

УДК 581.55

DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-2-155-166

СОПРЯЖЕННАЯ ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ВИДОВ НА ГЕРАНИЕВО-КОПЕЕЧНИКОВЫХ ЛУГАХ АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2025 Н.В. Любезнова

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Ленинские горы, д. 1, стр. 12, г. Москва, 119234, Россия
e-mail: nvlubeznova@gmail.com, anthoxanthum@rambler.ru

Аннотация. Совместная встречаемость видов была исследована на трансекте из 16 площадках 50×50 см, разделенных на 1600 квадратиков 5×5 см на гераниево-копеечниковых лугах альпийского пояса хребта Малая Хатипара Тебердинского национального парка. Для каждого квадратика были учтены число побегов видов за 5 лет и средняя глубина почвенного слоя, полученная из 5 измерений. Сопряженная встречаемость изучалась путем анализа матрицы корреляций Спирмена, встречаемости всех видов между собой и глубины почвенного слоя. Сообщество имеет два доминанта: *Geranium gymnocaulon* DC. доминирует на более влажных участках и в западинах, *Hedysarum caucasicum* M. Bieb. – на более сухих. В сообществе обитает кустарниковая полевка (*Pitymys majori* Thom.), создающая многочисленные перманентные мелкомасштабные нарушения растительного покрова в годы с большой численностью. Все виды, зафиксированные на трансекте, разбиваются на три плеяды: плеяда *Geranium gymnocaulon*, плеяда *Hedysarum caucasicum* и большая плеяда светолюбивых видов. В последнюю входят почвопокровные виды с горизонтально лежащими в почве корневищами, плотнoderновинные и длиннокорневищные злаки, розеточные виды и однолетник. Большая плеяда не распадается на парцеллы из-за многочисленных мелких нарушений, зарастающих видами эксплерентной стратегии.

Ключевые слова: мозаичность, корреляции Спирмена, плеяда видов, глубина почвенного слоя, жизненные формы.

Поступила в редакцию: 26.02.2025. **Принято к публикации:** 10.04.2025.

Для цитирования: Любезнова Н.В. 2025. Сопряженная встречаемость видов на гераниево-копеечниковых лугах альпийского пояса Северо-Западного Кавказа. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 19(2): 155–166. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-2-155-166

ВВЕДЕНИЕ

Условия произрастания в альпийском поясе гумидных горных систем очень суровые. Для высокогорий характерны: высокая ультрафиолетовая инсоляция, сильные ветра, низкая температура в ночные часы и частые заморозки, возможно выпадение снега в течение всего вегетационного сезона. При высоком давлении абиотических факторов небольшие изменения в рельефе, крутизне и экспозиции склона обуславливают разные фитоценозы с разными экологическими условиями (Körner, 1999, Pavlov et al, 1999). Для высокогорий Кавказа в зависимости от преобладающей розы ветров характерна разнообразная толщина снежного покрова, от которой зависит продолжительность вегетационного сезона в конкретном фитоценозе (Onipchenko, 1994). Абиотические факторы в альпийских фитоценозах влияют на распределение видов больше, чем конкуренция между ними (Onipchenko, 1994). Разнонаправленная динамика численности видов при различных условиях среды позволяет существовать им в одном и том же сообществе, обеспечивая ему устойчивость в постоянно меняющихся условиях (Rabotnov, 1972, Herben et al, 1995). В разные годы в луговых сообществах могут доминировать разные виды, что позволяет им использовать различные погодные условия (Rabotnov, 1972). Для природных многовидовых фитоценозов характерна мозаичность: часть видов вполне успешно сосуществуют вместе, другие рядом встречаются редко. Если проводить учет на маленьких площадках, сравнимых с площадью, занимаемой

отдельным видом (van der Maarel, Sykes, 1993), то можно выявить группировки видов (парцеллы), длительное время успешно сосуществующие, и попробовать определить, почему сочетания с другими видами не встречаются. Статистические методы применяются для разграничения плеяд видов в растительном покрове ландшафтов (Degteva, Novakovsky, 2010), для познания эколого-ценотических характеристик видов (Revushkin et al., 2018). Мозаичность фитоценозов в последнее время изучается относительно редко, но с использованием подходящих статистических методов кластерного анализа и ординации (Peshkova, Andreyashkina, 2007, Cherednichenko, 2011, Ulanova, Cherednichenko, 2012, Nazarenko et al., 2020). В луговых фитоценозах мозаичность редко бывает выделена четко, часто границы сильно размыты, особенно если нет расчлененного микрорельефа. Сопряженная встречаемость и положительные корреляции численности побегов говорит о том, что виды предпочитают сходные условия местообитания и хорошо уживаются друг с другом (Peshkova, Andreyashkina, 2007). В серии работ мы предлагаем метод выделения группировок видов путем изучения корреляций встречаемости видов на мелких квадратах (Lyubeznova, 2021, 2024, 2025). Методы кластерного анализа и ординации в нашем случае не подходят из-за малого числа видов на мелких квадратах.

Район исследований расположен на северо-восточных отрогах хребта Малая Хатипара, на высоте 2800 м над уровнем моря в Тебердинском национальном парке (Карачаевский район Карачаево-Черкесской Республики). Географические координаты – 43° 27' с. ш., 41° 41' в. д. Хребет Хатипара принадлежит к северным отрогам Бокового хребта в системе Большого Кавказа и удален от Главного Кавказского хребта в северном направлении на 22 км (Onipchenko, 1994).

Систематическое положение гераниево-копеечниковых лугов в системе высокогорной растительности следующее (Onipchenko, 2002): Класс *Calluna-Ulicitea* Braun-Blanquet et Tüxen ex Klika et Hadac 1944, порядок *Nardetalia* Oberd ex Preising 1949, союз *Hedysaro caucasicae* – *Geranion gymnocauli* Onipchenko 2002, ассоциация *Hedysaro caucasicae* – *Geranietum gymnocauli* Rabotnova et Onipchenko 2002. Сообщество имеет 3 субассоциации в зависимости от характера увлажнения (Onipchenko, 2002). Наши исследования проведены в наиболее сухой субассоциации *Hedysaro caucasicae* – *Geranietum gymnocauli typicum* Onipchenko 2002.

