

RESEARCH ARTICLES

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

ЛУГОВЫЕ БИОГЕОЦЕНОЗЫ СУБАЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ВЫСОКОГОРНОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ)

Т. С. Улигова*, Ф. В. Гедгафова, О. Н. Горобцова,
Н. Л. Цепкова, И. Б. Рапопорт, Р. Х. Темботов, Е. М. Хакунова

Институт экологии горных территорий имени А.К. Темботова РАН, Россия
*e-mail: ecology_lab@mail.ru

Поступила: 16.09.2018. Исправлена: 04.02.2019. Принята к опубликованию: 07.02.2019.

В работе представлена характеристика современного эколого-биологического состояния компонентов биогеоценоза (растительность, дождевые черви, почва) высокогорных лугов, сформировавшихся в субальпийском поясе Черек-Безенгийского ущелья в границах Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника. Растительный покров представлен преимущественно субальпийскими лугами. В среднетравных луговых сообществах доля мезофитов составляет 70%, ксеромезофитов – 20%, мезоксерофитов – 10%. Величины синэкологических индексов (Шеннона, Симпсона, Пиелу, Хартли, интегральный) отражают высокое флористическое и фитоценотическое разнообразие сенокосных лугов и более низкое – сообществ нарушенных территорий. Дождевые черви из семейства Lumbricidae составляют основную часть почвенной мезофауны. На небольшом участке Черек-Безенгийского ущелья отмечены шесть видов – с доминированием *Dendrobaena schmidti*, адаптированных к холодному и влажному климату высокогорной области Центрального Кавказа. Распространенность в субальпийском поясе лесных видов дождевых червей, смена их стадий обитания свидетельствуют о более комфортных температурных условиях луговых экосистем по сравнению с лесными и роли теплового баланса, как основного лимитирующего фактора, формирующего биотические сообщества. На основе показателей ферментативной активности и содержания гумуса определены уровни, а также пространственное варьирование биологической активности горно-луговых субальпийских почв, сформировавшихся под луговыми сообществами. Установлено существенное преобладание активности гидролаз (высокий и средний уровень) в сравнении с оксидоредуктазами (слабый и очень слабый уровень), что характеризует интенсивность и направленность протекающих в высокогорной почве биохимических процессов. Показано снижение общей биологической активности почвы (в среднем на 46%) и интегрального индекса биоразнообразия (на 20%) в условиях нарушенных фитоценозов. Тесная сопряженная связь между изученными биологическими параметрами ($r = 0.74-0.86$) отражает важную роль разнообразия биотических сообществ в формировании биологической активности горно-луговых субальпийских почв. Полученные сведения служат основой мониторинговых исследований почвенно-растительного покрова, сохранение которого является необходимым условием поддержания биоразнообразия на территории Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника.

Ключевые слова: биологическая активность, биоразнообразие, высокогорные экосистемы, горно-луговая субальпийская почва, дождевые черви, Кавказ, субальпийские луга

Введение

Вопросы оценки современного состояния горно-луговых экосистем и сохранения биоразнообразия их основных компонентов особенно актуальны в условиях глобальных изменений окружающей среды и усиления влияния антропогенных факторов. Осуществлению стратегии сохранения биоразнообразия способствуют особо охраняемые природные территории (ООПТ), расположенные в разных климатических зонах земного шара. Многочисленные исследования посвящены проблеме оценки биоразнообразия и экологического состояния

горно-луговых экосистем заповедников и национальных парков, испытывающих значительную рекреационную и хозяйственную нагрузку (Byers, 2005; Цепкова, 2007; Залиханов и др., 2010; Komac et al., 2014; Pickering & Barros, 2015; Niedrist et al., 2016; Schmidt et al., 2017; Gebremedihin et al., 2018).

Кабардино-Балкарский государственный высокогорный заповедник (КБГВЗ) является одной из ООПТ Центрального Кавказа – самого высокогорного региона Европы. Горные луга заповедника являются источником генофонда уникальной высокогорной флоры

ры, богатой эндемиками, реликтами, редкими видами растений, включенными в Красную книгу Российской Федерации (2008) и Красную книгу Кабардино-Балкарии (2018). Сформированные под субальпийскими лугами горно-луговые субальпийские почвы преобладают в почвенном покрове заповедника. Наряду с луговой растительностью они представляют собой основной структурообразующий элемент горных ландшафтов, способствуя устойчивому функционированию (Добровольский, Никитин, 1990; Добровольский, Чернов, 2011). Характеристика морфологических и физико-химических свойств горно-луговой субальпийской почвы приводится в работах многих авторов (Разумов, 1986; Разумов и др., 1990; Фиапшев, 1996; Казеев и др., 2004; Kizilova et al., 2006; Казеев, 2009; Добровольский, 2012).

Известны работы по изучению флоры и растительности заповедников и национальных парков России (Портениер, 1988; Поливанова, 1990; Onipchenko & Thompson, 2002; Шхагапсоев, Киржинов, 2006; Цепкова, 2007, 2011, 2016) и зарубежных стран (Bukowski, 2009; Korzeniak, 2009; Kelemen et al., 2014; Ахмедова, 2018). Проведенная инвентаризация флоры сосудистых растений на территории КБГВЗ выявила 1035 видов, из них покрытосеменных – 989 (809 двудольных и 180 однодольных) (Шхагапсоев, Киржинов, 2006). В последнее десятилетие в КБГВЗ активно проводятся исследования разнообразия представителей почвенной мезофауны – дождевых червей (Рапопорт, 2008, 2012), имеющих огромное значение для процессов почвообразования и функционирования наземных экосистем (Перель, 1979; Syers & Springett, 1984; Криволицкий, 1994; Edwards & Bohlen, 1996; Стриганова, 1999).

Комплексные почвенно-экологические исследования на ООПТ равнинных и горных регионов разных климатических зон выявили тесную связь разнообразия биотических сообществ и свойств почвы (Павлов и др., 2005; Онипченко и др., 1998; Anthelme et al., 2001; Striganova et al., 2001; Koptsik et al., 2003; Волокитин, 2007, 2012; Bernier & Gillet, 2012; Gebremedihin et al., 2018). Изучение таких взаимосвязей имеет особую значимость для высокогорных экосистем – наиболее уязвимых в условиях глобальных климатических изменений и усиления антропогенного пресса (Theurillat et al., 1998; Akatov, 2009; Lochon et al., 2018).

Вместе с тем, в литературных источниках нами не найдены сведения о комплексных исследованиях горно-луговых биогеоценозов КБГВЗ. Не изучена биологическая активность горно-луговых субальпийских почв. Для оценки уровня биологической активности почвы эффективно использование показателей содержания гумуса и ферментативной активности (Звягинцев, 1978; Вальков и др., 1999; Казеев и др., 2004; Казеев, Колесников, 2012). Почвенные ферменты, катализирующие основные биохимические процессы, играют большую роль в осуществлении функциональной связи между компонентами экосистем (Галстян, 1974; Хазиев, 1982; Nannipieri et al., 2002; Caldwell, 2005; Khaziev, 2011; Bobulska et al., 2015; Li et al., 2018). Это подтверждает опыт проведенных ранее комплексных исследований степных биогеоценозов равнинной территории Кабардино-Балкарии (Улигова и др., 2016; Uligova et al., 2017).

Цель работы заключалась в комплексном исследовании структуры и эколого-биологических особенностей компонентов высокогорных луговых биогеоценозов, сформировавшихся в субальпийском поясе Центрального Кавказа на территории Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника (на прибрежье Безенгийского участка).

Материал и методы

Район исследования

В соответствии с высотной поясной структурой горных систем Кавказа (Соколов, Темботов, 1989), территория заповедника относится к восточно-северокавказскому (полупустынно-му) типу поясности, объединяющему терский и эльбрусский варианты поясности. КБГВЗ расположен в самой высокогорной части Главного и Бокового Кавказских хребтов на юге Кабардино-Балкарии. На занимаемой площади 53.3 км² в пределах высот 1300–5204 м н.у.м. последовательно сменяются лесной, субальпийский, альпийский, субнивальный и нивальный пояса. Исследования проводились в субальпийском поясе Безенгийского участка КБГВЗ. Рассматриваемые луговые сообщества расположены по левому борту Черек-Безенгийского ущелья на высоте 1770–1945 м н.у.м. в пограничной зоне терского и эльбрусского вариантов поясности, занимая пологие участки пролювиальных конусов выноса вдоль подножья Каргашильского хребта (рис. 1).

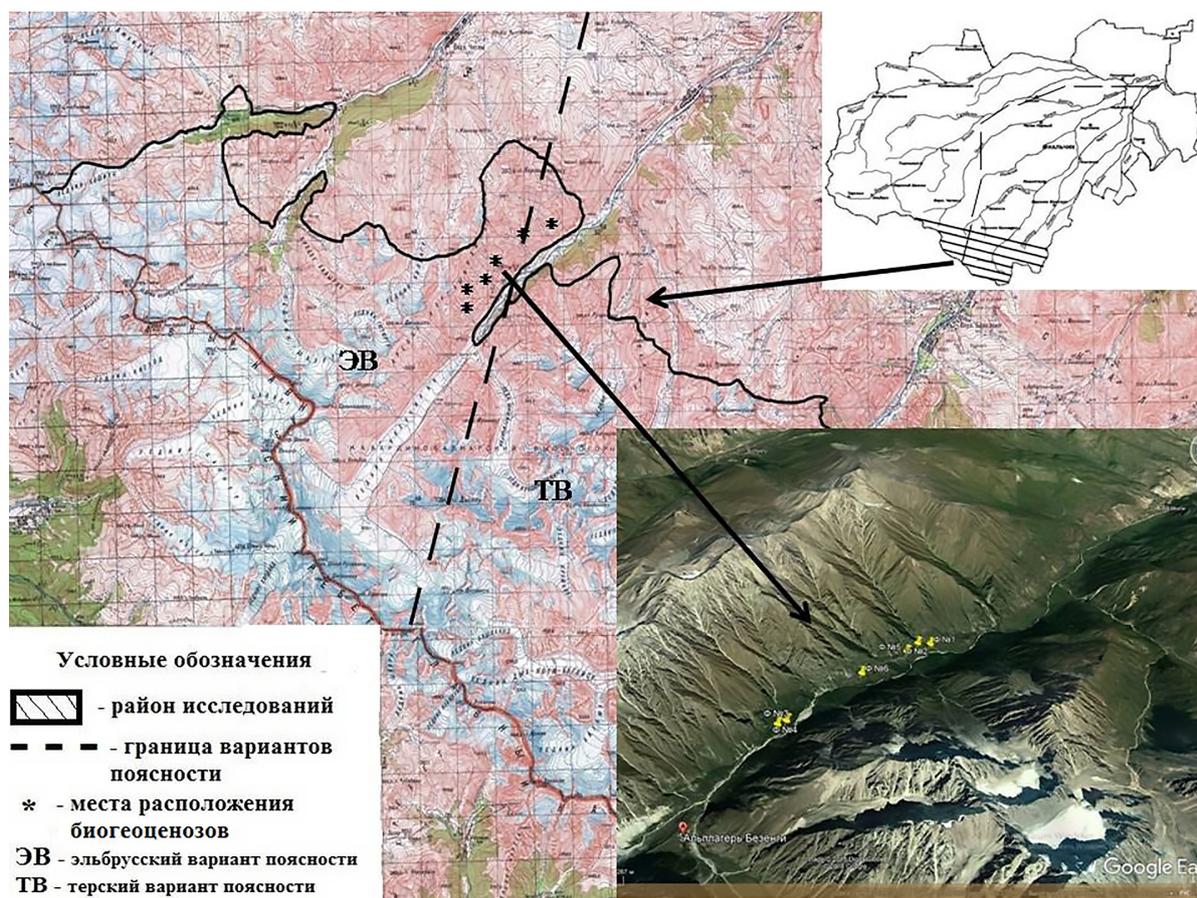


Рис. 1. Расположение субальпийских луговых биогеоценозов на Безенгийском участке Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника.

Fig. 1. Location of subalpine meadow biogeocenoses on the Bezengi site of the Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve.

