

Состав и видовое богатство растительных сообществ высокогорных лугов и пустошей Кавказского заповедника и сопредельных территорий

В.В. Акатов, Т.В.Акатова., Н.Б.Ескин

Несмотря на длительный период изучения фитоценозов субальпийских среднетравных лугов и альпийских низкотравных лугов и пустошей, широко распространенных в высокогорной зоне Кавказского заповедника и на сопредельных с ним территориях, их состав и видовое богатство не часто становились предметом специального анализа в научных публикациях (Введенский, 1939; Шифферс, 1953; Альпер, 1960; Алтухов, 1967, 1985; Семагина, 1992, 1994; Акатов, 1995, 1997, 1998; Акатов, Акатова, 1999, 2002; Акатова, Ескин, 2002). Такая ситуация и особенно отсутствие количественных данных об особенностях пространственного распределения видового богатства этих сообществ существенно ограничивает возможности организации мониторинговых исследований, разработки схемы зоологического зонирования территории заповедника и рекомендаций по оптимизации его границ и системы охраны. Восполнение этого пробела является целью данной работы. В связи с тем, что проблема влияния антропогенных факторов на сообщества высокогорных лугов и пустошей заповедника уже рассматривалась нами ранее (Акатов, Акатова, 1991, 2002), объектом анализа в настоящей публикации будут только естественные или слабо трансформированные высокогорные фитоценозы.

Материал и методика

В основу работы положены результаты многолетних исследований авторов (1988 – 2002 гг.), которые были проведены в бассейнах рек Белая, Большая и Малая Лаба, Шахе и Мзымта на двадцати изолированных и неизолированных высокогорных массивах Главного, Боккового и Передового хребтов в пределах Кавказского заповедника и на сопредельных с ним территориях (хребет Малый Бамбак, г. Большой Тхач, г. Ачишхо). Изолированные массивы (г. Ачишхо, г. Хуко, хребет Пшекиш и др.) отделены от других высокогорных массивов и хребтов лесными участками протяженностью от 0,68 до 12 км. К неизолированным относятся высокогорные массивы, связанные между собой

«коридорами» высокогорной травянистой растительности, а если и разделенные участком леса, то ширина этого участка не превышает 100 м.

На каждом массиве на основе физиономических и флористических признаков, а также признаков местообитания были выделены 1-6 фитоценозов высокогорных лугов (общее количество субальпийских фитоценозов - 36, альпийских - 45). В пределах каждого фитоценоза на 25 площадках по 16 м², заложенных регулярным способом, были выполнены геоботанические описания. На основе собранного таким образом фактического материала (81 фитоценоз, 2025 описаний) были определены следующие показатели: S_{400} - общее число видов сосудистых растений, зарегистрированных на 25 площадках по 16 м², то есть на площади 400 м², S_{16} - среднее число видов на площадках размером 16 м²; S_{400}/S_{16} - показатель, оценивающий относительный уровень видовой полнотности пространственно однородных участков фитоценозов (Акатов, 1995, 1999); R - число заселенных видом субальпийских и альпийских фитоценозов.

С целью изучения видового состава и богатства мохово-лишайниковых группировок альпийских лугов и пустошей в пределах 15 фитоценозов на участках площадью 25 м² было отобрано по 25 проб мхов и лишайников с площадок 0,1 м² (общее число проб - 375). В связи с незначительной ролью мхов и особенно лишайников в формировании фитоценозов субальпийских среднетравных лугов, бриологическое и лишайнологическое изучение этих сообществ ограничилось их осмотром и сбором образцов для выявления общего видового списка.

Состав и видовое богатство сообществ субальпийских среднетравных лугов

В соответствии с единственной публикацией, касающейся синтаксономии субальпийской растительности Западного Кавказа, основанной на флористических критериях (Семагина, 1992), фитоценозы субальпийских среднетравных лугов относятся к ассоциации *Poa longifoliae* - *Calamagrostietum arundinaceae* Semagina 1992 и классу *Nardo* - *Colluntea*. Девять из десяти диагностических видов ассоциации были зарегистрированы в описанных нами фитоценозах, а восемь характеризуются высокими значениями R (табл. 2). В пределах ассоциации Р.Н. Семагиной (1992) выделено 3 субассоциации, которые образуют экологический ряд по степени обеспеченности вла-

гой: 1) наиболее обеспеченная влагой субассоциация *P.l. – C. a. agrostietosum planifolia* – встречается по западным и северо-восточным склонам; 2) *P.l. – C. a. typicum* – занимает склоны южной ориентации и характеризуется средним уровнем увлажнения, на нижнем пределе примыкает к высокотравью или верхней границе леса; 3) *P.l. – C. a. vicietosum alpestris* распространена по южным и восточным склонам на высоте 2200–2400 м над ур. м., обязательным компонентом субассоциации является ксероморфный злак *Festuca varia* (= *F. woronowii*).

В классификационных схемах, основанных на доминантно-физиономическом подходе, среднетравные луга относятся к нескольким группам формаций (тишам лугов) (Введенский, 1939; Шиффере, 1953; Альпер, 1960; Алтухов, 1985), большинство из которых имеют широкое распространение на Кавказе, простираясь от западной до восточной его части. Однако видовой состав этих сообществ с увеличением континентальности климата изменяется в сторону ксерофитизации (Шиффере, 1953). Работы по синтаксономии субальпийских лугов, основанной на флористических критериях, для центрального и восточного районов Кавказа за редким исключением (Цепкова, 1987; Коротков, Цепкова, 1991) в литературе отсутствуют.

В Кавказском заповеднике субальпийские луга распространены в пределах 1700–2400 м над уровнем моря. Они занимают склоны различной крутизны и экспозиции, сформированные как силикатными, так и карбонатными горными породами. Общее проективное покрытие описанных фитоценозов варьирует преимущественно от 95 до 100%. Степень каменистости местообитаний в основном не превышает 1%. Основными доминирующими видами являются *Calamagrostis arundinacea* (в 38% описанных фитоценозов) и *Festuca woronowii* (12%), в 21% фитоценозов эти виды являются содоминантами. Реже доминирует *Brachypodium pinnatum*, а в 26% фитоценозов явное преобладание одного или двух видов не выражено. Среди мхов наиболее обильными являются *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Abietinella abietina*. Из лишайников было встречено 5 видов: *Cladonia chlorophaea*, *C. ruxidata*, *Parmelia rufescens*, *Solorina saccata* и *Cetraria islandica*. Они приурочены преимущественно к сухим прогреваемым склонам с доминированием в травянистом ярусе *Festuca woronowii* и проективным покрытием менее 100%.

