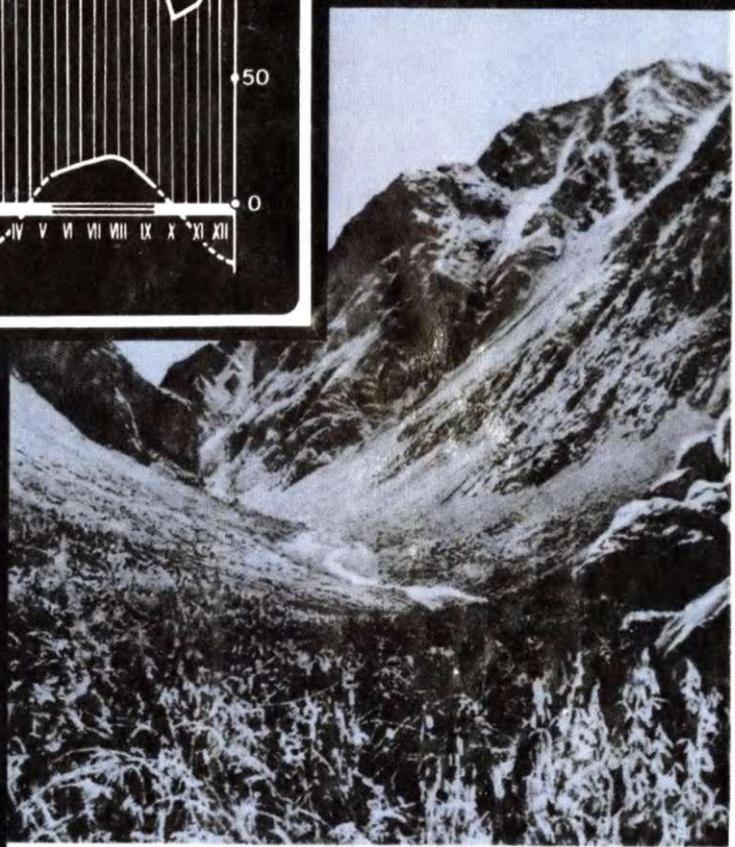
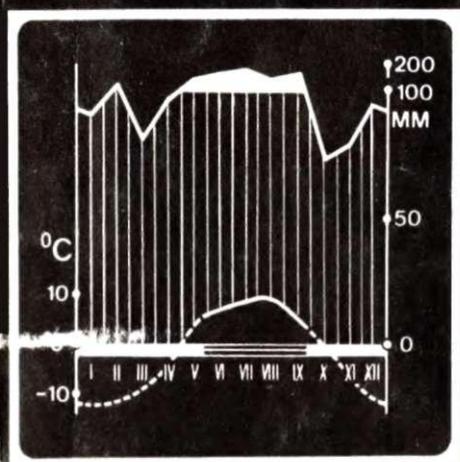


# БИОГЕОЦЕНОЗЫ АЛЬПИЙСКИХ ПУСТОШЕЙ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ  
И ОХРАНЫ ПРИРОДЫ  
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ  
И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА

# БИОГЕОЦЕНОЗЫ АЛЬПИЙСКИХ ПУСТОШЕЙ

(НА ПРИМЕРЕ  
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО  
КАВКАЗА)

Ответственный редактор  
доктор биологических наук  
Т.А. РАБОТНОВ



МОСКВА "НАУКА"  
1987

**Биогеоценозы альпийских пустошей (на примере Северо-Западного Кавказа).**  
— М.: Наука, 1987.

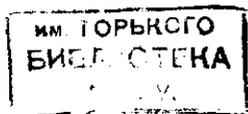
В работе обсуждаются результаты исследований альпийских лишайниковых пустошей: горно-луговые почвы, элементы баланса основных биогенов, место лишайниковых пустошей в системе высокогорных сообществ, состав, структура и продуктивность фитоценозов, характеристика почвенных и эпифитных водорослей, особенности биологического круговорота, роль отдельных групп гетеротрофов в функционировании сообществ.

Для ботаников, экологов, почвоведов, биологов широкого профиля.

Табл. 22, ил. 10, библиогр. 191 назв.

Рецензенты:

*В.Н. Тихомиров, Д.Г. Звягинцев*



## ВВЕДЕНИЕ

Все увеличивающееся воздействие человека на природные биогеоценозы ставит перед исследователями актуальную задачу скорейшего изучения их состава, структуры, механизмов функционирования и устойчивости. В настоящее время даже ранее труднодоступные высокогорные сообщества вовлекаются в интенсивную хозяйственную деятельность и быстро изменяются под влиянием неумеренного выпаса, прокладки дорог, усилившейся рекреационной нагрузки. В силу ряда обстоятельств (меньшая доступность, большая пестрота биогеоценотического покрова) эти сообщества изучены значительно хуже своих равнинных аналогов.

Настоящая работа посвящена изучению альпийских лишайниковых пустошей — типичных геохимически автономных биогеоценозов альпийского пояса Кавказа. Эти сообщества широко распространены и в других гумидных высокогорьях Евразии, занимают значительные площади в нашей стране, но ранее стационарно не изучались. Цель настоящего исследования — охарактеризовать основные биоконпоненты альпийских пустошей в их взаимосвязи друг с другом и со средой обитания. По нашему мнению, биогеоценологические исследования имеют большое значение не только для выявления общих закономерностей структуры и функционирования сообществ, но и для более глубокого познания роли отдельных компонентов, возможного лишь в условиях изучения всего комплекса биотических и абиотических факторов в условиях стационаров.

В связи с весьма ограниченным объемом книги отдельные разделы в ней представлены несколько конспективно. Итоги наших исследований, которые были опубликованы ранее (Состав и структура..., 1986), в настоящей работе для полноты изложения мы сочли целесообразным дать в форме основных выводов из этих исследований. Последнее относится к характеристике микроклимата, некоторых черт состава и структуры фитоценозов, почвенных микромицетов и мелких млекопитающих.

Работа выполнена коллективом авторов в составе Комплексной межфакультетской экспедиции МГУ по изучению биологической продуктивности важнейших природных зон СССР. Большую помощь в сборе и обработке полевого материала нам оказали многие участники экспедиции, особенно А.С. Кондрашов, А.В. Егоров, Т.Я. Абаймова,

Е.Н. Каверина, Г.Е. Левицкая, А.В. Сеннов, М.В. Работнова, которым авторы выражают свою искреннюю признательность. Проведение исследований осуществлялось на основании договора о научном сотрудничестве между Московским университетом и Тебердинским госзаповедником и было бы невозможным без постоянной помощи со стороны директора Тебердинского заповедника Д.С. Салпагарова и всех его сотрудников, которым мы выражаем глубокую благодарность. Мы искренне признательны за постоянное внимание и содействие в работе профессорам Т.А. Работнову и В.Н. Павлову, чьими советами и консультациями мы неоднократно пользовались.

## ЛИШАЙНИКОВЫЕ ПУСТОШИ В СИСТЕМЕ ВЫСОКОГОРНЫХ СООБЩЕСТВ

Под пустошами мы вслед за Е.В. Шифферс (1953, 1960) понимаем сообщества с доминированием нетравянистых психрофитов — лишайников, мхов и кустарничков. Обобщая результаты изучения структуры фитомассы и продуктивности тундровых и высокогорных сообществ по международной биологической программе, Ф.Е. Виелголаски (1973) предложил классификацию типов растительности на основании соотношения биомассы разных групп растений. По его схеме к пустошам следует относить все сообщества, где при незначительном участии мхов, доля лишайников в биомассе составляет более 10%.

На основании флористической классификации альпийских сообществ северо-западного Кавказа, проведенной по методике Браун-Бланке, исследуемые нами пустоши отнесены к ассоциации *Pediculari chroogrhynchae—Eritrichietum caucasicum*, субасс. — *P.c.E.c. oxytropidetosum kubanensis* Minaeva 1987 (Онипченко, Работнова, Минаева — личное сообщение).

Пустоши занимают положительные элементы мезорельефа, обычно обдуваемые малоснежные склоны и гребни. Снежный покров — один из основных факторов, определяющих структуру растительного покрова высокогорий (Вальтер, 1975; Bliss, 1971; и др.). От его мощности зависят сроки снеготаяния, глубина промерзания почвы, водный режим сообщества и другие характеристики. Проведенные нами наблюдения в одном из цирков на хребте Малая Хатипара в зимнее и весеннее время позволили провести ординацию растительных сообществ по градиенту глубины снежного покрова (рис. 1). Из сомкнутых сообществ альпийского пояса пустоши занимают самые малоснежные местообитания.

Альпийские пустоши и их производные широко распространены на Кавказе. Мы наблюдали широкое распространение этих сообществ в ущельях Муху, Назлыкол, Ариучат, Горалыкол, Азгек, Хатипара и др. Под влиянием интенсивного выпаса участие лишайников снижается, и пустоши формально могут быть отнесены к мелкоосоково-овсяницевоым лугам, которые очень широко распространены в альпийском поясе Большого и Малого Кавказа (Гроссгейм, 1948; Тумаджанов, 1980).

Лишайниковые пустоши наиболее характерны для высот 2500—2800 м (на северо-западном Кавказе), однако, они могут по холодным долинам спускаться до 2000 м и подниматься по пологим

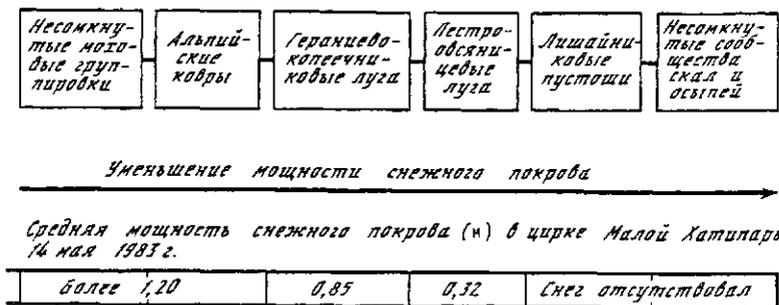


Рис. 1. Ординация типов растительности альпийского пояса хребта Малая Хатипара по глубине снежного покрова

гребням выше 3000 м. При снижении высоты обычно улучшается температурный режим почвы, интенсифицируется биологический круговорот и лишайниковые пустоши сменяются пестроостровными субальпийскими лугами, имеющими с первыми большое флористическое сходство. С подъемом вверх лишайниковые пустоши сменяются несомкнутыми осыпными группировками растений. Альпийские пустоши представляют собой первые (при движении из субнивального пояса вниз) сомкнутые геохимически автономные сообщества высокогорий Большого Кавказа. Аналогичные по структуре, экологии и сходные по флористическому составу с кавказскими лишайниковыми пустошами сообщества широко распространены в гумидных высокогорьях, но, видимо, отсутствуют в аридных (Агаханянц, 1981). Горные лишайниковые тундры Хибин, Урала и гор Восточной Сибири имеют весьма сходный состав и структуру с пустошами Кавказа. Так, например, даже в сравнении с флорой высокогорий Кузнецкого Алатау (Седельников, 1979) обнаруживается 20% общих видов сосудистых растений, которые составляют на исследуемом участке около 40% надземной фитомассы (и, конечно, почти все общие виды лишайников). К.В. Станюкович (1960) указывает на принадлежность кавказских лишайниковых пустошей к типу растительности лишайниковые тундры. С другой стороны, нельзя не отметить большое эколого-физиономическое сходство цетрариевых пустошей и их производных — мелкоосоковых лугов — с климаксовыми сообществами Альп, относящимися к порядку *Caricetalia curvulae* Br.-Bl. (Хадач, 1979; Нахуцишвили, Чернуска, Зебер, 1982), что подтвердилось и некоторыми нашими наблюдениями.

На основании маршрутного изучения основных вариантов альпийских пустошей на территории Тебердинского заповедника в 1977 г. нами была выбрана пробная площадь для стационарных исследований, которая располагается в верховьях р. Теберды (приток Кубани) на северо-восточном отроге хребта Малая Хатипара (водораздел ущелий Малая Хатипара и Аллюлюкулак). Географические координаты около 43°28' с.ш. и 41°37' в.д. Пробная площадь представляет собой участок гребня и склон цирка на абсолютных высотах 2750—2780 м.

Работы проводились на двух довольно контрастных вариантах лишайниковых пустошей. Один из них располагается вблизи пологого (уклон  $5^\circ$ ) гребня юго-западной экспозиции (верхний, или гребневой участок) и характеризуется наиболее мощно развитым лишайниковым покровом, другой располагается на более крутом ( $15\text{--}17^\circ$ ) южном склоне, где лишайниковый покров развит слабее, более значимо участие травянистых растений (нижний, или склоновый участок). Перепад высот между участками — 15 м, расстояние на местности — около 60 м. Каменистость (покрытие поверхности почвы камнями) на обоих участках не превышает 0,5%. Выбранные пробные площадки охватывают большую часть диапазона природного варьирования лишайниковых пустошей, поэтому полученные нами результаты могут быть использованы для характеристики этих сообществ на больших территориях.

## КЛИМАТ

Климат альпийского пояса хребта Малая Хатипара характеризуется низкими температурами (среднегодовая —  $1,2^\circ$ ) и большим количеством осадков (за год около 1400 мм), что позволяет отнести его к горному климату умеренной зоны, к типу X(VI) по Г. Вальтеру и др. (Walter et al., 1975). На рис. 2 представлена климатограмма метеопункта Тебердинского заповедника "Луг-5", расположенного в 1 км от стационарного участка на такой же абсолютной высоте, где данные по температуре в летние месяцы (июнь — сентябрь) рассчитаны как средние из прямых наблюдений, проводившихся сотрудниками Тебердинского заповедника в течение 16 лет (сплошная линия), а для остальных месяцев вычислены на основании данных метеостанции "Теберда" (Справочник по климату СССР, 1966) с учетом высотного градиента.

Для климата исследуемых альпийских пустошей характерны высокая относительная влажность воздуха (летом в среднем 79%), большая облачность, задерживающая около 50% солнечной радиации, сильные ветры (средняя скорость 1,7—1,9 м/с, часто более 9 м/с). Круглосуточные наблюдения за изменением основных климатических параметров, проведенные нами в течение вегетационного периода 1981 г. (среднего по метеоусловиям), позволили выявить особенности их суточной динамики. Непрерывное возрастание облачности от 6 до 16—18 ч приводит к сдвигу радиационного и температурного максимумов на предполуденные часы (11—12 ч московского летнего времени, истинный полдень в 13 ч 15 мин). До полудня сообщество получает 60% суммарной и 69% прямой солнечной радиации от суточной нормы. Более подробно методика и результаты климатических наблюдений на стационарных участках изложены нами ранее (Состав и структура..., 1986).

Для альпийских пустошей характерен маломощный снежный покров

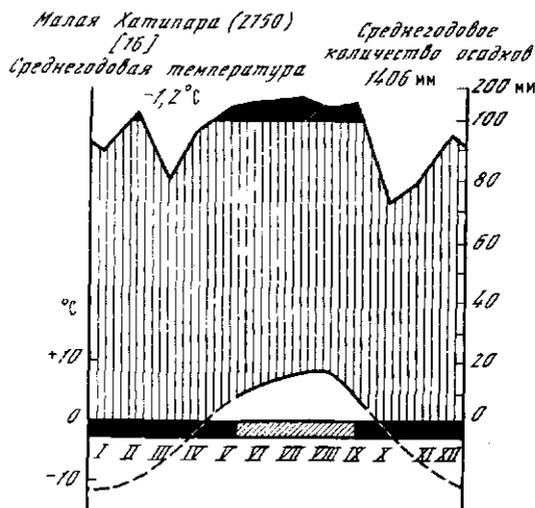


Рис. 2. Климатодиаграмма метеопункта "Луг-5" Тебердинского заповедника

или его отсутствие в зимнее время. Так, мощность снежного покрова составляла (среднее и его ошибка, см):

	На гребневом участке	На склоновом участке
1 марта 1983 г.	$3,5 \pm 0,3$	$12,0 \pm 0,9$
27 декабря 1983 г.	$6,3 \pm 0,4$	$8,7 \pm 0,6$

Малая мощность снежного покрова не предохраняет почву от глубокого зимнего промерзания. В то же время в ясные зимние дни температура на поверхности лишайникового покрова положительна и у лишайников фотосинтез происходит почти круглый год, так как нижние температурные границы фотосинтеза у них лежат около  $-20^{\circ}$ .

Наблюдения в двух точках (гребневой и склоновой участки) позволили сравнить их по ряду климатических параметров. По расчетам гребневой участок должен получать в июне на 3%, а склоновой на 18% больше прямой радиации, чем горизонтальная поверхность. Прямые наблюдения показали, что южный склон оказывается теплее

Таблица 1

Средние температуры поверхности почвы под растениями в разное время суток (52 дня наблюдений, по 2 пары растений) ( $^{\circ}\text{C}$ )

Вид	Температура, время суток		
	8 <sup>00</sup>	15 <sup>00</sup>	19 <sup>00</sup>
<i>Festuca ovina</i>	6,4	17,0	9,2
<i>Cetraria islandica</i>	5,6	20,4	10,4

гребня в среднем на уровне 150 см на  $0,2^\circ$ , на поверхности почвы на  $1,4^\circ$ , на глубине почвы 10 см — на  $0,9^\circ\text{C}$ . По ряду других климатических показателей (осадки, испаряемость, относительная влажность воздуха) изучаемые варианты альпийских пустошей близки и существенных различий между ними выявить не удалось.

В то же время даже в пределах одной микроплощадки ( $20 \times 20$  см) температура поверхности почвы под разными растениями значительно отличается (табл. 1). Почва под лишайниками, видимо, из-за их темной окраски (*Cetraria islandica*) нагревается днем значительно сильнее, чем внутри дерновины овсяницы (в ясные дни разница может достигать  $18,5^\circ$ ), однако ночью и утром она сильнее охлаждается. Таким образом, микро мозаика растительного покрова создает пеструю мозаику температуры на поверхности почвы, особенно в периоды интенсивной инсоляции.

## ПОЧВЫ АЛЬПИЙСКИХ ПУСТОШЕЙ

### ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Почвы автономных биогеоценозов альпийских лишайниковых пустошей высокогорий Кавказа развиты на элювии биотитового сланца, имеют возраст более 2000 лет и весь период своего существования развивались под воздействием травяной и лишайниковой растительности (Гришина и др., 1984). Исследования горно-луговых альпийских почв как компонента биогеоценозов альпийских пустошей проводили на охарактеризованных ранее гребневом (I) и склоновом (II) участках.

При исследовании твердой фазы почвы были описаны морфологические и микроморфологические признаки, определена каменность и механический состав мелкозема методом Качинского, минералогический состав крупной фракции почв по Горбунову (Иванов, Мягкова, 1981). Минералогический состав почвообразующей породы определяли микроскопическим изучением шлифов. Определение химических свойств почв проводили по общепринятым методам (Аринушкина, 1970; Орлов, Гришина, 1981). При исследовании жидкой фазы почв и наблюдениях за вертикальным стоком использовали лизиметры Шиловой (1955), установленные в трехкратной повторности под горизонтами  $A_d$  и  $A_1$ . Для выявления связи почв с растениями и другими живыми организмами исследовали динамику элементов минерального питания и воднофизических свойств.

### МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Почвенный профиль мощностью 30—35 см представлен горизонтами  $A_d$ ,  $A_1$ , B, C. На склоновом участке мощность дернового ( $A_d$  0—10 см) и гумусового ( $A_1$  10—20 см) горизонтов больше, чем на гребневом (0—7 и 7—15 см соответственно). По морфологическим признакам

почва определена как горно-луговая альпийская легкосуглинистая на элювии биотитового сланца (Состав и структура..., 1986). Микростроение горно-луговых альпийских почв следующее.

Горизонт  $A_d$ . Много подземных органов растений в разной степени разложения. Встречаются экскременты почвенных беспозвоночных. Плазма глинисто-железисто-гумусовая, темно-бурого цвета, изотропна. Гумус тонкодисперсный. Микростроение песчано-плазменно-пылеватое. Преобладают зерна скелета размером 0,04—0,08 мм, встречаются отдельные зерна до 1 мм. Скелет представлен главным образом биотитом, кварцем и полевыми шпатами, реже встречаются мусковит, клиноцоизит, гранат, хлорит. Зерна биотита сильно выветрелы и ожелезнены, по трещинам спайности наблюдаются затеки плазмы. Устойчивые минералы также подвержены интенсивному выветриванию. Встречаются крупные зерна кварца и граната, расколотые на мелкие обломки, разделенные тонкими трещинами. Зерна скелета расположены как обособленно, так и внутри агрегатов. Агрегаты второго порядка размером 0,4—1,0 мм расположены обособленно. Они состоят из мелких (0,01—0,04 мм) агрегатов коагулированной плазмы и зерен скелета. Порозность высокая. Межагрегатные поры неправильной или канальчатой формы размером 0,01—0,1 мм. Внутриагрегатные поры мелкие — 0,004—0,02 мм.

Горизонт  $A_1$ . Корневых остатков разной степени разложения меньше, чем в дерновом горизонте. Встречаются копролиты беспозвоночных, гумифицированные с включением минералов. Гумус тонкодисперсный, бурый. Микростроение песчано-плазменно-пылеватое. Зерна скелета размером 0,04—0,10 мм расположены обособленно и внутри почвенных агрегатов. Крупные зерна скелета (1—2 мм) встречаются чаще, чем в горизонте  $A_d$ . Скелет представлен теми же минералами. Зерна биотита и полевых шпатов сильно выветрелы, выветривание устойчивых минералов выражено слабо. Глинисто-железисто-гумусовая плазма бурого цвета, изотропна, хорошо агрегирована. В составе агрегатов больше представлены зерна скелета и меньше микроагрегаты коагулированной плазмы.

Горизонт В. Микростроение пылевато-плазменно-песчаное. Редкие остатки корней разной степени разложения. Признаки выветривания в горизонте выражены слабо. Часто встречаются обломки породы. Плазма гумусо-железисто-глинистая, светло-бурая, изотропная. Микроагрегаты плазмы входят в состав агрегатов второго порядка, склеивая зерна скелета.

## ОБЩИЕ СВОЙСТВА ПОЧВ

Альпийское почвообразование в целом молодое (Розов, 1966 и др.), поэтому все различия в свойствах альпийских почв проявляются на фоне общей малой мощности почвенного профиля, а также большого количества скелетного материала во всех горизонтах. Почвы альпийских лишайниковых пустошей характеризуются каменистостью, которая резко возрастает от верхнего к нижним горизонтам. Одновременно происходит укрепление скелетного материала.

Каменистость дернового горизонта составляет 7—37% по весу и 2—13% по объему, а горизонта В — 64—93 и 45—90% соответственно.

Механический состав почвы легкосуглинистый, что характерно для почв альпийского пояса Кавказа (Серебряков, 1957; Алтухов, Горчарук, 1965). В составе мелкозема преобладают фракции крупной пыли и мелкого песка, сумма которых в верхних горизонтах составляет 50—70%. Распределение фракции крупного песка в почвенном профиле аналогично поведению скелетного материала: его содержание значительно возрастает в нижних горизонтах. Характерно низкое содержание средне- и особенно мелкопылеватой фракции, которые в наибольшем количестве отмечены в средней части профиля. Количество ила в почве невелико и составляет 5,4—9,8%. Распределение илистой фракции дифференцировано по профилю, ее содержание возрастает в нижних горизонтах. Аналогичные результаты были получены при изучении горно-луговых почв Северной Америки, содержащих 5,5—10,5% ила с максимумом в горизонте В (Bliss, 1963, 1966; Douglas, Bliss, 1977). Более подробные сведения о механическом составе исследуемых почв опубликованы нами ранее (Состав и структура..., 1986).

Дифференцированное распределение илистой фракции некоторые исследователи связывают с элювированием при промывном режиме (Мамедов, 1970). Г.А. Алиев (1978), отмечая увеличение содержания илистой фракции в нижних горизонтах, говорит, что ему не удалось отметить передвижение ила по почвенному профилю. Отсутствие ориентированной плазмы и хорошая ее агрегированность, отмеченные нами при изучении микроморфологического строения почвы, свидетельствуют о закреплении ее в почвенном профиле. С. Павлук (Pawluk, Brewar, 1975), изучая микростроение некоторых альпийских почв горных систем Америки, отмечает хорошую структурность горизонта В и весьма слабое или полное отсутствие иллювиирования в хороших окислительных условиях. Возможно, нисходящее движение илистой фракции происходит в периоды особенно сильного увлажнения почвы, при котором могут разрушаться почвенные агрегаты. Во время подсыхания почвы, происходящего достаточно быстро, перемещенная вниз плазма вновь агрегируется за счет большого количества свободного железа, поступающего в почву при выветривании биотита. Для подтверждения этой точки зрения необходимо изучение микростроения почвы в динамике, включая период весеннего оттаивания почвы.

Минералогический состав крупной фракции почвы определяется составом почвообразующей породы. В ней преобладают биотит (до 45%), имеющий некоторые черты хлоритизации, и кварц (до 30%). Полевые шпаты (до 15%) представлены кислыми плагиоклазами и микроклином. В небольших количествах в породе присутствуют мусковит, клиноцоизит, гранат, хлорит. Большое количество легковыветривающихся минералов в составе биотитового сланца обуславливает его интенсивное выветривание.

Для минералогического состава почвы характерно высокое содер-

жание минералов тяжелой фракции во всех горизонтах (4—9%), что обусловлено частичным попаданием биотита в тяжелую фракцию при разделении тяжелых и легких минералов. Несмотря на интенсивное выветривание, даже в дерновом горизонте еще присутствует значительное количество обломков породы, не распавшихся на отдельные минеральные зерна. Зерна биотита сильно ожелезнены, особенно в верхнем горизонте, и легко разрушаются при механическом воздействии. Полевые шпаты также сильно выветрели, их зерна, как правило, округлы и легко рассыпаются на мелкие обломки при надавливании иглой. Равномерное распределение легко-выветривающихся минералов по почвенному профилю объясняется постоянным поступлением новых минералов при выветривании обломков породы в верхних горизонтах. При этом в верхней части профиля относительно накапливаются устойчивые минералы — кварц и клиноцоизит (Состав и структура..., 1986).

Валовый состав минеральной части почвы характеризуется достаточно равномерным распределением по профилю окислов кремния, железа и алюминия (табл. 2). Это позволяет предположить, что оглинивание средней части профиля происходит за счет перемещения вглубь пылеватых и илестых частиц без разрушения кристаллических решеток минералов. Слабую дифференциацию химического состава горно-луговых почв по горизонтам отмечал ряд авторов (Ливеровский, 1945; Алиев, 1978).

Почвы альпийских лишайниковых пустошей кислые, не насыщенные основаниями. Степень насыщенности возрастает вниз по профилю и составляет в горизонте  $A_d$  более 60%, а в горизонте В — более 80% (табл. 3). Почвы гребневого участка несколько более кислые, особенно в дерновом горизонте. Возможно, это связано со значительно большим участием лишайников в сложении фитоценозов данного участка и подкислением почвы продуктами их жизнедеятельности. рН солевой вытяжки сильно отличается от рН водной суспензии, что свидетельствует о большом содержании обменного водорода и алюминия. Накопление обменных оснований в дерновом горизонте носит биогенный характер. Почвы обогащены подвижными формами калия, но обеднены подвижными формами соединений азота и фосфора.

