

Состав и видовое богатство фитогруппировок подвижных осыпей альпийского пояса северо-западного Кавказа

В.В. Акатов, Т.В. Акатова

По признаку интенсивности межвидовых взаимодействий выделяют два типа биологических сообществ: с интенсивными межвидовыми взаимодействиями (*interactive community*) и неинтенсивными взаимодействиями (*non-interactive community*) (Cornell, 1993). В формировании первых значительную роль играют межпопуляционные взаимодействия, а скорость иммиграции новых видов зависит от числа уже присутствующих в них. У вторых – влияние этого фактора ограничено, и динамика численности популяций каждого вида не зависит от других видов. По мнению Конелла (Cornell, 1993), сообщества с неинтенсивными биотическими взаимодействиями чаще формируются в экстремальных условиях среды, где локальные вымирания видов являются более следствием абиотических флуктуаций, чем конкуренции или истребления хищниками. Применительно к сообществам растений они, по-видимому, соответствуют фитоценозам с абиотической S- и R- моделям организации (Миркин, Наумова, 1998), или неассоциированным фитогруппировкам в понимании Б.Н. Норина (1987).

В альпийском поясе Большого Кавказа такие группировки имеют широкое распространение на подвижных и неподвижных осыпях, скалах, каменистых и щебнистых склонах, моренах, вторично-обнаженных субстратах. При этом они являются как стадиями формирования сомкнутой растительности, так и климаксами в крайних условиях существования (Шхагапсоев, 1986; Норин, 1987). Несмотря на их относительно невысокое видовое богатство, такие группировки включают удивительно большое число редких и эндемичных видов растений (Куранова, 1999) и поэтому требуют особого внимания. Однако на данный момент времени информация о растительности первично- и вторично-обнаженных субстратов альпийского пояса Северо-Западного Кавказа очень ограничена и имеет общий характер (Альпер, 1960; Куранова, 1998, 1999 и некоторые другие). Применительно к территории Кавказского заповедника необходимы более точ-

ные данные о локальной и региональной встречаемости петрофитных видов, разнообразии формируемых ими группировок, их видовом богатстве и приуроченности к различным местообитаниям. Целью настоящей работы является характеристика с указанных выше позиций одной из наиболее интересных групп альпийских облигатных петрофитов - гляреофитов, населяющих подвижные осыпи района исследований.

Объекты, материал и методика

Сбор фактического материала осуществлялся на 11 высокогорных массивах Северо-Западного Кавказа, расположенных в пределах Кавказского заповедника либо в непосредственной близости от его границы. Четыре из них сложены карбонатными горными породами (г. Дженту, бас. р. Большая Лаба; г. Ятыргварта, бас. р. Малая Лаба; г. Оштен и г. Пшехо-Су, бас. р. Белая); четыре - породами гранитного ряда (горы Магишо, Алоус, Дзитаку и Северный Псеашха, бас. р. Малая Лаба) и три - глинистыми сланцами (горы Тыбга, Атамажи и Абаго, бас. р. Белая). На каждом высокогорном массиве на однородных участках подвижных осыпей, в зависимости от широты распространения фитогруппировок, было выполнено от 1 до 13 геоботанических описаний. По одному описанию было выполнено на г. Ятыргварта и г. Тыбга, два - на г. Алоус. На массивах Магишо, Дзитаку и Северный Псеашха подвижные осыпи, заселенные сосудистыми растениями выявить не удалось. На остальных массивах было сделано от 8 до 13 описаний. Общее количество обследованных осыпей с присутствием фитогруппировок составило 13, выполненных описаний - 45.

Описания выполнялись на площадках 25 м², в пределах которых регулярным способом закладывались 10 площадок по 0,5 м². На большой и каждой маленькой площадках оценивалось общее проективное покрытие растений, отмечались виды, выборочно определялось число особей. При анализе фактического материала использовались традиционные методы флористического и фитоценологического анализа. Встречаемость видов на больших площадках рассматривалась нами как региональная, а на маленьких - как локальная. Классификация фитогруппировок выполнялась на основе флористического подхода методом табличной обработки описаний Браун-Бланке (Миркин, Розенберг, 1978).