Гераниево-копеечниковые луга самые продуктивные из всех фитоценозов альпийского пояса, с наибольшей надземной и подземной биомассой (Onipchenko, 1994). Естественная динамика этих лугов и роль доминантов в них представлена в работах О. В. Чередниченко (Cherednichenko, 2001, 2003). Эти сообщества характерны для склонов, ложбин и небольших западин со значительной аккумуляцией снега (2–4 м). Вегетационный период обычно начинается в начале июля и длится 2.5–3.5 месяца. Роль основных доминантов меняется в зависимости от степени увлажнения и мощности снегового покрова: на сухих участках доминирует *Hedysarum caasicum* M. Bieb., а на более влажных и в западинах – *Geranium gymnocaulon* DC., но на большей части сообщества встречаются они оба. Среди других видов значительно участие *Agrostis vinealis* Schreb., *Anthoxanthum odoratum* L., *Avenella flexuosa* (L.) Drejer., *Nardus stricta* L., *Carum meifolium* (Bieb.) Boiss., *Phleum alpinum* L., *Tripleurospermum caasicum* (Willd.) Hayek, *Festuca brunnescens* (Tzvelev) Galushko, *Leontodon hispidus* L. Флористическая насыщенность составляет 11,4 вида на площадку размером 25×25 см и 30.6 видов на 25 м² (Onipchenko, Semenova, 1988). На этих лугах была отмечена особенно интенсивная роющая деятельность кустарниковой полевки (*Pitymys majori* Thom.), создающая многочисленные перманентные мелкомасштабные нарушения растительного покрова (Fomin et al., 1989).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдения за пространственно-временной динамикой побегов проводили в августе 2004–2008 годах на гераниево-копеечниковых лугах в альпийском поясе Тебердинского национального парка. В условиях высокогорья на склоне южной экспозиции в субассоциации *Hedysaro caucasicae* – *Geranietum gymnocauli typicum* Onipchenko 2002 (Onipchenko, 2002) была заложена транsekта из 16 площадок по 50×50 см. Эти площадки были поделены на квадраты 25×25 см, составленные из квадратиков 5×5 см, число которых составило 1600. Расположение видов на квадратах картографировалось.

Глубина почвенного слоя измерялась шдающим методом (длинной спицей) в 5 местах каждого квадрата 5×5 см до первой преграды, и бралось среднее значение для каждого квадрата. Распределение встречаемости видов не соответствует нормальному, и поэтому для расчетов были использованы непараметрические корреляции Спирмена, посчитанные в программе Statistica 10. Для расчета корреляций использовалась сумма всех побегов вида в квадрате за 5 лет и среднее значение глубины почвенного слоя. Отмеченные корреляции значимы на уровне 0.05. Латинские названия видов приведены в соответствии с «Определителем сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики» (Zernov et al, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На гераниево-копеечниковых лугах было зарегистрировано 112 видов сосудистых растений (Onipchenko, 2002). На нашей трансекте было встречено 42 вида. В анализ не включались единично встречающиеся в отдельные годы виды: *Anemona speciosa* Adams ex G. Pritz., *Arenaria lychnidea* M. Bieb., *Carum caucasicum* (M. Bieb.) Boiss., *Gentiana biebersteinii* Bunge, *Chaerophyllum roseum* M. Bieb., *Minuartia imbricata* (M. Bieb.) Woronow, *Omalotheca supina* (L.) DC., *Pedicularis sibthorpii* Boiss., *Plantago atrata* Hoppe и *Ranunculus oreophilus* M. Bieb. Эти виды либо больше характерны для других сообществ альпийского пояса, либо имеют агрегированное распределение и на трансекту почти не попали.

Hedysarum caucasicum и *Geranium gymnocaulon* являются двумя самыми крупными растениями сообщества и средообразующими видами. *Geranium gymnocaulon* создает сплошной густой полог, в тени которого немногие виды способны расти. *Hedysarum caucasicum* является поставщиком азота в почву. В более 1000 квадратах встречается *Hedysarum caucasicum* и *Agrostis vinealis*, более чем 800 – *Geranium gymnocaulon*, *Carum meifolium* и *Anthoxanthum odoratum*, еще 6 видов занимает от 400 до 700 квадратов, а 8 видов – более 100. Число видов на квадратик составляло от 1 до 14, в среднем 6.2 ± 0.2 .

Зависимость распределения растений от глубины почвенного слоя

Под нашими площадками на гераниево-копеечниковых лугах находится гранитно-сланцевая среднекаменистая осыпь, перекрытая почвенным слоем (Vertelina et al., 1996). Средняя глубина почвенного слоя участка, где проводилось наблюдения, составляет 7.70 ± 0.10 см (от 0 до 25 см). Наши данные средней глубины в сообществе меньше, чем в массовом исследовании мощности почвенного покрова в целом на гераниево-копеечниковых лугах, проведенным коллегами (Batchaeva et al., 2003), но они объясняются значительной крутизной склона под трансектой (около 20–30°). На этом участке сообществе довольно много выходящих на поверхность или лежащих на глубине до 3 см камней.

Из вошедших в исследования 16 видов имеют корреляции с глубиной почвенного слоя, 16 видов индифферентны к нему. Положительные корреляции с глубиной почвенного слоя имеют всего 4 вида, и это очень мало по сравнению с другими изученными сообществами (Lyubeznova, 2024, 2025). Только у *Agrostis vinealis* она больше 0.1 (табл. 1). Отрицательные корреляции с глубиной почвенного слоя имеют 12 видов, причем у всех видов они 0.1 и выше, за исключением *Festuca ovina* L. и *Erigeron caucasicus* Steven. Интересно, что на альпийских лишайниковых пустошах *Festuca ovina* имеет положительную корреляцию с глубиной почвенного слоя (Lyubeznova, 2020), а на пестроовсяницевых лугах отрицательную (Lyubeznova, 2025). Вероятно, этот вид проигрывает конкурентную борьбу в луговых сообществах и вытесняется. Средняя глубина почвенного слоя на альпийских лишайниковых пустошах 6.6 ± 0.2 немного меньше, чем на нашей трансекте на гераниево-копеечниковых лугах. Наибольшую отрицательную корреляцию с глубиной имеет однолетник *Euphrasia ossica* Juz., размер которого редко превышает 3 см высоты. Большие значения корреляций у *Carum meifolium* малолетний вид со стержнекорневой морковкой и *Anthemis cretica* L. ssp. *saportana* (Albov) Chandjian также имеющее многолетнее горизонтальное корневище. У *Sedum tenellum* Bieb., *Minuartia oreina* (Mattf.) Schischkin и *Minuartia aizoides* (Boiss.) Bornm. отрицательная корреляция с глубиной соответствует жизненной форме этих почвопокровных видов с горизонтально лежащим корневищем. Удивительно, что у *Hedysarum caucasicum* довольно значительная отрицательная корреляция с глубиной при наличии мощного для альпийского пояса каудекса. Вероятно, его корневище способно проникать между камнями, раздвигая

мелкие, как и у *Oxytropis kubanensis* Leskov на альпийских лишайниковых пустошах (Lyubeznova, 2011, 2024).

