменьшением площади полей видовая емкость и общее число видов снижается, однако на ВД (1,63) процесс зарастания отражается в меньшей степени из-за миграции до 53% видов травяного покрова смешанных широколиственных лесов и около 35% – буко-пихтарников.

Класс EPILOBIETEА ANGUSTIFOLII

Сообщество с *Chamaenerion angustifolium* представляет полустественные и естественные высокотравные сообщества начальных стадий восстановления вырубок, гарей, ветровалов, лавинников на свежих дегумифицированных почвах с доминированием *Chamaenerion angustifolium*. Фитоценозы этого типа описаны на хребтах Пшекиш, пастбище Абаго, Юха, Луган (1500–1850 м). В зависимости от высотного положения в видовом составе поляны присутствуют как виды субальпийских среднетравных и высокотравных лугов, так и лесного крупнотравья. S_{400} от 19 до 25 видов, S_{16} от 10 до 22 видов.

Сообщество с *Pteridium aquilinum* – высокотравные папоротниковые сообщества ниже- и среднегорной полосы на сухих почвах с практически абсолютным доминированием *Pteridium aquilinum*. Фитоценозы этого типа представляют собой одну из аллогенных серий полей: присутствие в составе д.в. мезофильных лугов указывает на сенокосный, пасторальных видов – на пастбищный характер ее использования. Наибольшее распространение имеют в восточных районах южного макрослона (кордоны Пслух, Чвижепсе, Лаура, 500–700 м над ур. м.). Вт 160 см, S_{400} от 17 до 28 видов.

Сообщество *Rubus caesius* – *Sambucus nigra* – кустарниковые сообщества вырубков, ветровалов, заброшенных сенокосов, пастбищ на богатых свежих почвах с преобладанием *Rubus caesius*, *Sambucus nigra*. Поляны этого типа являются наиболее распространенными по периферии заповедника и на сопредельных с ним территориях в окрестностях кордонов, турбаз, поселков (150–700 м над ур. м.), среди светлых широколиственных лесов образуют непроходимые заросли. Сопутствующим видом зачастую является *Rubus idaeus*, *Pteridium aquilinum*. S_{400} от 22 до 31 вида, S_{16} от 6 до 18 видов.

Динамические тенденции

Большинство исследователей отмечает быстрый процесс восстановления лесной растительности после нарушения (May, 1991; Vankat, Snydes, 1991; Ермолова, 1981; Шейнгауз, Шевейко, 2001; Цветков и др., 2001; и др.). Однако результаты ряда авторов (Gaussen, 1971; Pickett, Collins, Armesto, 1987; Blazkova, 1991; Berkowitz, Canham, Kelly, 1995; Нестеренко, 2000; Рыжков, Рыжкова, 2000; Смирнова, 2004) показывают, что полянные сообщества могут иметь длительно производный характер и устойчивую структуру. Динамические показатели, полученные нами для полян заповедника, существенно варьируют (табл. 2). Из факторов, возможно определяющих направление и скорость сукцессионных процессов, нами проанализированы генезис поляны, высотное положение, тип лесной формации, тип полянного фитоценоза, антропогенное и зоогенное воздействия.

Таблица 2

Изменение площади полян разных типов за период 1955–2005 гг.

Типы полян	h, м	Площадь поляны, га			Изменение площади, %			Скорость изменения площади, % в год	
		1955	1985	2005	1955–1985	1985–2005	1955–2005	до 1985	с 1985
Используемые в хозяйственной деятельности									
<i>Используемые до 1980-х, в том числе:</i>	1250	15,8	5,3	7,8	-12,5	-46,8	-52,8	-0,4±0,4	-2,3±0,8
- сенокосные	1250	14,9	9,9	4,6	-19	-55	-63	-0,7±0,5	-2,7±0,8
- выпасаемые	1200	15,6	12,9	8,6	-4	-35	-46	-0,1±0,1	-1,8±0,8
- рекреационные	1400	16,8	15,9	14,7	-4	-25	-28	-0,1±0,1	-1,3±0,8
<i>Используемые до 2006 г., в том числе:</i>	1300	11,0	11,2	10,8	+1,5	-9,2	-6,8	+0,1±0,2	-0,4±0,8
- сенокосные	1050	17,0	16,5	15,6	-5	-9	-11	-0,2±0,5	-0,4±0,6
- выпасаемые	1300	3,7	3,7	2,6	0	-23	-23	0±0,0	-1,1±0,7
- рекреационные	1700	12,9	14,5	15,3	+12	+8	+20	+0,4±0,3	+0,5±0,3
<i>Среднее</i>	1300	13,9	12,1	9,5	-6	-28	-31	-0,2±0,3	-1,4±1,2
Не используемые человеком									
Зубровые пастбища	1760	32,8	30,3	23,1	-9	-16	-23	-0,3±0,2	-0,8±0,4
Лавинники (оползни)	1800	12,5	11,9	8,9	-9	-28	-32	-0,3±0,4	-1,4±1,1
Без воздействий	1800	8,1	6,2	4,3	-17	-31	-43	-0,6±0,4	-1,6±0,8
<i>Среднее</i>	1800	17,1	15,4	12,7	-13	-25	-33	-0,4±0,3	-1,3±0,8
Окружающие лесные формации									
Буковые	1200	13,4	10,1	6,2	-14	-40	-47	-0,5±0,4	-1,98±0,9
Дубовые	1250	8,4	8,0	4,5	-10	-40	-47	-0,4±0,4	-1,99±0,8
Ольховые	1400	2,6	2,4	1,3	-23	-37	-52	-0,8±0,5	-1,8±0,2
Буково-пихтовые	1700	16,2	11,4	9,3	-15	-36	-32	-0,5±0,4	-1,8±0,7