Профиль исследованной почвы характеризуется высоким содержанием органического вещества и азота (табл. 4). Высокое содержание углерода в почвах альпийского пояса объясняется замедленным разложением растительного опада в связи с малой биологической активностью, что влечет накопление в составе органического вещества неполностью разложившихся растительных остатков (Антипов-Каратаев, 1936; Мамытов, 1963; Tosca, Labroue, 1981; и др.). А. Пош (Posch, 1977) также указывает на высокое содержание гумуса в альпийских почвах и характерное для них низкое содержание илестой фракции, поэтому гумус здесь выполняет очень важную функцию, являясь основным сорбентом воды и элементов минерального питания. Резкое уменьшение содержания гумуса вниз по профилю связано с аналогичным распространением подземных ор-

Таблица 2  
**Валовый химический состав горно-луговых альпийских почв**  
 (в % на прокаленную массу)

Горизонт	SiO <sub>2</sub>	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	MnO	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	TiO <sub>2</sub>	CaO	MgO	SO <sub>4</sub>	Na <sub>2</sub> O + K <sub>2</sub> O (по разности)
<i>Гребневой участок</i>										
A <sub>д</sub>	53,69	6,32	30,79	0,03	0,25	0,76	1,94	2,14	0,36	3,72
A <sub>1</sub>	57,04	6,07	27,27	0,12	0,24	0,74	0,90	1,96	0,46	5,20
B	53,24	4,04	33,94	0,11	0,15	0,68	1,71	2,30	0,36	3,47
<i>Склоновый участок</i>										
A <sub>д</sub>	56,11	6,22	28,45	0,05	0,23	0,82	1,01	1,95	0,49	4,67
A <sub>1</sub>	57,22	6,68	27,59	0,12	0,17	0,86	1,02	1,90	0,46	3,74
B	56,26	5,96	28,85	0,11	0,10	0,69	1,64	2,04	0,55	4,01

Таблица 3  
**Характеристика горно-луговых альпийских почв лишайниковых пустошей**

Горизонт	рН (H <sub>2</sub> O)	рН (KCl)	Гидрол. кислотность	Поглощенные катионы		Степень насыщенности оснований-ми. %	K <sup>+</sup>	N(NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> )	P
				Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>				
				мг-экв/100 г почвы					
<i>Гребневой участок</i>									
A <sub>д</sub>	5,5	3,8	15,0	6,7	0,7	33,0	30,1	1,2	0,6
A <sub>1</sub>	5,5	3,7	14,7	2,3	0,4	15,7	21,1	1,1	0,5
B	5,6	3,8	11,5	1,4	0,4	13,5	19,6	0,2	0,3
<i>Склоновый участок</i>									
A <sub>д</sub>	5,7	4,1	13,9	9,2	1,1	42,5	27,1	1,3	0,5
A <sub>1</sub>	5,4	3,7	17,5	2,5	0,5	14,8	20,1	0,4	0,5
B	5,5	3,8	13,3	1,3	0,3	10,5	16,6	0,4	0,2

Таблица 4  
**Состав органического вещества почв (в % от веса почвы)**

Горизонт	C	N	C:N	C <sub>гк</sub>	C <sub>фк</sub>	Негидрол. остаток	C <sub>гк</sub> · C <sub>фк</sub>
<i>Гребневой участок</i>							
A <sub>д</sub>	7,50	0,75	10,0	0,95	1,70	4,85	0,6
A <sub>1</sub>	3,38	0,36	9,4	0,41	1,13	1,84	0,4
B	1,66	0,23	7,2	0,20	0,55	0,91	0,4
<i>Склоновый участок</i>							
A <sub>д</sub>	8,18	0,78	10,5	1,10	1,89	5,19	0,6
A <sub>1</sub>	5,18	0,55	9,5	0,61	1,57	3,00	0,4
B	2,27	0,26	8,7	0,28	0,79	1,20	0,4

ганов растений, основная масса которых находится в дерновом горизонте.

Отношение C:N значительно меньше величин, указанных рядом авторов для горно-луговых почв (Ливеровский, 1945; Петров, 1952; Bliss, 1963, 1966). По всей вероятности, почвы альпийских лишайниковых пустошей, в силу своего наиболее автономного положения в альпийском поясе, отличаются от почв под другими растительными сообществами относительно большей степени гумификации.

Для исследуемых почв характерен гуматно-фульватный тип гумуса в дерновом горизонте и фульватный в нижележащих (см. табл. 4). Формирование этих типов гумуса в профиле альпийских почв обусловлено влиянием экологических условий альпийского пояса. М.Э. Салаев и Ч.М. Джафарова (1980) отмечают, что в этих условиях происходит формирование преимущественно бурых гуминовых кислот и фульвокислот, причем молекулы гуминовых кислот обладают слабой конденсированностью и большим числом гидрофильных групп.

### СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КИСЛОТНОСТИ ПОЧВ И СОДЕРЖАНИЯ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ

Многочисленные измерения в течение периода вегетации величины рН и содержания подвижных форм элементов минерального питания показали закономерные, статистически достоверные изменения в свойствах лишь для дернового горизонта. Наибольшая динамичность свойств верхнего горизонта почвы мощностью всего несколько сантиметров свидетельствует о наиболее активном течении в нем основных биологических и физико-химических процессов.

Значения рН почвы меняются в пределах 5,3—6,0, при этом рН лизиметрических вод изменяется от 5,8 до 6,2. Сезонная динамика кислотности характеризуется выраженным минимумом значений рН в середине вегетационного периода, во второй половине июля (рис. 3). В это время складываются наиболее благоприятные условия для разложения растительного опада и повышения активности корневых систем растений, среднесуточная температура воздуха поднимается до 15—17° при достаточно большом количестве атмосферных осадков. Видимо, в это время в почву поступает наибольшее количество кислых продуктов разложения опада и корневых выделений. Одновременно происходит активное поглощение элементов минерального питания, поступающих в почву из опада, что препятствует нейтрализации кислых выделений и способствует подкислению почвы и лизиметрических вод.

Динамика содержания подвижных форм соединений азота и фосфора в течение вегетационного периода характеризуется небольшими количественными изменениями на общем фоне низкой обеспеченности почвы этими важнейшими элементами минерального питания растений (рис. 4), что было отмечено рядом авторов для горно-луговых почв других регионов (Горчарук, 1969; Nimlos, McConnell, 1965; Каргальцев, 1976; Posch, 1977).

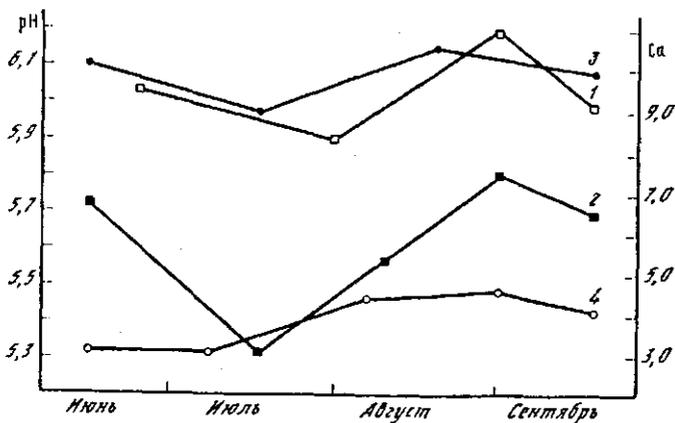


Рис. 3. Величина pH

1 — лизиметрических вод, 2 — горно-луговой почвы

Содержание обменного Са в почве

3 — мг-экв/100 г

Содержание общего Са в лизиметрических водах

4 — мг/л

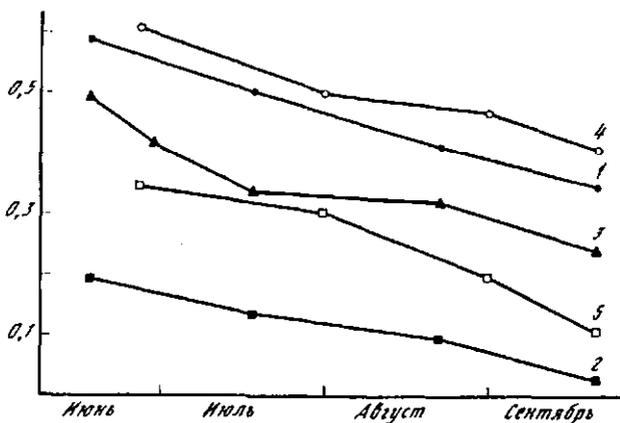


Рис. 4. Содержание водорастворимых форм азота

1 — аммонийного, 2 — нитратного, 3 — подвижного фосфора в горно-луговой почве (мг/100 г) и в лизиметрических водах: 4 — аммонийный азот, 5 — нитратный азот (мг/л)

В верхнем горизонте почв альпийских пустошей содержится 0,26—0,80 мг/100 г почвы подвижных соединений фосфора. Характерно постепенное снижение содержания фосфора в почве от начала к концу вегетационного периода (см. рис. 4). Содержание водорастворимого аммонийного азота в дерновом горизонте почвы составляет 0,3—0,6 мг/100 г, нитратного — 0,03—0,2 мг/100 г почвы. В лизиметрических водах содержится 0,4—0,6 мг/л аммонийного и 0,2—0,5 мг/л нитратного азота. Динамика содержания этих форм азота сходна с изменением содержания подвижных форм соединений фосфора (см. рис. 4).

Сезонная динамика обменного кальция в почвах и содержание его в лизиметрических водах имеет иной характер. Для него свойственно низкое содержание в середине лета и нарастание его в конце вегетационного периода, когда в почву поступают элементы минерального питания из свежего растительного опада (см. рис. 3.).

Л.Г. Горчарук (1969), изучая динамику содержания элементов минерального питания в горно-луговых почвах Кавказского заповедника, выявил особо низкое содержание усвояемого азота и фосфора в конце вегетационного периода. Эти элементы, имея лимитирующее значение для продуктивности сообщества, достаточно активно поглощаются растениями до конца периода вегетации, что и определяет характер их сезонной динамики в почве.

### ПОСТУПЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ЭЛЕМЕНТОВ НА УЧАСТОК АЛЬПИЙСКИХ ПУСТОШЕЙ С АТМОСФЕРНЫМИ ОСАДКАМИ И ИХ МИГРАЦИЯ В ПОЧВЕННОМ ПРОФИЛЕ

Поступление веществ, растворенных в атмосферных осадках, наряду с выпадением атмосферной пыли, является одним из важнейших источников поступления веществ в биогеоценоз, развивающийся на участке элювиального ландшафта. Перенос воздушными потоками распыленных веществ и их выпадение с осадками на земную поверхность — важное звено круговорота веществ. А.Ф. Цыганенко (1968) отмечает, что запас элементов минерального питания, участвующий в круговороте в естественных биогеоценозах, может аккумулироваться за счет поступления из атмосферы всего за несколько десятилетий (при отсутствии существенного выноса со стоком).

Атмосферные осадки, выпадающие в альпийском поясе хребта Малая Хатипара, имеют слабокислую реакцию и низкую минерализацию (табл. 5). Средние значения концентраций всех, за исключением  $\text{NH}_4^+$ , ионов в атмосферных осадках стационарного участка значительно меньше величин, отмечаемых в северных районах европейской части СССР, и близки к концентрациям в осадках ледниковой зоны Памира (Дюргеров и др., 1980). Высокие концентрации иона аммония обнаружены в атмосферных осадках, приносимых северными ветрами, и, возможно, связаны с промышленными источниками. Концентрация растворенных веществ сильно варьирует, что характерно для атмосферных осадков всех районов и связано с динамикой ряда метеорологических факторов — температуры, влажности воздуха, направления и скорости ветра, а также интенсивности и количества выпавших осадков (Семенов, 1966).

Несмотря на большое количество осадков и значительную крутизну склона, поверхностный сток на участке альпийских пустошей практически отсутствует и имеет ограниченное значение во время весеннего снеготаяния. Одной из причин отсутствия поверхностного стока является невысокая интенсивность выпадающих осадков. Нам также не

Таблица 5

## Химический состав осадков и лизиметрических вод альпийских лишайниковых пустошей (в мг/л)

Объект	pH	C <sub>орг</sub>	N <sub>орг</sub>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Cl <sup>-</sup>	HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	
Лизиметрические воды	A <sub>д</sub>	6,0	10,0	2,1	0,53	0,36	4,6	1,0	0,39	0,29	3,0	3,1
		0,1	1,0	0,1	0,03	0,05	0,2	0,1	0,05	0,01	0,1	0,2
		27	6	7	24	26	33	33	32	33	33	8
	A <sub>1</sub>	6,0	6,3	1,3	0,49	0,50	4,3	1,3	0,38	0,52	3,1	2,2
		0,1	0,3	0,1	0,07	0,10	0,3	0,3	0,05	0,04	0,3	0,3
		10	4	5	9	8	6	6	6	6	6	4
Атмосферные осадки	6,0	1,1	0,2	0,5	0,07	0,5	0,20	0,09	0,08	—	2,1	
	0,2	0,2	0,1	0,2	0,02	0,1	0,02	0,03	0,04	—	0,3	
	7	8	5	5	5	10	10	8	8	—	3	

Примечание. В каждом столбце верхняя цифра — концентрация веществ, мг/л, средняя — ошибка се среднего значения, нижняя — число наблюдений.

удалось выявить сколь-нибудь значительного бокового внутрипочвенного стока; по-видимому, боковой сток просачивающихся вод происходит ниже почвенного профиля по скальному основанию.

Прямой зависимости между количеством выпадающих осадков и количеством воды, просачивающейся через почвенный профиль, не наблюдается. Это определяется влиянием ряда факторов, таких как характер выпадающих осадков, их интенсивность, продолжительность периодов без осадков. Средние коэффициенты просачивания атмосферных осадков невелики даже для верхней части профиля. На нижней границе дернового горизонта средний коэффициент просачивания составляет  $17 \pm 2\%$ , а ниже горизонта A<sub>1</sub> просачивается всего  $6 \pm 2\%$  от выпавших осадков. Низким значениям коэффициента просачивания в почвах альпийских лишайниковых пустошей способствует ряд факторов. Хорошо развитая дернина, большие запасы ветоши, мощный лишайниковый покров обуславливают высокую водоудерживающую способность почвы и растительности. Климатические же факторы, такие как сильная инсоляция, низкое атмосферное давление, большая скорость ветра, способствуют быстрому испарению задержанной воды. Расчеты коэффициентов просачивания носят ориентировочный характер, насколько позволяют лизиметры конструкции Е.И. Шиловой.

Лизиметрические воды, формирующиеся в гумусовых горизонтах горно-луговой альпийской почвы, близки по химическим показателям к лизиметрическим водам почв тундровой зоны (Арчгова, 1979) и характеризуются слабнокислой реакцией, низкой минерализацией и относительно низким содержанием органического вещества, которое преобладает в составе растворенных соединений (см. табл. 5).

В почвенном профиле горно-луговой альпийской почвы мигрируют достаточно простые органические соединения, так как отношение бихроматной окисляемости лизиметрических вод к перманганатной

Таблица 6

Поступление некоторых элементов с атмосферными осадками  
и их вынос с фильтрующимися водами на участке альпийских пустошей  
(в кг/га в год)

Процесс	С <sub>орг</sub>	Ca	Mg	K	Na	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>
Поступление	11,3	5,1	2,1	0,9	0,8	5,1	0,7
Вынос из A <sub>д</sub>	17,4	8,0	1,7	0,7	0,5	0,9	0,6
Вынос из A <sub>1</sub>	3,9	2,5	0,7	0,3	0,3	0,3	0,4

невысоко и составляет в горизонте A<sub>д</sub> 1,35—2,24, а в горизонте A<sub>1</sub> — 1,16—1,64. На подвижность органического вещества горно-луговых почв указывал ряд авторов (Ливеровский, 1945; Джафаров, Джафарова, 1980).

Из минеральных ионов в составе лизиметрических вод преобладают Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Cl<sup>-</sup>, HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>. Б.А. Джафаров и Т.С. Джафарова (1980) показали, что, наряду с этими ионами, наиболее подвижным мигрантом в альпийских почвах является ион SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>.

Нами был оценен баланс поступления в биогеоценоз ряда элементов с атмосферными осадками и выноса их за пределы гумусовых горизонтов почвы с фильтрующимися водами. Сумма осадков за весенне-осенний период взята по результатам многолетних наблюдений Тебердинского заповедника. Зимние осадки при расчете не учитывались, ввиду малой мощности или отсутствия сплошного снежного покрова на участке альпийской пустоши (см. выше).

Большое количество осадков даже при относительно низкой их минерализации обуславливает существенное поступление некоторых биогенных элементов на участок альпийских пустошей. С фильтрующимися водами из гумусовых горизонтов выносятся незначительное количество веществ (табл. 6). Из дернового горизонта вынос лишь кальция и углерода органических веществ превышает их поступление с атмосферными осадками. Из горизонта A<sub>1</sub> выносятся уже значительно меньше всех элементов, чем их поступает из атмосферы. Если даже допустить, что коэффициент фильтрации занижен нами в два-три раза, то и тогда вынос элементов из гумусовых горизонтов не будет превышать их поступление с атмосферными осадками. Таким образом, биогеоценозы пустошей, развивающиеся в элювиальных ландшафтах альпийского пояса, хорошо приспособлены к захвату биогенных элементов, что препятствует их выносу за пределы почвенного профиля.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Горно-луговые почвы альпийских пустошей северо-западного Кавказа имеют ряд признаков, характерных для всех горных почв: укороченность профиля и нарастание каменности от верхнего к нижним горизонтам. В составе мелкозема исследуемых почв преобла-

дают фракции крупной пыли, средняя часть профиля оглинена, отмечено накопление илистой фракции в горизонте В. Первичные минералы, представленные главным образом биотитом, кварцем и полевыми шпатами, подвержены интенсивному выветриванию. Большое количество железа, поступающего в почву при выветривании биотита, способствует образованию агрегированной плазмы и хорошей оструктуренности всего профиля.

Характерной особенностью почв лишайниковых пустошей можно считать обогащенность их гумусом и азотом. Гумус гуматно-фульватный в верхнем горизонте и фульватный в нижнем. Почвы имеют кислую реакцию, не насыщены основаниями, имеют низкое содержание подвижных форм соединений азота и фосфора и высокое — калия.

Важной статьей баланса элементов минерального питания являются атмосферные осадки, имеющие слабокислую реакцию и сравнительно низкую минерализацию. При слабом просачивании атмосферных осадков в летнее время и отсутствии сильного промывания профиля весной, вынос элементов из почвы с фильтрующимися водами не превосходит их поступления с атмосферными осадками. Процессы аккумуляции доминируют над элювиальными процессами.

Динамика ряда свойств почв (реакция почвенного раствора, содержание подвижных форм соединений элементов минерального питания) в большой степени сопряжена с сезонной динамикой фитоценозов и особенностями биологического круговорота.

## **СОСТАВ, СТРУКТУРА И ПРОДУКТИВНОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ**

### **ЛИШАЙНИКИ И ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ**

#### **СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗОВ**

Несмотря на то, что лишайниковые пустоши были определены нами вслед за Ф.Е. Виелголаски (1973) по принципу доминирования кустистых лишайников, эти сообщества в высокогорьях Кавказа имеют и четко выраженное флористическое своеобразие. На основании анализа 45 геоботанических описаний пустошей в альпийском поясе северо-западного Кавказа (преимущественно на территории Тебердинского заповедника) нами составлен сводный список видов сосудистых растений, напочвенных мхов и лишайников в порядке убывания их встречаемости в описаниях (табл. 7). В него вошли все виды растений, имеющие II—V класс встречаемости (постоянства) по Раункьеру, а также все виды, отмеченные на стационарной пробной площади (склоновый и гребневой участки). Для последних указана оценка обилия — покрытия по шкале Браун-Бланке. Из 35 видов сосудистых растений, имеющих III—V класс встречаемости, на изучаемых площадках произрастает 34, что дает возможность считать выбранные стационарные участки весьма типич-

Таблица 7

Видовой состав сосудистых растений, мохообразных и лишайников  
альпийских пустошей

Вид	Класс встречае- мости	Оценка по шкале Браун-Бланке	
		Участки	
		гребневой	склоно- вый
1	2	3	4

*Сосудистые растения*

1. Campanula biebersteiniana Schult	V	2	1
2. Festuca ovina L.	V	1	2
3. Minuartia circassica (Albov) Woronow	V	+	+
4. Helictotrichon adzharicum (Albov) Grossh.	V	1	1
5. Anemone speciosa Adam ex G. Pritz.	V	1	2
6. Carex umbrosa Host	V	1	1
7. Luzula spicata (L.) DC.	V	+	+
8. Pedicularis chroorrhyncha Vved.	V	+	+
9. Veronica gentianoides Vahl.	V	+	1
10. Arenaria lychnidea Bieb.	V	+	+
11. Eritrichium caucasicum (Albov) Grossh.	V	+	+
12. Vaccinium vitis-idaea L.	V	+	+
13. Alchemilla caucasica Buser	IV	1	1
14. Antennaria dioica (L.) Gaertn.	IV	1	1
15. Carum caucasicum (Bieb.) Boiss.	IV	1	1
16. Gentiana djimilensis C. Koch	IV	1	1
17. Carex tristis Bieb.	IV	1	1
18. Anthemis sosnovskyana Fed.	IV	—	r
19. Bromopsis variegata (Bieb.) Holub	IV	—	r
20. Erigeron uniflorus L.	III	+	+
21. Polygonum bistorta L.	III	+	+
22. Potentilla gelida C.A. Mey.	III	+	1
23. Taraxacum stevenii (Spreng.) DC.	III	1	+
24. Euphrasia ossica Juz.	III	—	+
25. Campanula collina Bieb.	III	—	+
26. Trifolium polyphyllum C.A. Mey.	III	1	2
27. Oxytropis kubanensis Leskov	III	1	1
28. Primula algida Adam	III	—	+
29. Aster alpinus L.	III	+	+
30. Gentiana septemfida Pall.	III	+	+
31. Ranunculus oreophilus Bieb.	III	+	+
32. Gentiana oschtenica (Kusn.) Woronow	III	—	+
33. Plantago saxatilis Bieb.	III	—	+
34. Gentiana biebersteinii Bunge	III	+	+
35. Arenaria holostea Bieb.	III	—	—
36. Fritillaria lutea Mill.	II	+	+
37. Scabiosa caucasica Bieb.	II	—	r
38. Aetheopappus caucasicus Sosn.	II	—	+
39. Podospermum meyeri C. Koch	II	—	+
40. Primula ruprechtii Kusn.	II	—	r
41. Chamaescidium acaule (Bieb.) Boiss.	II	—	—

Таблица 7 (окончание)

1	2	3	4
42. <i>Myosotis alpestris</i> F. W. Schmidt	II	—	—
43. <i>Anthemis iberica</i> Bieb.	II	—	r
44. <i>Pedicularis caucasica</i> Bieb.	II	+	—
45. <i>Taraxacum confusum</i> Schischk.	II	—	r
46. <i>Potentilla crantzii</i> (Crantz) G. Beck ex Fritsch	I	—	r
47. <i>Anthyllis variegata</i> Boiss.	I	—	+
48. <i>Gentiana aquatica</i> L.	I	—	r
49. <i>Potentilla nivea</i> L.	I	r	—
50. <i>Sedum tenellum</i> Bieb.	I	—	r
51. <i>Valeriana alpestris</i> Stev.	I	—	r
<i>Печеночники и мохообразные</i>			
1. <i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb.	III	+	+
2. <i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	II	+	+
3. <i>Bryum</i> sp.	II	+	+
4. <i>Desmatodon latifolius</i> (Hedw.) Brid.	II	+	+
5. <i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	I	+	—
6. <i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Web.) Hampe	I	r	—
7. <i>Riccia sorocarpa</i> Bisch.	I	—	r
<i>Лишайники</i>			
1. <i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.	V	3	2
2. <i>Cladina mitis</i> (Sandst.) Hale et W. Culb.	V	2	1
3. <i>Thamnolia vermicularis</i> (Sw.) Ach.	V	2	1
4. <i>Cetraria nivalis</i> (L.) Ach.	IV	1	1
5. <i>Cladonia macroceras</i> (Flk.) Ahti	IV	+	+
6. <i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm.	IV	1	1
7. <i>Cetraria laevigata</i> Rassad.	IV	1	1
8. <i>Cetraria cucullata</i> (Bellardi) Ach.	IV	1	+
9. <i>Peltigera rufescens</i> (Weis.) Humb.	II	+	+
10. <i>Alectoria bicolor</i> (Ehrh.) Nyl.	I	r	—
11. <i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schrad.	I	r	r
12. <i>Cornicularia divergens</i> Ach.	I	r	—

ными для альпийских пустошей северо-западного Кавказа в целом. Дальнейший анализ состава фитоценозов целиком базируется на материалах, полученных при изучении этих участков.

В составе исследуемых фитоценозов нами выявлено 51 видов сосудистых растений, 12 видов напочвенных лишайников и 7 видов мхов и печеночников (см. табл. 7). Среди сосудистых растений преобладают виды, имеющие кавказский ареал, но важное значение имеют также виды с кавказско-переднеазиатским и голарктическими типами ареалов. На гребне большую роль играют голарктические виды, а в более благоприятных условиях на южном склоне усиливается роль кавказско-переднеазиатских видов.

По системе жизненных форм Раункиера среди растений пустошей абсолютно преобладают гемикриптофиты, значительна роль хамефитов (22% видов, 7—16% надземной биомассы), роль геофитов и теро-

фитов невелика, что типично для сообществ гумидных высокогорий. Среди категорий жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962) абсолютно преобладают травянистые поликарпники, из них на долю стержнекорневых, кистекорневых, короткокорневищных и дерновых поликарпиков приходится 80—85% видов и 97—99% надземной продукции сосудистых растений. Более подробно анализ географических элементов и жизненных форм растений описан нами ранее (Состав и структура..., 1986).

По способам размножения в составе фитоценозов альпийских пустошей преобладают виды, сочетающие семенное и вегетативное размножение, однако велика роль видов, размножающихся, видимо, только семенами. Большинство видов сосудистых растений — энтомофилы (33 из 48, исключая виды, подозреваемые на апомиксис), но их доля в надземной продукции составляет около 40%, а доля 6 видов анемофилов — 47—59%.

По способам распространения плодов и семян в сообществе абсолютно доминируют баллисты (64—67% видов и 55—60% надземной продукции), на втором месте стоят анемохоры и гемианемохоры (19—22% видов и 35—38% продукции). Необходимо отметить, что анемохорные приспособления у этих видов довольно слабо выражены, так как в условиях очень сильных ветров настоящая анемохория может привести к бесполезной трате семян.

Нами исследован состав фитоценологических популяций трех видов сосудистых растений — *Anemone speciosa*, *Campanula biebersteiniana*, *Sagittaria caucasica* — методом наблюдений за фиксированными особями на постоянных трансектах в течение шести лет. Ценопопуляции всех трех видов относятся к нормальному типу (Работнов, 1945, 1978), в их составе представлены все возрастные состояния растений, включая жизнеспособные семена в почве.

### ЖИЗНЕСПОСОБНЫЕ СЕМЕНА В ПОЧВАХ АЛЬПИЙСКИХ ПУСТОШЕЙ

Работы по изучению запасов жизнеспособных семян в почвах высокогорных сообществ очень немногочисленны (Работнов, 1982), а по альпийскому поясу Кавказа нам неизвестны. Это побудило нас провести ряд опытов с целью определения состава и количества всхожих семян в почве исследуемых альпийских пустошей. В своей работе мы пользовались методом проращивания семян из почвенных образцов в чашках Петри (Петров, 1981) и в кюветах (Пятин, 1970). Общая площадь учета составила для каждого из участков 1375 см<sup>2</sup>, время проращивания — 40 месяцев. Результаты проращивания сведены в табл. 8.

