

ДИНАМИКА ГОРНО-ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ СЕВЕРНОГО ПРИЭЛЬБРУСЬЯ ПРИ УСИЛЕНИИ АНТРОПОГЕННОГО ДАВЛЕНИЯ: ГЕОБОТАНИЧЕСКИЙ И ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННЫЙ АНАЛИЗ

© В.А. Чадаева, Н.Л. Цепкова, А.Ж. Жашуев

Применение интегральных, комплексных параметров и описаний позволяет дать конкретную и всестороннюю характеристику состояния фитоценозов, разработать научно обоснованные мероприятия по охране и рациональному использованию растительных ресурсов. Традиционный метод фитоиндикации связан с проведением геоботанических исследований, включающих выявление видового состава фитоценоза с дальнейшим анализом по экологическим шкалам. В то же время конкретной точкой приложения антропогенного влияния на растительный покров является ценопопуляция, а поэтому одним из наиболее перспективных можно считать популяционный биомониторинг. Данная работа посвящена интеграции геоботанических и популяционных методов индикации состояния горно-луговых фитоценозов Кабардино-Балкарии при усилении антропогенной нагрузки. Строительство новой современной дороги привело к значительному увеличению туристического потока в район Северного Приэльбрусья, где расположен известный бальнеологический курорт. Усиление антропогенной нагрузки (рекреация и выпас скота) на горно-луговые экосистемы в период с 2013 по 2017 год привело к изменению геоботанических характеристик фитоценозов и состояния ценопопуляций отдельных видов-биоиндикаторов – лука победного *Allium victorialis* L. и лука скороды *A. schoenoprasum* L. На начальных этапах изменений происходит смена доминирующих видов на более устойчивые к вытаптыванию при рекреационном воздействии и выпасе скота, вселение на территорию видов мезоксерофитов и ксеромезофитов за счет изменения гидрологического режима уплотненных почв. Меняется стратегия жизни доминировавшего в сообществе вида *A. victorialis*: проявляется пациентная компонента стратегии, позволяющая поддержать минимальный необходимый для сохранения ценопопуляции уровень численности и плотности особей. Дальнейшее усиление антропогенной нагрузки приводит к обеднению видового разнообразия фитоценозов, снижению проективного покрытия и выпадению злаков и осок, распространению рудеральных видов. Состояние ценопопуляций индикаторного вида *A. schoenoprasum* характеризуется критическим снижением численности и плотности особей. Адаптивные механизмы пациентной компоненты стратегии жизни вида при чрезмерном антропогенном давлении малоэффективны в обеспечении его сохранения в составе фитоценоза.

Ключевые слова: биомониторинг, горно-луговые фитоценозы, антропогенная нагрузка, геоботанический и популяционный анализ, *A. victorialis*, *A. schoenoprasum*.

Урочище Джилы-Су, расположенное у северных склонов горы Эльбрус, широко известно как уникальный бальнеологический курорт. До 2014 г. этот район был относительно труднодоступен, основным видом антропогенной нагрузки на природные экосистемы являлся выпас скота. Однако после окончания строительства современной асфальтовой дороги «Кисловодск – Джилы-Су – Эльбрус», число людей, ежедневно посещающих данный район, в летний период превысило 1500 че-

ловек. По дороге к урочищу расширилась сеть кафе и гостиниц. Ведущим антропогенным фактором, воздействующим на растительный покров, стала интенсивная рекреационная деятельность. Соответственно, цель данной работы – провести геоботанический и ценопопуляционный анализ динамики растительности горно-луговых экосистем в зоне повышенной антропогенной нагрузки (урочище Джилы-Су, ущелье Харбаз) в период с 2013 по 2017 год.