Сосновые	1800	70,9	64,3	55,4	-7	-9	-14	-0,2±0,4	-0,5±0,7
Березовые	1950	6,1	4,8	3,7	-12	-28	-37	-0,4±0,3	-1,4±0,7
Тип полянного фитоценоза									
Суб. среднетравные	2025	14,7	11,8	9,8	-7	-14	-20	-0,2±0,3	-0,7±0,3
Суб. высокогорные	1860	9,8	8,7	7,2	-19	-39	-50	-0,6±0,3	-1,9±1,0
Влажные	1300	9,7	7,9	5,3	-20	-36	-49	-0,7±0,5	-1,8±0,2
Ксеротермные	1630	5,4	5,1	3,9	-16	-27	-38	-0,5±0,4	-1,4±0,4
Синантропные	1350	11,1	8,3	4,3	-14	-47	-53	-0,5±0,4	-2,3±0,9

По происхождению и, в основном, по дальнейшему развитию, поляны заповедника можно разделить на два типа: антропогенные и природные. Разделение это, несомненно, условное, так как история формирования большей части полянных фитоценозов носит смешанный характер. Так, антропогенные поляны, как показывают результаты наших исследований (Ескина, Локтионова, 2004), имеют зачастую естественное происхождение за счет речной деятельности, оползневых явлений, пожаров. В результате хозяйственного использования их площадь увеличивается, а состав и структура фитоценозов изменяется. За рассматриваемый период 1950–2005 гг. степень и время использования полян существенно варьируют. В связи с проведением мероприятий по восстановлению зубров в течение 1950–70-х гг. число сенокосных полян в заповеднике увеличивалось, средняя их площадь составляла 15 (2–57) га. Использовались поляны, значительно удаленные от кордонов, расположенные от 750 до 1400 м над ур. м. Перевод зубров на вольное содержание сопровождался сокращением площади сенокосных участков: к середине 1980-х гг. – в среднем на 19±8%, а к 2005 г. – на 53±16%. Сенокосы, расположенные недалеко от кордонов, продолжают использоваться до сих пор, и их площадь практически не меняется (кордоны Умпырь, Закан, Карапырь, Гузерипль). Лишь поляна у кордона Киша вследствие нерегулярного сенокосения в последние 15 лет уменьшилась на 34%.

Выпасаемые площади на территории заповедника также имеют тенденцию к уменьшению: если в 1950–60-е гг. использовались под массовый выпас луга целого ряда высокогорных массивов (Абаго, Трю-Ятыргварта, Магишо, Луган, Аишхо, Угловая Агепста) и прилегающие поляны средней площадью 16 (7–25) га, то после 1970-х гг. под выпас остались только небольшие (1–4 га) поляны у кордонов. В результате к 2005 г. изъятые из использования поляны заросли на 46±4%.

Рекреационные поляны отличаются от сенокосных и выпасаемых более высоким высотным положением (около 1600 м). На фоне развития массового туризма на территории заповедника в 1930–80-е гг. площадь рекреационных полян (приюты Фишт, Цице, Пихтовая поляна) увеличилась на 12±9%. В дальнейшем туристские маршруты через центральные участки заповедника были закрыты, и к 2005 г. площадь бывших традиционных мест привалов (лагерь Старый Уруштен, Сенная поляна) сократилась почти вдвое. Продолжение массовой эксплуатации полян Фишт-Оштенского массива привело к увеличению их площади в 2005 г., по сравнению с 1950-ми гг., на 20±13%.

Анализ зависимости скорости зарастания полян с различными видами хозяйственной деятельности от их высотного положения обнаруживает положительную корреляцию между этими параметрами для сенокосных ($r=0,87$; $p<0,001$) и выпасаемых ($r=0,77$; $p<0,05$) полян, и отрицательную – для рекреационных ($r=-0,64$; $p<0,05$) (рис. 1 а). Кроме того, сенокосные и рекреационные поляны большей площади зарастают быстрее по сравнению с небольшими по размерам полянами, для выпасаемых же полян такая тенденция не наблюдается (рис. 1 б). Средняя скорость зарастания полян, используемых человеком в прошлом, превышает данный показатель для полян, совсем не используемых человеком (2,3 и 1,3% в год). Это позволяет предположить наличие факторов естественного происхождения, модифицирующих автогенную сукцессию (табл. 3).

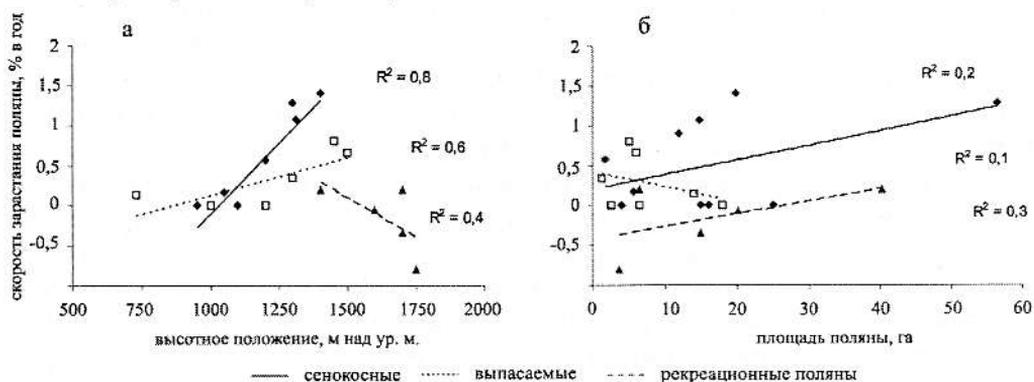


Рис. 1. Зависимость скорости зарастания полян, используемых в различной хозяйственной деятельности, от высотного положения (а) и площади (б) фитоценоза