Выбор Безенгийского участка обусловлен тем, что именно здесь в пределах субальпийского пояса встречаются как мало нарушенные сообщества луговой растительности, которые можно считать коренными, так и антропогенно измененные, т.е. дигрессионные луговые сообщества. Формирование дигрессионных сообществ является следствием рекреационной деятельности, так как в верховьях Безенгийского ущелья находится старейший альплагерь «Безенги» и действуют многочисленные туристические маршруты. Кроме того, на данной территории сохранились полуразрушенные животноводческие фермы, окруженные рудеральной растительностью. Они свидетельствуют об активном использовании исследуемых территорий для выпаса крупного и мелкого рогатого скота вплоть до последнего времени. Наличие коренных и нарушенных сообществ на территории Безенгийского участка позволяет провести сравнительный анализ биоразнообразия флоры, эколого-биологического состояния компонентов горно-луговых биогеоценозов субальпийского пояса и сделать выводы о степени их антропогенной трансформации.

Объекты исследования

Объектами исследования являются основные компоненты луговых биогеоценозов КБГВЗ: растительность, представители почвенной мезофауны – дождевые черви, горно-луговые субальпийские почвы. В высокогорных луговых сообществах заповедника доминируют средне-травные мезофильные луга (Цепкова, 2011, 2016; Шхагапсоев, Киржинов, 2006). Дождевые черви (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) преобладают в численности и биомассе почвенной мезофауны (Рапопорт, 2008, 2012). Исследуемые почвы, согласно Егорову и др. (1977), относятся к подтипу горно-луговых субальпийских почв, сформировавшихся на элювио-делювии осадочных пород.

Климат

Исследуемая высокогорная область Центрального Кавказа относится к умеренно континентальному, холодному, влажному климату. Среднегодовая температура воздуха – положительная (+4°C) на высоте 1800 м и отрицательная (-2.2°C) на высоте 2500 м н.у.м. (Почвы Кабардино-Балкарской АССР..., 1984). Среднегодовое количество атмосферных осадков (преимуще-

ственно в виде снега) составляет 920 мм (Климатические данные..., 2015). Постоянный снежный покров наблюдается с ноября по март – апрель. В условиях промывного водного режима (коэффициент увлажнения $K_u > 2.0$) и недостатка тепла разложение богатой луговой растительности протекает медленно, в результате происходит образование плотной дернины, накопление травяной ветоши и формирование грубого гумуса в верхних горизонтах почвы (Казеев и др., 2004).

Методы исследования

На исследуемых территориях в летний период 2009 г. выделили шесть фитоценозов. Четыре фитоценоза (1 – бобово-злаково-разнотравный, 2 – злаково-погремковый, 5 – злаково-бобово-разнотравный, 6 – злаково-вязелево-погремковый) являются коренными сообществами, обладающими высоким видовым разнообразием. Два фитоценоза (3 – злаково-манжетково-клеверовый, 4 – ежовниково-злаковый) нарушены вследствие различных видов антропогенного воздействия (рекреационного и хозяйственного). Фитоценоз 3 расположен на обочине туристической тропы, 4 – в окрестностях заброшенной животноводческой фермы.

При определении мест отбора проб использовали картографические материалы (Молчанов, 1990) и персональный навигатор GPSMAP 60 СЕХ. Координаты выделенных биогеоценозов: 1 – 43.1550 N, 43.1992 E, h – 1770 м н.у.м.; 2 – 43.1549 N, 43.1959 E, h – 1810 м н.у.м.; 3 – 43.1327 N, 43.1624 E, h – 1899 м н.у.м.; 4 – 43.1336 N, 43.1643 E, h – 1945 м н.у.м.; 5 – 43.1524 N, 43.1929 E, h – 1820 м н.у.м.; 6 – 43.1459 N, 43.1814 E, h – 1865 м н.у.м.

Геоботанические описания проводили традиционным способом на пробных площадках 10×10 м². Обилие видов в растительных сообществах оценивали по шкале Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Сходство по видовому составу – расчетом коэффициента Жаккара (Jaccard, 1901):

$$K_j = \frac{c}{a + b + c},$$

где a – количество видов на первой точке, b – количество видов на второй точке, c – количество видов, общих для сравниваемых точек.

Для характеристики разнообразия и сбалансированности сообществ рассчитывали синэкологические индексы – флористического разнообразия Хартли (Hartley, 1928), биоразнообразия Шеннона (Shannon, 1948), доминирования Симпсона (Simpson, 1949), выравнивания Пиелу (Pielou,

1975). При вычислении индексов учитывали число видов в выборке (S), величины их обилия (n_i) и суммарное обилие (N).

Для характеристики видового разнообразия использовали индекс Шеннона (\bar{H}):

$$\bar{H} = -\sum p_i \ln p_i$$

где p_i – доля особей i -го вида, оцениваемая как n_i / N . Индекс Шеннона учитывает одновременно два параметра разнообразия – выравнивание и видовое богатство. Он почти не зависит от величины выборки и позволяет сравнивать между собой сообщества с разным числом видов.

Для сравнения «концентрации» доминирования использовали индекс Симпсона (C), для оценки «выравнивания» выборки – индекс Пиелу (e):

$$C = \sum \left[\frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right] - \text{индекс доминирования,}$$

$$e = \frac{\bar{H}}{\ln S} - \text{индекс выравнивания по Пиелу (e),}$$

где (\bar{H}) – индекс Шеннона.

Флористическое разнообразие определяли по формуле Хартли как двоичный логарифм числа видов (Hartley, 1928):

$$H_{\text{флор.}} = \log_2 N$$

При расчете интегрального индекса ($I_{\text{интегр.}}$) суммировали относительные показатели индексов согласно формуле (Андреев, 2002):

$$I_{\text{интегр.}} = \frac{\bar{H}}{\bar{H}_{\text{max}}} \times 100 + \frac{\bar{H}}{\ln S} \times 100 + \left(\frac{\log_2 N}{\log_2 N_{\text{max}}} \right) \times 100 - (1 - C) \times 100$$

Согласно методике, предложенной Андреевым (2002), относительный индекс Пиелу определяли умножением рассчитанного значения на 100%; индекс Симпсона по формуле $(1 - C) \times 100\%$; индекс Хартли – относительно максимального значения (принято за 100%); индекса Шеннона – относительно максимального значения, рассчитанного Фронтье (Frontier, 1985) для определенного числа видов (N) с использованием натурального логарифма (табл. 1).

В шести указанных биогеоценозах отбирали образцы почвы и почвенно-зоологические пробы для учетов численности и биомассы дождевых червей. Отбор почвенных проб производили в соответствии с общепринятыми в почвенно-экологических исследованиях методиками (Казеев, Колесников, 2012) из гумусово-аккумулятивных горизонтов А (10–20 см) после снятия плотной дернины. Сбор дождевых червей осуществляли из почвенных монолитов 25×25 см² по методике Гилярова (1975), видовую принадлежность определяли согласно Всеволодовой-Перель (1997).

Таблица 1. Максимальные значения индекса Шеннона для выборок
Table 1. Maximum values of the Shannon index for samples

N	5	10	20	30	40	50	60	70	100
Индекс Шеннона	1.609	2.303	2.996	3.401	3.689	3.912	4.094	4.248	4.605

Для исследования биологической активности горно-луговых субальпийских почв определяли показатели содержания гумуса и активности пяти почвенных ферментов, относящихся к классу гидролаз (инвертаза, уреазы, фосфатаза) и оксидоредуктаз (каталаза, дегидрогеназа). Анализ ферментативной активности проводили колориметрическим (инвертаза, уреазы, фосфатаза, дегидрогеназа) и газометрическим (каталаза) методами, контролем служили стерилизованные почвы (180°, 3 ч.) (Казеев, Колесников, 2012). Активность ферментов оценивали по шкале Гапонюк и Малахова (1985). Для сравнения общего уровня биологической активности горно-луговых субальпийских почв под различными фитоценозами рассчитывали суммарную относительную биологическую активность с использованием относительных показателей содержания гумуса, активности гидролаз и оксидоредуктаз (Вальков и др., 1999). Содержание гумуса определяли по методу Тюрина в модификации Никитина (Казеев, Колесников, 2012), pH солевой суспензии (1N KCl, 1 : 2.5) – потенциометрически (Аринушкина, 1970). Аналитическая повторность определения трехкратная.

Взаимосвязь почвы и разнообразия растительности оценивали с помощью корреляционного анализа показателей суммарной относительной биологической активности почвы и интегральных индексов разнообразия. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе «Statistica-10».

Результаты и обсуждение

Растительность

Среднетравные субальпийские луга, сформировавшиеся на Безенгийском участке КБГВЗ в ареале горно-луговых субальпийских почв, представлены в основном сообществами ненарушенных сенокосных лугов с высоким видовым разнообразием: 1. *Bromo riparii* – *Betonictum macranthae* (бобово-злаково-разнотравный фитоценоз); 2. *Agrostis capillaris* – *Rhinanthes minoris* (злаково-погремковый); 5. *Onobrychis biebersteinii* – *Geranietum ruprechtii* (злаково-бобово-разнотравный); 6. *Rhinanthes minoris* – *Securigeretum variaae* (злаково-вязельево-погремковый). Так как ценоф-

лора растительного сообщества является одним из важнейших его признаков (Миркин и др., 1989), нами проведены геоботанические описания и составлен список видов растений с указанием их экологической группы по отношению к условиям увлажнения (табл. 2). Названия видов приведены согласно базе данных The PlantList (2018).

Для исследуемых сообществ проективное покрытие (ОПП) травостоя составляет 90–100%, средняя высота травостоя составляет 40 см, число видов 37–51 на 100 м². В травостое преобладает (66%) разнотравье, злаки составляют 21%, бобовые – 13%. Среди видов разнотравья высоким обилием (6–50%) отличается погребок малый (*Rhinanthes minor* L.), однолетнее растение, полупаразит, засоряющий сенокосы. Из других видов разнотравья постоянно присутствуют *Ranunculus buhsei* L. и *Alchemilla retinervis* Buser. Из луговых злаков часто встречаются *Agrostis capillaris* L., *Bromus riparius* Rehm., *Festuca pratensis* Huds.; из бобовых – *Trifolium ambiguum* M. Bieb., *T. medium* L. и *Onobrychis biebersteinii* Sirj. (табл. 2).

В изученных луговых фитоценозах для подавляющей части видов (более 50%) характерно незначительное участие в сложении травостоя (ОПП < 5%). При сравнении травяных сообществ обнаружены в основном высокие коэффициенты сходства по Жаккару – 48–54%, что является показателем достаточной однородности ненарушенных фитоценозов. К единично встречаемым относятся такие виды, как *Cyanus cheiranthifolius* (Willd.) Sojak, *Centaurea salicifolia* M. Bieb., *Asyneuma campanuloides* (M. Bieb. ex Sims) Bornm., *Hypochaeris maculata* L., *Cephalaria acaulis* Steud. ex A.Rich., *Euphrasia pectinata* Ten., *Nepeta grandiflora* M. Bieb.

По обочинам грунтовой дороги, туристских троп развиты сообщества с участием видов растений, устойчивых к вытаптыванию – *Plantago media* L., *Alchemilla caucasica* Buser, *A. retinervis*, *Trifolium repens* L., *T. ambiguum*, *Poa annua* L. и некоторых других. Проективное покрытие травостоя в фитоценозе 3 (*Alchemilla retinervis* – *Trifolietum ambigui*) составляет 85–90%, число видов 19, средняя высота травостоя – 15–20 см.

