

Видовое и ценоотическое разнообразие поляннх фитоценозов Кавказского заповедника

Т.Г. Ескина

В пределах лесного пояса значительная часть травянистой растительности, которая составляет около 82 % видового богатства лесной флоры Кавказского заповедника (Семагина, 1999), приурочена к опушечным фитоценозам. В свою очередь, лесные опушки (поляны) представляют собой достаточно нестабильные экотонные сообщества, пространственный и временной масштаб которых определяется различными факторами. В связи с прекращением антропогенной деятельности и депрессивным состоянием популяций крупных фитофагов в последнее десятилетие площадь лесных полян на территории заповедника стремительно сокращается (Ескина, 2000). В настоящее время устойчивое поддержание биоразнообразия лесных систем заповедника невозможно без изучения динамики, состава и структуры полянных фитоценозов. Целью нашей работы является анализ видового и ценоотического разнообразия фитоценозов лесных полян Кавказского заповедника, а также определение основных факторов его варьирования.

Общее число лесных полян на территории Кавказского заповедника составляет около 400, из них в бассейне р. Белая – 140, р. Малая Лаба – 160. Основная их часть расположена по периферии заповедника в районе Передового хребта, Южной внутригорной депрессии и Бокового хребта. Исторический момент их возникновения связан с древнейшими поселениями, о чем свидетельствуют сохранившиеся дольмены, курганы, могильники и ацангуары, охватывающие исторические эпохи в развитии человеческой культуры с каменного века (пещерные стоянки массива Трю-Ятыргварта) до 19 столетия (Садовников, 2002). В зоне Главного хребта поляны встречаются единично в местах схода снежных лавин, имеют характерную вытянутую форму вдоль лавинных лотков и достаточно быстро, в течение 2-3 лет, зарастают лавинным мелколесьем (Горчаковский, Шиятов, 1985).

Несмотря на широкое распространение фитоценозов лесных полян на территории Кавказского заповедника, уровень их изученности до настоящего времени остается низким. Впервые полянные сообщества исследуемого района описаны Р.А. Еленевским (1939). Предложенная им классификация горных лугов, основанная на доминантном принципе, достаточно полно охватывает все разнообразие лесных полян на территории Кавказского заповедника. Рассматривая их как низкотравные луга вторичного происхождения, наиболее характерными для Северо-Западного Кавказа он указывает высокотравные ассоциации, приуроченные к верхнему пределу леса. При этом отмечается их переходный характер вдоль высотного градиента - от лесного крупнотравья до субальпийского высокотравья. Кроме высокотравных полян, Р.А. Еленевский описывает нетипичные для территории заповедника полянные сообщества: среднетравные, с повышенным участием злаков в результате сенокосного использования, и остепненные варианты мезофильных лугов. В приведенной характеристике лесных полян отмечается обеднение среднетравных и крупнотравных полян в долине р. Матакан в результате, вероятно, их длительного сенокосного использования.

Из последующих исследователей луговой растительности Северо-Западного Кавказа только Е.В. Шифферс (1953) удалось также полно охватить все разнообразие лесных полян. Среди высокотравных фитоценозов она различает следующие ассоциации: 1) высокотравье в составе травянистого яруса лесных сообществ; 2) автономные высокотравные сообщества в составе субальпийских лугов и полянных сообществ и 3) сорные высокотравные фитоценозы пастбищ. В свою очередь, среди вейниково-разнотравных лугов ею выделены ассоциации, происхождение которых связано с лесными сообществами. К таким лугам Е.В. Шифферс относит среднетравные фитоценозы полян верхнего предела леса. Происхождение таких полян с элементами лесного крупнотравья она связывает с высокогорными березняками, полян с субальпийским высокотравьем - с парковыми кленовниками. Слабо остепненные полянные фитоценозы, по мнению Е.В. Шифферс, могут быть генетически близки с травостоем бореальных березовых или сосновых комплексов. Кроме вейниково-разнотравных, приводится

характеристика и полевице-разнотравных лугов агрикультурного происхождения с *Agrostis capillaris* auct., относящихся к числу лесных залежей. Антропогенный характер полевых комплексов заповедника подтверждают и исследования по истории лесов Л.И. Соснина (1941). Им приводится карта старых черкесских поселений и выпасов, анализируется состав и динамика производных лесных насаждений в этих районах. В частности, автором отмечается большая скорость зарастания долинных лугов.

Подробная классификация фитоценозов лесных полей предгорных районов Северо-Западного Кавказа дается в работе В.П. Малеева (1939, 1940). Здесь же рассматриваются вопросы происхождения и динамики полей. Впервые на основе анализа флористического состава остепненные поляны преимущественно известняковых массивов признаются историческими изолятами, первичными по происхождению и сохранившимися с ксеротермического периода.

Среди всего разнообразия полевых фитоценозов Кавказа наиболее полно изучены высокотравные сообщества. П.С. Панютин (1939) для Абхазии различает три группы ассоциаций: 1) основные (с *Inula magnifica* Lipsky); 2) переходные к субальпийскому лугу (с *Ligusticum alatum* (Bieb.) Spreng.) и 3) засоренные и измененные выпасом (с *Cirsium obvallatum* (Bieb.) Fisch.). А.А. Колаковский (1935) различает по происхождению три группы высокотравных ассоциаций: послелесные, первичные субальпийские и пасторальные; по характеру травостоя – разнотравные и злаково-разнотравные. А.Г. Долуханов (1932) устанавливает для Восточного Кавказа пять вариантов высокотравья по преобладанию основных доминантов.

Материал и методика

Сбор фактического материала осуществлялся в течение 1998–2001 гг. в период массового цветения видов на 10 горных массивах и хребтах в бассейнах рек Белая и Малая Лаба. Было обследовано 53 поляны, на которых выполнено описание 59 полевых фитоценозов. Обследованные поляны различаются по видовому составу, площади, высоте расположения над уровнем моря, экспозиции и крутизне склона, а также окружающим типам леса.

Большая часть полян имеет площадь в пределах 1-5 га и лишь порядка 20 – около 10 га и более. Такие поляны, как правило, продолжали использоваться и со времени организации заповедника – Бурьянская, Терновая, Хабисимова, Верхняя 3-я Рота, Сенная, Темная и др.