Таблица 3

Эффективность ингибирования зарастания полян различными факторами

Факторы ингибирования	h, м	Фактическая скорость зарастания (V_{ϕ}), % в год (с 1985)	Теоретическая* скорость зарастания (V_r), % в год	Коэффициент эффективности ингибирования (V_r/V_{ϕ})
Хозяйственная деятельность				
Сенокос	1180	0,45	4,3	8,8
Выпас	1160	0,27	4,5	16,6
Рекреация	1600	0,01	2,0	200,0
Нарушающие факторы природного характера				
Копытные животные	1760	0,8	1,7	2,1
Лавины, оползни	1800	1,4	1,6	1,1
Окружение				
Буковые	1200	1,98	4,2	2,1
Дубовые	1250	1,99	3,8	1,9

Ольховые	1400	1,8	2,8	1,6
Буково-пихтовые	1700	1,8	1,8	1,0
Сосновые	1800	0,5	1,6	3,2
Березовые	1950	1,4	1,7	1,2
Тип фитоценоза				
Суб. среднетравные	2025	0,7	1,8	2,6
Суб. высокотравные	1700	1,8	1,8	1,0
Влажные	1300	1,8	3,4	1,9
Ксеротермные	1630	1,4	1,9	1,4
Синантропные	1350	2,3	3,1	1,3

* – теоретическая скорость зарастания полян рассчитывалась на основе зависимости скорости зарастания от высотного положения фитоценоза $V_r = 6 \cdot 10^{-6} h^2 - 0,02h + 22,2$ (выборка полян без внешних воздействий)

Действительно, скорость зарастания полян, являющихся *зубровыми пастбищами* (долины р. Алоус, Местык, Луган), составляет всего 0,8% в год. Их площадь уменьшилась за 50 лет на $23 \pm 12\%$, а активизация процессов зарастания отмечается в период 1990-х гг., когда численность зубров в заповеднике существенно сократилась (с 800 до 150 голов) и изменилось их пространственное размещение. Животные почти полностью исчезли в периферийных и наиболее беспокоимых районах: в долине Киши их плотность сократилась со 114 до 3, а в долине Умпыр – с 77 до 1 особи/1000 га. Соответственно, площадь полян здесь уменьшилась на 70 и 55%.

Замещать ингибирующее влияние зубров на процессы зарастания лесных полян в их отсутствии или незначительной численности способны и другие крупные лесные копытные, в частности олени, но эффективность воздействия последних оказывается существенно ниже (Ескина, Трелет, 2007 в печати).

Копытные животные не только оказывают эффективное тормозящее действие на динамику полян, но и формируют специфические опушечные экотоны – разреженные смешанные древостои с преобладанием дикоплодовых пород, зимняя емкость которых многократно превышает емкость буково-пихтовых климаксовых формаций (Александров, Голгофская, 1965). В подросте полян в долинах Киши и Умпыр в настоящее время преобладает осина (75%), а центральных районов, куда сместились основные местообитания зубров, – терн (32%) (рис. 2).

Из *внешних* по отношению к фитоценозу *абиотических факторов* воздействием, нарушающим восстановление лесной растительности, характеризуются лавины и оползни. Постоянное их влияние определяет устойчивое существование таких крупных полян, как Бурьянистая, Лохмач, Орлиная, долины р. Чусовая, Ачипета, верхнегорные поляны массивов Джемарук, Тыбга, Юха, Магишо и др. Скорость их зарастания составляет 1,4% в год и характеризуется высокой ошибкой средней ($\pm 1,1$), что объясняется различной частотой нарушающих процессов. В последние 5 лет наблюдается активизация катастрофических явлений на территории заповедника (Лукьянова, 2001; Кудактин, Животов, Власов, 2002), что в ряде случаев приводит к увеличению площади уже существующих полян (Бурьянистая, Чусо-

вая, до 20%), а также способствует образованию новых открытых местообитаний (гг. Коготь, Кочерга, Луган).

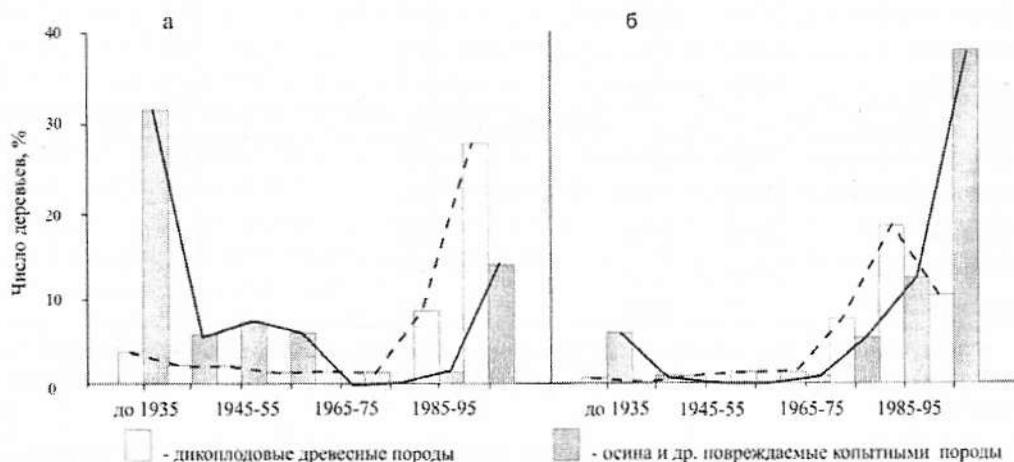


Рис. 2. Возрастная структура опушки полян центральных районов заповедника (а) и зубропарков (б)

Результат конкуренции между травянистой и древесной растительностью нередко определяется степенью *благоприятности местообитания* (Gausson, 1971). К факторам среды, существенно тормозящим восстановление древесной растительности в горных условиях, относится в первую очередь неблагоприятный климатический режим холодного полугодия. На рис. 3 показана зависимость скорости зарастания полян от их высотного положения.