Видовое богатство фитоценозов субальпийских среднетравных лугов варьирует от 41 до 113 видов на площади 400 м² и от 14,8 до 51,4 вида на участках с площадью 16 м². В пределах Кавказского заповедника, а возможно и на Кавказе в целом, это наиболее богатые видами растительные сообщества. Результаты анализа связи значений S_{16} с параметрами, характеризующими местообитания этих сообществ, методом коллигации (Генес, 1967, по: Нешатаев, 1987) представлены в табл. 1. Значения коэффициента коллигации выше единицы (выделены жирным шрифтом) указывают на существенную связь между классом видового богатства и ступенями факторов среды. Они свидетельствуют, что высокое видовое богатство субальпийских лугов положительно связано с крутыми склонами и карбонатными горными породами. Зависимость между видовым богатством и экспозицией склона неопределенна.

Таблица 1

Зависимость видового богатства фитоценозов среднетравных лугов от некоторых факторов среды

S_{16}	Факторы							
	экспозиция			крутизна склона, град.			горная порода	
	Ю	З, В	С	0-9	10-19	>19	К	С
15-33	0,94	1,33	1,13	-	1,36	0,49	0,29	1,32
34-42	1,18	1,25	0	-	1,70	0,38	0,32	1,30
42-50	0,94	0,56	1,70	-	0	1,89	2,35	0,39

Примечание. Экспозиция склона: Ю – южная, С – северная, З – западная, В – восточная; горные породы: С – силикатные, К – карбонатные.

Связь между числом видов на 400 м² и особенностями местообитаний имеет примерно тот же характер, однако значения этого параметра зависят не только от локальных факторов среды, но и от региональных (изоляция) и исторических (возраст сообществ, скорость флорогенеза) процессов (Акатов, 1999; Акатов, Акатова, 1999; Акатов и др., 2001; Акатов и др., 2002, в печати), которые обуславливают видовую неполноценность растительных сообществ.

Как показывают результаты наших исследований, между уровнем полночленности (S_{400}/S_{16}) и площадью изолированных высокогорных массивов, которые занимают анализируемые субальпийские луга, существует значительная связь. Так, фитоценозы субальпийских среднетравных лугов крупного изолированного массива - Лагонакское

нагорье (191 км²) - можно считать практически полночленными, в то время как степень неполночленности у некоторых сообществ, расположенных на массивах площадью 3 - 40 км² (массивы Трю-Ятыргварта и Кут-Малая Чура, хребет Пшекиш, г. Ачишхо) составляет 11-26%, а у массивов площадью 0.01-3 км² (г. Хуко, г. Бзыке, хребет Армянский) - 26-40% (Акатов, 1999; Акатов, Акатова, 1999).

Однако неполночленность высокогорных фитоценозов может быть связана не только с их изоляцией, но и с незавершенностью эволюционного формирования или нарушениями, связанными с ледниковым циклом. Несмотря на то, что большинство ботаников считают высокогорную флору Большого Кавказа исторически древней, сформированной в основном в третичном периоде (Толмачев, 1948, 1958; Федоров, 1952; Колаковский, 1958, 1991, 2000; Харадзе, 1965, 1969; Долуханов, 1966; Галушко, 1976 и другие), существует точка зрения о незавершенности процессов видообразования и расселения видов в высокогорной зоне Кавказа и в настоящее время (Гроссгейм, 1936; Долуханов, 1966; Куранова, 1999). Это подразумевает существование эволюционно неполночленных некоторых, а возможно, и многих высокогорных растительных сообществ. В частности, сопоставление уровня полночленности региональных видовых фондов (под видовым фондом понимают число видов, произрастающих в регионе и потенциально способных обитать в сообществах определенного типа) высокогорных фитоценозов неизолированных массивов показало, что высоким уровнем эволюционной полночленности характеризуются относительно маловидовые ветвиновые и разнотравно-ветвиновые луга, а также многовидовые субальпийские пестроовсянищевые луга, сформированные на карбонатных горных породах. Пестроовсянищевые луга, сформированные на силикатных породах, характеризуются в среднем более низким уровнем полночленности (на 15-25%). (Акатов и др., 2001; Акатов и др., в печати). Более высокий уровень полночленности пестроовсянищевых лугов, сформированных на карбонатных породах, по сравнению с аналогичными лугами на силикатных породах не является неожиданностью, так как на высокую специфичность и значительное богатство именно известняковых флор неоднократно обращали внимание многие исследователи (Малеев, 1941; Колаковский, 1958, 1991, 2000; Долуханов, 1966; Галушко, 1976; Сохадзе, 1982; Куранова, 1999, и др.). По мнению В.П. Малеева (1941),

приуроченность многих видов только к известняковым массивам объясняется не только их экологией, но и причинами флорогенетического порядка, в частности большей древностью этих массивов по сравнению с массивами Главного Кавказского хребта. А.И. Галушко придерживается сходной точки зрения. Он считает, что этот феномен может быть связан как с древностью карбонатных пород на Кавказе, так и со значительной разобщенностью известняковых хребтов и массивов, которая была выражена уже с верхнего плиоцена и способствовала активному формированию новых видов (Галушко, 1976).

Общее число видов растений, зарегистрированных в 36 фитоценозах субальпийских среднетравных лугов (900 описаний), составляет 335. Из них 5 видов лишайников, 29 видов мохообразных и 301 вид папоротникообразных и семенных растений, что составляет 24% флоры сосудистых растений заповедника (Семагина, 2001). Из сосудистых растений один вид является споровым - *Diphasiastrum alpinum* (Сем. *Lycopodiaceae*), к семенным растениям относится 300 видов. Наиболее крупными семействами семенных растений являются: *Asteraceae* – 56 видов, *Poaceae* – 32, *Apiaceae* – 23, *Fabaceae* – 22, *Caryophyllaceae* – 15, *Scrophulariaceae* – 14, *Rosaceae* – 13, *Ranunculaceae* – 11, *Lamiaceae* – 10, *Cyperaceae* – 10; наиболее крупными родами: *Aconitum* – 6 видов, *Carex* – 6, *Cirsium* – 5, *Cerastium* – 5. Ведущими семействами у мохообразных являются *Thuidiaceae*, *Polytrichaceae*, *Dicranaceae*, *Mniaceae*, которые содержат по 3 вида. Среди сосудистых растений значительную роль играют виды с кавказским, бореальным и ксерофильным типами ареалов, среди мохообразных преобладают бореальные голарктические виды.

