

РОЛЬ ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГОВ В ЭКОСИСТЕМАХ

Р. Н. Семагина,

Луговая растительность гор — довольно позднее образование лика Земли, об этом свидетельствуют данные исторической геологии. Основные высокогорные луговые области, в том числе и на Кавказе, сложились в третичное время, когда на Земле уже миллионы лет шумели леса. В конце этого периода, т. е. чуть раньше, чем на Земле появился человек, на Кавказе начинается бурное развитие альпийской флоры. Лесная граница в то время проходила значительно выше, чем теперь. К этому же времени относится бурное развитие млекопитающих. В формировании растительных сообществ и расширении границ высокогорных лугов большую роль, вероятно, сыграла коэволюция между видами разных трофических уровней, травянистыми растениями и копытными фаунами.

В последний период послеледниковой истории появляется могущественный фактор — деятельность человека. С развитием скотоводства горные луга используются как отгонные пастбища. С одной стороны, это способствует увеличению площади высокогорных лугов, с другой — нарушает естественные взаимосвязи. По мере расширения хозяйственной деятельности нагрузка на пастбища усиливается, все более теснится дикая природа, а высокогорные луга все чаще становятся категорией экономической.

На Кавказе очень мало лугов, которые бы в той или иной степени не использовались человеком. Однако на территории Кавказского заповедника, который был создан на месте существующего до революции охотничьего заказника, по крайней мере, последние 120 лет человек не вмешивался в естественный ход развития деятельности. И, хотя здесь кое-где еще остались следы деятельности черкесских племен, луга заповедника могут служить эталоном природных взаимосвязей.

Попытка установить факторы, регулирующие взаимоотношения между растительностью высокогорных лугов и популяциями диких копытных животных (зубра, оленя, тура, серны) предпринята на стационаре «Джуга» Кавказского заповедника. К этим исследованиям подтолкнуло явление перенаселенности копытными и деградации растительности в

ряде заповедников страны: Центрально-Черноземном, Хоперском, Приокско-Террасном, Воронежском, а также Кавказском (Голгофская, 1970; Краснитский, 1983; Мишнев, 1984). Причиной могло быть неправильное ведение хозяйства на границах охраняемых территорий, туризм, преследование волка в заповедниках и покровительственное отношение к копытным (например, искусственная подкормка в экстремальные зимы) без учета того, что все компоненты заповедной системы равноправны.

Многолетнее слежение за состоянием системы «растительность — копытные — крупные хищники» успешно осуществляется в Северной Америке с 1959 г. в США на острове Айл-Роуэл, а чуть раньше — в 1957 г. в Канаде, в парке Алгонкии началось изучение воздействия хищничества волка на популяции диких животных и опосредованно на растительность. В результате выявлено положительное влияние волка на генотип некоторых копытных и его способность в определенных условиях удерживать численность копытных в соответствии с продуктивностью их местообитания. Установлено, что смещение баланса в системе «хищник — жертва» происходило под влиянием факторов погоды и кормовых ресурсов, а состояние стад определяется обеспеченностью их пищей (Pimlott, 1961).

На стационаре «Джуга» Кавказского заповедника подобные исследования начаты в 1981 г. Луговая часть стационара занимает площадь около 5 тыс. га в пределах высот 1800—2946 м (г. Джуга) и подразделяется на 2 пояса: субальпийский (1800—2300 м) и альпийский (выше 2300 м). Район расположен в пределах Центрального поднятия Большого Кавказа (в переходной зоне). Сложен в основном образованиями девона, карбона и перми. Подстилающими материнскими породами являются конгломераты, песчаники, глинистые сланцы.

Климат прохладный и влажный, с частыми туманами и заморозками на почве даже летом. Среднегодовая температура 2,7°, осадков за год выпадает 1000—1300 мм. Сравнительно устойчивая теплая и ясная погода бывает в конце августа — начале сентября. Характерны ранние заморозки (с 3-й декады августа) и поздние весной (до конца мая).

Методы исследования.

В горной экосистеме Кавказского заповедника высокогорные луга являются продолжением лесного пояса. В целях инвентаризации растительности лугов был использован ме-

тод геоботанического картирования, позволивший выявить β -разнообразие (разнообразие растительных сообществ) и раскрыть особенности сезонно-стационального размещения копытных животных, которое, как оказалось, тесно связано со структурой, составом и сложением растительного покрова. Каждому типу луга, обозначенному на карте, соответствует полное флористическое описание, совокупность которых определяет α -разнообразие (видовое разнообразие растений) данного района. В результате обработки более 200 описаний выявлены основные типы высокогорных лугов. Поскольку флора является экологически и исторически обусловленным признаком растительности, именно флористический принцип положен в основу классификации. Классификационные единицы выделялись по методу Н. Браун-Бланке (Александрова, 1963). Принципиальные установки метода Браун-Бланке основаны на положении об экологической специфичности растительных сообществ. Экологическим индикатором служит группа характерных видов, тесно связанных с определенным типом фитоценозов, благодаря своей экологической и фито-социологической специализации. Таким образом, флористически определяемая единица растительности соответствует экологической единице — единице местообитания.

На основании разработанной нами классификации составлена карта растительности (рис. 7). Так как луговая растительность постоянно находится в динамическом развитии — изменяется продукция, фенологическое состояние, биохимический состав, для наблюдения за этими процессами вдоль градиентов среды заложены постоянные пробные площади, которые являются «моделью» основных растительных сообществ. Кроме того, зафиксированы постоянные пробные площади в местах интенсивного выпаса копытных. Запас поеданной продукции определялся путем выявления растений, используемых тем или иным видом копытных, обитающих на конкретных участках, с последующим умножением весовой доли этих видов на площадь, занимаемую данным типом луга. Площади геоботанических выделов вычислялись при помощи планиметра с последующей поправкой на крутизну склонов. Поправка рассчитывалась на основе топокарты (Николаевская, 1966; Спиридонов, 1975). Установлено, что истинная площадь для данного района будет в среднем на 16,4% больше проективной за счет складок и склонов местности.