Распределение полян по высоте их расположения над уровнем моря неравномерно. В основном, они сконцентрированы группами на расстоянии от 100 до 500 м друг от друга в речных долинах (1000-1500 м н.у.м.) или у верхней границы леса (1600-2000 м н.у.м.). Особенности высотного расположения полей отражают их антропогенное происхождение. При этом большая часть фитоценозов занимает выположенные склоны преимущественно южной ориентации, наиболее перспективные для отгонного животноводства и агрикультурного использования.

В соответствии с высотным распределением полей, экспозицией и крутизной склона меняется их видовой состав и окружение. На высоте 1800-2200 м поляны изолированы друг от друга и от субальпийских лугов преимущественно злаковыми березняками, производными сосново-березовыми формациями или крупнотравными кленовниками. В среднегорной полосе лесного пояса (особенно в бассейне р. Малая Лаба) большая часть полей окружена производными смешанными широколиственными типами леса с преобладанием ясеня, осины, рябины, груши. Иногда лесные поляны оказываются расположенными во вторичных или, в случае ветровального, осыпного или лавинного происхождения, в коренных буко-пихтарниках, пихтарниках и ельниках.

Классификация исследованных полей проводилась на флористической основе с использованием табличного метода Браун-Бланке (Александрова, 1969; Миркин и др., 2001), а также прямой и косвенной (методом факторного анализа) ординации. Геоботанические описания выполнялись на участке однородной растительности площадью 400 м², в пределах которой регулярным способом закладывались 10 площадок размером 4x4 м. В ходе описания отмечалось присутствие видов сосудистых растений и общие сведения, характеризующие сообщества и их местообитания: общее проективное покрытие, покрытие мхов и лишайников, высота расположения над уровнем моря, угол уклона склона и его экспозиция, каменистость, тип изолирующего лесного ценоза. Общее количество выполненных описаний на площадках в 16 м² достигает 600. На основе собранного материала для каждого фитоценоза были определены следующие показатели: S_{400} – число видов на участке

в 400 м²; S_{16} — среднее число видов на площадках в 16 м²; $BD (S_{400}/S_{16})$ — степень видовой полнотности фитоценоза (по В.В. Акатову (1995) неполнотными считаются сообщества, содержащие меньшее число видов по сравнению с соответствующим емкостью среды). Размер обследуемого участка (400 м²) с достаточной точностью отражает видовое богатство фитоценозов (Акатов, 1995). Количество видов в пределах участков площадью 16 м² (S_{16}) характеризует емкость среды (Акатов, 1997).

Результаты и обсуждение

В ходе исследований в пределах обследованных лесных полян на территории заповедника зарегистрировано и определена встречаемость 260 видов сосудистых растений, относящихся к 42 семействам и 161 роду. Наиболее широко представлены в составе полевных фитоценозов семейства Asteraceae (37 видов), Poaceae (27), Apiaceae (19), Lamiaceae (17), Rosaceae (16), Fabaceae (16) и Scrophulariaceae (13), роды *Carex* (9), *Festuca* (5), *Stachys* (5) и *Chaerophyllum* (5). В составе более 70% фитоценозов встречены *Chaerophyllum aureum* L., *Dactylis glomerata* L., *Cruciata laevipes* Opiz, *Cephalaria gigantea* (Ledeb.) Bobr., *Galega orientalis* Lam. Основу флористического богатства полян составляют мезофильные виды бореального (52 %) и кавказского (33 %) происхождения.

Кроме видов, приуроченных непосредственно к опушечным местообитаниям (15%), в формировании видового состава полян принимают участие представители мезофильных (25%) и реже остепненных (7%) субальпийских и нижнегорных лугов, полога леса (17%), сорные (10%) и реликтовые высокотравные (8%) виды. Среди видов, распространение которых связано преимущественно с опушечными сообществами, отмечено 30 эндемичных (28% от числа травянистых эндемов лесного пояса), 20 реликтовых (16%) и 33 редких (13%) вида. Экологически к полянам приурочены 4 вида, занесенные в Красные книги РФ (2001) и Республики Адыгея (2000): *Secale kuprijanovii* Grossh., *Gladiolus imbricatus* L., *Paeonia caucasica* (Schipez.) Schipez., *Orchis militaris* L.

В результате классификации исследованных полевных фитоценозов табличным методом Браун-Бланке и экологического анализа

их видового состава нами были выделены 13 групп диагностических видов, представленные в **таблице**.

Группа 1. Виды, характерные для субальпийских среднетравных лугов и не встречающиеся ниже 1700-1800 м над у. м. - *Calamagrostis arundinacea*, *Astrantia maxima*, *Anemonastrum fasciculatum*, *Gentiana septemfida*, *Alchemilla dura* и др. Всего 12 видов.

Группа 2. Виды, широко встречающиеся в составе субальпийских среднетравных лугов и примыкающих к ним лесных сообществ - в березняках, кленовниках, сосняках и субальпийских пихтарниках - *Geranium sylvaticum*, *Bistorta carnea*, *Alchemilla persica*, *Stachys macrantha*, *Aconitum nasutum* и др. Встречаются от 1600 до 2200 м над у. м. Всего 7 видов.

Группа 3. Виды, которые в небольшом обилии присутствуют в составе субальпийских луговых сообществ, являясь спутниками субальпийского высокоотравья верхнего предела леса (1600-2200 м над у. м.) - *Cirsium dealbatum*, *Doronicum macrophyllum*, *Carduus laciniatus*, *Vicia grossheimii*. Всего 4 вида.

Группа 4. Виды, характерные для травяного покрова формаций верхнего предела леса, в частности, высокоотравных кленовников и пихтарников, - *Milium effusum*, *Aconitum orientale*, *Cerastium davuricum*, *Eleutherospemum cicutarium*. Встречаются на высоте от 1400 до 2000 м над у. м., единично присутствуют в составе субальпийских высокоотравных лугов по верхней опушке леса. Всего 4 вида.

Группа 5. *Heracleum asperum*, *Symphytum asperum*, *Geum urbanum*, *Scrophularia nodosa* - доминирующие виды и виды - спутники высокоотравных сообществ, распространение которых варьирует в широком высотном диапазоне при достаточном увлажнении и богатстве почв. Всего 4 вида.