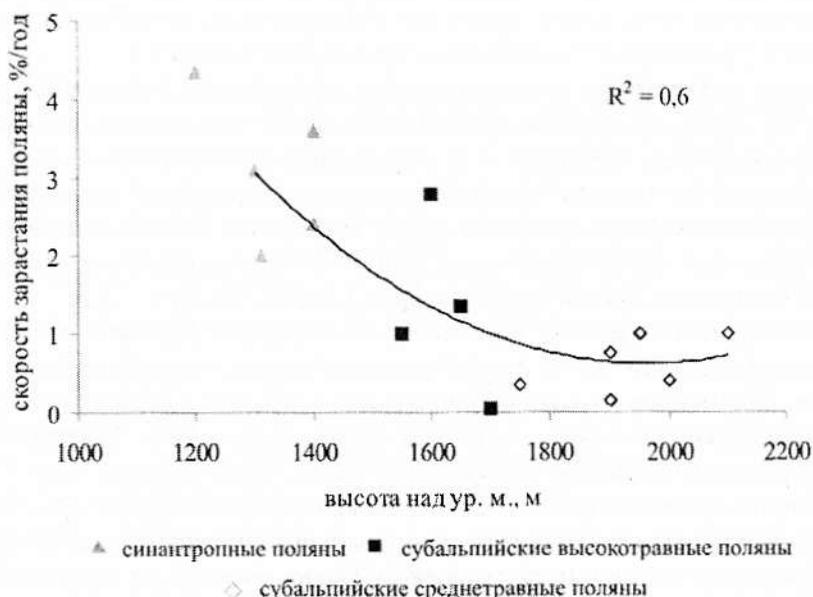


Рис. 3. Зависимость скорости зарастания полян, не испытывающих внешних воздействий, от их высотного положения

Зависимость носит нелинейный характер: на каждые 100 м набора высоты темпы зарастания полян уменьшаются на 0,12% в год. Так, за 50 лет площадь полян, не испытывающих воздействия внешних факторов и расположенных до 1300 м над ур. м., уменьшилась на $83 \pm 6\%$ (хр. Дудугуш, Сергиев Гай), от 1300 до 1900 м – на $45 \pm 23\%$ (хр. Сосняки, Пшкиш, Скирда), выше 1900 м – на $18 \pm 7\%$ (хр. Луган, Юха, Тыбга, Джемарук). При этом, характер зарастания высокогорных полян нельзя назвать равномерным. По данным анализа возрастной структуры их опушек, за последние сто лет можно выделить три периода интенсивного восстановления древесной растительности в экотоне субальпийского пояса: конец XIX в., 30–40-е гг. и с 80-х гг. XX в. Последний этап продолжается. Как показывают исследования почвенного покрова (Ескина, Локтионова, 2004), в ряде случаев это восстановление носит первичный характер (хр. Юха). Наиболее вероятной причиной поэтапной динамики экотона верхней границы леса являются климатические изменения (рис. 4).

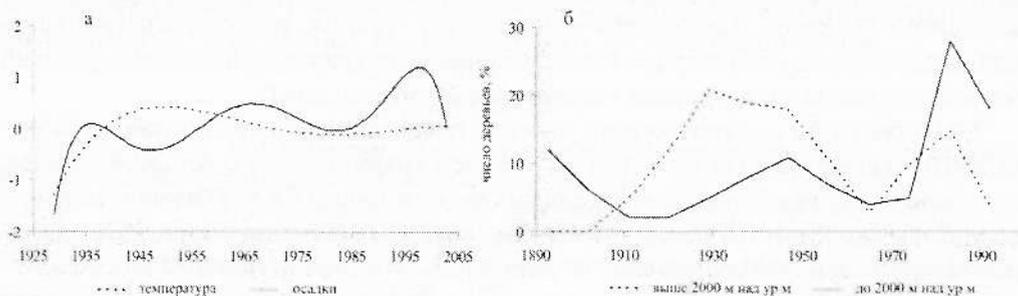


Рис. 4. Динамика основных климатических показателей холодного полугодия по данным метеостанции Гузерипль (а) и возрастная структура опушки высокогорных полян (б)

Неблагоприятные лесорастительные условия могут быть связаны также с почвенными условиями. Наиболее медленно зарастают поляны в сосняках вторичного, как правило, пирогенного происхождения. Фактическая скорость зарастания таких полян (0,5 % в год) оказывается в 3 раза ниже теоретической, соответствующей высотному положению фитоценоза (табл. 3). J. Ehrenfeld и W. Parsons (1995) объясняют длительное сохранение полян в сосняках медленной скоростью инвазии и роста кустарников и древесных проростков в условиях значительной минерализации почвы в результате пожаров, оползневых явлений. Ниже теоретической (в 1,5 раза) оказывается скорость зарастания в ольшаниках и дубо-грабняках, что связано в первом случае – с подкислением и ухудшением аэрации почв в результате их интенсивного увлажнения (Радченко, 1985; Henkel, 1989), во втором – маломощностью, сухостью и каменистостью почвенного покрова, выдуванием и преждевременным стаиванием снега на южных склонах с положительным мезорельефом. Наибольшей скоростью восстановления, соответствующей высотному положению фитоценозов, характеризуются буково-пихтовые формации (1,8% площади полян в год).