Допустимая нагрузка на луга устанавливалась по формуле: $N = \frac{Y}{K \cdot D}$ (справочник, 1966), где N — нагрузка на пастбище, K — потребное количество корма на голову, Y — запас продукции в ц возд-сухмассы, D — продолжительность выпасного периода в днях.

В растительных образцах определялось содержание переваримо-протеина, безазотистых экстрактивных веществ, зола, кальция, фосфора*:

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КАК ФАКТОР УСТОЙЧИВОСТИ ПОДСИСТЕМЫ «РАСТИТЕЛЬНОСТЬ — КОПЫТНЫЕ»

Многообразие экологических условий высокогорно — лугового пояса, различная крутизна и экспозиция склонов, перепады высот, различие в подстилающих породах и почвах способствует видовому разнообразию, а также разнообразие растительных сообществ, каждое из которых соответствует определенному местообитанию.

В результате обработки более 200 описаний по методу Браун-Бланке, нами выделены следующие классификационные единицы:

Класс BETULO — ADENOSTYLETEA Br. — Bl. 48.

Асс. Aconito orientale — Heracleetum mantegazzianum Semagina ass. nov.

Асс. Poa longifolia — Calamaqrostietum arundinaceae Semagina ass. nov.

Субасс. P. L. C. a. agrostietosum planifoliae.

Субасс. P. L. C. a. vicetosum alpestris.

Класс NARDO — CALLUNETEA Prsq. 49.

Асс. Hedusaro caucasicae-Geranietum gymnocauli Rabotnova 1987.

Субасс. H. c. — G. g. trollietosum ranunculinus.

Класс CARICI — KOBRESIETEА Ohba 1974.

Асс. Minuartio imbricato-Caricetum huetiani Semagina ass. nov.

Вариант M. i. — C. h. Oxytropis kubanensis.

Вариант M. i.-C. h. Ranunculus oreophilus.

Вариант M. i. — C. h. Salix arbuscula.

Ассоциация Aconito orientale-Heracleetum mantegazzianum объединяет фитоценозы, отнесенные к субальпийскому

* Химические анализы выполнены специалистом-химиком Е. А. Кабиной.

высокогорью, встречается на богатых, хорошо увлажненных почвах и примыкает, как правило, к верхней границе леса. Многие ботаники относят эти сообщества к реликтовым, сохранившимся с далекого третичного периода. Высокотравье не образует сплошного пояса, а вкраплено небольшими участками среди другой растительности. Вдоль ручьев и балок оно, как по тропам, поднимается вверх, вклиниваясь в пояс более низкотравных субальпийских лугов, образует экстраординальные группировки, однако теряя свой типичный облик за счет обогашения видами субальпийского пояса. Преобладающие виды высокоотравья: борщевики мантегации и сельде реельстный, аконит восточный и носатый, купырь лесной. Большое обилие мятлика длиннолистного — высокопитательного злака с ранней вегетацией — делают эти луга привлекательными для копытных в весенний период. Позже, когда поднимается грубое высокоотравье, копытные покидают эти сообщества.

На более приподнятых местообитаниях на смену высокоотравью приходит ассоциация *Poa longifolia*-*Calamaqrostietum agnifolium* с господством мятлика длиннолистного и вейника тростниковидного, где грубостебельное высокоотравье представлено единичными экземплярами. Занимает южные, юго-восточные и юго-западные склоны выше границы леса, в пределах высот 1950—2300 м над уровнем моря, используются копытными животными в течение всего вегетационного периода, но наиболее интенсивно весной.

Несколько выше (2200—2400 м над у. м.), на крутых южных и восточных склонах описаны луга, отнесенные к субассоциации *P. l. — C. a. vicietosum alpestris*. Господствующим видом сообщества является плотнотравинный злак — овсяница пестрая. Эти склоны рано освобождаются от снега, используются копытными весной, а на «выгревах» часто служат зимними пастбищами. Весной животные поедают злаки с ранней вегетацией: овсяницу пеструю, костер пестрый, овес азиатский, в раннелетний период они переключаются на разнотравье: ветреницу пучковатую, горец мясокрасный, тмин мелколистный.

По западным и северо-восточным многоснежным склонам распространены луга, отнесенные к субассоциации *P. l. — C. a. agrostietosum planifolia*. Преобладают злаки: вейник тростниковидный, полевица плосколистная, очень разнообразен состав разнотравья. Луга отличаются высокой продуктивностью, приурочены к высотам 2100—2300 м над у. м., от

снега освобождаются поздно, обычно во второй-третьей декаде мая. Осенью трава здесь продолжительное время остается зеленой, поэтому основная нагрузка копытными приходится на лето и осень.

Северные долгоснежные местообитания субальпийского пояса представляет субассоциация Н. с. -- *G. g. trollietosum simplicifolius*. Снег здесь сходит в июне, вегетация начинается поздно и копытные перемещаются на эти луга в позднелетний и осенний период, когда трава сообществ, расположенных на южных склонах, теряет свои питательные свойства. К тому же постоянным компонентом фитоценозов является высокопитательный злак — мятлик длиннolistный.

Альпийские луга представляет ассоциация *Miquartia intricata* *Caricetum huetiani* доминанты: овсяница низкая, осока Юта. Занимают, как правило, склоны выше 2300 м над у. м., но иногда по гребням хребтов спускаются в субальпийский пояс до отметки 2100 м. Именно гребни хребтов — «выдува» часто служат местом зимовки копытных, а овсяница низкая и осока Юта, которые сохраняют до 30% зеленых побегов зимой, являются основным кормом. Весной копытные используют молодые побеги этих же видов, в летний период и их рационе преобладает доминирующее разнотравье: колокольчик Биберштейна, тмин кавказский, манжетка кавказская и др.

Северные долгоснежные местообитания альпийского пояса заняты ассоциацией *Hedusaro caucasicae*-*Geranietum dupiosauii* от снега освобождаются в июне, а иногда и позже, используются копытными летом и осенью.

Перемещаясь по территории по сезонам года вслед за изменением состояния разнообразных типов растительных сообществ, копытные обеспечивают свою жизнедеятельность.

Жиготные меняют в течение года не только сообщества, но и поедаемые виды в пределах фитоценоза.