Результаты и обсуждение

Подвижные осыпи имеют широкое распространение в альпийском поясе (2400-3000 м над у.м.) Северо-Западного Кавказа. Как тип местообитаний они характеризуются весьма жестким режимом условий среды: ограниченным числом микроместообитаний, пригодных для произрастания растений, низким содержанием биогенных элементов в подстиляющем осыпь мелкозем, высокой частотой нарушений, длительным залеганием снежного покрова, сильной изменчивостью температуры в суточном и годичном циклах (Шагапсов, 1984; Куранова, 1998). Все это обуславливает открытый характер расположенных на них фитогруппировок. Как показали результаты наших исследований в пределах обследованного района их проективное покрытие обычно не превышает 10 - 15%, число особей на участках $0,5 \text{ м}^2$ - 60-90, число видов на участках 25 м^2 - 9. Более высоким видовым богатством характеризуются группировки осыпей, сформированных карбонатными породами (2-9 видов), меньшим - глинистыми сланцами и гранитами (1-5 видов).

Общее число видов, выявленных нами на подвижных осынях в районе исследований, составило 29. Из них к облигатным гляреофитам можно отнести 11 видов (*Veronica minuta*, *Dentaria bipinnata*, *Corydalis alpestris*, *Chaerophyllum humile*, *Scrophularia ruprechtii*, *Saxifraga mollis*, *Oxyria digina*, *Iberis taurica*, *Valeriana jelenevskiyi*, *Thlaspi pumilum*, *Lamium tomentosum*), к факультативным гляреофитам - 11 (*Galium brachyphyllum*, *Cruciata rugosa*, *Cruciata valentinae*, *Alopecurus glacialis*, *Minuartia imbricata*, *Alyssum trichostachyum*, *Poa alpina*, *Arabis caucasica*, *Eunomia rotundifolia*, *Jurinea depressa*, *Senecio taraxacifolius*), к адаптированным элементам - 5 (*Veronica gentianoides*, *Myosotis alpestris*, *Cerastium polymorphum*, *Viola caucasica*, *Silene ruprechtii*), к случайным - 2 (*Ranunculus oreophilus*, *Cardamine uliginosa*). Среди облигатных гляреофитов 6 видов (55%) являются эндемиами, среди факультативных гляреофитов - 6 видов (55%), среди адаптированных и случайных элементов - 2 вида (28%).

Наибольшее число видов подвижных осыпей выявлено на известняковых горных массивах (26 или 90% флоры), 9 (31%) видов - на сланцевых и 5 (17%) - на гранитных массивах. 11 видов облигатных и факультативных гляреофитов (50% от общего их числа) встречены только на карбонатных осынях, 1 (4.5%) - на сланцевых и 2 (9%) - на

гранитных. Соответственно оригинальность флоры гляреофитов известняковых массивов составляет 58%, сланцевых - 12.5%, гранитных - 33%.

С целью оценки ценотического разнообразия осыпных фитогруппировок Кавказского заповедника и сопредельных территорий геоботанические описания были обработаны методом Браун-Бланке. В результате анализа были выделены 7 групп диагностических видов, характеризующихся сходным распределением по обследованным местообитаниям. По их соотношению 45 геоботанических описаний были объединены в 6 групп, соответствующих определенным типам и вариантам фитогруппировок, характеристика которых представлена в таблице 2. Так как в настоящее время точное определение синтаксономического статуса фитогруппировок затруднено (это станет возможным после накопления значительного числа описаний из разных районов Кавказа), их обозначение производилось по наиболее характерному виду.

Фитогруппировки с *Corydalis alpestris* характеризуются присутствием диагностической группы, включающей три вида облигатных гляреофитов (*Dentaria bipinnata*, *Corydalis alpestris*, *Chaerophyllum humile*). Распространены на подвижных осыпях альпийского пояса, сформированных каонатными и сланцевыми породами. Общее число видов, зафиксированных в описаниях группировок этого типа составило 25, то есть 89% осыпной флоры. На основе присутствия видов других диагностических групп фитогруппировки данного типа разделены на 4 варианта.

