

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«Дагестанский государственный университет»

На правах рукописи

Гамзатова
Халисат Магомедовна

**Биологические особенности разнообразия почв Дидойской
депрессии горного Дагестана**

Специальность 06.02.13 – почвоведение (биологические науки)
Диссертация

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Залибеков Залибек Гаджиевич

Махачкала –2017

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	9
1.1. Особенность изучения почв в Дагестане.....	9
1.2. Почвенный покров и его разнообразие.....	12
1.3. Взаимосвязь между биотическими и абиотическими компонентами почвы	17
1.3.2. Почвенная микрофлора.	21
1.3.3.Эндомикориза	26
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ РАБОТЫ	31
2.1. Объекты исследования	31
2.2. Условия почвообразования и региональные их особенности	33
2.2.1. Рельеф местности и его особенности в горных условиях.....	33
2.2.2. Климатические условия.....	35
2.2.3. Растительный покров горного Дагестана	39
2.3. Методы исследования.....	41
2.3.1. Исследование почв.....	41
2.3.2. Исследование разнообразия растительных сообществ	42
2.3.3. Исследование микробоценоза	43
2.3.4. Исследование таксономического состава травянистых растений, образующих микоризу	44
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ.....	46
3.1. Характеристика основных типов почв Дидойской депрессии	46
3.1.1. Гранулометрический состав почв	57
3.1.2. Характеристика типов почв по химическим свойствам	60
3.1.3. Агрохимическая характеристика горных почв Дидойской депрессии	62
3.2. Биологические признаки разнообразия горных почв.....	65

3.2.1. Разнообразие и биомасса растительных сообществ, сформировавшихся на разных типах почв Дидойской депрессии.....	65
3.2.2. Характеристика микробоценоза в почвах Дидойской депрессии..	97
3.2.3. Развитие эндомикоризного симбиоза в почвах Дидойской депрессии	98
3.2.4. Кластерный анализ исследованных типов почв по элементам биологического разнообразия.....	104
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	107
ВЫВОДЫ	113
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	115
ПРИЛОЖЕНИЯ	144

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы

Почва относится к биокосным системам, в которых организмы изменяются под действием факторов среды, а среда трансформируется под воздействием живых существ. В настоящее время основным параметром, характеризующим состояние надорганизменных систем, выступает биологическое разнообразие.

Анализ распространения сообществ и экосистем неоспоримо свидетельствует, что их структура и пространственное размещение находятся в теснейшей зависимости от действующих параметров абиотической среды. Так, почвенные факторы, наравне с климатическими, влияют через экологические процессы на форму, динамику биоразнообразия сообществ, видов и популяций. Опосредованно почвенные условия действуют на эволюцию видов и популяций, определяя темпы дрейфа генов, регулируя возникновение географических популяций и пути их дальнейшей эволюции (Лебедева и др., 2002).

Результаты анализа биологического разнообразия почв могут быть использованы для поддержания их плодородия и оценки качества окружающей среды.

Под действием антропогенных факторов, давление которых увеличивается с каждым годом, формируются многочисленные антропогенные биогеоценозы. Они развиваются под комплексным воздействием природных и социально-экономических факторов и имеют свои характерные особенности: олигодоминантность, неустойчивость системы, уязвимость структуры (Воронов, 1999; Лебедева и др., 2002; Дроздов и др., 2002). Знание закономерностей строения и жизни антропогенных биоценозов позволит регулировать и направлять развитие географической среды, все более вовлекаемой в сферу деятельности человека.

В Дагестане разнообразие горных почв, их свойства и закономерности распространения отличаются своеобразием и самобытностью. Объясняется это многими причинами, среди которых наиболее важными являются сочетание условий вертикальной и горизонтальной зональности почв, а также многообразие местных факторов (Ливеровский, 1948; Львов, 1964; Ковда, 1975; Истомина, 1980; Зонн, 1995; Лебедева и др., 2000; Залибеков, 2006; Залибеков, Гамзатова, 2014; Гамзатова, 2014). Между тем, материалы о почвенном покрове горного Дагестана разрознены; сведения о почвах отдельных районов и хозяйств получены в результате исследований, выполненных в разных масштабах. До настоящего времени не проведена комплексная оценка биологического разнообразия горных почв по таким показателям, как продуктивность и видовой состав растительных сообществ, численность и структура микробоценоза. Однако именно такая информация необходима для целенаправленного сохранения ландшафтного разнообразия и биологических ресурсов Дагестана.

Цель работы – охарактеризовать основные типы почв Дидойской депрессии, а также элементы биологического разнообразия в условиях горного почвообразования.

Задачи:

1. Изучить морфологические, химические и физико-химические свойства почв одного из регионов высокогорий Дагестана – Дидойской депрессии, сформировавшихся в условиях дифференциации ареалов почв по высотным зонам.
2. Охарактеризовать основные типы почв Дидойской депрессии с выделением признаков биоразнообразия отдельных типов почв.
3. Дать характеристику разнообразия фитоценозов и продуктивности в зависимости от изучаемых типов почв.

4. Оценить численность почвенной микрофлоры, а также разнообразие бактериального и грибного сообществ по основным типам почв.
5. Определить таксономический состав травянистых растений, формирующих эндомикоризный симбиоз в исследованных типах почв.

Положения, выносимые на защиту

1. Закономерности основных типов почв Дидойской депрессии в связи с элементами биологического разнообразия.
2. Таксономические и структурные особенности растительных сообществ Дидойской депрессии, сформировавшихся в условиях горного Дагестана.
3. Характеристика состояния микробоценоза в почвах Дидойской депрессии.
4. Видовой состав микотрофных растений и уровень развития эндомикоризного симбиоза в горных почвах.

Научная новизна: Впервые в регионе проведено комплексное исследование биологического разнообразия горных почв. Охарактеризована изменчивость элементов разнообразия основных типов почв Дидойской депрессии в зависимости от растительного покрова. Определен видовой и флористический состав травянистых растений, образующих эндомикоризный симбиоз в почвах лесного генезиса.

Практическая значимость: Полученные результаты исследований представляют современную оценку горных почв и дополняют сведения об экологии и элементах биоразнообразия высокогорных почв в зависимости от типовых их различий. Полученные результаты являются основой определения параметров уникальных лесных почв (слабоподзоленных), а также олуговелых и остепненных разновидностей, являющихся редкими исчезающими видами лесных почв горных территорий.

Материалы исследования могут быть использованы в сельском хозяйстве при оптимизации агротехнических мероприятий и прогнозировании их экологических последствий.

Теоретические результаты диссертации используются в спецкурсах лекций на биологическом факультете кафедры почвоведения ДГУ.

Апробация работы: Основные результаты исследований представлены на конференции «Нanomатериалы и нанотехнологии в лесном комплексе» (Москва, 2011), Межвузовской конференции молодых ученых и специалистов (Махачкала, 2012), VI Всесоюзной конференции молодых ученых «Стратегия взаимодействия микроорганизмов и растений с окружающей средой» 24-28 сентября (Саратов, 2012), Конкурсе молодежных научно-исследовательских инновационных проектов Дагестанского государственного университета на лучшую научную работу среди аспирантов - Диплом 1 степени (Махачкала – 2013), Научно-практической конференции «Почвы аридных территорий и проблемы охраны их биологического разнообразия», посвященная 80-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора, Заслуженного деятеля науки РФ Залибекова Залибека Гаджиевича» (Махачкала, 2014), Юбилейной научно-практической конференции посвященной 50-летию биологического факультета ДГУ (Махачкала, 2014).

Публикации: По теме диссертации опубликовано 12 статей (4 – в журналах из списка ВАК) и 8 тезисов докладов на конференциях.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов и приложений. Текст, включая приложения, изложен на 160 страницах машинописного текста, содержит 25 таблиц и 22 рисунков. Библиографический список включает 296 источника, в том числе 123 на иностранных языках.

Личный вклад автора заключается в проведении экспериментальных работ, выполнении аналитических определений, обработке и обсуждении аналитических данных, публикации результатов исследований.

Работа была начата под руководством д.с.-х.н. М. Г. Адамова, а в последствии продолжена под руководством д.б.н. Залибекова З. Г., которому выражаю свою благодарность. Огромную благодарность за помощь в методике исследования микоризообразующих грибов выражаю доценту кафедры агрохимии биологического факультета СПбГУ Н. М. Лабутовой; сотруднику Института физиологии растений г. Москвы д.б.н. профессору Кузовкиной И. Н., оказавшей помощь в обработке материала. Выражаю особую благодарность и признательность всем сотрудникам кафедры ботаники Дагестанского государственного университета за внимание и консультацию, а также доценту кафедры А. И. Аджиевой за помощь в определении флористического состава.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Особенности изучения почв в Дагестане

Особенностью изучения почв Дагестана является последовательный охват территорий отдельных регионов в зависимости от степени земледельческой освоенности. Отдельные сведения о почвах отражены в работах, посвященных изучению растительности, рельефа и геологического строения. Начало научному изучению почвенного покрова Дагестана положил В.В. Докучаев, который предпринял в 1878 году поездку по Дагестанской области. Полученные данные по высотным отметкам почвенных зон были использованы В.В. Докучаевым при обосновании установленного им закона вертикальной зональности почв горных стран (Докучаев, 1949). Разнообразие почвенного покрова Дагестана характеризуется образованием основных типов почв, характерных для горных и равнинных условий юга России. Кроме того, в отдельных массивах, урочищах встречаются почвы, которые по своим свойствам отличаются от общеизвестных классификационных единиц. Выявление таких особенностей почв и процессов продолжает привлекать внимание ученых и практиков к почвенному покрову Дагестана. Исследования почв известными почвоведом А.М. Панковым (1938), С.В. Зонном (1927) сводились к учету почвенных ресурсов и характеристике их свойств. Также следует отметить работы С.А. Захарова (1913), где описаны общие и частные закономерности распространения почвенных зон (Захаров, 1913; Захаров, 1934; Захаров, 1939; Зонн, 1940).

Разнообразие почв, их свойств и особенностей распространения в Дагестане отличается своеобразием и самобытностью от других регионов (Можарова, Федоров, 1990; Стасюк, 2001, 2007). Особенности разнообразия объясняются многими причинами, среди которых наиболее важными являются сочетание условий вертикальной и горизонтальной зональности, уровневых перепадов, сочетаний местных факторов (Можарова, и др. 1993).

Кроме того, в динамике почвенного покрова большое значение имеет наметившаяся тенденция климатических изменений и усиление антропогенных воздействий (Акимцев, 1939; Аджиев, и др. 1998).

Изучение почвенного покрова Дагестана осуществлено по природным зонам: равнинный, предгорный, горный. Такой подход обеспечивает характеристику основных типов почв и их свойств с учетом географических закономерностей их распространения. С позиции определения закономерностей распространения почв, определения границ и высотных отметок положительное значение имеет опубликованный материал в работе Б.Ф. Добрынина в 1917 году под названием «Горный Дагестан и элементы ландшафтов» (Добрынин, 1948).

Почвенный покров горной зоны всегда привлекал внимание исследователей оригинальностью свойств, условием формирования и общими закономерностями географического распространения. Свидетельством тому явились экспедиции, осуществленные В.В. Докучаевым, исследования проведенные П.А. Костычевым, С.В. Зонном, Б.Ф. Добрыниным, К.Д. Глинкой, положившие основу создания закона вертикальной зональности почв, который не утратил своей актуальности и в настоящее время (Костычев, 1892; Глинка, 1910; Зонн, 1939).

В то же время, как подчеркивает С.В. Зонн, изучение горных почв отставало от масштабов проведенных работ в равнинной зоне Дагестана (Зонн, 1940; 1946; 1950). Такое положение продолжается и в настоящее время, что на наш взгляд связано с недостаточной степенью развития фундаментальных исследований по географии горных почв Дагестана. Основными причинами такого отставания являются удаленность, труднодоступность и отсутствие достаточного объема средств для проведения НИР в горных условиях. В настоящее время для характеристики горных почв и условий их образования имеются опубликованные и фондовые материалы в ограниченном объеме. По некоторым типам почв вообще отсутствуют

аналитические данные по физико-химическим их свойствам и динамике их изменения. Учитывая эти обстоятельства при описании основных типов почв использованы общие сведения и данные анализов по картографии горных почв, опубликованные А.С. Солдатовым, С.У. Керимхановым, М.А. Баламирзоевым и др., исследователями (Солдатов, 1956; Керимханов, 1975; Баламирзоев, 1982).

Горная зона Дагестана занимает 1,91 млн. га или 39,8% общей площади и охватывает территории с высотными отметками 1000 м над уровнем моря и более. Значение горного Дагестана определяется высоким удельным весом территории, на которой сосредоточена большая часть сельского населения республики – 0,4 млн. человек, что составляет 70% численности сельского населения и 28% населения всего Дагестана. Наибольшее развитие здесь получили отгонное животноводство и мясомолочное скотоводство. Горный Дагестан богат гидроэнергетическими ресурсами. Материалы о почвенном покрове горного Дагестана отличаются разрозненностью; сведения о почвах отдельных районов и хозяйств получены в результате исследований, выполненных в разных масштабах. Большой объем работ был выполнен по определению агротехнических, эрозионных свойств и закономерностей распространения почв (Керимханов, 1972; Залибеков, 2006; Баламирзоев, 2008).

Большинство исследователей отмечали особенности среди которых наиболее важным является материал по характеристике географического распространения основных типов почв в системе горизонтальной и вертикальной зональности (Атаев, и др., 2007; Братков, и др., 2007; Атаев, и др., 2010; Абдулаев, и др., 2011; Ахмедова, Рамазанова, 2011).

Горные почвы приуроченные к высотным отметкам 2000 и выше м над уровнем моря, развиваются в условиях глубокого эрозионно-гидрографического расчленения территории, а также значительной удаленности от промышленных центров. Их общая площадь составляет 209,3

тыс.га. Почвы используются в лесохозяйственных целях, включая заготовку древесины. На эти отрасли приходится 90,6% общей функционирующей (естественной) площади бурых лесных почв. Территория подвергнута сильному антропогенному воздействию (вырубке), что привело к формированию горной лесной смытой почвы на элювии некарбонатных пород (рис.1). В результате, значительная часть почв обезлесена (олуговелые разности) и в настоящее время используется как сенокосные и пастбищные угодья. Возможно, это связано с разным температурным, водным режимом почв и сменой биоценозов исследуемых участков (Залибеков, 1979, 2014).

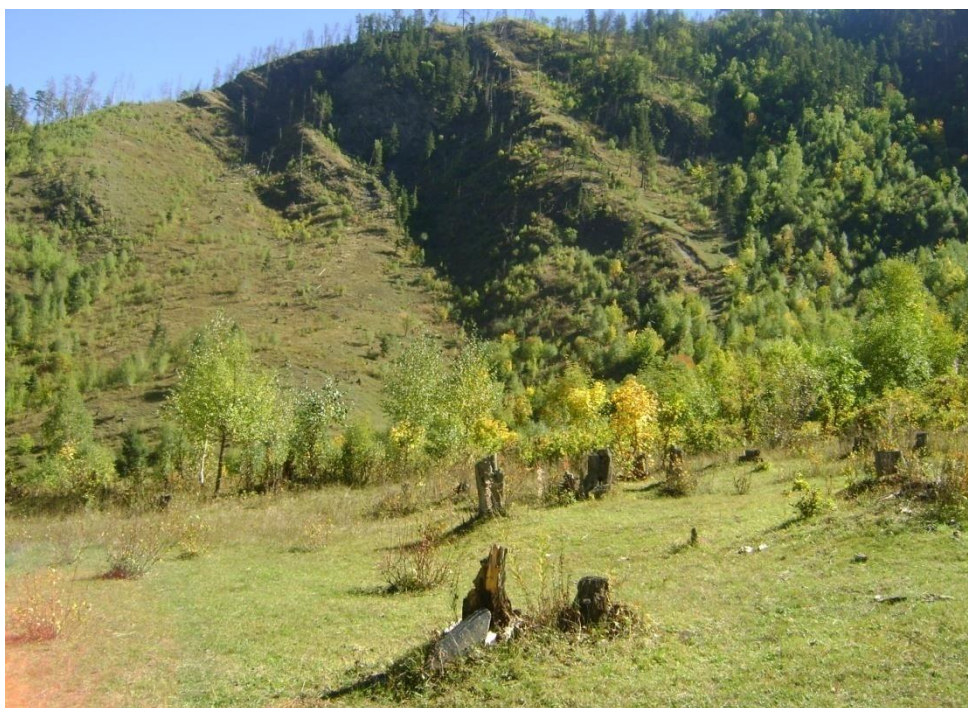


Рис. 1. Вырубка на лесных почвах, 2011г.

1.2. Почвенный покров и его разнообразие

По литературным данным в исследуемом регионе распространены следующие типы почв: горно-луговые, горно-луговые дерновые, горнолесные бурые, горные лугово-лесные, горно-луговые примитивные (Полевой определитель почв России, 2008).