Всего в луговом поясе зафиксировано 198 видов высших растений, 5 видов мхов, 3 вида лишайников. Преобладают виды из семейства сложноцветных, злаковых, бобовых и зонтичных.

Во все периоды года копытные животные отдают предпочтение зеленым растениям. Зимой наличие таких растений снижено до минимума. Зеленые побеги в зиму остаются у овсяниц: пестрой, низкой и бороздчатой, у осоки Юта, подмаренника мутовчатого, горечавки джемилской, пулавки Сосновского, брусники, водяники зимним кормом также слу-

жат мхи и лишайники. Весной основным кормом копытных становятся злаки высокого кормового достоинства и разной вегетации: мятлик длиннолистный, костер пестрый, овсяница пестрая, овсяница низкая, а также осока Юта; они же являются доминантами в фитоценозах. В этот период животные предпочитают молодые растущие побеги. По мере того, как злаки стареют и поднимается разнотравье, копытные переключаются на него, причем в раннелетний период предпочтение отдается видам-доминантам: ветренице лучковатой, которая с большим обилием присутствует почти во всех сообществах; на альпийских лугах — колокольчику Биберштейна, тмину кавказскому, поедаются также виды, присутствующие с небольшим обилием в травостое, мытник, вероника горчавколистная, подмаренник мутовчатый и др.

С середины лета копытные переключаются преимущественно на разнотравье, популяции которого присутствуют в травостое с небольшим обилием, но видовое разнообразие его очень велико (до 40 видов в сообществе). Это позволяет копытным менять поедаемые растения по мере того, как ухудшаются кормовые качества у одних видов и улучшаются у других. Осенью животные часто используют семена растений, а также снова молодые зеленые побеги злаков, которые образуются в результате осеннего кущения.

Таким образом, видовое разнообразие и разнообразие растительных сообществ дает копытным выбор, позволяющий приспособиться к меняющимся условиям среды и тем самым обеспечивает устойчивость подсистемы «растительность — копытные».

Сезонная динамика продукции

Большую роль в территориальном размещении копытных их состоянии и выживаемости играют кормовые запасы, величина которых меняется по сезонам года и по годам.

а) Зимние пастбища.

Зима в высокогорье наиболее продолжительное время года. Она длится около пяти месяцев — с первой декады ноября по март. Это самый сложный период в жизни копытных животных. Основным местом их обитания становится лесной пояс, но единичные животные: самцы туров, серны и даже зубры зимуют в луговом поясе гор. Зубры в высокогорье пасутся на выгривных склонах г. Бамбак, а также на Бурьянистом хребте, причем места зимовок чередуются. Если зимой 1989 года они держались на Бурьянистом хребте около со-

лония, то в 1990 — ближе к границе леса. Так как плотность зубров на зимовках велика, обычно они 3 года не возвращаются на одно и то же место, пока полностью не разложатся экстременты. В теплые дни на «выгрева» поднимаются животные из лесного пояса. Преобладающим кормом на лугах в это время года является ветошь злаков с небольшой примесью зеленых растений. Периодически зимой бывают бесснежными «выгревные» и «выдувные» гребни хребтов: Челепсинского, Бурьянистого, отроги г. Малый Бамбак, отдельные участки Аспидного хребта и отроги г. Джуга, обращенные к р. Аспидной (рис. 7). Площадь, занимаемая зимними пастбищами, в совокупности составляет около 100 га. Запас ветоши на зимних пастбищах колеблется от 5,1 до 12,8 ц/га.

Величина запаса зимних кормов находится в зависимости от погодных условий, особенно глубины снежного покрова. Из десяти лет наблюдений наиболее трудными для копытных были зимы 1982 и 1987 гг. О структуре урожая альпийских лугов мы располагаем данными от 27 ноября 1987 г. Укос взят на плато выше Челепсинского озера, 2650 м над у. м.

Таблица 6

СОСТАВ ТРАВСТОЯ АЛЬПИЙСКИХ ЛУГОВ

Вид растения	В %	в ц/га
Осока Юта (зеленая)	4,2	0,7
Овсяница низкая (зеленая)	7,3	1,0
Пупавка Сосновского (зеленая)	0,1	0,03
Манжетка навиазовская (частично зеленая)	0,3	0,04
Горечавка джемильская (зеленая)	0,5	0,1
Лишайник	0,9	0,13
Ветошь	86,7	11,9
Итого:	100,0	13,9

Как видно из таблицы, при достаточно большом общем запаса продукции — 13,9 ц/га — значительную часть составляет ветошь — 86,7%, на долю зеленой травы приходится 11,4% или 1,8 ц/га — по весу. Зеленая продукция в ноябре составляет 12% от максимального летнего запаса.

б) Весеннее пастбище.

Для весны в высокогорье характерна неустойчивая погода, когда теплые дни сменяются снегопадами и заморозками. Весенний период продолжается с апреля до середины июня. К середине мая склоны южной и восточной экспозиции в обычные годы почти полностью освобождаются от снега. Снег остается по глубоким балкам, а также по северным склонам, где местами проталины занимают до 30% площади, но трава здесь едва тронулась в рост и животными такие участки не посещаются. В благоприятные по погодным условиям годы во второй, а иногда и в первой декаде мая большая часть копытных переходит к выпасу в луговом поясе гор. Такими были 1986, 1989 и 1990 гг.

Весной наиболее богаты молодой травой луга, отнесенные к ассоциациям *Aconito orientale-Heracietum mantegazzinum*, *Poa longifolia Calamagrostietum arundinacea* и другие примыкают к верхней границе леса по склонам южной ориентации и наиболее интенсивно используются самками оленей с молодняком. Урожай зеленой массы таких лугов составляет 4,0—6,9 ц/га. Менее богаты зеленой продукцией луга, отнесенные к субассоциации *P. l. — C. a. vicetosum alpestris*, которые также занимают южные склоны преимущественно в пригребневой части хребтов. На таких лугах ниже по склонам пасутся зубры, выше — туры и серны. На «выгревах», которые используются копытными и в зимний период, зеленая продукция составляет 1,4—2,8 ц/га, на лугах того же типа, но позже, освобождающихся от снега, она бывает меньше — 1,3—1,8 ц/га. Основная часть продукции приходится на ветошь — 50—90%, но в субальпийском поясе олени и зубры весной используют только зеленую траву. На альпийских лугах запас зеленой продукции составляет 0,7—1,1 ц/га, ветоши — 5,5—11,9 ц/га.