Наконец, к длительному существованию полян приводит *конкуреннтное исключение* древесных видов луговой растительностью за счет перехвата жизненных ресурсов и подавления всходов задернением и затенением (Куркин, 1998). Так,

наименьшая скорость зарастания (0,7% в год), в 2,5 раза ниже соответствующей высотному положению, отмечается для субальпийских среднетравных полян верхней границы леса (асс. *Betonici macranthae-Calamagrostietum arundinaceae*, кл. *Mulgedio-Aconitetea*). Торможению сукцессии здесь способствует увеличение злаковой составляющей данного типа фитоценозов и повышение задернения. Синантропная растительность *Mentha caucasica-Stachys sylvatica* кл. *Artemisetea vulgaris* оказывается наиболее неустойчивой и при отсутствии внешних поддерживающих воздействий быстро, до 2,3% площади полян в год, сменяется лесными сообществами.

ВЫВОДЫ

1. Фитоценотическое разнообразие полян заповедника насчитывает 20 типов растительности, относящихся к 6 классам: *Mulgedio-Aconitetea*, *Molinio-Arrhenantheretea*, *Trifolio-Geranietea sanguinei*, *Chenopodietea*, *Artemisetea vulgaris*, *Epilobietea angustifolii*. Основные факторы его варьирования – генезис, региональное размещение, степень изоляции, площадь и сукцессионные процессы, из локальных условий – высотное положение, условия увлажнения, богатство почв.

2. Наибольший соэкологический интерес представляют 1) реликтовые узлокальные высокотравные фитоценозы верхней границы леса с *Aragos aromaticus*, приуроченные к наиболее влажной, западной оконечности ГКХ; 2) папоротниковые реликтовые сообщества преимущественно северных склонов в зоне ГКХ с *Athyrium distentifolium* и 3) остепненные фитоценозы восточной границы заповедника с *Thymus marschallianus*. Первые два фитоценоза автономны, но неустойчивы при наличии внешних нарушающих факторов, и, наоборот, в условиях заповедного режима исчезновение ценопопуляций степных видов является естественным, исторически обусловленным процессом.

3. Общая площадь полян и их число на территории заповедника постепенно сокращается. Темпы зарастания полян существенно варьируют и составляют в среднем за 50 лет $32 \pm 23\%$ площади. В последние 20 лет отмечается их ускорение в 3–5 раз, по сравнению с периодом 1950–80-х гг. (0,3 и 1,4% площади в год). Наиболее вероятно, это обусловлено: 1) благоприятными для восстановления древесной растительности в высокогорье климатическими изменениями, 2) депрессией популяций крупных копытных и 3) прекращением хозяйственного использования значительной части полян.

4. Стабильными во времени оказываются антропогенные поляны небольшой площади (до 5 га), расположенные недалеко от кордонов и в районах с длительной историей массового туризма. Регулярно используемые сенокосные и выпасаемые поляны практически не изменились за 50-летний период, площадь рекреационно используемых полян увеличилась на $20 \pm 13\%$.

5. Ведущая роль среди факторов естественного происхождения, поддерживающих устойчивое существование полян в пределах заповедника, принадлежит горному зубру. Постоянное его присутствие в составе экосистем приводит к формированию специфических разреженных древостоев с преобладанием дикоплодовых пород и значительной длиной опушечной линии, а коэффициент эффективности ингиби-

рования процессов зарастания полян в настоящее время составляет 2,1, в период максимальной численности – 5,6.

6. Из средовых факторов наиболее существенным, тормозящим восстановление древесной растительности в высокогорье, является неблагоприятный климатический режим холодного полугодия. Активное продвижение опушки полян на верхней границе леса отмечается в конце XIX в., 30–40-е и с 80-х гг. XX в. и сопряжено с динамикой основных климатических показателей.

7. Почвенные стрессы являются основной причиной длительного существования полян в сосняках пирогенного и осыпного происхождения, ксеротермных дубняках и ольшаниках, эффективность ингибирования здесь составляет соответственно 3,2; 1,9 и 1,6. Низкая скорость зарастания характерна и для субальпийских среднетравных полян (0,7% в год), что объясняется прямым влиянием фитоценоза: перехватом жизненных ресурсов за счет задернения. Наибольшей скоростью зарастания, соответствующей высотному положению фитоценозов, характеризуются синантропные фитоценозы (2,3%) и поляны, расположенные в буко-пихтарниках (1,8).