Группа 6. Виды, высотное распространение которых ограничено верхним пределом леса - *Angelica purpurascens* и *Hesperis matronalis*.

Группа 7. Лесные виды - *Galium rivale*, *Oberna multifida*, и заносные виды - *Urtica dioica*, *Rumex alpinus*, поселяющиеся при достаточной влажности в парупенных местообитаниях от нижнегорного до субальпийского пояса. Всего 4 вида.

Группа 8. Виды так называемого лесного крупнотравья - *Inula magnifica*, *Chaerophyllum bulbosum*, *Lapsana intermedia* и др., и не-

которые сорные виды - *Mentha caucasica*, *Stachys sylvatica*, *Leonurus glaucescens*, *Arctium tomentosum*, характеризуются распространением в условиях достаточного увлажнения в пределах ниже- и среднегорного лесного пояса. Всего 8 видов.

Группа 9. Сорные виды, тяготеющие к интенсивно используемым в прошлом районам, с широкой амплитудой высотного распределения - *Carduus seminudus*, *Artemisia vulgaris*, *Elytrigia repens*, *Trifolium medium*, *Bunias orientalis* L. Всего 5 видов.

Группа 10. Виды, характерные для лесных опушек ниже- и среднегорного пояса - *Vicia cracca*, *Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Melandrium album*, *Securigera varia*. Всего 5 видов.

Группа 11. Виды мезофильных лугов - *Thalictrum minus*, *Rhynchosorys orientalis*, *Nepeta pannonica*, и светлых широколиственных лесов - *Hypericum hirsutum*, *Carex remota*, *Festuca drymeja*, *Agrostis clavata*. Являются характерными видами для луговых массивов равнинной части Северного Кавказа и европейской части России, распространены на сенокосных или косимых в прошлом полянах ниже- и среднегорного пояса (до 1300 м над у. м.). Всего 6 видов.

Группа 12. Виды, широко распространенные на лугах и сухих склонах лесостепной зоны - *Achillea millefolium*, *Veronica chamaedrys*, *Galium verum*, *Hypericum perforatum*, *Bromus arvensis*, *Filipendula vulgaris* и др. Распространены в широком высотном диапазоне. Всего 20 видов.

Группа 13. Степные и нагорные ксерофиты. Виды, характерные для фитоценозов с уплотненной почвой, каменистыми выходами горных пород, а также горных степей Центрального и Восточного Кавказа. Встречаются от нижнегорного до высокогорного пояса - *Cerastium polymorphum*, *Thymus marschallianus*, *Scabiosa ochroleuca*, *Briza elatior*, *Sedum pallidum* и др. Всего 11 видов.

По сочетанию групп диагностических видов полянные сообщества объединены в 6 типов (фитоценозов), синтаксономическое положение которых может быть определено при накоплении дополнительных данных о полянных фитоценозах из других районов Кавказа. Ниже приводим краткое описание выделенных сообществ. На рис. 1 показано их относительное положение в пространстве осей наиболее значимых экологических факторов.

Таблица

Диагностическая таблица полевых сообществ

№	Группы диагностических видов	Типы сообществ					
		I	II	III	IV	V	VI
1	<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth.	V	II				
	<i>Astrantia maxima</i> Pall.	V	III		I		
	<i>Anemonastrum fasciculatum</i> (L.) Holub.	IV	II	I			
	<i>Alchemilla dura</i> Bus.	IV	II				
	<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	IV	II				
	<i>Gentiana septemfida</i> Pall.	IV	I				
	<i>Senecio propinquus</i> Schischk.	IV	II	II			
	<i>Linum hypericifolium</i> Salisb.	III	II				
	<i>Iris sibirica</i> L.	III	I				
	<i>Hieracium umbellatum</i> L.	III	I		I		
2	<i>Fritillaria ophioglossifolia</i> Freyn & Sint.	III					
	<i>Pedicularis condensata</i> Bieb.	III					
	<i>Geranium sylvaticum</i> L.	V	V	I	I		
	<i>Bistorta carnea</i> (C. Koch) Kom.	V	V	I			
	<i>Stachys macrantha</i> (C. Koch) Stearn.	V	V	I		1	
	<i>Alchemilla persica</i> Rothm.	IV	V	I	I	2	
	<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	IV	V	II			
	<i>Aconitum nasutum</i> Fisch. ex Reichenb.	IV	IV		I		
	<i>Oberna wallichiana</i> (Klotzsch.) Ikonn.	III	III	I	I		
	<i>Cirsium dealbatum</i> Bieb.	II	V	I	I		
3	<i>Vicia grossheimii</i> Ekvtim.	II	V	I			
	<i>Carduus laciniatus</i> Ledeb.	I	IV	II			
	<i>Doronicum macrophyllum</i> Fisch. ex Hornem,	II	III	I			
	<i>Milium effusum</i> L.	I	IV	V	II		
4	<i>Cerastium davuricum</i> Fisch. ex Spreng.	II	IV	IV	I		
	<i>Aconitum orientale</i> Mill.						
	<i>Eleutherosperrum cicutarium</i> (Bieb.) Boiss.	I	III	IV	II		
			III	III	I		
5	<i>Hieracleum asperum</i> (Hoffm.) Bieb.	II	V	V	V		
	<i>Symphytum asperum</i> Lepech.	I	V	V	V	2	
	<i>Geum urbanum</i> L.	I	IV	V	III	1	
	<i>Scrophularia nodosa</i> L.	I	IV	IV	IV	2	
	<i>Hesperis matronalis</i> L.	I	III	V	I		
6	<i>Angelica purpurascens</i> (Ave-Lall.) Gilli	I	II	III			