Таблица 1. Зависимость распределения видов растений на гераниево-копеечниковых лугах от глубины почвенного слоя. а – зависимость числа побегов от глубины на 1600 квадратах, б – средняя глубина квадратиков, где вид произрастает, с – зависимость числа побегов от глубины на квадратах произрастания, n – число квадратиков, где вид встречается, полужирным шрифтом обозначены значимые корреляции на уровне 0.05.

Table 1. Dependence of plant species distribution in *Geranium-Hedysarum* meadows on the soil layer depth. a – dependence of the number of shoots on the depth in 1600 squares, b – average depth of squares where the species grows, c – dependence of the number of shoots on the depth in growth squares, n – number of squares where the species is found. Significant correlations at the 0.05 level are shown in bold.

Виды Species	a	b	c	n
<i>Agrostis vinealis</i> Schreb.	0.12	7.97	0.03	1011
<i>Nardus stricta</i> L.	0.06	7.93	0.01	634
<i>Veronica gentianoides</i> Vahl	0.06	8.21	-0.003	84
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	0.05	7.84	0.01	862
<i>Festuca ovina</i> L.	-0.05	6.55	-0.36	16
<i>Erigeron caucasicus</i> Steven	-0.07	7.21	0.002	195
<i>Hedysarum caucasicum</i> M. Bieb.	-0.10	7.52	-0.02	1003
<i>Hedysarum caucasicum</i> только взрослые	-0.06	7.53	0.01	655
<i>Festuca brunnescens</i> (Tzvelev) Galushko	-0.10	7.29	-0.06	507
<i>Minuartia oreina</i> (Mattf.) Schischkin	-0.11	6.84	-0.10	156
<i>Leontodon hispidus</i> L.	-0.12	7.20	-0.04	401
<i>Sedum tenellum</i> Bieb.	-0.12	4.55	0.14	17
<i>Anthemis cretica</i> L. ssp. <i>saportana</i> (Albov) Chandjian	-0.14	6.45	0.19	120
<i>Carum meifolium</i> (Bieb.) Boiss.	-0.14	7.41	-0.14	811
<i>Minuartia aizoides</i> (Boiss.) Bornm.	-0.19	6.71	-0.27	298
<i>Euphrasia ossica</i> Juz.	-0.24	5.89	-0.23	176
<i>Geranium gymnocaulon</i> DC.	0.01	7.72	0.01	848
<i>Geranium gymnocaulon</i> только взрослые	0.01	7.30	0.02	757

Если посчитать среднюю глубину только тех квадратиков, на которых вид встречается, то у видов с положительной корреляцией с глубиной средняя глубина больше. Особенно это заметно на примере *Veronica gentianoides* Vahl (табл. 1). При этом число побегов в квадратике от глубины не зависит и определяется локальными фитоценотическими условиями и возрастными состоянием особи. Аналогично у видов с отрицательной корреляцией с глубиной почвенного слоя средняя глубина квадратиков немного (а у *Euphrasia ossica* и *Sedum tenellum* заметно) меньше средней глубины почвенного слоя (табл. 1). У большинства видов число побегов в квадратах, на которых вид присутствует, от глубины не зависит, за исключением 4 видов. Чем меньше глубина, тем больше побегов формируется у *Euphrasia ossica*, *Carum meifolium* и *Minuartia aizoides*, а у *Anthemis cretica* больше побегов наблюдается в более глубоких квадратах (табл. 1).

У обоих доминантов образуется много всходов и ювенильных особей, которые произрастают в любых квадратах и большинство из которых погибает в первый год (Lyubeznova, 2013). Поэтому мы посчитали число квадратиков и корреляции с глубиной почвенного слоя только для взрослых особей. У *Geranium gymnocaulon* глубина почвенного слоя только под взрослыми особями практически не отличается и корреляций с глубиной не образует. У взрослых особей *Hedysarum caucasicum* корреляция с глубиной по 1600 квадратам меньше, хотя средняя глубина практически не отличается (табл. 1), а зависимости числа побегов от глубины квадратика нет.

Сопряженно встречающиеся виды

Положительные корреляции численности побегов говорят о том, что виды предпочитают сходные условия микроместообитания и хорошо уживаются друг с другом. Отрицательная корреляция численности побегов при сопряженной встречаемости свидетельствует о конкуренции между видами, где более слабый вытесняется. При высокой повторности (1600) значимыми являются корреляции 0.05 и выше. Больше 0.42 нами не были встречены. На рисунке 1 мы выделили красным корреляции 0.10–0.19 и синим 0.20 и выше.

Анализ корреляционной матрицы суммарных численностей побегов рассматриваемых видов выявил большое число значимых связей – 110 положительных и 75 отрицательных. На основании этого анализа можно выделить 3 корреляционные плеяды (рис. 1), со значимыми положительными связями внутри каждой. Также существует 4 вида связанных корреляционными связями с двумя плеядами и два *Veronica gentianoides* и *Lusula multiflora* (Ehrh.) Lej со всеми тремя (рис. 1).

К первой плеяде относятся виды, связанные с доминантом сообщества *Geranium gymnocaulon*. В нее входят 10 видов, из которых три общих с другой плеядой (рис. 1). Крупные куртины *Geranium gymnocaulon* создают затененный полог, в котором не могут расти светлюбивые виды с почвопокровной жизненной формой. Розеточные виды *Erigeron caucasicus*, *Veronica gentianoides* и *Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC. s.l. произрастают в более светлых местах или их жизненность бывает снижена. Места произрастания *Geranium gymnocaulon* – небольшие западины с повышенной влажностью, что привлекает такие влаголюбивые виды, как *Phleum alpinum*, *Rumex alpestris* Jacquin и *Pulsatilla aurea* (Somm. et Levier) Juz. *Anthoxanthum odoratum* охотно произрастает в куртинах *Geranium gymnocaulon*, но в особо темных местах его рыхлый куст становится еще более разреженным благодаря тому, что в подземной части корневища 1–2 междоузлия становятся удлиненными (Lyubeznova, 2003). Внутри плеяды *Geranium gymnocaulon* с *Phleum alpinum* связывает корреляция 0.21, также корреляции больше 0.1 *Geranium gymnocaulon* с *Anthoxanthum odoratum*, *Rumex alpestris* и *Taraxacum ceratophorum*, но не виды между собой (рис. 1). Из видов этой плеяды с общими для двух плеяд видами связаны только *Taraxacum ceratophorum* с *Veronica gentianoides*, *Leontodon hispidus* и *Erigeron caucasicus* с *Lusula multiflora* (рис. 1).