Первый вариант диагностируется присутствием в описаниях *Lanium tomentosum* и *Alyssum trichostachyum*. Группировки этого варианта описаны на известняковых массивах Оштен и Пшехо-Су, где они занимают осыпные склоны различной экспозиции крутизной 30-35°. Проективное покрытие группировок варьирует от 0.1 до 15%; число видов на площадках 25 м² - от 3 до 9. Ценофлора этого варианта является наиболее богатой по сравнению с ценофлорами других типов и вариантов. Она включает 18 видов, из которых 7 (39%) являются эндемиками. Наиболее высокой локальной и региональной встречаемостью в этих группировках характеризуется *Dentaria bipinnata*, *Corydalis alpestris*, *Chaerophyllum humile*. Среди редких видов- гляреофитов, приуроченных только к данному варианту, следует отметить *Iberis taurica*, *Galium brachyphyllum*, *Cruciata rugosa*.

Таблица I

**Синтетическая таблица выделенных типов и вариантов
фитоаггруппировок подвижных осыпей**

Типы фитоаггруппировок	I				II	III
	1	2	3	4		
Варианты фитоаггруппировок	1	2	3	4	4	2
Количество описаний	15	7	10	7	4	2
Диагностические виды						
<i>Chaerophyllum humile</i> (Энд.)	12/69	1/20	10/39	4/15		
<i>Dentaria bipinnata</i> (Энд.)	15/80		10/99	7/79		
<i>Corydalis alpestris</i>	14/59	7/53	10/93	5/59		
<i>Lamium tomentosum</i>	11/47					
<i>Alyssum trichostachyum</i> (Энд.)	6/26					
<i>Arabis caucasica</i> (Энд.)	1/10	5/16				
<i>Thlaspi pumilum</i> (Энд.)			3/17			
<i>Veronica minuta</i> (Энд.)					4/58	
<i>Oxyria digina</i>						2/40
<i>Senecio taraxacifolius</i>						2/30
Прочие виды						
<i>Saxifraga mollis</i>	1/10					
<i>Cerastium polymorphum</i> (Энд.)	3/13	7/100				
<i>Minuartia imbricata</i> (Энд.)		2/10				
<i>Myosotis alpestris</i>	4/13	1/5				
<i>Alopecurus glacialis</i>		4/10	5/50			
<i>Poa alpina</i>	2/10	1/10	4/18			
<i>Scrophularia ruprechtii</i>	4/25	5/20		2/10		2/35
<i>Ranunculus oreophilus</i>	3/20		6/19	2/13		
<i>Jurinea depressa</i>	5/20		4/10	1/15	2/10	
<i>Viola caucasica</i> (Энд.)						
<i>Veronica gentianoides</i>				3/15	3/17	2/35
<i>Valeriana jelenevskiyi</i> (Энд.)						
<i>Eunomia rotundifolia</i> (Энд.)	1/10		1/40	3/12		2/35
<i>Silene ruprechtii</i>	1/20		1/10			
<i>Galium brachyphyllum</i>	1/10		2/20			
<i>Cruciata rugosa</i> (Энд.)	1/10					
<i>Cruciata valentinae</i> (Энд.)						
<i>Cardamine uliginosa</i>		1/70				
<i>Iberis taurica</i> (Энд.)	3/50	1/50				

Примечание. Цифры в поле графика характеризуют: в числителе - число описаний, в которых был встречен вид, в знаменателе - его среднюю локальную встречаемость.

Второй вариант характеризуется присутствием и высокой встречаемостью в описаниях петрофитного вида *Arabis caucasica*. Группировки этого варианта описаны на подвижных осыпях гор Пшехо-Су и Ятыргварта, расположенных на крутых (29-35°) северных и северо-западных склонах с длительным залеганием снежного покрова. Проективное покрытие группировок составляет 3-15%. Видовое богатство ниже, чем у группировок первого варианта - 2-6 видов на 25 м². Общее число видов - 10, из которых три (30%) являются эндемиками. Наиболее высокой локальной и региональной встречаемостью характеризуются *Saxifraga mollis* и *Corydalis alpestris*.