Распределение константности видов сосудистых растений имеет следующий вид: 62% видов ценофлоры характеризуются низкой константностью (встречены в 1-20% обследованных фитоценозов); 31% видов имеют среднюю константность и 7% – высокую, т.е. встречаются в 81-100% фитоценозов. К числу видов с низкой константностью для фитоценозов среднетравных лугов и редко встречающихся в других типах местообитаний можно отнести лишь несколько: *Astrantia colchica* (эндем, найден в пределах описанных фитоценозов на г. Большой Тхач и массиве Грю-Ятыргварта), *Aetheopappus vvedenskii* (эндем, хр. Аспидный, г. Прогонная, массив Грю-Ятыргварта), *Campanula trautvetteri* (эндем, г. Большой Тхач), *Galium calcareum*

(Лагонакское нагорье). В целом же характер распределения константности видов среднетравных лугов свидетельствует о внутренней дифференцированности асс. *Poo longifoliae* - *Calamagrostietum arundinaceae* Semagina 1992 и возможности выделения в ее пределах типов фитоценозов более низкого синтаксономического уровня.

Для расчленения совокупности описанных фитоценозов на более гомогенные группы (типы) и оценки, таким образом, ценотического разнообразия субальпийских среднетравных лугов, воспользуемся методом табличной обработки описаний Браун–Бланке (Миркин, Розенберг, 1978). Результаты анализа, представленные в таблице 2, свидетельствуют о наличии 4 групп диагностических видов.

Первая группа (*Ranunculus oreophilus*, *Plantago saxatilis* и др.) включает 10 видов, более характерных для альпийских фитоценозов. Вторая - включает альпийско-субальпийские, а также верхне-субальпийские виды, предпочитающие относительно сухие и малоснежные местообитания (*Polygala alpicola*, *Carex tristis*, *Coeloglossum viride*, *Aconitum pubiceps*, *Festuca valesiaca* и др.). Виды третьей группы (*Trollius ranunculinus*, *Trisetum flavescens*, *Cirsium simplex*), напротив, предпочитают более многоснежные и влажные местообитания, а четвертой – влажные местообитания верхней границы леса (*Doronicum macrophyllum*, *Carex caucasica*, *Brachypodium pinnatum*).

Общее число диагностических видов равно 28, что составляет 9,2% от числа видов, зарегистрированных в описанных субальпийских сообществах. Основными факторами их распределения являются температура, влажность и мощность снежного покрова. Характер горной породы не имеет большого значения. По соотношению групп диагностических видов можно выделить четыре типа фитоценозов.

Фитоценозы первого типа (**сообщество с *Ranunculus oreophilus***) характеризуются присутствием диагностических видов первой и второй групп. Они приурочены к крутым выпуклым или ровным склонам преимущественно южной ориентации на верхнем пределе субальпийского пояса. Сообщества характеризуются высокой встречаемостью основных эдификаторов разнотравных лугов: *Calamagrostis arundinacea* и *Festuca woronowii*. Эти же виды являются доминантами или содоминантами. Характерной особенностью фитоценозов данного типа является проективное покрытие менее 100% и высокое видовое богатство. Число видов на участках площадью 400 м² варьирует от

75 до 113 видов (среднее – 91,8 вида), а на участках площадью 16 м² – от 40,2 до 54,1 вида (среднее – 46,3 вида). Наиболее богатые видами фитоценозы расположены на склонах хребта Абадзеш (Лагопакское нагорье) – до 113 видов на 400 м², г. Абаго – до 102 видов и г. Большой Тхач – до 98 видов. В соответствии с классификацией Е.В. Шифферс (1953), сообщества данного типа могут быть отнесены к лугово-пустошным ассоциациям вейниковых, нестроовсяничковых, а также переходных между ними лугов.

Фитоценозы второго типа (**сообщество с *Carex huetiana***) характеризуются преобладанием видов второй группы. Как и фитоценозы первого типа, они занимают ровные или выпуклые склоны преимущественно южной ориентации. При этом они расположены несколько ниже и, в среднем, на менее крутых склонах. В этот тип объединены сомкнутые сообщества, характеризующиеся высокой встречаемостью или доминированием *Calamagrostis arundinacea* и *Festuca woronowii* и средним видовым богатством. Значения S_{400} варьирует от 54 до 93 видов, S_{16} – от 28,8 до 44,5 видов. Фитоценозы с максимальным для данного типа числом видов расположены на г. Тыбга (93 вида на 400 м²), хребте Аспидный (84 вида) и г. Большой Тхач (82 вида). Наиболее бедные видами сообщества описаны на хребтах Армянский (54 вида на 400 м²) и Пшекиш (62 вида). Оба хребта являются изолированными и низкое видовое богатство расположенных на них фитоценозов в значительной мере связано с островным эффектом (Акатов, Акатова, 1999; Акатов, 1999).

Фитоценозы третьего типа (**сообщество с *Trollius ranunculinus***) характеризуются присутствием диагностических видов третьей группы и малой представленностью других групп. Они приурочены к влажным ровным склонам и западинам различной ориентации и крутизны со значительным снегонакоплением. Характеризуются незначительным участием в травостое *Festuca woronowii* и доминированием преимущественно *Calamagrostis arundinacea*. Общее проективное покрытие варьирует от 84 до 100%, видовое богатство на участках площадью 400 м² – от 41 до 88 видов, на участках 16 м² – от 14,8 до 41,7 вида. Максимальное количество видов выявлено на г. Прогонная (88 видов на 400 м²) и г. Большой Тхач (74 вида), минимальное – на изолированных и небольших по площади массивах: Хуко (38 видов), Бзыке (42), Малая Чура (46).