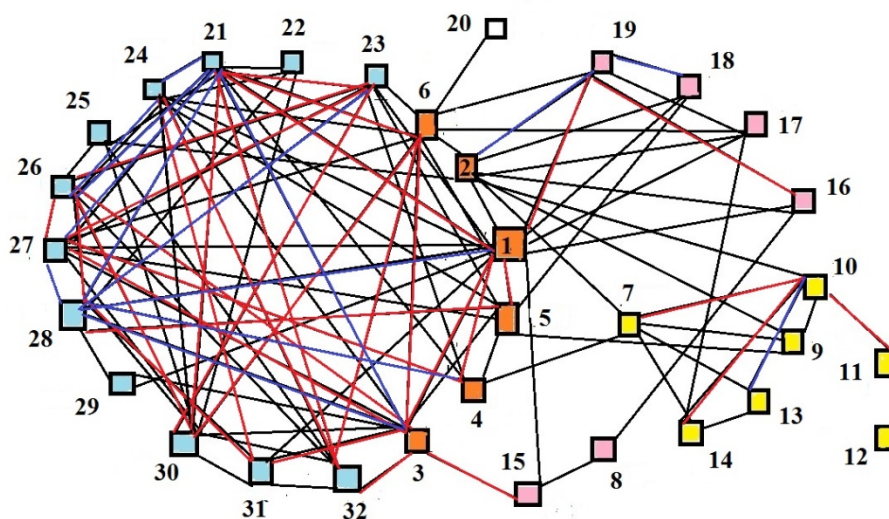


Рис. 1. Положительные корреляции между видами растений на гераниево-копеечниковых лугах. ■ – обозначены виды большей плеяды, ■ – виды плеяды *Geranium gymnocaulon*, ■ – виды плеяды *Hedysarum caucasicum*, ■ – виды общие для плеяд, ■ – *Nardus stricta*. Черными линиями обозначены корреляции менее 0.1, красными – 0.10–0.19, синим – более 0.2.

Fig. 1. Positive correlations between plant species in *Geranium*- *Hedysarum* meadows. ■ are indicated species of the greater pleiad, ■ – species of the *Geranium gymnocaulon* pleiads, ■ – species of the *Hedysarum caucasicum* pleiad, ■ – common species of the pleiads, ■ – *Nardus stricta*. Black

lines indicate correlations less than 0.1, red lines indicate correlations 0.10–0.19, blue lines indicate correlations more than 0.2.

1. *Carum meifolium* (Bieb.) Boiss., 2. *Veronica gentianoides* Vahl, 3. *Minuartia oreina* (Mattf.) Schischkin, 4. *Leontodon hispidus* L., 5. *Lusula multiflora* (Ehrh.) Lej, 6. *Scorzonera meyeri* (C.Koch) Lipsch., 7. *Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC. s.l., 8. *Carex aterrima* Hoppe subsp. *medwedewii* (Leskov) Egorova, 9. *Erigeron caucasicus* Steven, 10. *Geranium gymnocaulon* DC., 11. *Rumex alpestris* Jacquin, 12. *Pulsatilla aurea* (Somm. et Levier) Juz., 13. *Phleum alpinum* L., 14. *Anthoxanthum odoratum* L., 15. *Viola oreades* Bieb. 16. *Campanula collina* Sims, 17. *Hedysarum caucasicum* Bieb., 18. *Potentilla verna* L., 19. *Campanula tridentata* Schreber s.l., 20. *Nardus stricta* L., 21. *Minuartia aizoides* (Boiss.) Bornm., 22. *Helictotrichon versicolor* (Vill.) Pilger, 23. *Sedum tenellum* Bieb., 24. *Sibbaldia procumbens* L. subsp. *parviflora* (Willd.) R.Kam., 25. *Agrostis vinealis* Schreb., 26. *Tripleurospermum caucasicum* (Willd.) Hayek, 27. *Anthemis cretica* L. ssp. *saportana* (Albov) Chandjian, 28. *Euphrasia ossica* Juz., 29. *Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvelev, 30. *Festuca brunnescens* (Tzvelev) Galushko, 31. *Festuca ovina* L., 32. *Avenella flexuosa* (L.) Drejer.

Ко второй плеяде относятся виды, связанные положительными корреляциями с *Hedysarum caucasicum* – другим доминантом сообщества. Сюда относятся 6 видов, принадлежащих только к этой плеяде, 4 вида, совместных с первой (рис. 1). *Anthoxanthum odoratum* из третьей связан слабой положительной корреляцией только с доминантом *Hedysarum caucasicum*. Сам копеечник не имеет сильных корреляций ни с одним видом, что странно, так как он является поставщиком азота в почву. Центром этой плеяды является *Campanula tridentata* Schreber s.l. связанная с шестью основными видами. *Potentilla verna* L. имеет очень агрегированное распределение в сообществе. *Carex aterrima* Hoppe subsp. *medwedewii* (Leskov) Egorova и *Viola oreades* Bieb. примыкают к *Campanula collina* Sims и относятся к плеяде формально (рис. 1). *Veronica gentianoides* имеет больше корреляций с видами первой и второй плеяды, чем с видами третьей.

К третьей, самой крупной плеяде относятся 18 видов связанных между собой многочисленными корреляциями (рис. 1). В нее не входят оба доминанта сообщества, а входят виды разнообразных жизненных форм: три плотнодерновинных и три рыхлокустовых злаков с длинными корневищами, 4 почвопокровных вида с горизонтально лежащими корневищами, три эксплерента, к ним примыкают *Euphrasia ossica*, *Sedum tenellum* Bieb. и *Leontodon hispidus*, которые часто поселяются на очень мелких или нарушенных участках (рис. 1, табл. 1). Роющая деятельность кустарниковой полевки создает множество мелких нарушений растительного покрова до 5 см в диаметре. Поэтому в фитоценозе высока численность эксплерентных видов: *Anthemis cretica* и *Tripleurospermum caucasicum*. *Carum meifolium* вид, имеющий наибольшее количество положительных корреляций 17. Он связан со многими видами большей плеяды за исключением злаков и со многими видами плеяды копеечника. Малолетник, с быстрым жизненным циклом и большой семенной продуктивностью и большим числом всходов (Lyubeznova, 2013). Внутри этой плеяды много положительных связей больше 0.1 и 0.2, только три вида: *Agrostis vinealis*, *Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvelev и *Veronica gentianoides* не имеют их (рис. 1). Все виды светолюбивые, создают мозаику из плотнодерновинных и длиннокорневищных злаков, почвопокровных видов и видов розеточной жизненной формой.

Nardus stricta который был связан единственной слабой положительной корреляцией с *Scorzonera meyeri* (K. Koch) Lipsch. и не был отнесен нами ни к одной плеяде (рис. 1). *Scorzonera meyeri* может произрастать в куртинах *Nardus stricta* или рядом с его дерновинами, как и на пестроовсяницевых лугах. При этом *Nardus stricta* имеет 11 отрицательных корреляций с видами всех трех плеяд (рис. 2).