Неблагоприятными можно назвать весны 1987 и 1988 гг. Особенно экстремальной для копытных оказалась весна 1987 г., когда обстановка оставалась зимней до конца мая. Таяние снега даже на южных склонах задержалось на 20—25 дней, на такой же срок запоздало начало вегетации растений. Из-за сложной снеговой обстановки большая часть копытных держалась в лесном поясе гор до начала июня и, следовательно, более интенсивным, чем в обычные годы, был пресс на лесную растительность.

Весна 1988 г. также была затяжной и холодной, но более благоприятной, чем весна 1987 г. Вегетация растений началась на 10 дней раньше, чем в 1987 г. и запас зеленой про-

дукции также был выше. Запас зеленой продукции на субальпийских лугах в теплые и затяжные весны может отличаться в 2—3 раза, в альпийском поясе эта разница менее выражена.

Весной местом концентрации копытных являются склоны г. Джуга, обращенные к реке Аспидной. Здесь на площади около 200 га обитает большая часть популяции оленя данного района. Преимущественно это самки с молодым оленем. Они тяготеют к верхней границе леса, который при необходимости служит им убежищем от хищников и непогоды. Ими используется только часть зеленой продукции, излюбленным кормом являются молодые побеги мятлики длиннолистного, гетошь и разнотравье полностью игнорируется. Следует отметить тенденцию к снижению численности оленя на данной территории. Если в 1984 г. здесь обитало 84 особи, то в 1990 г. (25 мая) мы насчитывали только 55. Все самки были без потомства. Зубры, как и олени, весной держатся ближе к лесной опушке. Они предпочитают жесткие корма — молодые побеги плотнoderновинных злаков: овсяницы низкой, типчака и пестрой овсяницы. Весенние запасы корма значительно изменяются по годам. Так как наиболее многочисленной в данном районе является популяция оленя, мы проанализировали запас зеленого корма для этого вида. В таблице 7 дается проективная площадь выделов в соответствии с приведенной картой. Расчетным путем установлено, что искомая площадь для данного района будет на 10,4% больше проективной за счет склонов и складок местности и для весеннего ареала оленя составит 643 га. А запас зеленого корма, избирательно поедаемого оленем, распределился по годам следующим образом: в 1986 г. — 864 ц, в 1988 — 722 ц, в 1989 г. — 952 ц, в 1990 г. — 997 ц и в наиболее неблагоприятном 1987 году — всего 122 ц.

По данным Александрова В. М. (1968), в переводе на воздушно-сухую массу суточная потребность оленя в корме будет около 10 кг. Весной в период отрастания без ущерба для состояния травостоя должно использоваться не более 20% поедаемой массы. Оптимальная нагрузка в 2 последние

десятилетия будет: $N_{86} = \frac{17200}{20 \cdot 10} = 86$ особей,

$N_{87} = \frac{2400}{20 \cdot 10} = 12$ особей, $N_{88} = \frac{14400}{20 \cdot 10} = 72$ особи,

$N_{89} = \frac{19000}{20 \cdot 10} = 95$ особей, $N_{90} = \frac{19800}{20 \cdot 10} = 100$ особей.

**ЗАПАС ЗЕЛЕННОЙ ПРОДУКЦИИ НА ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГАХ
ДЛЯ ОЛЕНЕЙ В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД
(II и III ДЕКАДЫ МАЯ, ВОЗДУШНО-СУХОЙ ВЕС В ц/га).**

Таблица 7

Луга, свободные от снега	№ выделов	Проектная площадь	Год	Последняя зеленая продукция (ц/га)		Год	Поедем, зеленая продукция в ц/га		Год	Поедем, зеленая продукция в ц/га	
				Запас поедем, зеленой продукции (II/га)	Запас поедем, зеленой продукции (III/га)		Запас поедем, зеленой продукции в ц/га	Запас поедем, зеленой продукции в ц/га			
В благоприятные по погодным условиям годы											
Poo longipolii - Calamagrostietum arundinacea vicietosum alpestris	6, 25, 36 (0,5)	109,7	1986	0,4	43,9	1989	0,5	54,8	1990	0,6	65,0
P. l. — C. a. vicietosum alpestris (выгрена)	23, 36 (0,5)	66,7		1,0	66,7		2,5	166,7		2,0	133,4
P. l. — C. a. agrostietosum planifoliae	21, 34, 35, 46	133,0		0,4	53,2		0,2	26,6		0,4	53,2
Poo longifolii — Calamagrostietum arundinacea	7, 33, 44, 47	227,0		2,2	499,4		2,2	499,4		2,3	512,2
Aconito orientale — Heracetum mantegazzianum	40, 42, 43, 45	46,0		2,6	119,6		2,5	115,0		2,8	128,8
ИТОГО:		582,4			782,8			862,5			893,4
В неблагоприятные годы											
Poo longifolii — Calamagrostietum arundinacea	5, 7, 33, 44, 47	235	1987	снег	—	1988	2,4	470,0			
Aconito orientale — Heracetum mantegazzianum	40, 42, 43, 45	46		2,4	110,4		2,4	110,4			
ИТОГО:					110,4			580,4			

**ЗАПАС ЗЕЛЕННОЙ ПРОДУКЦИИ НА ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГАХ
ДЛЯ ТУРОВ И СЕРН В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД
(II и III ДЕКАДЫ МАЯ, ВОЗДУШНО-СУХОЙ ВЕС, В ц/га)**