Почвы высокогорной зоны подчиняются закону вертикальной зональности. Нижние высотные отметки распространения основных типов почв по экспозициям склонов (по С.У. Керимханову, 1976) представлены в

таблице1 (Проект организации и развития лесного хозяйства Цунтинского лесхоза Дагестанской АССР – Киев, 1978).

Таблица 1.

Основные типы почв по склоновым экспозициям

Типы почв	Экспозиция			
	С	В	З	Ю
Горно-луговые	2200	2250	2300	2450
Горно-луговые дерновые	1350	1400	1650	2000
Горнолесные бурые	1400	1450	1450	1600
Горные лугово-лесные	1450	1450	1500	1700
Горно-луговые примитивные	1800	1950	1950	2100

Как указывает С.У. Кемирханов, (Почвы Дагестана, 1976) границы поясов и почвенных контуров не проходят параллельно горизонталям, а, вследствие часто меняющегося в пространстве фактора экспозиции склона, имеют прерывистый характер. Общая схема распространения почв в пределах высотных поясов на территории района Дидойской депрессии представляется следующим образом:

А. Нивальный пояс (3500-4000м и выше):

- почвенный покров отсутствует.

Б. Субнивный пояс (3300-3700м):

- примитивные почвы.

В. Альпийский пояс (2400-3400м):

- горно-луговые торфянистые почвы (3000-3400м),

- горно-луговые почвы (2400-3000м),

- горные лугово-лесные скрытоподзолистые почвы.

Г. Субальпийский пояс (1900-2400м):

- горно-луговые типичные (1700-2500м),

- горно-луговые черноземовидные (1700-2500м),
- горные лугово-лесные скрытоподзолистые почвы (2300-2800м)

Д. Горнолесной пояс (до 2500м):

- горно-подзолистые и горно-подзолистые торфянистые почвы (1200-2400м),
- бурые горнолесные неоподзолённые и оподзоленные почвы (1200-2000м),
- бурые горнолесные дерновые почвы (до 2500м),

Е. Интрозональные почвы

- примитивные почвы
- луговые под лесом почвы (горные делювиально-луговые)
- осыпно-делювиальные отложения (Проект организации и развития лесного хозяйства Цунтинского лесхоза Дагестанской АССР, Киев, 1978)

Горно-луговые торфянистые почвы встречаются в верхней части альпийского пояса (3000-3400м) в условиях высокой влажности и низких температур. Мощность гумусового горизонта 25-30см, содержание в нем гумуса составляет 12-15%. Реакция почвы сильнокислая ($pH = 4,2-4,4$), степень насыщенности основаниями 19-24%. По гранулометрическому составу преобладают глинистые разновидности почв. Обеспеченность калием высокая (15-20 мг/100г почвы). Целесообразно использование данных почв под летние пастбища при строго регулируемом выпасе скота.

Горно-луговые почвы сформировались в нижней части альпийского пояса на высоте 2400-3000 м над уровнем моря. Имеют широкое распространение. Почвообразующая порода – элювий аспидных и глинистых сланцев. Мощность почв составляет 60-70см. Мощность гумусового горизонта - 16-32см, содержание гумуса - 13-20%. Гранулометрический состав – глинистый. Реакция почвенного раствора среднекислая ($pH = 4,6-4,8$). Степень насыщенности основаниями - 45-55%. Обеспеченность калием высокая, фосфором – низкая. Почвы используются под летние пастбища (Ковда, 1973, 1979).

Горные лугово-лесные скрытоподзолистые почвы расположены в альпийском поясе на склонах северной, северо-западной и западной экспозиций под зарослями рододендрона кавказского. Материнская порода – глинистые сланцы и их элювий. Почвы характеризуются наличием торфянистого горизонта, тяжелым гранулометрическим составом, кислой реакцией ($pH=4,6$), высоким содержанием гумуса (13%).

Горно-луговые типичные почвы субальпийского пояса имеют широкое распространение на высотах 1700-2500м. Данные почвы приурочены к склонам северной экспозиции, а также западной и северо-западной. Мощность почв, в среднем, составляет 30-40см. Мощность гумусового горизонта 20-40см. Профиль слабо дифференцирован на горизонты. Гранулометрический состав – глинистый, реже суглинистый. Содержание гумуса 9-21%. Почвенный раствор кислый ($pH=4,6-5,6$). Обнаруживается гидролитическая кислотность (Нг- 21 мг-экв на 100г почвы). Обеспеченность калием высокая, фосфором низкая. В нормальных условиях сильно развита дернина. В хозяйственном отношении участки этих почв можно использовать под сенокосы (Ромашкевич, 1988; Ромашкевич, Яшина и др., 1985).

Горно-луговые черноземовидные почвы также встречаются на высотах 1700-2500м в субальпийском поясе, но на склонах, Ю, В, Ю-В экспозиций. Эти почвы сформировались на элювии глинистых сланцев и песчаников. Характеризуются темно-серой (черной) окраской верхнего горизонта (12-15% гумуса), непрочно комковато-зернистой структурой, глинистым и суглинистым гранулометрическим составом. Мощность почвенного профиля 37-51см. Реакция почвы близка к нейтральной ($pH=5,6-6,4$). Многие участки этих почв подвержены эрозии. Могут использоваться под пастбища и сенокосы при строго нормализованном выпасе скота. Горно-подзолистые почвы сформировались под сосновыми лесами на высотах 1200-2400м. Объединяют группу разновидностей, имеющих различные свойства в

зависимости от типа леса. Так, среднемощные почвы встречаются в свежих и влажных сугрудках маломощные – в свежих и влажных суборях. Общее свойство этих почв – подзолистый процесс почвообразования. Профиль хорошо дифференцирован на горизонты: гумусовый (A_1), элювиальный (A_2) и иллювиальный (B). Развитию подзолистого процесса способствуют некарбонатные породы и особые фитоклиматические условия под пологом сосновых древостоев. Почвы имеют кислую реакцию ($pH=4,5-5,3$). Содержание гумуса в верхнем горизонте 8-14%. Механический состав почв – каменисто-хрящеватый. В отдельных случаях отмечаются эродированные разновидности горно-подзолистых почв.

Бурые горнолесные почвы расположены в поясе высот 1200-2000м на склонах различных экспозиций и формы. Отличительной особенностью почв является их высокая биологическая активность. Мощность почв в зависимости от рельефа и почвообразующих пород изменяется от 15см до 150 см. Все почвы скелетны, характерна средняя степень скелетности (20-50%). В средней части профиля почв часто отмечается уплотнение, «оглинивание». В верхнем горизонте содержится 15-20% гумуса. Реакция почв кислая. В поглощающем комплексе содержится значительное количество алюминия и незначительное – кальция. В условиях горного рельефа почвы подвержены смыву (Богатырев, 1947; Богатырев, Фридланд, 1959; Фридланд, 1953, 1966; Вадюнина, 1961)

Бурые горнолесные дерновые почвы формируются в поясах горных лесов. Они занимают значительные площади под изреженными древостоями сосновых лесов на южных склонах крутизной 25-35°. Почвы не дифференцированы на горизонты, равномерно окрашены гумусом, имеют характерную для дерновых почв зернистую структуру. Мощность почв изменяется от 40 до 100 см. Сверху почвы задернованы. Механический состав – суглинистый. Реакция почв слабокислая. Прimitивные почвы субнивального пояса расположены на открытых скальных обнажениях, в

расщелинах пород, в условиях обрывистых склонов ущелий. Мощность – 3 – 5 см. Часто в таких условиях поселяется сосна, предохраняя склоны от разрушения.

Горные луговые почвы залегают по днищам балок и оврагов. Их мощность варьирует от 30 до 100 см. Цвет верхнего горизонта темно-серый с коричневым оттенком, сложение уплотненное, структура непрочной комковатая. Дифференциация профиля почв слабая. Выровненные участки этих почв используются под сенокосы.

Осыпно-делювиальные отложения могут быть самого разнообразного вида и состава: от глыб до тонких глинистых продуктов. Они образуют узкие шлейфы по склонам гор. Осыпи и отложения селевых потоков состоят из грубого, неотсортированного материала. Чем меньше в нем крупного скелета, тем богаче условия местопроизрастания, и наоборот. Делювиальные отложения – это хорошо отсортированные продукты смыва с гор, состоят из мелкоземы, хряща. Крупные обломки встречаются редко.

Таким образом, разнообразие факторов почвообразования обусловило мозаичность и неоднородность почвенного покрова, главной чертой которого является ярко выраженная эрозионность.

1.3. Взаимосвязь между биотическими и абиотическими компонентами почвы

Почва представляет собой биокосную систему, где живые организмы и неорганическая материя тесно между собой связаны и взаимообусловлены. Специфика почвы состоит в том, что в ней постоянно происходит обеспеченный деятельностью организмов круговорот элементов. Многие десятки и сотни тысяч химических реакций совершаются живыми организмами в земной оболочке биосферы. При этом все реакции представляют собой единый комплекс биохимического взаимодействия, которое осуществляют организмы, тесно связанные с почвой: растения, животные и микроорганизмы. В результате, почва является системой, в

которой организмы изменяются под действием факторов среды, а среда трансформируется под воздействием живых существ (Виноградский, 1952; Горышина, 1979; Гельцер, Криволуцкий, 1986; Гонгальский, Покаржевский, 2003).

1.3.1. Растительный покров

Растения – основные первичные продуценты, составляющие ядро наземных биогеоценозов. Биологический круговорот на Земле начинается с продукции органического вещества. На суше он включает поступление элементов из почвы и атмосферы в растения, биосинтез ими органических соединений и последующее разложение мертвых остатков микроорганизмами с возвращением элементов в почву и атмосферу. В результате биологического круговорота происходит обогащение почвы органическим веществом, азотом, минеральными элементами питания, которые вновь поступают в растения. На суше первичную продукцию органического вещества осуществляют преимущественно высшие растения (Гордеева, Ларин, 1965; Дылис, Бурова, Выгодская и др. 1973; Чернова, 1973; Галушко, 1980).

Биологический круговорот различается в разных природных зонах. Общая биомасса растений наиболее велика в лесной зоне, где достигает 300–400 т/га. Доля подземных органов в лесной зоне наименьшая (22–24%). Наибольшая часть органического вещества накапливается в древесине (15–30 т/га). В тундре и пустынях биомасса растений сравнительно небольшая, с высокой пропорцией подземных органов (до 90% в пустыне). При этом количество мертвых растительных остатков максимально в тундре и почти полностью отсутствует в пустыне (Кретович, 1964; Журавлева, 1994).

Растения выполняют очень важные функции в процессах почвообразования и формирования плодородия почв, протекание которых также различается в разных природных зонах. Разложения мортмассы растений и образование гумуса в лесной зоне сосредоточено в подстилке. В

степной зоне, где преобладают травянистые растения с хорошо развитой корневой системой, разложение происходит в почвенной толще, что приводит к образованию мощного гумусового горизонта. Помимо этого, корневые системы растений оказывают влияние на физические и химические свойства почв, ее биологическую активность. Они изменяют структуру, создают порозность почвы, влияют на ее воздушный режим, участвуют в разложении минералов, снабжают почвенные организмы источниками органического питания. Благодаря корневым системам происходит биогенная аккумуляция и дифференциация веществ в почвенном профиле (Гиляров, 1937; Курсанов, 1940)

Растения могут влиять на содержание элементов минерального питания (ЭМП) и органического вещества, уменьшая их содержание за счет поглощения ЭМП и ускорения разложения почвенной органики. Последнее показано, например, в экспериментах по влиянию живых корней растений на скорость разложения отмерших корней (vanderKriftetal., 2002). С другой стороны, они могут увеличивать содержания ЭМП за счет поступления с опадом, корневыми выделениями, усиления выветривания первичных минералов и торможения разложения органического вещества при выделении антимикробных метаболитов. Реальные воздействия растений зависят от балансов этих противоположных процессов (Farraretal., 2003).

Корневые выделения – мощный фактор развития и биохимической активности микроорганизмов в корневой зоне растений. Корневые прижизненные выделения растений вносят в почву большое количество органического вещества, азота и, видимо, других ЭМП. Почвенные микроорганизмы стимулируют корневые выделения, поскольку в стерильной среде выделения по углероду составляют лишь около 60% от таковых на естественном микробиологическом фоне (Farraretal., 2003). На поверхности корней (в ризоплане) и вблизи них (в ризосфере) сосредоточены микроорганизмы, осуществляющие главные звенья круговорота азота.

Корнями растений питаются некоторые беспозвоночные (клещи, нематоды), на корнях развиваются грибы, образующие микоризу, с клетками корня вступают в симбиоз бактерии, осуществляющие азотфиксацию (Burnett et al., 2000)

Корни растений выделяют экзоцеллюлярные ферменты, в число которых входят фосфатазы, инвертазы, амилаза и протеазы. При этом количественно преобладают фосфатазы. Считается, что ферменты, выделяемые растениями, преимущественно участвуют в процессах трансформации соединений, содержащих фосфор и только в некоторой степени – углерод. Ферментативная активность корней зависит от обеспеченности почвы элементами питания. Так, показано, что при низком уровне неорганического фосфора в почве продукция фосфатаз в корневой зоне возрастает более чем в 2 раза (Работнов, 1985, 1992; Смирнова, 1987)

Наблюдается и обратная связь, проявляющаяся в формировании растительного покрова в зависимости от свойств почвы. Установлено, что внутри растительных сообществ распространение отдельных видов растений определяется почвенными факторами. Так, участие вейника тростниковидного (*Calamagrostis arundinaceae*) резко увеличивалось на участках с повышенным pH горизонта В, где располагается большая часть его корней (Рысин, Рысина, 1987). В альпийских сообществах северо-западного Кавказа сопряженный анализ пространственной структуры фитоценозов и свойств почвы выявил значимую приуроченность отдельных видов растений к микроучасткам, отличающимся по ряду почвенных свойств (Онипченко и др., 1998). Например, на альпийских коврах *Taraxacum steveni* повышал свое покрытие на участках с высоким содержанием органического вещества и общего фосфора, а *Hyalopo aprontica* предпочитал участки с меньшим гумусонакоплением.

В горных условиях, где мощность почвы может ограничивать развитие корневых систем растений, обнаруживается довольно четкая приуроченность

отдельных видов внутри сообщества (в масштабе десятков сантиметров) к участкам почвы разной мощности. Показано, что все часто встречающиеся виды альпийских лишайниковых пустошей можно разделить на три группы. К первой группе относятся виды, встречающиеся при мощности почвы менее 17 см. Сюда относятся *Helictotrichon versicolor*, *Bromus variegatus*, *Anthemis marchalliana*, *Carex umbrosa*, *Minuartia circassica*, *Oxytropis kubanensis*, *Carum caucasicum*, *Arenaria lychnidea*. Участки, лишенные растений, а также пятна мхов и лишайников характеризуются также незначительной мощностью почвы. Ко второй группе растений, приуроченных к почвам средней мощности (17-20 см), можно отнести *Antennaria dioica*, *Campanula tridentata*, *Festuca ovina*, *Trifolium polyphyllum*, *Alchemilla caucasica*, *Anemone speciosa*. Три вида растений – *Campanula collina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Agrostis vineali* – часто встречающихся на участках с мощностью почвы более 20 см, относятся к третьей группе (Онипченко, 1986)

1.3.2. Почвенная микрофлора.

Почвенные микроорганизмы – бактерии и грибы – преобладают по численности и массе среди остальных педобионтов. Именно они, осуществляя связь между абиотическими и биотическими компонентами почвы и атмосферы, обеспечивают протекание глобальных биогеохимических циклов. В результате деятельности микрофлоры, почва приобретает свое важнейшее свойство – плодородие (Ананьева, и др., 2008; Аристовская, 1962, 1980; Гельцер, 1986).

Бактерии обеспечивают протекание в почве звеньев глобальных процессов. Так, почвенные прокариоты осуществляют азотфиксацию и другие стадии цикла азота. В результате трансформации азотсодержащих соединений, растения получают макроэлемент питания – азот. Стадия денитрификации замыкает цикл этого элемента, вследствие чего поддерживается газовый состав атмосферы (Глазовская, 1950; Гиляров, Криворлуцки, 1985; Бабьева, Зенова, 1989; Головлев, 1998). Основная роль

принадлежит почвенным бактериям в осуществлении циклов серы и железа. Также они участвуют в трансформации фосфора в почве. В результате, эти элементы становятся доступными для растений (Головченко, и др., 1993; Горленко, Кожевин, 2005)

Разложение органического вещества в анаэробных условиях происходит благодаря деятельности исключительно бактерий. Несомненна роль прокариот в процессе образования гумусовых веществ – основного запаса элементов питания растений в почвах (Добровольская, Лысак, 1986; Добровольская, Лысак, 1996; Добровольская, и др., 2001; Добровольская, 2002).