ЧАДАЕВА Виктория Александровна – д.б.н., Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, e-mail: balkarochka0787@mail.ru

ЦЕПКОВА Нэлли Лукинична – к.б.н., Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, e-mail: cenelli@mail.ru

ЖАШУЕВ Альберт Жамалович, Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, e-mail: albert_403@mail.ru

Материал и методы исследования. Район Северного Приэльбрусья приурочен к северному макросклону Центрального Кавказа, относящемуся к эльбрусскому варианту восточно-северокавказского типа поясности [1]. Характеризуется наличием больших равнинных плато на горно-луговых дерновых почвах и ксерофитизацией ландшафтов, менее выраженной для северных склонов горы Эльбрус вследствие выхода здесь грунтовых вод на значительных площадях. В результате наряду с характерными для данных высот (1700–2300 м) субальпийскими лугами в районе исследований распространение получают достаточно редкие для республики субальпийские болота и влажные субальпийские луга. В летний период 2013 г. нами были заложены две модельные площадки (МП) размером 100 м², на которых выполнены геоботанические описания: МП1 – вейниковый луг с доминированием *A. victorialis* (опушка березняка у подножия ущелья Харбаз) и МП2 – влажный щучково-дазифорово-мятликовый луг (урочище Джилы-Су). В пределах МП1 и МП2 изучено состояние ценопопуляций (ЦП) модельных видов – соответственно *A. victorialis* и *A. schoenoprasum* (табл. 1). Это корневищно-луковичные плотнодерновинные партикулирующие геофиты семейства *Amaryllidaceae* Jaume St.-Hil. со смешанной CSR-стратегией жизни [2]. Обоснованием выбора этих видов в качестве модельных является, с одной стороны, их хозяйственная ценность как пищевых растений и, соответственно, подверженность не только механическим повреждениям при вытаптывании, но и сбору рекреантами. С другой стороны, смешанная стратегия жизни

предусматривает высокий адаптивный потенциал *A. victorialis* и *A. schoenoprasum* и возможность использования характерных адаптивных признаков и реакций в различных условиях произрастания в качестве индикаторных.

Повторные исследования летом 2017 г. позволили выявить значительное усиление антропогенной нагрузки на МП1 (выпас, рекреация) и крайне высокое антропогенное давление на МП2, установить характер динамики геоботанических и популяционных характеристик фитоценозов. В ходе выполнения геоботанических описаний на каждой МП определено общее проективное покрытие травостоя и его средняя высота, покрытие отдельных видов по шкале Браун-Бланке [3], проведен анализ экологического состава флоры по отношению к водному режиму с использованием экологической шкалы влажности почв Г. Элленберга [4] и баз данных «Флора сосудистых растений Центральной России», IBIS. Возрастную структуру ЦП *A. victorialis* и *A. schoenoprasum* анализировали по критерию «Δ-ω» [5], с использованием индексов замещения I_3 , восстановления I_B [6], эффективной плотности M_e [5]. При изучении семенной продуктивности определяли число цветков и плодов на побеге ($N_{цв}$ и $N_{пл}$, шт.), процент плодообразования (ППО, %), потенциальную (ПСП, шт.) и реальную (РСП, шт.) семенную продуктивность, коэффициент продуктивности семян (КПС, %) [7, 8]. Урожай оценивали по числу семян на 1 м², реализацию урожая – по числу всходов на 1 м² [6, 9]. Первичный материал обработан с использованием пакетов программ Statistica 10, EXCEL.

Т а б л и ц а 1

Характеристика ценопопуляций *A. victorialis* и *A. schoenoprasum* в составе горно-луговых фитоценозов Северного Приэльбрусья

Год	Высота над уровнем моря, м	Экспозиция, крутизна склона	S	N	Антропогенное давление	Уровень межвидовой конкуренции
<i>Allium victorialis</i>						
2013	1700	сз, 25–30°	12000	583.99	умеренное	средний
2017			3500	23.10	высокое	низкий
<i>Allium schoenoprasum</i>						
2013	2300	сз, 10°	7500	42.67	высокое	высокий
2017			4200	6.56	высокое	средний

Примечание: S, м²– площадь ЦП; N, тыс. особей – численность особей ЦП.

Результаты и их обсуждение. Анализ результатов геоботанических исследований показал, что за четыре года возрастающей антропогенной нагрузки на МП1 наряду со снижением общего проективного покрытия травостоя (на 40%) и его средней высоты (с 35 до 16 см) значительно изменился видовой состав фитоценоза (табл. 2).