Луга, свободные от снега	№ выдела	Проективная площадь	Год	Послед. зеленая про- дукция, ц/га		Год	Послед. зеленая про- дукция, ц/га		Год	Послед. зеленая про- дукция, ц/га	
				Запас посе- мой зелен. продукции, ц/га	Запас посе- мой зелен. продукции, ц		Запас посе- мой зелен. продукции, ц	Запас посе- мой зелен. продукции, ц			
В благоприятные по погодным условиям годы											
<i>Minuartia imbricata</i> — <i>Caricetum huetiani</i> (выдувные склоны)	11, 15, 19, 29, 31	59,0	1988	0,7	41,3	1989	0,8	47,2	1990	1,1	64,9
<i>P. l. — C. a. vicietosum alpestris</i>	10, 14, 30, 32	191,0		1,2	229,2		1,3	248,3		1,8	343,8
<i>Poa longifolia</i> — <i>Calamagrostietum arundinacea</i>	34	17,0		0,6	10,2		2,2	37,4		2,0	34,0
ИТОГО:					280,7			332,9			442,7
В неблагоприятные годы											
<i>Minuartia imbricata</i> — <i>Caricetum huetiani</i>	11, 15, 19, 29, 30, 32	59,0	1987	0,3	17,7	1988	0,4	23,6			
<i>P. l. — C. a. vicietosum alpestris</i>	14, 32	191,0	снег	—	—		1,0	191,0			
ИТОГО:					17,7			214,6			

Формула не учитывает сложного динамического процесса прироста травостоя, который интенсивно идет весной и составляет для субальпийских лугов в среднем 0,5 ц на га в сутки, из них на долю поедаемых растений приходится 0,1 ц. Одно временно идет процесс потребления, который отстает от прироста. Поэтому можно допустить, что в благоприятные годы емкость высокогорных лугов во второй и третьей декадах мая составляет 100—120 особей. На экстремальный 1987 год, когда емкость высокогорных лугов снизилась до 12 особей экосистема должна ответить либо снижением численности оленя, либо чрезмерным повреждением древесной растительности.

Весной в альпийском поясе наиболее продуктивны и посещаемы турамы и сернами луга, принадлежащие ассоциации *Minuartio imbricato Caricetum huetianii* вариант: с *Ranunculus oreophilus*.

В этом типе луга нами были проведены учеты продукции на участках, интенсивно используемых сернами и на непосещаемых ими (табл. 9).

Таблица 9

ПРОДУКЦИЯ НИЗКООВСЯНИЦЕВО-ТМИННО-КОЛОКОЛЬЧИКОВОГО АЛЬПИЙСКОГО ЛУГА
(возд.-сух. вес в г с 1 м²)

Наименование растений	Неиспользуемый участок	Используемый участок
Ветошь злаков	89,7	49,5
Овсяница низкая	3,2	0,7
Осока Юта	3,7	2,6
Брусника	7,3	5,0
Разнотравье	0,5	0,5
Мох	0,5	0,3
Лишайник	0,8	—

Как видно из таблицы 9, серны весной интенсивно используют ветошь (съедено 55%), съедены также растения, зимующие с зелеными листьями: овсяница низкая, осока печальная, много свежих поедой брусники. Проективная площадь пастбищ, свободных от снега весной, используемых турамы и частично сернами, составляет 267 га (табл. 3), с поправкой на крутизну склонов она будет 295 га, а запас зеленой продукции соответственно в 1986 г. — 310 ц, в 1987 г. —

20 ц, в 1988 г. — 217 ц, в 1989 г. — 368 ц, в 1990 г. — 488 ц. Пользуясь выше приведенной формулой можно рассчитать оптимальную нагрузку на пастбища, при условии, что используется только зеленая трава. По данным Котова В. А. (1968) тур потребляет в сутки 8 кг травы в воздушно-сухом состоянии. Согласно расчетам: $N_{30} = 39$ особей, $N_{37} = 2$ особи, $N_{40} = 46$ особей, $N_{60} = 60$ особей. В действительности, в благоприятные весны здесь держится до 160 особей туров и серн. Следовательно, в отличие от оленя, тур и серна весной интенсивно используют ветошь, о чем говорят данные таблицы.

в) Летние пастбища.

Лето в высокогорье короткое и прохладное. Начало его — средняя дата прекращения заморозков, что характерно для второй декады июня. Конец мая, начало июня — период наиболее интенсивного роста трав, количество зеленой продукции за месяц на влажных субальпийских лугах возрастает в 30—40 раз, на ксерофильных — в 5—15 раз, на альпийских лугах в 5—10 раз. Одновременно с ростом также интенсивно идет процесс разложения ветоши. На субальпийских лугах ее запасы снижаются в 6—7 раз, на альпийских в 2—3 раза. В начале лета (II декада июня) все виды копытных имеют возможность использовать питательную зеленую траву высокогорных лугов. В то же время раннелетние запасы зеленой продукции существенно изменяются по годам. Например, на «оленьих» пастбищах в 1986 и 1989 г. он был соответственно в 2,7; 2,8 раза больше, чем в 1987 г.

По данным Абатурова В. Д. (1984), изъятие 60—70% надземной фитомассы, когда растения уже окрепли, соответствует допустимому (табл. 5). Рассчитываем по вышеприведенной формуле нагрузку оленей на пастбища во второй декаде июня, $N = \frac{1225 \cdot 100}{10 \cdot 20} = 3112$ особей, т. е. по сравнению с весенним периодом кормовая емкость лугов даже в самые неблагоприятные годы возрастает в 30 раз. Если весной предпочтение отдается злакам, то в начале лета чаще встречаются поеди разнотравья. Особенно излюбленным кормом являются цветы ветреницы пучковатой, цветение которой в это время достигает максимума. Охотно поедаются цветы мытника Вильгельма, вегетативные побеги вики горной.