Жизнедеятельность почвенных бактерий тесно связана с растениями. В надземном ярусе бактерии всегда обнаруживаются на поверхности всех органов растений. Сообщество эпифитных и эндофитных микроорганизмов является постоянной и неотъемлемой частью любого растения, перестраивающейся в процессе его онтогенеза. Исследования последних лет указывают на то, что эпифитные микроорганизмы и растение образуют единую симбиотическую коэволюционирующую систему (Нетрусов, 2004, 2006)

Ризосфера представляет собой активно изменяющуюся среду, где взаимодействуют микроорганизмы, корни растений и абиотические компоненты почвы – минеральные и органические вещества, почвенный раствор и почвенные газы (Azcon-Aguilar, Barea, 1992; Lindermann, 1992; Barea, 1997; Gryndler, Hrselova 1998; Kennedy, 1998, Bowen, Rovira, 1999; Barea, 2000). Основой для формирования и функционирования ризосферы, с одной стороны, является растение, которое поставляет фотосинтаты и органическое вещество в виде отпада и опада, а с другой – прикорневые микроорганизмы, влияющие на состав корневых выделений и снабжающие растение доступными элементами питания (Werner, 1998). В ризосфере обитают бактерии, которые осуществляют разложение органического

вещества и трансформируют элементы питания в доступную для растений форму. Такие микроорганизмы, как известно, играют фундаментальную роль в функционировании агроценоза и устойчивости естественной экосистемы (Alabouvette, Lemanceau, 1997; Barea, 1997; Cordier et al., 1999). К полезным бактериям относятся и, так называемые, «Plant growth promoting rhizobacteria» (PGPR или ризобактерии), которые колонизируют поверхность корня. PGPR включают бактерии с различными жизненными циклами, активно участвующими во многих ключевых процессах, таких как биологический контроль фитопатогенов, циклы питания растений и выживаемость проростков (Kloepper et al., 1991; 1991; Haas et al., 1991; Lugtenberg et al., Lemanceau, Alabouvette, 1993; Weller and Thomashow, 1994; Broek, Vanderleyden, 1995; Glick, 1995; Bashan, Holguin, 1998; Barea, 2000).

Основная масса почвенных грибов представлена сапротрофами. Их главная функция в биогеоценозе – разложение мертвого органического вещества. Таким образом, грибы входят в блок редуцентов, выполняя, как правило, функцию первого звена в трофических цепях разлагателей органических соединений. Это связано с тем, что грибы способны к синтезу мощных гидролитических ферментов, с помощью которых осуществляется деструкция трудногидролизуемых субстратов. Именно грибы, в основном, разлагают целлюлозу в аэробных условиях и являются практически единственными деструкторами лигнина в биогеоценозах. Продукты разложения этих веществ подхватываются чаще всего бактериям, которые завершают процессы деструкции (Добровольская, и др., 1999). Следует отметить, что продукты разложения трудногидролизуемых углеродсодержащих субстратов, например, лигнина, могут выступать строительным материалом для синтеза гумусовых веществ (Звягинцев, 1987).

Грибы оказывают множественное действие на растения. Многие сапротрофные микромицеты, обитая в ризосфере и ризоплане, оказывают стимулирующее действие на развитие растений, за счет выделения

витаминов и ростовых веществ. Так, грибы рода *Fusarium* синтезируют гиббереллин – мощный стимулятор роста (Добровольская, 1969; Добровольская, и др., 1997). Помимо сапротрофных, в почве обитают фитопатогенные грибы. По современным представлениям, именно почвенные фитопатогенные грибы вызывают 80% болезней растений. Факультативные патогены могут существовать как сапротрофы, осуществляя полный цикл развития в почве, и только в определенных условиях переходят к паразитизму. облигатные патогены проходят полный цикл развития только с участием живого растения-хозяина. Связь с почвой у них ограничена: почва является средой сохранения их покоящихся структур (Добровольская, Никитина, 1990; Добровольская, и др., 1997; Добровольская, Урусевская, 2004; Звягинцев, и др., 2005).

Численность, таксономический состав и структуру почвенного микробоценоза определяют физико-химические особенности среды обитания. В каждой природно-климатической зоне формируются своеобразные по структуре комплексы бактерий и грибов, а во всех типах зональных почв отмечена тенденция к доминированию определенных групп бактерий и грибов (Звягинцев и др. 1994).

Установлено, что содержание органического вещества влияет на таксономический состав почвенного микробоценоза. Так, в олиготрофных условиях (тундровые глеевые почвы) доминируют бактерии рода *Arthrobacter* и грибы *Penicillium nigricans*, *Chrysosporium*spp, *Mortierella ramaniana*, тогда как в черноземах преобладают бактерии родов *Azotobacter* и *Bacillus*, а среди микромицетов – *Aspergillus*spp, *A. wentii*, *Penicillium funiculosum*, *Fusarium*spp. При этом для грибов тип субстрата выступает основным экологическим фактором, определяющим их разнообразие (Звягинцев, и др., 1999).

Влажность также определяет качественный состав бактериальных комплексов почв. Например, в почвах с постоянным переувлажнением

(торфяниках) доминируют грамотрицательные формы бактерий, в отличие от почв пустынь, где преобладают бактерии актиномицетной линии. Влажность определяет и сезонные изменения в таксономическом составе почвенных бактериальных комплексов в пределах одной почвенно-климатической зоны (Звягинцев, и др., 1991).

Кислотность почвы может стимулировать развитие одних групп прокариот и подавлять рост других. Так, азотобактер обнаруживается только в нейтральных, либо слабощелочных почвах. Поэтому эти бактерии практически не обнаруживаются в тундровых и болотных почвах (Звягинцев, и др., 1994; Звягинцева, и др., 1997).

Многие формы бактерий чувствительны к повышенной концентрации солей в почве. Вследствие этого в солончаках с высокой концентрацией солей формируются комплексы с узким разнообразием, в которых прокариоты представлены галотолерантными бациллами, микрококками и некоторыми стрептомицетами (Зенова, 1984; Звягинцева, 2001).

Температурные колебания в верхних слоях почвы оказывают значительное действие на комплекс микромицетов. Отношение к температуре определяет в значительной степени местообитание многих видов почвенных грибов или долю их популяций в сообществах (Мишустин, 1954, 1975, 1982; Мирчинк, 1984).

Растительный покров выступает одним из факторов, от которого зависит структура грибного ценоза в почве. Установлено, что в почвах одного типа, но под разными растительными ассоциациями, комплексы доминантных видов микромицетов могут быть различными. Например, в дерново-подзолистой почве под ельником доминирующими видами были *Aspergillus pullulans*, *Chrysosporium sulfureum*, *Mortierellara maniana*, *Verticillium mterrestre*, а в почве под березняком – *A. pulviscula*, *C. herbarum*, *Penicillium daleae*, *Trichoderma koningii* (Мишустин, Пушкинская, 1960; Чернов, 1975;

Чернов, 1993, 1997, 2000, 2005; Чернов, Бабьева, 1997; Чернов, Добровольская, 2003)

1.3.3. Эндомикориза

Микориза – это симбиоз, образуемый растениями и грибами, которые колонизируют корни или другие подземные органы. Микоризный симбиоз представляет собой наиболее широко распространенную группу микробно-растительных взаимодействий. Способностью к образованию той или иной формы микоризы обладает 80-90% видов наземных растений.

Более всего распространена и подробно изучена неспецифическая форма эндомикоризы – арбускулярная микориза (АМ), в образовании которой участвует большинство наземных растений. В ее формировании участвуют грибы, относящиеся к отделу *Glomeromycota* (Schüßler et al., 2001) и около 75% наземных растений (Mosse et al., 1981; Harley, Harley, 1987; Renker et al., 2003).

Вследствие своей высокой адаптивной способности АМ распространена повсеместно: от альпийской и полярной зон до тропических лесов и саванн и является одним из источников биоразнообразия фитоценозов (van der Heijden et al., 1998). По мнению И.В. Каратыгина, (1993) на долю АМ приходится не менее 20% объема круговорота веществ в наземных экосистемах.

Важной особенностью арбускулярных микоризных грибов (АМГ) является их низкая специфичность по отношению к растению-хозяину: один и тот же вид гриба способен вступать в симбиотические отношения с большим числом видов растений (Smith, Read, 1997). По мнению Д.Э. Рида (Read, 2002), АМГ обладают высокой приспособляемостью к различным экологическим условиям. Они хорошо развиваются в широком интервале кислотности почвы, температуры, влажности и аэрации (Муромцев, 1992).

Арбускулярная микориза оказывает множественное воздействие на макросимбионта. Формирование симбиоза изменяет фитогормональный

статус растений, влияя на содержание ауксинов, гиббереллинов, абсцизовой кислоты и цитокининов (Allen et al., 1980; Danneberg et al., 1992; Allen et al., 1982).

Исследования фотосинтетического аппарата растения-хозяина продемонстрировали влияние арбускулярной микоризы на активность фотосистемы II (Tsimilli-Michael, Strasser, 2002). Таким образом, АМ следует считать полифункциональной структурой: она оказывает плеiotропное действие на растение-хозяина, в результате которого у микоризованных растений повышаются адаптивные и конкурентные качества по сравнению с растениями без микоризы.

В инфицированных АМ-грибом клетках растения наблюдается комплекс ультраструктурных изменений: уменьшается или полностью исчезает вакуоль; пластиды деградируют до состояния пропластид; ядро деформируется, а хроматин переходит в диффузное состояние, что свидетельствует о его высокой транскрипционной активности. В растительных клетках резко возрастает число телец аппарата Гольджи, которые участвуют в формировании периабускулярной мембраны. Вблизи арбускул наблюдается синтез α -тубулина, что свидетельствует об активном развитии цитоскелета (Bonfante-Fasolo, 1978; Bonfante-Fasolo, Fontana, 1985).

АМ имеет исключительную важность в продуктивности растений. Так, согласно литературным данным, имеет место общестимулирующее влияние арбускулярных микориз, в результате которого значительно возрастает урожайность сельскохозяйственных культур (Маршунова и др., 1988). АМ оказывает оздоравливающий эффект, защищая от корневых патогенов (Dehne, 1982; Caron, 1989; Newsham et al., 1995; Kjoller, Rosendahl, 1996; Marsh et al., 2001). При этом реализуется два механизма: 1 - устранение патогенна путем синтеза антибиотиков или при конкуренции за субстрат; 2 - индукция иммунных реакций у растения-хозяина (Linderman, 1994).

В сельском хозяйстве АМ является альтернативой внесению больших количеств удобрений, в первую очередь фосфорных. Многочисленными исследованиями установлено, что при инокуляции растений арбускулярными микоризными грибами происходит значительное усиление поступления в них фосфора (Муромцев, и др. 1977). Фосфор в виде полифосфатов может также накапливаться и храниться в вакуолях арбускулярных микоризных грибов и при необходимости использоваться растениями (Муромцев, 1976; Carling, 2004; Smith, 1975). При этом поступление фосфора из почвы в корни и стебли у микоризованных растений происходит гораздо быстрее.

Показано, что формирование эндомикоризного симбиоза приводит к увеличению в растениях не только макроэлементов, но и микроэлементов. Так при инокуляции томатов культурой *G. mossea* у растений увеличилась биомасса корней и стеблей, урожайность, а также общий уровень поглощения P, Zn, Cu и Fe.

Многими исследованиями показано, что микориза способствует выживанию и развитию растений в стрессовых условиях. Хорошо известно, что высокий уровень солей, недостаток воды часто являются лимитирующими для роста сельскохозяйственных растений. Микориза улучшает адаптацию растений к условиям засоленной почвы, высокой концентрации H^+ , временному дефициту влаги (Крипка, 2002; Mendoza et al. 1963).

Микоризация растений способствует повышению их устойчивости к загрязнению почвы тяжелыми металлами (Azcon-Aguilar, Barea, 1996; Barea et al., 1996; Barea, 1997; Barea, 2000). Арбускулярные микоризные грибы обеспечивают устойчивость растений, растущих на почвах с высоким содержанием Cu, Zn, Cd, Pb (Barea et al., 1998).

Достаточно давно сформулирована концепция, согласно которой в почве естественных фитоценозов формируется единая микоризная сеть,

образованная мицелием микоризных грибов (Лабутова, 2000, 2006, 2008, 2009) Через такую сеть может происходить перераспределение продуктов фотосинтеза между растениями одного или разных видов, что является важным фактором поддержания флористического богатства фитоценозов, особенно травянистых.

Единая почвенная микоризная сеть важна и для быстрого развития микориз у проростков и молодых растений. Интересно отметить, что интенсивность микоризной инфекции может быть существенно выше у этих групп растений по сравнению со взрослыми растениями (Azcon-Aguilar, Barea, 1992; Linderman, 1994; Azcon-Aguilar, Barea, 1996).

Механические нарушения почвы (вспашка и пр.) ведут к разрушению микоризной сети, поэтому интенсивность инфекции обычно уменьшается на нарушаемых почвах. При этом показано, что, просто обрыв мицелия от микоризных растений не приводил к существенному уменьшению инфекции у тестовых особей клевера подземного (*Trifolium subterraneum*), но, если почва до посадки тестового растения перемешивалась, микоризная инфекция снижалась с 40-50% в контроле до 1% (Jasper et al., 1989).

Гломалевые грибы могут также оказывать отрицательное воздействие на немикотрофные виды растений, формируя состав сообществ в ходе сукцессий. Такие закономерности были установлены в опытах с микоризируемыми растениями подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata*), золототысячника (*Centaurea erythraea*) и немикоризируемыми растениями песчанки (*Arenaria serpyllifolia*). Было установлено, что в отсутствие микоризных грибов песчанка развивалась лучше, чем золототысячник, а в присутствии таких грибов картина менялась на противоположную, т.е. лучше развивался золототысячник. Предполагается подавление развития безмикоризных видов растений на начальных стадиях сукцессий гломалевыми грибами за счет выделения токсичных для этих растений метаболитов. Таким образом, гломалевые грибы на ранних стадиях

онтогенеза как бы отбирают виды, способные образовывать АМ (Francis, Read, 1994).

Важными экологическими факторами, влияющими на микоризообразование, являются обеспеченность почвы органическими и минеральными веществами и ее влажность.

Наиболее значимым фактором, зачастую определяющим степень микоризации и эффективность функционирования симбиоза, является обеспеченность почвы фосфором (Гамзатова, и др., 2013). Так, применение двузамещенного фосфорнокислого кальция в разных дозах в качестве источника фосфора при выращивании клевера лугового показало, что высокие дозы значительно ингибируют развитие микоризообразующих грибов как внутри клеток коры корней, так и на их поверхности. Низкие дозы фосфора оказали стимулирующее влияние, повысив заселенность корней грибами примерно в два раза (Лебедева, 2000; Лебедева, Канивец, 1991).

На эффективность эндомикоризного симбиоза оказывает влияние обеспеченность почвы азотом. Анализ показывает, что степень микотрофности уменьшается с увеличением дозы азота (Харли, 1963, Чмыр, 1973,).