Всего удалось выявить 23 вида сосудистых растений, имеющих всхожие семена в почве. Большинство из них — характерные компоненты фитоценозов пустошей. Из растений, не произрастающих в исследуемом сообществе, следует отметить *Chamaenerion angustifolium*, *Pulsatilla albana*, *Senecio* sp., анемохорные семена которых могли быть легко занесены из прилегающих сообществ,

Таблица 3

Видовой состав и численность всхожих семян в почвах альпийских пустошей  
(площадь учета 1375 см<sup>2</sup>)

N п/п	Вид	Число всходов на глубине, см			
		0—2	2—6	0—2	2—6
		Участки			
		гребневой		склоновый	
		1	1	1	1
1	<i>Alchemilla caucasica</i>	—	1	—	—
2	<i>Anemone speciosa</i>	—	—	2	—
3	<i>Arenaria lychnidea</i>	—	—	1	—
4	<i>Campanula biebersteiniana</i>	—	1	2	—
5	<i>Carex tristis</i>	—	—	2	—
6	<i>Carex umbrosa</i>	2	—	3	—
7	<i>Carum caucasicum</i>	1	—	4	—
8	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	—	2	1	2
9	<i>Eritrichium caucasicum</i>	—	—	1	—
10	<i>Fritillaria lutea</i>	—	—	1	—
11	<i>Festuca ovina</i>	—	—	3	—
12	<i>Helictotrichon adzhanicum</i>	1	—	1	—
13	<i>Gentiana aquatica</i>	—	—	1	—
14	<i>Gentiana djimilensis</i>	—	2	6	—
15	<i>Gentiana septemfida</i>	2	—	2	—
16	<i>Luzula sp.</i>	—	—	1	—
17	<i>Oxytropis kubanensis</i>	6	—	—	—
18	<i>Primula algida</i>	—	—	8	1
19	<i>Pulsatilla albana</i>	—	—	3	—
20	<i>Ranunculus oreophilus</i>	1	—	—	—
21	<i>Senecio sp.</i>	—	—	1	—
22	<i>Trifolium polyphyllum</i>	—	—	1	—
23	<i>Veronica gentianoides</i>	—	—	9	—
	Прочие двудольные	6	1	13	1
	Всего всходов	19	7	66	4
	Всходов на 1 м <sup>2</sup>	190		510	

где они весьма обычны. Среди доминантов альпийских пустошей жизнеспособные семена имеют многие почти исключительно генеративно размножающиеся виды: *Anemone speciosa*, *Campanula biebersteiniana*, *Carum caucasicum*. Для них наличие семенного запаса и возобновления — необходимое условие существования в сообществе. Э.Ф. Шур-Багдасарян (1961) отмечала, что семенное возобновление на альпийских лугах наблюдается в основном у розеточных растений, что согласуется и с нашими данными.

В целом видовой состав жизнеспособных семян в почве хорошо отражает современную растительность. Почти все семена приурочены к верхнему (0—2 см) слою почвы и практически отсутствуют в нижних горизонтах. Таким образом, основная масса всхожих семян в почве имеет небольшой возраст, а накопления их в значительных

количества не происходит. Общее число всхожих семян составляет около 190 экз/м<sup>2</sup> для гребневого и 510 экз/м<sup>2</sup> для склонового участков. Несмотря на явно заниженный характер этих цифр, связанный с невозможностью создания условий для прорастания всех жизнеспособных семян (Ходачек, 1981; Grime et al., 1981), можно определенно говорить о низких абсолютных значениях количества всхожих семян по сравнению с другими сообществами (Thompson, 1978; Работнов, 1982).

Сравнение двух вариантов альпийских пустошей показывает, что склоновый участок с лучше развитым покровом сосудистых растений (его годичная продукция в полтора раза выше, чем гребневого) имеет значительно более высокий запас всхожих семян в почве.

### ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ И ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗОВ

Проективное покрытие сосудистых растений на альпийских пустошах составляет 30—40%, лишайников — 35—50%. Таким образом, травянистые растения не образуют сомкнутого полога, а относительно равномерно встречаются среди хорошо развитого лишайникового покрова. Данные детального микрокартирования показали, что на пустошах практически не бывает пятен, образованных одними лишайниками, с размером более 20 см в диаметре. Наиболее обычны участки лишайников 5—10 см в диаметре, а также проникновение их в дерновины овсяницы, осок и др. Анализ распределения корневых систем методом "игольчатых досок" показал сильную насыщенность участков под пятнами лишайников корнями растений (рис. 5). Таким образом, в отличие от надземных частей, подземные органы сосудистых растений не только сомкнуты, но и образуют мощную сплошную дернину. Проведенные наблюдения позволяют нам сделать предположение о ценобиотическом (Работнов, 1978) характере мозаичности, т.е. мозаичности, обусловленной взаимодействием между растениями (Greig-Smith, 1979). В связи с маломощным почвенным профилем, бедностью почвы доступными формами азота и фосфора (см. выше) сосудистые растения вынуждены развивать корневую систему, занимающую большую площадь, чем их надземные органы. Таким образом, в надземной сфере образуются "пустоты", которые занимают лишайники. Несмотря на доминирование лишайников в надземной биомассе, основными эдификаторами альпийских пустошей являются сосудистые растения, именно они определяют их структуру. Это положение подтвердилось и в экспериментах с удалением лишайников, которое не вызвало существенных изменений в структуре покрова сосудистых растений. Обогащение почвы доступными формами соединений азота и фосфора привело к резкому увеличению надземной массы травянистых растений, смыканию их полога и медленному вытеснению лишайников.

Большая часть (96—99%) надземной фитомассы расположена в 5-ти сантиметровом слое над уровнем почвы.

Основная масса подземных органов сосредоточена в дерновом го-

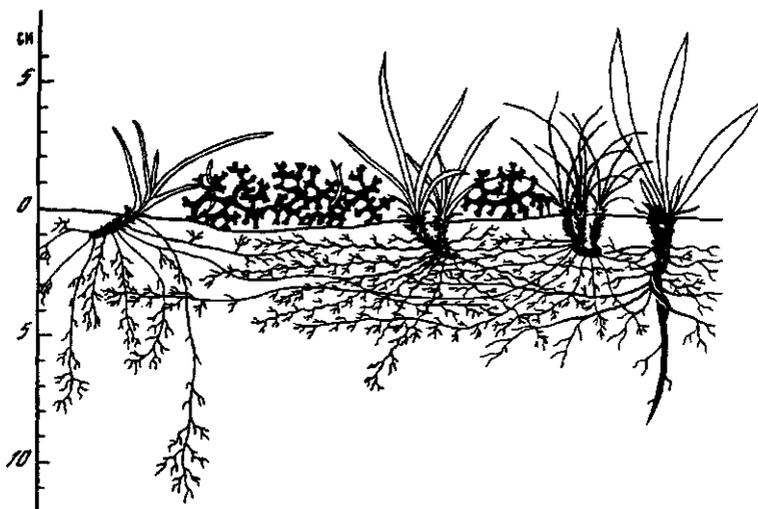


Рис. 5. Вертикальный профиль участка альпийской пустоши

Слева направо: *Helictotrichon adzharcicum*, *Carex umbrosa*, *Festuca ovina*, *Plantago saxatilis*

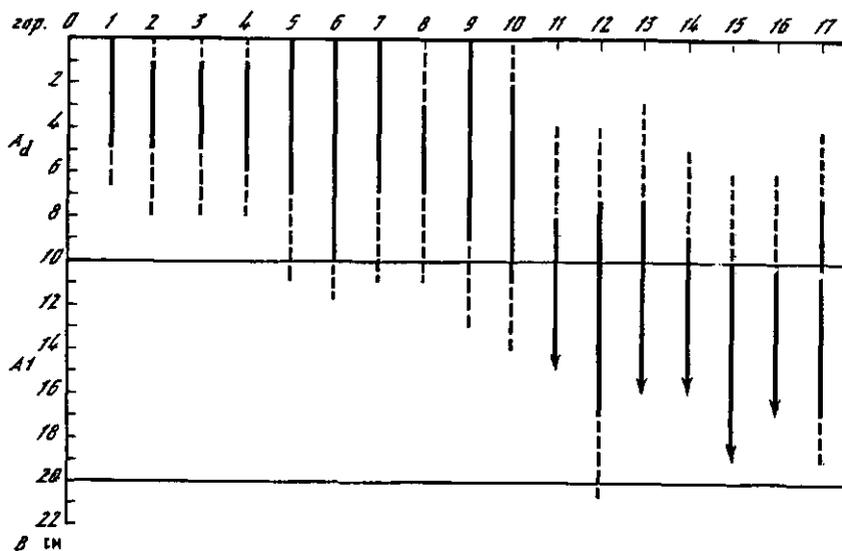


Рис. 6. Распределение всасывающих корней сосудистых растений альпийских пустошей по почвенному профилю

1 — *Festuca ovina*; 2 — *Veronica gentianoides*; 3 — *Antennaria dioica*; 4 — *Potentilla gelida*; 5 — *Luzula spicata*; 6 — *Helictotrichon adzharcicum*; 7 — *Ranunculus oreophilus*; 8 — *Plantago saxatilis*; 9 — *Carex umbrosa*; 10 — *Carex tristis*; 11 — *Minuartia circassica*; 12 — *Anemone speciosa*; 13 — *Carum caucasicum*; 14 — *Taraxacum stevenii*; 15 — *Oxytropis kubanensis*; 16 — *Gentiana septemfida*; 17 — *Campanula biebersteiniana*

Сплошные линии — основная масса всасывающих корней, пунктирная — отдельные корни. Стрелками показано проникновение корней на большие глубины

ризонте почвы до глубины 8—10 см (78—81%), остальная часть — в гумусовом горизонте  $A_1$ , за пределы которого проникают лишь единичные корни. Отдельные виды сосудистых растений различаются по глубине проникновения корней и расположения их основной массы в почве (рис. 6).

Основная масса тонких корней *Festuca ovina*, *Potentilla gelida*, *Luzula spicata* приурочена к верхней части дернового горизонта почвы, корни осок (*Carex tristis* и *C. umbrosa*) густо пронизывают весь дерновый горизонт, а всасывающие корни многих стержнекорневых видов (*Minuartia circassica*, *Oxytropis kubanensis* и др.) располагаются в гумусовом горизонте  $A_1$  и ниже. Таким образом, между видами сосудистых растений альпийских лишайниковых пустошей наблюдаются довольно четкие различия по глубине расположения всасывающих корней.

### СТРУКТУРА ФИТОМАССЫ И ГОДИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ

Результаты определения фитомассы и годичной продукции представлены в табл. 9.

Биомасса лишайников достигает 280—600 г/м<sup>2</sup>, что превышает аналогичные величины для многих типов тундр. Среди лишайников абсолютно доминирует *Cetraria islandica* (70—72% их общей биомассы) (Онипченко, 1982). Однако доля продукции лишайников в общей продукции фитоценоза невелика и составляет 4% для склонового и 9% для гребневого участков (методику определения см.: Онипченко, 1985).

Таблица 9

Структура фитомассы и годичной продукции альпийских пустошей  
(в г/м<sup>2</sup> абс. сухого веса, среднее и его ошибка)

Вид растений, фракция фитомассы	Участки	
	гребневой	склоновый
1	2	3
<i>Alchemilla caucasica</i>	+	1,8±0,7
<i>Anemone speciosa</i>	6,6±1,2	17,6±1,9
<i>Antennaria dioica</i>	1,3±0,5	10,5±1,7
<i>Arenaria lychnidea</i>	+	3,1±2,4
<i>Campanula biebersteiniana</i>	19,0±2,4	5,1±1,3
<i>Carex tristis</i> + <i>C. umbrosa</i>	16,6±2,1	31,0±3,8
<i>Carum caucasicum</i>	2,6±0,5	6,3±1,1
<i>Eritrichium caucasicum</i>	0,8±0,3	0,5±0,2
<i>Festuca ovina</i>	27,4±2,6	19,9±2,0
<i>Gentiana djimilensis</i>	2,5±0,6	2,7±0,6
<i>Helictotrichon adzhaticum</i>	5,3±1,1	5,4±1,1
<i>Luzula spicata</i>	1,6±0,3	1,3±0,4
<i>Minuartia circassica</i>	0,3±0,3	2,9±1,6
<i>Pedicularis chroorrhyncha</i>	0,6±0,5	0,9±0,3
<i>Potentilla gelida</i>	0,7±0,2	2,2±0,8
<i>Taraxacum confusum</i> + <i>T. stevenii</i>	3,5±0,6	0,1±0,1
<i>Trifolium polyphyllum</i>	1,9±1,3	14,3±4,1

Таблица 9 (окончание)

1	2	3
<i>Veronica gentianoides</i>	0,1±0,1	1,6±0,4
Прочие травянистые растения	1,5	2,8
Общая надземная продукция травянистых растений	92,3±5,0	130,0±8,7
Надземная фитомасса кустарничков	1,2±0,4	1,9±0,9
Лишайники		
общая фитомасса	598±28	282±16
годовая продукция <i>Cetraria island.</i>	4,0	2,6
<i>Cladina mitis</i>	7,3	3,5
Мхи, общая фитомасса	6,4±4,3	0,4±0,4
Ветость прошлых лет	278±19	180±14
Общая надземная фитомасса	976	594
Подземные органы:		
биомасса	441±37	515±76
годовая продукция	31	37
общая фитомасса	876±68	886±137
Суммарная (надземная + подземная) фитомасса	1850	1480
Общая первичная продукция в год	140	173

В структуре фитомассы сосудистых растений больших величин достигают их отмершие части (мортмасса), доля которых составляет на гребневом участке в надземной сфере 75%, а в подземной — 50%. Для склонового участка эти величины составляют 58 и 42% соответственно. Низкие темпы минерализации опада (см. ниже) лимитируют продуктивность сосудистых растений.

Средняя суточная продуктивность фитоценозов альпийских пустошей составляет за вегетационный период 0,9—1,2 г/м<sup>2</sup>. Близкие величины продуктивности отмечены для ряда альпийских и тундровых сообществ (Grabherr et al., 1978; Dennis et al., 1978). Подробнее материалы по горизонтальной и вертикальной структуре, фитомассе и продуктивности изучаемых альпийских пустошей изложены нами ранее (Онипченко, 1985).

### СЕЗОННАЯ И РАЗНОГОДИЧНАЯ ДИНАМИКА

**Сезонная динамика.** Продолжительность вегетационного периода для сосудистых растений на пустошах составляет 150—160 дней и связана с временем промерзания и оттаивания верхних горизонтов почвы. По способам перезимовки листьев все сосудистые растения альпийских пустошей можно подразделить на три группы.

1. Практически все листья в конце осени или начале зимы отмирают. Сюда относится большинство видов сосудистых растений пустошей.

2. К зиме отмирает большая часть поверхности листьев, однако сохраняются живыми их базальные части, которые весной вытягиваются за счет интеркалярного роста и являются основными ассимилирующими органами растений в начале вегетационного периода.

Сюда относятся три вида растений: *Festuca ovina*, *Carex umbrosa*, *Carex tristis*, составляющие в сумме 40—50% надземной фитомассы.

3. Растения с вечнозелеными листьями, почти все листья сохраняются зимой без повреждений и возобновляют активность с наступлением благоприятных условий. Сюда относятся четыре вида: *Antennaria dioica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Gentiana djimilensis*, *G. oschtenica*, составляющие в сумме 5—11% надземной фитомассы.

На основании анализа усредненных и сглаженных кривых феносостояний сообщества нами выделено семь периодов сезонного развития фитоценозов альпийских пустошей (Состав и структура..., 1986).

Растения исследуемых фитоценозов могут быть отнесены к пяти феноритмотипам (Борисова, 1972). По числу видов абсолютно преобладают весенне-, летне-, осеннезеленые растения (74%), но значительную роль в сложении фитоценозов играют летне-, зимнезеленые (41% биомассы) и вечнозеленые (11%) растения.

Разногодичная изменчивость. Для изучения разногодичной изменчивости нами были заложены постоянные трансекты, на которых в течение шести лет проводился подсчет численности вегетативных и генеративных побегов сосудистых растений. На основании этих наблюдений можно заключить, что для исследуемых альпийских пустошей характерны скрытые флуктуации, т.е. флуктуации, при которых "изменений в количественном соотношении между основными компонентами фитоценозов не происходит или они невелики и могут быть обнаружены лишь при проведении точных учетов" (Работнов, 1978; с. 228). В целом в исследуемых сообществах численность вегетативных побегов большинства видов изменялась по годам незначительно, что отмечала и Н.Ф. Храмцова (1974) для ряда сообществ Тебердинского заповедника. Значительно сильнее изменяется численность генеративных побегов, для учета которой мы использовали постоянные трансекты общей площадью 26 м<sup>2</sup>. Полученные данные были пересчитаны на площадь 10 м<sup>2</sup> и приведены в табл. 10. Для сравнительной оценки размаха колебаний числа побегов мы используем отношение максимальной численности генеративных побегов данного вида к его минимальной численности за период наблюдений. В зависимости от величины этого коэффициента ( $K_n$ ) цветковые растения изучаемых пустошей можно разделить на три группы.

Группа 1. Численность генеративных побегов по годам меняется незначительно ( $K_n$  меньше или равно 2). Сюда относятся *Anemone speciosa*, *Campanula biebersteiniana*, *Polygonum bistorta*.

Группа 2. Численность генеративных побегов по годам значительно варьирует ( $K_n$  больше 2, но меньше 10). Сюда относится большая часть видов растений альпийских пустошей, в том числе *Arenaria lychnidea*, *Carex tristis*, *Carum caucasicum*, *Festuca ovina*.

Группа 3. Численность генеративных побегов очень резко изменяется по годам ( $K_n$  больше 10). Сюда относятся пять видов: *Antennaria dioica*, *Gentiana biebersteinii*, *Helictotrichon aszharicum*, *Oxytropis kubanensis*, *Anthyllis variegata*.

Конечно, дальнейшие наблюдения позволят уточнить групповую принадлежность отдельных видов, однако несомненным остается факт

Таблица 10

Численность генеративных побегов растений альпийской пустоши  
на постоянных трансектах (склоновый участок)

№ п/п	Вид	К <sub>н</sub>	1980 г.	1981 г.	1982 г.	1983 г.	1984 г.	1985 г.
1	<i>Aetheopappus caucasicus</i>	—	0,4	2	2	3	0,4	5
2	<i>Alchemilla caucasica</i>	4,8	48	13	44	60	35	63
3	<i>Anemone speciosa</i>	1,3	276	303	252	259	320	243
4	<i>Antennaria dioica</i>	43	9	0,4	17	12	11	3
5	<i>Anthyllis variegata</i>	94	1	1	7	94	30	17
6	<i>Arenaria lychnidea</i>	18	18	2	5	2	1	9
7	<i>Aster alpinus</i>	3,0	13	9	15	8	5	11
8	<i>Bromopsis variegata</i>	—	3	0	4	3	0,4	1,5
9	<i>Campanula bieberstei- niana</i>	1,4	108	105	95	81	110	99
10	<i>Carex tristis</i>	6,7	182	53	76	48	50	27
11	<i>Carex umbrosa</i>	4,2	45	56	58	33	50	137
12	<i>Carum caucasicum</i>	3,7	100	44	123	114	160	162
13	<i>Erigeron uniflorus</i>	3,7	5	17	8	11	6	9
14	<i>Eritrichium caucasicum</i>	6,0	4	3	2	12	11	5
15	<i>Euphrasia ossica</i>	—	0	0	0	7	10	2
16	<i>Festuca ovina</i>	4,9	87	215	427	372	300	253
17	<i>Fritillaria lutea</i>	—	0	2	0	0	6	10
18	<i>Gentiana biebersteinii</i>	120	0,4	0,4	12	12	48	8
19	<i>Gentiana djimilensis</i>	6,5	40	25	20	66	130	128
20	<i>Gentiana oschtenica</i>	4,0	1	1	2	2	3	4
21	<i>Gentiana septemfida</i>	3,2	6	19	14	15	15	7
22	<i>Helictotrichon adzha- ricum</i>	25	3	14	75	32	8	61
23	<i>Luzula spicata</i>	3,7	30	15	44	32	28	12
24	<i>Minuartia circassica</i>	2,2	46	45	40	50	34	75
25	<i>Oxytropis kubanensis</i>	80	11	0,4	19	25	32	18
26	<i>Pedicularis chroor- rhyncha</i>	16	5	1	10	3	16	7
27	<i>Plantago saxatilis</i>	5,0	1	1	0,4	2	2	1
28	<i>Polygonum bistorta</i>	2,0	3	2	4	2	4	3
29	<i>Potentilla crantzii</i>	—	1	1	0	2	2	0
30	<i>Potentilla gelida</i>	5,9	32	9	53	16	47	48
31	<i>Potentilla nivea</i>	—	0	0	0,4	2	2	1
32	<i>Primula algida</i>	3,5	7	4	2	5	7	7
33	<i>Ranunculus oreophilus</i>	14	1	1	6	9	14	11
34	<i>Trifolium polyphyllum</i>	10	13	8	33	14	50	5
35	<i>Veronica gentianoides</i>	4,0	3	2	8	5	8	7

индивидуального характера колебания численности побегов отдельных видов растений. Причины таких колебаний связаны, по-видимому, как с эндогенными циклами побегообразования, так и с погодными условиями в период заложения генеративных побегов (Храмцов, 1982).

Урожай семян цветковых растений, зависящий как от численности генеративных побегов, так и от их семенной продуктивности, сильно колеблется по годам. Результаты определения урожая семян, изучен-

Таблица 11

Урожай семян растений альпийских пустошей (склоновый участок)  
и его изменение по годам (семян на м<sup>2</sup>, среднее и его ошибка)

№ п/п	Вид	1982 г.	1983 г.	1984 г.	1985 г.
1	<i>Alchemilla caucasica</i>	29±13	39±12	42±7	Не опр.
2	<i>Anemone speciosa</i>	4±2	4±2	442±33	246±36
3	<i>Antennaria dioica</i>	192±58	21±9	59±22	Не опр.
4	<i>Anthyllis variegata</i>	3±3	50±44	22±10	Не опр.
5	<i>Arenaria lychnidea</i>	0	0,3±0,2	0,1±0,1	Не опр.
6	<i>Aster alpinus</i>	8±3	36±8	13±3	Не опр.
7	<i>Campanula biebersteiniana</i>	138±44	203±71	316±52	367±95
8	<i>Carex tristis</i>	8±2	0,4±0,3	18±3	24±3
9	<i>Carex umbrosa</i>	29±5	8±2	25±5	99±22
10	<i>Carum caucasicum</i>	91±16	393±35	366±39	475±71
11	<i>Erigeron uniflorus</i>	13±5	62±16	13±4	Не опр.
12	<i>Euphrasia ossica</i>	8±8	41±18	26±13	11±5
13	<i>Eritrichium caucasicum</i>	8±5	13±6	15±6	5±3
14	<i>Festuca ovina</i>	119±16	168±20	15±3	145±21
15	<i>Gentiana biebersteinii</i>	353±180	214±83	123±48	Не опр.
16	<i>Gentiana djimilensis</i>	82±21	528±142	1092±149	1283±280
17	<i>Gentiana oschtenica</i>	63±32	14±6	48±16	52±12
18	<i>Gentiana septemfida</i>	15±5	75±24	63±28	102±47
19	<i>Helictotrichon adzharcicum</i>	64±7	19±3	0,5±0,1	33±5
20	<i>Luzula spicata</i>	5±2	11±3	74±14	28±4
21	<i>Minuartia circassica</i>	2±1	22±4	0,7±0,3	Не опр.
22	<i>Oxytropis kubanensis</i>	5±4	37±28	0	32±24
23	<i>Pedicularis chroorrhyncha</i>	154±32	21±5	42±14	Не опр.
24	<i>Polygonum bistorta</i>	4±2	8±3	5±2	Не опр.
25	<i>Potentilla gelida</i>	24±5	13±3	77±17	Не опр.
26	<i>Primula algida</i>	18±7	239±92	346±100	500±170
27	<i>Ranunculus oreophilus</i>	6±2	9±2	33±5	Не опр.
28	<i>Trifolium polyphyllum</i>	0	1,0±0,3	3±1	Не опр.
29	<i>Veronica gentianoides</i>	70±19	44±10	56±21	38±6

ного нами по стандартным методикам (Работнов, 1960; Вайнагий, 1974), представлены в табл. 11. Наибольшее количество семян в изучаемых фитоценозах образуют *Primula algida*, *Campanula biebersteiniana*, *Gentiana djimilensis*, *Gentiana biebersteinii*, *Carum caucasicum*. Незначительный урожай семян в изученный период времени (1982—1985 гг.) характерен для осок (*C. umbrosa* и *C. tristis*), клевера (*Trifolium polyphyllum*) и гвоздичных (*Arenaria lychnidea*, *Minuartia circassica*), играющих существенную роль в сложении фитоценозов пустошей. Полученные данные свидетельствуют также, что общий урожай семян, составивший в 1982 г. около 1400, в 1983 г. — 2100, а в 1984 г. — 3400 семян на 1 м<sup>2</sup>, значительно выше численности всхожих семян в почве (см. табл. 8). Эта особенность альпийских пустошей связана, по-видимому, с большой поедаемостью семян фитофагами, часто низкой их всхожестью, а также быстрым прорастанием семян у ряда видов, не позволяющим им накапливаться в почве.

## ПОЧВЕННЫЕ И ЭПИФИТНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Водоросли, населяющие верхние горизонты почвы, являются обязательными компонентами практически всех наземных биогеоценозов (Штина, 1984б). Они участвуют в создании первичной продукции, служат кормом многим почвенным беспозвоночным (простейшим, клещам, коллемболам и др.), азотфиксирующие синезеленые водоросли (цианеи) во многих сообществах вносят существенный вклад в их азотный баланс. Почвенные водоросли высокогорий Кавказа до сих пор слабо изучены. Поэтому в настоящей работе мы поставили задачу оценить численность и биомассу, а также выяснить видовой состав водорослей альпийских пустошей.

Для изучения численности и биомассы почвенных и эпифитных водорослей мы использовали метод прямого подсчета и измерения размеров их клеток в фиксированных формалином препаратах<sup>1</sup> (Штина, 1984а). Пробы (надземные части растений и ветошь, почва с глубины 0—5 и 5—10 см) отбирали в три срока (середина июня, июля и августа 1982 г.) в десятикратной повторности, причем каждая повторность представляла собой смешанный образец весом 0,5—1,0 г из монолита почвы объемом 500 см<sup>3</sup>. Для определения видового состава с гребневой и склоновой частей пробной площади отбирали смешанные (каждая из 20 точек) пробы с соблюдением правил стерильности. Определение видового состава водорослей проведено Э.А. Штиной с помощью почвенных и водных культур.