**ЗАПАС ЗЕЛЕННОЙ ПРОДУКЦИИ ДЛЯ ОЛЕНЕЙ
НА ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГАХ В РАНИЕЛЕТНИЙ ПЕРИОД
(II ДЕКАДА ИЮНЯ, ВОЗДУШНО-СУХОЙ ВЕС В ц/га)**

Тип луга	Проективная площадь, (га)		Год	Поедаемая продукция в ц/га		Год	Запас поедомой продукции в ц		Год	Поедаемая продукция в ц/га		Год	Запас поедомой продукции в ц	
	Непоедаемая продукция, (%)	Год		Поедаемая продукция в ц/га	Запас поедомой продукции в ц		Год	Поедаемая продукция в ц/га		Запас поедомой продукции в ц				
<i>P. l. — C. a. vicetosum alpestris</i>	369	12,5	1986	13,9	5129,1	1987	3,4	1234,6	1988	9,5	3505,5	1989	15,9	5867,1
<i>P. l. — C. a. vicetosum alpestris</i> (выгрева)	172	12,0		17,2	2958,4		4,7	808,4		8,7	1496,4		14,2	244,4
<i>P. l. — C. a. agrostietosum planifolia</i>	852	24,0		16,8	14313,6		5,9	5026,8		13,0	11076,0		17,8	15165,6
<i>Aconito orientale — Heracleetum mantegazzianum</i>	149	12,5		10,3	1534,7		12,1	1802,9		11,2	1668,8		10,5	1564,6
					23935,0			8892,7			17748,7			25059,6

**ЗАПАС ЗЕЛЕННОГО КОРМА ДЛЯ ТУРОВ И СЕРН
НА ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГАХ В РАНИЕЛЕТНИЙ ПЕРИОД
(11 ДЕКАДА ИЮНЯ, ВОЗДУШНО-СУХОЙ ВЕС В ц/га)**

Тип луга	Проективная площадь, га	Год	Поедаемая продукция, ц/га		Год	Поедаемая продукция, в ц/га		Год	Поедаемая продукция, в ц/га		Год	Поедаемая продукция, ц	
			Запас поеда- емой про- дукции в ц	в ц		Запас поеда- емой про- дукции в ц	в ц		Запас поеда- емой про- дукции в ц	в ц			
<i>Minuartia imbricata</i> — <i>Caricetum huetiani</i>	304	1986	7,1	2158	1987	3,3	1603,2	1988	5,9	1793,6	1989	8,0	2432
<i>M. i.</i> — <i>C. h.</i> вариант <i>C. Ranunculus oreophilus</i>			5,1	1065,9		2,2	459,8		4,2	877,8		8,8	1212,3
<i>M. i.</i> — <i>C. h.</i> вариант <i>C. Oxytropis kubanensis</i>	236		2,1	495,6		снег			1,8	424,8		2,3	542,8
<i>M. i.</i> — <i>C. m.</i> вариант <i>C. Salix arbuscula</i>	100		3,6	360		снег			3,0	300,0		4,1	410,0
ИТОГО:				4079,5			1463,0			3396,2			4597,0

Аналогичные расчеты можно сделать для туров и серн, которые концентрируются в начале лета в альпийском поясе гор. Расчет дается для самого низкоурожайного 1987 г.

(табл. 11):
$$H = \frac{1024 \cdot 100}{8 \cdot 20} = 640 \text{ особей.}$$
 Фактически

же самая максимальная численность по данным учета 1986 г. — 343 тура и 73 серны. Отсюда можно заключить, что запасы корма на высокогорно-луговых пастбищах в раннелетний период не лимитирует численность копытных животных. В начале лета наиболее выражена территориальная дифференциация и практически отсутствует конкуренция, так как копытные имеют в изобилии высокопитательный корм.

Летом прирост зеленой продукции замедляется и в течение месяца — с середины июня до середины июля зеленая масса на субальпийских лугах возрастает в 2—3 раза, на альпийских — в 1,5—2,5 раза, т. е. процесс нарастания идет в десятки раз медленнее, чем весной. Максимальной величины запас зеленой продукции на субальпийских лугах достигает во второй декаде июля, на альпийских — в первой декаде августа. Но в этот период определяющим для копытных является не запас зеленой продукции, а ее питательная ценность, которая начинает ухудшаться вслед за достижением растительным сообществом максимального цветения (II декада июля). Этот процесс раньше происходит на склонах южной экспозиции. И, несмотря на изобилие кормов, копытные начинают затрачивать энергию на поиски питательных растений. Часть животных перемещается на северные склоны, на луга, отнесенные к субассоциации — *H. c. — G. g. troilifoliosum ranunculinus* в субальпийском поясе и *Hedusago caucasicae — Geranietum gymnocauli* — в альпийском. На этих лугах, как и весной, снова можно встретить совместный выпас копытных животных разных видов, т. е. возрастает конкуренция. Второй декадой августа в высокогорье кончается лето.

г) Осенние пастбища.

Осень в высокогорье начинается с первыми заморозками (третья декада августа) и продолжается до первой декады ноября, когда устойчивыми становятся морозы. За этот период мы располагаем лишь фрагментарными данными. Для осени характерно преобладание деструкционных процессов — отмирание идет более интенсивно, чем прирост. На субальпийских лугах уже в третьей декаде августа зеленая продукция уменьшается в 1,3—1,6 раза по сравнению с

максимальным значением, в сентябре она снижается в 2,5—3,0 раза. Наиболее резкий скачок наблюдается от сентября к октябрю, когда продукция убывает в 16—19 раз по сравнению с максимумом и соответственно резко возрастает масса ветоши. В альпике процесс отмирания проходит медленно. В третьей декаде августа запас зеленой продукции остается на уровне максимума, в сентябре снижается в 2,5 раза, в октябре — в 7 раз. Пребывание копытных в высокогорье осенью определяется погодными условиями. Копытные избирательно в этот период поедают зеленые растения.

Таким образом, исходя из запасов корма по сезонам года, можно заключить, что конкуренция за пищу между копытными может существовать зимой, весной и осенью. Наиболее широкий спектр кормов и, следовательно, отсутствие конкуренции отмечено в начале лета (июнь), в июле, с ухудшением питательной ценности трав, она вновь обостряется. Особенно выражены эти процессы в неблагоприятные по погодным условиям годы.

Роль химизма растений в территориальном размещении копытных

При изучении функционирования экосистем до последнего времени слабо разработана химическая основа трофических связей. Между тем, биогенная миграция веществ в экосистемах относится к числу фундаментальных механизмов функционирования биосферы живого покрова Земли и отдельных сообществ живых организмов.

Изучение Д. А. Криволицким, А. Д. Покаржевским (1988) роли животных в биогенной миграции элементов, проведенные в экосистемах Центрально-Черноземного заповедника показали, что азот и его соединения (белки, аминокислоты), как и фосфор, являются элементами, определяющими трофическую структуру сообществ животных.