Таблица 2. Список видов растений и экологическая характеристика луговых сообществ в ареале горно-луговых субальпийских почв Безенгийского участка Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника
Table 2. List of plant species and ecological characteristic of meadow phytocenoses in mountain-meadow subalpine soils on the Bezengi site of the Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve

Виды растений в фитоценозах	Экологическая группа	Номера описаний фитоценозов					
		1	2	3	4	5	6
<i>Achillea nigrescens</i> (E. Mey.) Rydb.	МК	+	+	1	+	+	+
<i>Agrostis capillaris</i> L.	М	1	2	–	1	2	1
<i>Alchemilla caucasica</i> Buser	МК	1	–	–	–	–	–
<i>Alchemilla retinervis</i> Buser	М	2	1	3	–	2	1
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	М	+	–	–	–	+	–
<i>Asyneuma campanuloides</i> (M.Bieb. ex Sims) Bornm.	М	+	+	–	–	–	–
<i>Betonica macrantha</i> C. Koch.	М	2	+	–	–	+	1
<i>Bromus riparius</i> Rehmman	КМ	2	1	–	+	+	2
<i>Bromus variegatus</i> M. Bieb.	КМ	1	1	+	+	1	2
<i>Bunias orientalis</i> L.	М	+	+	–	–	–	+
<i>Campanula glomerata</i> L.	КМ	+	–	+	–	+	–
<i>Carduus nutans</i> L.	КМ	–	–	+	–	–	–
<i>Centaurea salicifolia</i> M. Bieb.	М	+	–	–	–	+	+
<i>Cephalaria acaulis</i> Steud. ex A. Rich.	М	+	–	–	–	+	+
<i>Cerastium arvense</i> L.	М	+	1	–	–	–	–
<i>Cerinthe minor</i> L.	М	+	–	–	–	–	1
<i>Chaerophyllum aureum</i> L.	М	1	+	–	–	+	–
<i>Chaerophyllum bulbosum</i> L.	М	–	–	–	5	–	+
<i>Cruciata laevipes</i> Opiz	М	+	+	–	–	+	1
<i>Cyanus cheiranthifolius</i> (Willd.) Sojak	М	+	+	–	–	–	+
<i>Dactylis glomerata</i> L.	М	+	–	–	4	+	–
<i>Dasiphora fruticosa</i> (L.) Rydb.	М	–	–	+	–	–	–
<i>Delphinium dasycarpum</i> Steven ex DC.	М	1	2	–	–	+	+
<i>Delphinium schmalhauseni</i> L.	М	–	–	–	+	–	1
<i>Euphrasia pectinata</i> Ten.	М	–	+	–	–	+	1
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	М	1	+	–	–	2	–
<i>Festuca rubra</i> L.	М	1	–	–	–	1	+
<i>Festuca valesiaca</i> Schleich. ex Gaudin	МК	–	–	1	+	–	–
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	КМ	+	1	–	–	+	1
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Schult. & Schult.f.	М	+	+	–	–	+	+
<i>Heracleum chorodanum</i> (Hoffm.) DC.	М	–	–	–	+	–	+
<i>Hordeum brevisubulatum</i> (Trin.) Link	М	1	–	–	+	2	–
<i>Hypochaeris maculata</i> L.	МК	+	–	–	–	–	–
<i>Galium verum</i> L.	КМ	+	–	+	–	+	+
<i>Geranium ruprechtii</i> (Woronow) Grossh.	КМ	1	+	–	–	1	+
<i>Gladiolus communis</i> L.	М	+	1	+	–	1	1
<i>Lapsana communis</i> L.	М	1	–	–	–	–	+
<i>Lomelosia caucasica</i> (M.Bieb.) Greuter & Burdet	М	+	–	–	–	–	–
<i>Lotus corniculatus</i> L.	М	+	–	–	–	+	–
<i>Medicago falcata</i> L.	КМ	1	–	–	–	–	–
<i>Myosotis suaveolens</i> Waldst. & Kit. ex Willd.	М	+	+	+	–	+	–
<i>Nepeta grandiflora</i> M. Bieb.	М	–	+	–	–	–	–
<i>Nonea echioides</i> (L.) Roem. & Schult.	КМ	+	–	–	–	–	–
<i>Onobrychis biebersteinii</i> Sirj.	М	2	1	–	–	1	1
<i>Pastinaca armena</i> L.	М	+	+	–	–	1	+
<i>Persicaria alpina</i> (All.) H. Gross	М	1	2	–	–	1	1
<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	КМ	2	1	–	+	–	1
<i>Phleum pratense</i> L.	М	–	–	–	2	1	–
<i>Plantago media</i> L.	КМ	1	–	+	–	1	+
<i>Poa pratensis</i> L.	М	–	–	–	–	+	–
<i>Polygonum carneum</i> C. Koch	МК	1	+	+	+	–	+
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raesch.	М	–	–	+	–	–	–
<i>Primula veris</i> subsp. <i>macrocalyx</i> (Bunge) Lüdi	М	–	–	+	–	+	–
<i>Psephellus declinatus</i> (M. Bieb.) K. Koch	КМ	+	+	–	–	+	+
<i>Ranunculus buhsei</i> Boiss.	М	1	2	1	1	2	2
<i>Rhinanthus minor</i> L.	КМ	2	4	–	–	2	3
<i>Rostraria cristata</i> (L.) Tzvelev	МК	1	1	2	–	+	1
<i>Rumex acetosa</i> L.	М	–	+	–	–	+	–
<i>Salvia verticillata</i> L.	МК	+	+	–	–	1	1
<i>Scabiosa bippinnata</i> L.	КМ	–	–	+	–	–	+
<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	М	+	+	–	–	+	3
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke	М	+	+	–	+	1	+
<i>Thalictrum minus</i> L.	МК	–	+	–	–	+	1
<i>Tragopogon graminifolius</i> DC.	М	–	+	+	–	+	+
<i>Trifolium ambiguum</i> M. Bieb.	М	1	–	4	1	2	1
<i>Trifolium canescens</i> Willd.	М	–	–	–	–	+	–
<i>Trifolium medium</i> L.	М	2	1	–	–	1	–
<i>Trifolium repens</i> L.	М	1	–	–	–	1	–
<i>Urtica dioica</i> L.	М	–	–	–	1	–	–
<i>Veronica gentianoides</i> Vahl	М	–	+	–	+	–	–
<i>Vicia sativa</i> subsp. <i>nigra</i> (L.) Ehrh.	М	+	–	–	–	–	–
Площадь описания, м ²		100	100	100	100	100	100
Проективное покрытие, %		100	100	90	100	100	95
Высота травостоя, см		40	40	20	95	50	30
Число видов в описании		51	37	19	18	46	41

Примечание: Экологические группы по отношению к содержанию воды (Шенников, 1950): МК – мезоксерофиты, КМ – ксеромезофиты, М – мезофиты.

На территории Безенгийского участка заповедника выпас скота в настоящее время практически не наблюдается, однако его последствия сохраняются поблизости от брошенных животноводческих ферм и приуроченных к их окрестностям нитрофильных сообществ. Проективное покрытие травостоя в фитоценозе 4 (*Dactylidetum glomerati* – *Chaerophyllo bulbosi*) достигает 100%, средняя высота травостоя – 95 см. Сообщество маловидовое – 18 видов с участием *Chaerophyllum bulbosum* L., *Chaerophyllum aureum* L., *Dactylis glomerata* L., *Urtica dioica* L., *Rumex confertus* Willd. и др.

В экологическом спектре изученных сообществ доминируют мезофиты (М) (70%), ксеромезофиты (КМ) и мезоксерофиты (МК) составляют соответственно 19% и 11% от видового состава.

На основе данного списка проведены расчеты (Hartley, 1928; Shannon, 1948; Simpson, 1949; Pielou, 1975; Андреев, 2002), позволяющие выявить структурные и эколого-биологические особенности рассматриваемых сообществ, а также оценить уровень их разнообразия. Представленные в табл. 3 синэкологические и интегральные индексы отражают сбалансированность сообществ, высокое фитоценотическое и флористическое разнообразие сенокосных лугов и более низкое – сообществ нарушенных территорий (окрестности животноводческих ферм и обочины троп).

В целом отмечены высокие значения исследованных индексов, кроме индекса доминирования. Чувствительные к изменению структуры доминирования значения индексов Симпсона и Пиелу свидетельствуют о равномерном участии видов в сложении изученных сообществ. Индексы биоразнообразия Шеннона выше на ненарушенных лугах, где их значения близки к максимально возможным величинам для числа видов в фитоценозах (3.00–3.91) (Frontier, 1985). Несколько ниже значения этих показателей в окрестностях бывших животноводческих ферм и на обочинах троп. Сходную тенденцию демон-

стрируют индексы флористического разнообразия Хартли и индексы выравненности Пиелу. Доминирование (индекс Симпсона) сильнее выражено в антропогенно трансформированных сообществах по сравнению с естественными фитоценозами. Полученные данные близки к описанным в литературе для высокогорных лугов Центрального Кавказа (Залиханов и др., 2010).

Невысокие величины коэффициентов варьирования индексов Шеннона, Пиелу, Хартли (CV = 4.3–16.5%) отражают схожесть экологических условий формирования фитоценозов в ареале горно-луговой субальпийской почвы. Этот вывод подтверждается близкими величинами коэффициентов вариации рассчитанных интегральных индексов (CV = 10%). Интегральные индексы разнообразия, суммирующие относительные показатели, позволяют провести сравнительный анализ разнообразия растительных сообществ на исследуемых участках, а также оценить уровень их деградации. В табл. 3 показано, что маловидовые синантропные сообщества (фитоценозы 3 и 4) уступают ненарушенным сенокосным лугам по величине интегрального индекса, объединяющего все определяемые нами показатели разнообразия.

Дождевые черви

Дождевые черви, прямое и косвенное влияние которых на процессы гумификации общепризнано и хорошо изучено (Перель, 1979; Edwards & Bohlen, 1996; Стриганова, 1999; Vyzov et al., 2015), преобладают в биомассе почвенной мезофауны и представлены одним семейством – Lumbricidae. Как и в большинстве других высотных поясов Северного Кавказа, в летний период эта группа доминирует, составляя 56.7–96.7% от общей численности мезопедобионтов. Плотность люмбрицид наиболее часто колеблется в диапазоне 41–88 экз./м², биомасса – 8.8–28.8 г/м², максимальные зарегистрированные экстремумы (296 экз./м² и 101.5 г/м²) отмечены в почве под фитоценозом *Dactylidetum glomerati* – *Chaerophyllo bulbosi* (табл. 4).

Таблица 3. Синэкологические и интегральные индексы растительных сообществ в ареале горно-луговых субальпийских почв Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника

Table 3. Synecological and integral indices of plant communities in mountain-meadow subalpine soils area of the Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve

Фитоценоз	Индекс Шеннона	Индекс Симпсона	Индекс Пиелу	Индекс Хартли	Интегральный индекс, %
1	3.79	0.00	0.96	5.67	100
2	3.39	0.01	0.94	5.13	93
3	2.63	0.05	0.89	4.25	81
4	2.56	0.06	0.88	4.17	79
5	3.67	0.01	0.96	5.52	100
6	3.55	0.01	0.95	5.36	97
CV, %	16.4	–	4.3	13	10.0

Таблица 4. Видовой состав и численность (экз./м²) дождевых червей в горно-луговых субальпийских почвах Безенгийского участка Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника

Table 4. Species composition and numbers (specimens per m²) of earthworms in mountain-meadow subalpine soils on the Bezengi site of the Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve

№	Фитоценоз	Средняя численность видов дождевых червей						Общие показатели обилия дождевых червей		
		<i>Dendrobaena hortensis</i>	<i>Dendrobaena schmidtii</i>	<i>Dendrobaena octaedra</i>	<i>Dendrodriilus rubidus tenuis</i>	<i>Eisenia fetida</i>	<i>Lumbricus rubellus</i>	численность	биомасса	% от общей численности почвенной мезофауны
1	<i>Bromo riparii</i> – <i>Betonictum macranthae</i>	–	–	–	7 ± 2	–	81 ± 24	88 ± 39	26.4 ± 12.3	64.80 ± 7.1
2	<i>Agrostis capillaris</i> – <i>Rhinanthes minoris</i>	–	28 ± 8	–	19 ± 2	–	–	48 ± 7	18.8 ± 6.2	96.7 ± 3.7
3	<i>Alchemilla retinervis</i> – <i>Trifolium ambigui</i>	–	85 ± 22	–	–	–	–	85 ± 22	25.4 ± 4.5	63.2 ± 17.4
4	<i>Dactylidum glomerati</i> – <i>Chaerophyllum bulbosi</i>	–	75 ± 14	–	–	31 ± 10	–	134 ± 29	58.72 ± 9.9	75.5 ± 3.6
5	<i>Onobrychis biebersteinii</i> – <i>Geranium ruprechtii</i>	–	41 ± 14	–	–	–	–	41 ± 14	8.8 ± 3.2	56.7 ± 17.7
6	<i>Rhinanthus minoris</i> – <i>Securigera varia</i>	Един.	22 ± 4	8 ± 2	–	–	–	31 ± 6	24.8	68.0 ± 16.5

Видовой состав дождевых червей соответствует зональным условиям субальпийского пояса. Выявлено шесть видов: *Dendrobaena octaedra* (Savigny 1826), *D. hortensis* (Michaelsen 1890), *D. schmidtii* Michaelsen 1903, *Dendrodriilus rubidus tenuis* (Eisen 1874), *Eisenia fetida* (Savigny 1826), *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister 1843). Наиболее часто встречаются одно-двух-видовые сообщества, в значительном большинстве из которых преобладает *D. schmidtii* (в разных пробах 18.7–284.0 экз./м²), в более увлажненных местообитаниях отмечена высокая численность *E. fetida* и *L. rubellus*. В злаково-погремковом (*Agrostis capillaris* – *Rhinanthes minoris*) биогеоценозе наблюдалось содоминирование *D. schmidtii* и *De. rubidus tenuis*.