Биомасса водорослей (здесь и далее рассматриваются только свободноживущие эпифитные и почвенные водоросли, не входящие в состав лишайников) невелика и составляет 1,2—1,6 г/м<sup>2</sup> (сырой вес), численность 13—32 тыс. клеток в 1 г абс. сухой почвы. Зеленые и желтозеленые водоросли (учитываемые совместно) являются доминирующей группой, однако в ряде проб большую роль играют также диатомеи (рис. 7). Синезеленые водоросли (цианеи) весьма немногочисленны и глубже 5 см практически не обнаружены (табл. 12). Численность и биомасса водорослей выше в начале и в конце вегетационного периода, а в середине лета несколько снижается (рис. 9). Последнее, видимо, связано с меньшей влажностью почвы и большим затенением ее поверхности высшими растениями в это время. Исходя из существующих данных о соотношении между биомассой и продукцией почвенных водорослей (Штина, 1984б), в нашем случае годовую продукцию можно ориентировочно оценить в 5—10 г/м<sup>2</sup> абс. сухого веса. Эта величина существенно ниже, чем продукция сосудистых растений, но очень близка к годичной продукции лишайников на пустошах (см. выше). По биомассе водоросли в горно-луговых почвах альпийских лишайниковых пустошей сопоставимы с их биомассой многих лесных и луговых биогеоценозов (Алексахина, Штина, 1984; Штина, 1984б), но значительно меньше, чем в большинстве тундровых, степных и пустынных сообществ (Базова, 1978; Новичкова-Иванова, 1980; Перминова, 1980; Перминова и др., 1982; Шушуева, 1982, 1984; Гецен,

<sup>1</sup> Большая помощь в овладении методикой подсчета водорослей нам была оказана Т.И. Алексахиной, за что мы выражаем ей искреннюю благодарность.

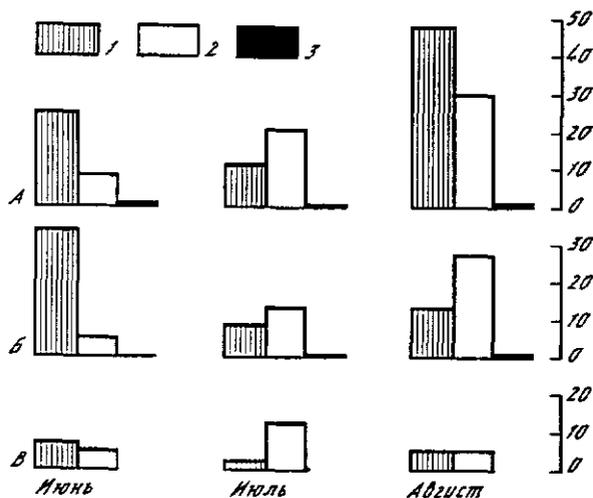


Рис. 7. Биомасса почвенных и эпифитных водорослей альпийских пустошей ( $\text{мг} \times 10^{-3}$  сырого веса на 1 г сухой почвы)

1 — зеленые и желтозеленые водоросли; 2 — диатомей; 3 — цианеи; А — надземные части растений и лишайники; Б — почва 0—5 см; В — почва на глубине 5—10 см

1985). Близкие величины биомассы водорослей получены для лишайниковых сообществ на Хасынском хребте (Пивоварова, Берман, 1979).

В почвах лишайниковых пустошей выявлено 64 вида водорослей (ряд форм идентифицирован только до рода), среди них 32 вида зеленых, 6 желтозеленых, 8 диатомей и 19 цианей. Таким образом, зеленые водоросли доминируют не только по биомассе, но и по видовому богатству. Это отличает исследуемые сообщества от аридных высокогорных биогеоценозов Средней Азии и Казахстана, где по числу видов и по биомассе преобладают цианеи (Мельникова, 1975; Бут, 1975; Токбулатова, 1973; Базова, 1978). Большое разнообразие цианей свойственно также многим типам тундр (Cameron et al., 1978, Гецен, 1985) и скальным поверхностям высокогорий Кавказа (Панаит, 1973). Наибольшее разнообразие цианей (15 видов) на исследуемых альпийских пустошах отмечено для верхнего (0—2 см) слоя почвы на склоновом участке, который характеризуется более теплыми и менее кислыми почвами, меньшим участием лишайников в составе фитоценозов и большей первичной продукцией сосудистых растений (см. выше).

Альгофлора альпийских пустошей характеризуется значительным своеобразием: в ней виды-убиквисты сочетаются с комплексами явно гидрофильных видов (6 видов порядка Mesotaeniales и Desmidiales) и литофильных видов, широко распространенных на Кавказе (личные наблюдения) в составе наскальных корочек "горного загара", в частности видов Gloeosarpsa и Gloeothese. Несмотря на небольшое участие в сложении биомассы, цианеи достаточно разнообразны, так что соотношение числа видов Суапорхита: Chlorophyta, равное 1:1,6, близко к их соотношению, например, в почвах Большеземельской тундры (Гецен, 1985). Однако в отличие от тундровых почв, здесь относительно

Таблица 12

Список видов почвенных и эпифитных водорослей альпийских пустошей

№ п/п	Отдел и вид водорослей	Участки, глубина, см						на рас- тениях
		гребневой			склоновый			
		0—2	2—5	5—10	0—2	2—5	5—10	
1	2	3	4	5	6	7	8	9

## Cyanophyta

1	<i>Microcystis pulverea</i> (Wood) Forti emend Elenk.					+		
2	<i>Synechococcus aeruginosus</i> Näg.	+			+			+
3	<i>S. cedrorum</i> Sauv.				+			
4	<i>Gloeocapsa minuta</i> (Kütz.) Hollerb.				+			+
5	<i>G. minor</i> (Kütz.) Hollerb.	+			+			+
6	<i>G. turgida</i> (Kütz.) Hollerb.							+
7	<i>Gloeotheca palea</i> (Kütz.) Rabenh.							+
8	<i>Nostoc commune</i> Vauch.				+			
9	<i>Nostoc</i> sp.				+			
10	<i>Anabaena</i> sp.				+			
11	<i>Oscillatoria brevis</i> (Kütz.) Gom.				+			
12	<i>Oscillatoria</i> sp.				+			
13	<i>Phormidium angustissimum</i> W. et G.S. West	+		+	+			
14	<i>Ph. autumnale</i> (Ag.) Gom.				+			
15	<i>Ph. foveolarum</i> (Mont.) Gom.	+			+			
16	<i>Ph. uncinatum</i> (Ag.) Gom.				+			+
17	<i>Lyngbya aerugineo-coerulea</i> (Kütz.) Gom.				+			+
18	<i>Schizothrix</i> sp.							+
19	<i>Plectonema</i> sp.	+			+			+
	Всего	5	—	1	15	1	—	9

## Chlorophyta

20	<i>Chlamydomonas</i> sp. I	+	+			+		
21	<i>Chlamydomonas</i> sp. II	+	+	+	+	+	+	+
22	<i>Chlorococcus</i> sp.	+	+	+	+	+		+
23	<i>Bracteacoccus minor</i> (Chodat) Petrova	+	+	+	+			
24	<i>Radiosphaera sphaerica</i> (Korsch.) Starr			+				
25	<i>Chlorella mirabilis</i> V. Andr.	+		+	+			+
26	<i>Ch. minutissima</i> Fott et Novacova	+			+	+		+
27	<i>Ch. vulgaris</i> Beijerinck				+			+
28	<i>Oocystis</i> sp.		+			+		
29	<i>Coccomyxa solorinae</i> Chodat	+			+	+	+	
30	<i>Choricystis</i> sp.				+			
31	<i>Pseudococcomyxa</i> sp.	+						
32	<i>Neochloris bilobata</i> Vinatzer	+		+	+			
33	<i>Myrmecia bisecta</i> Reisingl	+	+	+		+	+	+
34	<i>Scotiella levicostata</i> Hollerb.	+		+	+			+
35	<i>Kentrosphaera bristolae</i> G.M. Smith				+			
36	<i>Tetracystis</i> sp.	+		+				
37	<i>Borodinellopsis</i> sp.	+						
38	<i>Chlorosarcinopsis</i> sp.				+			
39	<i>Stichococcus bacillaris</i> Näg.				+			
40	<i>S. fragilis</i> Gay						+	
41	<i>S. minor</i> Näg.	+						++
42	<i>Ulothrix subtilissima</i> Rabenh.		+	+	+	+		

Таблица 12 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
43	<i>Chlororchormidium flaccidum</i> (Kütz.) Fott var. <i>nitens</i> Menegh em Klebs	+		+	+	+	+	
44	<i>Ch. dissectum</i> (Gay) Fareoqui			+	+	+		
45	<i>Mesotaenium endlicherianum</i> Näg.	+	+	+				+
46	<i>Cylindrocystis brebissonii</i> Menegh	+		+				+
47	<i>C. crassa</i> De Bary	+	+	+	+			+
48	<i>Cosmarium anceps</i> Lund							+
49	<i>C. crenatum</i> Ralfs	+			+			
50	<i>Actinotaenium cucurbitinum</i> (Biss.) Teil	+			+			+
	Всего	20	9	15	19	10	5	13
	Xanthophyta							
51	<i>Pleurochloris</i> sp. sp.	+	+	+	+	+	+	+
52	<i>Botrydiopsis minor</i> (Schmidle) Chod.				+			
53	<i>Polyedriella</i> sp.		+	+			+	
54	<i>Heterothrix exilis</i> Pasch.				+			
55	<i>Heterococcus</i> sp.					+		
56	<i>Ellipsoidion</i> sp.	+		+	+		+	+
	Всего	2	2	3	4	2	3	2
	Bacillariophyta							
57	<i>Stauroneus parvula</i> Lund var. <i>prominula</i> Grun.				+			
58	<i>Navicula contenta</i> Grun.							+
59	<i>N. mutica</i> Kütz.				+			+
60	<i>N. pelliculosa</i> (Bréb.) Hilse		+		+			
61	<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.	+	+		+	+		+
62	<i>Pinnularia</i> sp.				+			
63	<i>Nitzschia palca</i> Kütz.							+
64	<i>Nitzschia</i> sp.							+
	Всего:	1	2	—	5	1	—	5
	Всего видов водорослей	28	13	19	43	14	8	29

меньше ностоковых (3 вида) и относительно больше хроококковых, которые по числу видов (7) сравниваются с осцилаториевыми. Хроококковые типичны скорее не для почв, а для скальных местообитаний. Очень своеобразен состав диатомей: основную роль играет *Pinnularia borealis*, тогда как считающаяся убиквистом *Nantzschia amphioxus* не встречена ни в одной пробе. Во всех отделах водорослей содержится значительное количество арктоальпийских и бореальных видов.

Наконец, следует отметить отличающееся от известных до сих пор (Алексахина, Штина, 1984) сочетание жизненных форм водорослей. Здесь резко преобладает С-форма (20 видов), виды которой образуют обильную слизь, обладающую водоудерживающей способностью; на втором месте (11 видов) — Сн-форма, включающая виды-убиквисты; третье место (по 8 видов) делят В-форма, к которой относятся подвижные диатомей, и Р-форма, объединяющая растущие на поверхности почвы синезеленые нитчатки. Таким образом, спектр жизненных

форм альгосинузий альпийских пустошей можно выразить формулой ССhB-P. Для сравнения укажем соответствующие формулы альгосинузий: тундровых биогеоценозов — СХРНCh, лесных — ХСРChH, болотных — СХРChH, степных — РСChX. Как видно, по преобладанию С-формы альпийские пустоши сходны с тундрами и болотами, но резко отличаются от них малой ролью Х-формы, объединяющей "тенелюбивые" виды. По-видимому, у водорослей альпийских пустошей их гидрофильность сочетается со светолюбием, что отражает черты экотопа — гумидность и высокую освещенность.

Для сравнения укажем, что на выпасаемых и сенокосных субальпийских лугах Центрального Кавказа отмечено преобладание зеленых водорослей по биомассе и числу видов (Перминова, Штина, 1977; Штина, Перминова, 1983), хотя для этих сообществ по сравнению с исследуемыми пустошами характерно практическое отсутствие диатомей, бóльшая роль цианей (до поверхностных разрастаний *Nostoc commune*) и более высокие показатели общей биомассы почвенных водорослей (Перминова, 1979). Преобладание видов зеленых водорослей отмечено также в высокогорных почвах Альп (Reisigl, 1964).

Таким образом, можно заключить, что характерными чертами водорослевых группировок сомкнутых сообществ гумидных высокогорий, по-видимому, являются относительно невысокая биомасса водорослей при доминировании и наибольшем разнообразии зеленых водорослей и значительной роли диатомовых.

## ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА

Наряду с изучением первичной продукции фитоценозов альпийских пустошей, результаты которого изложены выше, нами проводилось изучение химического состава растений и особенностей биологического круговорота. Для изучения химического состава образцы растений (раздельно по видам, надземные и подземные органы, живые и отмершие части) собирали в разные сроки (конец июня, июля и августа, середина сентября). Всего исследовано семь видов травянистых растений и три вида лишайников. Химические анализы проводили после мокрого и сухого озоления по стандартным методикам (Гришина, Самойлова, 1971; Malter, Nihlgard, 1980).

Для оценки скорости разложения опада альпийских растений нами были поставлены модельные опыты в капроновых мешочках с ячейей 1 мм<sup>2</sup>, в которых использовали ветوشь текущего года сосудистых растений, образцы подземной фитомассы и нижние (отмирающие) части талломов лишайников, что предотвращало возможный рост последних. Потери в весе за два года экспозиции составили (среднее и его ошибка) (в % от начального веса):

Ветошь надземных частей сосудистых растений на поверхности почвы	
<i>Campanula bicbersteiniana</i>	45±3
<i>Anemone speciosa</i>	42±3
<i>Carex tristis</i>	28±2
<i>Festuca ovina</i>	35±1
Подземные органы сосудистых растений (без разбора по видам)	
На поверхности почвы	21±6
На глубине 5 см	25±9
На глубине 15 см	26±11
Лишайники (на поверхности почвы)	
<i>Cetraria islandica</i>	29±4
<i>Thamnolia vermicularis</i>	25±5
<i>Cladina mitis</i>	14±3

Скорость разложения несколько возрастала на второй год экспозиции по сравнению с первым, а в осенне-зимний период (с сентября по апрель) первого года разложения достоверного уменьшения веса образцов не обнаружено. Скорость разложения лишайников невелика. На основании полученных данных можно рассчитать время полного разложения (или "время круговорота", по Moore, 1984). Оно составило для опада надземных частей сосудистых растений 10—25 лет, для подземных — около 20 лет и для лишайников — 18—20 лет. Низкая скорость разложения лишайников показана также для ряда тундровых и таежных сообществ (Игнатенко, Пугачев, 1981; Пугачев, 1983; Moore, 1984). Малая скорость минерализации опада — лимитирующий фактор биологической продуктивности, поскольку основной поток веществ в экосистеме пустоши идет через детритные пищевые цепи.

Среди изученных 10 видов растений альпийских пустошей лишайники отличаются невысоким содержанием азота и большинства зольных элементов, что отмечалось также рядом исследователей (Кормовые растения..., 1950—1956; Манаков, 1972; Пугачев, 1983), хотя содержание Са в *Cetraria islandica* довольно высоко (табл. 13). Надземные органы сосудистых растений имеют более высокое содержание элементов минерального питания, чем подземные.

Виды разнотравья и бобовых имеют более высокое содержание P, Са и Mg по сравнению с их содержанием в злаковых и осоках. Интересно отметить, что особенно велико содержание фосфора в надземных и подземных органах *Anemone speciosa* — вида, обладающего высокой степенью интенсивности везикулярно-арбускулярной микоризной инфекции среди сосудистых растений альпийских пустошей. Как известно, симбиоз с микоризными грибами имеет первостепенное значение в обеспечении высших растений фосфатами из почвы (Работнов, 1979; Селиванов, 1981).

Коэффициенты биологического поглощения отдельных элементов из почвы составляют для надземных частей сосудистых растений следующие величины: P — 18—100; N — 3,7—8,7; S — 5,0—15,7; Са — 7,6—21,9; K — 6,4—18,0; Mg — 0,7—6,8; Al — 0,06—0,5; Fe — 0,12—0,4; Si — 0,05—1,5. Наиболее интенсивно (элемент энергичного накопления, по А.И. Перельману, 1975) аккумулируется растениями фосфор. Усредненный ряд накопления для травянистых растений альпийских пустошей имеет вид: P > Са > K > S > Mg > N > Si > Al, Fe.

Таблица 13  
Химический состав растений альпийских пустошей  
(в % к абс. сухой массе, июль)

Вид растений	N	P	K	Ca	Mg	Si	Al	Fe
<i>Лишайники</i>								
<i>Cetraria islandica</i>	0,61	0,04	0,20	1,12	0,08	0,56	0,36	0,13
<i>Cladina mitis</i>	0,61	0,05	0,20	0,44	0,13	1,32	0,52	0,25
<i>Thamnia vermicularis</i>	0,65	0,08	0,25	0,88	0,08	0,45	0,25	0,08
<i>Сосудистые растения</i>								
<b>Надземные органы</b>								
<i>Anemone speciosa</i>	1,18	0,37	2,88	0,92	0,29	0,19	0,12	0,06
<i>Antennaria dioica</i>	0,82	0,16	1,61	0,54	0,10	0,29	0,23	0,06
<i>Campanula biebersteiniana</i>	2,27	0,16	3,00	0,51	0,31	0,16	0,05	0,05
<i>Trifolium polyphyllum</i>	3,06	0,23	1,06	0,85	0,41	0,07	0,15	0,08
<i>Carex umbrosa</i>	1,05	0,05	1,32	0,35	0,18	1,40	0,07	0,05
<i>Carex tristis</i>	1,35	0,08	1,00	0,37	0,25	1,35	0,10	0,05
<i>Festuca ovina</i>	1,56	0,05	2,01	0,32	0,07	2,30	0,14	0,06
<b>Подземные органы</b>								
<i>Anemone speciosa</i>	0,48	0,12	1,21	0,19	0,02	0,49	0,12	0,11
<i>Antennaria dioica</i>	0,64	0,05	1,05	0,17	0,18	0,53	0,31	0,15
<i>Campanula biebersteiniana</i>	0,28	0,04	0,66	0,16	0,02	0,46	0,31	0,11
<i>Trifolium polyphyllum</i>	0,71	0,06	0,53	0,48	0,14	0,27	0,20	0,11
<i>Carex umbrosa</i>	0,30	0,09	0,67	0,16	0,15	2,61	0,10	0,18
<i>Carex tristis</i>	0,48	0,05	0,57	0,15	0,12	2,69	0,09	0,21
<i>Festuca ovina</i>	0,48	0,05	0,45	0,40	0,14	3,66	0,45	0,35

Изучение сезонной динамики химического состава растений показало значительные изменения в содержании отдельных элементов в течение вегетационного периода.

В надземных органах сосудистых растений к концу вегетационного периода уменьшается содержание азота и калия, что характерно для многих видов растений. Содержание кальция к концу вегетации увеличивается, главным образом в листьях осок и злаков (*Carex tristis*, *C. umbrosa*, *Festuca ovina*). В листьях *Campanula biebersteiniana* к осени (но до отмирания!) увеличивается содержание фосфора. Для магния характерно перераспределение его между надземными и подземными органами растений: в июле наблюдается минимум содержания этого элемента в подземных органах и максимум — в надземных.

Большое значение для сохранения дефицитных элементов минерального питания, прежде всего азота и фосфора, внутри растения имеет реутилизация этих элементов из отмирающих органов в живые (Charin, 1980). Чем больше потребность растений в азоте, тем в больших масштабах идет его реутилизация из опада (Работнов, 1980). Нами рассчитан коэффициент реутилизации (отношение содержания элемента осенью в листьях к его содержанию в свежем опаде) для изучаемых видов сосудистых растений альпийских пустошей (табл. 14). Наиболее интенсивно происходит реутилизация фосфора у *Anemone speciosa* и *Campanula biebersteiniana*, азота как у этих видов, так и у *Festuca ovina*

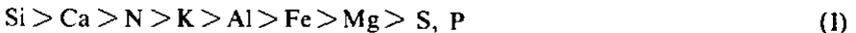
Таблица 14

Коэффициенты реутилизации азота и фосфора из отмирающих листьев альпийских растений

Вид	Коэффициенты реутилизации		Вид	Коэффициенты реутилизации	
	N	P		N	P
<i>Anemone speciosa</i>	2,9	12,4	<i>Festuca ovina</i>	3,0	2,0
<i>Campanula biebersteiniana</i>	4,3	17,0	<i>Antennaria dioica</i>	1,6	2,0
<i>Carex tristis</i>	1,9	2,0	<i>Trifolium polyphyllum</i>	3,0	3,3
<i>Carex umbrosa</i>	1,7	2,2			

и *Trifolium polyphyllum*. Высокое содержание азота в тканях характерно для многих бобовых, однако значительная реутилизация его у *Trifolium polyphyllum* позволяет предположить отсутствие симбиотической азотфиксации у этого вида. Изучение корневой системы клевера в условиях альпийских пустошей показало практическое отсутствие у него клубеньков.

Валовые запасы основных элементов минерального питания растений в горно-луговых почвах лишайниковых пустошей (горизонты А<sub>д</sub>, А<sub>1</sub> и В — общей мощностью 25—30 см) значительны (табл. 15), однако количество доступных для растений форм этих элементов составляет для N, P и K менее 1% их валовых запасов. Биологический круговорот характеризуется малой емкостью по азоту и зольным элементам — от 350 на склоновом до 420 кг/га на гребневом участках. Ряд запасов элементов в биомассе растений несколько различается для гребневого (I) и склонового (II) участков (рис. 8):



Это связано с разным участием лишайников и сосудистых растений в сложении фитоценозов пустошей. В лишайниках преобладают Ca, N и Si, в наземных органах травянистых растений — K, N и Si, а в подземных — K, Si и N.

Запасы азота и зольных элементов в биомассе близки к запасам их в мортмассе (см. табл. 15). Ежегодное вовлечение элементов в биологический круговорот в несколько раз меньше их запасов в биомассе. Значительная часть биогенов (до половины для азота и более половины для Ca и Mg), вовлекаемых в круговорот, поступает в биогеоценозы пустошей с атмосферными осадками (см. табл. 15).

Сравнительный анализ сезонного изменения химического состава отдельных видов растений и их биомассы позволил выявить особенности сезонной динамики запасов основных элементов минерального питания в биомассе растений.

Суммарные запасы азота в биомассе растений наименьшие в июне, достигают максимума в июле и незначительно снижаются к августу и сентябрю. Сравнительный анализ динамики подвижных форм соеди-

Таблица 15

Запасы основных биогенных элементов в биогеоценозах альпийских пустошей (в кг/га) (в числителе показатели для гребневого участка, в знаменателе — для склонового)

Элемент	Валовые запасы в почве	Подвижные формы в почве	Запасы в биомассе (июль)	Запасы в мортмассе	Поступление с осадками за год	Ежегодное вовлечение в биологический круговорот	Ежегодное поступление с надземным опадом
С	100 000	—	5 700	3 400	7,4	700	500
	120 000		4 600	2 600		870	650
N	6 800	17,2	69	71	7,5	16,4	6,3
	10 200	20,6	64	55		20,4	8,3
P	1 260	6,8	6,6	6,0	—	1,3	0,3
	1 100	8,3	7,2	6,5		2,2	0,5
K	37 000	360	61	44	0,7	22	4,0
	39 000	370	75	67		27	7,4
Ca	13 500	2 050	75	39	4,0	5,6	5,5
	11 300	3 110	51	52		9,8	8,8
Mg	16 700	190	10	11	1,8	2,0	1,2
	16 600	270	11	13		3,2	1,9

нений азота в почве и лизиметрических водах (см. выше) показал закономерное снижение концентрации этих форм от начала к концу вегетационного периода. Поскольку запасы подвижных форм соединений азота в почве и количество азота, вовлекаемого в круговорот, близки, есть все основания рассматривать поглотительную деятельность корней растений в качестве основного фактора, определяющего динамику содержания подвижных форм азота в начале вегетационного периода. В то же время дальнейшее снижение концентрации азота в почве в августе, видимо, связано с активным поглощением его микроорганизмами.

Запасы кальция в биомассе растений несколько уменьшаются от июня к июлю, а затем значительно возрастают к августу, достигая максимума в конце вегетационного периода. Запасы магния в биомассе увеличиваются от июня к августу. Ежегодное вовлечение этих элементов в биологический круговорот, видимо, оказывает незначительное влияние на динамику их обменных форм в почве, так как оно составляет менее 1% запасов последних (см. табл. 15).

Динамика запасов калия в растениях связана в основном с сезонными изменениями биомассы. Они возрастают от июня к июлю, а затем сильно уменьшаются за счет вымывания калия из надземных частей растений (Charin, 1980). Горно-луговые почвы альпийских пустошей обогащены подвижными формами калия, поступающего при выветривании биотитовых сланцев, поэтому калий в условиях пустошей не является лимитирующим элементом минерального питания растений.

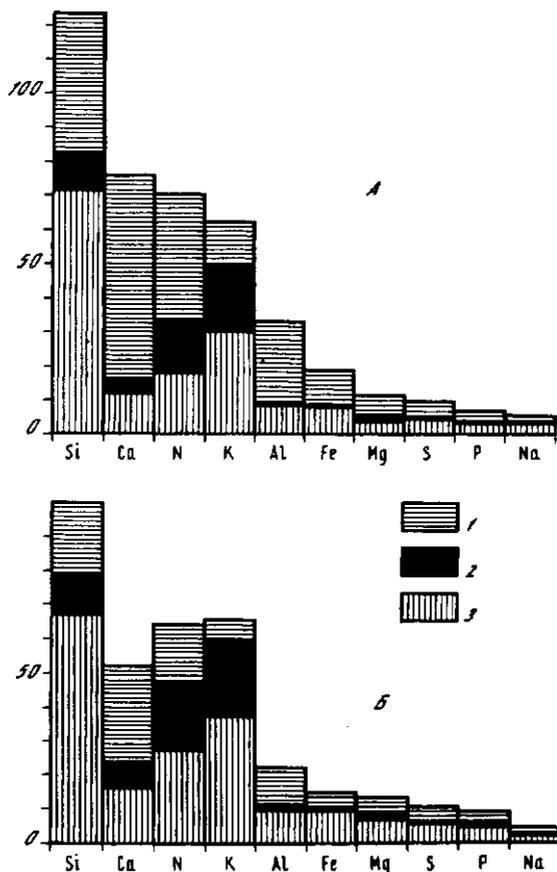


Рис. 8. Структура запасов азота и зольных элементов в биогеоценозах альпийских пустошей (кг/га)

Участки: А — гребневой; Б — склоновый; 1 — лишайники; органы сосудистых растений; 2 — надземные; 3 — подземные

Рассмотрим особенности круговорота в изученных альпийских сообществах по сравнению с другими системами.

Время оборота (по Титляновой, 1984) углерода на альпийских пустошах составляет от пяти (склоновый) до восьми (гребневой участок) лет. В то же время отношение запасов подстилки к ежегодному опад равняется 1,4—3,0, что позволяет отнести круговорот к заторможенному типу по грациям Л.Я. Родина и Н.И. Базилевич (1965). Время полного разложения опада составляет около 20 лет и близко к таковому у альпийских сообществ Новой Зеландии (Meurk, 1978), в то время как для тундровых сообществ аналогичный показатель составляет 30 и более лет (Swift, Neal, 1979). Близкие к полученным нами величинам емкости биологического круговорота (350—420 кг/га) показатели указываются для лишайниково-кустарничковых тундр Кольского полуострова (Ма-

наков, 1972). Исследуемые альпийские пустоши накапливают в два-три раза меньше азота и фосфора по сравнению с пустошами и лугами в высокогорьях Австрийских Альп (Rehder, 1976; Rehder, Schäfer, 1978), в то время как для альпийских сообществ провинции Юкон в Канаде приводятся близкие показатели к полученным нами величинам запасов азота, фосфора и калия в биомассе (Grier, Ballard, 1981).