Таблица 2

**Синтетическая таблица выделенных типов фитоценозов
асс. *Poa longifolia*-*Calamagrostietum arundinaceae***

Виды	Типы фитоценозов			
	1	2	3	4
1	2	3	4	5
Д.В. ассоциации				
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	V	V	V	V
<i>Geranium sylvaticum</i>	V	V	V	V
<i>Knautia montana</i>	V	V	V	IV
<i>Cephalaria gigantea</i>	IV	IV	V	V
<i>Pedicularis condensata</i>	IV	IV	V	V
<i>Poa longifolia</i>	IV	IV	V	IV
<i>Cruciata laevipes</i>	IV	IV	III	V
<i>Linum hypericifolium</i>	IV	V	III	IV
<i>Chaerophyllum millefolium</i>	III	III	I	I
Д.В. типов фитоценозов				
<i>Ranunculus oreophilus</i>	V	I	I	-
<i>Plantago saxatilis</i>	IV	I	-	-
<i>Anthemis sosnovskyana</i>	V	II	I	I
<i>Alchemilla caucasica</i>	V	I	I	-
<i>Alyssum trichostachyum</i>	III	I	I	I
<i>Campanula biebersteiniana</i>	IV	I	-	-
<i>Anthyllis variegata</i>	IV	I	I	-
<i>Gentiana oschtenica</i>	IV	I	-	-
<i>Onobrychis biebersteinii</i>	III	I	I	-
<i>Gentiana dshimilensis</i>	IV	II	I	-
<i>Polygala alpica</i>	V	IV	II	III
<i>Carex huetiana</i>	IV	IV	II	-
<i>Coeloglossum viride</i>	IV	III	I	I
<i>Taraxacum confusum</i>	IV	III	-	I
<i>Aconitum pubiceps</i>	III	III	I	I
<i>Phleum montanum</i>	II	III	I	III
<i>Viola oreades</i>	III	III	I	-
<i>Lathyrus cyaneus</i>	III	II	-	-
<i>Silene ruprechtii</i>	IV	III	I	I
<i>Festuca valesiaca</i>	III	II	I	-
<i>Seseli alpinum</i>	IV	IV	I	II
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	IV	III	I	I
<i>Trollius ranunculimus</i>	II	III	IV	IV
<i>Trisetum flavescens</i>	I	III	IV	IV
<i>Cirsium simplex</i>	II	II	IV	II
<i>Doronicum macrophyllum</i>	I	I	II	V
<i>Carex caucasica</i>	-	II	I	V
<i>Brachypodium pinnatum</i>	I	-	I	IV

1	2	3	4	5
Прочие виды				
<i>Stachys macrantha</i>	V	V	V	V
<i>Bistorta carnea</i>	V	V	V	V
<i>Gentiana septemfida</i>	V	V	V	IV
<i>Ranunculus caucasicus</i>	V	V	V	V
<i>Veronica gentianoides</i>	V	V	V	V
<i>Astrantia maxima</i>	IV	V	V	IV

Фитоценозы четвертого типа (**сообщество с *Doronicum macrophyllum***) характеризуются высокой представленностью третьей и четвертой диагностических групп. Они занимают влажные склоны у верхней границы леса. Общее покрытие варьирует от 92 до 100%, видовое богатство относительно высокое ($S_{400} = 66 - 105$, $S_{16} = 29.1 - 48.3$). Наиболее богатые видами сообщества описаны на Лагонакском нагорье (98, 105 видов), наиболее бедные на хребте Пастбище Абаго (65 - 71 вид). Многие фитоценозы характеризуются отсутствием доминирующих видов и по классификации Е.В. Шифферс (1953) могут быть отнесены к субальпийскому разнотравью.

Синтаксономия сообществ высокогорных лугов и пустошей, а, соответственно, установление ранга выделенных четырех типов фитоценозов не является целью нашей работы. Однако мы можем предположить, что они являются вариантами двух субассоциаций ассоциации *Poa longifoliae* – *Calamagrostietum arundinaceae* Semagina 1992, диагностируемых видами второй и третьей групп. Субассоциации, выделенные Р.Н. Семагиной (1992), если сопоставление проводится по набору диагностических видов, нами не подтверждаются. По особенностям распространения и набору доминирующих видов выделенные нами первые два типа фитоценозов близки к субассоциации *P.l. – C. a. vicetosum alpestris*, а третий и четвертый типы к субассоциациям *P.l. – C. a. agrostietosum planifolia* и *P.l. – C. a. typicum*.

Состав и видовое богатство сообществ альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей

Сообщества альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей характеризуются высоким флористическим сходством, общностью происхождения (Шифферс, 1953) и занимают однотипные местообитания. По В.Г. Онипченко и др. в пределах

Западного Кавказа (бассейн реки Теберда) они объединяются в ассоциацию *Pediculari chroorrhynchae-Eritrichietum caucasicum Minaeva 1987* в рамках союза *Anemonion speciosae Minaeva 1987* и класса *Caricetea curvulae Br.-Bl. 1948* (Онипченко и др., 1987). Р.Н. Семагина (1992) объединила их в ассоциацию *Minuartio imbricata-Caricetum huetiana Semagina 1992*, которую отнесла к классу *Elyno-Seslerietea Br.-Bl. 1948* (бассейны рек Белая и Малая Лаба). Описанные нами альпийские фитоценозы содержат значительное число характерных видов обеих ассоциаций (16 из 23 в первом случае и 7 из 7 во втором), и это свидетельствует, что речь идет об одной ассоциации либо о ее географических вариантах. Поэтому, принимая во внимание принцип приоритетности, мы склонны (до проведения специального анализа данной проблемы) отнести описанные сообщества к асс. *Pediculari chroorrhynchae-Eritrichietum caucasicum Minaeva 1987*.

Сходные ассоциации (а возможно, другие географические варианты все того же синтаксона) широко распространены в других (центральных и восточных) районах Кавказа (Бедошвили, 1987, 1988; Цепкова, 1986, 1987). В классификационных схемах, основанных на физиономическом подходе, сообщества альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей Кавказского заповедника обычно относят к нескольким синтаксонам уровня не ниже формации (Введенский, 1939; Шифферс, 1953; Альпер, 1960; Алтухов, 1985 и др.). По данным Е.В. Шифферс (1953), большинство из них встречаются от северо-западной части Кавказа до Дагестана. Лишь мелкоосочники с доминированием *Carex huetiana* распространены преимущественно в западной более влажной и несколько более сниженной части высокогорий.

На территории Кавказского заповедника фитоценозы альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей распространены в пределах высот от 1900 до 2700 м над ур. м. на северо-западе (бассейн реки Белая) и от 2400 до 3000 м на юго-востоке (бассейн реки Большая Лаба), где они занимают мало-снежные вышуклые склоны различной крутизны и экспозиции, а также гребни хребтов и платообразные поверхности.