Для разных онтогенетических стадий *Dendrobaena octaedra* и *Dendrodriilus rubidus tenuis* ранее показано наличие комплекса адаптаций к отрицательным температурам (Берман и др., 2002; Мещерякова, Берман, 2014). Показателем устойчивости этих видов к низким температурам может служить их широкое распространение в Палеарктике за пределами рубежа 60° в.д. (Всеволодова-Перель, 1988). Вероятно, схожей является холодостойкость *D. schmidtii* – единственного вида, встречающегося вплоть до нивального пояса (Рапопорт, 2013). Распространение на Северном Кавказе трех видов – *D. schmidtii*, *D. octaedra* и *Dendrodriilus rubidus tenuis* может быть охарактеризовано как равнинно-высокогорное (собственно полизональное, или эвригипсное), эти виды встречаются на высотах свыше 2000 м н.у.м.

Lumbricus rubellus и *E. fetida* погибают при замораживании до -1 – -3°C (Мещерякова, Берман, 2014). Оба этих вида на Северном Кавказе более характерны для средних высотных поясов, однако отмечены и за пределами высотного преферендума (Рапопорт, 2013). На верхней границе распространения *L. rubellus* и *E. fetida* регистрируются на небольшом отдалении от пойменных и заболочиваемых почв на хорошо прогреваемых южных склонах и по днищам оврагов. Вероятно, схожая экологическая стратегия характеризует и *D. hortensis*. Это вид, обычный для Центральной, Западной и особенно Южной Европы (например, Перель, 1979; Csuzdi & Zicsi, 2003; Stojanović & Karaman, 2005; Csuzdi et al., 2006), из-за использования в вермикультурах в настоящее время распространен более широко. Одно из северных находений вида – антропогенные почвы архипелага Шпицберген (Coulson et al., 2013). На Северном Кавказе *D. hortensis* встречается редко, в основном в субальпийском поясе и поясе широколиственных лесов (Рапопорт, 2013).

Все отмеченные виды, за исключением экологически пластичного *D. schmidtii*, относятся к лесному комплексу. *D. octaedra* и *De. rubidus* характеризуются бореальным распространением, *D. hortensis*, *L. rubellus* и *E. fetida* – неморальные виды. Несмотря на общую ксерофитизацию восточно-северокавказского типа поясности (Соколов, Темботов, 1989), в субальпийском поясе обеспеченность влагой перестает быть лимитирующим фактором. Регистрация лесных видов в луговых сообществах связана с лучшей теплообеспеченностью открытых местообитаний су-

бальпийского пояса по сравнению с лесными. А мозаичное распространение почв с проточным или застойным типом заболачивания создает микростанции, в которых теплолюбивые виды дождевых червей, такие как *L. rubellus* и *E. fetida* переживают неблагоприятный зимний период (Рапопорт, 2013; Мещерякова, Берман, 2014).

Все виды являются первичными гумусообразователями и питаются слабо разложившимися частями растений, что хорошо согласуется с высокой гумусированностью горно-луговой субальпийской почвы. Из шести видов – три подстилочные (*D. octaedra*, *De. rubidus tenuis* и *D. hortensis*), а три вида – почвенно-подстилочные. К последней морфо-экологической группе, помимо *L. rubellus* и *E. fetida*, относится полиморфный *D. schmidtii*, у которого в бассейне р. Черек-Безенгийский отмечена только почвенно-подстилочная форма. Регистрация в субальпийском поясе подстилочных любрицид объясняется их относительно коротким жизненным циклом. Так, *De. rubidus tenuis*, по некоторым данным, способен достигать половой зрелости за 51 день (Dominguez & Edwards, 2011), *D. hortensis* – за 20 дней (Csuzdi & Zicsi, 2003), тогда как созревание почвенно-подстилочного *L. rubellus* в лабораторных условиях составляет 74–91 день, а продолжительность жизни – 120–170 дней (Dominguez & Edwards, 2011). В более холодном климате субальпийского пояса жизненный цикл почвенно-подстилочных видов не может быть завершен за один сезон. Период активной вегетации растений на высоте 1800 м н.у.м. составляет 108–166 дней, а продолжительность безморозного периода 172–182 дня (Почвы Кабардино-Балкарской АССР..., 1984). Обладая большей миграционной способностью, чем собственно почвенные виды, почвенно-подстилочные любрициды могут переживать отрицательные температуры по берегам незамерзающих ручьев и в скоплениях перегнивающих дернины и опада (Рапопорт, 2013).

Почва

Уровень биологической активности горно-луговых субальпийских почв заповедника обуславливают низкие температуры, обилие влаги, богатая луговая растительность, способствующие накоплению грубого кислого гуматно-фульватного гумуса (Фиапшев, 1996; Казеев и др., 2004; Казеев, 2009). Оценить уровень общей биологической активности почвы позволяет определение показателей содержания гумуса и ферментативной активности, отражающие интенсивность и направленность внутрипочвенных биохимических процессов (Звягинцев, 1978; Хазиев, 1982; Dick, 1997; Nannipieri et al., 2002; Казеев, Колесников, 2012; Bobulska et al., 2015; Li et al., 2018). Данные, характеризующие уровень биологической активности, а также кислотно-щелочные условия в гумусово-аккумулятивных горизонтах изученной почвы, представлены в табл. 5.

Величины pH_{KCl} указывают на то, что биохимические процессы, осуществляемые ферментами в горно-луговых субальпийских почвах, протекают при кислой реакции почвенного раствора. Необходимо отметить, что наблюдаемые кислотно-щелочные условия благоприятны для проявления инвертазной активности, действие остальных ферментов максимально при нейтральной или слабощелочной реакции (Абрамян, 1992).

Гумусово-аккумулятивные горизонты горно-луговых почв под различными растительными сообществами характеризуются высоким содержанием гумуса. Следует отметить, что содержание гумуса в почве нарушенных сообществ (6.1% и 6.6%) существенно ниже (на 37%), чем в сенокосных лугах (7.8–12.5%). Значительное пространственное варьирование ($CV = 28.8\%$) данного показателя, очевидно, связано как с ороклиматическими условиями, так и с антропогенной нагрузкой высокогорной зоны заповедника, что согласуется с данными других авторов (Казеев и др., 2004).

Таблица 5. Физико-химические и биологические показатели гумусово-аккумулятивных горизонтов (10–20 см) горно-луговых субальпийских почв Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника

Table 5. Physicochemical and biological parameters of humus-accumulative horizons (10–20 cm) of mountain-meadow subalpine soils in the Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve

Биогеоценоз	pH_{KCl}	Гумус, %	Инвертаза, мг глюкозы / 1 г. / 24 ч.	Фосфатаза, мг P_2O_5 / 100 г. / 1 ч.	Уреаза, мг NH_3 / 10 г. / 24 ч.	Каталаза, мл O_2 / 1 г. / 1 мин	Дегидрогеназа, / мг ТФФ 10 г. / 24 ч.
1	5.7	12.5	63	53.5	160	6.4	7.6
2	5.3	9.1	37.7	47.6	43	4.4	2.0
3	5.7	6.1	24	22.5	10	1.6	2.5
4	5.2	6.6	37	32	18	2.0	1.6
5	4.9	11.2	57	41.1	112	2.4	2.1
6	5.8	7.8	24.2	37.8	46	2.0	2.1
$M \pm m$	5.4 ± 0.2	9.1 ± 1.1	40.5 ± 7.3	39.1 ± 4.9	54.8 ± 23.2	2.5 ± 0.6	2.1 ± 0.2
CV, %	6.6	28.8	40.4	28.3	73.4	45.5	16.2

Примечание: $M \pm m$ – среднее значение, ошибка среднего; CV, % – коэффициент варьирования; ТФФ – трифенилформазан.

Активность изученных гидролитических ферментов, согласно оценочной шкалы (Гапонюк, Малахов, 1985), соответствует высокому (уреаза) и среднему (инвертаза, фосфатаза) уровням и тесно связана с содержанием органического вещества ($r = 0.8-0.9$). Как отмечают авторы (Звягинцев, 1978; Абрамян, 1992; Казеев и др., 2004), высокая активность гидролаз в ненасыщенных основаниях горно-луговых почвах обусловлена ионами H^+ , составляющими до 95% обменной кислотности. Наблюдаемый широкий диапазон активности гидролаз ($CV = 28.3-73.4\%$) можно объяснить сложным рельефом, оказывающим влияние на перераспределение влаги (Казеев и др., 2004). При исследовании субальпийских луговых биогеоценозов национального природного парка «Приэльбрусье» (Разумов, 1986) выявлено значительное варьирование влажности почв, связанное, по мнению автора, не только с гидроморфным режимом почв, но и с различным потреблением воды растениями, а также отличиями в содержании литомассы. В то же время температура почвы характеризуется относительно небольшой изменчивостью.

Интенсивность окислительно-восстановительных процессов в исследуемой почве характеризуют слабая активность каталазы (пределы 1.6–6.4 мл O_2) и очень слабая – дегидрогеназы (1.6–7.6 мг ТФФ). Инактивация каталазы и дегидрогеназы, очевидно, связана с уровнем кислотности субальпийской почвы. Следует отметить, что дегидрогеназная активность, играющая центральную роль в процессах разложения органического вещества, широко используется в качестве индикатора общей микробиологической активности почвы (Петерсон, 1967; Dick, 1997). Можно предположить, что наблюдаемая очень слабая каталитическая деятельность фермента отражает сниженную окислительную активность микроорганизмов в условиях высокогорья.

На рис. 2 показано, что суммарная относительная активность гидролаз значительно превышает таковую оксидоредуктаз (различие составляет в среднем 50%). Это свидетельствует о существенном преобладании гидролитических процессов в горно-луговых субальпийских почвах. На высокую гидролазную активность горно-луговых почв Кавказа указывают многие исследователи (Галстян, 1974; Абрамян, 1992; Казеев и др., 2003; Казеев, 2009).

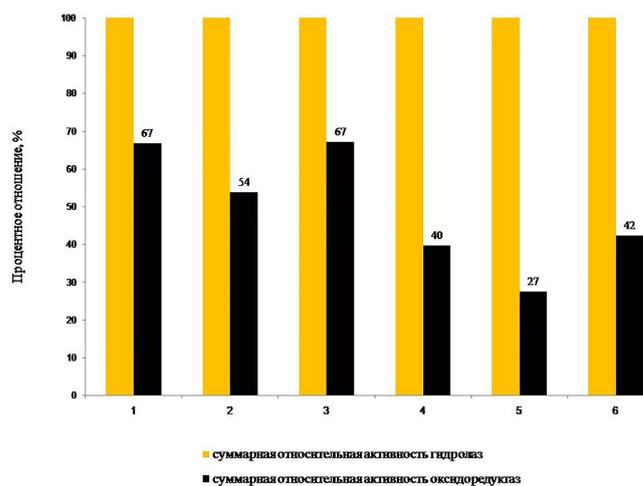


Рис. 2. Показатели суммарной относительной активности гидролаз и оксидоредуктаз горно-луговых субальпийских почв Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника. Фитоценозы: 1. *Bromo riparii* – *Betonictetum macranthae*; 2. *Agrostu capillaris* – *Rhinantheum minoris*; 3. *Alchemillo retinervis* – *Trifolietum ambigui*; 4. *Dactylidetum glomerati* – *Chaerophyllo bulbosi*; 5. *Onobrycho biebersteinii* – *Geranietum ruprechtii*; 6. *Rhinantho minoris* – *Securigeretum variaae*.