Ранее доминировавший *A. victorialis* с высоким проективным покрытием (крупный габитус, широкая листовая пластинка, активное вегетативное размножение) к 2017 г. сменил относительно устойчивый к вытаптыванию и выпасу вид *Alchemilla retinervis* Buser (манжетково-вейниковый луг).

Т а б л и ц а 2

Геоботаническая характеристика горно-луговых фитоценозов Северного Приэльбрусья (2013 и 2017 гг.)

Виды растений	МП (общее проективное покрытие травостоя)				Экологическая группа
	МП1–2013 г. (100%)	МП1–2017 г. (60%)	МП2–2013 г. (100%)	МП2–2017 г. (90%)	
<i>Alchemilla retinervis</i>	+	4	+	1	М
<i>Allium schoenoprasum</i>	–	–	1	+	М
<i>Allium victorialis</i>	5	1–2	–	–	М
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	–	г	–	–	М
<i>Betonica macrantha</i>	–	г	–	–	М
<i>Bistorta vivipara</i>	–	–	г	–	М
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	2	3	–	–	М
<i>Carex sp.</i>	–	–	+	+	МГ
<i>Carex tristis</i>	–	–	+	–	МГ
<i>Cirsium obvallatum</i>	–	+	+	–	М
<i>Dasiphora fruticosa</i>	–	–	2	4	МГ
<i>Deschampsia cespitosa</i>	–	+	4	3	МГ
<i>Euphorbia iberica</i>	+	г	–	–	М
<i>Festuca rubra</i>	–	–	+	–	КМ
<i>Galium verum</i>	–	–	г	–	КМ
<i>Geranium sylvaticum</i>	г	+	–	–	М
<i>Geum rivale</i>	–	–	–	+	МГ
<i>Helictotrichon pubescens</i>	–	г	–	–	М
<i>Juncus tenuis</i>	–	+	–	–	МГ
<i>Lathyrus pratensis</i>	г	+	–	–	М
<i>Ligularia subsagittata</i>	–	–	1	2	МГ
<i>Melica nutans</i>	г	–	–	–	М
<i>Milium effusum</i>	+	–	–	–	МГ
<i>Myosotis micrantha</i>	–	г	–	–	МК
<i>Nonea echioides</i>	–	г	–	–	М
<i>Parnassia palustris</i>	–	–	1	г	МГ
<i>Phleum phleoides</i>	–	+	г	–	КМ
<i>Poa annua</i>	+	–	2	+	М
<i>Polygonum carneum</i>	–	+	–	–	М
<i>Primula macrocalyx</i>	–	2	–	–	М
<i>Ranunculus caucasicus</i>	–	+	–	–	М
<i>Ranunculus elegans</i>	–	–	г	1	М
<i>Rubus saxatilis</i>	–	г	–	–	М
<i>Sanguisorba officinalis</i>	–	–	+	–	М
<i>Senecio kolenatianus</i>	г	–	–	–	М
<i>Seseli alpinum</i>	–	3	–	–	М
<i>Stellaria holostea</i>	–	–	–	+	М
<i>Tragopogon graminifolius</i>	–	г	–	–	М
<i>Trifolium repens</i>	–	+	–	–	М
<i>Veratrum lobelianum</i>	–	–	+	г	МГ
<i>Veronica officinalis</i>	–	г	–	–	М
<i>Vicia alpestris</i>	–	–	+	–	М
<i>Vicia tenuifolia</i>	–	+	–	–	М
Всего видов	10	24	18	12	–

П р и м е ч а н и е: м – мезофиты, мк – мезоксерофиты, км – ксеромезофиты, мг – мезогигрофиты.

Снижение межвидовой конкуренции и изменение гидрологического режима почвы (уплотнение при вытаптывании) способствовало вселению на данную территорию новых видов и увеличению их общего числа (более чем вдвое). Соответственно в экологическом спектре МП1 наряду с мезофитами и мезогигрофитами появились представители экологических групп мезоксерофитов и ксеромезофитов.