Третий вариант диагностируется присутствием весьма редкого гляреофитного вида *Thlaspi pumilum* (во флоре заповедника Р.М. Семагиной (1999) этот вид приводится также только для бассейна Большой Лабы), а также отсутствием диагностических видов других вариантов. Фитогруппировки расположены на крутых осыпных склонах разной экспозиции известнякового массива Дженту. Высота расположения описанных группировок - 2400-2450 м над у. м. Их проективное покрытие составляет 3-9%. Локальное видовое богатство - 3-9 видов. Общее число видов в описаниях - 11, среди которых 6 эндемиков (55%). Наиболее высокую локальную и региональную встречаемость имеют *Dentaria bipinnata* и *Corydalis alpestris*. В связи с тем, что присутствие на подвижных осыпях только г. Дженту *Thlaspi pumilum*, *Valeriana jelenevskyi*, *Viola caucasica* и, в свою очередь, отсутствие здесь ряда петрофитов, встреченных на массивах Оштен и Пшехо-Су, может быть связано не столько с особенностями условий местообитаний, сколько с трудностями их распространения по изолированным осыпям и массивам, не исключено, что данный вариант группировок является не экологическим, а географическим.

Четвертый вариант характеризуется присутствием трех диагностических видов типа (*Dentaria bipinnata*, *Corydalis alpestris*, *Chaerophyllum humile*) и отсутствием диагностических видов других вариантов. Объединяет фитогруппировки, описанные на осыпных склонах гор Абаго и Тыбга, сформированных глинистыми сланцами. Распространены на крутых (уклон склона 27-33°), подвижных осыпях в пределах высот 2300-2700 м. Проективное пок-

рытие - 0.5-9%, видовое богатство - 1-5 видов. Общее число видов, зафиксированных во всех описаниях этой группы, составило 7, среди которых четыре эндемика (57%). Наиболее высокую локальную и региональную встречаемость имеет *Dentaria bipinnata*, несколько реже встречается *Corydalis alpestris*. Встречаемость других видов существенно ниже.

Фитогруппировки с *Veronica minuta* включают только три петрофитных вида (*Veronica minuta*, *Minuartia imbricata*, *Saxifraga mollis*), первые два из которых (66% от общего числа) - эндеми. Распространены на подвижных сланцевых осыпях западной экспозиции г. Атамажи (высота 2500-2600 м над у. м., уклон склона около 33°. Проективное покрытие группировок варьирует от 0.1 до 3%; число видов на площадках 25 м² - от 1 до 3. Наиболее высокую локальную встречаемость имеет диагностический вид *Veronica minuta*, который кроме горы Атамажи в пределах Кавказского заповедника был встречен нами только на неподвижных гранитовых осыпях г. Магишо. Два других вида имеют более широкое распространение на других обследованных высокогорных массивах, причем как известняковых, так и сланцевых.. Характерной особенностью данного типа группировок является отсутствие в них трех диагностических видов фитогруппировок второго типа (с *Corydalis alpestris*). Возможно, что данное явление связано преимущественно с феноменом пятнистого распределения видов по изолированным местообитаниям, и поэтому нельзя исключить предположения, что этот тип группировок является географическим вариантом предыдущего типа.

Фитогруппировки с *Oxyria digyna* описаны на высоте 2420 м над ур. м на крутых (36°) подвижных осыпях северо-западной экспозиции гранитного массива Алоус. Они характеризуются двумя диагностическими видами *Oxyria digyna* и *Senecio taraxacifolius*, которые чрезвычайно редко встречаются на осыпях, сформированных карбонатными и сланцевыми горными породами (при этом, *Oxyria digyna* был неоднократно встречен нами на долгоснежных щебнистых склонах и моренах гор Оштен и Пшехо-Су). Проективное покрытие группировок очень низкое (0.1-0.5%), локальное богатство составляет 4, 5 видов, их общее число равно пяти, эндемичные виды отсутствуют.