ЛИТЕРАТУРА

- Александров, В.Н. Кормовые угодья зубров Кавказского заповедника / В.Н. Александров, К.Ю. Голгофская // Труды Кавказского заповедника. – Вып. VIII. – М., 1965. – С. 123–154.
- Акатов, В.В. Анализ степени флористической неполноценности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта / В.В. Акатов // Бот. ж. – 1995. – Т. 80. – № 4. – С. 49–64.
- Акатов, В.В. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. / В.В. Акатов. – Майкоп, 1999. – 147с.
- Еленевский, Р.А. Горно-луговые этюды Кавказского заповедника / Р.А. Еленевский // Труды КГЗ. – М., 1939. – Вып. 2. – С. 127–163.
- Ермолова, Л.С. Динамика травяного покрова на вырубках в связи с лесовозобновительными процессами / Л.С. Ермолова. – М.: Наука, 1981. – 137 с.
- Ескина, Т.Г. Видовое и ценозное разнообразие полевых фитоценозов Кавказского заповедника / Т.Г. Ескина // 80 лет Кавказскому заповеднику – путь от Великокняжеской охоты до Всемирного природного наследия: Юбил. сбор. науч. трудов. – Сочи, 2003. – Вып. 17. – С. 195–216.
- Ескина, Т.Г. Вопросы происхождения и современная динамика лесных полей Кавказского заповедника / Т.Г. Ескина, О.А. Локтионова // Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации (матер. V конф. молодых ученых). – Сочи, 2004. – С. 7–29.
- Ескина, Т.Г. Изменение численности и пространственного размещения лесных копытных и динамика полей Кавказского заповедника / Т.Г. Ескина, С.А. Тренет // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы (в печати).
- Кудактин, А.Н. О тенденциях динамики некоторых компонентов ПТК Кавказского заповедника в связи с глобальным изменением климата / А.Н. Кудактин, В.В. Власов, А.Д. Животов // Биоразнообразие и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике: сборник трудов / Кавказский гос. природ. биосфер. заповедник. – Новочеркасск: ЗАО «Издательство ДОРС», 2002. – Вып. 16. – С. 288–301.
- Куркин, К.А. Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы / К.А. Куркин // Экология. – 1998. – № 6. – С. 419–423.
- Лацинский, Н.Н. Папоротниковые поляны высокогорий Кузнецкого Алагау / Н.Н. Лацинский // Бот. ж. – 2001. – Т. 86. – № 6. – С. 83–90.
- Лесков, А.И. Верхний предел лесов Западного Кавказа / А.И. Лесков // Бот. ж. – 1932. – Т. 17. – № 2. – С. 227–259.
- Лукьянова, Н.Л. Ветроваль в бассейне реки Малая Лаба / Н.Л. Лукьянова // Материалы регион. науч.-техн. конф. аспирантов и студентов «Наука – XXI веку». – Майкоп, 2001. – С. 146–147.

- Малеев, В.П. О растительности полян предгорий Северо-Западного Кавказа / В.П. Малеев // Сов. ботаника. – 1940. – № 2. – С. 31–46.
- Миркин, Б.М. Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова, А.И. Соломенц. – М.: Логос, 2001. – 264 с.
- Нестеренко, В.П. Многолетняя динамика луговых фитоценозов в Окском заповеднике / В.П. Нестеренко // Заповедное дело: научно-методич. записки. – М., 2000. – Вып. 7. – С. 36–41.
- Павлов, М.П. Акклиматизация охотничьих-промысловых зверей и птиц в СССР. Часть III: Копытные / М.П. Павлов. – Киров, 1999. – 666 с.
- Радченко, Т.А. Естественное зарастание лугов Висимского заповедника при прекращении их использования / Т.А. Радченко // Ботанические исследования на Урале. – Свердловск, 1985. – С. 67.
- Рыжков, О.В. Анализ динамики распространения деревьев и кустарников на залежи Казацкого участка Центрально-Черноземного заповедника по материалам картирования 1970, 1980 и 1990 годов / О.В. Рыжков, Г.А. Рыжкова // Ботанические, почвенные и ландшафтные исследования в заповедниках Центрального Черноземья: Труды Асс. ООПТ Центр. Черноземья России. – Тула, 2000. – Вып. 1. – С. 136–146.
- Смирнова, О.В. Методологические подходы и методы оценки климатического и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) / О.В. Смирнова // Лесоведение. – 2004. – № 3. – С. 15–27.
- Соснин, Л.И. Типы леса Кавказского государственного заповедника / Л.И. Соснин // Труды КГЗ. – Вып. II. – М., 1939. – С. 5–82.
- Соснин, Л.И. К истории лесов Кавказского заповедника / Л.И. Соснин // Научно-методические записки. Изд. Главного управления по заповедникам, зоопаркам и зоосадам. – М., 1941. – Вып. VIII. – С. 36–54.
- Цветков, П.А. Эдафические условия и лесовосстановление после пожаров в лиственничниках Эвенкии / Цветков П.А., Н.Д. Сорокин, С.Г. Прокушкин, Л.Н. Каверзина, О.А. Сорокина, Г.М. Цветкова // Лесоведение. – 2001. – № 2. – С. 6–22.
- Шейнгауз, А.С. Динамика нарушенности лесного покрова юга Дальнего Востока / А.С. Шейнгауз, С.В. Шевейко // Лесоведение. – 2001. – № 2. – С. 3–9.
- Шифферс, Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья / Е.В. Шифферс. – М.; Л., 1953. – 400 с.
- Berkowitz, A.R. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities / A.R. Berkowitz, Ch.D. Canham, V.R. Kelly // Ecology. – 1995. № 4. – P. 1156–1168.
- Blazkova, D. Sukcese ha heceucnych Joukach v SPR Stuzica / D. Blazkova // Preslia. – 1991. 63. № 3–4. – P. 177–188.
- Ehrenfeld, J.G. Above and below ground characteristics of persistent forest openings in the New Jersey Pinelands / J.G. Ehrenfeld, W.F. Parsons // Bull. Torrey Bot. Club. – 1995. 122. – № 4. – P. 298–305.
- Gaussen, H. Le dynamisme de la vegetation / H. Gaussen // Geographic Botanique. – 1971. – P. 40–43.
- Henkel, W. Zur Sukzession der Bodenflora auf ehemaligen Schneebruchschadflachen im Thuringer Gebirge / W. Henkel // Hercynia. – 1989. – V. 29. – № 3. – P. 275–280.
- Onipchenko, V.G. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus / V.G. Onipchenko. – Zurich, 2002. – 168 p.
- May, T. Observaciones y reflexiones sobre el comportamiento fraso de algunas especies de la Zona mediterranea de Andalucia Oriental / T. May // Ecologia. – 1991. – № 5. – P. 125–134.
- Pickett, S.T.A. Models, mechanisms and pathways of succession / S.T.A. Pickett, S.L. Collins, J.J. Armesto // Bot. Rev. – 1987. – Vol. 53. – P. 335–371.
- Vankat, J.L. Floristic of a chronosequence corresponding to old field-deciduous forest succession in southwestern ohio. IV. Intra- and inter-stand comparisons and their implications for succession mechanisms / J.L. Vankat, G.W. Snydes // Bull. Torrey Bot. Club. – 1991. – Vol. 118. – № 4. – P. 392–398.