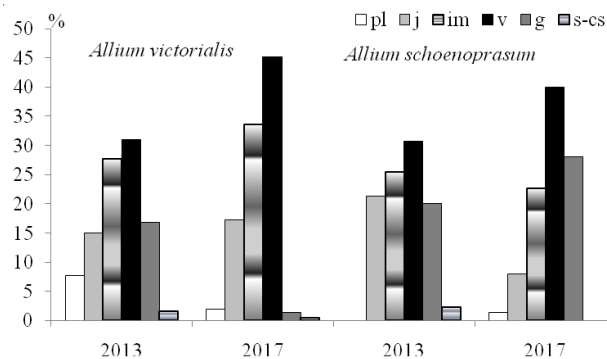


Рис. 1. Динамика возрастной структуры ценопопуляций *A. victorialis* и *A. schoenoprasum* в составе горно-луговых фитоценозов Северного Приэльбрусья. pl-cs – онтогенетические состояния. По оси ординат – процент возрастных групп в спектре

В то же время растения большинства видов находятся в угнетенном состоянии (низкий рост, механические повреждения вегетативных и генеративных органов). Не исключение и *A. victorialis*, биометрические параметры вегетативных органов которого уменьшились в 1.11–1.13 раз, генеративных – в 1.02–1.07 раз. Генеративные особи *A. victorialis* к 2017 г. сохранились только под пологом деревьев на границе с березняком из *Betula raddeana* Trautv. Резко снизилась доля их участия в возрастном спектре (рис. 1), а поэтому воз-

растание индексов I_3 и I_B , молодой тип ЦП (табл. 3) не являются показателями эффективного самоподдержания вида, а свидетельствуют о гибели генеративных растений и задержке в развитии прегенеративных особей.

Сокращение плотности репродуктивных растений – собственных источников семян, массовая гибель проростков со слабо развитыми органами автотрофного и минерального питания, несмотря на некоторое увеличение показателей семенной продуктивности, приводят к выраженному снижению параметров семенного возобновления (табл. 4). При уменьшении интенсивности партикуляции (моноцентрическая рыхлодерновинная слабо партикулирующая биоморфа) это способствует сокращению физической и эффективной плотности особей *A. victorialis* более чем в семь раз, площади ЦП – в 3.4 раза.

Геоботаническое исследование МП2 выявило тенденцию к сокращению общего проективного покрытия травостоя, его средней высоты (с 30 до 15 см) и видового разнообразия фитоценоза. Снизилось участие в сложении растительного сообщества или вовсе выпали злаки *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Poa annua* L., *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Festuca rubra* L., осока *Carex tristis* M. Bieb. Одновременно возросло проективное покрытие экологически пластичного вида *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. (гигрофит-мезофит-ксерофит), жизненная форма которого (ветвистый подушковидный кустарник) препятствует его выеданию и вытаптыванию, а также устойчивого к выпасу *Al. retinervis* и способных к быстрому захвату свободных территорий *Ranunculus elegans* K. Koch и *Stellaria holostea* L.

Т а б л и ц а 3

Демографические параметры ЦП *A. victorialis* и *A. schoenoprasum* Северного Приэльбрусья

Вид	<i>Allium victorialis</i>		<i>Allium schoenoprasum</i>	
	2013	2017	2013	2017
Δ	0.20	0.09	0.16	0.28
ω	0.38	0.28	0.37	0.47
M	48.65	6.87	5.69	1.56
M_e	18.43	1.92	2.10	0.73
I_B	10.13	56.81	3.85	2.03
I_3	8.61	52.12	3.45	2.03
Тип ЦП	Молодая	Молодая	Молодая	Молодая

Примечание: Δ и ω – индексы возрастности и эффективности; M и M_e , особ./м² – физическая и эффективная плотность; I_B и I_3 – индексы восстановления и замещения

Репродуктивные параметры ЦП *A. victorialis* и *A. schoenoprasum* Северного Приэльбрусья

Вид	<i>Allium victorialis</i>		<i>Allium schoenoprasum</i>	
	$N_{\text{цв}}$	45.15±8.62	40.52±19.24	24.60±6.87
$N_{\text{пл}}$	25.21±6.13	30±22.15	16.50±4.25	12.21±3.02
ППО	55.84	74.03	67.07	57.37
ПСП	151.26±33.45	180±42.16	99±25.50	73.26±17.87
РСР	45.15±7.78	83.33±47.88	63.60±20.66	48.22±15.03
КПС	29.85	46.29	64.24	65.82
N_g	5.64	0.10	1.11	0.44
У	254.65	8.33	70.60	21.09
рУ	3.01	0.13	0	0.02

Примечание: N_g , особ./м² – плотность генеративных особей; У, шт./м² – урожай семян; рУ, особ./м² – реализация урожая.