Ежегодное вовлечение азота и зольных элементов в биологический круговорот на альпийских пустошах выше, чем в горных лишайниковых тундрах (Игнатенко, Пугачев, 1979), и наиболее близко к аналогичным показателям для альпийских лугов Азербайджана (Джафаров, Джафарова, 1980). Средняя зольность изученных компонентов фитоценозов пустошей 2,6—5,0%. Она выше, чем у тундровых растений, но ниже, чем у растений субальпийских лугов (Гришина, 1974; Джафаров, Джафарова, 1980). По своим химическим особенностям биологический круговорот на альпийских пустошах может быть охарактеризован как (калиево)-азотно-кальциево-кремневый, так как, наряду с преобладанием кремния, весьма существенна роль азота, кальция и калия. Ряд накопления элементов в биомассе растений пустошей совпадает с их накоплением в луговой степи Западной Сибири (Титлянова, 1979). Близкие ряды накопления отмечены для альпийских лугов Тянь-Шаня (Федичкин, 1978). В то же время для равнинных тундр характерен азотный тип круговорота (Гришина, 1974), а для горных лишайниковых тундр — калиево-кальциево-азотный (Игнатенко, Пугачев, 1979, 1981) с незначительной ролью кремния. Таким образом, биологический круговорот на альпийских пустошах северо-западного Кавказа имеет специфические черты: заторможенность, малую емкость, (калиево)-азотно-кальциево-кремневый химизм, что сближает исследуемые пустоши, с одной стороны, с горно-тундровыми, а с другой — с лугово-степными сообществами.

## **ГЕТЕРОТРОФЫ В СОСТАВЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ПУСТОШЕЙ**

### **ГРИБЫ**

#### **ПОЧВЕННЫЕ МИКРОМИЦЕТЫ**

Почвенные микромицеты являются важными компонентами биогеоценозов, участвующими в разложении органического вещества в почве и служащими пищей для многих почвенных беспозвоночных, особенно орибатидных клещей и коллембол. Нами были определена биомасса мицелия в описанных выше почвенных разрезах, характеризующих гребневой и склоновый участки (табл. 16), и выявлены особенности видовой структуры комплекса микромицетов почв альпийских пустошей (подробнее см.: Состав и структура..., 1986).

Наибольшая биомасса мицелия сосредоточена в дерновых горизон-

Таблица 16

## Биомасса мицелия в горно-луговой почве альпийских пустошей

Горизонт	Участки			
	гребневой		склоновый	
	мг/г почвы, $\bar{X} \pm m$	г/м <sup>2</sup>	мг/г почвы, $\bar{X} \pm m$	г/м <sup>2</sup>
A <sub>1</sub>	0,37±0,08	16,6	0,69±0,15	39,3
A <sub>2</sub>	0,24±0,05	15,8	0,67±0,30	60,3
B	0,19±0,05	8,2	0,05±0,01	1,2
Всего		40,6		100,8

тах обоих разрезов — 0,37 мг/г почвы на гребневом и 0,69 мг/г на склоновом участках (повторность 10-кратная, здесь и далее сырой вес). Достоверные различия между разрезами по биомассе мицелия, вероятно, связаны с более благоприятными условиями для грибов на более теплом и влажном склоновом участке, где биологический круговорот протекает более интенсивно.

Анализ комплексов микромицетов горно-луговой почвы, выделенных на среде Чапека, показал, что количество грибных зачатков, обнаруженных в поверхностных горизонтах обоих разрезов, было одинаково и составило 30 тыс/г почвы, типичными видами (пространственная частота встречаемости которых более 30%) на обоих участках являются *Chrysosporium pannorum* (Link) Hughes, *Mortierella alpina* Peyronel, *Penicillium chrysogenum* Thom, *P. jantinclum* Biourge, *P. steckii* Zal., а виды *Fusarium poae* (Peck) Wollenw. и *P. simplicissimum* (Oudem) Thom обычны лишь в почве гребневого участка. Большинство этих видов типично также и для других высокогорных почв (Вухпер, 1966; Franz, 1975; Bissett, Parkinson, 1979).

Таким образом, почвы альпийских лишайниковых пустошей характеризуются определенным набором типичных видов микромицетов и высоким содержанием грибного мицелия в верхних горизонтах почвы (0,4—0,7 мг/г), что сравнимо с богатыми мицелием дерново-подзолистыми почвами (0,8 мг/г — Мирчинк, Степанова, 1982), но в связи с малой мощностью профиля общее количество мицелия в исследуемых почвах невелико (40—100 г/м<sup>2</sup>).

## МИКОСИМБИОТРОФИЗМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Изучение консортивных связей высших растений с другими организмами, в частности с симбиотическими грибами, имеет большое значение для познания структуры и функционирования биогеоценозов. Сведения о микосимбиотрофии растений высокогорий немногочисленны (Селиванов и др., 1962, 1966; Нозадзе, 1968, 1976; и др.). Поэтому мы поставили задачу изучить особенности микоризообразования основных компонентов фитоценозов альпийских пустошей. Для изучения микосимбиотрофии была использована методика И.А. Селиванова (1981).

Таблица 17

Интенсивность микоризной инфекции растений альпийских пустошей  
(в % среднее и его ошибка)

№ п/п	Вид	Интенсивность инфекции
1	<i>Aetheopappus caucasicus</i>	39±2
2	<i>Alchemilla caucasica</i>	60±3
3	<i>Anemone speciosa</i>	71±3
4	<i>Androsace albana</i>	33±3
5	<i>Antennaria dioica</i>	61±3
6	<i>Anthemis iberica</i>	58±2
7	<i>Anthemis sosnovskyana</i>	45±2
8	<i>Anthyllis variegata</i>	38±3
9	<i>Aster alpinus</i>	56±3
10	<i>Bromopsis variegata</i>	54±3
11	<i>Campanula biebersteiniana</i>	80±3
12	<i>Carum caucasicum</i>	62±3
13	<i>Coeloglossum viride</i>	29±3
14	<i>Erigeron uniflorus</i>	51±3
15	<i>Festuca ovina</i>	21±2
16	<i>Fritillaria lutea</i>	15±2
17	<i>Gentiana aquatica</i>	32±3
18	<i>Gentiana biebersteinii</i>	54±3
19	<i>Gentiana djimilensis</i>	15±2
20	<i>Gentiana oschtenica</i>	15±2
21	<i>Gentiana septemfida</i>	35±2
22	<i>Gymnadenia conopsea</i>	48±3
23	<i>Helictotrichon adzharicum</i>	45±3
24	<i>Lloidia serotina</i>	50±3
25	<i>Oxytropis kubanensis</i>	40±4
26	<i>Plantago saxatilis</i>	65±2
27	<i>Podospermum meyeri</i>	51±2
28	<i>Potentilla gelida</i>	30±3
29	<i>Potentilla nivea</i>	58±3
30	<i>Primula algida</i>	30±2
31	<i>Ranunculus oreophilus</i>	50±2
32	<i>Scabiosa caucasica</i>	46±2
33	<i>Taraxacum stevenii</i>	49±2
34	<i>Traunsteineria sphaerica</i>	23±3
35	<i>Trifolium polyphyllum</i>	52±3
36	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	30±2
37	<i>Veronica gentianoides</i>	36±3

Из 49 исследованных видов растений альпийских пустошей микориза была обнаружена у 39 видов. Преобладающим типом является везикулярно-арбускулярная (зигомицетная тамнискофаговая) эндомикориза (ВАМ), которая отмечена для 35 видов. *Vaccinium vitis-idaea* образует эрикоидно-арбутоидную (зумицетную толипофаговую) эктомикоризу, а три изученных вида сем. *Orchidaceae* — толипофаговую эндомикоризу.

Наивысшая интенсивность микоризной инфекции отмечена у *Cam-*

*panula biebersteiniana* и *Anemone speciosa*. Большинство изученных видов характеризуются средней интенсивностью микоризной инфекции (33—66%, табл. 17). Не имели микориз следующие виды: *Carex tristis*, *Carex umbrosa*, *Euphrasia ossica*, *Minuartia circassica*, *Pedicularis chroorrhyncha*, *Polygonum bistorta*, *Arenaria lychnidea*, *Luzula spicata*.

Среди микоризообразующих высших растений доминирующие виды имеют в среднем высокие показатели интенсивности инфекции (56%) по сравнению с остальными (45%). Аналогичная закономерность отмечена и для ряда других фитоценозов (Селиванов, 1981).

Сравнительный анализ характера распределения всасывающих корней по почвенному профилю и степени развития микориз у отдельных видов позволил заключить, что поверхностно укореняющиеся виды (*Festuca ovina*, *Primula algida*, *Veronica gentianoides* и др.) имеют наименьшую интенсивность микоризной инфекции, а с увеличением глубины, на которой расположена основная масса всасывающих корней того или иного вида, наблюдается тенденция к повышению интенсивности инфекции. Для поверхностно укореняющихся видов (0—5 см) средняя интенсивность инфекции равна 37% (без учета безмикоризных видов), а для более глубоко укореняющихся — 54%. Это, по-видимому, можно объяснить большей пронизанностью корнями верхних горизонтов почвы по сравнению с нижними. При большой пронизанности корнями почвы зоны использования фосфора отдельными корневыми волосками перекрываются, доступный фосфор используется в достаточно полной мере, и в этом случае эндомикоризы менее необходимы растениям (Работнов, 1979). Принимая это предположение, можно объяснить низкую микосимбиотрофность одного из доминантов исследуемых фитоценозов — *Festuca ovina*.

В целом фитоценозы альпийских пустошей характеризуются следующими показателями микосимбиотрофии (по И.А. Селиванову, 1981): средняя абсолютная интенсивность микоризной инфекции — 44%, относительная интенсивность микоризной инфекции — 35%. Эти показатели несколько ниже, чем полученные Л.М. Нозадзе (1968) для других сообществ альпийского пояса Кавказа, но сходны с показателями для горно-тундровых сообществ подгольцового пояса Южного Урала. Особенно близкие к полученным нами показатели приводятся для ягельно-кустарниковой тундры горы Ирмель (Селиванов, Шавкунова, 1973). Это подтверждает положение о сходстве альпийских лишайниковых пустошей с горными тундрами Урала и Сибири.

## ПОЧВЕННЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

Лимитирующее значение для продуктивности фитоценозов пустошей имеет содержание в почве доступных форм азота и фосфора, поэтому низкая скорость разложения опада является основным фактором заторможенности биологического круговорота. В связи с незначительным изъятием первичной продукции альпийских пустошей фитофагами основной поток энергии идет через детритные пищевые

цепи. Деструкция растительного опада осуществляется главным образом сапрофитами, к которым относится большая часть почвенных беспозвоночных. Ниже рассматриваются некоторые группы почвенных беспозвоночных, при этом в связи со слабой изученностью фауны микроартропод в высокогорьях Кавказа этому аспекту также уделено значительное внимание.

### РАКОВИННЫЕ АМЕБЫ (PROTOZOA, TESTACIDA)

Изучение численности раковинных амieb проводили на стационарной пробной площади лишайниковых пустошей в мае 1983 г. Образцы почв отбирали на гребневом и склоновом участках под лишайниками и дерновинами овсяницы овечьей и осок, обработку образцов осуществляли по известной методике (Korganova, Geltzer, 1977).

Численность раковинных амieb, а также соотношение их жизненных форм во многом зависит от влажности местообитания (Gugu, 1982). Особенно ярко эта зависимость проявляется в почвах со значительным дефицитом почвенной влаги, к которым в ряде случаев принадлежат и горно-луговые почвы, хотя дефицит влаги в последних наблюдается довольно редко (см. выше).

Число видов раковинных амieb уменьшается с высотой местности. По наблюдениям в Тирольских Альпах, при увеличении высоты с 1000 до 3000 м над уровнем моря число видов снижается вдвое, а число поколений уменьшается от 0,46 до 0,22 в день (Laming et al., 1982).

Наибольшая численность раковинных амieb в почвах лишайниковых пустошей отмечена нами на более теплом склоновом участке под дерновинами *Festuca ovina*, *Carex tristis*, *C. umbrosa*, а наименьшая — на гребневом участке под лишайниками (табл. 18). Таким образом, на распределение амieb большое влияние оказывают

Таблица 18

Численность раковинных амieb в поверхностном слое горно-луговой почвы альпийских лишайниковых пустошей (в тыс./см<sup>3</sup>)

Род	Участки			
	гребневой		склоновый	
	I*	II	I	II
<i>Plagiopyxis</i>	0,6(0,07)	1,4(0,4)	1,8(0,4)	2,0(0,4)
<i>Centropyxis</i>	0,4(0,00)	0,8(0,00)	0,8(0,07)	1,0(0,07)
<i>Cyclopyxis</i>	0,6(0,00)	0,6(0,00)	0,4(0,00)	0,8(0,07)
<i>Euglypha</i>	0,6(0,07)	1,2(0,00)	0,4(0,00)	1,4(0,2)
<i>Trinema</i>	0,2(0,07)	0,4(0,00)	0,4(0,00)	0,6(0,00)
Всего	2,4(0,21)	4,4(0,4)	3,8(0,47)	5,8(0,74)
Процент живых клеток	9	9	12	13

\*I — почва под пятнами лишайников, II — почва под дерновинами осок и овсяницы овечьей. Первая цифра — всего раковиннок, в скобках — живых.

свойства почвы и микроклиматические особенности участков, охарактеризованные нами выше. Практически во всех изученных местобитаниях доминируют представители сугубо почвенных форм, преимущественно простейшие из рода *Plagiourixis*. В среднем живые клетки раковинных амёб составляли около 10% общего количества обнаруженных клеток. Чаше всего живые клетки отмечались на склоновом участке под овсяницей и осоками. В этих же местах численность представителей рода *Euglypha* в два-три раза больше, чем под лишайниками. Это может свидетельствовать о благоприятных условиях (меньшая амплитуда температур, повышенная влажность, наличие опада) для обитания подстилочных и более влаголюбивых форм, каковыми являются представители этого рода, под дерновинами злаков и осок.

### МЕЗОФАУНА

Изучение численности и биомассы представителей почвенной мезофауны проводили по стандартной методике (Методы почвенно-зоологических исследований, 1975). Малая мощность почвенного профиля позволила использовать ямы с сечением 25×25 см, которые в 10-кратной повторности закладывали на каждом из исследуемых участков пустошей. Разбор почвы проведен по генетическим горизонтам, однако свыше 95% по численности и 99% по биомассе почвенной мезофауны отмечено в дерновом горизонте (Ад 0—10 см) почвы.

Среди рассматриваемой группы почвенных беспозвоночных по биомассе абсолютно доминируют Lumbricidae (табл. 19), представленные одним массовым видом-сапрофагом — *Dendrobaena schmidti* Michaelson, который является крымско-кавказским эндемиком и на Кавказе широко распространен от предгорий до альпийского пояса (Перель, 1979). Значительная биомасса люмбрицид отличает исследуемые пустоши от многих типов тундр (Гиляров, Чернов, 1975; Стриганова, 1980), где численность и биомасса дождевых червей невелика, и сближает пустоши с лугами и луговыми степями.

Таблица 19

Численность и биомасса почвенной мезофауны альпийских пустошей

Группа	Численность (экз./м <sup>2</sup> , $\bar{X} \pm m$ )		Биомасса (г/м <sup>2</sup> , $\bar{X} \pm m$ )	
	Участки			
	гребневой	склоновый	гребневой	склоновый
Lumbricidae	29±9	48±17	8,4±3,5	18,7±7,8
Enchytraeidae	398±71	278±75	0,21±0,04	0,15±0,04
Diptera, l.	43±16	336±272	0,12±0,05	0,50±0,29
Coleptera, l.	5	16	0,02	0,08
Staphylinidae, im.	5	5	0,01	0,005
Chilopoda	3	43	0,02	0,25
Всего			8,79	19,67

Примечание. Биомасса приведена в живом весе.

## МИКРОАРТРОПОДЫ

Из почвенных микроартропод ведущую роль в минерализации растительных остатков играют панцирные клещи (орибатиды) и коллемболы. Это наиболее многочисленные в разных типах почв микроартроподы. Будучи в большинстве своем микрофитофагами (питание разлагающимися тканями растений и микрофлорой), они являются энергичными вторичными разрушителями растительного опада. Велика роль этих беспозвоночных в разложении отмерших корней растений. От активной деятельности панцирных клещей и коллембол зависит скорость почвообразовательных процессов. Они способствуют повышению микробиологической активности почвы, гумификации растительных остатков, обогащению почвы легкоминерализующимися азотсодержащими соединениями, доступными для дальнейшего усвоения растениями (Гиляров, 1975).

В настоящем разделе рассматривается структура населения почвообитающих клещей (главным образом, панцирных) и коллембол исследуемых альпийских пустошей.

### Материал и методы

При сборе и обработке материала использованы стандартные методы почвенно-зоологических исследований (Гиляров, 1965; Методы почвенно-зоологических исследований, 1975). Материал по клещам собран в июле-сентябре 1983—1984 гг., по коллемболам — в 1981—1984 гг.

Микроартропод изучали на описанных выше гребневом и склоновом участках стационарной площади альпийских пустошей. В 1983 г. для изучения вертикального распределения клещей и сезонной динамики численности раз в две недели (10.7., 25.7., 8.8., 22.8., 3.9.) на обоих участках почвенным буром брали пробы объемом  $250 \text{ см}^3$  в пяти повторностях. Пробу разделяли послойно: 0—2, 2—5, 5—10, 10—15 см. Верхний слой отбирали вместе с ветошью и надземными органами растений. Кроме того, на склоновом участке из стенки почвенного разреза взяты пробы объемом  $125 \text{ см}^3$  в пяти повторностях на глубину 40 см послойно через 5 см. Одновременно со взятием проб на клещей определяли влажность почвы, измеренной в процентах к сухой навеске.

Поскольку свыше 90% орибатид и почти 100% других клещей оказались сосредоточенными в верхнем 5-сантиметровом слое, распределение клещей по площади биотопа изучали с помощью сплошных линейных серий проб объемом  $125 \text{ см}^3$ , взятых на глубину 0—5 см. В 1983 г. взято 3 серии таких проб по 20 образцов в каждой, в 1984 г. — 3 серии по 30 образцов в каждой на гребневом и склоновом участках. Перед взятием проб на поверхности каждой из них определяли видовой состав и проективное покрытие сосудистых растений и лишайников. Для исследования микроартропод надпочвенного яруса на обоих участках пустошей взяты пробы растительности в 10 повторностях, каждая из которых представляла собой всю надземную фитомассу, снятую с площадки  $10 \times 10$  см. Пробы брали на расстоянии 20 см друг от друга. В

течение двух сезонов отбирали качественные пробы из различных микростаций альпийского пояса — мхи и лишайники на камнях, первичные почвы на скалах и пр. Кроме того, изучали видовой состав орибатид смежных с пустошами биогеоценозов альпийского пояса — гераниево-копеечниковых и пестроовсянищевых лугов и альпийских ковров. На каждом из них дважды за сезон 1984 г. взяты пробы в 10 повторностях объемом 125 см<sup>3</sup> на глубину 25 см полойно: надземные части сосудистых растений и ветошь, 0—5, 5—15 и 15—25 см.

Влияние рекреационной нагрузки (вытаптывания) на сообщество панцирных клещей исследовали на двух тропинках, подвергавшихся слабому (500 проходов в год в течение двух лет) и сильному (2500 проходов в год в течение трех лет) рекреационному воздействию. На каждой из них два раза за сезон взяты пробы объемом 125 см<sup>3</sup> на глубину 5 см в 10 повторностях. Всего было разобрано 1030 образцов, из них эклекторным методом извлечено около 4500 панцирных и других клещей.

Структуру доминирования анализировали с помощью индекса доминирования по обилию (доля обилия данного вида от суммарного обилия всех сравниваемых между собой видов) (Беклемишев, 1970) и коэффициента доминантности, предложенного Ю.И. Черновым (1971). Степень агрегированности распределения клещей оценивали с помощью коэффициента Лексиса (Чернов, 1975):  $\lambda = \sigma/\sqrt{\bar{x}}$ . Анализируя коррелятивные связи орибатид с компонентами фитоценозов пустошей, вычисляли коэффициент линейной корреляции.

При изучении структуры группировки коллембол и ее изменения по годам и сезонам пробы почвы объемом 125 см<sup>3</sup> отбирали три раза в год: в мае-июне, июле и сентябре-начале октября в 10 повторностях. Всего взято 155 образцов почвы, из них с помощью фототермомозеклаторов выделено 1549 экз. коллембол. С целью более полного выявления фауны коллембол использован материал из почвенных образцов, полученный попутно при исследовании клещей по описанной выше методике. Собранных клещей и коллембол заключали в постоянные препараты с жидкостью Фора — Берлезе.

### Почвообитающие клещи

#### *Таксономическая структура сообщества почвенных клещей*

Исследуемые альпийские пустоши населяют представители двух отрядов — Acariformes и Parasitiformes. Из первого отряда наибольшим количеством видов представлены орибатиды, относящиеся к подотряду Sarcotiformes (43 вида из 28 семейств, табл. 21). Из подотряда Trombidiformes этого отряда встречены представители семейств: Bdellidae, Cunaxidae, Eupodidae, Rhagidiidae, Anystidae, Scutacaridae, Pygmephoridae, обитающие в подстилке и верхнем слое почвы. В пробах регулярно встречаются и специализированные фитофаги, живущие на высших растениях, — клещи семейств Tetranychidae и Bryobiidae. Из обнаруженных тромбидиформных клещей большинство являются хищниками. Доминируют Bdellidae (индекс доминирования до 32%), Cunaxidae (до 20%) и Eupodidae (до 17%). Представители последнего

## Мезостигматические клещи альпийской пустоши

Вид клещей	Распространение
<i>Pergamasus</i> sp. <sub>1</sub>	—
<i>Pergamasus</i> sp. <sub>2</sub>	—
<i>Veigaia nemorensis</i> C.L. Koch*, 1839	Голарктика
<i>Gamasolaelaps</i> sp.	—
<i>Arctoseius brevicheles</i> Karg*, 1969	Европа
<i>Amblyseius sororculus</i> Wainstein, 1960	Европа, Кавказ
<i>Amblyseius</i> sp.	—
<i>Antennoseius</i> sp.	—
<i>Rhodacarus</i> sp.	—
<i>Gamasellus caucasicus</i> Bregetova et Troizky, 1981	Кавказ
<i>Gamasellus</i> sp.	—
<i>Pachylaelaps karawaewi</i> Berlese, 1921	Юг Палеарктики
<i>Pachylaelaps</i> sp.	—
<i>Ololaelaps veneta</i> (Berlese, 1903)	Палеарктика
<i>O. sellnicki</i> Bregetova*, 1964	Палеарктика (?)
<i>Zercon</i> aff. <i>austriacus</i> Sellnick, 1959	Европа (Альпы)
<i>Mixozercon sellnicki</i> * (Schweizer, 1948)	Европа, Кавказ, Средний Урал, Забайкалье
<i>Prozercon halaskovae</i> Petrova, 1977	Кавказ
<i>Syskenozercon kosiri</i> Athias—Henriot, 1976	Высокий Тауэрн (Австрия), Гималаи, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток
<i>Trachytes aegrota</i> (C.L. Koch)	Палеарктика
* Виды, отмеченные в альпике и субальпике Высокого Тауэрна, Австрия (Athias-Henriot, 1981).	

семейства большей частью микрофитофаги. Паразитиформные клещи в почвах альпийских пустошей представлены по меньшей мере 20 видами мезостигматических клещей (19 видов гамазовых и 1 вид трахитин), относящихся к 11 семействам (табл. 20). Поскольку население гамазовых клещей альпийских пустошей и высокогорий вообще практически не изучено, ограничимся здесь приведением списка видов (см. табл. 20) и некоторыми замечаниями. Наибольшим числом видов (4) представлено семейство *Zerconidae*. Представляет большой интерес находка *Syskenozercon kosiri*. Он описан К. Атиас-Анрио по трем самкам: две с массива Высокий Тауэрн (Австрия) и одна с Гималаев (Athias-Henriot, 1976). Это дало основание автору полагать, что указанный вид является альпийским (в широком смысле) палеозндемиком. Однако *S. kosiri* найден нами в Сибири и на Дальнем Востоке (в Баргузинском заповеднике, в низовье Енисея, окрестности Норильска и в Сихотэ-Алине). Другой представитель этого рода распространен на Алтае. Пять видов гамазид пустошей имеют палеарктическое и голарктическое распространение, два можно с большой долей вероятности отнести к условным эндемикам Кавказа — *Gamasellus caucasicus* и *Prozercon halaskovae*. Доминируют четыре вида: *Pergamasus* sp.<sub>1</sub> (абсолютный доминант, индекс доминирования на разных участках пустошей и в разные годы 23,8—33,3%), *Gamasellus caucasicus* (7,6—26,7%), *Pachylaelaps karawaewi* (12,9—17,2%), *Prozercon halaskovae* (6,7—21,9%). Все эти виды регулярно встречаются в лесном поясе Кавказа (Гаджиев, 1983; наши данные).

Таблица 21

Видовой состав панцирных клещей лишайниковой пустоши  
и прилегающих к ней растительных ассоциаций

Вид клещей	АЛП*	ГКЛ	ПОЛ	АК	Распространение
1	2	3	4	5	6
<i>Brachychthonius</i> sp.	+		+	+	—
<i>Liochthonius</i> sp.	+				—
<i>Camisia biurus</i> (Koch, 1839)		+		+	Голарктика
<i>C. horrida</i> Hermann, 1804	+	+	+		"
<i>Nanhermannia nana</i> (Nicolet, 1855)	+				"
<i>Hermannia gibba</i> (Koch, 1839)	+	+			Европа, Кавказ, Крым, При- морье
<i>Epidamaeus</i> sp.	+	+			—
<i>Metabelba rara</i> , B.-Z., 1965	+	+			—
<i>Eupterotegeus ornatus</i> Berlese, 1908	+	+			Европа, Крым, Кавказ, Саха- лин, Сев. Америка
<i>Zetorchestes micronychus</i> (Berlese, 1883)	+				Кавказ, Европа, Сев. Африка
<i>Eremaeus</i> sp.			+	+	—
<i>Carabodes marginatus</i> (Michael, 1884)	+	+			Европа
<i>Liacarus</i> sp.	+	+	+		—
<i>Xenillus</i> sp.	+				—
<i>Metrioppia helvetica</i> Grandjean, 1931	+	+			Горные системы Палеарктики
<i>Tectocephus velatus</i> Michael, 1880	+	+	+	+	Космополит
<i>Oppia ornata</i> Oudemans, 1900	+	+	+	+	Голарктика
<i>O. unicarinata</i> Paoli, 1908	+	+	+	+	"
<i>Ktenopiella</i> sp. <sub>1</sub>	+	+	+	+	—
<i>Ktenopiella</i> sp. <sub>2</sub>	+	+	+		—
<i>Oribella paoli</i> Oudemans, 1913	+	+	+	+	Европа, Урал, Дальний Восток
<i>Suctobelba</i> sp.	+				—
<i>Cymbaeremaeus cymba</i> (Nicolet, 1855)	+				Европа
<i>Provertex</i> sp.	+				—
<i>Oribatula tibialis</i> Nicolet, 1855	+	+	+		Космополит
<i>Simkinia montana</i> Krivolutsky et Grishina, 1970	+	+	+	+	Алтай, Западная Сибирь
<i>Eporibatula rauschenensis</i> Sellnick, 1908	+				Европа
<i>Zygoribatula terricola</i> v.d. Hammen, 1955	+	+	+	+	Кавказ, Поволжье
<i>Z. exilis</i> (Nicolet, 1855)	+	+	+	+	Европа, Кавказ, Сибирь
<i>Peloribates europaeus</i> Willmann, 1953	+	+	+		Палеарктика
<i>Protoribates</i> sp.	+				—
<i>Trichoribates trimaculatus</i> Koch, 1836	+				Голарктика
<i>Latilamellobates naltshicki</i> Shaldybina 1971	+	+	+	+	Восточная Европа, Кавказ
<i>Mycobates parmeliae</i> (Michael, 1884)	+				Голарктика
<i>Mycobates</i> sp.	+				—
<i>Chamobates caucasicus</i> Shaldybina, 1969	+				Крым, Кавказ

Таблица 21 (окончание)

7:

1	2	3	4	5	6
<i>Eupelops</i> sp.	+	+	+	+	—
<i>Oribatella quadricornuta</i> (Michael, 1888)	+	+			Европа, Средняя Азия, Алтай
<i>Achipteria nitens</i> (Nicolet, 1855)	+	+	+	+	Палеарктика
<i>A. oudemansi</i> Hammen, 1952	+	+		+	Европа
<i>Galumna</i> sp.		+	+		—
<i>Phthiracarus</i> sp.	+				—

\* АЛП — альпийская лишайниковая пустошь; ГКЛ — гераниево-копечный луг; ПОЛ — пестро-овсяницевый луг; АК — альпийские ковры.