Диагностическая таблица фитоценозов лесных полян КГПБЗ

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Д.в. В.м.—С.а. typicum																				
<i>Geranium gymnocaulon</i>	V ¹⁻³	III	II	III			I					II								
<i>Pulsatilla aurea</i>	V ⁺³	III	II	II								I								
<i>Hedysarum caucasicum</i>	III	I		I																
<i>Bupleurum pollyphyllum</i>	III														I	I				
<i>Anemonastrum fasciculatum</i>	III		III	II		I						II								
Д.в. Betonici macranthae—Calamagrostietum arundinaceae																				
<i>Astrantia maxima</i>	V ¹⁻²	V ¹⁻²	III	I	II	I			II			II	I	I	I	II				I
<i>Polygonum carneum</i>	V ⁺²	IV ²	III	II	I	I	II		III		I	III								
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	IV ¹⁻³	IV ²⁻³	III	I		III	I		II						I	I				I
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	IV ⁻²	IV ²⁻³		I		I	I					V ⁺²		I	I				I	
<i>Pedicularis condensata</i>	IV ¹	IV ⁻¹	III		I							III								
<i>Gentiana septemfida</i>	III	IV ¹⁻²	III	I		I	I		III											
<i>Centaurea nigrifimbria</i>	I	III	I						II											II
<i>Anthemis abagensis</i>	III	II		I		I														
<i>Pimpinella rhodantha</i>	I	III			I	I							I	I						II
<i>Trifolium caucasicum</i>	I	IV ¹⁻²	II			I														
Д.в. С.г.—Л.а. Euphorbia eugeniae																				
<i>Euphorbia eugeniae</i>		I	IV ⁺²		I															
Д.в. С.г.—Л.а. Athyrium distentifolium																				
<i>Athyrium distentifolium</i>	I			V ¹⁻⁵					I											I
Д.в. Cephalario giganteae—Ligusticetum alani																				
<i>Doronicum macrophyllum</i>		II	IV ⁺²	IV ⁺²	V ⁺³	I	III				I									III
Д.в. Н.м.—У.д. с Arafoe aromatica																				
<i>Arafoe aromatica</i>	III	I	I	I		V ⁺³	II													
<i>Gadellia lactiflora</i>		II	III	I	II	V ⁻²	I									II	I	IV ⁺²		II
<i>Cirsium czerkessicum</i>	III	I				V ¹⁻²														

*Myosotis micrantha**Papaver orientalis**Linum nervosum**Stipa pennata***Д.в. сообщества Hypericum perforatum–Melampyrum arvense***Hypericum perforatum* I II I*Verbascum thapsus* I*Heracleum leskovi**Calamintha clinopodium* II*Nardus stricta**Sedum hispanicum**Seseli transcaasicum**Trifolium alpestre***Д.в. TRIFOLIO–GERANIETEA SANGUINEI***Achillea millefolium* I I*Galium verum* I*Melampyrum arvense**Festuca ovina* II I II I*Brachypodium pinnatum***Д.в. сообщества с Chamaenerion angustifolium***Chamaenerion**angustifolium* I III I II II I**Д.в. сообщества с Pteridium aquilinum***Pteridium aquilinum***Д.в. сообщества Rubus caesius–Sambucus nigra***Rubus caesius**Sambucus nigra***Д.в. Epilobietea angustifolii***Fragaria vesca* I I I II I*Geranium gracile* I*Coronilla varia* I I II*Veronica chamaedrys* I III II IIIIV¹⁻²

III

III

II

II	V ¹⁻²	V ²		I		IV ⁺
	V ⁺¹	V ⁺²				
	V ¹⁻²	IV ¹⁻²				
	III	IV ⁺²				
	IV ¹⁻²	IV ²⁻³		I	I	
	III	IV ⁺²				
	III	IV ²⁻³				
	V ¹⁻²	IV ²				

III	V ²	V ²⁻³		V ¹⁻²		III	III
II	V ¹⁻²	V ²⁻³		III			III
	V ¹⁻²	IV ¹⁻²		I			
	III	III					
	V ²⁻³	III					

I		II	V ³⁻⁴	II	II		I
---	--	----	------------------	----	----	--	---

V³⁻⁵ V⁻³

	IV ⁻²	V ³⁻⁴	III	III
	I	V ⁻²	I	I

					II	III	IV ⁺²	
						IV ⁻²	IV ⁺²	II
I	I	II	II	V ¹⁻²	III	III		
III	II	III	III	IV ¹⁻²	V ⁺¹	II	I	

Д.в. сообщества *Stachys sylvatica* – *Mentha longifolia*

<i>Elytrigia repens</i>										I		III							II			V ²	I	
<i>Stachys sylvatica</i>																			I	III		V ¹⁻²	I	
<i>Mentha longifolia</i>																					II	V ⁻²	I	
<i>Carduus semimudus</i>																						V ⁺²	I	
<i>Echinops sphaerocephalus</i>																						I	IV ⁺¹	I
<i>Leonurus glaucenscens</i>																						I	IV ⁺²	I