Особь *A. schoenoprasum* к 2017 г. сохранились на МП2 исключительно среди побегов *D. fruticosa*. Наблюдаются механические повреждения побегов, некоторое снижение морфологических параметров вегетативных (в 1.05–1.48 раз) и генеративных (в 1.01–1.05 раз) органов, интенсивности партикуляции (рыхлодерновинная слабо партикулирующая биоморфа). Последнее, учитывая характерное для вида преимущественно вегетативное возобновление ЦП, определяет уменьшение в возрастных спектрах доли ювенильных и иматурных растений, показателей эффективности самоподдержания ЦП (I_B и I_3), увеличение индексов возрастности и эффективности. Возросший процент представленности в спектре виргинильных особей, вероятно, является следствием задержки в развитии растений на этапе закладки генеративных органов в неблагоприятных условиях. Снижаются также показатели семенной продуктивности *A. schoenoprasum*, что на фоне низкой плотности генеративных органов определяет уменьшение урожая семян. Падение эффективности вегетативного и, в меньшей степени, семенного возобновления ЦП привело к снижению плотности особей в 3.65 раза, численности и площади ЦП соответственно в 6.50 и 1.79 раза.

Заключение. Таким образом, при выраженном усилении антропогенной нагрузки на горно-луговые экосистемы Северного Приэльбрусья (рекреация, выпас скота, сбор пищевых видов) наблюдается снижение общего проективного покрытия и средней высоты травостоя. Начальные тенденции в изменении геоботани-

ческих характеристик фитоценоза проявляются в смене доминирующих видов на более устойчивые к вытаптыванию и выпасу, вселении мезоксерофитов и ксеромезофитов на территорию с менее влагообеспеченными уплотненными почвами – закономерности, ранее установленные нами также для горно-луговых фитоценозов Центрального Кавказа [10]. На популяционном уровне индикатором высокой антропогенной нагрузки на горно-луговые экосистемы является смена виолентной компоненты в стратегии жизни *A. victorialis* на патиентную. Последняя проявляется в оптимизации перераспределения энергетических и пластических ресурсов на поддержание минимально необходимого для существования ЦП уровня численности и плотности: снижение интенсивности ростовых, репродуктивных процессов, партикуляции, задержке в развитии особей на прегенеративной стадии.

Дальнейшее нарастание антропогенной нагрузки приводит к обеднению видового разнообразия фитоценоза, выпадению и снижению проективного покрытия кормовых (злаки и осоки) и пищевых (*A. schoenoprasum*) видов, распространению устойчивых к выпасу и вытаптыванию, а также рудеральных видов. Популяционным биоиндикатором крайне выраженного антропогенного нарушения экосистем является критическое состояние ЦП *A. schoenoprasum*. Адаптивные механизмы патиентной компоненты стратегии жизни вида (снижение интенсивности ростовых, репродуктивных процессов, партикуляции) в подобных условиях малоэффективны в обеспечении сохранения его в составе фитоценоза.

Литература

References

1. Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные М.: Наука, 1989. 548 с.
2. Чадаева В.А. Биоиндикационное значение и роль видов рода *Allium* L. (Аллиевые) в поддержании устойчивости экосистем // Бот. вестник Северного Кавказа. 2016. №2. С. 68–73.
3. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 221 с.
4. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen: Goltz, 1974. 97 s.
5. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. №1. С. 3–7.
6. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. 1987. С. 9–19.
7. Вайнагий И.В. К методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
8. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1992. 352 с.
9. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М.: Наука, 1983. 163 с.
10. Залиханов М.Ч., Коломыц Э.Г., Шарая Л.С., Цепкова Н.Л., Сурова Н.А. Высокогорная экология в моделях. М.: Наука, 2010. 487 с.