1	2	3	4	5	6	7	8
7	<i>Urtica dioica</i> L.		II	V	V	1	
	<i>Rumex alpinus</i> L.	I	I	IV	V		
	<i>Galium rivale</i> (Sibth. & Smith) Griseb.		I	IV	V	1	
	<i>Oberna multifida</i> (Adams) Ikonn.		I	IV	III		1
8	<i>Mentha caucasica</i> Gand.		I	II	V		
	<i>Chaerophyllum bulbosum</i> L.		I	I	IV		
	<i>Arctium tomentosum</i> Mill.			I	IV		
	<i>Stachys sylvatica</i> L.			II	IV		
	<i>Leonurus glaucescens</i> Bunge				IV		
	<i>Lapsana intermedia</i> Bieb.			I	IV		
	<i>Inula magnifica</i> Lipsky		II	I	III	1	
	<i>Cardamine pectinata</i> Pall. Ex DC.		II	II	III	1	
9	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski		I		V	4	
	<i>Carduus seminudus</i> Bieb.			I	IV	4	
	<i>Artemisia vulgaris</i> L.				IV	2	
	<i>Trifolium medium</i> L.			I	III	4	1
	<i>Bunias orientalis</i> L.				III	3	1
10	<i>Phleum pratense</i> L.				V	4	4
	<i>Vicia cracca</i> L.				V	4	2
	<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke				IV	3	2
	<i>Poa pratensis</i> L.				IV	2	2
	<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen				III	2	3
11	<i>Thalictrum minus</i> L.				III	4	1
	<i>Carex remota</i> L.				II	4	1
	<i>Carex hirta</i> L.		I		I	4	
	<i>Rhynchospora orientalis</i> (L.) Benth.				II	3	
	<i>Nepeta pannonica</i> L.				I	3	
	<i>Festuca drymeja</i> Mert. & Koch				I	3	1
12	<i>Galium verum</i> L.	III				4	4
	<i>Hypericum perforatum</i> L.				I	4	4
	<i>Bromus arvensis</i> L.				II	4	3
	<i>Pedicularis sibthorpii</i> Boiss.				I	3	4
	<i>Achillea millefolium</i> L.				II	3	4
	<i>Stachys balansaе</i> Boiss. & Kotschy		I		I	4	2
	<i>Agrostis vinealis</i> Schreb.					4	2
	<i>Viola vespertina</i> Klok.	II			II	4	2

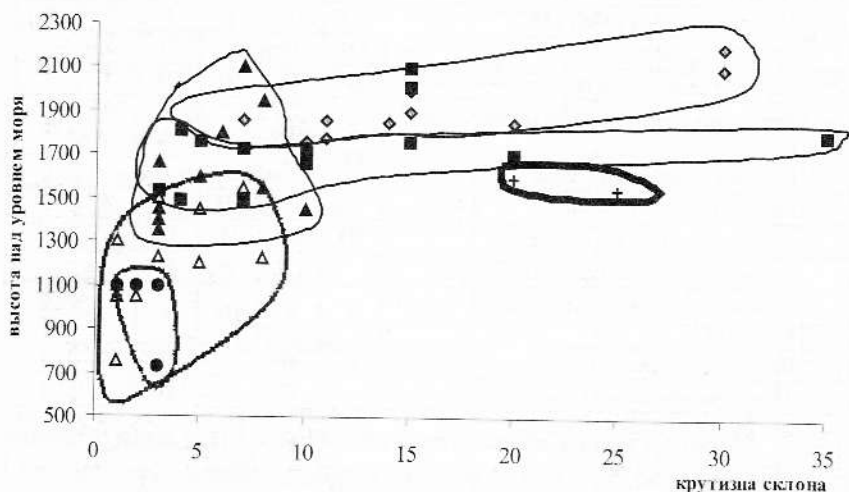
1	2	3	4	5	6	7	8
	<i>Tragopogon brevisrostris</i> DC.					2	4
	<i>Chrysaspis aurea</i> (Poll.) Greene					2	4
	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	II	I		II	3	3
	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.		I			3	2
	<i>Anthemis dumetorum</i> Sosn.				II	3	2
	<i>Ranunculus polyanthemus</i> L.					3	2
	<i>Verbascum pyramidatum</i> Bieb.					2	3
	<i>Filipendula vulgaris</i> Moench					2	2
	<i>Geranium depilatum</i> (Somm. & Levier.) Grossh.				I	2	2
	<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trevis.					2	2
	<i>Fragaria vesca</i> L.		I	I		2	2
13	<i>Cerastium polymorphum</i> Rupr.					1	4
	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.						4
	<i>Plantago media</i> L.					1	4
	<i>Thymus marschallianus</i> Willd.						4
	<i>Myosotis sparsiflora</i> Pohl.			I			3
	<i>Allium paniculatum</i> L.						3
	<i>Briza elatior</i> Sibth. & Smith						3
	<i>Leontodon hispidus</i> L.						3
	<i>Linaria genistifolia</i> (L.) Mill.						3
	<i>Sedum pallidum</i> Bieb.						3
	<i>Trifolium alpestre</i> L.	I	I				3
Прочие виды							
	<i>Chaerophyllum aureum</i> L.	IV	V	V	V	4	
	<i>Dactylis glomerata</i> L.	II	V	V	V	4	
	<i>Cruciata laevipes</i> Opiz	IV	V	II	V	4	4
	<i>Cephalaria gigantea</i> (Ledeb.) Bobr.	IV	V	IV	IV	3	3
	<i>Galega orientalis</i> Lam.	I	V	IV	V	4	1
	<i>Lamium album</i> L.	IV	IV	V	V		
	<i>Poa longifolia</i> Trin.	V	V	IV	II	2	1
	<i>Centaurea phrygia</i> L.	V	III	I	V	4	2
	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	I	V	I	V	4	2
	<i>Vicia sepium</i> L.	I	IV	II	IV	4	1
	<i>Cerastium holosteum</i> Fisch. ex Hornem.	III	IV	IV	III		
	<i>Rumex alpestris</i> Jacq.	IV	IV	II	I	3	1

1	2	3	4	5	6	7	8
	<i>Myosotis alpestris</i> F. W. Schmidt	IV	IV	III	II		
	<i>Knautia montana</i> (Bieb.) DC.	III	IV	I	I	3	1
	<i>Campanula latifolia</i> L.	III	II	IV	II	2	
	<i>Lapsana grandiflora</i> Bieb.	I	II	III	III	1	
	<i>Asyneuma campanuloides</i> (Bieb. ex Sims.) Bornm.	I IV	III II	I	II	2	1 4
	<i>Veronica gentianoides</i> Vahl						
	<i>Veronica filiformis</i> Smith		I	III	II	1	2
	<i>Ranunculus caucasicus</i> Bieb.	III	II	II	II		
	<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.		III	II	II	2	
	<i>Tephrosia cladobotrys</i> (Ledeb.) Griseb. & Schenk	I	I	III	I	2	2
	<i>Valeriana officinalis</i> L.	II	II		II	3	1
	<i>Hypericum hirsutum</i> L.		II		II	2	1