Отличительной особенностью фауны орибатид пустошей является значительное участие в ней широко распространенных политопных видов, имеющих палеарктическое, голарктическое и космополитное распространение. Такие виды составляют 43,6% фауны и преобладают по численности. Среди найденных видов немало таких, которые считаются приуроченными к лесной зоне. К типичным арбориколам относятся *Zygoribatula exilis*, *Cymbaeremaeus cymba*, *Negmannia gibba*, *Eroribatula rauchensis* и редкий в СССР, найденный пока в широколиственных лесах Кавказа (Курчева, 1973) — *Eupterotegaeus ornatissimus*. Многочисленные в лесном поясе Тебердинского заповедника, эти виды в суровых условиях альпийских пустошей встречаются единичными экземплярами (см. табл. 21).

Обращает на себя внимание находка *Mycobates parmeliae* в лишайнике *Parmelia* sp. на камнях, с которого он и был описан Майклем в Англии (Michael, 1884). В Швейцарии он был найден в наскальных лишайниках на высоте 3209 м над ур.м. (Schweizer, 1956). В лишайнике *Parmelia* sp. на скалах нами найден новый для науки вид *Provertex* sp. Плотность его в этом микробиотопе очень велика, в то время как на поверхности почвы найден единственный экземпляр этого вида. Впервые на Кавказе обнаружена *Simkinia montana*, отмеченная пока лишь в горной тундре Алтая и на юге Западной Сибири (Гришина, 1972).

При сравнении фауны исследуемых альпийских пустошей и сходных местообитаний возникает ряд трудностей. Большинство работ, выполненных в различных горных системах СССР, либо вовсе не затрагивают альпийского пояса, либо исследованные в них биогеоценозы сильно отличаются от лишайниковых пустошей (Злотин, Криволицкий, 1969; Гришина, 1972, 1973а,б). За рубежом ряд работ по панцирным клещам выполнен на лишайниковых пустошах Норвегии (Solhøy, 1972, 1975, высота 1220—1320 м над ур. м.), Финляндии (Sølhøy, Koronen, 1981, высота 320—450 м над ур. м.), Швеции (Dalenius, 1950, 1963), Великобритании (Seyd, 1966, 1981), Австрии (Schatz, 1978). Сходные сообщества рассматриваются в работах, посвященных почвенной фауне вертикальноландшафтных поясов Альп (Schweizer, 1956, 1957; Thaler et al., 1978; Schatz, 1979а,б, 1981). В сводке С.Э. Сейда (Seyd, Seanard, 1984) приводится список видов орибатид, в той или иной степени связанных с лишайниковой

растительностью. Анализ этих данных свидетельствует о том, что фаунистическое сходство ограничивается космополитными видами, такими как *Tectocephus velatus*, *Carabodes marginatus*, *Oribatula tibialis*, а также видами, приуроченными к горным системам Палеарктики (*Metriopria helvetica*, *Mycobates parmeliae*). Учитывая различия в климатических условиях и высоте над уровнем моря исследованных областей высокогорий, значительного сходства трудно ожидать. Кроме того, большинство авторов ограничиваются приведением списков доминантов и субдоминантов, не указывая остальных видов клещей. Таким образом, при фаунистическом сравнении сообществ альпийского пояса очевидным является лишь малое разнообразие населения панцирных клещей: общее число видов для лишайниковых пустошей Тироля составляет 31 (Schatz, 1979a), для Швеции — 29 (Dalenius, 1963), Кавказа — 39 (наши данные).

#### *Численность и количественное соотношение видов*

Уровень обилия клещей изученных пустошей относительно невысок. Максимальное значение численности орибатид на гребневом участке — 5572, на склоновом — 9480, гамазовых клещей — 2720 экз/м<sup>2</sup>. Максимальная средняя численность орибатид в почве пустошей на глубине до 15 см составила 6260, гамазид — 1200 экз/м<sup>2</sup>, что на порядок ниже, чем в лесной зоне, и сходно с типичными тундрами (Чернов, 1973). Средняя численность панцирных клещей на пустошах близка к таковой на альпийских коврах и ниже, чем на гераниево-копеечниковом и пестроовсянищевом лугах, на которых максимальная и максимальная средняя численность орибатид соответственно составляли 9680 и 6360 экз/м<sup>2</sup> и 12120 и 7440 экз/м<sup>2</sup> в середине июля-начале августа 1984 г. Уменьшение численности микроартропод с увеличением абсолютной высоты общеизвестно (Гришина, 1973а; Чернов, 1975; и др.). Показано, что средняя численность панцирных клещей на невысоких альпийских пустошах (320 м над ур.м.) — 102 400 экз/м<sup>2</sup> в июне (Solhøy, 1981), а в сходных биогеоценозах на высоте 1225 м над ур.м. в течение июля изменялась от 9280 до 2370 экз/м<sup>2</sup> (Solhøy, 1972), что сопоставимо с нашими данными.

Спектр доминирующих видов орибатид пустошей представлен на рис. 9. Кроме *S. montana* и *L. naltshickii*, это все очень широко распространенные полизональные виды. На протяжении двух сезонов спектр доминирующих видов альпийских пустошей изменялся мало и эти изменения коснулись субдоминантов (с индексом 2—10%), а ядро зудомигрантов осталось прежним. Наибольшие изменения произошли на гребневом участке (см. рис. 9), в то время как на склоновом участке существует более устойчивое полидоминантное сообщество с более высокой общей численностью клещей и тремя зудомигрантами — *O. ornata*, *Z. spp.*, *S. montana*, причем последний вид в 1984 г. составлял здесь около четверти всех орибатид. Величина коэффициента доминантности (0,19 для гребневого участка и 0,33 для склонового, 1983 г.) свидетельствует о



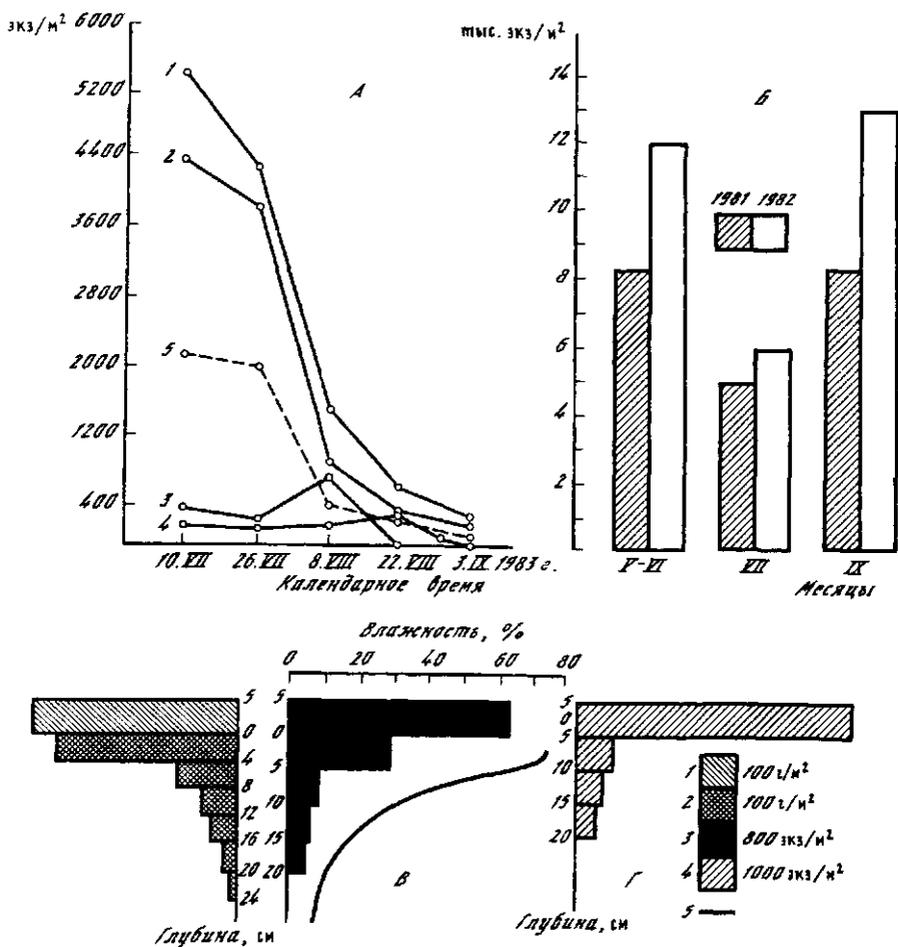


Рис. 10. Сезонное изменение численности (А, Б) и вертикальное распределение (В, Г) микроартропод альпийской лишайниковой пустоши

А — панцирные клещи: 1 — общая численность; численность в слое: 2 — 0—2 см, 3 — 2—5 см, 4 — 5—10 см, 5 — преимагинальные фазы; Б — коллемболы; В — панцирные клещи; Г — коллемболы; фитомасса: 1 — надземная, 2 — подземная, 3 — клещи; 4 — коллемболы; 5 — влажность почвы в % к сухой навеске

Снижение общей численности клещей к концу вегетационного периода происходит прежде всего за счет ее уменьшения в поверхностном слое почвы (0—2 см) и в надпочвенном слое и сопровождается значительным уменьшением численности преимагинальных фаз. В нижележащих горизонтах наблюдалось временное повышение численности, а на глубине 11—15 см с конца июля до начала сентября численность клещей оставалась на одном и том же низком уровне, не превышая 20 экз/м<sup>2</sup>. Аналогичная динамика общей численности с пиком в июне и большим последующим спадом характерна для орибатид лишайниковых пустошей в Скандинавии (Dalenius, 1963; Solhøy, 1972).

### Вертикальное распределение клещей

Клещи заселяют гумусовые горизонты почвы до глубины 20 см. Основная их масса (94—97% панцирных и 95—100% всех остальных) сосредоточена в верхнем 0—5-сантиметровом слое почвы и на ветоши и растительности (см. рис. 10, В). Такая структура вертикального распределения соответствует распределению подземной фитомассы (см. выше), гумуса и влажности почвы (см. Раздел 4.) На такое соответствие неоднократно обращал внимание М.С. Гиляров и другие исследователи (Petersen, Luxton, 1982).

Небольшая глубина заселения почвенного профиля и сосредоточение основной массы почвенных беспозвоночных в поверхностном слое сближает альпийские пустоши с тундрами (Чернов, 1976). Такой же характер распределения клещей отмечен на лишайниковых пустошах Австрии (Thaler et al., 1978; Schatz, 1979a).

С глубиной по почвенному профилю уменьшается видовое разнообразие орибатид: если в слое 0—2 см одновременно присутствует 12—15 видов, то в слое 6—10 см — 1—3 вида клещей.

### Распределение клещей по площади биотопа

Индекс Лексиса, характеризующий распределение по площади и рассчитанный для всех линейных серий проб, в 1983 г. составил для орибатид 1,45; 2,9; 2,1, а для прочих клещей 1,3; 1,0; 1,6; в 1984 г. для орибатид — 0,97; 1,4; 1,8; 2,2; 2,4; 2,7. Полученные значения свидетельствуют о сравнительно небольшой агрегированности распределения клещей в целом в исследуемом биотопе. В большинстве случаев степень агрегации на склоновом участке несколько выше, чем на гребневом. Возможно, что на склоне, характеризующимся большим уклоном и лучше развитым растительным покровом, больше выражена мозаичность микроклиматических условий. Среди орибатид выделяются виды с четко выраженной способностью к образованию скоплений — *Tectosepheus velatus* (индекс равен для гребневого 2,6 и для склонового 1,8); виды со случайным распределением — *Carabodes marginatus* (соответственно 0,88 и 0,86); и, наконец, распределение большинства видов характеризуется слабой степенью агрегированности (индекс Лексиса в пределах от 1,5 до 2,0).

Трудно ожидать коррелятивной связи плотности клещей с определенными видами растений — случаи избирательного питания редки. Скорее большее значение имеет жизненная форма растений и другие черты, непосредственно влияющие на микроклимат под этим растением. Так, лишайники изменяют рН почвы, температура под ними несколько выше температуры окружающей среды (Раздел 3). Э. Сейд и М. Сивард (Seyd, Seaward, 1984) подчеркивают, что связь определенных видов клещей с лишайниками не обязательно означает лихенофагию этих видов. Нам не удалось выявить корреляции между плотностью клещей и проективным покрытием проб растениями разных групп (лишайники, злаки, осоки, разнотравье). Была найдена единственная отрицательная корреляция численности клеща *Eupelops* sp. с проективным покрытием поверхности почвы лишайниками ( $r = -0,64$ ).

Концентрация населения почвенных беспозвоночных в верхнем слое почвы и подстилке альпийских пустошей делает его легко уязвимым по отношению к рекреационному воздействию. Слабая рекреационная нагрузка (500 проходов в год в течение двух лет) приводит к значительному (почти в три раза) сокращению численности гамазовых и других клещей и уменьшению численности панцирных клещей в 1,2 раза (1000 против 1200 экз/м<sup>2</sup> в контроле). На тропинке, подвергавшейся сильной нагрузке (2500 проходов в год в течение трех лет), численность всех клещей в 4,3 раза ниже, чем в контроле. Под действием вытаптывания происходит резкое обеднение видового состава панцирных клещей: на тропинках в общей сложности найдено всего девять видов орибатид.

Учитывая то, что основные обменные процессы, определяющие нормальное функционирование экосистем альпийского пояса, протекают в корнеобитаемом слое, содержащем основную часть населения беспозвоночных, можно ожидать резкого нарушения сообщества в случае неумеренного рекреационного воздействия.

### **Коллемболы**

#### *Видовой состав и структура группировки*

В изучаемых сообществах обнаружено 45 видов коллембол, принадлежащих к 12 семействам по системе Й. Стаха (Stach, 1947—1960). Полученное количество видов можно считать довольно большим по сравнению с результатами других авторов для высокогорных ландшафтов близкого типа. Так, Е.Ф. Мартынова и В.И. Чикатунов (1968) на Азновском перевале Гиссарского хребта (3375 м над ур.м.) обнаружили 19 видов; С.Б. Стебаева (1973) в щепенистых тундрах Курайского хребта на Алтае (3100 м над ур. м.) — 22 вида и в мохово-лишайниковых тундрах, расположенных там же на высоте 2850 м, — 25 видов. В высокогорных луговых биогеоценозах альпийского пояса в Северной Осетии И.Т. Кучиевым (1984) отмечено 11—13 видов. Е.В. Шапошникова (1984) в альпийском поясе хребта Черногоры (Украинские Карпаты) нашла только 7 видов.

Среди обнаруженных 45 видов 1 является новым для науки, 8 пока не идентифицировано. Преобладающими в фауне альпийских пустошей являются европейские виды, составляющие 47% от общего числа (табл. 22). 4 вида из этой группы впервые отмечаются для Кавказа, 2 — для фауны СССР, 11 ранее впервые были найдены нами на Кавказе в хвойных лесах Тебердинского заповедника (Добролюбова, 1981, 1982, 1984 а,б). Около 9% в фауне составляют транспалеарктические виды, 7% — евро-сибирские и по 4% космополиты, трансголаркты и евро-североамериканские виды. Один вид (*C. stercoraria*) принадлежит, вероятно, к турано-кавказской группе. Условным эндемиком Кавказа можно считать *O.sp.gr. serratotuberculatus*.

По ландшафтно-зональной приуроченности преобладают полизональные виды и виды лесной группы. Свообразие фауне придает обилие горных форм, наличие арктоальпийского *T. arctica* и аркто-

## Видовой состав и соотношения численности колембол альпийской пустыни

Вид колембол	Число особей в общей вы- борке		Распространение
	абс.	%	
1	2	3	4
<i>Folsomia quadriculata</i> (Tullberg) Folsom, 1937	650	42.0	Голарктика; ПЗ
<i>Onychiurus absoloni</i> (Borner, 1901)	148	9.6	Европа
<i>Methaphorura affinis</i> ** (Borner) Stach, 1954	128	8.3	Европа; О
<i>Onychiurus nemoratus</i> Gisin*, 1952	106	6.8	Европа; Л
<i>Onychiurus</i> sp. (gr. serratotuberculatus)	100	6.5	Кавказ
<i>Tetracantella arctica</i> Cassagnau**, 1959	76	4.9	Европа, Сев. Америка
<i>Isotoma notabilis</i> Schaffer, 1896	57	3.7	Космополит; ПЗ
<i>I. viridis</i> Bourlet, 1839	52	3.4	Палеарктика; ПЗ
<i>Friesea albida</i> Stach**, 1949	37	2.4	Европа; Г
<i>Cerathophysella succinea</i> Gisin*, 1949	17	1.1	Палеарктика; О
<i>Pseudoisotoma sensibilis</i> (Tullberg, 1876)	15	1.0	Европа; ПЗ
<i>Friesea claviveta</i> Axelson*, 1900	14	0.9	Европа
<i>Isotomiella minor</i> (Schaffer, 1896)	10	0.6	Космополит; ПЗ
<i>Choreutinula inermis</i> (Tullberg, 1871)	9	0.6	Европа; Л
<i>Folsomia</i> sp.**	6	0.4	Г
<i>Tullbergia krausbaueri</i> (Borner, 1901)	5	0.3	Палеарктика; ПЗ
<i>Anurophorus</i> sp.	4	0.3	
<i>Onychiurus pulvinatus</i> Gisin, 1954	4	0.3	Европа; Л
<i>Orchesella</i> cf. <i>angustistrigata</i> Stach**, 1960. <i>f. pallida</i>	4	0.3	Европа; Г
<i>Sminthurinus bimaculatus</i> * (Axelson, 1902)	4	0.3	Палеарктика
<i>Tomocerus minutus</i> Tullberg**, 1876	4	0.3	Европа, Сибирь
<i>Willowsia nigromaculata</i> ** (Lubbock, 1873)	4	0.3	Европа; Л
<i>Anurida</i> cf. <i>megalops</i> Bagnall***, 1949	3	0.2	Европа; Л
<i>Folsomia inoculata</i> Stach, 1947	3	0.2	Европа, Сибирь; Г
<i>Hypogastrura</i> cf. <i>papiflata</i> Gisin***, 1949	2	0.1	Европа; Г
<i>Kalophorura</i> sp.	2	0.1	
<i>Onychiurus sibiricus</i> (Tullberg, 1876)	2	0.1	Палеарктика
<i>Willenia anophthalma</i> Borner**, 1901	2	0.1	Европа; ПЗ
<i>Entomobrya</i> sp.	1	0.06	
<i>E. sp.</i>	1	0.06	
<i>Entomobryoides myrmecophila</i> Reuter**, 1886	1	0.06	Европа; О
<i>Friesea mirabilis</i> (Tullberg, 1871)	1	0.06	Голарктика; ПЗ
<i>Lepidocyrtus lignorum</i> (Fabricius) Gisin, 1964	1	0.06	Европа; Л
<i>L. violaceus</i> (Geoffroy) Lubbock, 1873	1	0.06	Европа
<i>Neanura</i> sp.	1	0.06	
<i>Odontella empodialis</i> Stach, 1934	1	0.06	Европа; Г
<i>Pseudachorutes dubius</i> Krausbauer**, 1898	1	0.06	Европа; Л
<i>Anurida anophthalmica</i> Stach, 1949	+		Европа, Сибирь; Л
<i>Cerathophysella stercoraria</i> Stach, 1963	+		Кавказ, Афганистан; Г
<i>Entomobrya handschini</i> Stach**, 1922	+		Европа; О
<i>E. sp.</i>	+		
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> Tullberg, 1871	+		Европа, Сев. Амери- ка; Л

Таблица 22 (окончание)

1	2	3	4
<i>Odontella cf. pseudolamellifera</i> Stach, 1949	+		Европа; Г
<i>Sminthurus</i> sp.	+		
<i>Tomocerus vulgaris</i> (Tullberg, 1871)	+		Европа
Личинки	73	4,6	
<i>Collembola</i>	1550	100,0	

Примечания. + вид найден на пустоши в иные учетные сроки, вся выборка; \* — вид впервые отмечен на Кавказе; \*\* впервые в Тебердинском заповеднике был отмечен в хвойных лесах; \*\*\* вид впервые отмечается в СССР. ПЗ полизональные, Л лесные, Г горные, О виды открытых ландшафтов.

бореальных видов *T. minutus* и *O. sibiricus*. Около 10% составляют виды открытых ландшафтов.

Доминирующими мы считали виды, составляющие по участию более 10% от общей выборки за три года, субдоминантами — от 2 до 10%. Истинным доминантом был только один вид — *F. quadrioculata*. Доля его участия в общей выборке очень высока; в среднем 42%. Он поддерживает постоянно высокую численность, независимо от года и сезона (см. рис. 9). Субдоминантами являются восемь видов: *O. absoloni*, *M. affinis*, *O. nemoratus*, *Onychiurus* sp. n. gr. *serratotuberculatus*, *T. arctica*, *I. notabilis*, *I. viridis*, *Fr. albida*. Наиболее устойчивы среди них изотомы и онихиурусы. Еще шесть видов являются временными субдоминантами, их численность в общей выборке за три года мала, но в отдельные месяцы превышает 2% общей. К ним относятся в основном поверхностнообитающие виды: *Or. angustistrigata* f. *pallida*, *Ps. sensibilis*, *S. bimaculatus*, *W. nigromaculata* и подстилочнопочвенные *Is. minor* и *C. succinea*. Четко прослеживается смена субдоминантов по годам (см. рис. 9). Так, в 1981—1982 гг. явно преобладают по численности онихиуриды — истинно подстилочные виды. Напротив, в 1983 г. в спектре жизненных форм субдоминантов увеличивается доля гемиздафических видов: изотом и тетракантеллы арктической. Эта тенденция еще более усиливается в 1984. В августе этого года наблюдалось резкое увеличение численности изотомид (*I. notabilis*, *I. viridis*, *Ps. sensibilis*) и их личинок. Они составили в совокупности 67,5% от общей численности группировки. Доля же онихиурид в это время составляла 4%.

Доминирование видов семейства *Isotomidae* и рода *Isotoma* характерно для аналогичных пустошам биотопов (Чернов, 1968; Бондаренко, 1978). В пятнистых тундрах Таймыра *F. quadrioculata*, *I. viridis* и *Ps. sensibilis* явно тяготеют к куртинам лишайников (Ананьева, 1978). Среди доминантов альпийских лугов Северной Осетии присутствуют *F. diplophthalma*, *F. quadrioculata*, *I. notabilis*, *I. viridis* (Кучиев, 1984).

Вероятно, причиной смены доминантов являются особенности гидротермического режима года (Кузнецова, 1984а,б).

Таким образом, структура группировки коллембол альпийских

пустошей характеризуется высокой пластичностью. При относительной неустойчивости ядра массовых видов (из пяти видов постоянно входит в него только *F. quadriculata*, а остальные взаимно заменяют друг друга в отдельные годы), в среднем в сумме эти виды составляют 85% (от 78,7 до 99,9% в отдельные месяцы) от общей численности группировки. Подобная структура, с одной стороны, указывает на экстремальный характер условий существования: наличие только одного доминанта свидетельствует об отклонении от оптимума (Тиепетип, 1925), с другой стороны, на лабильность группировки (смена субдоминантов). Наконец, наличие крупного ядра массовых видов, временных субдоминантов и большого числа малочисленных и редких видов, потенциальных доминантов при резких изменениях среды обитания, является признаком исторически сложившегося устойчивого сообщества (Чернова, 1977).

### *Динамика численности и вертикальное распределение*

Общая средняя численность коллембол в почвенном слое 0—5 см лишайниковых пустошей за 1981—1983 гг. составила 7690 экз/м<sup>2</sup>, что сопоставимо с уровнем численности этих микроартропод в горных тундрах хребта Анначаг Колымского нагорья (Берман и др., 1980) и некоторых типов моховых тундр Таймыра (Чернов, 1967) и значительно (в три-четыре раза) ниже, чем в луговых тундрах Таймыра и Алтая (Чернов, 1962, Стебаева, 1973). Численности коллембол исследуемых пустошей свойственны значительные разногодичные и сезонные колебания. В течение 1981—1983 гг. она была соответственно 6970±790, 10070±1070, 6020±770 экз/м<sup>2</sup>. Характерной особенностью сезонной динамики общей численности коллембол является одинаковый ее уровень весной и осенью и резкое снижение (почти вдвое) летом, в июле-начале августа (см. рис. 10, Б), когда наблюдается и значительное уменьшение обилия панцирных клещей. Но в отличие от орибатид численность коллембол к сентябрю снова возрастает, достигая или даже превышая весенний уровень. Такие резкие сезонные флуктуации численности у коллембол определяются высокой скоростью роста численности популяции, наблюдающейся у многих видов (Кузнецова, 1984б), и носят, очевидно, характер общей закономерности для всех природных зон. Специфика сезонной динамики в условиях альпийских пустошей определяется фенологией конкретных видов коллембол. Большинство видов размножается весной и имеет одну генерацию в год (Добролюбова, 1984а).

По характеру вертикального распределения коллемболы принципиально сходны с панцирными клещами (см. рис. 10, Г). Подавляющее большинство коллембол (8% весной, 78% летом и 86% осенью) обитает в верхнем 0—5-сантиметровом слое почвы и в надпочвенном горизонте. Вниз по профилю почвы численность ногохвосток резко падает, и на глубине 15—20 см обнаружено в разные сезоны от 2 до 4% их общей численности. Весной и осенью относительное обилие коллембол наиболее высоко в верхнем тонком слое почвы 0—2 см (61 и 57% соответственно). Летом большая часть населения сосредоточена в слое 2—5

(53%) и 5—10 см (17%), что, по-видимому, связано с резкими колебаниями температуры у поверхности почвы в это время, тогда как условия влажности почв находятся в пределах, благоприятных для жизнедеятельности коллембол. Вертикальное распределение у разных видов ногохвосток значительно отличается. Единственным видом, постоянно преобладающим в поверхностном слое 0—2 см, независимо от сезона, является *Folsomia quadrioculata* (Добролюбова, 1984а).

Таким образом, население сапрофагов исследуемых альпийских пустошей характеризуется рядом особенностей: концентрацией основных групп его в верхней части дернового горизонта почвы 0—2 см (максимум 0—5 см), заключающем в себе до 60% подземной фитомассы, и надпочвенном слое 0—5 см, где сосредоточена почти вся надземная фитомасса; определяющей ролью представителя мезофауны — *Dendrobaena schmidti* при чрезвычайно низкой численности других групп мезофауны (многоножек, личинок жуков и двукрылых); относительно невысоким уровнем численности микроартропод и значительными сезонными ее колебаниями.