1. Sokolov V.E., Tembotov A.K. Mammals of the Caucasus: Insectivores. Moscow, Nauka, 1989. 548 p.
2. Chadaeva V.A. Bioindicative significance and the role of *Allium* L. species (*Amaryllidaceae* Jaume St.-Hil.) in maintaining the ecosystem stability. *Botanicheskiy vestnik Severnogo Kavkaza*, 2016, no. 2, pp. 68–73.
3. Mirkin B.M., Rosenberg G.S., Naumova L.G. Dictionary of concepts and terms of modern phytocenology. Moscow, Nauka, 1989. 221 p.
4. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Gottingen, Goltz, 1974. 97 s.
5. Zhivotovsky L.A. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. *Ekologiya*, 2001, no.1, pp. 3–7.
6. Zhukova L.A. Dynamics of meadow plant cenopopulations in natural phytocenoses. *Dinamika tsenopopulyatsiy travyanistykh rasteniy*, 1987, pp. 9–19.
7. Vaynagiy I.V. On the methods of studying the seed production of plants. *Botanicheskiy zhurnal*, 1974, vol. 59, no. 6, pp. 826–831.
8. Rabotnov T.A. Phytocenology. *Uchebnoe posobie*. Moscow. MGU, 1992. 352 p.
9. Levina R.E. Reproductive biology of seed plants. Moscow, Nauka, 1981. 96 p.
10. Zalikhanov M.Ch., Kolomyts E.G., Sharaya L.S., Tsepkova N.L., Surova N.A. High-mountain ecology in models. Moscow, Nauka, 2010. 487 p.

DYNAMICS OF MOUNTAIN-MEADOW PHYTOCENOSES OF NORTHERN ELBRUS REGION AT THE AMPLIFICATION OF ANTHROPOGENIC PRESSURE: GEOBOTANICAL AND CENOPOPULATION ANALYSIS

© V.A. Chadaeva, N.L. Tsepkova, A.Zh. Zhashuev

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories, RAS,
37-a, ulitsa I. Armand, 360051, Nalchik, Kabardino-Balkaria, Russian Federation

It is relevant to use integral, complex parameters and descriptions for phytoindication. This allows us to give a concrete and comprehensive description of the object state, to develop scientific measures for the protection and rational use of plant resources. The traditional method of phytoindication is geobotanical researches, including the identification of phytocenosis species composition with further analysis on ecological scales. At the same time, cenopopulation is a concrete object of anthropogenic influence on vegetation cover. Therefore, population biomonitoring can be considered as one of the most promising methods of phytoindication. This article is devoted to integration of geobotanical and population indicational methods in assessing the state of Kabardino-Balkaria mountain-meadow phytocenoses amid increasing anthropogenic load. Construction of a new comfortable road resulted in significant increase of tourist motion to district of Northern Elbrus region, where the well-known balneological resort is located. Strengthening of anthropogenic pressure on mountain-meadow ecosystems in 2013–2017 caused the change of phytocenoses geobotanical characteristics and change of species-bioindicators cenopopulations state (*Allium victorialis* L. и *A. schoenoprasum* L.). At the initial stages the dominant species change to the more resistant to trampling and pasture. There is an invasion on the territory of mezoxerophytes and xeromesophytes species due to changes of hydrological regime of compacted soils. The life strategy of dominant *A. victorialis* is changing: the patient component of the strategy is manifested. It allows supporting the minimum level of abundance and density necessary to preserve the cenopopulation. Further strengthening of anthropogenic load results in decline of species variety, causes a decrease in the projective cover and disappearance of cereals and sedges, to spread of ruderal species. The condition of *A. schoenoprasum* cenopopulations is characterized by a critical decrease in the number and density of plants.

Key words: biomonitoring, mountain-meadow phytocenoses, anthropogenic influence, geobotanical and population analysis, *A. victorialis*, *A. schoenoprasum*.