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ РАБОТЫ

Объектом исследования являются почвы Дидойской депрессии горного Дагестана, расположенные в вершинной части Главного Кавказского хребта (рис. 2)

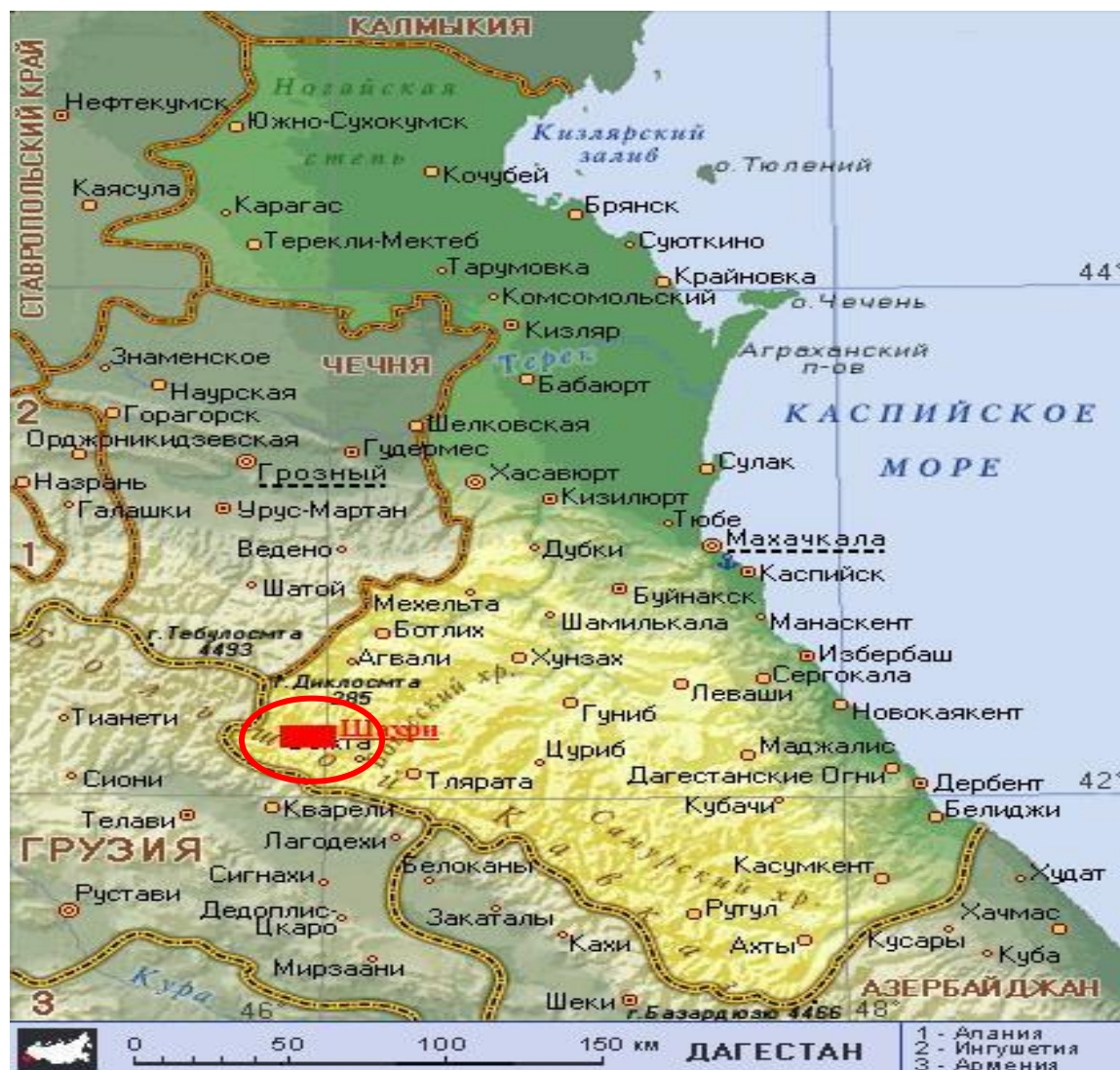


Рис. 2. Карта Дагестана с обозначением района исследования

2.1. Объекты исследования

Исследования проводились в полевых и в лабораторных условиях в период с 2010 по 2015 г. Объектом исследований явились основные типы почв разных экспозиций склонов обширного массива высокогорной зоны Дагестана к востоку от Большого Кавказского хребта – Дидойской депрессии с закладкой почвенных разрезов по различным высотным отметкам и экспозициям. Для установления влияния фактора экспозиций склонов и

высотной поясности на формирование типов почв, исследования проводили маршрутно-ключевым методом. В ходе проведения маршрутных исследований были намечены ключи характерные для определенных высот. На каждом из высотных уровней на склонах разных экспозиций были заложены почвенные разрезы. В целях детализации выполняемых исследований на каждом из ключевых участков помимо разрезов закладывались по 4 прикопок. В целом в районе исследований заложены 12 почвенных разрезов и 36 прикопок по генетическим горизонтам. Местоположения разрезов обозначены на рисунке 3. (Приложение 1)

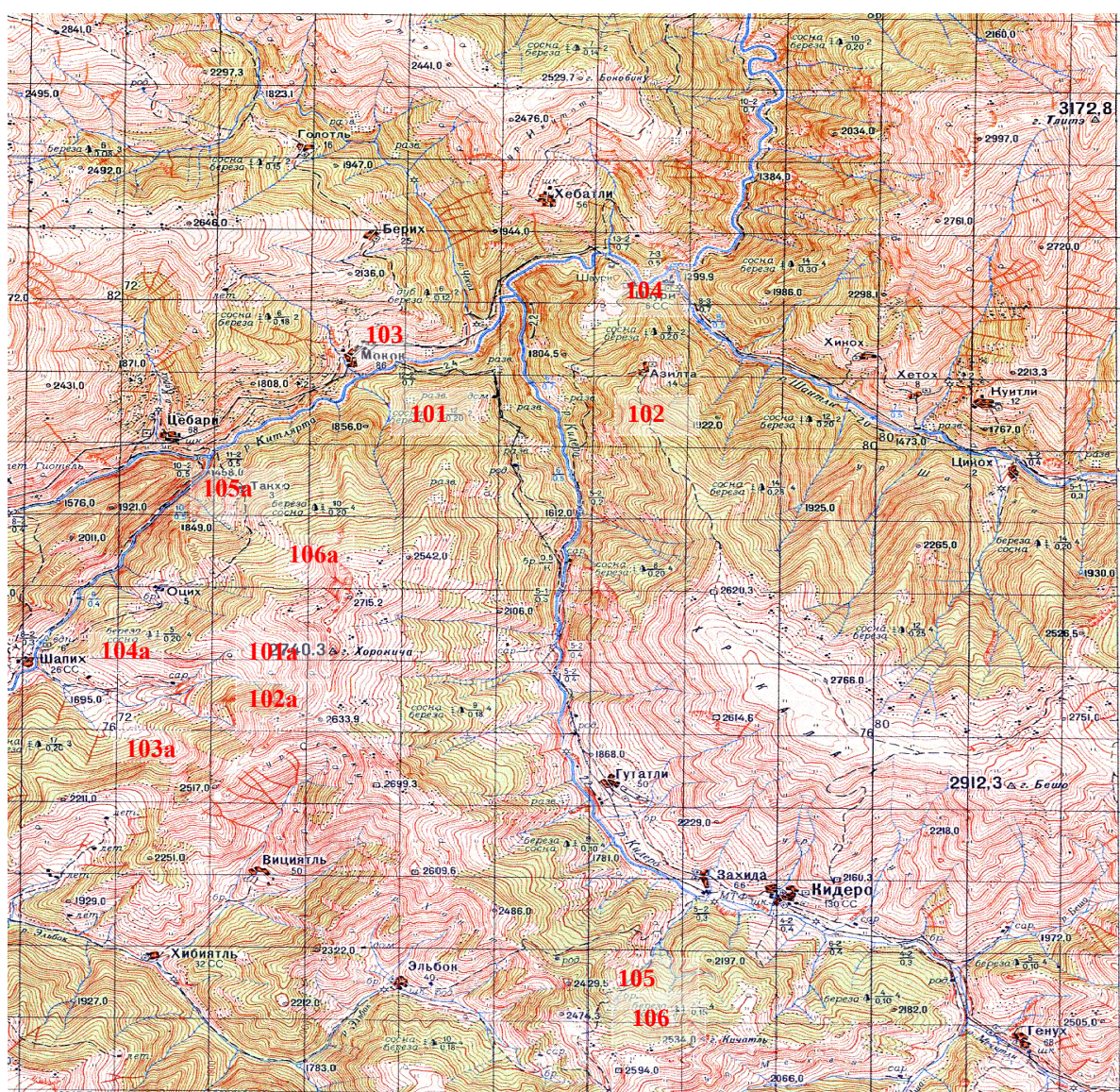


Рис. 3. Карта-схема Цунтинского района с обозначением точек разрезов

2.2. Условия почвообразования и региональные их особенности

2.2.1. Рельеф местности и его особенности в горных условиях

Формирование рельефа в Дагестане, как указывают Ф.Н. Мильков и Н.А. Гвоздецкий (1986), связано с тектоническими процессами, при которых произошли значительные сжатия не только в пределах Главного Кавказского хребта, но и на прилегающих территориях. Современные тектонические движения проявились в образовании новых структурных форм, изменяя морфологические формы рельефа. Формы рельефа, в образовании которых главная роль принадлежит эндогенным процессам, относятся к морфоструктурам, в которых четко отражаются геологические особенности земной коры.

Территория объекта исследования относится к высокогорному Дагестану, занимает междуречье Аварского и Андийского Койсу в их верхнем течении и состоит из сети горных хребтов со сложным рельефом, главными из которых являются Водораздельный (Главный Кавказский) и Боковой хребты, соединенные рядом высоких меридиальных перемычек, разделяющих высокогорную зону на ряд замкнутых котловин, наиболее крупными из которых являются Бежтинская и Дидойская (Шауринская).

Главный Кавказский хребет в пределах района представлен северо-восточным склоном и отрогом хребта со склоном юго-восточной экспозиции. Гребень состоит из скал, местами покрытых снегом. Наивысшей точкой здесь является гора «Шави Кяде» (3758м), а средняя высота хребта 3000-3100м над уровнем моря. Северо-восточный склон Водораздельного хребта крутой, короткий (3-5км), часто встречающиеся обнажения горных пород в виде глыб и скал делают эту местность труднодоступной. В средней и нижней частях склонов крутизна уменьшается до 20-35°. Реки сильно расчленяют рельеф, протекая в узких долинах и ущельях и образуя множество водоразделов второго порядка, вытянутых параллельно друг другу с юго-запада на северо-восток. Юго-восточные склоны водоразделов

крутые (25-30°), размытые, с выходами коренных пород на дневную поверхность. Северо-западные склоны более пологие (10-30°), несколько вытянутые иногда террасовидные. Юго-восточный склон отрога Водораздельного хребта пологий, вытянут на 12-15 км с юго-востока на северо-запад, и представляет с собой цепь чередующихся поднятий и седловин. Склон расчленен ущельями рек на ряд вторичных отрогов, сближенных друг с другом на 3-4 км. Крутизна склона 30-45°. Подверженность эрозии высока: смыв почвенного покрова здесь достигает 25-30%.

Богосский хребет проходит в средней части района исследований. Соединяясь с Главным Кавказским хребтом в районе горы «Койдай», он служит водоразделом рек - Андийское и Аварское Койсу. Общая протяженность хребта в пределах района около 20 км. Наивысшими точками хребта здесь являются пики «Жепода» (3791м), «Балапура» (3736 м), «Жижи-Кинтли» (3726 м). Средняя высота хребта – 3100-3200 м над уровнем моря. Вершины лишены растительности и представлены скалами, осыпями, местами покрытыми снегом и ледниками. В высокогорной части отчетливо видны следы древнего оледенения в виде моренных и валунных скоплений. Со склонов и из-под ледников Богосса берут начало притоки Аварского и Андийского Койсу, протекающие в узких и глубоких долинах – ущельях и имеющие множество водопадов. Юго-восточный склон хребта крутой (30-45°), с множеством промоин, глубиной 10-15 м. Притоки реки Хзан-Ор образуют ряд водоразделов второго порядка, вытянутых в южном и юго-восточном направлении и отличающихся скалистостью. Северо-западный склон более пологий (25-35°), но часто каменистый с выходами горных пород, занимающими до 30% площади. В северной части района от Богосского хребта отходит небольшой отрог со склонами западной и южной экспозиции. Западные склоны пологие (до 25°), изрезанность их незначительная. Спускаясь постепенно к долине реки Ори-Цикали, они

являются хорошими пастбищами для скота. Южные склоны крутые, крутизной до 35°, в верхней части обрывистые, в средней – покатые, иногда террасовидные.

Дидойская (Шауринская) котловина – (долина реки Ори-Цикали) расположена на высоте 1200-1800 метров, протянулась в северо-восточном направлении на расстоянии 24-26км. Она начинается на склоне Водораздельного хребта узким ущельем. К северу котловина расширяется и в районе сел Мокок и Кебетль ширина ее достигает 50-100 метров. Крутые, обрывистые и порой скалистые склоны водоразделов в среднем течении реки (у села Хупри) приобретает выровненный характер. На правобережье реки Ори-Цикали фрагментами выделяются 1-2 надпойменные террасы, представляющие весьма удобные сенокосные участки.

2.2.2. Климатические условия

Климат района умеренно-холодный, влажный. Он характеризуется холодной и продолжительной зимой и коротким летом. Средняя годовая температура воздуха 1-5° С, на хребтах выше 3500 м– ниже 0° С. Самого теплого месяца 13-17°, самого холодного месяца -8-11° (табл. 2). Разнообразие климатических условий района обусловлено вертикальной поясностью климата и наличием в рельефе котловин, где климат умеренный полувлажный с относительно жарким летом и мягкой солнечной зимой.

Таблица 2.

Температура воздуха в течение года, ° С

Метео- станция	Высо- та, н.у.м.	Месяцы												Ср. год
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
		Температура воздуха в градусах												
Бежта- Тлярата	1465	-7,2	-2,8	-0,8	6,7	12,1	13,8	16,2	16,8	12,3	7,8	1,3	-3,8	6,2
Шаури	1555	-6,4	-3,7	-0,3	5,9	11,9	13,5	15,6	15,6	11,7	7,6	0,5	-3,8	5,5

Понижение температуры воздуха с увеличением абсолютной высоты проходит неодинаково в разное время года. Среднее понижение температуры

на каждые 100 м подъема, по И.В. Фигуровскому в поясе 1200-2000 м в период с апреля по октябрь составляет $0,43^{\circ}\text{C}$, в период с октября по март $-0,53^{\circ}\text{C}$ (Аболин, 1932) для всего диапазона высот Дагестана предлагает температурный коэффициент в среднем $0,6^{\circ}\text{C}$ на каждые 100м.

Увеличение влажности с высотой происходит до 3000 м абсолютной высоты, до образования смешанных и дождевых облаков. Количество солнечной радиации повышается с поднятием над уровнем моря на каждый 1 км в среднем на 10%.

В пределах района различается 3 тепловых пояса с существенным отличием в высотных отметках (табл. 3).

Таблица 3.

Тепловые пояса в Дагестане (по Р.И. Аболину, 1932).

Тепловой пояс	Средняя температура лета	Коэффициент тепла	Высота над уровнем моря, м
Умерено-теплый	$10-15^0$	$45-75^0$	1800-2600
Умерено-холодный	$5-10^0$	$20-45^0$	2600-3300
Холодный	$0-5^0$	$0-20^0$	3300-4000

Умерено-теплый климат соответствует субальпийскому поясу, умеренно-холодный – альпийскому, холодный – нивальному. Если в субальпийском поясе растительный покров начинает развиваться в апреле, то в альпийском на высоте 2900м переход температуры $+5^{\circ}\text{C}$ наблюдается лишь в июле. Повышение температуры воздуха в субальпийском поясе, начиная с марта, происходит резко и в июле-августе достигает $15,6^{\circ}\text{C}$. В альпийском поясе переход температуры воздуха через 0°C осуществляется во второй половине мая. Нарастание тепла происходит медленно, зачастую наблюдаются кратковременные заморозки. Максимальные температуры воздуха отмечены в августе, причем в субальпийском поясе жара может достигнуть $30-35^{\circ}\text{C}$, в альпийском – 25°C . Абсолютный минимум отмечен в январе-декабре и равен $-26 \div -31^{\circ}\text{C}$ в альпийском, $-24 \div -20^{\circ}\text{C}$ в субальпийском. Характерными для района являются резкие суточные

колебания температуры, обусловленные высокой интенсивностью солнечной радиации днем и повышенным тепловым излучением поверхности земли ночью. Южные и восточные склоны гор прогреваются в большей степени, нежели северные и западные. Продолжительность безморозного периода в альпийском поясе составляет 58 дней, полного вегетационного периода – 92 дня. Для субальпийского пояса эти показатели равны 159 и 198 дней соответственно. Первые заморозки в воздухе отмечаются в альпийском поясе в первой половине сентября, в субальпийском – в ноябре месяце. Последние заморозки, соответственно, в первой половине мая и в первой половине июля.

Основную долю атмосферных осадков в район приносят воздушные массы, поступающие с запада. В высокогорной части выпадает максимальное в Дагестане количество осадков. Исключение составляют внутригорные котловины – Бежтинская и Шауринская, где выпадает 600-800мм (табл. 4). Общей особенностью является преобладание осадков в теплый период года. Значительная часть осадков летом выпадает в виде ливней, которые вызывают почвенно-эрозионные и селевые явления. На склонах Богосского хребта наблюдались случаи, когда в течение суток выпадало до 213мм осадков. Грозы и град сравнительно часты в районе. Образование туманов зависит от местных условий. Снеговой покров распределяется не равномерно и зависит от абсолютной высоты местности и рельефа. На высоте более 2000м над уровнем моря мощность его достигает 40-80см, ниже уменьшается до 20-25см. Устойчивый снеговой покров наблюдается в течение 100-150 дней, а на высотах около 2000м до 200 дней. Выпадение снега на высотах свыше 3000м над уровнем моря в летний период является довольно частым явлением (Котляков, 1994).

Таблица 4.