По пространственной структуре, обилию и численному соотношению основных групп сапрофагов население почвенных беспозвоночных альпийских пустошей северо-западного Кавказа занимает промежуточное положение между равнинными тундрами и луговой степью (Гиляров, Чернов, 1975; Стриганова, 1980).

Одной из главных причин низких темпов разложения растительных остатков и как следствие этого замедленного биологического круговорота в биогеоценозах альпийских лишайниковых пустошей является малое видовое разнообразие и низкая численность сапрофагов.

## ПТИЦЫ АЛЬПИЙСКИХ ПУСТОШЕЙ

В альпийском поясе Тебердинского заповедника на гнездовье отмечено 23 вида птиц, что составляет 25% от общего числа гнездящихся в заповеднике видов (Ткаченко, 1966). По количеству гнездящихся видов альпийский пояс мало отличается от полосы верхнего предела леса, но по численности птиц значительно уступает ей. Общая плотность птичьего населения составляет здесь в среднем 50 пар на 1 км<sup>2</sup> (Ткаченко, 1966).

Характерная черта орнитофауны альпийского пояса — высокое своеобразие ее видового состава, заключающееся в преобладании стенотопных высокогорных видов. Так, процент гнездящихся типичных горных видов в орнитофауне высокогорья Тебердинского заповедника составляет 60,9, из них высокогорных птиц — 43,5, а процент настоящему эврибионтных видов — 17,4. Большинство видов являются оседлыми (35%) или частично оседлыми (30%) и лишь 35% видов — перелетные или кочующие.

Исследования проводились нами в альпийском поясе Тебердинского заповедника в районе стационарных участков в июле-августе 1984 и 1985 гг.

По характеру использования птицами альпийских пустошей все

виды можно разделить на две группы: птицы, гнездящиеся на альпийских пустошах, и птицы, кормящиеся на альпийских пустошах.

К первой группе птиц относится всего два вида — кавказский горный конек — *Anthus spinoletta caucasicus* Laubm. и кавказский рогатый жаворонок — *Eremophila alpestris penicillata* Gould.

Горный конек — самый многочисленный из всех видов птиц горно-лугового пояса заповедника. На отдельных участках плотность коньков может достигать в гнездовой период 100 пар на км<sup>2</sup> (1 пара га) (Ткаченко, 1966). Однако, несмотря на высокую численность, горный конек распространен в альпийском поясе весьма неравномерно, что связано с пестротой биогеоценотического покрова высокогорий. Типичными гнездовыми станциями этого вида являются альпийские пустоши и высокогорные луга с доминированием овсяницы пестрой (*Festuca varia* Haenke).

По нашим наблюдениям, средняя численность горного конька в альпийском поясе исследуемого района составляет 0,67 пар/га. Сходные данные — 0,6 пар/га — приводят В. Черни с соавторами (Segny et al., 1970) для гребня Малая Фатра (ЧССР). На разных хребтах этого массива плотность гнездования колебалась в пределах от 0,29 до 2,33 пар/га. В гольцовом поясе северо-восточного Алтая плотность гнездования составляла 0,68 пар/га для ерниковых тундр и 1,1 пар/га для каменистых тундр (Равкин, 1973). Вербек (Verbeek, 1971) указывает плотность 0,5 пар/га для плато Beartooth в Северной Америке. В годы пика численности плотность гнездования может определяться минимальной площадью кормовой территории, так как обычно хотя бы во время первого гнездования кормовая и гнездовая территория совпадают. Так, по нашим наблюдениям, наименьшее расстояние между двумя соседними гнездами составляло 35 м.

Свое гнездо горный конек устраивает на земле под прикрытием камня или дерновины злаков. Обычно гнездо располагается на склоне в ямке или под уступом, но может быть и на пологих участках. Чаще всего гнездо находится под дерновиной овсяницы пестрой и очень хорошо скрыто прошлогодней ветошью. В качестве гнездостроительного материала используется ветошь злаков — *Festuca varia*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Nardus stricta*. Однако сплошных массивов дерновинных злаков коньки избегают: при устройстве гнезда выбирается место с хорошим обзором, нередко рядом с гнездом находится возвышающийся предмет — камень или куст можжевельника. Большое значение в распределении гнезд имеет экспозиция склона. Все обнаруженные нами гнезда были устроены на склонах восточной, юго-восточной или южной экспозиции.

Горный конек — преимущественно насекомоядная птица. Спектр питания этого вида довольно широк и в значительной степени зависит от состава наземной энтомофауны данного района. На Кавказе основу его питания составляют двукрылые (Diptera), прямокрылые (Orthoptera), чешуекрылые (Lepidoptera) и жесткокрылые (Coleoptera) насекомые на разных стадиях развития. В небольших количествах потребляются пауки и моллюски. Летающих насекомых коньки преследуют редко. Обычно они собирают корм на поверхности почвы

среди невысоких растений, на снежниках или по их окраине, где образуются влажные участки. Снежники — одно из предпочитаемых мест кормежки горных коньков. С их поверхности птицы склеивают занесенных сюда во множестве насекомых. Как кормовые участки используются также небольшие лужицы у снежников, откуда коньки добывают личинок насекомых, а также, по-видимому, и растительную пищу. Так, Глогер (см.: Pätzold, 1984) обнаружил, что во всех желудках исследованных им горных коньков в Исполиновых горах (ЧССР) примерно одну четверть содержимого составляла зеленая масса, образованная водорослями *Ulothrix zonata*. Кроме того, известно (Pätzold, 1984), что коньки склеивают ягоды водяники (*Empetrum nigrum*), брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) и черники (*Vaccinium myrtillus*). Однако, по нашим наблюдениям, птенцы горных коньков выкармливаются исключительно животной пищей. По данным 100 пищевых проб, взятых у птенцов 7—12-дневного возраста в июле-начале августа по усовершенствованной методике лигатур (Мальчевский, Кадочников, 1953; Кулигин, 1981), в состав корма входили представители по меньшей мере 28 семейств насекомых, из которых наиболее многочисленными были представители двукрылых (69,3% веса), в том числе комары-долгоножки (*Tipulidae*) составляли 49,6%, комары-толстоножки (*Bibionidae*) — 9,6%, толкунчики (*Empididae*) — 3,9%, настоящие мухи (*Muscidae*) — 2,0%. Из других групп насекомых преобладали прямокрылые — 14,2% и бабочки — 7,7% общего веса кормов.

Численность коньков на альпийских пустошах меняется в течение летнего сезона. В период гнездования горные коньки придерживаются своих гнездовых территорий, но по мере вылета птенцов территориальные границы постепенно стираются и с середины июля птицы уже свободно кочуют по пустошам. В это время сюда поднимается и часть горных коньков, населявших альпийские луга, так как коньки избегают более высоких травостоев и по мере увеличения высоты растительности сменяют биотоп. Численность птиц на пустошах в это время может достигать 130 особей на км<sup>2</sup>.

Среднесуточный расход энергии птицами может быть вычислен на основании уравнения зависимости суточного бюджета энергии от массы тела птиц (King, 1974; Дольник, Кинжевская, 1980):

$$DEB \text{ (кдж/сут)} = 12,06 m^{0.63},$$

где *DEB* — суточный бюджет энергии, *m* — масса тела птиц (г). Если принять массу горного конька равной 21 г, то ожидаемый *DEB* будет равен 82,1 кдж/сут. Тогда, зная удельную калорийность кормов (она для активных имаго составляет около 8,79 кдж/г сырой массы — Дольник и др., 1982), можно ориентировочно рассчитать среднесуточное потребление насекомых одной птицей, которое составляет около 10 г.

Таким образом, общее изъятие насекомых горным коньком на альпийских пустошах за сезон составляет около 2 кг/га (сырой вес), что является существенной частью вторичной продукции ценоза.

Рогатый жаворонок редко встречается на альпийских пустошах в гнездовой период. Свое гнездо он устраивает на склонах южной, юго-восточной и восточной экспозиции. Обычно оно распола-

гается в углублении склона вплотную к кочке овсяницы или спрятано в дернине других злаков. По нашим наблюдениям, чашечка гнезда вьется из отмерших стеблей и листьев злаков и разнотравья (*Bromopsis variegata*, *Plantago saxatilis*, *Anthemis sosnovskyana*, *Aetheorappus caucasicus* и др.) с примесью лишайников (*Cetraria islandica*, *C. cucullata*, *Cladonia mitis*, *Thamnolia vermicularis*). Лоток тщательно выстилается пушистым растительным материалом, например хохолками семян *Jurinea* sp.

Питание рогатого жаворонка носит смешанный характер, но рацион заметно изменяется в зависимости от экологических условий. В летнее время рогатый жаворонок питается почти исключительно кормами животного происхождения. Из насекомых важное место занимают жуки (Coleoptera), прямокрылые (Orthoptera) и чешуекрылые (Lepidoptera). Анализ содержимого желудков рогатого жаворонка показал, что в состав его кормов входят семена *Phleum alpinum* и *Minuartia imbricata* (Ткаченко, 1966).

Гораздо больше видов птиц связано с альпийскими пустошами трофическими связями, причем количество и видовое разнообразие птиц увеличивается по мере возрастания наземной биомассы растительных сообществ.

Кавказская горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros ochruros* Gm.) и кавказская альпийская завирушка (*Laiscopus collaris montanus* Habl.) гнездятся среди скал и осыпей, но собирают корм и на альпийских пустошах. Их основные пищевые объекты — двукрылые (Diptera), чешуекрылые (Lepidoptera) и жуки (Coleoptera).

Европейская альпийская галка (*Pyrrhocorax graculus graculus* L.) — один из наиболее многочисленных видов в высокогорье заповедника. Это социальные птицы, ведущие в течение большей части года стайный образ жизни и только в гнездовой период встречаются парами или поодиночке. По окончании гнездового периода до осени в суточной активности альпийских галок наблюдается довольно четкая ритмичность. Перемещение птиц организовано так, что в течение всего дня они находятся на наиболее прогретых солнцем участках, где активность насекомых наиболее высокая. Рацион альпийских галок включает в себя как животную, так и растительную пищу, однако летом животные корма преобладают. Птицы добывают прямокрылых, жуков, гусениц, питаются также дождевыми червями, моллюсками, семенами и ягодами.

Сходный образ жизни ведет и кавказская клушица (*Pyrrhocorax pyrrhocorax docilis* Gm.) — типичный обитатель альпийского пояса. Кроме кормов, сходных с кормами альпийской галки, клушицы могут разорять и гнезда мелких воробьиных птиц. Так, например, в районе нашего стационара клушицы разорили гнездо горного конька с 10-дневными птенцами. Клушицы склеивают также ягоды водянки (*Empetrum nigrum*) и, видимо, могут способствовать распространению ее семян.

В послегнездовой период на альпийских пустошах можно видеть каменок — обыкновенную (*Oenanthe oenanthe* L.) и плясунью

(*O. isabellina* Cretzschm.), дроздов — дерябу (*Turdus viscivorus* L.) и белозобого (*Turdus torquatus amicrogum* Hart), королевских вьюрков (*Serinus pusillus* Pall.). Стайки королевских вьюрков поднимаются в альпийский пояс к моменту приобретения семенами сложноцветных и некоторых других растений восковой спелости. Вьюрки склеивают из корзинок семена одуванчиков (*Taraxacum confusum*) и козлородника (*Tragopogon reticulatus*), охотно поедают и семена манжеток (*Alchemilla* sp.), горца (*Polygonum bistorta*), незабудки альпийской (*Myosotis alpestris*) и др.

В течение всего года с альпийскими пустошами связан кавказский улар (*Tetraogallus caucasicus* Pall.). В описываемом районе в целом улар является оседлым видом и перекочевывает лишь на небольшие расстояния, избегая при этом более или менее обширных участков горных лугов. Из всех птиц альпийского пояса кавказский улар — единственный вид, питающийся практически исключительно растительной пищей. На основании изучения содержимого зобов С.П. Чунихин (1960) обнаружил в пище улара 34 вида растений. Наибольшее значение в его питании имеют некоторые виды злаков, бобовые (*Hedysarum caucasicum*, *Astragalus* spp.), а также виды разнотравья (*Campanula biebersteiniana*, *Anthemis sosnovskyana*, *Minuartia aizoides* и др.).

Таким образом, за исключением кавказского улара, в составе комплекса птиц альпийских пустошей преобладают насекомоядные виды, являющиеся преимущественно консументами второго порядка и играющие важную роль в регуляции численности насекомых-фитофагов в низкотравных альпийских сообществах.

## МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Всего на альпийских пустошах горы Малая Хатипара нами отмечено четыре вида грызунов и два вида насекомоядных млекопитающих. Для ориентировочной оценки соотношения между этими видами можно использовать данные по поимке зверьков в канавки с ловчими конусами. Всего было вырыто пять канавок длиной 15—20 м каждая, время учета 40—50 дней. В течение 1981—1983 гг. было поймано 85 животных:

	Число экз.	%
<i>Sorex minutus</i> L.	5	6
<i>Sorex araneus</i> L.	12	14
<i>Sicista kluchorica</i> Sokolov, Baskevitch et Kovalskaja	13	15
<i>Apodemus sylvaticus</i> L.	1	1
<i>Chionomys nivalis</i> Mart.	15	18
<i>Pitymys dagestanicus</i> Shild. ( <i>P. majori</i> s.l.)	39	46

Фоновыми видами растительноядных грызунов являются кустарниковая (*P. majori*) и снежная (*Ch. nivalis*) полевки, поэтому нами было проведено изучение численности, биотопического распределения и особенностей питания этих видов (подробнее см.: Состав и структура..., 1986).

Наибольшая численность кустарниковых полевок (до 950 особей на 1 га) в альпийском поясе характерна для долгоснежных гераниево-копеечниковых лугов (*Geranium gymnocaulon* DC., *Hedysarum cau-*

*casicum* Bied.) северной экспозиции, где зверьки имеют лучшую кормовую базу, хорошие условия для зимовки и некоторую защиту густым травостоем от дневных хищников. На пустошах численность полевков невелика (обычно 0—40 особей на 1 га, в год пика численности — до 130), биомасса их не превышает 0,5—0,7 кг/га (в год пика до 2 кг/га) живого веса (средний вес пойманных нами особей 15,6 г). Трофический индекс для этого вида составляет 0,41 (Ларина, Тарасов, 1980), т.е. суммарное потребление надземной биомассы растений на пустошах за летний период обычно не превышает 35 кг/га абс. сухой массы, что меньше 3% надземной годичной продукции фитоценозов (в год пика — 1983 — эти показатели составили 85 кг/га или 6%). Таким образом, роль полевков как потребителей первичной продукции невелика.

Изучение особенностей питания полевков, проведенное методом анализа кормовых остатков у нор, зимних ходов и кормления в неволе, позволило выявить спектр кормовых растений (Состав и структура., 1986). К полностью неподаемым полевками видам из числа исследованных относятся кустарнички *Vaccinium vitis-idaea*, *Sibbaldia semiglabra*. Остальные используются в пищу в разной степени. К наиболее предпочитаемым относятся виды растений, отличающиеся высокой калорийностью и часто содержащие млечный сок: *Campanula biebersteiniana*, *Taraxacum stevenii*, *Podospermum meyeri*, *Carum caucasicum*, а также бобовые — *Trifolium polyphyllum*, *Oxytropis kubanensis*, *Anthyllis variegata*, которые богаты белками. Кустарниковые полевки поедают такие виды растений, как *Anemone speciosa*, *Antennaria dioica*, *Anthemis sosnovskyana*, *Euphrasia ossia*, *Fritillaria lutea*, *Ranunculus olerophilus* и другие, которые практически не поедаются скотом (Кормовые растения..., 1950—1956), что отмечали также А.Н. Формозов и И.Б. Просвирнина (1935). Поэтому деятельность кустарниковых полевков на высокогорных пастбищах может способствовать улучшению их состава.

Большое влияние на структуру альпийских пустошей имеет роющая деятельность кустарниковых полевков, которая, наряду с избирательным поеданием стержнекорневых розеточных двудольных растений, приводит к увеличению роли более высоких злаков и осок — олуговению в местах поселения кустарниковой полевки. Роль же лишайников и розеточных двудольных, часто засыпаемых выбросами почвы, сильно снижается. Аналогичные изменения отмечены в тундровых сообществах под влиянием роющей деятельности леммингов (McKendrick et al., 1980).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Альпийские лишайниковые пустоши северо-западного Кавказа сочетают в себе черты горно-тундровых и лугово-степных сообществ. Экологические особенности пустошей (малоснежный покров, глубокое промерзание почвы и др.) сближают их с горно-тундровыми ценозами гольцовых ландшафтов, но в отличие от последних, лишайниковые пустоши Кавказа развиваются в более благоприятных климатических условиях, при хорошем промывном режиме и отсутствии вечной мерзлоты. Это позволяет травянистым растениям выступать в роли эдификаторов исследуемых сообществ и оказывать существенное воздействие на население гетеротрофов, структура комплекса которых похожа на структуру луговых биогеоценозов. Горно-луговые альпийские почвы также обладают характерным сочетанием свойств и не имеют аналогов в равнинных условиях.

Возросшее в последнее время внимание к высокогорным территориям связано с необходимостью выработки мер их охраны и способов рационального природопользования в этих регионах. Альпийские лишайниковые пустоши имеют большое практическое значение как уникальные зимние пастбища диких копытных в альпийском поясе Кавказа. Проведенные нами исследования дают возможность высказать следующие практические рекомендации в связи с хозяйственным использованием пустошей как летних пастбищ домашних животных.

Для сохранения и улучшения травостоев при пастыбе скота необходима охрана всего комплекса диких животных-фитофагов, которые используют в пищу многие ядовитые и непоедаемые скотом виды растений. В связи с большой кормовой ценностью видов розеточного разнотравья и бобовых, размножающихся почти исключительно семенами, необходимо обеспечить условия для успешного опыления и созревания семян у этих растений, усилить охрану насекомых-опылителей, прежде всего шмелей, чередовать интенсивность выпаса отдельных участков по годам и т.д. В условиях использования пустошей кубанскими турами — редким и охраняемым видом животных выпас скота на этих пастбищах должен быть значительно уменьшен, а в месте с нарушенным почвенным покровом и вовсе прекращен во избежание необратимых эрозионных процессов, ведущих к деградации и уничтожению высокогорных пастбищ. В связи с бедностью горно-луговых почв доступными формами соединений азота и фосфора для увеличения продуктивности пастбищ скота может быть применена подкормка азотно-фосфорными удобрениями.

Авторы отдают себе отчет в том, что представленная работа является итогом первого, главным образом, инвентаризационного этапа биогеоценотических исследований, на котором основное внимание уделено структурным особенностям организации сообществ и мало затронуты функциональные аспекты. Дальнейшие перспективы работы мы видим в трех основных направлениях: 1) углубленное изучение закономерностей функционирования биогеоценозов альпийских пустошей, взаимоотношений между его компонентами с применением экспериментальных методов в полевых условиях; 2) сравнительное исследование состава и структуры других типов альпийских биогеоценозов (луга, ковры и др.); 3) изучение межбиогеоценологических связей и потоков веществ в пределах сопряженных высокогорных ландшафтов. Последнее направление особенно актуально для горных территорий, где, в отличие от равнин, на небольших площадях чередуются участки, занятые совершенно различными сообществами. Перемещения животных (особенно крупных млекопитающих и птиц), воздушная и водная миграция диаспор растений, микроорганизмов и различных химических соединений происходят в горах не только между биогеоценозами одного высотного пояса, но и между поясами. Масштабы этих потоков во многом определяют специфику горных экосистем, их отличие от равнинных аналогов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Агаханянц О.Е.* Аридные горы СССР. М.: Мысль, 1981. 270 с.
- Алексахина Т.И., Штина Э.А.* Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 149 с.
- Алиев Г.А.* Почвы Большого Кавказа. Баку: Элм, 1978. 157 с.
- Алтухов М.Д., Горчарук Л.Г.* Высокогорный почвенно-ботанический профиль горы Мраморной // Тр. Кавказ. гос. заповедника. Краснодар. 1965. Вып. 8. С. 15—25.
- Ананьева С.И.* Экология Collembola в подзоне типичных тундр Таймыра // Структура и функционирование биогеоценозов Таймырской тундры. Л.: Наука, 1978. С. 245—263.
- Антипов-Каратаев И.Н.* О горно-лесных и горно-луговых почвах района Теберды Северного Кавказа // Тр. Почвен. ин-та им. В.В. Докучаева. 1936. Т. 13. С. 367—398.
- Аринюшкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 487 с.
- Арчегова И.Б.* Химический состав лиметрических вод тундровых почв // Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в восточноевропейской тундре. Л.: Наука, 1979. С. 129—145.
- Базова Г.А.* Почвенные водоросли высокогорий Памира. Душанбе: Дониш, 1978. 171 с.
- Беклемишев В.Н.* Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ // Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. С. 143—155.
- Берман Д.И., Мартынова Е.Ф., Челноков В.Г.* Ногохвостки (Collembola) горной тундры хребта Большой Анначаг // Горные тундры хребта Большой Анначаг (Кольмское нагорье). Владивосток, 1980. С. 152—173.
- Бондаренко Е.П.* Фауна и экологическая группировки ногохвосток (Collembola) горных тундр юго-восточной Чукотки // Вопросы экологии: (Вид, популяция, сообщество). Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1978. С. 129—147.
- Борисова И.В.* Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 5—94.
- Бут В.П.* Почвенные водоросли Западного Памира. Душанбе: Дониш, 1975. 150 с.
- Вайнагий И.В.* О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826—831.
- Вальтер Г.* Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1975. Т. 3: Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. 430 с.
- Виелголаски Ф.Е.* Типы растительности и биомасса растений тундры // Экология. 1973. № 2. С. 19—36.
- Вухрер Э.Г.* Микрофлора основных почв Киргизии // Микрофлора почв южной части СССР. М.: Наука, 1966. С. 89—117.
- Гаджиев А.Т.* Гамазовые клещи Кавказа. Баку: Элм, 1983. 178 с.
- Гецен М.В.* Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука, 1985. 165 с.
- Гиляров М.С.* Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 277 с.
- Гиляров М.С.* Корневые системы и почвенные беспозвоночные // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л.: Наука, 1968. С. 27—31.
- Гиляров М.С.* Почвенные клещи и их роль в почвообразовании и в почвенных ценозах // Определитель обитающих в почве клещей. М.: Наука, 1975. С. 9—15.
- Гиляров М.С., Чернов Ю.И.* Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса // Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1975. Вып. 1. С. 218—240.
- Горчарук Л.Г.* Динамика влажности и некоторых питательных веществ горно-луговых почв Кавказского заповедника и прилегающих территорий // Материалы

юбил. конф. Аз. Научно-исслед. ин-та земледелия, посвящ. 100-летию со дня рождения В.И. Ленина и 50-летию установления Советской власти и Азербайджане. Баку, 1969. С. 324—325.

*Гришина Л.А.* Биологический круговорот и его роль в почвообразовании. М.: Изд-во МГУ, 1974. 128 с.

*Гришина Л.А., Макаров М.И., Онищенко В.Г.* История развития и генезис горно-луговых почв альпийских пустошей // Всесоюз. конф. "История развития почв СССР в голоцене". Тез. докл. Пущино, 1984. С. 166—168.

*Гришина Л.А., Самойлова Е.М.* Учет биомассы и химический анализ растений. М.: Изд-во МГУ, 1971. 98 с.

*Гришина Л.Г.* Панцирные клещи лесостепи и высокогорной тундры Алтая // Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука, 1972. С. 206—221. (Тр. Биол. ин-та СО АН СССР, Вып. 11).

*Гришина Л.Г.* Население орбитаид вертикальных поясов Центрального Алтая // *Pedobiologia*. 1973a. Vol. 13, N 2. P. 81—89.

*Гришина Л.Г.* К экологии панцирных клещей (*Acariiformes, Oribatei*) горного Алтая // Экология и структура населения почвенных животных Алтая. Новосибирск, 1973b. Вып. 2. С. 139—181.

*Гроссгейм А.А.* Растительный покров Кавказа. М.: МОИП, 1948. 268 с.

*Джафаров Б.А., Джафарова Т.С.* Некоторые биохимические особенности почвообразования высокогорий Азербайджана // Материалы науч. конф. "Рациональное использование земель и система применения удобрений". Баку, 1980. С. 49—50.

*Добролюбова Т.В.* Численность, вертикальное и парцеллярное распределение ногохвосток в сосновых лесах Тебердинского заповедника // Проблемы почвенной зоологии. Киев, 1981. С. 70—71.

*Добролюбова Т.В.* Пространственное распределение ногохвосток в горных сосновых лесах // Антропогенное воздействие на фауну почв. М.: Наука, 1982. С. 25—35.

*Добролюбова Т.В.* Население ногохвосток альпийских пустошей северо-западного Кавказа // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984a. С. 89—94.

*Добролюбова Т.В.* Фауна коллембол темнохвойных лесов северо-западного Кавказа // Там же, 1984b. С. 95—98.

*Дольник В.Р., Дольник Т.В., Постников С.Н.* Калорийность и усвояемость объектов питания птиц // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Л.:

Наука, 1982. С. 143—153. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 113).

*Дольник В.Р., Кинжеская Л.И.* Бюджеты времени и энергии в гнездовой период у стрижа (*Apus spus*) и ласточек (*Delichon urbica, Hirundo rustica*) // Зоол. журн. 1980. Т. 59, N 12. С. 1841—1854.

*Дроздова В.М., Петренчук О.П., Селезнева Е.С., Свистов П.Ф.* Химический состав осадков на европейской территории СССР. Л.: Гидрометгосиздат, 1964. 209 с.

*Злотин Р.И., Криволицкий Д.А.* Фауна и ландшафтное распределение *Oribatei* в высокогорьях внутреннего Тянь-Шаня // *Pedobiologia*. 1969. N 9. С. 254—270.

*Иванов В.В., Мягкова А.Д.* Методы минералогического анализа крупной фракции почв. М.: Изд-во МГУ, 1981. 76 с.

*Игнатенко И.В., Пугачев А.А.* Динамика растительной массы в горно-тундровых и кедровостланниковых ландшафтах Северного Охотоморья // Биологический круговорот в тундролесьях юга Магаданской области. Владивосток, 1979. С. 92—124.

*Игнатенко И.В., Пугачев А.А.* Биотический круговорот в горных тундрах северного побережья Охотского моря // Экология. 1981. N 6. С. 82—85.

*Каргальцев В.И.* Горно-луговые почвы Карачаево-Черкессии, их характеристика и использование // Тр. Ставропол. НИИСХа. 1976. Вып. 30. С. 46—51.

Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР / И.В. Ларин, Ш.М. Анабабян, Т.А. Работнов и др. М.; Л.: Сельхозгиз. Т. 1—3. 1950: Т. 1. 688 с.; 1951. Т. 2. 948 с.; 1956. Т. 3. 879 с.

*Кузнецова Н.А.* Распределение коллембол в сосняках с разным режимом увлажнения в Дарвиновском государственном заповеднике // Фауна и экология беспозвоночных животных. М., 1984a. С. 19—27.

*Кузнецова Н.А.* Многолетняя динамика численности коллембол в ельнике-зеленомошнике // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984b. С. 57—67.

*Кулигин С.Д.* Новый способ перевязывания шеек гнездовых птенцов наседкомоядных птиц для прижизненного изучения их питания // Орнитология. 1981. Вып. 16. С. 174—175.