Злаки не числятся доминантами сообщества, но занимают довольно значительное место. Все кроме *Festuca ovina*, *Helictotrichon versicolor* (Vill.) Pilger, *Catabrosella variegata* и *Lusula multiflora*, встречаются в значительном числе квадратов. При этом они имеют мало положительных связей друг с другом, формируя две группы. Одна *Anthoxanthum odoratum* и *Phleum alpinum*, принадлежащие к плеяде *Geranium gymnocaulon* и всегда произрастающие в ее дернинах (рис. 1). Вторая *Avenella flexuosa*, *Festuca brunnescens*, *Festuca ovina*, *Agrostis vinealis* и встречающийся рядом с дернинами *Festuca brunnescens* *Helictotrichon versicolor*. В ней есть одна отрицательная корреляция между *Festuca ovina* и *Agrostis vinealis* (рис. 2). На пестроовсяницевых лугах была похожая группа, только вместо *Festuca brunnescens* в ней

участвовал *Nardus stricta*. Существующие положительные корреляции между злаками всегда слабые, корреляции больше 0.1 они формируют с растениями других систематических групп (рис. 1).

Campanula collina, *Pulsatilla aurea*, *Catabrosella variegata* и *Potentilla verna* не имеют отрицательных связей с другими видами. Отрицательные корреляции в своей группе не имеют виды плеяды *Hedysarum caucasicum* (рис. 2). В плеяде *Geranium gymnocaulon* отрицательную корреляцию имеет *Phleum alpinum* с общим для трех плеяд видом *Lusula multiflora*.

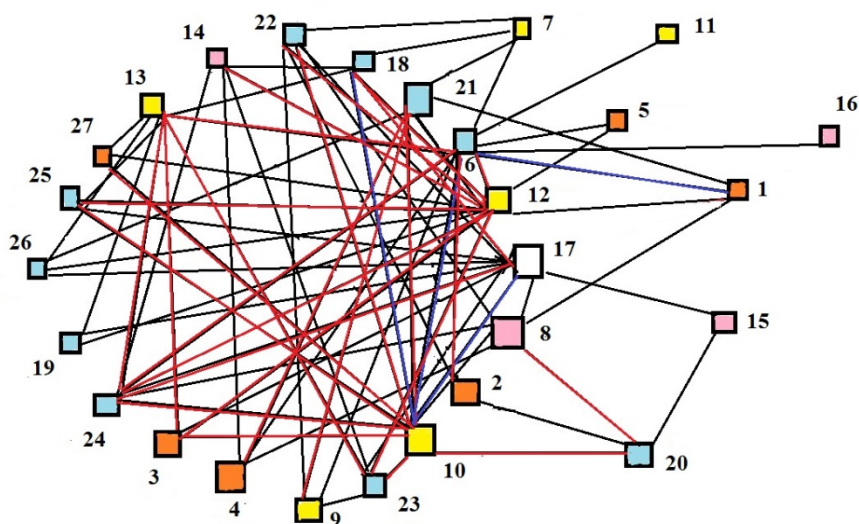


Рис. 2. Отрицательные корреляции между видами растений на гераниево-копеечниковых лугах. ■ – обозначены виды большей плеяды, ■ – виды плеяды *Geranium gymnocaulon*, ■ – виды плеяды *Hedysarum caucasicum*, ■ – виды общие для плеяд, ■ – *Nardus stricta*. Черными линиями обозначены корреляции менее 0.1, красными – 0.10–0.19, синим – более 0.2.

Fig. 2. Negative correlations between plant species in *Geranium- Hedysarum* meadows. ■ are indicated species of the greater pleiad, ■ – species of the *Geranium gymnocaulon* pleiads, ■ – species of the *Hedysarum caucasicum* pleiad, ■ – common species of the pleiads, ■ – *Nardus stricta*. Black lines indicate correlations less than 0.1, red lines indicate correlations 0.10–0.19, blue lines indicate correlations more than 0.2.

1. *Carum meifolium* (Bieb.) Boiss., 2. *Veronica gentianoides* Vahl, 3. *Minuartia oreina* (Mattf.) Schischkin, 4. *Leontodon hispidus* L., 5. *Lusula multiflora* (Ehrh.) Lej, 6. *Avenella flexuosa* (L.) Drejer. 7. *Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC. s.l., 8. *Carex aterrima* Hoppe subsp. *medwedewii* (Leskov) Egorova, 9. *Erigeron caucasicus* Steven, 10. *Geranium gymnocaulon* DC., 11. *Rumex alpestris* Jacquin, 12. *Phleum alpinum* L., 13. *Anthoxanthum odoratum* L., 14. *Viola oreades* Bieb. 15. *Hedysarum caucasicum* Bieb., 16. *Campanula tridentata* Schreber s.l., 17. *Nardus stricta* L., 18. *Minuartia aizoides* (Boiss.) Bornm., 19. *Sedum tenellum* Bieb., 20. *Sibbaldia procumbens* L. subsp. *parviflora* (Willd.) R.Kam., 21. *Agrostis vinealis* Schreb., 22. *Tripleurospermum caucasicum* (Willd.) Hayek, 23. *Anthemis cretica* L. ssp. *saportana* (Albov) Chandjian, 24. *Euphrasia ossica* Juz., 25. *Festuca brunnescens* (Tzvelev) Galushko, 26. *Festuca ovina* L., 27. *Scorzonera meyeri* (C.Koch) Lipsch.,

В большей плеяде также почти нет отрицательных корреляций, за исключением *Agrostis vinealis* с *Festuca ovina* и *Euphrasia ossica* с *Avenella flexuosa* (рис. 2), и эти корреляции небольшие, за исключением последней пары, но это объясняется невозможностью однолетника поселяться в плотных дернинах *Avenella flexuosa*. В основном отрицательные корреляции наблюдаются между видами разных плеяд. С общими для двух или трех плеяд видами имеют отрицательные корреляции в основном злаки, осоки и *Geranium gymnocaulon* (рис. 2).

Наибольшее число отрицательных корреляций с другими видами имеют *Phleum alpinum* (14) и *Avenella flexuosa* (12), также много у *Geranium gymnocaulon* (11), *Nardus stricta* (11), *Anthoxanthum odoratum* (9), *Agrostis vinealis* и *Euphrasia ossica* по 7 (рис. 2).

Оба доминанта сообщества не связаны друг с другом никакими корреляциями, но зрительно взрослые растения обычно рядом не растут. Если учитывать только взрослые особи и не брать многочисленные ювенильные, то между доминантами все-таки существует корреляция $-0,046$ немного не доходящая до достоверного значения. Оба доминанта имеют отрицательные корреляции с *Sibbaldia procumbens* и *Nardus stricta*. У *Nardus stricta* плотная дерновина, а *Sibbaldia procumbens* вероятно накапливает и выделяет какие-то вещества – этот вид совсем не поедается полевками (Fomin et al., 1989).

ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение видов по глубине почвенного слоя на гераниево-копеечниковых лугах не зависит от плеяд в отличие от пестроовсяницевых лугов (Lyubeznova, 2025). Во всех плеядах есть виды с разным отношением к глубине почвенного слоя, что, вероятно, позволяет полнее использовать микроусловия. Корреляция вида с глубиной почвенного слоя по всем 1600 квадратам определяет положение вида в сообществе, его предпочтения, обусловленные жизненной формой у *Minuartia aizoides*, *Minuartia oreina*, *Leontodon hispidus*, *Sedum tenellum* или размером как у *Carum meifolium*, *Euphrasia ossica* и *Sedum tenellum* (табл. 1). Некоторые виды проигрывают конкурентную борьбу как *Festuca ovina* и эксплерент *Anthemis cretica*. Корреляция с глубиной почвенного слоя в тех квадратах, где вид присутствует, показывает есть ли зависимость числа побегов от глубины, и выявляет виды (*Euphrasia ossica*, *Carum meifolium* и *Minuartia aizoides*), предпочитающие мелкие обитания (табл. 1). Или у *Anthemis cretica* то, что он предпочитает более глубокие места, но оттеснен в более мелкие. У большинства видов такой зависимости нет, и число побегов зависит от возрастного и жизненного состояния особей и конкуренции с соседями. У *Geranium gymnocaulon* корреляции с глубиной почвенного слоя нет, но средняя глубина его только под взрослыми особями меньше средней по сообществу (табл. 1). Если учитывать только взрослые особи по всем квадратам *Hedysarum caucasicum*, то у них корреляция с глубиной меньше, хотя средняя глубина на занятых квадратах практически не отличается от средней глубины почвенного слоя по сообществу (табл. 1). Число побегов от глубины квадрата не зависит.

Попадание и прорастание семян в данном микросайте обычно случайно, но не случайным является дальнейшее выживание особи. Все виды разделились на три плеяды: первая с *Geranium gymnocaulon*, вторая с *Hedysarum caucasicum*, а третья плотнодерновинные злаки, светолюбивые виды с горизонтально лежащими корневищами, эксплеренты и однолетник. В плеяде копеечника нет сильных связей с доминантом, хотя он является поставщиком азота в почву. Однако с видами других плеяд у этих видов связей тоже нет, значит, рядом с *Hedysarum caucasicum* они находятся не случайно. Роющая деятельность полевок (*Pitymys majori* Thom.), которые массово живут практически только в этом сообществе и постоянно создают микронарушения (Fomin et al., 1989), не позволяет выделить в третьей плеяде отдельные группы, а видам нарушенных местообитаний исчезнуть из травостоя. *Avenella flexuosa*, *Sibbaldia procumbens*, *Minuartia oreina*, *Minuartia aizoides*, *Festuca brunnescens*, *Agrostis vinealis*, *Festuca ovina*, *Scorzonera meyeri* создают группу связанную положительными корреляциями всех со всеми и не имеющих внутри себя отрицательных корреляций (рис. 1, 2). Но в то же время почти все эти виды имеют корреляции с *Anthemis cretica*, *Tripleurospermum caucasicum* и *Carum meifolium* – видами с эксплерентной стратегией. Нарушенные местообитания занимают не только эксплерентными видами, но и ускоренным разрастанием не пострадавшей части куртины почвопокровных видов. Длиннокорневищный злак *Agrostis vinealis* на гераниево-копеечниковых лугах ежегодно образует несколько длинокорневищных побегов, а на немного нарушенных местообитаниях разрастается в крупные рыхлые кусты (Lyubeznova, 1998).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все виды, произрастающие в сообществе, разделились на три плеяды:

1. *Geranium gymnocaulon* с видами способными произрастать под ее пологом.
2. *Hedysarum caucasicum* с группой видов.
3. Третья крупная плеяда, состоящая из светолюбивых видов с различной жизненной формой, фитоценотической стратегией и отношением к глубине почвенного слоя. Роющая деятельность кустарниковой полевки (*Pitymys majori* Thom.) способствует постоянному поддержанию численности видов эксплерентной стратегии.

Разделение на плеяды не связано с глубиной почвенного слоя. Распределение видов в соответствии с глубиной почвенного слоя определяется их жизненной формой и конкурентной напряженностью с другими видами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М.В.Ломоносова «Изучение закономерностей морфогенеза и формирования элементов продуктивности под влиянием факторов внешней среды у высших растений» госбюджет, раздел 0110 (для тем по госзаданию), номер 12-1-21, номер ЦИТИС 121032500082-2.

Автор выражает признательность профессору Онипченко В.Г. за возможность работать на высокогорном стационаре «Малая Хатипара».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Batchaeva] Батчаева О.М., Захаров А.А., Онипченко В.Г. 2003. Зависимость распространения растений от глубины почвы в альпийских фитоценозах Тебердинского заповедника. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 108 (4): 53–57.
- [Cherednichenko] Чередниченко О.В. 2001. Естественная разнородная динамика гераниево-копеечниковых лугов Тебердинского заповедника. — В кн.: Заповедное дело: научно-методические записки Комиссии РАН по заповедному делу. Т. 9. С. 53–70.
- [Cherednichenko] Чередниченко О.В. 2003. Экспериментальная оценка роли доминирующих видов в формировании структуры гераниево-копеечниковых лугов. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 108 (4): 37–44.
- [Cherednichenko] Чередниченко О.В. 2011. Динамика мозаичности нижних ярусов на шестой год после массового ветровала в ельнике ильмово-пролесниковом. — В кн.: Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Вып. 6. Великие Луки. С. 142–157.
- [Degteva] Дегтева С.В., Новаковский А.Б. 2010. Группы сопряженных видов в растительном покрове ландшафтов бассейна верхнего и среднего течения реки Печоры как индикаторы экотопических и фитоценологических условий. — Сибирский экологический журнал. 2: 281–289.
- [Fomin] Фомин С.В., Онипченко В.Г., Сеннов А.В. 1989. Питание и роющая деятельность кустарниковой полевки (*Pitymys majori* Thom.) в альпийских сообществах северо-западного Кавказа. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. 94(3): 6–13.
- Herben T., Krahulec F., Hadincová V., Pecháčková S. 1995. Climatic variability and grassland community composition over 10 years: separating effects on module biomass and number of modules. — Functional Ecology. 9: 767–773.
- Körner Ch. 1999. Alpine Plant Life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin. 343 p.
- [Lyubeznova] Любезнова Н.В. 1998. Биоморфологические особенности популяций *Agrostis vinealis* ssp. *planifolia* (C.Koch) Tzvelev (*Poaceae*), произрастающей в различных сообществах в Тебердинском заповеднике. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 103 (4): 34–40.
- [Lyubeznova] Любезнова Н.В. 2003. Изменчивость биоморфологических признаков *Anthoxanthum odoratum* L. в различных сообществах альпийского пояса. — В кн.: Структурно-функциональная организация альпийских сообществ Тебердинского заповедника. Труды Тебердинского заповедника Вып. 20. М. С. 75–92.
- [Lyubeznova] Любезнова Н.В. 2011. Онтогенез остролодочника кубанского (*Oxytropis kubanensis* Leskov.). — В кн.: Онтогенетический атлас растений: научное издание. Т. 6. Йошкар-Ола. С. 125–128.
- [Lyubeznova] Любезнова Н.В. 2013. Динамика развития ювенильных растений на гераниево-копеечниковых лугах альпийского пояса северо-западного Кавказа. — Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. 4: 83–88.
- [Lyubeznova] Любезнова Н.В. 2020 Связь морфологического строения и экологической ниши, занимаемой злаками и осоками на альпийских лишайниковых пустошах Северо-