Количество атмосферных осадков в Дидойской депрессии, мм

Метео- станция	Высо- та, м	Месяцы	Сум- ма
-------------------	-------------------	--------	------------

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
		Осадки в мм												
Бежта-Тлярата	1465	21	26	36	61	114	89	82	76	78	62	30	13	688
Шаури	1555	26	32	41	73	106	90	97	76	83	54	40	90	737

Горный Дагестан характеризуется довольно большим различием действующих здесь ветров. Преобладающую роль играют условия орографии. Горные вершины отличаются ветрами большей скорости, а горные долины, наоборот, затишьем. В горных долинах, вытянутых на значительную длину, четко выражена система горно-долинных ветров, возникающих в результате неравномерного нагревания долин, горных возвышенностей и их склонов. В долинах днем воздух сильно нагревается, расширяется и поднимается вверх по склонам гор. Ночью, наоборот, остывший воздух как бы стекает с гор в долину. Горно-долинные ветры усиливают разницу между дневной и ночной температурами, способствуя конденсации водяных паров. Дневные восходящие потоки воздуха увеличивают влажность в горах, вследствие чего бывают случаи выпадения дождя над горами, в то время как в долине жарко и сухо.

Рассматривая климат района можно отметить, что в пределах субальпийского пояса климат умерено-холодный, полувлажный с теплым летом и мягкой солнечной зимой (климат южных склонов несколько теплее и суше, чем северных). Кроме того, в пределах альпийского пояса наблюдается влажный холодный климат на северных склонах, и полувлажный умеренно-холодный на южных и восточных. В последние годы наблюдается изменение климата во времени в сторону иссушения. Считается, что изменение климата глубоко затрагивает все компоненты горного ландшафта и природно-хозяйственных связей (Kohler, Maselli, 2009). Однако детальные полевые исследования в различных горных регионах предостерегают от переоценки климатического фактора в современных изменениях ландшафтов, так как более сильное влияние исходит от деятельности человека. Наиболее

заметные климатически обусловленные изменения отмечаются в нивально-гляциальных ландшафтах Северного Кавказа на примере общего отступления ледников. Более детальные картографо-аэрокосмические наблюдения на ледниках Эльбруса вскрыли сложную и неоднозначную динамику разных ледников (Сейнова, Золотарев, 2001; Золотарев, 2009). Режим и изменение оледенения имеют закономерности, связанные с совокупным эффектом метеоклиматических факторов и внутренних, присущих ледниковым геосистемам, особенностям динамики (Атаев, 2011).

2.2.3. Растительный покров горного Дагестана

В исследуемом районе в распределении растительности прослеживается вертикальная зональность, а также, в силу котловинного характера рельефа, существует высотная поясность.

Островные лесостепи развиты по межгорным котловинам и депрессиям, которые по периферии сменяются лесной.

Сосновые и березовые леса встречаются до границы субальпийского пояса. Чистые группировки из сосны или березы обнаруживаются редко. Основные виды древесных лесообразующих пород: сосна Сосновского (*Pinus kochiana*), береза повислая (*Betula pendula*), береза Литвинова (*Betula litwinowii*), ива козья (*Salix caprea*). Растительность на территории района занимают чаще склоны или неглубокие котловины между возвышениями, встречаются также по равнинным местам. Покров моховой или травяной - редкий, из глушанок, плауна, часто орляка, ягодников. В зависимости от степени влажности и богатства почвы различают следующие основные типы: брусничник, кисличник и черничник. В травяном ярусе лесов много представителей соседних субальпийских лугов.

В средней части исследованного района, особенно в западной ее части, большее участие в составе древостоя принимает сосна обыкновенная. Сосна Сосновского встречается реже. Напочвенный покров хорошо развит. Травяно-кустарничковый ярус насчитывает довольно большое количество

видов растений. Моховой ярус развит хорошо. Подлесок также еще не богат видами и представлен в основном шиповником (*Rosa canina*), редко встречается ива (*Salix caprea*), можжевельник (*Juniperus communis*), груша (*Pyrus communis*), ильм горный (*Ulmus laciniata*). Чистые горные сосняки чаще всего произрастают на слабоподзолистых супесчаных или легкосуглинистых почвах. Напочвенный покров богатый. По-прежнему, значительное участие в сложении живого напочвенного покрова принимает черника, образующая основной фон. Но характерным является сильное развитие травяных растений. Помимо видов, характерных для чистых горных сосняков, появляются также представители широколиственных лесов. Кустарники представлены следующими видами: рододендрон кавказский (*Rhododendron caucasicum*), жимолость кавказская (*Lonicera orientalis*), смородина Биберштейна (*Ribes biebersteinii*), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus*). Травянистый ярус состоит из: грушанка средняя (*Pyrola media*), вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea*).

Субальпийские луга занимают нижнюю часть высокогорий и расположены на высоте от 1800-2000 до 2800-2900 м н.у.м. Отличаются значительным разнообразием растительного покрова, что в большей степени обусловлено климатическими условиями. Растительность на субальпийских лугах злаково-бобовая, злаково-разнотравная, состоит из мезофильного крупнотравья: мятлики (*Poa*), костры, (*Bromus*) овсяницы (*Festuca*), манжетки (*Alchemilla*), вейники (*Calamagrostis*), горечавки (*Gentiana*) и др. Таким образом, субальпийский пояс довольно пестр.

Альпийские луга расположены в пределах высот от 2800 до 3000 м над уровнем моря и занимают пологие склоны и понижения. Состав растительности альпийских лугов состоит из следующих видов: манжетка кавказская (*Alchemilla caucasica*), скабиоза (*Scabiosa caucasica*), тмин, подорожник скальный, одуванчик, колокольчик. По склонам гор они опускаются вниз и контактируют с высокогорными лесами.

Растительность скал и осыпей. Растения приурочены к расщелинам и трещинам, где скапливается мелкозем. Растительность является интразональным типом, занимая большие площади в субнивальном, альпийском и субальпийском поясах. Она отличается богатством и эндемизмом. Видовой состав растительности скал и осыпей следующий: лжепузырник пальчатый (*Pseudovesicaria digitata*), котловник лежащий (*kotlovník mendacii*), яснотка войлочная (*Lámium galeóbdolon*), норичник малый (*Rhinanthus minor*), лютик паутинистый (*Ranunculus arachnoideus*), фиалка мелкая (*Viola minuta*), камнеломка Рупрехта (*Ruprecht saxifrage*), камнеломка кистистая (*Saxifragakististaya*), хохлатка альпийская (*Corydalisalpestris*), камнеломка хрящеватая (*Saxifragacartilaginea*), камнеломка Мейера (*SaxifragaMeyer*), камнеломка можжевелолистная (*Saxifragamozhzhevelolistnaya*), крупка моховидная (*Muscosi semolina*), крупка мягкая (*Mollis semolina*), смолевка карликовая (*Silene gallica*), молодило кавказское (*Sempervivum caucasicum Rupr. ex Boiss*), валериана скальная (*Valerianus petram*), валериана альпийская (*alpine Valerianus*) (Лепехина, 1971; Лархер, 1978).

2.3.Методы исследования

2.3.1. Исследование почв

Для определения типов почв описывали разрезы по генетическим горизонтам (Розанов, 1975), из которых отбирали образцы для анализа.

Для оценки физико-химических свойств определяли гранулометрический состав пипет-методом по Н.А. Качинскому (1958), содержание общего углерода, сумму поглощенных катионов, степень насыщения основаниями, рН (Аринушкина 1975).

Оценку агрохимических показателей осуществляли в верхнем горизонте исследуемых почв. Определяли содержание общего азота (по Йодельбауэру); содержание нитратов (дисульфифеноловым методом); аммония (с реактивом Неслера); фосфора (по Мачигину); содержание калия

(на пламенном фотометре) (Крейер и др., 1992). Все анализы осуществляли в 3-х кратной аналитической повторности. Исследования физико-химических и агрохимических свойств почв проводили на кафедре агрохимии СПбГУ (Санкт-Петербург).

2.3.2. Исследование разнообразия растительных сообществ

Одновременно с описанием почвенных разрезов осуществлялся сбор почвенных и гербарных образцов, закладывались учетные геоботанические площадки. Размер площадок составлял 10 м². Повторность площадок – пятикратная. В качестве базовых использовались общепринятые ботанические (флористические) методики (Раменский, 1971; Малышев, 1972 и др.), а также метод выборочных проб флоры (Малышев, 1987). Для определения таксономического состава растительности использовали гербарий кафедры ботаники Дагестанского государственного университета (ДГУ) и определитель растений Кавказа (Гроссгейм, 1949). При установлении формации и групп формации растительности пользовались бланком полевых описаний растительных площадей, сопоставляя ее с «Картой растительности Дагестанской АССР» и прилагающей к ней текстом (Чиликина, Шифферс, 1962)

Продуктивность растительных сообществ определяли путем закладки укосных площадок размером 0,5x0,5 м с последующим взвешиванием фитомассы. Повторность укосных площадок – пятикратная. В структуре надземной фитомассы выделены следующие элементы: масса злаков, разнотравья, бобовых и опада. Фитомассу каждой группы высушивали до воздушно-сухого состояния, после чего взвешивали. Для каждого вида определяли численность и площадь проективного покрытия.

Для оценки биологического разнообразия почв по признаку видового богатства растительных сообществ рассчитывали экологические коэффициенты по следующим формулам (Одум, 1975; Орлова, Банкина, Лабутова и др., 2008):

1. Индекс видового богатства (d)

$$d = \frac{S-1}{\log N},$$

где S – число видов, N – общая численность видов.

2. Индекс доминирования Симпсона (c) характеризует почвенную пространственную неоднородность

$$c = \sum (n/N)^2,$$

где n – численность каждого вида, N – общее количество видов

3. Индекс общего разнообразия Шеннона ($\bar{H}$) характеризует общую обеспеченность почвы и оптимальные почвенные условия

$$\bar{H} = - \sum (n/N) \log(n/N),$$

где n – численность каждого вида, N – общее количество видов.

Чем выше индекс Шеннона, тем стабильнее сообщество.

4. Показатель выровненности Пиелу (p)

$$p = \bar{H} / \log S,$$

где H – индекс Шеннона, S – число видов.

2.3.3. Исследование микробоценоза.

Для оценки численности и разнообразия почвенного микробоценоза по типам почв отбирали образцы из верхних горизонтов почвы 0-10 см (Лабутова, 2008). Отобранную почву высушивали на воздухе, предохраняя от прямых солнечных лучей. Известно, что многие неспоровые бактерии плохо переносят высушивание и погибают. Грибы значительно лучше сохраняют свою жизнеспособность в таких условиях, хотя их численность и разнообразие сокращается. Для частичного восстановления численности и активности микрофлоры в высушенных образцах, почву увлажняли стерильной водой до 20% влажности и инкубировали в термостате в течение 7 суток при температуре 24° С. Для поддержания влажности на постоянном уровне в течение всего срока инкубации, чашки с почвой ежедневно взвешивались, и потеря веса восполнялась стерильной водой. После

инкубации брали навески почвы, готовили серию десятикратных разведений и проводили поверхностный посев почвенной суспензии на плотные питательные среды. Численность и разнообразие бактерий определяли на мясо-пептонном агаре (МПА), грибов – на среде Чапека. Количество бактериальных колоний подсчитывали через 3-е суток инкубации, количество колоний образующих единиц грибов учитывали через 7 суток инкубации. Повторность – 10 чашек на каждый образец почвы.

Для статистической обработки результатов рассчитывали доверительный интервал (Доспехов, 1985; Дмитриев, 1995; Арифи, Эйзен, 1982).

2.3.4. Исследование таксономического состава травянистых растений, образующих микоризу

Для оценки присутствия и интенсивности развития микоризной инфекции (АМГ) отбирали тонкие боковые корешки растений, которые окрашивали методом, требующим предварительной мацерации (Лабутова, 2000). Отмытые корни помещали в пробирки, заливали 10% раствором КОН и выдерживали на водяной бане 15 минут. После мацерации корни многократно промывали водой и заливали красителем. Краситель готовили следующим образом: 1г анилинового синего помещали в 105 мл воды и доводили до кипения. Раствор охлаждали, фильтровали и добавляли в него 50 мл 40% молочной кислоты. Окрашенные корни отмывали от красителя, раскладывали на предметные стекла с глицерином, накрывали вторым предметным стеклом и прижимали. Давленные препараты просматривали под световой бинокулярной лупой при увеличении $\times 40$. У каждого растения анализировали 30 см корней.

Для количественного учета уровня развития арбускулярной микоризы использовали шкалу насыщенности корней АМГ, которая разделена на 6 классов. Каждый класс соответствует определенному проценту плотности гриба от максимальной. Для количественной оценки развития структур АМГ

использовали шкалу насыщенности корней арбускулами и везикулами, которая разделена на 4 класса, каждый из которых соответствует определенному проценту плотности структур от максимальной. Частоту встречаемости, уровень развития микоризной инфекции, а также обилие арбускул и везикул в корнях рассчитывали по следующим формулам:

1. Частота встречаемости (F):

$$F = 100 (N - n) / N \%,$$

где N – общее число просмотренных отрезков, n – количество отрезков без микоризы;

2. Уровень развития микоризной инфекции (M):

$$M = (95n_5 + 80n_4 + 50n_3 + 20n_2 + 5n_1) / N\%,$$

где n_5 – сумма отрезков корней, относящихся к 5 классу, n_4 – сумма отрезков корней, относящихся к 4 классу и т.д. N – общее число просмотренных отрезков.

3. Обилие везикул (B):

$$B = 100 (n_{A3} + 50n_{A2} + 10n_{A1}) / N\%,$$

где n_{A3} – сумма отрезков корней, отнесенных по шкале плотности везикул к 3 классу, n_{A2} – сумма отрезков корней, отнесенных по шкале плотности везикул ко 2 классу и т.д., N – общее число просмотренных отрезков.

4. Обилие арбускул (A):

$$A = 100 (n_{A3} + 50n_{A2} + 10n_{A1}) / n_A\%,$$

где n_{A3} – сумма отрезков корней, отнесенных по шкале плотности арбускул к 3 классу, n_{A2} – сумма отрезков корней, отнесенных по шкале плотности арбускул ко 2 классу и т.д., N – общее число просмотренных отрезков (Селиванов, 1968)

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Характеристика основных типов почв Дидойской депрессии

Почвы Дидойской депрессии характеризуются пестротой, которая свойственна для территории горного Дагестана. Такая пестрота связана с разнообразным рельефом и, соответственно, почвообразующими породами и склоново-экспозиционной дифференциацией.

По классификации почв -2004 года на исследованной территории района Дидойской депрессии обнаружены следующие типы почв отдела органо-аккумулятивных:

- Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая маломощная (горнолесная бурая олуговелая среднесуглинистая – Классификация 1977), разрез 101;
- Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная тяжелосуглинистая маломощная (горнолесная бурая олуговелая тяжелосуглинистая – Классификация 1977), разрез 102;
- Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная тяжелосуглинистая средне мелкая (горнолесная бурая слабоподзоленная тяжелосуглинистая – Классификация 1977), разрез 103;
- Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая мелкая (горнолесная бурая оподзоленная среднесуглинистая – Классификация 1977) разрез 104;
- Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая средне мелкая (горно-луговая субальпийская среднесуглинистая – Классификация 1977), разрез 105;
- Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая маломощная (горно-луговая альпийская среднесуглинистая – Классификация 1977), разрез 106.

Распространение этих типов почв на территории Дидойской депрессии по высотным отметкам приведено на рисунке 4.

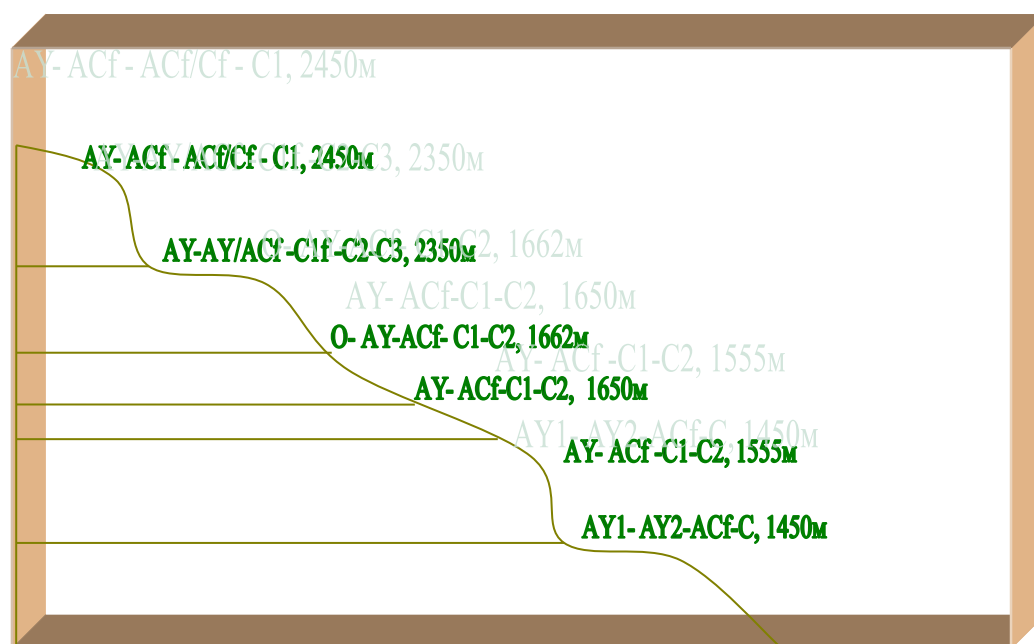


Рис.4. Схема распределения типов почв по высотной зональности

Ниже приводится описание почвенных профилей почв на территории Дидойской депрессии.

1. Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая маломощная (*разрез 101*)

Разрез заложен в районе Дидойской котловины на северных отрогах Главного Кавказского хребта (правобережье реки Китлярата, расширение долины селения Мокок). Геоморфологической областью является высокогорный сланцевый Дагестан, склон северо-западной экспозиции. Абсолютная высота хребта более 1450м н.у.м. Склон осложнен лавинным эффектом с конусами выноса на речной террасе. Почва сформировалась на элювии сланцев и не вскипает по всему профилю. Тип растительности – мезофитный разнотравно-злаковый послелесной луг. Участок отражает почвообразовательный процесс лесного генезиса. Олуговелость проявляется после сведения лесов при достаточно высокой степени атмосферного увлажнения, в результате которого создается на слабонаклонных, пологих участках благоприятные условия для развития процессов олуговения. При медленном движении поверхностных вод оседают слои аллювия состоящих из дисперсных частиц внесенных поверхностными водами богатыми

питательными элементами. При длительном развитии этих процессов (50-100 лет) оптимальном увлажнении появляется послелесная луговая растительность с формированием в верхнем горизонте почв анаэробных условий. При этом увеличивается содержание гумуса, появление в горизонте А серых тонов окраски с сизоватыми оттенками. Развитие горнолесных бурых почв отличается увеличением органических остатков и образованием зернисто-ореховатой структуры. Приведенные показатели послужили основанием выделения признаков олуговения на подтиповом уровне горнолесных бурых почв (рис. 5).

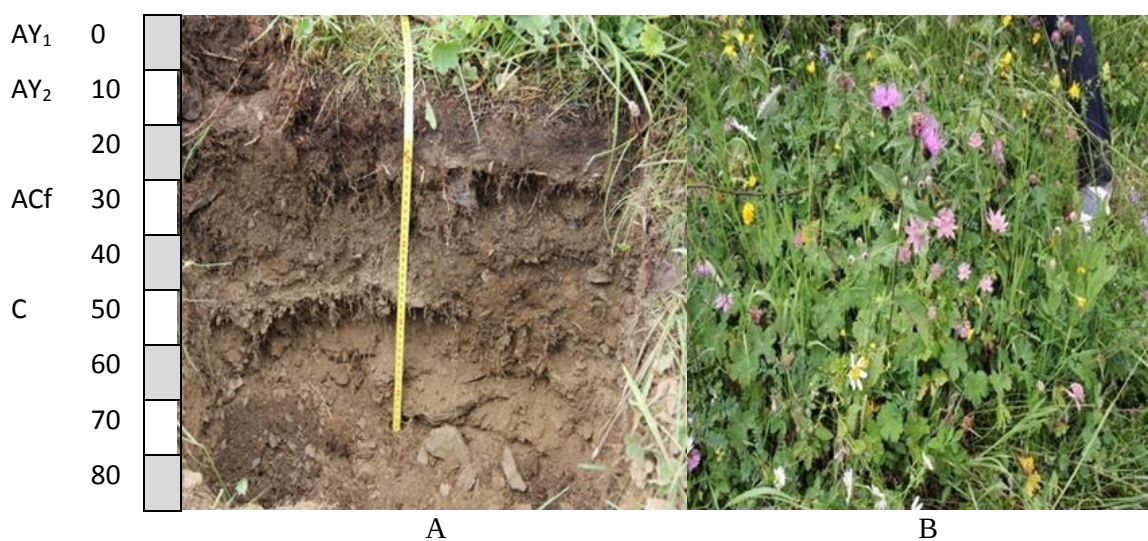


Рис. 5. А – профиль разреза 101; В – луговое бобово-злаковое разнотравье

Морфологический анализ профиля данной почвы показывает, что средняя суммарная мощность всех входящих в профиль почвы горизонтов включая и горизонт С составляет 34 см. По градации предложенной Б.Г. Розановым (1985), почвы относятся к маломощным. Почвенный профиль слабо дифференцирован, характеризуется не четко выраженным морфологическим обликом, отсутствием выраженных тонов, заметных переходов в другие горизонты. Профиль почвы хорошо оструктурен; горизонт А представлен мелкозернистой, а горизонт В мелкокомковатой структурой. В нем содержатся обломки сланцев. Генетические горизонты профиля почвы отличаются и по механическому составу и физическим свойствам. В частности, горизонт А суглинистый и слабо уплотнен, а

иллювиальный горизонт суглинистый и уплотнен. В иллювиальном горизонте происходит некоторое накопление илистых частиц. А в верхнем горизонте их содержится меньше. Такой характер распределения механических элементов и изменение физических свойств можно объяснить ходом почвообразовательного процесса для которых характерно внутрипочвенное оглинивание. Материнская порода на которых сформировалась изученная почва обладает значительной однородностью и представлена бесструктурным мелкоземом желто-бурого цвета. Горизонт С, мощностью 20 см, переходит в коренную породу. Общим морфологическим признаком почвы является невысокое содержание органического вещества, слабая интенсивность минерализации и гумификации. По содержанию гумуса профиль почв четко разделяется на две части - аккумулятивно перегнойные верхние горизонты и минерализованные нижние, где содержание гумуса заметно меньше. Почва по всему профилю не вскипает. Реакция –слабокислая.

2. Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная
тяжелосуглинистая маломощная *(разрез 102)*

Разрез заложен в окрестности селения Шаури, 0,5 км к востоку от центра. Исследуемый участок занимает территорию: юго-западные отроги Богосского массива и расширение долины, на высоте 1555 м н.у.м. западная нижняя часть Дидойской котловины, охватывает склон крутизной 10-12° (рис. 6). Макро, мезо, микрорельеф – глубоко изрезанные отроги массива с амплитудой расчленяется более 100м с крутизной склона 30-40м. Материнская горная порода – выветрившиеся отложения сланцев с щебенистым материалом. Почва не вскипает по всему профилю. Тип растительности – вейниково-разнотравно-полевицевый мезофитный луг.

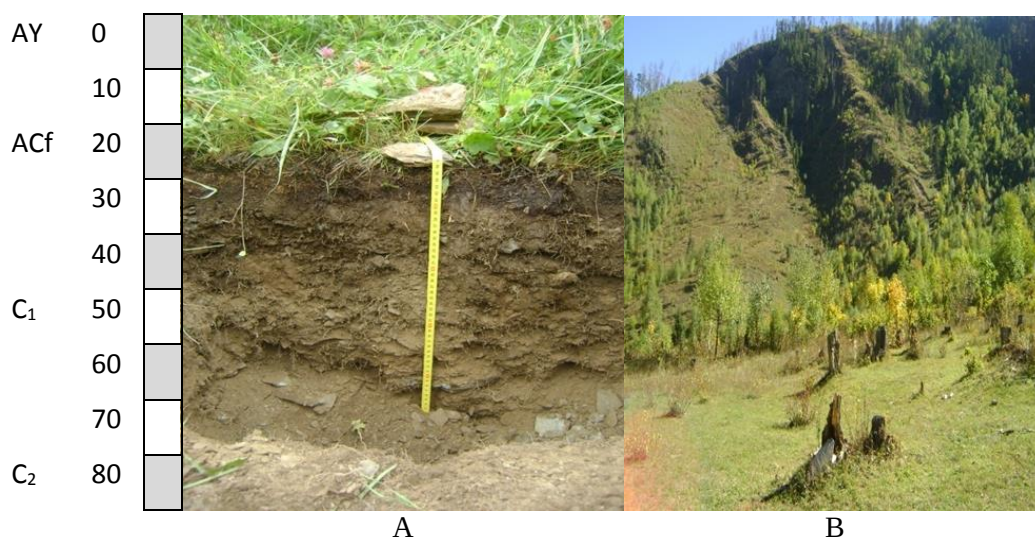


Рис. 6. А – профиль разреза 102, В – вырубка

Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная тяжелосуглинистая маломощная почва отличается от выше описанной почвы по морфологическому строению и физико-химическим свойствам отдельных генетических горизонтов. В числе наиболее характерных признаков описанной почвы можно отметить более мощный почвенный профиль, отчетливая его дифференциация по всем признакам – по цвету, механическому и структурно-агрегатному составу, высокой степенью разложения лесной подстилки, более темной окраской гумусового горизонта. Верхний горизонт почвы пронизан большим числом корней растений, с признаками остаточной лесной подстилки. Мелкозернистая структура в верхнем горизонте постепенно переходит в непрочную мелкокомковатую, что связано с утяжелением механического состава. По гранулометрическому составу и по сложению почвенные горизонты обладают однородностью – тяжелосуглинистые и уплотненные. Очень существенным признаком обследованной почвы является значительное содержание во всех генетических горизонтах обломков сланцев разного размера, увеличивающееся вниз по профилю. В перераспределении механических элементов по профилю горнолесной бурой олуговелой почвы и горнолесной бурой олуговелой почвы прослеживаются существенные различия. В первой

из них наблюдается более интенсивный вынос ила из верхних горизонтов в нижние по сравнению со вторым изученным типом почвы.

3. Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная тяжелосуглинистая средне мелкая (*разрез 103*)

Разрез заложен в 0,5 км к востоку от селения Мокок, и от места заложения разреза 101. Занимает правый берег реки Китлярты, на высоте 1650 м н. у. м. северо-западная нижняя часть склона с крутизной 25° (рис. 7). Геоморфологическая область и район – высокогорный сланцевый Дагестан. Макро, мезо, микрорельеф – удлиненные террасообразные возвышения с отсутствием форм линейной эрозии. Материнская горная порода – выветрившиеся отложения обломки сланцев, мелкозернистые отложения в смеси с щебнем. Почва не вскипает по всему профилю. Прimitивные почвы (почвы с недифференцированным профилем на горизонты) расположены на открытых скальных обнажениях, в расщелинах пород, в условиях обрывистых склонов ущелий. Часто в таких условиях поселяется сосна, предохраняя склоны от разрушения. Состав растительного покрова менее разнообразен. Тип растительности – Участок березового леса.

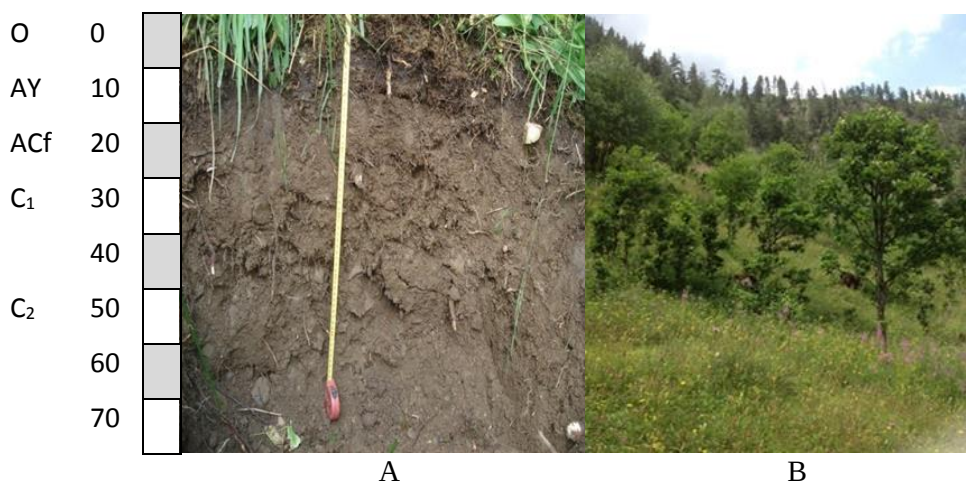


Рис. 7. А - профиль разреза 103, В – послелесной луг.

Профиль горнолесных слабоподзоленных почв имеет четкую дифференциацию на генетические горизонты. Сильная дифференциация профиля проявляется не только морфологически, но и по данным

химического состава. Горизонт А выделяется как горизонт плотно пронизанный корнями и содержит достаточно много полуразложившегося растительного материала. Низкие температуры обуславливают малую биологическую активность почвы и накопление больших количеств слабо гумифицированного органического вещества. Много живых корней древесных растений и в горизонтах ACf и C₁. Небольшое количество корней проникают и в горизонт C₂. Все почвенные горизонты идентичны по механическому составу и представлены тяжелым суглинком. С этим связано и равномерное сложение почв по всему профилю. Все генетические горизонты имеют уплотненное сложение. Горизонты A₁ и B имеют мелкокомковатую структуру, а в горизонтах C₁ и C₂ структура не выражена. Мелкообломочный сланцевый материал содержится во всех горизонтах профиля почвы, и к низу профиля его содержание значительно увеличивается. Почвенный профиль имеет небольшую мощность, не превышающую 75см. Почвы не вскипают, имеют кислую реакцию, обусловленную в первую очередь накоплением кислых продуктов разложения растительного опада.

4. Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая мелкая (*Разрез 104*)

Разрез заложен в селении Верхнее Шаури, окрестность 0,5 км севернее от центра. В географическом положении занимает территорию: юго-западный склон Богосского массива на высоте 1662 м н.у.м. с крутизной склона 35°, северный район впадения реки Шаитли в Китлярата, на 270 м выше разреза 102 и в 1,5км к северу (рис. 8). Глубина эрозионного расчленения более 1000м, долина V-образная, склоны прямые, линейность не наблюдается. Почва не вскипает по всему профилю. Сосновый лес сохранился с подлеском и подстилкой на сланцевых породах. Профиль его отличается наличием подстилки. Склоны характеризуются интенсивным

выпасом скота. Мощные толщи склоновых отложений отсутствуют. Тип растительности – сосновый зеленомошник.



Рис. 8. А – профиль разреза 104, В – сосновый лес

Для морфологического облика почвы характерно наличие лесной подстилки и четкая дифференциация профиля. Наличие подстилки-детрита обусловлен слабой интенсивностью биологического круговорота. По-видимому, поступающее в почву органическое вещество обладает низкой зольностью, что является главной причиной медленной его минерализации. Под горизонтом лесного опада залегает слабо уплотненный горизонт АУ с непрочно мелко-комковатой структурой, чрезвычайно сильно пронизанный корнями растений. Общая мощность горизонтов профиля составляет 50 см. Оподзоленный горизонт совмещен с аккумулятивно гумусовым горизонтом. В верхней части горизонта АУ обилие полуразложившихся растительных остатков. Горизонт В характеризуется самой яркой окраской в профиле и наличием обломков сланцев в достаточно большом количестве. В морфологическом отношении обращает на себя внимание укороченность гумусового горизонта. Гранулометрический состав по профилю почвы изменяется незначительно, что свидетельствует о формировании почвы на однородной почвообразующей породе. В горизонте С₁ на глубине 18-32 см отмечается небольшое увеличение содержания илистой фракции и уплотнения, что является следствием иллювиальных процессов. По распределению илстых частиц почва имеет слабо дифференцированный текстурный профиль: мало гумусирована, имеет слабокислую реакцию. При

разложении лесной подстилки образуются различные воднорастворимые органические соединения. Грибная микрофлора подстилки способствует образованию фульвоксилот и низкомолекулярных органических кислот (лимонная, уксусная). Кислые продукты подстилки нейтрализуются основаниями освобождающимися при их минерализации. Значительная часть их поступает с водой в почву и взаимодействует с минеральными соединениями. Наибольшее значение в оподзоливание принадлежит кислым продуктам образующимся в процессе превращения органических остатков лесной подстилки. В результате промывного водного режима и действия кислых соединений из верхних горизонтов горнолесной бурой почвы удаляются легкорастворимые вещества, а в последствии и устойчивые соединения минералов. Под лесной подстилкой формируется оподзоленный горизонт (в результате выноса Fe, Mn и накопления кремнезема) с превращением из желто-бурой окраски в светло-серый сходный со цветом печной золы. Таким образом, в почвах образуется горизонт с кислой реакцией среды и ненасыщенными основаниями, соответствующего названия оподзоленного (Понамарева, 1964; Орлов и др., 1979). Почва характеризуется ярко выраженными морфологическими признаками оподзоливания. Морфологическое описание почвенного разреза указывает на развитие почвообразовательного процесса по подзолистому типу. Отмечено незначительное возрастание мощности аккумулятивного горизонта с увеличением содержания детрита. Обращает также на себя внимание большое содержание обломочного сланцевого материала в смеси с мелкоземом по всему профилю.

5. Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая средне мелкая (*разрез 105*)

Разрез заложен в с. Кидеро, в 3 км вверх по склону от разреза 106. Географическое положение разреза 105 - водораздельные гряды между рекой Кидеро и рекой Эльбок, высота 2350 м н. у. м. крутизна 15-20°, южная

экспозиция в 500м к востоку от разреза 106 (рис. 9). Высокогорный сланцевый Дагестан. Геоморфологическая область и район – северные отроги Главного Кавказского хребта. Высота водоразделов 2700-2800м н.у.м., склоны разделены V-образными долинами крутизной до 30°. На склонах имеется сильная степень эрозии. Склон осложняется складчатыми участками размерами 10 на 20м. Почва не вскипает по всему профилю. Тип растительности – мезофитный субальпийский луг.



Рис. 9. А – профиль разреза 106, В – мезофитный субальпийский луг

Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая средне мелкая почва, как и многие горные почвы, имеют неполноразвитый профиль. Мощность гумусовых горизонтов, изученной нами горно-луговой субальпийской почвы АУ/АСf в среднем составляет 32 см. Верхний гумусово-аккумулятивный горизонт АУ, имеет темно-бурую окраску, непрочно мелкозернистую структуру и рыхлое сложение. Содержит растительные остатки, гумифицированы в разной степени: слегка «затронутые» и полностью разложившиеся. Его мощность составляет 10 см. В горизонте АСf наблюдается серая с темно бурым оттенком окраска, непрочно-мелкокомковатая структура, уплотненное сложение и большое количество живых корней растений. По механическому составу мелкозема почвенные горизонты одотипные - среднесуглинистые. По сложению все горизонты уплотненные. С глубины 22 см в горизонте С₁ отмечено

содержание в большом количестве обломков сланцев. В горизонтах C_2 и C_3 обилие сланцев возрастает. В целом, мощность горно-луговой субальпийской среднесуглинистой почвы составляет 90см, что соответствует климатическому почвообразующему потенциалу высокогорной зоны Республики Дагестан.

6. Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая маломощная (*разрез 106*)

Разрез 106, заложен на склоне 1,3км южнее селения Зехида, водораздельные гряды между рекой Кидеро и рекой Эльбок, высота 2450м н.у.м., южная экспозиция, крутизна склона 30° (рис. 10). Южный склон высокогорной зоны имеется на переходе субальпийского пояса альпийский. Для исследуемой почвы характерна высокая гумусированность с признаками лугово-черноземовидных почв (Баламирзоев, 2004). Долина Vобразной формы с крутизной $30-35^\circ$. Склоны расчленены глубокими долинами глубиной 800-900м. Почва не вскипает по всему профилю. Тип растительности – высокогорный овсяницевый луг.

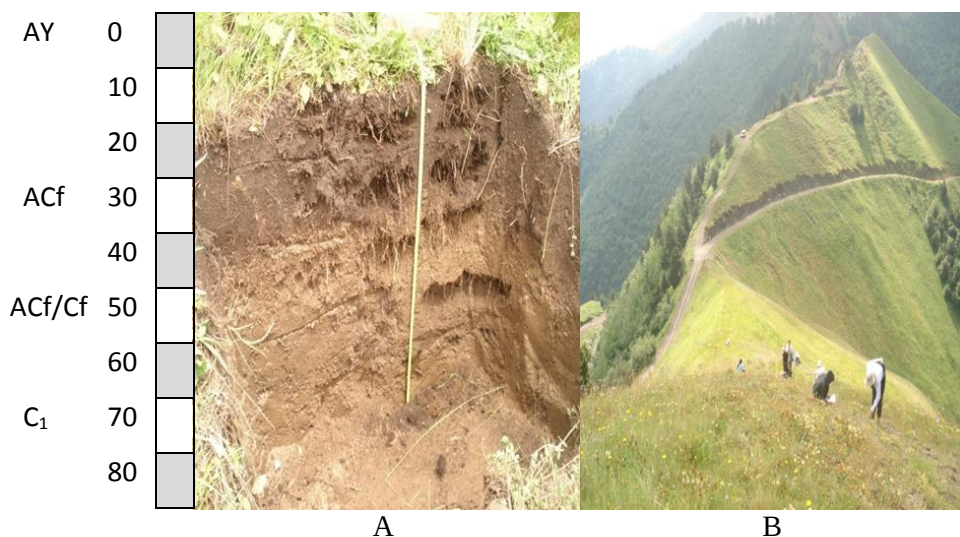


Рис. 10. А – профиль разреза 105, В – высокогорный овсяницевый луг
Горно-луговым альпийским почвам свойственна небольшая мощность горизонта А+У, слабая гумифицированность растительных остатков, высокая щебнистость. Горизонт В этой почвы характеризуется серой с бурым оттенком окраской, непрочнокомковатой структурой, уплотненным

сложением и обилием содержания щебня. Корней растений значительно меньше. Нижележащий горизонт ACf характеризуется бурой окраской, мелкокомковатой структурой, среднесуглинистым механическим составом и небольшим количеством корней растений. В горизонте увеличивается содержание обломков сланцев в виде щебня. В горизонте C₁ окраска массы мелкозема становится темнее, он уплотнен среднесуглинистый по механическому составу, содержит очень много обломков сланцев. Мелкозем в горизонте уплотнен.

Таким образом, у горно-луговой альпийской почвы отмечается незначительное возрастание мощности аккумулятивного горизонта по сравнению с субальпийскими почвами. Профиль почв, однотипен по механическому составу мелкозема, и по сложению. Содержание обломков сланцев вниз по профилю увеличивается. Вскипание не обнаружено. Почва характеризуется сочетанием морфологических признаков типичных для почвообразования горных областей

3.1.1. Гранулометрический состав почв

В результате проведенных исследований, было установлено, что почвы Дидойской депрессии можно разделить на две группы по гранулометрическому составу. Первая группа – это среднесуглинистые почвы, к которым относятся горнолесная бурая олуговелая, горнолесная бурая оподзоленная, горно-луговая альпийская, горно-луговая субальпийская. Во вторую группу вошли тяжелосуглинистые почвы: горнолесная бурая слабооподзоленная и горнолесная бурая олуговелая (сформировавшиеся под влиянием антропогенного фактора – вырубка) (табл.5).

Таблица 5

Гранулометрический (над чертой) и микроагрегатный (под чертой) составы
почв

Разрез	Глубина, см	Содержание фракции %, размер, мм							Фактор структур ности
		1-0,25	0.25- 0.05	0.05- 0.01	0.01- 0.005	0,005- 0,001	< 0,001	< 0,01	
101	0-7	<u>25.0</u>	<u>14.0</u>	<u>26.8</u>	<u>4.3</u>	<u>9.3</u>	<u>20.6</u>	<u>34.2</u>	92
		18.5	19.5	49.0	8.0	11.3	1.7	21.0	
	7-14	<u>12.1</u>	<u>12.0</u>	<u>37.5</u>	<u>5.5</u>	<u>10.3</u>	<u>22.6</u>	<u>38.4</u>	88
		25.1	20.5	30.4	9.0	13.3	2.7	25.0	
	14-34	<u>12.4</u>	<u>16.6</u>	<u>31.0</u>	<u>11.5</u>	<u>8.5</u>	<u>20.0</u>	<u>40.0</u>	91
		6.1	25.5	48.4	8.0	11.3	1.7	20.0	
102	3-7	<u>12.4</u>	<u>15.3</u>	<u>26.7</u>	<u>10.4</u>	<u>10.9</u>	<u>24.3</u>	<u>45.6</u>	92
		19.2	23.8	36.0	12.0	7.0	2.0	21.0	
	7-27	<u>17.9</u>	<u>12.5</u>	<u>24.0</u>	<u>10.0</u>	<u>20.0</u>	<u>10.6</u>	<u>45.6</u>	52
		11.0	15.7	47.3	10.0	11.0	5.0	26.0	
	27-42	<u>12.0</u>	<u>12.0</u>	<u>40.4</u>	<u>10.6</u>	<u>10.4</u>	<u>14.6</u>	<u>35.6</u>	86
		15.2	12.4	48.3	10.5	11.7	1.9	24.1	
103	0-10	<u>15.0</u>	<u>5.0</u>	<u>25.0</u>	<u>12.2</u>	<u>18.0</u>	<u>24.8</u>	<u>55.0</u>	89
		5.5	21.1	50.4	9.0	11.4	2.6	23.0	
	10-32	<u>3.0</u>	<u>16.3</u>	<u>30.7</u>	<u>15.2</u>	<u>12.0</u>	<u>22.8</u>	<u>50.0</u>	86
		5.6	21.0	45.4	11.5	13.5	3.0	28.0	
	32-70	<u>3.0</u>	<u>17.2</u>	<u>30.8</u>	<u>9.2</u>	<u>21.0</u>	<u>18.8</u>	<u>49.0</u>	64
		5.5	21.1	40.4	16.0	10.4	6.6	33.0	
104	3-9	<u>15.0</u>	<u>26.0</u>	<u>27.0</u>	<u>4.0</u>	<u>13.0</u>	<u>15.0</u>	<u>32.0</u>	88
		10.0	20.0	49.0	8.0	11.3	1.7	21.0	
	9-17	<u>14.0</u>	<u>16.0</u>	<u>33.0</u>	<u>4.5</u>	<u>13.5</u>	<u>19.0</u>	<u>37.0</u>	84
		17.0	24.0	41.0	6.0	9.0	3.0	18.0	
	18-32	<u>13.0</u>	<u>26.0</u>	<u>23.5</u>	<u>6.4</u>	<u>12.0</u>	<u>19.6</u>	<u>38.0</u>	70

Разрез	Глубина, см	Содержание фракции %, размер, мм							Фактор структур ности
		1-0,25	0.25- 0.05	0.05- 0.01	0.01- 0.005	0,005- 0,001	< 0,001	< 0,01	
		5.4	24.5	39.1	9.0	16.3	5.7	31.0	
105	0-13	<u>13.0</u>	<u>25.0</u>	<u>24.0</u>	<u>8.0</u>	<u>12.0</u>	<u>18.0</u>	<u>38.0</u>	91
		6.8	23.8	47.4	9.4	11.0	1.6	22.0	
	17-33	<u>2.5</u>	<u>7.5</u>	<u>60.0</u>	<u>7.5</u>	<u>7.5</u>	<u>15.0</u>	<u>30.0</u>	40
		18.0	20.7	41.3	15.5	5.5	9.0	20.0	
	33-50	<u>20.0</u>	<u>25.0</u>	<u>15.0</u>	<u>10.0</u>	<u>12.0</u>	<u>18.0</u>	<u>40.0</u>	69
		13.8	19.7	36.0	13.5	11.5	5.5	30.5	
106	0-10	<u>12.0</u>	<u>17.3</u>	<u>35.7</u>	<u>5.0</u>	<u>15.0</u>	<u>15.0</u>	<u>35.0</u>	16
		13.0	11.0	50.0	2.0	11.4	12.6	26.0	
	10-22	<u>10.0</u>	<u>25.0</u>	<u>25.0</u>	<u>9.5</u>	<u>12.1</u>	<u>18.4</u>	<u>40.0</u>	69
		15.0	15.0	50.0	3.0	11.4	5.6	20.0	
	22-39	<u>8.0</u>	<u>29.0</u>	<u>28.0</u>	<u>5.0</u>	<u>15.0</u>	<u>15.0</u>	<u>35.0</u>	56
		10.2	26.0	40.0	9.0	8.4	6.6	24.0	

Все исследованные горно-луговые почвы имеют среднесуглинистый гранулометрический состав с содержанием физической глины в первом полуметре 34-40%. Преобладающими фракциями являются крупнопылеватая и пылеватая. На илистую фракцию приходится около 25%. Изучаемые почвы характеризуются высокой микроагрегированностью. В составе почвенной массы доля фракции крупной пыли достигает 44-50%. Далее следует фракция мелкого песка, количество которого варьирует от 12 до 25%. Содержание «микроагрегированного» ила на всех вариантах опыта очень низкое и не превышает 2,0-2,2% в слое 40-50 см. Вследствие этого фактор структурности в пределах первого полуметра почв не опускается ниже 92% (Приложение 3).

Гранулометрический состав горнолесных слабо оподзоленных и оподзоленных почв слабо дифференцирован по профилю и согласно классификации Н.А. Качинского (1965) характеризуется как тяжелосуглинистый иловато-крупнопылеватый с содержанием физической глины 45-46% в гумусово-аккумулятивном горизонте (рис.10). С глубиной количество физической глины уменьшается до 35% и в горизонте C_1 гранулометрический состав становится легкоглинистым. Снижение илистой фракции в этом горизонте (10%) позволяет говорить о наличии слабо выраженного иллювиального процесса. Наличие значительного количества крупной пыли подтверждает лессовидный характер почвообразующей породы. Илистая фракция по профилю распределяется равномерно.

Структурный состав является проявлением сущности почвообразовательных процессов, критерием плодородия почв и степени антропогенного воздействия. По мнению В.А. Ковды (1973), структура в большей степени зависит от плотности элементарных почвенных частиц, слагающих почву, и от соотношения различных фракций гранулометрического состава. Однако немаловажную роль в структурообразовании играют физические, химические и физико-химические явления, не связанные непосредственно с жизнедеятельностью организмов, населяющих почву (Кураченко, 2010). Особенностью структурного состава горных почв является высокая щебнистость нижних горизонтов.

Обобщая выше изложенное, следует отметить, что горнолесные и горно-луговые почвы Дидойской депрессии характеризуются тяжелосуглинистым иловато-крупнопылеватым гранулометрическим составом, отличным и хорошим структурно-агрегатным состоянием.

3.1.2. Характеристика типов почв по химическим свойствам

Проведенные исследования позволили выделить ряд химических свойств, которые характерны для почв Дидойской депрессии. Это слабокислая реакция среды, приближающаяся с глубиной к нейтральной,

относительно высокое содержание углерода в верхнем горизонте, слабая насыщенность катионами магния. При этом, каждый тип почв имеет свои особенности (табл. 6).

Таблица 6.

Химические свойства почв

Разрезы	Генетический горизонт, см	Углерод С, %	Обменные катионы,			Сумма поглощен- ных оснований, мг-экв/100г	Степень насыщенност и основаниями, %	pН водн.
			ммоль-экв/100 г почвы					
			Ca ⁺	Mg ⁺²	H ⁺			
101	AY1 (0-7)	5.87	3.5	0.7	11.5	15.7	26	5.6
	AY2 (7-14)	1.18	2.3	0.4	12.3	14.7	18	5.7
	ACf (14-34)	0.85	0.5	-	2.5	3.0	20	5.9
102	AY (0-10)	3.69	4.5	0.9	10.8	16.2	33	5.6
	ACf (10-32)	2.28	2.3	0.3	12.6	15.2	17	6.5
	C1 (32-70)	0.05	1.5	-	3.5	5.0	30	6.8
103	AY (3-7)	5.34	3.9	1.7	8.5	14.1	39	6.2
	ACf (7-27)	2.93	2.6	0.8	6.3	9.7	35	6.3
	C1 (27-42)	0.65	0.9	-	2.9	3.8	23	6.6
104	AY (3—9)	1.99	6.5	1.6	9.5	17.6	46	5.5
	ACf(9—17)	1.18	2.8	0.8	5.3	8.9	40	6.5
	C1 (18—32)	0,5	0.9	-	1.6	2.5	36	6.8
105	AY (0-10)	5.10	26.0	5.9	2.5	34.4	92	5.3
	AY/ACf (10-22)	2.18	9.1	2.2	2.9	14.2	80	5.2
	C1f (22-39)	0,6	5.8	0,9	3.6	10.3	65	4.9
106	AY (0-13)	5.77	23.0	5.7	1.5	30.2	93	6.3
	ACf (17-33)	2.18	9.3	2.4	2.3	14.0	83	6.5
	ACf/Cf (33-50)	0.85	5.5	1.3	3.1	9.9	68	6.8

Почвы содержат относительно большое количество углерода в верхнем горизонте, при этом оно изменяется с высотой, минимальное количество углерода обнаружено на склонах разрезов 103 104, максимальное –в горно-луговой альпийской и горно-луговой субальпийской почвах (разрез 105, 106).

Помимо этого, альпийская и субальпийская почвы отличались относительно высокой суммой поглощенных оснований и насыщенностью основаниями

3.1.3. Агрохимическая характеристика горных почв Дидойской депрессии

В образцах верхних горизонтов исследуемых почв был проведен агрохимический анализ и оценена обеспеченность этих почв основными элементами минерального питания растений. Результаты приведены в таблице 7.

Таблица 7.

Агрохимическая характеристика горных почв Дидойской депрессии.