Д.в. ARTEMISETEA VULGARIS

<i>Urtica dioica</i>																								V ¹⁻²	III
<i>Arctium tomentosum</i>																								V ⁺²	II
<i>Artemisia vulgaris</i>																								IV ⁺²	II

Д.в. сообщества *Erigeron canadensis* – *Agrostis alba* и CHENOPODIETEA

<i>Agrostis alba</i>																										V ³⁻⁴
<i>Erigeron canadensis</i>																										V ³⁻⁴
<i>Erisimum aureum</i>																										V ⁺²

Прочие виды

<i>Cephalaria gigantea</i>	IV ²	IV ¹⁻²	III	II	II	V ¹⁻³	III		II	IV ⁺²	II	III	I		II	I	I	III										
<i>Alchemilla oxycephala</i>	V ¹⁻³	IV ¹⁻²	IV ¹⁻²	III	III	V ¹⁻²	I	III	V ²⁻³	II	V ²	I			II			I	II									
<i>Rumex alpestris</i>	IV ¹⁻³	IV ¹⁻²	IV ⁺²	III	II	V ¹⁻²	IV ²⁻³	III	IV ¹⁻²	IV ⁺²	II	II	I	II	V ¹⁻²	III												
<i>Chaerophyllum aureum</i>	I	IV ¹⁻²	III	I	V ²	V ²	IV ⁻²			IV ⁺³			I	I														
<i>Lathyrus pratensis</i>		I	III		II	III		III	I	III		III	I	I		II	I	V ⁺²										
<i>Geranium sylvaticum</i>	III	IV ²	IV ¹⁻²	II	IV ¹⁻³	IV ¹⁻²	V ²		III	III			I	I	V ¹⁻²		II											
<i>Dactylis glomerata</i>		II	V ¹⁻²	I	V ⁻²	V ¹⁻³	II			IV ²		III			IV ¹⁻²	V ⁻²	IV ¹⁻²	V ¹⁻²	V ⁺²									
<i>Veronica gentianoides</i>	II	III	III	I	II	I	I		II	I	V ¹⁻²		III	IV ⁺²	I													
<i>Milium effusum</i>	I	I	III	IV ⁺²	V ²⁻³	IV ²	V ²	II		IV ⁺²		I		I	IV ²	V ⁺²	V ⁺¹	I	II									
<i>Myosotis alpestris</i>	III	II	IV ⁺²	III	IV ¹⁻²	IV ⁺²	III		IV ¹⁻²	II		I			IV ¹⁻²													
<i>Vicia sepium</i>		I	III		II	I				III	IV ⁺¹	IV ²			III		I	IV ¹⁻²	I									
<i>Chaerophyllum bulbosum</i>			I		II	I	I			I		I			II	III	IV ⁺²	IV ¹⁻²	V ⁺¹									
<i>Lapsana grandiflora</i>			I		I	IV ¹⁻²	I			II		II			III	III	III	V ⁻²	II									
<i>Thalictrum minus</i>		I	I		I	II						II	I		II	II	II	II										
<i>Phleum pratense</i>		I							V ¹⁻³		I	I		IV ⁺³		I		III	I									

<i>Asyneuma campanuloides</i>	I	I			I		I		I	III	I	II		I	III
<i>Galium cruciata</i>	III	III			II	II			IV ⁺²	III	III	IV ⁺²	III		V ⁺² I
<i>Valeriana officinalis</i>	II	I	II	III			III			II		II			II
<i>Scrophularia nodosa</i>		II		II			I		III	III	I			I	III
<i>Betonica macrantha</i>	III	IV ⁺²	V ⁺²		II	III			III		I	I	I		
<i>Cerastium holosteam</i>	I	II	II	I	I				III		II	I			III
<i>Cirsium obvallatum</i>	I	II	II		I	III	I								II
<i>Vicia grossheimii</i>		II	III		III	IV ¹⁻²			II	V ⁺²		I	I	I	
<i>Oberna multifida</i>			I		I				II		I			I	III III I
<i>Galega orientalis</i>			I		II	II			IV ²		III	I		I	V ²
<i>Carex sylvatica</i>		I	I			I			II					II	I II
<i>Chaerophyllum roseum</i>	II	II	II	I	I					III	I				
<i>Hypericum hirsutum</i>	I	I	I			I					I		I		I
<i>Rhinanthus minor</i>		I				I	I	II	I		I	I	II		
<i>Veronica filiformis</i>					III	II			II		III	I		I	II III
<i>Centaurea phrygia</i>		I	III			I		I			II				III
<i>Tephrosia cladobotris</i>	I			I	III				II		I				I
<i>Trifolium repens</i>					I			II	I			III		I	I III
<i>Carex hirta</i>	I								I	III	III			I	I I
<i>Carex pallescens</i>		II	I	I					I	II	I				
<i>Cerastium davuricum</i>	I		III		III	II			III						I
<i>Geum latilobium</i>			II		II	II			III		I				III
<i>Hieracium umbellatum</i>		II	II	I										I	I III
<i>Knautia montana</i>	II				I	III			II		II				I
<i>Lotus caucasicus</i>		I	I		I	I					I	I	II		
<i>Petasites albus</i>					II				II		I			II	III
<i>Prunella vulgaris</i>		II	II								I			III	II III
<i>Juncus effusus</i>							III	I	II		I				I
<i>Anthemis dumetorum</i>		II									II	I	II	II	I III
<i>Plantago lanceolata</i>		I									I	II	III	III	III
<i>Bunias orientalis</i>		I				I					III			II	III III
<i>Agrostis planifolia</i>		II	II			I		II						I	