Западного Кавказа. — Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 19 (1): 140–145. DOI: 10.14258/pbssm.2020028

[Lyubeznova] Любезнова Н.В. 2021. Сопряженная встречаемость видов в сообществе горно-тундрового пояса Хибинских гор (Мурманская область). — Труды Кольского научного центра РАН. Прикладная экология севера. 9(12): 45–50.

[Lyubeznova] Любезнова Н.В. 2024. Сопряженная встречаемость видов на альпийских лишайниковых пустошах (северо-западный Кавказ). — Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 23(2): 222–226. DOI: 10.14258/pbssm.2024094

[Lyubeznova] Любезнова Н.В. 2025. Сопряженная встречаемость видов как маркер парцелл на пестроовсяницевых лугах альпийского пояса северо-западного Кавказа. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 19(1): 106–118. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-1-106-118

[Nazarenko] Назаренко Н.Н., Малаев А.В., Пироженкова А.В., Байда Н.А. 2020. Мозаичность степных экосистем Троицкого государственного природного комплексного заказника. — Самарский научный вестник 9 (2): 91–97. doi: 10.17816/snv202115

[Onipchenko, Semenova] Онипченко В.Г., Семенова Г.В. 1988. Флористическая насыщенность некоторых альпийских сообществ северо-западного Кавказа. — Вестник Московского университета. Сер. 16. Биология. 3: 42–45.

Onipchenko V.G. 1994. Study area and general description of the investigated communities. — In: Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus. Н. 115. Zürich. P. 6–22.

Onipchenko V.G. 2002. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Н. 130. Zürich. 168. p.

[Pavlov et al] Павлов В.Н., Онипченко В. Г., Салпагаров Д.С., Поливанова Н.Н., Макаров М.И. 1999. Итоги комплексных исследований высокогорных экосистем Тебердинского заповедника. — В кн.: Высокогорные системы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации. Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. Вып. 15. М. С. 9–13.

[Peshkova] Пешкова Н.В., Андреяшкина Н.И. 2007. Анализ межвидовых сопряженностей в лиственных лесах и редколесьях Полярного Урала. — Ботанический журнал. 92(2): 275–284.

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1972. Изучение флуктуаций (разногодичной изменчивости) фитоценозов. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 4. М., Л. С. 95–136.

[Revushkin] Ревушкин А.С., Боровик Т.С., Зверев А.А. 2018. Видовой состав и структура ценокомплексов видов рода *Dasystephana* Adanson в Южной Сибири. — В кн.: Систематические и флористические исследования северной Евразии. Материалы II международной конференции (к 90-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского). Т. II. М. С. 220–224.

[Ulanova] Уланова Н.Г., Чередниченко О.В. 2012. Механизмы сукцессий растительности сплошных ветровалов южнотаежных ельников. — Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 14 (1/5): 1399–1402.

van der Maarel E., Sykes M.T. 1993. Small-scale plant species turnover in limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. — *Journal of Vegetation Science*. 4(2): 179–188.

[Vertelina] Вертелина О.С., Онипченко В.Г., Макаров М.И. 1996. Первичные минералы и процессы выветривания в высокогорных почвах Тебердинского Заповедника. — Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 1: 3–10.

[Zernov et al] Зернов А.С., Алексеев Ю.Е., Онипченко В.Г. 2015. Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики. — 459 с.

CONJUGATE OCCURRENCE OF SPECIES AT *GERANIUM-HEDYSARUM* MEADOWS OF ALPINE ZONE NORTHWEST CAUCASUS

© 2025 N.V. Lyubeznova

Lomonosov Moscow State University
1-12, Leninskie gory, Moscow, 119234, Russia
e-mail: nvlubeznova@gmail.com, anthoxanthum@rambler.ru

Abstract. The conjugate occurrence of species was studied on a transect of 16 50×50 cm plots divided into 1600 5×5 cm squares on *Geranium-Hedysarum* meadows of the alpine belt of the Malaya Khatipara ridge of Teberda National Park. For each square, the number of shoots of the species over 5 years and the average soil depth obtained from 5 measurements were taken into account. The conjugate occurrence was studied by analyzing the Spearman correlation matrix, the occurrence of all species among themselves and the soil depth. The community has two dominants: *Geranium gymnocaulon* DC. dominates in wetter areas and in depressions, *Hedysarum caucasicum* Bieb. – in drier areas. The community is inhabited by the bush vole (*Pitymys majori* Thom.), which creates numerous permanent small-scale disturbances of the vegetation cover in years with a large population. All species recorded on the transect are divided into three pleiads: the pleiad of *Geranium gymnocaulon*, the pleiad of *Hedysarum caucasicum* and a large pleiad of light-loving species. The third pleiad includes groundcover species with horizontally lying rhizomes in the soil, densely turf and long-rhizome grasses, rosette species and an annual. The large pleiad does not break up into parcellas due to numerous small disturbances overgrown with exsperents.

Key words: mosaic, Spearman correlations, pleiad of species, soil layer depth, life forms.

Submitted: 26.02.2025. **Accepted for publication:** 10.04.2025.

For citation: Lyubeznova N.V. 2025. Conjugate occurrence of species at *Geranium-Hedysarum* meadows of alpine zone Northwest Caucasus. — Phytodiversity of Eastern Europe. 19(2): 155–166. DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-2-155-166

ACKNOWLEDGEMENTS.

The study was conducted under state assignment of Lomonosov Moscow State University «Studying the patterns of morphogenesis and the formation of productivity elements under the influence of environmental factors in higher plants» state budget, section 0110 (for topics on the state task), number 12-1-21, CITIS number 121032500082-2.

The author expresses gratitude to Professor V. G. Onipchenko for the opportunity to work at the high-mountain station "Malaya Khatipara".