Общее проективное покрытие описанных нами фитоценозов варьирует от 70 до 100% и в значительной мере опреде-

ляется степенью каменистости субстрата, которая меняется от 0 до 30 %. Проклевное покрытие лишайников варьирует от 6 до 70%, но чаще составляет 20-40%. Оно выше на склонах малой и средней крутизны и почти не зависит от их экспозиции. Покрытие мхов варьирует от 1 до 40%, достигая максимума на склонах средней крутизны северной и западной экспозиции. Среди сосудистых растений доминируют преимущественно три вида: *Festuca ovina* (в 50% фитоценозов), *Carex tristis* (в 26%) и *C. huetiana* (в 8%). Эти же виды чаще всего являются и содоминантами. Более редко, обычно на карбонатных породах, в качестве доминантов или содоминантов выступают *Lupinaster polyphyllus*, *Kobresia persica* и *K. schoenoides*. На отдельных участках фитоценозов высокого обилия могут достигать *Campanula biebersteini*, *Astragalus levieri*, *Empetrum caucasicum*, *Alchemilla caucasica* и некоторые другие. Среди лишайников наибольшее покрытие имеют *Cetraria islandica* и *C. nivalis*, *C. ericetorum*, *Cladonia subrangiformis*, *Cl. arbuscula*; среди мхов - *Rhytidium rugosum*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. Соотношение содоминирующих видов и состав сообществ слабо меняются по годам несмотря на значительные колебания погодных условий в альпийском поясе (Онипченко, 1987; Акатов, Акатова, 1992).

Альпийские низкотравные луга и лишайниковые пустоши характеризуются относительно высоким локальным видовым богатством, обусловленным конкуренцией за существенные ресурсы в условиях бедных местообитаний (Онипченко, Семенова, 1988). Богатство сосудистых растений варьирует от 31 до 84 видов на площади 400 м² и от 15.7 до 55.1 вида на участках с площадью 16 м², что существенно выше, чем у других альпийских сообществ и лишь немного уступает видовому богатству сосудистых растений субальпийских среднетравных лугов. Кроме того, в сложении фитоценозов данного типа принимает участие значительное число видов растений других систематических групп - мхов и лишайников. Видовое богатство моховых группировок составляет от 12 до 27 видов на 25 м² (от 1 до 12 на 0.1 м²), лишайниковых - от 8 до 28 видов на 25 м² (от 1 до 18 на 0.1 м²) (Акатова, Ескин, 2002). Общее богатство споровых растений варьирует от 22 до 51 вида на 25 м², что сопоставимо

с видовым богатством сосудистых растений примерно на такой же площади.

Результаты анализа связи между видовым богатством сосудистых растений альпийских фитоценозов на 16 м² и значениями параметров, характеризующих их местообитания, методом коллигации (Генес, 1967, по: Нешагаев, 1987) представлены в таблице 3. Они свидетельствуют, что альпийские луга и пустоши имеют наибольшее богатство сосудистых растений на крутых, каменистых склонах южной и промежуточной экспозиции, сложенных известняками. Наименьшее - на плато, гребнях хребтов или склонах северной экспозиции со сплошным почвенным покровом на силикатных горных породах. В связи с тем, что альпийские фитоценозы редко представлены на небольших по площади изолированных горных массивах, влияние островного эффекта на варьирование их видового богатства (S_{200}) в целом не велико. В то же время, сопоставление степени полнотности региональных видовых фондов сообществ альпийских лугов и пустошей с сообществами долгоснежных местообитаний, субальпийских среднетравных лугов и с фитоагрегировками подвижных осейшей неизолированных или крупных изолированных массивов показало относительную эволюционную неполнотность первых, уровень которой, однако существенно зависит от локального богатства этих сообществ. Так наиболее высоким уровнем неполнотности (около 40%) характеризуются региональные видовые фонды фитоценозов альпийских лугов и пустошей с высоким локальным видовым богатством ($S_{16} > 40$ видов). Средним уровнем неполнотности (15 - 25%) - сообществ со средним видовым богатством ($25 < S_{16} < 40$). Региональные фонды маловидовых сообществ лугов и пустошей ($S_{16} < 25$), сформированных в наиболее экстремальных условиях среды, можно считать относительно полнотными (Акатов и др., 2001; Акатов и др., 2002, в печати). Причины данного феномена связаны, по-видимому, с относительной молодостью альпийских сообществ (по сравнению с субальпийскими) и разным промежутком времени необходимым для формирования видовых фондов сообществ формирующихся в экстремальных и более благоприятных условиях среды. Более подробно они обсуждены нами в публикациях, специально посвященных этой

проблеме (Акатов, 1977; Акатов и др., 2002, в печати). Эволюционная неполночленность региональных видových фондов многовидových фитоценозов альпийских лугов и пустошей обуславливает неполночленность ценотических фондов конкретных сообществ (примерно соответствует их видовому богатству на участках 400 м²), уровень которой достигает 20% (Акатов, 1995, 1998, 1999).

Таблица 3

Зависимость видového богатства фитоценозов альпийских лугов и пустошей от некоторых факторов среды

S ₁₆	факторы									
	экспозиция			крутизна склона, град.			горная порода.		каменистость, %	
	Ю	З, В	С	0-9	10-19	>19	К	С	<5	>5
16-23	0.72	0.92	1.35	1.45	0.37	0.42	0.93	1.05	1.17	0.57
23-29	1.14	0.18	1.02	0.29	1.10	1.12	0.88	1.08	0.912	1.25
30-55	1.20	1.50	0.52	0.21	0.95	1.65	1.25	0.83	0.89	1.29

Примечание: сокращения см. в табл. 1.

Видовое богатство мохово-лишайниковых группировок и распределение споровых растений, как показывают пока предварительные результаты наших исследований, мало зависят от особенностей местообитаний, микроместообитаний и степени изолированности горных массивов (Ескин, 1999; Акатова, Ескин, 2002). Сопоставление соотношения локального богатства моховых и лишайниковых группировок и размера их региональных видových фондов с соотношением этих параметров у других высокогорных сообществ и группировок позволяет сделать предположение об их высокой эволюционной полночленности (Акатов и др., 2001). Для более обоснованных заключений по данным вопросам необходимы дальнейшие исследования.

Общее число видов, зарегистрированных в 45 фитоценозах альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей (1125 описаний) составляет 301. Из них 189 видов папоротникообразных и семенных растений (13% флоры заповедника, по: Семагина, 1999), 46 видов листостебельных мхов (13% бриофлоры заповедника, по: Акатова, в печати), 7 печеночников и 61 вид лишайников (14% от общего числа выявленных к настоящему времени в пределах заповедника видов лишайников, по: Ескин, 2002а, б).

Из сосудистых растений к папоротникообразным относятся 2 вида (*Diphasiastrum alpinum* и *Huperzia selago*), к семенным растениям - 187 видов. Наиболее крупными семействами семенных растений являются: *Poaceae* - 19 видов, *Caryophyllaceae* - 15, *Asteraceae* - 14, *Fabaceae* - 13, *Apiaceae* - 11. Наиболее крупными родами: *Campanula* - 4, *Carum* - 4, *Chaerophyllum* - 4, *Pedicularis* - 4. Наиболее крупными семействами листостебельных мхов являются: *Polytrichaceae* - 5, *Dicranaceae* - 5, *Mniaceae* - 5, *Briaceae* - 4; лишайников - *Cladoniaceae* - 17, *Parmeliaceae* - 14, *Peltigeraceae* - 8.