Fig. 2. Indices of summary relative hydrolase and oxidoreductase activity in mountain-meadow subalpine soils in the Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve. Phytocenoses: 1. *Bromo riparii* – *Betonictetum macranthae*; 2. *Agrostu capillaris* – *Rhinantheum minoris*; 3. *Alchemillo retinervis* – *Trifolietum ambigui*; 4. *Dactylidetum glomerati* – *Chaerophyllo bulbosi*; 5. *Onobrycho biebersteinii* – *Geranietum ruprechtii*; 6. *Rhinantho minoris* – *Securigeretum variaae*.

Для сравнения общего уровня биологической активности горно-луговых субальпийских почв под различными фитоценозами использовали показатели суммарной относительной биологической активности, рассчитанные путем суммирования относительных значений активности гидролаз, оксидоредуктаз и содержания гумуса (Вальков и др., 1999). На взаимосвязь уровня биологической активности и интегрального индекса биоразнообразия соответствующих луговых сообществ указывают данные, представленные на рис. 3. Фитоценоз 1 (*Bromo riparii* – *Betonictetum macranthae*) обладает максимальными величинами рассматриваемых показателей, которые приняты за 100%. Для почвы данного фитоценоза зарегистрированы наиболее высокие показатели содержания гумуса (12.5%) и активности ферментов: уреазы – 160.0 мг NH_3 , инвертазы – 63.0 мг глюкозы, фосфатазы – 53.5 мг P_2O_5 , каталазы – 6.43 мл O_2 , дегидрогеназы – 7.6 мг ТФФ.

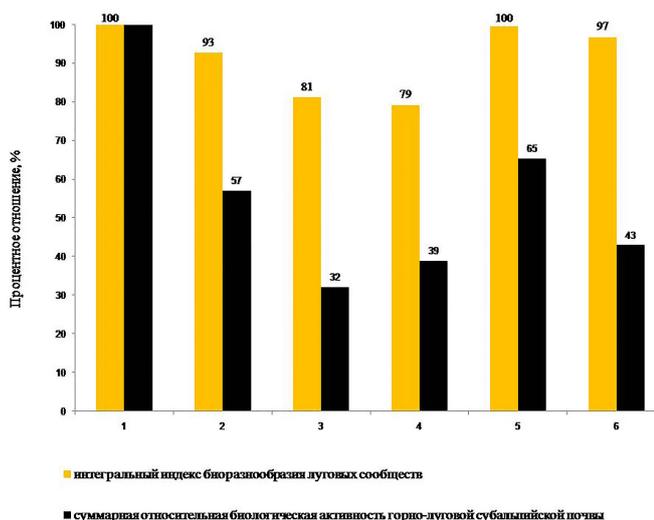


Рис. 3. Показатели суммарной относительной биологической активности горно-луговой субальпийской почвы и интегрального индекса биоразнообразия луговых сообществ Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника. Фитоценозы: 1. *Bromo riparii* – *Betonicotum macranthae*; 2. *Agrostu capillaris* – *Rhinantheum minoris*; 3. *Alchemillo retinervis* – *Trifolietum ambigui*; 4. *Dactylidetum glomerati* – *Chaerophyllo bulbosi*; 5. *Onobrycho Biebersteinii* – *Geranietum ruprechtii*; 6. *Rhinantho minoris* – *Securigeretum variae*.

Fig. 3. Indices of summary relative biological activity of mountain-meadow subalpine soil and integral indices of biodiversity in meadow phytocenoses in the Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve. Phytocenoses: 1. *Bromo riparii* – *Betonicotum macranthae*; 2. *Agrostu capillaris* – *Rhinantheum minoris*; 3. *Alchemillo retinervis* – *Trifolietum ambigui*; 4. *Dactylidetum glomerati* – *Chaerophyllo bulbosi*; 5. *Onobrycho Biebersteinii* – *Geranietum ruprechtii*; 6. *Rhinantho minoris* – *Securigeretum variae*.

В условиях нарушенных экосистем (фитоценозы 3 и 4) наблюдается снижение общей биологической активности почвы (в среднем на 46%) и интегрального индекса биоразнообразия (на 20%). Минимальные величины почвенных показателей отмечены для маловидового фитоценоза 3 (*Alchemillo retinervis* – *Trifolietum ambigui*): содержание гумуса 6.11%, активность уреазы – 10.0 мг NH₃, инвертазы – 24.0 мг глюкозы, фосфатазы – 22.5 мг P₂O₅, каталазы – 1.6 мл O₂, дегидрогеназы – 1.6 мг ТФФ.

Проведенные нами ранее комплексные исследования степных биогеоценозов в ареалах равнинных черноземов Кабардино-Балкарии (Улигова и др., 2016; Uligova et al., 2017) показали важную роль характера биотических сообществ в формировании биологических свойств почвы. Об этом свидетельствуют значения коэффициентов корреляции синэкологических индексов разнообразия степной растительности с активностью гидролитических ферментов (уреаза, фосфатаза, инвертаза), катализирую-

щих важнейшие биохимические процессы в черноземах ($r = 0.4–0.9$).

Следует отметить, что горно-луговые субальпийские почвы отличаются от черноземов степных биогеоценозов Кабардино-Балкарии по средним показателям активности ферментов. Гидролазная активность в среднем в два раза выше в условиях высокогорья, а оксидазная в три раза выше в почвах степной зоны (Улигова и др., 2016). Пространственная изменчивость биохимических показателей горно-луговых субальпийских почв превосходит таковую равнинных черноземов (CV в среднем составляет 46% против 24%), что может быть связано как с климатическими особенностями, так и сложным рельефом горных территорий (Онипченко и др., 1998).

В ряду исследованных биогеоценозов субальпийского пояса КБГВЗ также прослеживается сопряженный характер изменения интегрального индекса разнообразия растительности и суммарной относительной биологической активности горно-луговой субальпийской почвы. Коэффициенты корреляции отражают сильную связь между этими показателями ($r = 0.74$). Тесная сопряженность интегрального индекса разнообразия установлена также с суммарной гидролазной активностью ($r = 0.80$) и содержанием гумуса ($r = 0.86$). Наибольшие величины указанных параметров отмечены для фитоценозов (1, 2, 5, 6) с высоким видовым разнообразием. Тогда как в нарушенных экосистемах (3 и 4) эти показатели минимальны. Ранее нами показано (Uligova et al., 2017), что количественные и качественные характеристики растительных сообществ (число видов, относительное проективное покрытие, средняя высота травостоя) влияют на содержание почвенного органического вещества, уровни ферментативной и общей биологической активности. Так, для черноземов степной зоны Кабардино-Балкарии отмечена устойчивая положительная корреляция показателей ОПП травостоя и участия злаков с содержанием гумуса ($r = 0.7$).

Полученные данные согласуются с выводами других авторов (Хазиев, 1982; Nannipieri et al., 2002; Caldwell, 2005; Khaziev, 2011) и свидетельствуют о важной роли разнообразия биотических сообществ в формировании биологической активности почвы.

Заключение

В результате проведенных комплексных исследований дана характеристика современ-

ного эколого-биологического состояния основных компонентов высокогорных луговых биогеоценозов, сформировавшихся на Безенгийском участке КБГВЗ. Ороклиматические условия высокогорной зоны определяют экологические особенности растительности и почвенной мезофауны луговых биогеоценозов субальпийского пояса Черек-Безенгийского ущелья. Для среднетравных мезофильных сообществ (мезофиты составляют 70%) характерны черты ксероморфности – доля ксеромезофитов 20%, мезоксерофитов 10%. Величины синэкологических индексов и рассчитанных на их основе интегральных индексов отражают высокое фитоценотическое и флористическое разнообразие сенокосных лугов и более низкое – маловидовых сообществ нарушенных участков заповедника.

Дождевые черви, составляющие основную часть почвенной мезофауны, представлены шестью видами, питающимися на поверхности почвы, что хорошо согласуется с высокой гумусированностью горно-луговой субальпийской почвы, обусловленной деструкцией и минерализацией растительной массы в течение относительно короткого вегетационного периода. Распространение в субальпийском поясе лесных видов дождевых червей, смена их стадий обитания свидетельствуют о более комфортных температурных условиях луговых экосистем по сравнению с лесными и роли теплового баланса, как основного лимитирующего фактора, формирующего биотические сообщества.

Анализ активности биохимических процессов, лежащих в основе формирования и функционирования горно-луговой субальпийской почвы, показал, что преобладающими являются реакции гидролитического расщепления. Об этом свидетельствуют высокие и средние показатели активности гидролаз (уреаза, инвертаза, фосфатаза), слабый (каталаза) и очень слабый (дегидрогеназа) уровни – оксидоредуктаз. Установлена высокая степень взаимосвязи общего уровня биологической активности горно-луговой субальпийской почвы и составляющих ее показателей с интегральными индексами разнообразия луговых сообществ ($r = 0.74–0.86$). В условиях нарушенных экосистем наблюдается снижение общей биологической активности почвы (в среднем на 46%) и интегрального индекса биоразнообразия луговой растительности (на 20%). Это подтверждает важную роль разнообразия биотических сообществ в фор-

мировании биологической активности почвы и обеспечении устойчивого функционирования высокогорных луговых биогеоценозов.

Полученные данные могут служить основой мониторинговых исследований почвенно-растительного покрова, сохранение которого является необходимым условием поддержания биоразнообразия на территории КБГВЗ.

Литература

- Абрамян С.А. 1992. Изменение ферментативной активности почвы под влиянием естественных и антропогенных факторов // Почвоведение. №7. С. 39–45.
- Андреев А.В. 2002. Оценка биоразнообразия, мониторинг и экосети. Кишинев: ВІОТІСА. 167 с.
- Аринушкина Е.В. 1970. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ. 487 с.
- Ахмедова Г.М. 2018. Экологическая характеристика и охрана почв альпийских и субальпийских лугов Шхаддагского национального парка // Международный научно-исследовательский журнал. №3(69). С. 81–83.
- Берман Д.И., Мещерякова Е.Н., Алфимов А.В., Лейрих А.Н. 2002. Распространение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae, Oligochaeta), на севере Голарктики ограничено недостаточной морозостойкостью // Зоологический журнал. Т. 81(10). С. 1210–1221.
- Вальков В.Ф., Казеев К.Ш., Колесников С.И. 1999. Методология исследования биологической активности почв на примере Северного Кавказа // Научная мысль Кавказа. №1. С. 32–37.
- Волокитин М.П. 2007. О взаимосвязях почв и растительности на территории Национального природного парка «Чаваш Вармане» // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 9(1). С. 38–46.
- Волокитин М.П. 2012. Горно-луговые почвы Центрального Кавказа и влияние растительности на их формирование // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 14(5). С. 36–44.
- Всеволодова-Перель Т.С. 1988. Распространение дождевых червей на севере Палеарктики (в пределах СССР) // Биология почв Северной Европы. М.: Наука. С. 84–103.
- Всеволодова-Перель Т.С. 1997. Дождевые черви фауны России. М.: Наука. 102 с.
- Галстян А.Ш. 1974. Ферментативная активность почв Армении. Ереван: Айастан. 275 с.
- Гапонюк Э.И., Малахов С.В. 1985. Комплексная система показателей экологического мониторинга почв // Труды 4-го всесоюзного совещания «Миграция загрязняющих веществ в почвах и сопредельных средах». Обнинск: Гидрометеиздат. С. 3–10.
- Гиляров М.С. 1975. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука. С. 12–29.