*Курчева Г.Ф.* Фауна панцирных клещей (*Oribatei*) разных типов почв под дубовыми лесами европейской части СССР // Экология почвенных беспозвоночных. М., 1973. С. 208—223.

*Курчиев И.Т.* Коллемболы высокогорий Северо-Осетинского заповедника // Фауна

и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 99—100.

*Ларина Н.И., Тарасов М.А.* Опыт количественной оценки питания и дефекации лесной мыши (*Arodemus sylvaticus* L.) и кустарниковой полевки (*Pitymys majori* Thos.) в горах северо-западного Кавказа // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1980. Вып. 6(8). С. 138—153.

*Ливеровский Ю.А.* К генезису горно-луговых почв // Почвоведение. 1945. N 2. С. 83—101.

*Мальчевский А.С., Кадочников Н.П.* Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов наскомоядных птиц // Зоол. журн. 1953. Т. 32, N 2. С. 277—282.

*Мамедов Р.Г.* Агрофизическая характеристика горно-луговых почв АзССР // Почвоведение. 1970. N 10. С. 62—74.

*Мамитов А.М.* Почвы Центрального Тянь-Шаня. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1963. 560 с.

*Манаков К.Н.* Продуктивность и биологический круговорот в тундровых биогеоценозах Кольского полуострова. Л.: Наука, 1972. 148 с.

*Мартьянова Е.Ф., Чикатунов В.И.* Материалы по фауне ногохвосток (*Collembola*) высокогорных районов Средней Азии // Изв. АН СССР. Отд-ние биол. наук. 1968. Т. 1 (30). С. 62—76.

*Мельникова В.В.* Почвенные и скальные водоросли юга Средней Азии. Душанбе: Дониш, 1975. 211 с.

Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. 277 с.

*Мирчинк Т.Г., Степанова Л.Н.* Биомасса мицелия и спор грибов в разных типах почв // Бюл. науки. 1982. N 1. С. 97—102.

*Нахуцришвили Г.Ш., Чернуска А., Зебер М.* Особенности фитоклимата, солнечной радиации и теплового режима двух экосистем альпийского пояса Центрального Кавказа // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1982. Т. 8, N 4. С. 272—276.

*Новичкова-Иванова Л.Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 253 с.

*Нозадзе Л.М.* Микотрофность некоторых компонентов высокогорной травянистой растительности Казбегского района в связи с вертикальной зональностью // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. 1968. Т. 64. С. 313—317.

*Нозадзе Л.М.* К изучению микотрофности травяной растительности субальпий-

ного пояса Кавказа // Там же. 1976. Т. 150. С. 162—165.

*Онипченко В.Г.* Биомасса кустистых лишайников альпийского пустоши Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, N 1. С. 97—99.

*Онипченко В.Г.* Структура, фитомасса и продуктивность альпийских лишайниковых пустошей // Там же. 1985. Т. 90, N 1. С. 59—66.

*Орлов Д.С., Гришина Л.А.* Практикум по химии гумуса. М.: Изд-во МГУ, 1981. 272 с.

*Панаит И.В.* Некоторые результаты исследования биологического выветривания скальных пород в высокогорных областях южного склона северо-западного Кавказа // Проблемы инженерной геологии Северного Кавказа. Сочи, 1973. Вып. 5. С. 165—169.

*Перель Т.С.* Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 272 с.

*Перельман А.И.* Геохимия ландшафта. М.: Высш. шк., 1975. 342 с.

*Перминова Г.Н.* Почвенные водоросли на высокогорных лугах и пастбищах Кавказа // Материалы 5-й конф. по низшим растениям Закавказья. Баку, 1979. С. 32.

*Перминова Г.Н.* Биомасса и продукция водорослей в тундровых почвах // Ботан. журн., 1980. Т. 65, N 6. С. 859—863.

*Перминова Г.Н., Кабиров Р.Р., Куприянов В.М.* Водоросли как продуценты тундровых биогеоценозов // Тр. КОМИ фил. АН СССР. 1982. N 49. С. 81—94.

*Перминова Г.Н., Штина Э.А.* Почвенные водоросли субальпийских лугов Казбегского стационара // Высокогорная экосистема Казбегги. М.: Тбилиси, 1977. С. 63—66.

*Петров Б.Ф.* Почвы Алтае-Саянской области. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 248 с.

*Петров В.В.* Содержание покоящихся жизнеспособных семян растений в почве некоторых типов хвойного леса // Вестн. МГУ. 1981. N 3. С. 3—8.

*Пивоварова Ж.Ф., Берман Д.И.* Почвенные водоросли южных отрогов Хасынского хребта // Биологический круговорот в тундролесьях юга Магаданской области. Владивосток, 1979. С. 125—133.

*Пугачев А.А.* Роль кустистых лишайников в биологическом круговороте веществ на крайнем северо-востоке СССР // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. 10-го симпози. Магадан, 1983. Ч. 1. С. 208—209.

- Пятин А.М.* О содержании жизнеспособных семян в почвах луговых и лесных пастбищ // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, N 3. С. 85—95.
- Работнов Т.А.* Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа // Ботан. журн. 1945. Т. 30, N 4. С. 167—177.
- Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.
- Работнов Т.А.* Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 20—40.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.
- Работнов Т.А.* Актуальные вопросы экологии растений // Ботаника. (Итоги науки и техники). М.: ВИНТИ. 1979. Т. 3. С. 5—70.
- Работнов Т.А.* Азот в наземных биогеоценозах // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980. С. 69—90.
- Работнов Т.А.* Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука, 1982. С. 35—59.
- Равкин Ю.С.* Птицы северо-восточного Алтая. Новосибирск: Наука, 1973. 374 с.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И.* Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.: Л.: Наука, 1965. 254 с.
- Розов Н.Н.* Распространение горных почв и некоторые особенности их генезиса и систематики // Генезис и география почв. М.: Наука, 1966. С. 166—177.
- Салаев М.Э., Джафарова Ч.М.* Состав и свойства гумусовых веществ и типы органо-минеральных комплексов альпийских и субальпийский почв Большого Кавказа // Материалы науч. конф. "Рациональное использование земель и системы применения удобрений" Баку, 1980. С. 47—48.
- Седелников В.П.* Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск: Наука, 1979. 168 с.
- Селиванов И.А.* Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 231 с.
- Селиванов И.А., Анисимова Л.М., Любченко Т.М.* Материалы к характеристике микориз субальпийских растений Кавказа // Учен. зап. Перм. гос. ун-та. 1962. Т. 22, N 4. С. 71—81.
- Селиванов И.А., Калина Р.Г., Пашкова А.Ф.* и др. Материалы к инвентаризации микотрофных растений склонов Эльбруса // Там же. 1966. Т. 130. С. 98—112.
- Селиванов И.А., Шавкунова В.Ф.* Микотрофность растений во флоре и растительном покрове горы Иремель // Там же. 1973. Т. 112. С. 72—93.
- Семенов А.Д., Немцева Л.Н., Кишкинова Т.С., Пашанова А.П.* О содержании отдельных групп органических веществ в атмосферных осадках // Гидрохимические материалы. 1966. Т. 42. С. 17—21.
- Серебряков А.К.* Почвы Тебердинского государственного заповедника // Тр. Теберд. гос. заповедника, 1957. Т. 1. С. 51—85.
- Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк. 1962. 378 с.
- ✓ Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей / Л.А. Гришнина, В.Г. Онпиченко, М.И. Макаров и др. М.: Изд-во МГУ, 1986. 88 с.
- Справочник по климату СССР. Л.: Гидрометиздат, 1966. Вып. 13, ч. 2. 492 с.
- Станюкович К.В.* Растительность высокогорий СССР. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1960. 172 с.
- Стебаева С.К.* Экология ногохвосток (Collembola) юго-восточного Алтая // Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая. Новосибирск: Наука, 1973. С. 24—138.
- Стриганова Б.Р.* Питание почвенных сапрофитов. М.: Наука, 1980. 244 с.
- Титлянова А.А.* Биологический круговорот азота и зольных элементов в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука, 1979. 151 с.
- Титлянова А.А.* Системное описание круговорота веществ: Основные понятия и количественные параметры // Экология. 1984. N 1. С. 58—59.
- Ткаченко В.И.* Птицы Тебердинского заповедника // Тр. Теберд. гос. заповедника. 1966. Вып. 6. С. 5—146.
- Токбулатова Л.Т.* Почвенные водоросли высокогорья Заилийского Ала-Тау // Биологические науки. Алма-Ата, 1973. Вып. 5. С. 84—87.
- Тумаджанов И.И.* Кавказские луга и криволесья // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 198—202.
- Федичкин Г.Я.* Особенности биологического круговорота минеральных эле-

ментов в основных типах растительности горных пастбищ и сенокосов Киргизии // Вопросы агрономии. Фрунзе, 1978. С. 62—71.

*Формозов А.Н., Просвирина И.Б.* Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях. 4. Некоторые данные о грызунах альпийской зоны Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44, N 1/2. С. 82—89.

*Хадач Э.* Заметки о ботанической экскурсии на Северном Кавказе // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь: Ставроп. кн. изд-во, 1979. Вып. 3. С. 7—19.

*Ходячек Е.А.* Прорастание семян арктических растений // 9-й симпозиум "Биологические проблемы Севера". Сыктывкар, 1981. Ч. 1. С. 47.

*Храмцов В.Н.* Продуктивность *Vulpes lagopus variegata* (Roeseae) в фитоценозах Тебердинского заповедника // Ботан. журн. 1982. Т. 67, N 7. С. 951—959.

*Храмцова Н.Ф.* Статистический метод определения биопродуктивности травяных ценозов // Там же. 1974. Т. 59, N 6. С. 815—825.

*Цыганенко А.Ф.* Эоловая миграция солей и возможное ее геохимическое и почвообразующее значение // Почвоведение. 1968. N 4. С. 38—44.

*Чернов Ю.И.* Особенности животного населения почв и дернины некоторых типов тундр Западного Таймыра // Биогеография. М., 1967. Вып. 1. С. 183—196.

*Чернов Ю.И.* Распространение и численность ногохвосток в условиях тундровой зоны // Энтомол. обозрение. 1968. Т. 47, N 1. С. 80—85.

*Чернов Ю.И.* О некоторых индексах, используемых при анализе структуры животного населения суши // Зоол. журн. 1971. Т. 50, N 7. С. 1079—1092.

*Чернов Ю.И.* Краткий обзор трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр западного Таймыра // Биогеоценозы таймырских тундр западного Таймыра. Л.: Наука, 1973. Вып. 2. С. 166—179.

*Чернов Ю.И.* Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 160—217.

*Чернов Ю.И.* Животный мир субарктики и зональные факторы среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1976. 48 с.

*Чернова Н.М.* Экологические сукцессии

при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977. 200 с.

*Чернова Н.М.* Принципы количественного анализа населения коллембол // Фауна и экология ногохвосток. М., 1984. С. 29—43.

*Чурихин С.П.* Кавказский улар в Кабардино-Балкарии // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1960. Вып. 3. С. 340—345.

*Шапошникова Е.В.* Ногохвостки хребта Черногоры Украинских Карпат // Фауна и экология ногохвосток. М.: Наука, 1984. С. 111—113.

*Шилова Е.И.* Метод получения почвенного раствора в природных условиях // Почвоведение. 1955. N 11. С. 86—90.

*Шифферс Е.В.* Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 400 с.

*Шифферс Е.В.* О некоторых разногласиях в типологических схемах и трактовке поясов растительности высокогорий Кавказа // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 5. С. 127—134.

*Штина Э.А.* Методы изучения почвенных водорослей // Микроорганизмы как компонент биогеоценоза. М.: Наука, 1984а. С. 58—74.

*Штина Э.А.* Почвенные водоросли как компонент биогеоценоза // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука, 1984б. С. 66—81.

*Штина Э.А., Перминова Г.Н.* Почвенные водоросли высокогорного пастбища Казбегского стационара // Материалы 6-й Закавказ. конф. по спорным растениям. Тбилиси, 1983. С. 42—44.

*Шур-Багдасарян Э.Ф.* К возобновлению растений альпийских лугов с манжеткой кавказской // Изв. АН АрмССР. Сер. биол. наук. 1961. Т. 14, N 3. С. 81—85.

*Шушueva М.Г.* Почвенные водоросли степных сообществ Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 1982. С. 121—129.

*Шушueva М.Г.* Динамика биомассы почвенных водорослей в степных биогеоценозах // Почвоведение. 1984. N 8. С. 111—116.

*Athias-Henriot C.* Syskenozercon kosiri n.g., n.sp., Zerconidae dorsonotriche des Alpes et de l'Himalaya (Arachnides, Gamasides) // Bull. Soc. zool. France. 1976. Vol. 101, N 3. P. 433—444.

*Atthias-Henriot C.* Uber die subalpinen und alpinen PedeGAMNU-Bestände (Parasitiformes, Gamasida) des Glockner Ge-

- bietes (Hohe Tauern, Österreich) // Veroff. Österreich. MaB-Hochgebirgsprogr. Hohe Tauern. Innsbruck, 1981. Bd. 4. S. 95—100.
- Bissett J., Parkinson D.* The distribution of fungi in some alpine soils // *Canad. J. Bot.* 1979. Vol. 57, N 15. P. 1609—1629.
- Bliss L.C.* Alpine plant communities of the Presidential Range, New Hampshire // *Ecology*. 1963. Vol. 44, N 4. P. 678—697.
- Bliss L.C.* Plant productivity in alpine microenvironments of mount Washington, New Hampshire // *Ecol. Monogr.* 1966. Vol. 36, N 2. P. 125—155.
- Bliss L.C.* Arctic and alpine plant life cycles // *Annu. Rev. Ecol. and Syst.* 1971. Vol. 2. P. 405—438.
- Böhm W.* Methods of studying root systems. Berlin etc.: Springer, 1979. 188 p.
- Cameron R.E., Knox A.D., Morelli F.A.* The role of algae in tundra soils // *Vegetation and production ecology of Alaskan Arctic Tundra*. N.Y., 1978. P. 207—227.
- Cerny W., Picman J., Dithard K., Pivonlea P.* Beitrag zur Brutbiologie des Wasserpiepers (*Anthus spinoletta*) in den Karpaten mit Bemerkungen über Zug und Überwinterung in der Tschechoslowakia // *Silvia*. 1970. Vol. 18. S. 123—133.
- Chapin F.S. (III)*. The mineral nutrition of wild plants // *Annu. Rev. Ecol. and Syst.* 1980. Vol. 11. P. 233—260.
- Dalenius P.* The oribatid fauna of South Sweden with remarks concerning its ecology and zoogeography // *Kgl. fysiogr. sällsk. i Lundförhandl.* 1950. N 20. S. 30—48.
- Dalenius P.* Studies on the Oribatei (Acari) of the Torneträsk territory in Swedish Lapland. IV. Aspects on the distribution of the moss-mites and the seasonal fluctuations of their populations // *Lunds Univ. Arskr. N.F.* 1963. Adv. 2, Bd. 2, N 2. S. 1—33.
- Dennis J.G., Tieszen L.L., Vetter M.A.* Seasonal dynamics of above and belowground production of vascular plants at Barrow, Alaska // *Vegetation and production ecology of Alaskan Arctic Tundra*. N.Y., 1978. P. 113—140.
- Douglas G.W., Bliss L.C.* Alpine and high subalpine plant communities of the North Cascades Range // *Ecol. Monogr.* 1977. Vol. 47, N 2. P. 151—184.
- Franz G.* Beitrag zur Verbreitung der mikroskopischen Bodenpilze in Nepal // *Nova hedwigia Ztschr. Kryptogamenk.* 1975. Bd. 26, N 1. S. 105—123.
- Grabherr G., Mähr E., Reisinger H.* Nettoprimärproduktion und Reproduktion in einem Krummseggenrasen (*Caricetum curvulae*) des Otztaler Alpen, Tirol // *Oecol. plant.* 1978. Vol. 13, N 3. P. 227—252.
- Greig-Smith P.* Pattern in vegetation // *J. Ecol.* 1979. Vol. 67, N 3. P. 755—779.
- Grier Ch.C., Ballard T.M.* Biomass, nutrient distribution and net production in alpine communities of the Kluane Nountains, Yukon Territory, Canada // *Canad. J. Bot.* 1981. Vol. 59, N 12. P. 2635—2649.
- Grime J.P., Masco G. et al.* A comparative study of germination characteristics in a local flora // *J. Ecol.* 1981. Vol. 69, N 3. P. 1017—1059.
- Guru B.C.* Ecology of testate protozoa in different soils // *Praniker.* 1982. Vol. 3. P. 89—93.
- King J.R.* Seasonal allocation of time and energy resources in birds // *Avian energetics*. Cambridge (Mass.): Nuttall Ornithol. Club publ., 1974. P. 4—60.
- Korganova G.A., Geltzer Ju.G.* Stained smears for the study of soil Testacida (Protozoa, Rhizopoda) // *Pedobiologia*. 1977. Vol. 17, N 3. P. 222—225.
- Laminger H., Kainz G., Horvath G.* Populationsdynamik terrestrischer Protozoen (Testacea, Rhizopoda) in Zentralalpinen Lagen Tirols. IV. Distribution der Testaceenzönosen in Hochgebirgsboden // *Zool. Anz.* 1982. Bd. 208, N 5/6. S. 339—351.
- Malter N., Nihlgard B.* Supply and transport of mineral nutrient in a subarctic mire // *Ecol. Bull.* 1980. Vol. 30. P. 60—95.
- McKendrick J.D., Batzli G.O., Everrett K.R., Swansons J.* Some effects of mammalian herbivores and fertilization on tundra soils and vegetation // *Arct. and Alp. Res.* 1980. Vol. 12, N 4. P. 565—578.
- Neurk C.D.* Alpine phytomass and primary productivity in Central Otago, New Zealand // *N.Z.J. Ecol.* 1978. Aug. P. 27—50.
- Michael A.D.* British Oribatidae. L.: Roy. Soc. London, 1884. 336 p.
- Moore T.R.* Litter decomposition in a subarctic spruce-lichen woodland, Eastern Canada // *Ecology*. 1984. Vol. 65, N 1. P. 299—308.
- Nimlos T.L., McConnell R.C.* Alpine soils in Montana // *Soil Sci.* 1965. Vol. 99, N 5. P. 310—322.
- Pätzold R.* Der Wasserpieper. Wittenberg: Lutherstadt: Ziemsen, 1984. 108 S.
- Pawluk S., Brewer R.* Micromorphological, mineralogical and chemical characteristics of some alpine soils and their genetic implication // *Canad. J. Soil Sci.* 1975. Vol. 55, N 4. P. 415—437.
- Petersen H., Luxton H.* A comparative analysis of soil fauna populations and their

role in decomposition processes // *Oikos*. 1982. Vol. 39, N 3. P. 288—398.

*Posch A.* Bodenkundliche Untersuchungen im Bereich der Glocknerstraße in den Hohen Tauern (2300—2600 m MH) // *Alpine Grasheide*. Innsbruck: Hohe Tauern, 1977. Bd. 1. S. 111—121.

*Rehder H.* Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. I. Phytomass and nutrient relations in four-mat communities of the Northern Calcareous Alps // *Öcologia*. 1976. Bd. 22. S. 411—423.

*Rehder H., Schäfer A.* Nutrient turnover studies in Alpine ecosystems. IV. Communities of Central Alps and comparative survey // *Ibid.* 1978. Bd. 34, N 3. S. 309—327.

*Reisigl H.* Zur Systematik und Ökologie alpiner Bodenalgae // *Österr. bot. Ztschr.* 1964. Bd. 111, H. 4. S. 402—499.

*Schatz H.* Oribatiden-Gemeinschaften (Acari, Oribatei) oberhalb der Waldgrenze im Raum Öbergurge (Tirol, Österreich) // *Ber. math.-med. Ver. Innsbruck*. 1978. Bd. 65. S. 55—72.

*Schatz H.* Über Ernährungsbiologie von Oribatiden (Acari) im Hochgebirge (Ober-gurge, Tirol) // *Ibid.* 1979a. Bd. 66. S. 7—20.

*Schatz H.* Ökologische Untersuchungen an Wirbellosen des zentralalpiner Hochgebirges (Ober-gurge, Tirol). II. Phanologie und Zönotic von Oribatiden (Acari) // *Veröff. Univ. Innsbruck*. 1979b. N 117. S. 15—120.

*Schatz H.* Abundanz, Biomasse und Respirationstrate der Arthropoden-Mesofauna in Hochgebirge (Ober-gurge, Tirol) // *Pedobiologia*. 1981. Vol. 22. P. 52—70.

*Schweizer J.* Die Landmilben der Schweizerischen Nationalparkes, 3. Teil. Sarcopitiformes Reuter, 1809 // *Ergeb. Wissen. Untersuch. Schweiz. Nationalparkes*. N.F. 1956. Bd. 5, N 34. S. 215—377.

*Schweizer J.* Die Landmilben der Schweizerischen Nationalparkes, 4. Teil. Ihre Lebensraum, ihre Vergesellschaftungs // *Ibid.* 1957. Bd. 6, N 37. S. 9—107.

*Seyd E.L.* The moss mites of a Lakeland Peak (Acari, Oribatei) // *Entomologist*, 1966. Vol. 6. P. 87—99.

*Seyd E.L.* Studies on the moss mites of Snowdonia (Acari, Oribatei) 2. The Onicht // *Biol. J. Linn. Soc.* 1981. N 15. P. 287—298.

*Seyd E.L., Seaward M.R.D.* The association of oribatid mites with lichens // *Zool. J. Linn. Soc.* 1984. Vol. 80, N 4. P. 369—420.

*Solhøy T.* Quantitative invertebrate studies in mountain communities at Hardangervidda, South Norway // *Norsk entomol. tidsskr.* 1972. Bd. 19, N 1. S. 99—108.

*Solhøy T.* Dynamics of Oribatei populations of Hardangervidda // *Fennoscandian tundra ecosystems*. Berlin et al., 1975. P. 60—65. (*Edol. Stud.*; Vol. 17).

*Solhøy T., Koponen S.* Oribatei fauna (Acari) on alpine heath at Kevo, Finland // *Rep. Kevo Subarct. Res. Stat.* 1981. N 17. P. 41—43.

*Stach J.* The Apterygotan fauna of Poland in relation to world fauna // *Pol. Akad. nauk. Inst. zool. Krakow*, 1947—1963.

*Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M.* Decomposition in terrestrial ecosystems // Oxford etc.: Blackwell, 1979. 322 p.

*Thaler K., De Zorbe J., Meyer E. et al.* Arthropoden auf Almflaschen im Raum von Badgastein (Zentralalpen, Salzburg, Österreich) // *Ökol. Anal. Gast. Tal.* 1978. Bd. 2. S. 195—233.

*Thienemann A.* Der See als Lebens-einheit // *Naturwissenschaften*. 1925. Bd. 13. S. 27.

*Thompson K.* The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients // *J. Biogeogr.* 1978. Vol. 5, N 4. P. 425—430.

*Tosca C., Labroue L.* Le cycle de l'azote dans les milieux supraforestiers des Pyrénées Centrales: contribution à l'évaluation des gain // *Acta oecol. Oecol. plant.* 1981. Vol. 2, N 1. P. 41—52.

*Verbeek N.A.M.* Breeding ecology of the Water Pipik // *Auk*. 1971. Vol. 87. P. 425—451.

*Walter H., Harnickel E., Mueller-Dombois D.* Klimadiagramm-Karten. Stuttgart, 1975. 36 S.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ (Л.А. Гришина, В.Г. Онипченко).....	3
ЛИШАЙНИКОВЫЕ ПУСТОШИ В СИСТЕМЕ ВЫСОКОГОРНЫХ СООБЩЕСТВ (В.Г. Онипченко).....	5
КЛИМАТ (В.Г. Онипченко) .....	7
ПОЧВЫ АЛЬПИЙСКИХ ПУСТОШЕЙ (Л.А. Гришина, М.И. Макаров) .....	9
Объект и методы исследований .....	9
Морфологическое строение.....	9
Общие свойства почв .....	10
Сезонная динамика кислотности почв и содержания элементов минерального питания растений .....	14
Поступление некоторых элементов на участок альпийских пустошей с атмосферными осадками и их миграция в почвенном профиле.....	16
Заключение .....	18
СОСТАВ, СТРУКТУРА И ПРОДУКТИВНОСТЬ ФИТОЦЕНОЗОВ.....	19
Лишайники и высшие растения (В.Г. Онипченко) .....	19
Состав фитоценозов .....	19
Жизнеспособные семена в почвах альпийских пустошей .....	22
Горизонтальная и вертикальная структура фитоценозов .....	24
Структура фитомассы и годичная продукция .....	26
Сезонная и многогодичная динамика .....	27
Почвенные и эпифитные водоросли (Т.А. Лейсоо, В.Г. Онипченко, Э.А. Штина) ..	31
ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА (И.Н. Воронина, О.В. Игнатьева, Л.А. Гришина, В.Г. Онипченко) .....	35
ГЕТЕРОТРОФЫ В СОСТАВЕ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ПУСТОШЕЙ .....	41
Грибы .....	41
Почвенные микромицеты (Н.А. Макарова) .....	41
Микосимбиотрофизм сосудистых растений (А.С. Байкалова).....	42
Почвенные беспозвоночные.....	44
Раковинные амебы (Protozoa, Testacida) (А.С. Яковлев) .....	45
Мезофауна (А.Д. Петрова, Т.М. Желтикова, В.Г. Онипченко).....	46
Микроартроподы .....	47
Материал и методы (А.Д. Петрова, Т.В. Добролюбова) .....	47
Почвообитающие клещи (А.Д. Петрова, Т.Э. Гречаниченко) .....	48
Таксономическая структура сообщества почвенных клещей .....	48
Численность и количественное соотношение видов .....	52
Вертикальное распределение клещей .....	55

Распределение клещей по площади биотопа .....	55
Воздействие рекреационной нагрузки на почвенных клещей .....	56
Коллемболы ( <i>Т.В. Добролюбова</i> ) .....	56
Видовой состав и структура группировки .....	56
Динамика численности и вертикальное распределение .....	59
Птицы альпийских пустошей ( <i>Н.Н. Поливанова, Е.Н. Шевченко</i> ) .....	60
Мелкие млекопитающие ( <i>С.В. Фомин, В.Г. Онопченко</i> ) .....	64
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	<b>66</b>
<b>ЛИТЕРАТУРА</b> .....	<b>68</b>

**БИОГЕОЦЕНОЗЫ  
АЛЬПИЙСКИХ  
ПУСТОШЕЙ**

(на примере  
Северо-Западного  
Кавказа)

*Утверждено к печати  
Научным Советом по проблемам биогеоценологии  
и охраны природы  
Институтом эволюционной  
морфологии животных им. А. Н. Северцова*

Редактор *В. Х. Марусич*  
Художник *А. Н. Бобрович*  
Художественный редактор *М. Л. Храмов*  
Технический редактор *Л. В. Русская*  
Корректор *Т. И. Шеповалова*

Набор выполнен в издательстве  
на электронной фотонаборной системе

ИБ N 35043

Подписано к печати 29.06.87. Т — 15518  
Формат 60x90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная N 1  
Гарнитура Таймс. Печать офсетная  
Усл. печ. л. 5,0. Усл. кр.-отт. 5,3. Уч.-изд. л. 5,7  
Тираж 650 экз. Тип. зак. 1428. Цена 1р. 10к.

Ордена Трудового Красного Знамени  
издательство "Наука"  
117864 ГСП-7, Москва В-485,  
Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени  
1-я типография издательства "Наука"  
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12