Сообщество с *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth объединяет фитоценозы, близкие по составу к субальпийским среднетравным лугам и расположенные на крутых (до 30°) склонах различной экспозиции на высоте от 1700 до 2000 м н.у.м. (рис. 1). Диагностические виды (Д.в.): *Calamagrostis arundinacea*, *Astrantia maxima*, *Anemonastrum fasciculatum*, *Aconitum nasutum*, *Alchemilla dura* и др. Характерно отсутствие явно доминирующих видов, содоминируют *Calamagrostis arundinacea*, *Poa longifolia*, *Anemonastrum fasciculatum*. Высота травостоя (Вт) - 50-80 см. Видовое богатство на площадке в 400 м² (S_{400}) варьирует от 24 до 54 видов, в 16 м² (S_{16}) - от 12.6 до 32.3. Общее число зарегистрированных в описаниях видов - 112, из них 41% - представители субальпийских среднетравных лугов.

Полянные фитоценозы этой группы располагаются в естественном экотоне верхней границы леса и окружены лесными формациями, в травяном покрове которых присутствует до 37 % видов субальпийских среднетравных лугов. Наряду с этим, происхождение части фитоценозов может быть связано с наступательным движением леса на субальпийские луга, обусловленным как потеплением климата (Галушко, 1976; Панов, 2000; Кудактин, Власов, Животов, 2002), так и восстановлением естественной верхней границы после прекращения пастбищного использования высокогорных лугов (Лесков, 1932; Соснин, 1941). Таким образом,

А



В

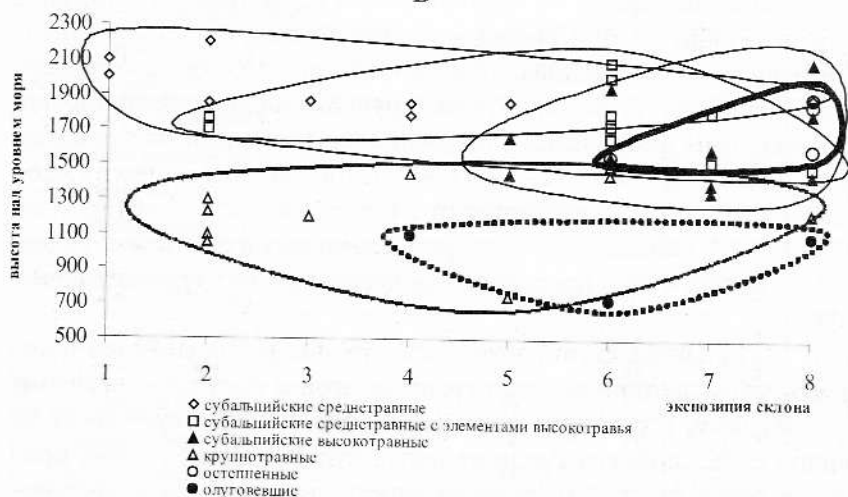


Рис. 1. Прямая ординация полевых фитоценозов вдоль основных градиентов, определяющих варьирование их ценоотического разнообразия. Варьирования экспозиции склона оценивалось в соответствии с увеличением поступающего тепла по шкале: 1 балл – северная экспозиция, 2 балла – северо-западная, 3 балла – северо-восточная, 4 балла – западная, 5 баллов – восточная, 6 баллов – юго-западная, 7 баллов – юго-восточная, 8 баллов – южная.

полянны фитоценозы этой группы представляют собой экологические изоляты, расположенные в непосредственной близости от «материковых» субальпийских лугов. Результатом изоляции и небольшой площади полян является более низкая, в среднем, степень их полночленности (BD) по сравнению с показателями сообществ субальпийских среднетравных лугов обособленных массивов (Акатов, 1999) - 1.8 и 1.97 соответственно. Наибольшей степенью полночленности характеризуются поляны хр. Абаго, Пшекиш (1.85-2.16), наименьшей – хр. Пастбище Абаго, Мастакан (1.44-1.63).

Таксономическое положение сообщества близко к асс. *Poa longifoliae*-*Calamagrostietum arundinaceae* Semagina 1992, выделенной автором в составе субальпийских лугов Кавказского заповедника.

Сообщество с *Cirsium dealbatum* Bieb. характеризуется высокой степенью участия в видовом составе представителей субальпийских среднетравных лугов (20%) наряду с характерными видами высокотравья (группа 3,4,5, табл.). Предпочтительными являются местообитания с более мягким температурным режимом по сравнению с высокогорьем (рис. 1). На склонах южной ориентации фитоценозы этой группы могут подниматься до высоты 2100 м над у. м., северной и западной - спускаются до 1530 м. Их происхождение часто связано с деятельностью человека, о чем свидетельствует их расположение на выпасаемых в прошлом массивах и участие в видовом составе заносных видов (*Festuca pratensis* Huds., *Arrhenatherum elatius* (L.) J. & C. Presl, *Elytrigia repens*, *Galeopsis tetranit* L., *Secale kuprijanovii* Grossh.). Абсолютные доминанты отсутствуют, содоминируют *Poa longifolia*, *Dactylis glomerata*, *Cephalaria gigantea*, *Galega orientalis*. В окружении преобладают буково-пихтовые и сосновые формации, в травяном покрове которых встречается от 21 до 35% видов ассоциации. Д.в. - *Cirsium dealbatum*, *Vicia grossheimii*, *Carduus laciniatus*, *Doronicum macrophyllum*. Вт- 70-140 см, S_{400} - от 31 до 53 видов, S_{16} - от 16.1 до 34.6. Общее число видов - 112.