Среди сосудистых растений альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей преобладают виды, имеющие кавказский тип ареала, большое значение имеют виды с кавказско-преднеазиатским и голарктическим типами ареалов.

Анализ константности видов сосудистых растений показывает, что 60% видов ценофлоры характеризуются низкой константностью, т.е. были зарегистрированы в менее 20% описаний; 31% видов имеют среднюю константность (зарегистрированы в 21 - 80% описаний) и 9% - высокую (встречены в 81 - 100% описаний). Структура константности видов у споровых растений имеет примерно такой же характер: 57% листостебельных мхов и 61% лишайников характеризуются низкой константностью, 9 и 10%, соответственно, - высокой. Анализ распределения видов семенных и споровых растений, характеризующихся низкой константностью, по другим типам местообитаний показал, что несмотря на преобладающее их число в ценофлоре альпийских лугов и пустошей, среди них практически нет видов, приуроченных преимущественно к этому типу местообитаний, то есть которые с полным правом можно было бы рассматривать как редкие. В целом же выявленный характер распределения частот видов, относимых к разным классам константности, свидетельствует о внутренней дифференцированности ценофлоры рассматриваемой ассоциации и возможности выделения более гомогенных групп фитоценозов.

Результаты анализа описанных фитоценозов альпийских лугов и пустошей методом Браун-Бланке представлены в таблице 4. Они свидетельствуют о наличии 4 групп диагностических видов.

Первая группа включает два вида (*Anemonastrum speciosum*, *Lloydia serotina*), часто встречающихся на различных местообита-

ниях, расположенных на высокогорных массивах, сложенных преимущественно силикатными горными породами.

Вторая группа включает четыре вида (*Hedysarum caucasicum*, *Astragalus levieri*, *Empetrum caucasicum*, *Eremogone lychnidea*), приуроченных к местообитаниям, характеризующимся относительно высокой степенью каменистости и расположенным на хребтах и массивах, сложенных силикатными горными породами.

В третью и четвертую группы объединены виды (3 - *Draba scabra*, *Kobresia capillifolia*, *Lupinaster polyphyllus*, *Bistorta vivipara*, *Muscari szovitsianum*, *Tephrosia caucasigena*; 4 - *Kobresia persica*, *Oxytropis cyanea*, *Androsace barbulata*, *Campanula ciliata*, *Aster alpinus*), предпочитающие карбонатные породы. Причем виды третьей группы встречаются на различных местообитаниях, характеризующихся щебнистыми почвами и наличием выходов коренной горной породы.

Таким образом, наиболее важными факторами среды, определяющими распределение альпийских видов, можно считать тип подстилающей горной породы и степень каменистости почвы. По соотношению групп диагностических видов можно выделить четыре типа фитоценозов.

Фитоценозы первого типа (**сообщество с *Anemonastrum speciosum***) характеризуются присутствием видов первой диагностической группы и низким представительством трех других групп. В этот тип объединены преимущественно сомкнутые сообщества относительно пологих склонов, сформированных силикатными горными породами. Они характеризуются значительным развитием мохово-лишайниковой синузнии, преобладанием среди сосудистых растений *Festuca ovina* и *Carex tristis*, относительно низким видовым богатством. Среднее число видов на 400 м² равно 41.2, на 16 м² - 22.0. Максимальные значения S₄₀₀ зафиксированы на хребте Пшекиш (66 видов) и г. Юха (51); минимальные - на хребте Солонцовый (30 - 32 вида).

Фитоценозы второго типа (**сообщество с *Hedysarum caucasicum***) характеризуются присутствием диагностических видов первой и второй групп. Они приурочены к каменистым, крутым склонам и гребням хребтов, сложенных силикатными горными породами. Характеризуются доминированием *Festuca ovina* и *Carex*

tristis, меньшим проективным покрытием (80-95%), чем фитоценозы первого типа, менее значительным участием в травостое мхов и лишайников, более высоким видовым богатством. S_{400} варьирует от 42 (хребет Солонцовый) до 68-72 (горы Абаго и Тыбга). S_{16} - от 23.2 до 30.1 на тех же массивах.

Фитоценозы третьего типа (**сообщество с *Lupinaster polyphyllus***) характеризуются присутствием видов третьей и четвертой групп. Они приурочены к склонам различной крутизны и экспозиции, сформированным карбонатными породами и имеющим разную степень каменистости. Покрытие лишайников варьирует от 15 до 35%, мхов - от 5 до 15%. Доминирующими видами являются *Carex tristis* и *C. huetiana*, иногда *Kobresia persica*, *Lupinaster polyphyllus*. Сообщества этого типа характеризуются наиболее высоким видовым богатством: S_{400} варьирует от 84, 77 видов (хребет Малый Бамбак, г. Большой Тхач) до 40 видов (хребет Скерда); S_{16} - от 55.1 до 20.6 на тех же массивах.

Фитоценозы четвертого типа (**сообщество с *Kobresia persica***) диагностируются видами третьей группы. Они описаны на двух известняковых массивах: высокогорной части Лагонакского нагорья и массиве Трю-Ятыргварта, преимущественно на платообразных хребтах и склонах малой крутизны. Почти все фитоценозы имеют сомкнутый покров и значительное проективное покрытие лишайников (до 60%). Основной доминирующий вид - *Festuca ovina*. На некоторых участках доминируют *Carex tristis*, *C. huetiana*, *Lupinaster polyphyllus*. Видовое богатство этих сообществ относительно низкое (средние значения $S_{400} = 48.5$ видов, $S_{16} = 24.5$). Максимальное количество видов на площади 400 м² равно 62, минимальное - 32.

Можно предположить, что выделенные типы фитоценозов являются вариантами двух субассоциаций, приуроченных к силикатным и карбонатным породам.