- Добровольский Г.В. (ред.). 2012. Почвы заповедников и национальных парков Российской Федерации. М.: НИИ – Природа – «Инфосфера». 478 с.
- Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. 1990. Функции почв в биосфере и экосистемах (Экологическое значение почв). М.: Наука. 261 с.
- Добровольский Г.В., Чернов И.Ю. (ред.). 2011. Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК. 273 с.
- Егоров В.В., Иванова Е.Н., Фридланд В.М. 1977. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос. 224 с.
- Залиханов М.Ч., Коломыц Э.Г., Шарая Л.С., Цепкова Н.Л., Сурова Н.А. 2010. Высокогорная геоэкология в моделях. М.: Наука. 487 с.
- Звягинцев Д.Г. 1978. Биологическая активность почв и шкалы для оценки некоторых ее показателей // Почвоведение. №6. С. 48–54.
- Казеев К.Ш. 2009. Географические закономерности изменения ферментативной активности в почвах разных природных зон западной части Северного Кавказа // Почвы и растительный мир горных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 30–32.
- Казеев К.Ш., Колесников С.И. 2012. Биодиагностика почв: методология и методы исследований. Ростов-на-Дону: Изд-во Южного Федерального ун-та. 258 с.
- Казеев К.Ш., Овдиенко Р.В., Колесников С.И., Вальков В.Ф. 2003. Особенности распределения микроорганизмов в горно-луговых почвах Кавказского биосферного заповедника // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. №2. С. 82–84.
- Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф. 2004. Биология почв Юга России. Ростов-на-Дону: Изд-во ЦВВР. 350 с.
- Климатические данные городов по всему миру. 2015. Точка доступа: <https://ru.climate-data.org/>
- Красная книга Кабардино-Балкарской Республики / М.Ч. Залиханов (ред.). Нальчик: Печатный двор, 2018. 486 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
- Криволицкий Д.А. 1994. Почвенная фауна в экологическом мониторинге. М.: Наука. 270 с.
- Мещерякова Е.Н., Берман Д.И. 2014. Устойчивость к отрицательным температурам и географическое распространение дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*, *Moniligastridae*) // Зоологический журнал. Т. 93(1). С. 53–64.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука. 223 с.
- Молчанов Э.Н. (ред.). 1990. Почвенная карта Кабардино-Балкарской АССР. Новосибирск: Роскартография.
- Онипченко В.Г., Вертелина О.С., Макаров М.И. 1998. Пространственная гетерогенность высокогорных фитоценозов и свойств почвы // Почвоведение. №6. С. 689–695.
- Павлов В.Н., Онипченко В.Г., Елумеева Т.Г., Салпагаров А.Д. 2005. Экологические исследования высокогорий Тебердинского заповедника на современном этапе // Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. Вып. 30. С. 9–19.
- Перель Т.С. 1979. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука. 275 с.
- Петерсон Н.В. 1967. Дегидрогеназная активность в почве как проявление активности ее микрофлоры // Микробиология. Т. 36(3). С. 518–525.
- Поливанова Н.Н. 1990. Тебердинский заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Кавказа. М.: Мысль. С. 10–28.
- Портениер Н.Н. 1988. Флористические находки в бассейне р. Черек-Безенгийский (Северный Кавказ, КБАССР) // Ботанический журнал. Т. 73(2). С. 1756–1760.
- Почвы Кабардино-Балкарской АССР и рекомендации по их использованию. Нальчик: СевКавНИИгипрозем, 1984. 201 с.
- Разумов В.В. 1986. Вариабельность свойств почв в субальпийских биогеоценозах // Труды Высокогорного геофизического института. Вып. 64. С. 87–98.
- Разумов В.В., Портениер Н.Н., Махиев М.Т. 1990. Почвы стационара Безенги Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника // Высокогорные экосистемы под воздействием человека. Труды Высокогорного геофизического института. Вып. 79. С. 84–99.
- Рапопорт И.Б. 2008. Высотно-поясное распределение дождевых червей Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника (Центральный Кавказ) // Материалы XV Всероссийского совещания по почвенной зоологии. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 74–76.
- Рапопорт И.Б. 2012. Экология и хорология дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника (Центральный Кавказ) // Бюллетень МОИП. Т. 117(2). С. 65–71.
- Рапопорт И.Б. 2013. Высотное распределение дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в центральной части Северного Кавказа // Зоологический журнал. Вып. 92(1). С. 3–10.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. 1989. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Насекомоядные. М.: Наука. 547 с.
- Стриганова Б.Р. 1999. Структура и функции сообществ почвообитающих животных // Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: ГЕОС. С. 135–143.
- Улигова Т.С., Горобцова О.Н., Цепкова Н.Л., Рапопорт И.Б., Гедгафова Ф.В., Темботов Р.Х. 2016. Эколого-биологическая характеристика естественных степных биогеоценозов Центрального Кавказа (терский вариант поясности, Кабардино-Балкария) // Поволжский экологический журнал. №3. С. 330–340.
- Фиашев Б.Х. 1996. Высокогорные почвы центральной части Северного Кавказа (Кабардино-Балка-

- рия и сопредельные территории). Нальчик: Изд-во КБГСХА. 135 с.
- Хазиев Ф.Х. 1982. Системно-экологический анализ ферментативной активности почв. М.: Наука. 203 с.
- Цепкова Н.Л. 2007. Антропогенная динамика высокогорных лугов Центрального Кавказа // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 9(4). С. 919–925.
- Цепкова Н.Л. 2011. Луговые сообщества в Черек-Безенгийском ущелье (Кабардино-Балкарский государственный высокогорный заповедник // Известия Кабардино-Балкарского научного центра РАН. №6. С. 57–64.
- Цепкова Н.Л. 2016. К синтаксономии мезофильных лугов Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии) // Известия Уфимского научного центра РАН. №4. С. 62–68.
- Шенников А.П. 1950. Экология растений. М.: Советская наука. 375 с.
- Шагапсоев С.Х., Киржинов Г.Х. 2006. Флора Кабардино-Балкарского высокогорного государственного заповедника и ее анализ. Нальчик: Эльбрус. 245 с.
- Akatov P.V. 2009. Changes in the upper limits of tree species distribution in the Western Caucasus (Belaya River basin) related to recent climate warming // Russian Journal of Ecology. Vol. 40(1). P. 33–38. DOI: 10.1134/S1067413609010056
- Anthelme F., Grossi J., Brun J., Didier L. 2001. Consequences of green alder expansion on vegetation changes and arthropod communities removal in the northern French Alps // Forest Ecology and Management. Vol. 145(1–2). P. 57–65. DOI: 10.1016/S0378-1127(00)00574-0
- Bernier N., Gillet F. 2012. Structural relationships among vegetation, soil fauna and humus form in a subalpine forest ecosystem: a Hierarchical Multiple Factor Analysis (HMFA) // Pedobiologia. Vol. 55(6). P. 321–334. DOI: 10.1016/j.pedobi.2012.06.004
- Bobulska L., Fazekasova D., Angelovicova L., Kotorova D. 2015. Impact of ecological and conventional farming systems on chemical and biological soil quality indices in a cold mountain climate in Slovakia // Biological Agriculture and Horticulture. Vol. 31(3). P. 205–218. DOI: 10.1080/01448765.2014.1002537
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien-New-York: Springer Verlag. 865 p.
- Bukowski M. 2009. Dynamika zarastania polan tatrzańskich. Długookresowe zmiany w przyrodzie i użytkowaniu TPN. Zakopane: Wydawnictwa Tatrzańskiego Parku Narodowego. P. 15–32.
- Byers A. 2005. Contemporary human impacts on alpine ecosystems in the Sagarmatha (Mt. Everest) National Park, Khumbu, Nepal // Annals of the Association of American Geographers. Vol. 95(1). P. 112–140. DOI: 10.1111/j.1467-8306.2005.00452.x
- Byzov B.A., Tikhonov V.V., Nechitailo T.Yu., Demin V.V., Zvyagintsev D.G. 2015. Taxonomic composition and physiological and biochemical properties of bacteria in the digestive tracts of earthworms // Eurasian Soil Science. Vol. 48(3). P. 268–275. DOI: 10.1134/S1064229315030035
- Caldwell B.A. 2005. Enzyme activities as a component of soil biodiversity: A review // Pedobiologia. Vol. 49(6). P. 637–644. DOI: 10.1016/j.pedobi.2005.06.003
- Coulson S.J., Fjellberg A., Gwiazdowicz D.J., Lebedeva N.V., Melekhina E.N., Solhøy T., Erséus C., Maraldo K., Miko L., Schatz H., Schmelz R.M., Søli G., Stur E. 2013. The invertebrate fauna of anthropogenic soils in the High Arctic settlement of Barentsburg; Svalbard // Polar Research. Vol. 32. Art. 19273. DOI: 10.3402/polar.v32i0.19273
- Csuzdi Cs., Zicsi, A. 2003. Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta; Lumbricidae). Budapest: Hungarian Natural History Museum. 271 p.
- Csuzdi Cs., Zicsi A., Misirlioğlu M. 2006. An annotated checklist of the earthworm fauna of Turkey (Oligochaeta: Lumbricidae) // Zootaxa. Vol. 1175(1). P. 1–29. DOI: 10.11646/zootaxa.1175.1.1
- Dick R.P. 1997. Soil enzyme activities as integrative indicators of soil health // Biological indicators of soil health / C.E. Pankhurst, B.M. Doube, V.V. Gupta (Eds.). CAB International. P. 121–156.
- Dominguez J, Edwards C.A. 2011. Relationship between composting and vermicomposting // Vermiculture Technology – Earthworms, Organic Wastes, and Environmental Management / C.A. Edwards, N.Q. Arancon, R. Sherman (Eds.). Boca Raton: CRC Press. P. 27–40.
- Edwards C.A., Bohlen P.J. 1996. Biology and Ecology of Earthworms. London: Chapman and Hall. 426 p.
- Frontier S. 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems // Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. Vol. 23. P. 253–312.
- Gebremedihin K.M., Birhane E., Tadesse T., Gbrewahid H. 2018. Restoration of degraded drylands through exclosures enhancing woody species diversity and soil nutrients in the highlands of Tigray, Northern Ethiopia // Nature Conservation Research. Vol. 3(1). P. 1–20. DOI: 10.24189/ncr.2018.001
- Hartley R.V.L. 1928. Transmission of information // Bell System Technical Journal. Vol. 7(3). P. 535–563. DOI: 10.1002/j.1538-7305.1928.tb01236.x
- Jaccard P. 1901. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines // Bulletin de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles. Vol. 37. P. 547–549.
- Kelemen A., Török P., Valkó O., Deák B., Miglécz T., Tóth K., Ölvedi T., Tóthmérész B. 2014. Sustaining recovered grasslands is not likely without proper management: vegetation changes and largescale evidences after cessation of mowing // Biodiversity and Conservation. Vol. 23(3). P. 741–751. DOI 10.1007/s10531-014-0631-8