Зеленые растения высокогорных лугов служат прекрасным источником легкодоступных питательных веществ для копытных животных.

В сухом веществе высококачественной молодой травы содержится 20—24% протеина, 18—22% клетчатки, 4—6% жира, 44—45% безазотистых экстрактивных веществ (БЭВ) и 9—11% минеральных веществ.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГОВ

Время, место отбора образца, тип луга (высота над уровнем моря)	Вид растения	Содержание в % к воздушно-сыхому весу										
		вода гигро-скопич.	сухое вещество	зола	органиче-ское в-во	протеин	Жир	клетчатка	БЭВ	Са	Р	Са/Р
Зимние пастбища												
10.02.90 Челюскинский хребет,	Овешница	11,7	88,3	4,5	83,8	9,4	1,9	29,6	42,9	0,40	0,15	2,6
Альпийский луг —	низкая Осока Юга	10,6	89,4	6,0	83,4	8,9	1,5	32,1	40,9	0,52	0,19	2,9
	Ветошь	10,9	89,1	5,1	83,9	6,0	1,3	38,9	39,7	0,44	0,21	2,1
(пастбище оленя, 2200)												
Бурьянистый хребет, Альпийский луг —												
(пастбище зубра, 2350)	Ветошь	12,63	18,37	3,9	83,5	6,1	2,1	33,9	41,3	0,45	0,16	2,8
Весенние пастбища												
24.05.90 Сылон к р. Аспидная, Субальпийский луг.	Мятлик длин- нолистный, молодые побе- ги (поеди оленя)	14,1	85,9	7,4	78,5	26,8	2,1	20,9	28,7	0,19	0,41	0,5
(1950)												
(2250)	Мятлик длинно- листный, нос- тер пестрый, молодые побе- ги (поеди тура)	18,8	81,1	7,0	74,1	27,6	4,3	16,8	25,4	0,31	0,54	0,5

Склон к р. Аспидная	Овсяница пест- рая, молодые побеги (посди зубра)	17,5	82,5	5,0	77,5	18,8	3,5	20,2	35,0	0,24	0,44	0,6
(2150)		Летние пастбища										
3.07.90	Овсяница пест- рая	11,1	88,9	6,8	82,1	17,6	3,0	25,8	35,9	0,29	0,65	0,4
Седловина Аспидного хребта,	Мятлик длинно- лиственный	12,74	87,8	5,5	82,3	17,8	2,4	20,1	41,8	0,46	0,38	0,8
(совместный выпас серн и оленей, 2300)	Герань голо- стебельная	11,2	88,8	8,2	80,7	23,1	3,0	12,9	41,7	1,0	0,8	1,2
	Лютик горный	13,1	86,9	9,1	77,8	20,0	3,6	14,7	39,5	1,2	0,7	1,6
	Горец мясо- красный	13,6	86,4	6,8	79,6	21,3	2,8	18,5	37,0	0,9	0,6	1,4
	Незабудка альпийская	14,5	85,5	7,4	78,1	23,6	1,8	21,8	30,9	0,8	0,7	1,0
23.07.88	Злаки	12,1	87,9	5,8	82,1	8,6	4,0	26,6	43,0	0,3	0,2	1,5
Порт-Артур	Щучка дерни- стая, посди	11,4	88,6	5,5	83,1	11,4	6,8	30,6	34,3	0,28	0,3	0,9
Субальпийский луг	Чемерита Лобеля (посди)	15,6	84,4	10,3	74,1	6,7	3,8	24,5	38,9	1,7	0,3	5,4
(пастбище зубра, 2100)												

Зеленые растения содержат экстрогенные вещества, которые повышают репродуктивные качества самцов и самок, ускоряют рост молодняка, животные получают необходимые питательные вещества и комплекс витаминов. Анализ поведения копытных показывает чуткую реакцию животных на качественные химические изменения, происходящие в кормовых растениях.

В зимний период у копытных нет выбора, ими используется та часть территории высокогорных лугов, которая свободна от снега. По данным химического анализа (табл. 12) зимой копытные имеют не только небольшие площади пастбищ, но и корм с относительно низкой питательной ценностью. Согласно стандартам, содержание протеина должно быть не менее 5—9%, а содержание клетчатки не превышать 28—33%. Как видно из таблицы, ветошь, которая составляет основу зимнего корма, едва отвечает этим требованиям. Очевидно копытные в зимний период находятся на скудном пайке и питание частично идет за счет внутренних запасов организма, обусловленных состоянием летне-осенних пастбищ.

Весной, с появлением молодой травы, ситуация резко меняется. Одновременно с расширением границ высокогорных пастбищ возрастает питательная ценность растений. У копытных появляется выбор и они концентрируются на лугах с большей продуктивностью и высокой питательностью трав. Высокая плотность копытных весной наблюдается на южных склонах, где одновременно могут выпасаться зубры, олени, туры, серны.

Период наиболее интенсивного роста плода, приходящийся на последние недели беременности и период быстрого роста молодых животных в первые недели жизни обычно совпадают со временем наиболее высокой питательности трав (май, июль).

Химический анализ избирательно поедаемых копытными растений позволяет сделать заключение, что весной наибольшую погрешность все виды копытных испытывают в перевариваемом белке. Оленем поедаются молодые побеги мятлика длиннолистного с содержанием протеина 26,8%, уровень его превышает запас в зимних кормах в 3—5 раз, характерно высокое содержание фосфора и оптимальное отношение содержания кальция к фосфору (не превышающее 2) что определяет высокий уровень поедаемости растений. Меньше весной олень нуждается в жире и безазотистых экстрактив-

ных веществах (БЭВ), основную часть которых составляют сахара и крахмал.

Высокий уровень протенна отмечен в растениях поедаемых туром (27,6%), но эти животные предпочитают пастбища с высоким содержанием кальция, количество которого возрастает с увеличением высоты над уровнем моря. Подобным пастбищам отдают предпочтение самцы оленя, которые, как правило, держатся выше, чем самки с молодым оленем. Это связано с интенсивным отращиванием рогов, на 45% состоящих из органических, главным образом, белковых веществ, на 50% из фосфорно-кислых солей кальция, на 5% из других солей. Пребывание самцов оленя в верхних поясах гор объясняется тем, что травостой здесь по своему химизму как раз наиболее отвечает их потребности при отращивании рогов.