Представляет интерес сопоставить видовой состав и богатство выделенных нами фитоагрегировок с группировками подвижных осыпей, описанными в других районах Северного Кавказа. В частности, нами было сделано 10 описаний группировок сосудистых растений на подвижных осыпях южных и западных склонов г. Кивнхох (бассейн реки Алагир), входящей в систему Скалистого хребта, сложенного известняковыми породами. Высота над уровнем моря – 2665–2800 м; уклон склона – 28–30°, проективное покрытие растений – 0.1–12%, число видов на 25 м² варьирует от 2 до 9. Наибольшую региональную и локальную встречаемость имеют *Dentaria bipinnata* (100 и 88% соответственно), *Corydalis alpestris* – 80(48)%, *Chaerophyllum humile* – 60(42)%, *Cerastium polymorphum* – 70(66)%, *Saxifraga mollis* – 60(33)%, *Delphinium caucasicum* – 50(10)%. Меньшей встречаемостью характеризуются *Myosotis alpestris*, *Viola caucasica*, *Scrophularia ruprechtii*. Общее число выявленных видов равно 10. Как следует из охарактеризованных описаний, по своему богатству и составу эти группировки очень близки к фитоагрегировкам первого типа, сформированным на известняковых массивах Северо-Западного Кавказа. Основной отличительной особенностью является присутствие в них *Delphinium caucasicum*, который, впрочем, указан и для флоры заповедника, но как очень редкий вид (Семагина, 1999).

Еще 14 описаний растительных группировок мы сделали на подвижных осыпях гранитных массивов Мусостан и Каштантан (бассейн р. Черек-Безенгийский, Кабардино-Балкарский высокогорный заповедник). Описания были выполнены на северных и восточных крутых склонах в интервале высот 2500–2700 м над ур. м. Общее число выявленных видов составило 16, число видов на 25 м² – 5–12. Наибольшую региональную и локальную встречаемость имеют: *Chaerophyllum humile*, *Saxifraga mollis*, *Oxyria digyna*, *Lamium tomentosum*, *Arabis caucasica*, *Poa alpina*. Менее часто встречаются: *Scrophularia ruprechtii*, *Alopecurus glacialis*, *Senecio karjaginii*. Редко: *Corydalis alpestris* и *Veronica minuta*.

Как видно, четыре из перечисленных видов являются диагностическими для всех трех типов фитоагрегировок, выделенных нами на основе материала по Северо-Западному Кавказу и еще два – для двух вариантов фитоагрегировок первого типа. Данный факт

указывает на близость видового состава региональных ценофлор подвижных осыпей альпийского пояса Кавказа, сформированных горными породами разных типов, и на существенную роль в распределении гляреофитов изоляции осыпных местообитаний или высокогорных массивов в целом. Об этом же свидетельствует распределение числа видов облигатных гляреофитов по обследованным массивам (горы Тыбга и Ятыргварта - 1 вид из 13, Атамажи и Алоус - по два вида, Дженту - 6, Ппехо-Су - 5, Оштен - 7 видов), а также структура константности видов ценофлоры - 18 (68%) из них имеет константность (региональную встречаемость) менее 20% и только 2 (7%) - более 60%.

Выполненный нами с использованием метода иммитационного моделирования анализ факторов варьирования богатства локальных флор осыпных местообитаний (то есть флор отдельных осыпей и массивов) также подтвердил это предположение. Его результаты свидетельствуют, что оно определяется как условиями среды (типом горной породы, высотой расположения над уровнем моря, крутизной и экспозицией склона, подвижностью субстрата), так и степенью изоляции конкретных осыпей и высокогорных массивов. В среднем для всех обследованных участков роль локальных (условия среды) и региональных (островной эффект) факторов в формировании богатства их локальных флор примерно равна, однако это соотношение существенно варьирует на разных типах осыпных местообитаний. В частности, для группировок карбонатных осыпей оно составляет 30 и 70% соответственно (Акатов и др., 2002).