Среднее значение степени видовой полночленности фитоценозов этой группы оказывается ниже (1.64), чем субальпийских среднетравных фитоценозов с *Calamagrostis arundinacea* (1.8). Вероятно, это связано с большей изолирующей способностью буко-

пихтарников по сравнению с формациями верхнего предела леса, в травяном покрове которых присутствует до 48 % видов субальпийских среднетравных полей. Наибольшая степень полнотности отмечена для полей, расположенных на южном склоне хр. Пшекиш и для Верхне- и Нижне-Алоусских полей (1.84-2.02), наименьшая – для полей хр. Магисо (1.39-1.45).

Таксономическое положение фитоценона близко к асс. *Aconito orientalis-Heracleum mantegazzianum* Semagina 1992, выделенной автором в составе субальпийских лугов верхней границы леса Кавказского заповедника.

Сообщество с *Hesperis matronalis* L. характеризуется сочетанием в видовом составе эвритопных высокотравных видов (*Heracleum asperum*, *Symphytum asperum* и др., группа 3, табл.) и высокотравных видов с более узким высотным распределением, редко поднимающихся выше верхней границы леса (*Milium effusum*, *Eleutherospermum cicutarium*, *Rumex alpinus*, *Urtica dioica* и др., группа 5,7). В результате значительной высоты (до 200 см) доминирующих видов - *Heracleum asperum*, *Gephalaria gigantea*, *Inula helenium* L., *I. magnifica*, *Eleutherospermum cicutarium*, создаются особые микроусловия для более низкорослых растений и в видовом составе отсутствуют диагностические виды фитоценозов как высокогорных, так и нижнегорных лугов. Это сообщество представляет типичное для Северо-Западного Кавказа высокотравье с характерной бедностью видового состава и выраженной ярусностью травостоя. Фитоценозы данной группы формируются на богатых почвах в условиях повышенного увлажнения (Гагнидзе, 1974) и располагаются на пологих склонах южной ориентации в широком высотном интервале - от 1350 до 2100 м н.у.м. (рис. 1). Окружение различно - от верхнегорных березняков и кленовников до притеррасных ельников. S_{400} варьирует от 26 до 38 видов, S_{16} - от 14.4 до 25.1. Общее число зарегистрированных видов – 80. При снижении доминирующей роли высокотравных видов наблюдается увеличение видовой емкости сообщества. В свою очередь, на градиенте увеличения емкости среды растет и видовое богатство сообщества.

Для полей этой группы такие большие по площади источники диаспор, как субальпийские луга для субальпийских сред-

нетравных полян, отсутствуют. Средняя степень их полночленности (1.64) оказывается более низкой или же равной значениям ВД для полян других групп. Вследствие крупных размеров растений доминирующих видов эти сообщества фактически должны быть еще более неполночленными. Более высокой степенью полночленности (от 1.45 до 2.02) характеризуются фитоценозы, расположенные в пределах 1500-1800 м над у. м. (хр. Пшекиш, урочище Верхняя Третья Рота), чем на высоте до 1500 м и выше 1800 м (от 1.31 до 1.65). Закономерное изменение степени полночленности высокотравных полянных фитоценозов, в видовом составе которых преобладают виды, приуроченные к лесному поясу, обусловлено существованием в определенном высотном интервале оптимальных для субальпийского высокотравья климатических условий. Видовой фонд этих сообществ в пределах 1500-1800 м над у. м. составляет 110 видов, до 1500 м и выше 1800 м – 74 и 84 вида. Наибольшая степень неполночленности отмечена для поляны, расположенной в ельнике в долине р. Цахова на расстоянии 2 км от ближайшего подобного фитоценоза.

Сообщество с *Mentha caucasica* Gand. объединяет фитоценозы, в прошлом используемые в хозяйственной деятельности и расположенные в долинах рек, недалеко от кордонов (750-1550 м н.у.м.). В видовом составе преобладают виды лесного крупнотравья среднегорного пояса (*Oberna multifida*, *Urtica dioica*, группа 7, табл.), сочетающиеся с эвритопными высокотравными видами (*Heracleum asperum*, группа 3) и сорные виды (*Elytrigia repens*, *Carduus seminudus*, группа 10). В настоящее время фитоценозы этой группы находятся в стадии восстановительной сукцессии естественных послелесных лугов после прекращения антропогенного воздействия (выпас), на что указывает присутствие большого числа диагностических видов мезофитных лугов (*Achillea millefolium*, *Alopecurus pratensis* L., *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *Lathyrus pratensis*, *Phleum pratense*, *Vicia cracca*). Д. в. – *Mentha caucasica*, *Stachysylvatica*, *Leonurus glaucescens*, *Chaerophyllum bulbosum*, *Arctium tomentosum*. и др. (группа 9). Основные доминирующие виды – *Urtica dioica*, *Heracleum asperum*, *Galega orientalis*, *Secale kuprijanovii*, *Petasites albus* (L.) Gaertn. Вт - от 130 до 160 см,

S_{400} - от 34 до 54 видов, S_{16} - от 19.6 до 32.3. Общее число встречаемых видов - 115.

Видовое богатство фитоценозов этой группы снижается в соответствии с сокращением их площади. За последние 50 лет площадь некоторых полей уменьшилась на 70-86 % (Ескина, Лукьянова, 2002). Однако на степени полночленности фитоценозов (от 1.43 до 1.84; в среднем, 1.63) процесс зарастания отражается в меньшей степени из-за массовой миграции лесных видов. Источником иммиграции в этом случае выступают окружающие поляну лесные ценозы. До 53 % видов ассоциации присутствует в травяном покрове вторичных смешанных широколиственных формаций и около 35 % - в травяном покрове буко-пихтарников. Наибольшей степенью полночленности характеризуются фитоценозы, недавно используемые под сенокосы (южный склон хр. Сергиев Гай - поляны Азиатская (1.75), Онежкина (1.78) и поляны Кишинского кордона (1.84)). Сообщества с высоким участием в составе видов лесного крупнотравья характеризуются наименьшей степенью полночленности (поляны Малая Аэродромная (1.43), долина р. Умпырка).