REFERENCES

- Batchaeva O.M., Zakharov A.A., Onipchenko V.G. 2003. Are there any relationships between plants distribution and soil depth within alpine communities: evidence from the northwest Caucasus. — Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological series. 108 (4): 53–57. (In Russ.).
- Cherednichenko O.V. 2001. Natural interannual dynamics of *Geranium- Hedysarum* meadows in the Teberda Reserve. — In: Reserve work: scientific and methodological notes of the Commission of the Russian Academy of Sciences on reserve work, Vol. 9, P. 53–70. (In Russ.).
- Cherednichenko O.V. 2003. Dominant removal experiment in alpine *Geranium- Hedysarum* meadows in the Teberda Reserve, the northwest Caucasus. — Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological series. 108 (4): 37–44. (In Russ.).
- Cherednichenko, O.V. 2011. Dynamics of mosaicism of lower tiers in the sixth year after a massive windfall in an elm-forest spruce forest — In: Works of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve. Issue 6. Velikiye Luki. P. 142–157. (In Russ.).
- Degteva S.V., Novakovsky A.B. 2010. Conjugated species groups in the vegetation landscapes in the basin of upper and middle stream of the Pechora rives as indicators of ecotopic and phytocoenotic conditions. — Siberian Journal of Ecology. 2: 281–289 (In Russ.).
- Fomin S.V., Onipchenko V.G., Sennov A.V. 1989. Feeding and digging activities of the pine vole (*Pitymys majori* Thom.) in alpine cenoses of the north-western Caucasus. — Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological series. 94 (3): 6–13. (In Russ.).
- Herben T., Krahulec F., Hadincová V., Pecháčková S. 1995. Climatic variability and grassland community composition over 10 years: separating effects on module biomass and number of modules. — Functional Ecology. 9: 767–773.
- Körner Ch. 1999. Alpine Plant Life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin. 343 p.

- Lyubeznova N.V. 1998. Morphological plasticity of *Agrostis vinealis* ssp. *planifolia* (C.Koch) Tzvelev (Poaceae) in alpine communities of Teberda Reserve. — Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological series. 103 (4): 34–40. (In Russ.).
- Lyubeznova N.V. 2003. Variability of the morphological structure *Anthoxanthum odoratum* L. in the Alpine belt North-Western Caucasus. — In: Structural and functional organization of alpine communities of the Teberda Reserve. Trudy of the Teberda State Biosphere Reserve. Issue 20. M. P. 75–92. (In Russ.).
- Lyubeznova N.V. 2011. Ontogenesis *Oxytropis kubanensis* Leskov. — In: Ontogenetic atlas of plants: scientific publication. Vol. 6. Yoshkar-Ola. P. 125–128. (In Russ.).
- Lyubeznova N.V. 2013. Dynamics of development of juvenile plants on meadows of the alpine belt of northwest Caucasus. — Bulletin Moskovskogo universiteta. Seriya 16. Biologiya 4: 83–88. (In Russ.).
- Lyubeznova N.V. 2020. The relationship between the morphological structure and the ecological niche occupied by cereals and sedges in Alpine lichen tundra northwest Caucasus. — Problems of botany of Southern Siberia and Mongolia. 19(1): 140–145. (In Russ.). DOI: 10.14258/pbssm.2020028
- Lyubeznova N.V. 2021. Conjugate occurrence of species in the community of the mountain-tundra belt in Khibiny Mountains (Murmansk Region). — Transactions Kola Science Centre. Applied ecology of the North. 9(12): 45–50. (In Russ.).
- Lyubeznova N.V. 2024. Conjugate occurrence of species in Alpine lichen tundra (northwest Caucasus). — Problems of botany of Southern Siberia and Mongolia. 21(2): 115–119. (In Russ.). DOI: 10.14258/pbssm.2024094
- Lyubeznova N.V. 2025. Conjugate occurrence of species as a marker of parcellas at *Festuca varia* grassland of alpine zone in the northwest Caucasus. — Phytodiversity of Eastern Europe. 19(1): 106–118. (In Russ.). DOI: 10.24412/2072-8816-2025-19-1-106-118
- Nazarenko N.N., Malaev A.V., Pirozhenkova A.V., Bayda N.A. 2020. Patterns in steppe grassland vegetation of Troitsky State Natural Complex Preserve. — Samara Journal of Science. 9 (2): 91–97. (In Russ.). doi: [10.17816/snv202115](https://doi.org/10.17816/snv202115)
- Onipchenko V.G., Semenova G.V. 1988. Floristic saturation of some alpine communities of the northwestern Caucasus. — Bulletin of Moscow University. Ser. 16. Biology. 3: 42–45. (In Russ.).
- Onipchenko V.G. 1994. Study area and general description of the investigated communities. — In: Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus. H. 115. Zürich. P. 6–22.
- Onipchenko V.G. 2002. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. H. 130. Zürich. 168. p.
- Pavlov V.N., Onipchenko V.G., Salpagarov D.S., Polivanova N.N., Makarov M.I. 1999. Results of complex studies of high-mountain ecosystems of the Teberda Reserve. — In: High-mountain systems of the Teberda Reserve: composition, structure and experimental analysis of organizational mechanisms. Trudy of the Teberda State Biosphere Reserve. Issue 15. M. P. 9–13. (In Russ.).
- Peshkova N.V., Andreyashkina N.I. 2007. Analysis of interspecific associations in larch forests and open woodlands in the Polar Urals. — Bot. Zhurn. 92(2): 275–284. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1972. Study of fluctuations (interannual variability) of phytocenoses. — In: Field geobotany. Vol. 4. M., L. P. 95–136. (In Russ.).
- Revushkin A.S., Borovik T.S., Zverev A.A. 2018. Species composition and structure of cenocomplexes of species of the genus *Dasystephana* Adanson in South Siberia. — In: Systematic and floristic studies of northern Eurasia. Proceedings of the II international conference (on the 90th anniversary of the birth of Professor A.G. Elenevsky). Vol. II. M. P. 220–224. (In Russ.).
- Ulanova N.G., Cherednichenko O.V. 2012. Patch dynamics of herb layer vegetation after catastrophic windthrow in mixed spruce forest. — Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 14 (1/5): 1399–1402. (In Russ.).
- van der Maarel E., Sykes M.T. 1993. Small-scale plant species turnover in limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. — Journal of Vegetation Science. 4(2): 179–188.
- Vertelina O.S., Onipchenko V.G., Makarov M.I. 1996. Primary minerals and processes of weathering in high-mountain soils of the Teberda Reserve. — Bulletin of Moscow University. Series 17. Soil Science. 1: 3–10. (In Russ.).
- Zernov A.S., Alekseev Yu.E., Onipchenko V.G. 2015. The determinant of vascular plants of the Karachay-Cherkess Republic. — 459 p. (In Russ.).