Что касается эволюционной полночленности региональных ценофлор, то, как показал анализ, соотношения локального видового богатства и размера ценофлор растительных группировок подвижных осыпей с другими типами высокогорных сообществ (альпийскими и субальпийскими лугами и пустошами, альпийскими коврами, группировками эпигейных мхов и лишайников), их, несмотря на флористическую бедность, можно считать эволюционно полночленными или близкими к этому состоянию, то есть хорошо соответствующими современной видовой емкости среды (Акатов и др., 2001; Акатов и др., в печати).

Заключение

Таким образом, фитогруппировки подвижных осыпей альпийского пояса Северо-Западного Кавказа характеризуются очень низким видовым богатством, обусловленным воздействием как локальных, так и региональных факторов. Они включают небольшой набор в основном специализированных видов, значительная часть которых является эндемиками и имеет неравномерное распределение по осыпям, сформированным разными горными породами, а также по конкретным, преимущественно изолированным друг от друга, осыпным местообитаниям и высокогорным массивам. Последнее позволяет выделить на флористической основе три типа и несколько, главным образом географических, вариантов этих фитогруппировок, которые должны уточняться по мере накопления фактического материала по различным районам Кавказа. Наибольшим видовым богатством, размером ценофлоры и количеством эндемичных видов характеризуются фитогруппировки осыпей известняковых массивов и, в первую очередь, г. Општен. Они же включают в свой состав наибольшее число редких видов: *Galium brachyphyllum*, *Cruciata rugosa* (энд.), *Iberis taurica*, *Valeriana jelenevskyi*, *Eunomia rotundifolia*. Фитогруппировки сланцевых осыпей менее богаты и оригинальны и включают лишь один вид с высокой эволюционной значимостью (*Veronica minuta*). Наиболее бедными по видовому богатству и составу эндемичных и редких видов в пределах заповедника являются группировки, сформированные на породах гранитного ряда. Причем большая часть подвижных осыпей этого типа вообще не заселена сосудистыми растениями.

Работа выполнялась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 00-04-48802, 02-04-06282).

Литература

Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Видовой фонд и локальное видовое богатство осыпных растительных группировок альпийского пояса Большого Кавказа // Изв. Вузов. Сев.-Кавк. Рег. Естественные науки. 2002. № 2. С.68-72.

Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Об эволюционной полнотности видовых фондов современных растительных

сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа // Журн. общ. биологии (в печати).

Акатов В.В., Акатова Т.В., Чсфранов С.Г., Ескин Н.Б. К вопросу об эволюционной полночленности высокогорных растительных сообществ Большого Кавказа // Тезисы III Межд. конф. Нальчик: Каб-Балк. ун.-т, 2001. С. 3,4.

Альпер В.Н. Краткий очерк флоры и растительности известнякового массива Фишта и Оштена // Труды Кавказского госзаповедника. Вып. 6. 1960. С. 3-56.

Куранова Н.Г. Петрофиты Лагонакского нагорья (Западный Кавказ) // Труды МШУ, 1998. С. 1999-203.

Куранова Н.Г. Об эндемичных элементах Лагонакского нагорья // Изв. ЦСИ МГТИ. Вып 2. Майкоп, 1999. С. 97-99.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978. 212 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.

Норин Б.Н. Эдификатор, интегральная (комплексная) фитоценологическая система, агрегация, фитоценоз, растительность и растительный покров - дискуссионные вопросы теории фитоценологии // Ботан. журн. 1987. Т. 79. № 11. С. 1427-1436.

Семагина Р.Н. Сосудистые растения Кавказского заповедника (Аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников. Вып. 76. М., 1999. С. 5-104.

Шагагансоев С.Х. Флора и особенности формирования растительного покрова в субнивальном поясе Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника // Изв. СКЦ ВШ. Естест. науки. 1986. № 2. С. 104-108.

Cornell H.V. Unsaturated patterns in species assemblage: the role of regional processes in setting local species richness // Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Chicago. 1993. P. 243-253.