Выводы

Фитоценозы субальпийских среднетравных лугов и альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей характеризуются наиболее высоким в пределах Кавказского заповедника флористическим, локальным видовым и ценотическим разнообразием. Они объединяются в восемь типов сообществ с определенными

Таблица 4

**Синтетическая таблица выделенных типов фитоценозов
асс. *Pediculari chroorrhynchae-Eritrichietum caucasicum***

Виды	Типы фитоценозов			
	1	2	3	4
Д.В. ассоциации				
<i>Pedicularis chroorrhyncha</i>	V	V	V	V
<i>Helictotrichon adzharicum</i>	V	V	V	V
<i>Carex tristis</i>	V	V	V	V
<i>Alchemilla caucasica</i>	IV	V	V	V
<i>Anthemis sosnovskyana</i>	V	V	V	V
<i>Luzula spicata</i>	V	V	I	IV
<i>Gentiana septemfida</i>	V	IV	V	V
<i>Potentilla gelida</i>	I	V	IV	V
<i>Eritrichium caucasicum</i>	II	II	IV	III
<i>Bromopsis variegata</i>	I	III	V	III
Д.В. типов фитоценозов				
<i>Anemonastrum speciosum</i>	IV	IV	II	I
<i>Lloydia serotina</i>	IV	V	I	I
<i>Eremogone lychnidea</i>	II	IV	-	II
<i>Hedysarum caucasicum</i>	I	V	-	I
<i>Astragalus leviery</i>	I	V	II	-
<i>Empetrum caucasicum</i>	I	III	-	I
<i>Draba scabra</i>	I	I	IV	III
<i>Kobresia capillifolia</i>	I	-	V	II
<i>Lupinaster polyphyllus</i>	-	I	IV	V
<i>Bistorta vivipara</i>	I	I	V	III
<i>Muscary szovitzianum</i>	I	I	III	III
<i>Tephrosieris caucasigena</i>	I	II	V	III
<i>Kobresia persica</i>	-	-	V	I
<i>Oxytropis cyanea</i>	-	-	V	-
<i>Androsace harbulata</i>	-	I	V	I
<i>Campanula ciliata</i>	-	-	IV	I
<i>Aster alpinus</i>	I	II	V	II
Прочие виды				
<i>Festuca airoides</i>	V	V	V	V
<i>Campanula biebersteiniana</i>	V	V	V	V
<i>Euphrasia caucasica</i>	V	V	V	V
<i>Carex huetiana</i>	V	V	V	V
<i>Gentiana dshimilensis</i>	V	V	V	V

группами диагностических видов, в распределении которых ведущую роль играют температурный режим, влажность и мощность снежного покрова, изменяющиеся вдоль высотного градиента (субальпийские виды), а также тип горной породы и степень каменистости почв (альпийские виды).

Видовое богатство на разных участках этих растительных сообществ характеризуется значительным варьированием, которое определяется как локальными (локальные условия среды), так и региональными (островной эффект) и историческими (флорогенетическими) факторами, соотношение роли которых в его формировании различно для каждого конкретного фитоценоза. Так, видовое богатство сообществ альпийских лугов и пустошей наиболее экстремальных местообитаний, моховых и лишайниковых группировок, а также большинства сообществ среднетравных лугов определяется преимущественно факторами среды; среднетравных лугов изолированных горных массивов - условиями среды и степенью проявления островного эффекта; многовидовых альпийских и субальпийских лугов - условиями среды и уровнем их видовой неполноценности, обусловленной относительной эволюционной молодостью этих сообществ.

Наиболее богатые видами фитоценозы рассматриваемых типов приурочены к известняковым массивам Бокового (Лагонакское нагорье) и Передового (г. Большой Тхач, хр. Малый Бамбак) хребтов, расположенных либо по границе Кавказского заповедника, либо на территории его биосферного полигона и поэтому испытывающих антропогенное воздействие, интенсивность которого может возрасти в случае реализации региональных программ по развитию туризма. В зоне ядра заповедника значительным видовым разнообразием анализируемых сообществ характеризуются высокогорные массивы, сформированные глинистыми сланцами и расположенные в бассейне реки Белой - горы Абаго и Тыбга. Весьма низкое видовое богатство имеют альпийские ценозы массива Большой Бамбак и хр. Солонцовый, субальпийские - небольших по площади изолированных массивов бассейнов рек Шахе и Мзымта (горы. Хуко, Куд, Малая Чура, Ачишхо).

Ценофлоры сосудистых растений рассматриваемых сообществ, а также моховых и лишайниковых группировок, характеризуются сходной структурой константности видов: около 60% из них

имеют константность менее 20% и около 9% - более 80%. Несмотря на значительное число видов с низкой константностью среди них практически отсутствуют виды характерные только для данных типов сообществ. Таким образом, соэкологическая значимость этих сообществ определяется не содержанием редких видов, а рекордно высоким для Кавказского заповедника видовым богатством, которое имеет неравномерное распределение в его пределах. Это необходимо учитывать при разработке схемы соэкологического зонирования территории заповедника, рекомендаций по оптимизации его границ, а также в региональных программах развития туризма и сети ООПТ.

Работа выполнялась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 97-04-48360, 00-04-48802, 02-04-06282) и Глобального экологического фонда (проект В.2.5.42).

Литература

Акатов В.В. Анализ степени флористической неполночленности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 49-64.

Акатов В.В. Роль межценотических миграций растений в формировании альпийских фитоценозов Западного Кавказа // Ботан. журн. 1997. Т.82. № 10. С.111-120.

Акатов В.В. Видовое разнообразие фитоценозов и организация природных резерватов // Ботан. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 121-131.

Акатов В.В. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп: Изд-во МГТИ, 1999. 114 с.

Акатов В.В., Акатова Т.В. О современном состоянии фитогеофонда альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей на высокогорных пастбищах Западного Кавказа // Труды ВГИ. Высокогорные экосистемы под воздействием человека. - М., 1991. С.114-123.

Акатов В.В., Акатова Т.В. Применимость метода стандартов для оценки воздействия антропогенных факторов на состояние популяций растений // Ботан. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 103-111.

Акатов В.В., Акатова Т.В. Видовая неполночленность субальпийских фитоценозов изолированных высокогорных массивов

Западного Кавказа // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. 1999. Т.104. Вып.3. С.32-37.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Глушков В.Д. Влияние выпаса скота на видовой состав и богатство субальпийских фитоценозов Лагонакского нагорья (Западный Кавказ) // Биоразнообразие и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике. Сб. трудов КГПБЗ. Вып.16. Новочеркасск, 2002. С. 310-318.

Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Гипотеза видового фонда: необходимость смены акцента // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. № 2. С. 112-121.

Акатов В.В., Чефранов С.Г., Акатова Т.В. Об эволюционной полночленности видовых фондов современных растительных сообществ высокогорной зоны Западного Кавказа // Журн. общ. биологии (в печати).

Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов 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.