Сообщество с *Thalictrum minus* L. объединяет фитоценозы, расположенные около кордонов (730-1100 м н.у.м.) и интенсивно используемые под сенокосы, и представляет собой стадию аллогенной сукцессии крупнотравных послелесных лугов. Характерным является высокое участие в составе сообщества видов настоящих мезофитных лугов нижнегогорья (*Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Vicia cracca* и др., группа 8, табл.). Высота травостоя снижается до 60-100 см. Д. в. - *Thalictrum minus*, *Carex hirta*, *C. remota*, *Rhynchocorys orientalis*, *Festuca drymeja*, *Nepeta pannonica*. Явно доминирующие виды отсутствуют, содоминируют *Phleum pratense*, *Agrostis vinealis*, *Dactylis glomerata*, *Galega orientalis*, *Achillea millefolium*, *Thalictrum minus*. Общее число встречаемых видов - 99. Фитоценозы этой группы характеризуются наибольшей видовой емкостью (от 29.3 до 35.4 видов), высоким видовым богатством (от 49 до 64 видов) и степенью полночленности (от 1.58 до 2.06; в среднем, 1.76). Наряду с этим частота встречаемости луговых видов на полянах площадью менее 5 га ниже по сравнению с более крупными полянами. Наибольшее значение BD отмечено для поляны Терновой, площадью 12 га, расположенной на южном

склоне хр. Дудугуш на высоте 750 м над у. м. (2.06). Наименьшей степенью полноты характеризуется сенокосная поляна кордона Умпырь площадью 7 га, расположенная на высоте 1100 м над у. м. (1.58).

Сообщество с *Thymus marschallianus* Willd. В видовом составе сообщества сочетаются степные и нагорные ксерофиты (14% от общего числа видов), петрофиты (10%) и мезофильные луговые виды лесостепной зоны (21%). На территории заповедника встречаются единично в долине р. Умпырка и на г. Лохмач (долина р. Киша) на крутых (20-25°) каменистых склонах южной ориентации в окружении сосняков на высоте 1550-1900 м н.у.м. (рис. 1). Д.в. – *Thymus marschallianus*, *Cerastium polymorphum*, *Scabiosa ochroleuca*, *Plantago media*, *Sedum pallidum* и др. (группа 13, табл.). Фитоценозы характеризуются незначительным проективным покрытием (50-80%) и низкой высотой травостоя (20-40 см). Доминирующие виды – *Achillea millefolium*, *Galium verum*, *Phleum pratense*, *Plantago media*, *Sedum pallidum*, *Alyssum trichostachyum*, *Thymus marschallianus*. Присутствие в видовом составе степных видов, не характерных для горных районов Северо-Западного Кавказа (*Alyssum trichostachyum*, *Rhinanthus minor* L., *Centaurea scabiosa* L., *Turritis glabra* L., *Campanula sibirica* L., *Agrostis vinealis*), а также нагорно-степных видов с дизъюнктивным ареалом (*Peucedanum longifolium* Waldst. & Kit., *Hieracium fastigiatum* Fries, *Bupleurum polyphyllum* Ledeb., *Dianthus bicolor* Adams) позволяют сделать предположение о реликтовости этого типа сообществ. В виде отдельных островов они могли сохраниться со времен ксеротермического периода плиоцена (Малеев, 1940). Общее число зарегистрированных видов – 96. Число видов на площадке в 400 м² варьирует от 45 до 53 видов. Фитоценозы характеризуются наибольшей видовой емкостью (от 28.6 до 36.5) по сравнению с другими выделенными ассоциациями, но в результате высокой степени изолированности от «материковых» массивов горных степей оказываются наиболее неполночленными (значения BD варьируют от 1.45 до 1.61; в среднем, 1.53)

Выделенные типы полианных сообществ представляют собой условно однородные части фитоценотического континуума. На рис. 1 видно, что диапазоны ассоциаций даже по наиболее

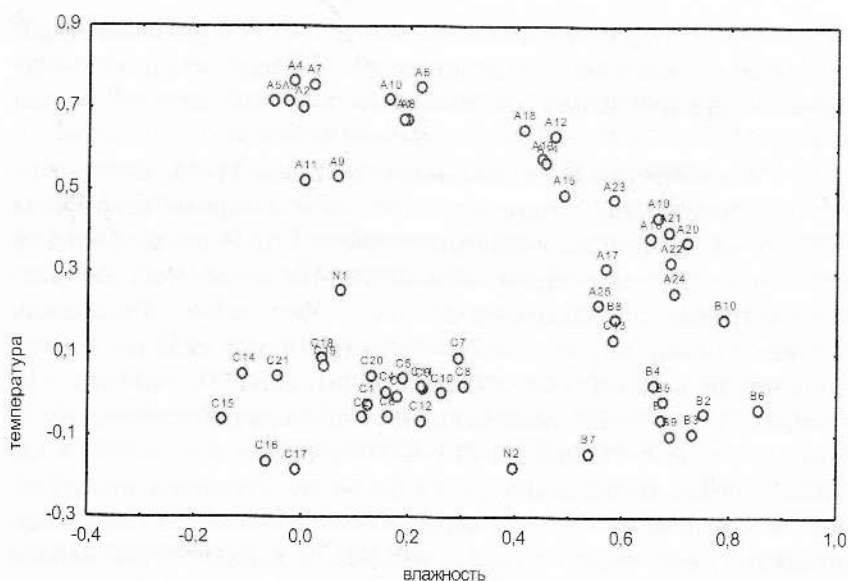


Рис. 2. Косвенная ординация поляных фитоценозов методом факторного анализа (STATISTICA). Максимальное число выделенных факторов - 4.

значимым факторам (высота над уровнем моря, экспозиция и крутизна склона) значительно перекрываются. Наибольшим эколого-фитоценоотическим диапазоном характеризуются высокотравные полянные сообщества (типы 2-4), изменяющие свой состав от лесного крупнотравья до субальпийского высокотравья. Сообщества субальпийских среднетравных полей (тип 1) и остепненных фитоценозов сухих склонов (тип 6) достаточно хорошо отличаются от других выделенных фитоценозов, так как представляют собой лишь небольшую часть ценоотического разнообразия этих синтаксонов.

Более точно выявить связи между растительностью и средой, которые носят статистический характер, позволяет непрямой градиентный анализ. На рис 2 отражено распределение описаний относительно основных градиентов, определяющих степень различия их флористического состава. Косвенным путем определены факторы, наиболее значимые для варьирования растительности полянных фитоценозов – высотное расположение фитоценоза и влажность местообитания.