- Khaziev F.Kh. 2011. Soil and biodiversity // Russian Journal of Ecology. Vol. 42(3). P. 199–204. DOI: 10.1134/S1067413611030088
- Kizilova A.K., Stepanov A.L., Makarov M.I. 2006. Biological activity of alpine mountain-meadow soils in the Teberda Reserve // Eurasian Soil Science. Vol. 39(1). P. 67–70. DOI: 10.1134/S1064229306010091
- Komac B., Domenech M., Fanlo R. 2014. Effects of grazing on plant species diversity and pasture quality in subalpine grasslands in the eastern Pyrenees (Andorra): implications for conservation // Journal for Nature Conservation. Vol. 22(3). P. 247–255. DOI: 10.1016/j.jnc.2014.01.005
- Koptsik S.V., Koptsik G.N., Livantsova S.Yu., Berezina N.A., Vakhrameeva M.G. 2003. Analysis of the Relationship between Soil and Vegetation in Forest Biogeocenoses by the Principal Component Method // Russian Journal of Ecology. Vol. 34(1). P. 34–42. DOI: 10.1023/A:1021862921242
- Korzeniak J. 2009. Murawy bliźniczkowe w Bieszczadzkiem Parku narodowym – ocena stanu zachowania siedliska i zmian składu gatunkowego zbiorowisk // Roczniki Bieszczadzki. Vol. 17. P. 217–242.
- Li W., Zhang R., Liu S., Li W., Li J., Zhou H., Knops J. 2018. Effect of loss of plant functional group and simulated nitrogen deposition on subalpine ecosystem properties on the Tibetan Plateau // Science of the Total Environment. Vol. 631–632. P. 289–297. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.02.287
- Lochon I., Colace M., Devaux C., Grigulis K., Rettinger R., Lavorel S. 2018. Taxonomic and functional facets of the resilience to management of mown subalpine grasslands // Applied Vegetation Science. Vol. 21(4). P. 636–646. DOI: 10.1111/avsc.12392
- Nannipieri P., Kandeler E., Ruggiero P. 2002. Enzyme activities and microbiological and biochemical processes in soil // Enzymes in the Environment / R.G. Burns, R.P. Dick (Eds.). New York: CRC Press. P. 1–34.
- Niedrist G., Tasser E., Bertoldi G., Chiesa S.D., Obojes N., Egarter-Vigl L., Tappeiner U. 2016. Down to future: Transplanted mountain meadows react with increasing phytomass or shifting species composition // Flora. Vol. 224. P. 172–182. DOI: 10.1016/j.flora.2016.07.013
- Onipchenko V.G., Thompson K. 2002. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Vol. 130. Zürich: Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübél. 168 p.
- Pickering C.M., Barros A. 2015. Using functional traits to assess the resistance of subalpine grassland to trampling by mountain biking and hiking // Journal of Environmental Management. Vol. 164. P. 129–136. DOI: 10.1016/j.jenvman.2015.07.003
- Pielou E.C. 1975. Ecological Diversity. New York: John Wiley and Sons. 165 p.
- Shannon C.E. 1948. A Mathematical Theory of Communication // Bell System Technical Journal. Vol. 27(3). P. 379–423. DOI: 10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x
- Schmidt A.N., Li Y.X., Tang Y. 2017. Unintended side effects of conservation: a case study of changing land use in Jiuzhaigou Sichuan, China // Mountain Research and Development. Vol. 37(1). P. 56–65.
- Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity // Nature. Vol. 163. P. 688. DOI: 10.1038/163688a0
- Stojanović M., Karaman S. 2005. Further contribution to knowledge of the earthworm of Šumadija (Serbia) // Archives of Biological Sciences. Belgrade. Vol. 57(2). P. 127–132. DOI: 10.2298/ABS0502127S
- Striganova B.R., Emets V.M., Starodubtseva E.A., Emets N.S. 2001. The recent trend of the biodiversity dynamic of biotic communities in forest-steppe oak forests // Biology Bulletin. Vol. 28(5). P. 508–516. DOI: 10.1023/A:1016752429044
- Syers J.K., Springett J.A. 1984. Earthworms and soil fertility // Plant and Soil. Vol. 76(1). P. 93–104. DOI: 10.1007/BF02205570
- The PlantList. 2018. The PlantList. Version 1.1. Available from <http://www.theplantlist.org/>
- Theurillat J.P., Felber F., Geissler P., Gobat J.M., Fierz M., Fischlin A., Kupfer P., Schlusser A., Velutti C., Zhao G.F. 1998. Sensitivity of Plant and Soils Ecosystems of the Alps to Climate Change // Views from the Alps: Regional Perspectives on Climate Change / P. Cebon, U. Dahinden, H. Davies, D. Imboden, C. Jaeger (Eds.). Cambridge: MIT Press. P. 225–308.
- Uligova T.S., Gorobtsova O.N., Tsepikova N.L., Rapoport I.B., Gedgafova F.V., Tembotov R.Kh. 2017. Ecological and biological studies in the haplic chernozems pacnic soils area in the Central Caucasus (Kabardino-Balkaria) // Biological Communications. Vol. 62(4). P. 244–255. DOI: 10.21638/11701/spbu03.403

References

- Abramyan S. 1992. Changes in the enzymatic activity of the soil under the influence of natural and anthropogenic factors. *Pochvovedenie* 7: 39–45. [In Russian]
- Akatov P.V. 2009. Changes in the upper limits of tree species distribution in the Western Caucasus (Belaya River basin) related to recent climate warming. *Russian Journal of Ecology* 40(1): 33–38. DOI: 10.1134/S1067413609010056
- Akhmedova G.M. 2018. Ecological characteristics and protection of soils of alpine and subalpine meadows of Shahdag National Park. *International Research Journal* 3(69): 81–83. [In Russian]
- Andreev A.V. 2002. *Assessment of biodiversity, monitoring and econets*. Kishinev: BIOTICA. 167 p. [In Russian]
- Anthelme F., Grossi J., Brun J., Didier L. 2001. Consequences of green alder expansion on vegetation changes and arthropod communities removal in the northern French Alps. *Forest Ecology and Management* 145(1–2): 57–65. DOI: 10.1016/S0378-1127(00)00574-0

- Arinushkina E.B. 1970. *Guide to soil chemical analysis*. Moscow: Moscow State University. 487 p. [In Russian]
- Berman D.I., Meshcheryakova E.N., Alfimov A.V., Leirikh A.N. 2002. Distribution of the earthworm *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae, Oligochaeta) in the northern holarctic is restricted by its insufficient freeze tolerance. *Zoologicheskii Zhurnal* 81(10): 1210–1221. [In Russian]
- Bernier N., Gillet F. 2012. Structural relationships among vegetation, soil fauna and humus form in a subalpine forest ecosystem: a Hierarchical Multiple Factor Analysis (HMFA). *Pedobiologia* 55(6): 321–334. DOI: 10.1016/j.pedobi.2012.06.004
- Bobulska L., Fazekasova D., Angelovicova L., Kotorova D. 2015. Impact of ecological and conventional farming systems on chemical and biological soil quality indices in a cold mountain climate in Slovakia. *Biological Agriculture & Horticulture* 31(3): 205–218. DOI: 10.1080/01448765.2014.1002537
- Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3 Aufl. Wien-New-York: Springer Verlag. 865 p.
- Bukowski M. 2009. *Dynamika zarastania polan tatrzańskich. Długookresowe zmiany w przyrodzie i użytkowaniu TPN*. Zakopane: Wydawnictwa Tatrzańskiego Parku Narodowego. P. 15–32.
- Byers A. 2005. Contemporary human impacts on alpine ecosystems in the Sagarmatha (Mt. Everest) National Park, Khumbu, Nepal. *Annals of the Association of American Geographers* 95(1): 112–140. DOI: 10.1111/j.1467-8306.2005.00452.x
- Byzov B.A., Tikhonov V.V., Nechitailo T.Yu., Demin V.V., Zvyagintsev D.G. 2015. Taxonomic composition and physiological and biochemical properties of bacteria in the digestive tracts of earthworms. *Eurasian Soil Science* 48(3): 268–275. DOI: 10.1134/S1064229315030035
- Caldwell B.A. 2005. Enzyme activities as a component of soil biodiversity: A review. *Pedobiologia* 49(6): 637–644. DOI: 10.1016/j.pedobi.2005.06.003
- Climate data of cities around the world. 2015. Available from: <https://ru.climate-data.org/>
- Coulson S.J., Fjellberg A., Gwiazdowicz D.J., Lebedeva N.V., Melekhina E.N., Solhøy T., Erséus C., Maraldo K., Miko L., Schatz H., Schmelz R.M., Søli G., Stur E. 2013. The invertebrate fauna of anthropogenic soils in the High Arctic settlement of Barentsburg; Svalbard. *Polar Research* 32: 19273. DOI: 10.3402/polar.v32i0.19273
- Csuzdi Cs., Zicsi A. 2003. *Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta; Lumbricidae)*. Budapest: Hungarian Natural History Museum. 271 p.
- Csuzdi Cs., Zicsi A., Misirlioglu M. 2006. An annotated checklist of the earthworm fauna of Turkey (Oligochaeta: Lumbricidae). *Zootaxa* 1175(1): 1–29. DOI: 10.11646/zootaxa.1175.1.1
- Dick R.P. 1997. Soil enzyme activities as integrative indicators of soil health. In: Pankhurst C.E., Doube B.M., Gupta V.V. (Eds.): *Biological indicators of soil health*. CAB International. P. 121–156.
- Dobrovolskiy G.V., Nikitin E.D. 1990. *Soil functions in biosphere and ecosystems (Ecological significance of soils)*. Moscow: Nauka. 261 p. [In Russian]
- Dobrovolskiy G.V., Chernov I.U. (Eds). 2011. *Role of soil in formation and conservation of biological diversity*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 273 p. [In Russian]
- Dobrovolskiy G.V. (Ed.). 2012. *Soils of reserves and national parks of Russian Federation*. Moscow: NIA-Nature – InfoSphere. 478 p. [In Russian]
- Dominguez J., Edwards C.A. 2011. Relationship between composting and vermicomposting. In: Edwards C.A., Arancon N.Q., Sherman R. (Eds.): *Vermiculture Technology – Earthworms, Organic Wastes, and Environmental Management*. Boca Raton: CRC Press. P. 27–40.
- Edwards C.A., Bohlen P.J. 1996. *Biology and Ecology of Earthworms*. London: Chapman and Hall. 426 p.
- Egorov V.V., Ivanova E.N., Fridland V.M. 1977. *Classification and diagnostics of soils of the USSR*. Moscow: Kolos. 224 p. [In Russian]
- Fiapshev B.Kh. 1996. *Alpine soils in the central part of the North Caucasus (Kabardino-Balkaria and adjacent territories)*. Nalchik: Publishing House of Kabardino-Balkari State Agricultural Academy. 135 p. [In Russian]
- Frontier S. 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 23: 253–312.
- Galstyan A.Sh. 1974. *Enzymatic activity of soils in Armenia*. Yerevan: Aiastan. 275 p. [In Russian]
- Gaponyuk E.I., Malakhov S.V. 1985. Complex system of indicators of soil ecological monitoring. In: *Proceedings of 4th All-Union Conference*. Obninsk: Gidrometeoizdat. P. 3–10. [In Russian]
- Gebremedihin K.M., Birhane E., Tadesse T., Gbrehwahid H. 2018. Restoration of degraded drylands through exclosures enhancing woody species diversity and soil nutrients in the highlands of Tigray, Northern Ethiopia. *Nature Conservation Research* 3(1): 1–20. DOI: 10.24189/ncr.2018.001
- Gilyarov M.S. 1975. Consideration of large soil invertebrates (mesofauna). In: *Methods of soil-zoological studies*. Moscow: Nauka. P. 12–29. [In Russian]
- Jaccard P. 1901. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines. *Bulletin de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles* 37: 547–549.
- Hartley R.V.L. 1928. Transmission of information. *Bell System Technical Journal* 7(3): 535–563. DOI: 10.1002/j.1538-7305.1928.tb01236.x
- Kazeev K.Sh. 2009. Geographical regularities of enzymatic activity changes in soils of different natural zones of the Western part of the North Caucasus. In: *Soil and flora of mountain areas*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 30–32. [In Russian]
- Kazeev K.Sh., Kolesnikov S.I. 2012. *Biological diagnostics of soils: methodology and research methods*. Rostov-