Зубр весной, хотя и использует те же склоны, но предпочитает другой вид злака — молодые побеги овсяницы пестрой, содержащей достаточное количество протеина — 18,8% и наряду с этим более высокое, чем на оленьих пастбищах запасы жира и безазотистых экстрактивных веществ.

Таким образом, различные потребности в химических элементах способствуют территориальному перераспределению копытных, что снижает уровень конкуренции за пищевые ресурсы и повышает устойчивость экосистемы. Как правило, наибольшее количество белков содержится в молодых растениях, по мере старения содержание их непрерывно снижается, аналогично снижается содержание витаминов, содержание клетчатки в связи с образованием из нее опорных структур увеличивается по мере роста и старения растений. В связи с тем, что время вступления в вегетацию и начало цветения у различных видов трав не совпадает, вершины их питательной ценности приходится на разные сроки. Это позволяет копытным в той же последовательности менять поедаемые растения. Если в мае в питании копытных преобладают злаки и осоки, то в июне спектр кормов значительно расширяется и обогащается разнотравьем. Излюбленным кормом копытных становится ветреница пучковатая — доминант многих раскитительных сообществ, как субальпийского, так и альпийского пояса. Содержание протенна у этого вида составляет 16,8%, жира — 4,1%, БЭВ — 44,2%, клетчатки — 14,1%. Одновременно с увеличением продукции высокогорных лугов снижается питательная ценность растений и в июле — августе при изобилии зеленой массы, копытным приходится затрачивать все больше энергии на поиски растений с опти-

мальным содержанием питательных веществ. В июле копытные перемещаются преимущественно на северные склоны, которые поздно освобождаются от снега. Предпочитаемыми становятся голостебельногераниевые и сиббальдиевые луга с высоким содержанием протеина, сахаров (БЭВ) и оптимальным соотношением кальция и фосфора. На таких лугах наблюдался совместный выпас оленей и серн. В конце июля зубр начинает избирательно поедать луговик дернистый. Данные химического анализа показали, что это растение с высоким содержанием жира. Одновременно зубр охотно поедает чемерицу Лобеля. Оказалось, что это растение имеет высокое содержание минеральных веществ, особенно кальция.

Из выше сказанного следует, что весной копытные наибольшую потребность испытывают в белках, в летний период одновременно с высокой потребностью в белках, у животных возникает требование к содержанию сахаров, а в конце лета предпочтение отдается растениям с высоким содержанием жира.

Переход копытных животных из лугового пояса в лесной приурочен к совпадающей с осенними заморозками перегруппировке питательных веществ в растительном покрове, в скачкообразном повышении кормовой ценности коры (Куражковский, Криницкий, 1956).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Высокогорно-луговые фитоценозы обладают эндогенным ритмом продукционно-деструкционных процессов общим для разных типов лугов.

2. Наибольшую ценность для копытных представляет зеленая масса, величина которой возрастает от весны до конца июля — начала августа, затем снижается, зависит от типа луга, а также температурных условий и глубины залегания снежного покрова весной.

3. Копытные на стационаре распределены не равномерно, а скоплениями — «пятнами» и сконцентрированы на территории с более продуктивным и высокопитательным травостоем, причём последнее является определяющим.

4. Питательная ценность травостоя лугов зависит от типа фитоценоза и снижается от ранних фаз развития к более поздним. Конкуренция за пищу между копытными существует зимой, весной и вновь обостряется в июле, с ухудшением

качества корма. Наиболее благоприятным является ранне-летний период.

5. Факторами, обеспечивающими устойчивость подсистемы «растительность — копытные» являются:

а) биологическое разнообразие растительных сообществ и видов растений, дающее копытным такой выбор, который позволяет им адаптироваться к меняющимся условиям среды;

б) наличие видов-доминантов с ранней вегетацией и высокой питательной ценностью, совпадающее с наиболее ответственным репродуктивным периодом в жизни копытных животных;

в) индивидуальное варьирование потребности различных видов копытных в химических элементах, приводящее к специализации в потреблении разных видов растений или к выпасу на разной высоте над уровнем моря, что снижает уровень конкуренции в экстремальных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б. Д. Млекопитающие как компонент экосистем. М., Наука, 1984, с. 25 — 26.
- Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., Наука, 1969, с. 69 — 115.
- Александров В. Н. Экология кавказского оленя. Тр. Кавказского гос. заповедника, вып. X, М., Лесная промышленность, 1968, с. 95 — 200.
- Голгофская К. Ю. Рост населения диких копытных и состояние кормовых угодий Кавказского заповедника. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1970, № 4, с. 18 — 30.
- Котов В. А. Кубанский тур, его экология и хозяйственное значение. Тр. Кавказского гос. заповедника, вып. X, М., Лесная промышленность, 1968, с. 201 — 293.
- Краснитский М. М. Проблемы заповедного дела. М., Лесная промышленность, 1983, с. 51 — 52.
- Куражковский Ю. Н., Крицкий В. В. Химизм кормов и изучение питания растительноядных животных. Тр. Воронежского гос. заповедника, Воронеж, 1956, с. 43 — 60.
- Кривошукский Д. А., Покаржевский А. Д. Микробальное звено в трофических цепях. Экология № 5, 1988, с. 10 — 20.
- Мишнев В. Г. Заповедники и принципы жесткой резервации территорий. Бот. журн., 1984, т. 69, № 8, с. 1106 — 1113.
- Николаевская Е. М. Морфометрические карты рельефа. Методические указания по проектированию и составлению комплексных научно-справочных атласов, вып. 4. М., 1966, с. 30 — 32.
- Спирidonov А. И. Геоморфологическое картографирование. М., Недра, 1975, с. 125.
- Справочник по сенокосам и пастбищам. М., Колос, 1966, с. 384.
- Pimlott D. Wolf control in Canada. — *Canad. Audubon*, 1961, 23, № 2 — 3, p. 145 — 152.