Заключение

На основании анализа 590 описаний полевых фитоценозов Кавказского заповедника табличным методом Браун-Бланке выделено 6 типов сообществ: 1) сообщество с *Calamagrostis arundinacea* (субальпийские среднетравные поляны); 2) сообщество с *Cirsium dealbatum* (субальпийские высокотравные поляны); 3) сообщество с *Hesperis matronalis* (высокотравные поляны); 4) сообщество с *Mentha caucasica* (крупнотравные поляны среднегорья); 5) сообщество с *Thalictrum minus* (олуговевшие поляны среднегорного пояса); 6) сообщество с *Thymus marschallianus* (остепненные поляны).

В результате прямой и косвенной ординации описаний определены основные факторы варьирования ценотического разнообразия полевых фитоценозов района. Два из них представляются наиболее значимыми – изменение высоты расположения поляны над уровнем моря и уровень влажности местообитания. Наибольшим диапазоном варьирования ценотического разнообразия характеризуются высокотравные полевые сообщества.

В ходе анализа флоры полевых фитоценозов определена соэкологическая значимость сообществ лесных полей. Наибольший интерес представляет реликтовая растительность характерных для Западного Кавказа высокотравных полей и остепненных ценозов, представляющих западную границу распространения горных степей в четвертичный период.

На видовое богатство и степень полночленности полевых сообществ оказывают влияние степень изоляции, площадь, емкость среды и сукцессионные процессы. Наименьшим видовым богатством отличаются высокотравные сообщества, характеризующиеся небольшой видовой емкостью, наибольшим – олуговевшие поляны среднегорного пояса. Остепненные полевые фитоценозы с наибольшей видовой емкостью, длительностью и степенью изолированности от «материковых» массивов горных степей оказываются наиболее неполночленными. Обеднению видового разнообразия полевых сообществ способствуют и естественные барьеры для миграции видов – буково-шишковые и словые формации. В процессе обеднения видового разнообразия сообществ наблюдается выпадение луговых видов и миграция из окружающих ценозов лесных видов.

Литература

- Акатов В.В. Анализ степени флористической неполноценности фитоценозов как способ тестирования островного эффекта// Ботан. журн. 1995. Т. 80. №4. С. 49-64.
- Акатов В.В. Видовая смкость и размер видового фонда колонизации высокогорных фитоценозов Западного Кавказа// Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол. 1997. Т.102. Вып.5. С. 72-79.
- Акатов В.В. Островной эффект как фактор формирования высокогорных фитоценозов Западного Кавказа. Майкоп. 1999. 114 с.
- Александрова В.Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Гагнидзе Р.И. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокогорья Кавказа. Тбилиси. 1974. 225 с.
- Галушко А.И. Анализ флоры Западной части Центрального Кавказа//Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь. 1976. Вып. 1. С. 5-130.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. - М.: Наука, 1985. 208 с.
- Долуханов А.Г. Верхние пределы леса в горах восточной части Малого Кавказа. - Баку. 1932.
- Еленевский Р.А. Горнолуговые этюды Кавказского заповедника// Труды КГЗ. 1939. Вып.2. С. 127-163.
- Ескина Т.Г. Тенденции зарастания фитоценозов среднегорных полей Западного Кавказа (бассейн р. Белой)// Актуальные вопросы экологии и охраны природных экосистем южных регионов России и сопредельных территорий/ Материалы XIII межреспубликанской научно-практической конференции. - Краснодар. 2000. С. 64-65.
- Ескина Т.Г., Лукьянова Н.Л. Тенденции изменения площади и проблема сохранения видового богатства полевых фитоценозов Кавказского заповедника//Матер. межрег. научн.-практич. конфер. «Устойчивое развитие горных территорий». -Махачкала, 2002. С. 8-10.
- Колаковский А.А. Альпийские пастбища Очемирского и Гальского районов АССР Абхазии. - Сухуми. 1935.
- Кулактин А.Н., Власов В.В., Животов А.Д. О тенденциях динамики некоторых компонентов ПТК Кавказского заповедника в связи

с глобальным изменением климата// Биоразнообразие и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике. – Сборник трудов/ Кавказский гос. природ. биосфер. заповедник. – Новочеркасск: ЗАО «Издательство ДОРОС», 2002. – Вып. 16. С. 288-301.

Лесков А.И. верхний предел лесов Западного Кавказа// Бот. ж. 1932. Т. 17. №2. С. 227-259.

Малеев В.П. О следах ксеротермического периода на Северо-Западном Кавказе// Сов. ботаника. 1939. №4.

Малеев В.П. О растительности полей предгорий Северо-Западного Кавказа// Сов. ботаника. 1940. №2.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломеш А.И. Современная наука о растительности: Учебник. – М.: Логос, 2001. – 264 с.

Панов В.Д. Климатические условия и экологическое состояние горной зоны Карачаево-Черкесской Республики// Оценка экологического состояния горных и предгорных экосистем Кавказа/ Ассоциация ООПТ Северного Кавказа и Юга России: Сборник науч. трудов. – Ставрополь: Кавказский край, 2000. – С. 53-62.

Панютин П.С. Высокогорье Западного Кавказа// Известия Гос. Геогр. общ-ва. Т. 71, Вып. 9. 1939.

Садовников В.А. Древние пастушеские поселения Кавказского биосферного заповедника// Биоразнообразие и мониторинг природных экосистем в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике. – Сборник трудов/ Кавказский гос. природ. биосфер. заповедник. – Новочеркасск: ЗАО «Издательство ДОРОС», 2002. – Вып. 16. С. 288-301.

Семагина Р.Н. К синтаксономии высокогорных луговых сообществ Кавказского биосферного заповедника. Дис. в ВИНТИ АН СССР. 1992. № 831-В2. 48 с.

Семагина Р.Н. Флора Кавказского государственного природного биосферного заповедника (монография). Сочи, 1999. 228 с.

Соснин Л.И. К истории лесов Кавказского заповедника// Научно-методические записки. Издание Главного управления по заповедникам, зоопаркам и зоосадам. – Москва, 1941. Вып. VIII. – С. 36-54.

Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 399 с.