- on-Don: Publisher of Southern Federal University. 258 p. [In Russian]
- Kazeev K.Sh., Kolesnikov S.I., Valkov V.F. 2004. *Biology of soils of Southern Russia*. Rostov-on-Don: Centre of Valeology of Russian Higher Education Institutions. 350 p. [In Russian]
- Kazeev K.Sh., Ovdienko R.V., Kolesnikov S.I., Valkov V.F. 2003. Features of distribution of microorganisms in mountain-meadow soils of the Caucasian Biosphere Reserve. *University News. North-Caucasian Region. Natural Sciences Series 2*: 82–84. [In Russian]
- Kelemen A., Török P., Valkó O., Deák B., Migléc T., Tóth K., Ölvedi T., Tóthmérész B. 2014. Sustaining recovered grasslands is not likely without proper management: vegetation changes and largescale evidences after cessation of mowing. *Biodiversity and Conservation* 23(3): 741–751. DOI 10.1007/s10531-014-0631-8
- Khaziev F.Kh. 1982. *Systematic-ecological analysis of enzymatic activity of soils*. Moscow: Nauka. 203 p. [In Russian]
- Khaziev F.Kh. 2011. Soil and biodiversity. *Russian Journal of Ecology* 42(3): 199–204. DOI: 10.1134/S1067413611030088
- Kizilova A.K., Stepanov A.L., Makarov M.I. 2006. Biological activity of alpine mountain-meadow soils in the Teberda Reserve. *Eurasian Soil Science* 39(1): 67–70. DOI: 10.1134/S1064229306010091
- Komac B., Domenech M., Fanlo R. 2014. Effects of grazing on plant species diversity and pasture quality in subalpine grasslands in the eastern Pyrenees (Andorra): implications for conservation. *Journal for Nature Conservation* 22(3): 247–255. DOI: 10.1016/j.jnc.2014.01.005
- Koptsik S.V., Koptsik G.N., Livantsova S.Yu., Berezina N.A., Vakhrameeva M.G. 2003. Analysis of the Relationship between Soil and Vegetation in Forest Biogeocenoses by the Principal Component Method. *Russian Journal of Ecology* 34(1): 34–42. DOI: 10.1023/A:1021862921242
- Korzeniak J. 2009. Murawy bliźniczkowe w Bieszczadzkiem Parku narodowym – ocena stanu zachowania siedliska i zmian składu gatunkowego zbiorowisk. *Roczniki Bieszczadzki* 17: 217–242.
- Krivolutskiy D.A. 1994. *Mesofauna in ecological monitoring*. Moscow: Nauka. 269 p. [In Russian]
- Li W., Zhang R., Liu S., Li W., Li J., Zhou H., Knops J. 2018. Effect of loss of plant functional group and simulated nitrogen deposition on subalpine ecosystem properties on the Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment* 631–632: 289–297. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.02.287
- Lochon I., Colace M., Devaux C., Grigulis K., Rettinger R., Lavorel S. 2018. Taxonomic and functional facets of the resilience to management of mown subalpine grasslands. *Applied Vegetation Science* 21(4): 636–646. DOI: 10.1111/avsc.12392
- Meshcheryakova E.N., Berman D.I. 2014. The cold hardness and geographic distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae). *Zoologicheskii Zhurnal* 93(1): 53–64. [In Russian]
- Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G. 1989. *Dictionary of definitions and terms of current phytocenology*. Moscow: Nauka. 223 p. [In Russian]
- Molchanov E.N. (Ed.). 1990. *Soil map of Kabardino-Balkaria ASSR*. Novosibirsk: Roskartografia.
- Nannipieri P., Kandeler E., Ruggiero P. 2002. Enzyme activities and microbiological and biochemical processes in soil. In: R.G. Burns, R.P. Dick, M. Dekker (Eds.): *Enzymes in the Environment*. New York: CRC Press. P. 1–34.
- Niedrist G., Tasser E., Bertoldi G., Chiesa S.D., Obojes N., Egarter-Vigl L., Tappeiner U. 2016. Down to future: Transplanted mountain meadows react with increasing phytomass or shifting species composition. *Flora* 224: 172–182. DOI: 10.1016/j.flora.2016.07.013
- Onipchenko V.G., Vertelina O.S., Makarov M.I. 1998. Spatial heterogeneity of high altitude phytocenoses and soil properties. *Pochvovedenie* 6: 689–695. [In Russian]
- Onipchenko V.G., Thompson K. 2002. *Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus*. Vol. 130. Zürich: Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübel. 168 p.
- Pavlov V.N., Onipchenko V.G., Lomaeva T.G., Salpagarov A.D. 2005. Environmental studies mountains of the Teberda Nature Reserve at the present stage. *Proceedings of the Teberda State Biosphere Reserve* 30: 9–19. [In Russian]
- Perel T.S. 1979. *Range and regularities in the distribution of the earthworms of the USSR*. Moscow: Nauka. 272 p. [In Russian]
- Peterson N.B. 1967. The soil dehydrogenase activity as an action of its microflora activity. *Microbiology* 36(3): 518–525. [In Russian]
- Pickering C.M., Barros A. 2015. Using functional traits to assess the resistance of subalpine grassland to trampling by mountain biking and hiking. *Journal of Environmental Management* 164: 129–136. DOI: 10.1016/j.jenvman.2015.07.003
- Pielou E.C. 1975. *Ecological Diversity*. New York: John Wiley and Sons. 165 p.
- Polivanova N.N. 1990. Teberda Reserve. In: *Reserves of the USSR. Nature Reserves of the Caucasus*. Moscow: Mysl. P. 10–28. [In Russian]
- Portenier N.N. 1988. Floristic finds in the Cherek-Bezengi river basin (North Caucasus, KBASSR). *Botanicheskii Zhurnal* 73(2): 1756–1760. [In Russian]
- Rapoport I.B. 2008. High-zone distribution of earthworms of the Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve (Central Caucasus). In: *Proceedings of 15th All-Union Conference on Soil Zoology*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. P. 74–76. [In Russian]
- Rapoport I.B. 2012. Ecology and horology of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) of Kabardino-Balkaria

- State High-Mountain Reserve (Central Caucasus). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists* 117(2): 65–71. [In Russian]
- Rapoport I.B. 2013. Vertical distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the central part of the North Caucasus. *Zoologicheskii Zhurnal* 92(1): 3–10. [In Russian]
- Razumov V.V. 1986. Variability of soil properties in subalpine ecosystems. *Proceedings of the High-Mountain Geophysical Institute* 64: 87–98. [In Russian]
- Razumov V.V., Portenier N.N., Makhiev M.T. 1990. Soil of Bezengi camp in Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve. In: *Alpine ecosystem under human influence. Proceedings of the High-Mountain Geophysical Institute* 79: 84–99. [In Russian]
- Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi). Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2008. 855 p. [In Russian]
- Schmidt A.N., Li Y.X., Tang Y. 2017. Unintended side effects of conservation: a case study of changing land use in Jiuzhaigou Sichuan, China. *Mountain Research and Development* 37(1): 56–65.
- Shannon C.E. 1948. A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal* 27(3): 379–423. DOI: 10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x
- Shennikov A.P. 1950. *Plant ecology*. Moscow: Sovetskaya Nauka. 375 p. [In Russian]
- Shkhagapsoev S.Kh., Kirginov G.Kh. 2006. *Flora of the Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve and its analysis*. Nalchik: Elbrus. 245 p. [In Russian]
- Simpson E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688. DOI: 10.1038/163688a0
- Soils of Kabardino-Balkaria ASSR and recommendations for their use. Nalchik: SevKavNIIGiprozem, 1984. 201 p. [In Russian]
- Sokolov V.E., Tembotov A.K. 1989. *Vertebrates of the Caucasus. Mammals. Insectivores*. Moscow: Nauka. 547 p. [In Russian]
- Stojanović M., Karaman S. 2005. Further contribution to knowledge of the earthworm of Šumadija (Serbia). *Archives of Biological Sciences* 57(2): 127–132. DOI: 10.2298/ABS0502127S
- Striganova B.R. 1999. The structure and functions of soil animal populations. In: *The structure-functional role of soil in biosphere*. Moscow: GEOS. P. 135–143. [In Russian]
- Striganova B.R., Emets V.M., Starodubtseva E.A., Emets N.S. 2001. The recent trend of the biodiversity dynamic of biotic communities in forest-steppe oak forests. *Biology Bulletin* 28(5): 508–516. DOI: 10.1023/A:1016752429044
- Syers J.K., Springett J.A. 1984. Earthworms and soil fertility. *Plant and Soil* 76(1): 93–104. DOI: 10.1007/BF02205570
- Theurillat J.P., Felber F., Geissler P., Gobat J.M., Fierz M., Fischlin A., Kupfer P., Schlusser A., Velutti C., Zhao G.F. 1998. Sensitivity of Plant and Soils Ecosystems of the Alps to Climate Change. In: Cebon P., Dahinden U., Davies H., Imboden D., Jaeger C. (Eds.): *Views from the Alps: Regional Perspectives on Climate Change*. Cambridge: MIT Press. P. 225–308.
- The PlantList. 2018. *The PlantList. Version 1.1*. Available from: <http://www.theplantlist.org/>
- Tsepkova N.L. 2007. Anthropogenic dynamic of high mountain meadows of the Central Caucasus. *Proceedings of the Samara Scientific Centre of RAS* 9(4): 919–925. [In Russian]
- Tsepkova N.L. 2011. Meadow communities in Cherek-Bezengi canyon (Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve). *Proceedings of the Kabardino-Balkaria Scientific Centre of RAS* 6: 57–64. [In Russian]
- Tsepkova N.L. 2016. The syntaxonomy of the mesophilous meadows of the Central Caucasus (within the Kabardino-Balkaria Republic). *Proceedings of the Ural Scientific Centre of RAS* 4: 62–68. [In Russian]
- Uligova T.S., Gorobtsova O.N., Tsepkova N.L., Rapoport I.B., Gedgafova F.V., Tembotov R.Kh. 2016. Ecological-biological characteristic of natural steppe biogeocenoses in the Central Caucasus (the Terskiy variant of vertical zonation, Kabardino-Balkaria). *Povolzhskiy Journal of Ecology* 3: 330–340. [In Russian]
- Uligova T.S., Gorobtsova O.N., Tsepkova N.L., Rapoport I.B., Gedgafova F.V., Tembotov R.Kh. 2017. Ecological and biological studies in the haplic chernozems pacnic soils area in the Central Caucasus (Kabardino-Balkaria). *Biological Communications* 62(4): 244–255. DOI: 10.21638/11701/spbu03.403
- Valkov V.F., Kazeev K.Sh., Kolesnikov S.I. 1999. Methodology of studies on soil biological activity exemplified by the North Caucasus. *Scientific Thought of Caucasus* 1: 32–37 [In Russian]
- Volokitin M.P. 2007. On the relationship of soil and vegetation in the National Natural Park «Chavash Varmane». *Proceedings of the Samara Scientific Centre of RAS* 9(1): 38–46. [In Russian]
- Volokitin M.P. 2012. Mountain-meadow soils of the Central Caucasus and the influence of vegetation on their formation. *Proceedings of the Samara Scientific Centre of RAS* 14(5): 36–44. [In Russian]
- Vsevolodova-Perel T.S. 1988. Distribution of earthworms in the North of the Palearctic (within the USSR). In: *Soil biology in Northern Europe*. Moscow: Nauka. P. 84–103. [In Russian]
- Vsevolodova-Perel T.S. 1997. *Earthworms of Russian fauna*. Moscow: Nauka. 102 p. [In Russian]
- Zalikhhanov M.Ch. (Ed.). 2018. Red Data Book of Kabardino-Balkaria Republic. Nalchik: Pechatnyi dvor. 486 p. [In Russian]
- Zalikhhanov M.Ch., Kolomyts E.G., Sharaya L.S., Tsepkova N.L., Surovaya N.A. 2010. *High-Mountain Geoecology in the models*. Moscow: Nauka. 487 p. [In Russian]
- Zvyagintsev D.G. 1978. Soil biological activity and the estimation scales for some indicators. *Pochvovedenie* 6: 48–54. [In Russian]

MEADOW BIOGEOCENOSES IN THE SUBALPINE BELT OF THE KABARDINO-BALKARIA STATE HIGH-MOUNTAIN RESERVE (CENTRAL CAUCASUS)

Tatyana S. Uligova*, Fatima V. Gedgafova, Olga N. Gorobtsova,
Nelli L. Tsepkova, Irina B. Rapoport, Rustam Kh. Tembotov, Elena M. Khakunova

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of RAS, Russia

**e-mail: ecology_lab@mail.ru*

The study describes the current ecological-biological state of the high-mountain meadow biogeocoenoses' components (soils, vegetation, earthworms), which were formed in the subalpine belt of the Cherek-Bezengi canyon in the Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve. The vegetation has been represented mainly by subalpine meadows. In medium-grass meadow phytocoenoses, the proportion of mesophytes was 70%, xeromesophytes – 20%, mesoxerophytes – 10%. Synecological indices (Shannon Index, Simpson Index, Pielou Index, Hartley Index and integral index) indicated a high floristic and phytocenosis diversity of hay meadows and a lower diversity of phytocoenoses of disturbed areas. Lumbricidae were the best represented in the mesofauna. Six species (with dominance of *Dendrobaena schmidtii*) have been found in a small site of the Cherek-Bezengi canyon. These species are adapted to the cold and humid climate of the high-mountain region of the Central Caucasus. Distribution of forest earthworm species in the subalpine belt and changes of their habitats indicated more comfortable temperature conditions of meadow ecosystems in comparison with forest ecosystems. It also demonstrates the role of thermal balance as the basic limiting factor forming biotic coenoses. Based on enzymatic activity parameters and humus content, we determined the levels and spatial variation of biological activity of mountain-meadow subalpine soils which have been formed under meadow phytocoenoses. We have shown the essential dominance of hydrolase activity (high and middle levels) in comparison with oxidoreductase activity (low and very low levels). This characterises the intensity and direction of biochemical processes in high-mountain soil. Under conditions of disturbed phytocoenoses, we have determined a decrease of both the total soil biological activity (at 65%) and the integral biodiversity index (at 20%). A close joint connection between the investigated biological parameters ($r = 0.74\text{--}0.86$) reflected the important role of biotic communities' diversity in forming biological activity of mountain-meadow subalpine soils. The obtained data serve as a basis for monitoring of the soil-vegetation cover. Their protection is a requirement to maintain the biodiversity status in the Kabardino-Balkaria State High-Mountain Reserve.

Key words: biodiversity, biological activity, Caucasus, earthworms, high-mountain ecosystems, mountain-meadow subalpine soil, subalpine meadows