Акатова Т.В. К флоре мхов высокогорных лугов Западного Кавказа // Мат. рег. научно-практ. конф. "Биосфера и человек". Майкоп, 1997. С. 5-7.

Акатова Т.В. Листостебельные мхи Кавказского заповедника (Западный Кавказ) // Агстоа, 2002. Т. 11 (в печати).

Акатова Т.В., Ескин Н.Б. Видовое богатство мохово-лишайниковых группировок альпийских низкотравных лугов и лишайниковых пустошей Западного Кавказа // Биоразнообразие и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике. Сб. трудов КГПБЗ. Вып. 16. Новочеркасск, 2002. С. 29-39.

Алтухов М.Д. Очерк высокогорной растительности известнякового массива Трю-Ятыргварта // Труды Кавказского госзаповедника. Вып. 9. М., 1967. С. 3-59.

Алтухов М.Д. Растительный покров высокогорий Северо-Западного Кавказа, его рациональное использование и охрана: Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: МГУ им. М.В.Ломоносова. 1985. 36 с.

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

Бедошвили Д.О. Опыт классификации альпийских лугов с использованием групп сопряженных видов (на примере района Казбегии) // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1605 – 1613.

Бедошвили Д.О. Классификация альпийских лугов Лагодехского государственного заповедника // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1438 – 1446.

Введенский Н.П. Растительность пастбищного массива горы Большой Бамбак и ее кормовое значение // Труды Кавказского госзаповедника. Вып.2. 1939. С.163-287.

Галушко А.И. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Вып. 1. Ставрополь: Изд.-во СГУ, 1976. С. 5-130.

Гроссгейм А.А. Анализ флоры Кавказа // Тр. Ботан. ин-та АН АзССР. Вып. 1. Баку, 1936. 260 с.

Долуханов А.Г. Растительный покров // Природные условия и естественные ресурсы СССР. Кавказ. М.: Наука, 1966. С. 223-256.

Ескин Н.Б. Лишайники высокогорных лугов и пустошей Кавказского заповедника // Мат. второй науч.-практ. конф. Майкопского гос. техн. ин-та. Майкоп, 1997. С 111-112.

Ескин Н.Б. О распределении некоторых видов и группировок эпигейных лишайников альпийских пустошей Западного Кавказа по типам микроместообитаний // Мат. третьей и четвертой науч.-практ. конф. Майкопского гос. техн. ин-та. Майкоп, 1997. С. 12-15.

Ескин Н.Б. Изучение видового разнообразия лишайников Кавказского заповедника // Биоразнообразие и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике. Сб. трудов КГПБЗ. Вып.16. Новочеркасск, 2002а. С. 22-28.

Ескин Н.Б. Видовой состав группировок эпигейных лишайников высокогорий Кавказского заповедника // Актуальные проблемы экологии в условиях современного мира. Мат. втор. межд. научн.-практ. конф. Майкоп: Изд.-во МГТИ, 2002б. С. 82-83.

Колаковский А.А. Ботанико-географическое районирование Колхиды // Тр. Сухумского ботан. сада. Вып. 2. 1958. С. 141-196.

Колаковский А.А. Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1991. 175 с.

Колаковский А.А. Средиземногорная область - арена эволюции умеренных флор северного полушария // Материалы научной сессии, посвященной 90-летию А.А. Колаковского. Сухум: Изд.-во Республики Абхазии, 2000. С. 20-27.

Коротков К.О., Ценкова Н.Л. Синтаксономия травянистых сообществ урочища Аурсентх (Центральный Кавказ) // Высокогорные экосистемы под воздействием человека. Труды ВГИ. Вып. 84. 1991. С. 92-109.

Куранова Н.Г. Петрофиты Лагонакского нагорья (Западный Кавказ) // Тр. МПГУ. 1998. С. 199-203.

Куранова Н.Г. Флора Лагонакского нагорья. Автореф. дис. канд. биол. наук. Моск. гос. пед. университет. М, 2000. 16 с.

Малеев В.П. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т. 1. М.-Л.: Изд.-во АН СССР, 1941. С. 61-144.

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

Нешатаев Ю.Н. Методы анализа геоботанических материалов. Л.: Изд.-во ЛГУ, 1987. 192 с.

Онипченко В.Г. Состав, структура и продуктивность фитоценозов. Лишайники и высшие растения // Биогеоценозы альпийских пустошей (на примере Северо-Западного Кавказа). М., 1987. С. 19-31.

Онипченко В.Г., Минаева Т.Ю., Работнова М.В. К синтаксономии альпийских сообществ Тебердинского заповедника. М, 1987. 32 с. - Деп. в ВИНТИ АН СССР. 6.02.87 г. № 1675-В87.

Онипченко В.Г., Семенова Т.В. Флористическая насыщенность некоторых альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1988. № 3. С. 42-45.

Семагина Р.Н. К синтаксономии высокогорно-луговых сообществ Кавказского биосферного заповедника. М, 1992. 48 с. - Деп. в ВИНТИ АН СССР. 22.09.92 г. № 2831-В92.

Семагина Р.Н. Роль высокогорных лугов в экосистемах // Заповедная пирамида. Исследования динамики и структуры биогеоценозов Кавказского заповедника. Сочи, 1994. С. 104-128.

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

Сохадзе Е.В. Известняки и растительность (ботанико-географический анализ на примере Евразии). Тбилиси: Мецниереба, 1982. 162 с.

Толмачев А.И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Ботан. журн. 1948. Т. 33. № 2. С. 161-180.

Толмачев А.И. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор северного полушария // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 316-360.

Федоров А.А. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы // Материалы по изучению четвертичного периода СССР. Т. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 230-248.

Харадзе А.Л. О субнивальном поясе Большого Кавказа // Заметки по систематике и географии растений. Вып. 25. Тбилиси: Мецниереба, 1965. С. 103-114.

Харадзе А.Л. Географические расы и их таксономический ранг в связи с некоторыми вопросами флоры Кавказа // Заметки по систематике и географии растений. Вып. 27. Тбилиси: Мецниереба, 1969. С. 114-127.

Цепкова Н.Л. К характеристике двух ассоциаций лугов альпийского пояса Центрального Кавказа // Вопросы динамики и синтаксономии антропогенной растительности. Уфа: Изд.-во Башкирск. ун-та, 1986. С.86-69.

Цепкова Н.Л. К синтаксономии пастбищных сообществ высокогорных лугов Центрального Кавказа // Высокогорные экосистемы под воздействием человека. Труды ВГИ. Вып. 71. 1987. С. 111-121.

Шифферс Е.Н. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.-Л., 1953. 400 с.