Почвенные разрезы	Горизонт	Углерод органических соединений, (C _{общ.})	Гумус	Азот, (N _{общ.})	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	N-NO ₂ ⁻	P ₂ O ₅ , мг/кг	Содержан ие К, мг/кг	рН	
		%			мг/кг					вод н.	сол.
101	AY1	5,87	10,12	0,23	17,1*±0,01	165,5*±0,028	следы	9,3*±1,73	100±5,65	5,63	4,96
102	AY	5,34	9,21	0,19	14,8±2,46	134,0±3,99	следы	23,6±4,92	65,5±2,10	6,23	4,89
103	AY	3,69	6,36	0,11	18,2±0,06	82,6±0,06	следы	10,3±0,065	159±6,23	5,63	5,06
104	AY	1,99	3,43	0,04	10,8±0,13	29,9±0,11	следы	6,3±0	63,5 ±0,65	5,47	4,61
105	AY	5,10	8,79	0,26	12,4±0,78	184,4±0,68	следы	18,6±0,065	392,5±3,97	5,36	4,64
106	AY	5,77	9,95	0,15	5,9±1,23	70,6±0	следы	25,3±0,65	89,7 ±1,42	6,34	4,38

Примечания * — повторность трёхкратная; ± доверительный интервал; водн. — водная вытяжка, сол. — солевая вытяжка (KCl)

Агрохимический анализ верхнего горизонта в разрезе 101 показал, что исследуемая почва содержит большое количество углерода (табл. 7). Можно предположить, что высокое содержание углерода является последствием произрастания леса на исследуемой территории и частичного сохранения лесной подстилки после вырубki. Содержание общего азота - среднее, что связано с луговым типом растительности в этом районе. Следует отметить высокое содержание подвижных форм азота, хотя их соотношение показывает слабое течение процесса нитрификации. Почва плохо обеспечена фосфором, что отрицательно влияет на ее плодородие. В целом же, за исключением низкого содержания фосфора в исследуемой почве складываются хорошие условия для произрастания растений. Горнолесная слабооподзоленная почва разреза 103 содержит меньшее количество углерода. Содержание общего азота ниже, чем в разрезе 101. Следует отметить высокое содержание фосфора. Самыми бедными почвами по агрохимическим показателям явились почвы разреза 104. Как показывают результаты из таблицы, почва плохо обеспечена углеродом, низкое содержание общего азота, за исключением нитратной формы. Почвы разрезов 105 и 106 по агрохимическим показателям представляется довольно плодородной и сравнительно одинаковой. Содержание общего азота низкое. Высокое содержание калия (392,5 мг/кг) очевидно результат легко выветривавшегося биотита, имеющегося в почве в большом количестве.

Сравнивая почвы между собой по агрохимическим свойствам, следует отметить, что все они хорошо обеспечены углеродом и гумусом за исключением - разрез 104, (сосновый лес). Содержание общего азота в этих почвах низкое. Содержание нитратного азота также невысокое. По содержанию аммонийного азота почвы резко различаются: разрез 101, разрез 103 и разрез 105 показатели плодородия в два-три раза превышают чем в остальных разрезах. Содержание подвижного фосфора во всех почвах низкое, количество нитритов – следовое.

На основании проведенного анализа, можно заключить, что наиболее плодородными представляются следующие почвы: - разрез 101, разрез 103 и почвы разреза 105.

3.2. Биологические признаки разнообразия горных почв

К признакам биологического разнообразия почв относятся: разнообразие и общая биомасса (продуктивность) растительных сообществ, сформированных на этих почвах, разнообразие почвенных бактерий, грибов и др.

3.2.1. Разнообразие и биомасса растительных сообществ, сформировавшихся на разных типах почв Дидойской депрессии

Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая маломощная

При проведении геоботанических описаний растительных учетных площадей на территориях обследования составлялись сводные флористические списки растений. В окрестности селения Мокок в мезофитном разнотравно-злаковом послелесном луге (разрез 101) сводный флористический список по учетным площадям включает 40 видов травянистых растений. В среднем по площадям обследования на 1 м² приходится $18,4 \pm 1,12$ видов растений. Значительные участки послелесных лугов (рис. 11) возникли вблизи смешанного леса (сосново-березовый лес с примесью, клена, и других деревьев). Травостой этих лугов, как правило, одно-двух-трех-ярусный с общим проективным покрытием по площадям 100%. Наибольший вклад в составлении проективного покрытия внесли следующие виды: василек иволистный (11%), нивяник обыкновенный (11%), клевер луговой (10%), астранция большая (6%), манжетка жесткая (4%) (табл. 8).

Таблица 8

Фиторазнообразие и количественные соотношения видов в сообществе
(разрез 101)

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
1. Астранция Биберштейна- <i>Astrantia biebersteinii</i> Trautv.	un	1	21. Колокольчик скученный - <i>Campanula glomerata</i> L.	un	1
2. Астранция большая - <i>Astrantia maxima</i> Pall.	sp	4	22. Короставник горный - <i>Knautia montana</i> (M. Bieb.) DC.	un	1
3. Василек луговой – <i>Centaurea jacea</i> L.	sp	4	23. Кульбаба кавказская - <i>Leontodon caucasicus</i> (M. Bieb.) Fisch.	sp	4
4. Василек иволистный – <i>Centaurea salicifolia</i> M. Bieb.	cop	10	24. Липа кавказская - <i>Tilia begoniifolia</i> Steven	un	1
5. Вейник тростниковый <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	sp	3	25. Лабазник шестилепестковый - <i>Filipendula vulgaris</i> Moench	sol	2
6. Вязель пестрый - <i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	sp	4	26. Лютик кавказский – <i>Ranunculus caucasicus</i> M. Bieb.	un	1
7. Герань лесная - <i>Geranium sylvaticum</i> L.	sp	3	27. Лядвенец кавказский - <i>Lotus caucasicus</i> Kuprian . ex Juz.	sol	2
8. Горечавка крестообразная - <i>Gentiana cruciata</i> L.	un	1	28. Малина обыкновенная - <i>Rubus idaeus</i> L.	sol	2
9. Горец альпийский <i>Aconogonon alpinum</i> (All.) Schur	un	1	29. Манжетка жесткая <i>Alchemilla rigida</i> Buser	sp	3
10. Горошек мышиный <i>Vicia cracca</i> L.	sp	4	30. Нивяник обыкновенный – <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	cop	11
11. Душевка обыкновенная <i>Acinos alpinus</i> (L.) Moench	un	1	31. Овсяница луговая - <i>Festuca pratensis</i> Huds.	sol	2
12. Душистый колосок - <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	sol	2	32. Очанка кавказская - <i>Euphrasia caucasica</i> Juz.	un	1
13. Ежасборная - <i>Dactylis</i>	un	1	33. Пастернакармянский	sol	2

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
<i>glomerata</i> L.			- <i>Pastinaca armena</i> Fisch. et Mey.		
14.Зверобой продырявленный - <i>Hypericum perforatum</i> L.	un	1	34.Полевица тонкая - <i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	sol	2
15.Золотая розга - <i>Solidago virgaurea</i> L.	un	1	35.Погремок малый - <i>Rhinanthus minor</i> L.	sol	2
16.Истод альпийский - <i>Polygala alpicola</i> Rupr.	un	1	36.Смолевка Уолича - <i>Obernawallichiana</i> (Klotzsch) Ikonn.	un	1
17.Клевер луговой - <i>Trifolium pratense</i> L.	cop	11	37.Тимофеевка луговая <i>Phleum pratense</i> L.	sp	3
18.Козлятник лекарственный- <i>Galega officinalis</i> L.	un	1	38.Чина луговая - <i>Lathyrus pratensis</i> L.	un	1
19.Кокушник комарниковый - <i>Gymnadeniacaenopsea</i> (L.) R. Br.	un	1	39.Щавель кислый - <i>Rumex acetosa</i> L.	sol	2
20.Колокольчик окопниколистный - <i>Campanula symphytifolia</i> (Albov) Kolak			40.Ястребинка зонтичная <i>Hieracium umbellatum</i> L.	sol	2

В группе высоких трав, высота которых достигает 100-160 см, заметны вейник тростниковидный, короставник горный, овсяница луговая, тимopheевка луговая, пастернак армянский, щавель кислый, ястребинка зонтичная. Группу трав высотой 50-100 см создают василек иволистный, смолевка Уоллича, нивяник обыкновенный, кульбаба кавказская, астранция Биберштейна, полевичка тонкая, погребок малый, полевица тонкая, кокушник комарниковый, лютик кавказский. Низкие травы представлены горечавкой крестообразной, истодом альпийским, геранью лесной, вязелем



Рис. 11. Фрагмент растительного покрова мезофитного разнотравно-злакового послелесного луга (разрез 101)

пестрым, лядвенцем кавказским, душистым колосоком обыкновенным, очанкой кавказской, манжеткой жесткой, колокольчиком скученным, горошком мышиным, лабазником шестилепестным, душевкой обыкновенной, зверобоем продырявленным. Высота их составляет 20-50 см. Аспектирующий вид в сообществе лугов – нивяник обыкновенный. Высокие степени обилия имели нивяник обыкновенный, клевер луговой, василек иволистный, наименьшая степень обилия характерна для видов тимopheевки луговой, овсяницы луговой, горошка мышиного, астранции Биберштейна, горца альпийского.

В сообществах лугов встречаются одиночные кустарниковые виды (ива козья), а также поросль липы кавказской и березы повислой. Доминирующая фенологическая фаза у травянистых растений в момент обследования – цветение. Луг используется как сенокосный и включает 8 видов злаков, 6 видов бобовых, составляющих в сухом виде четверть фитомассы укоса (табл. 14), что позволяет отнести сообщество к недостаточно урожайным в качестве кормового использования. Доминирует в качестве урожайности группа разнотравья. Осоки на участках обследования не зарегистрированы (Приложение 6).

Общий средний запас зеленой фитомассы составляет 414 г/м² (табл. 14). Судя по массе опада, трансформация растительных остатков происходит достаточно быстро. Соотношение общей фитомассы растений и опада позволяет отнести луговые почвы в данных сообществах к высокопродуктивным.

**Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожезненная
тяжелосуглинистая маломощная**

Послесельный луговой участок (вейниково-разнотравно-полевицевый мезофитный луг), сформировавшийся на указанных в заголовке почвах, расположен в окрестностях села Шаури - разрез 102 (рис. 12). В непосредственной близости от учетных площадей располагается сосново-березовый лес, изучаемый участок находится на вырубке; в лесном фитоценозе доминируют следующие древесные виды: первый ярус: сосна Сосновского, береза повислая, липа кавказская; второй ярус – волчеягодник скученный, ива козья, рододендрон желтый. В сводном флористическом списке учетных площадей много лесных травянистых видов. Сводный флористический список здесь насчитывает 35 видов травянистых растений. В среднем по площади обследования на 1 м² приходится 11,8±3,4 видов растений. Общее проективное покрытие по площадкам составило 100 %. Наибольший вклад в составление проективного покрытия внесли следующие виды: клевер луговой (9%), тимopheевка луговая (9%), иван-чай Дадоны (9%), астранция наибольшая (8%), нивяник обыкновенный (6%), козлобородник луговой (6%), вейник тростниковидный (6%) (табл. 9).

Таблица 9

Фиторазнообразие и количественные соотношения видов в сообществе
(разрез 102)

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
1. Астранция наибольшая – <i>Astrantia maxima</i>	сор	8	19. Купена лекарственная - <i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	un	1

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
Pall.					
2.Бодяк окутанный - <i>Cirsium obvallatum</i> (M. Bieb.) Fisch.	sol	2	20.Купена мутовчатая - <i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All.	un	1
3.Валериана липолистная - <i>Valeriana tiliifolia</i> Troitsky	un	1	21.Лютик кавказский - <i>Ranunculus caucasicus</i> M. Bieb.	un	1
4.Василек иволистный - <i>Centaurea salicifolia</i> M. Bieb.	sp	3	22.Лядвенец кавказский - <i>Lotuscaucasicus</i> Kuprian. exJuz.	un	1
5.Василек луговой - <i>Centaurea jacea</i> L.	sol	2	23.Манжетка шелковая - <i>Alchemilla sericea</i> Willd.	sol	2
6.Вейник тростниковый- <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth.	cop	6	24.Нивяник обыкновенный - <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	cop	6
7.Волчегородник окутанный - <i>Daphne glomerata</i> Lam.	sol	2	25.Очанка кавказская - <i>Euphrasia caucasica</i> Juz.	sol	2
8.Вязель пестрый - <i>Securigera varia</i> (L.) Lassen.	sol	2	26.Очиток побегоносный – <i>Sedum stoloniferum</i> S.G. Gmel.	sol	2
9.Герань лесная – <i>Geranium sylvaticum</i> L.	sol	2	27.Папоротник мужской - <i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott.	un	1
10.Горошек мышиный - <i>Vicia cracca</i> L.	un	1	28.Погремок малый - <i>Rhinanthus minor</i> L.	sol	3
11.Душевка альпийская - <i>Acinos alpinus</i> (L.) Moench	un	1	29.Полевица тонкая - <i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	sp	3
12.Душица лекарственная - <i>Origanum vulgare</i> L.	sol	2	30.Смолевка Уоллича - <i>Oberna wallichiana</i> (Klotzsch) Ikonn.	sol	2
13.Иван чай	cop	9	31.Тимофеевка луговая -	cop	9

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
Дадоны- <i>Chamaenerion dodonaei</i> (Vill.) Kostel.			<i>Phleum pratense</i> L.		
14.Клевер луговой - <i>Trifolium pratense</i> L.	cop	9	32.Черноголовка обыкновенная - <i>Prunella vulgaris</i> L.	sp	2
15.Козлобородник луговой - <i>Tragopogon pratensis</i> L.	cop	6	33.Чиналуговая - <i>Lathyrus pratensis</i> L.	un	1
16.Кокушник комарниковый - <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	sol	2	34.Чистеццлесной - <i>Stachys sylvatica</i> L.	sp	2
17.Колокольчик окопниколистный - <i>Campanula glomerata</i> L.	sol	2	35.Шалфей клейкий - <i>Salvia glutinosa</i> L.	sol	2
18.Костяника обыкновенная - <i>Rubus saxatilis</i> L.	un	1			

Наименьшее проективное покрытие наблюдается у следующих видов растений: очанка кавказская, вязель пестрый, душивка обыкновенная, шалфей клейкий, манжетка шелковистая, лядвенец кавказский, комарник кокушниковый (1-2%).



Рис. 12. Вейниково-разнотравно-полевицевый мезофитный луг (разрез 102)

Первую по высоте группу представляют следующие виды: тимopheевка луговая, иван-чай Дадоны, валериана липолистная, бодяк окутанный, вейник тростниковидный, купена мутовчатая с высотой от 50 до 115 см. Вторую группу составляют виды: погребок малый, василек иволистный, полевица тонкая, смолевка Уоллича, горошек мышиный, шалфей клейкий, душица лекарственная, чина луговая, клевер луговой, кокушник комарниковый, душица альпийская; с высотой 25-50 см. Самые низкие растения: костяника, очиток побегоносный, лядвенец кавказский, герань лесная, очанка кавказская, вязель пестрый, чистец лесной, черноголовка обыкновенная, высота которых 15-25 см.

Высокую степень обилия имели в сборах вейник тростниковидный, иван-чай Дадоны, козлобородник луговой, нивяник обыкновенный, тимopheевка луговая. Наименьшей степенью обилия характеризовались такие растения, как бодяк окутанный, волчегородник скученный, купена лекарственная, папоротник мужской, лютик кавказский, чина луговая, костяника, купена мутовчатая. Наибольшее количество видов имеют

невысокую степень обилия. Доминирующая фенологическая фаза в момент обследования – цветение.

Самовольная вырубка негативно сказывается на почвенных свойствах, потере почвенной влаги, ослаблении почво-грунта, приводящей к сходу оползней.

Общий запас зеленой фитомассы в изучаемых площадях составил в среднем 249 г/м². Анализ функциональных групп луговой растительности территории разреза 102 показывает, что здесь все хозяйственно-ценные группы имеют приблизительно равное доленое участие в сложении общей фитомассы при незначительном преобладании группы злаков (сухая масса). В целом урожайность сообществ ниже, чем в предыдущем случае, что вероятно связано с чрезмерным выпасом и засоренностью фитоценозов. Масса опада сравнительно с предыдущим разрезом значительно уменьшилась, значит трансформация растительных остатков происходит более интенсивно, чем в предыдущем луговом сообществе. Более интенсивная трансформация связана, видимо с более южной экспозицией склона, более мезофильным характером травянистого покрова, так как встречаются чисто лесные представители. Количество общей фитомассы растений и опада позволяет отнести данные почвы к менее продуктивным в сравнении с разрезом 101 (Приложение 7).

Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожеlezненная тяжелосуглинистая средне мелкая

Фитоценозы, сформировавшиеся в окрестностях селения Мокок в березовых лесах насчитывают по сводным бланкам описаний учетных площадей 24 вида травянистых растений (разрез 103). В сообществах доминируют следующие древесные виды: 1 ярус: береза повислая, граб кавказский, липа кавказская, рябина кавказская; 2 ярус – ива козья, бересклет европейский, шиповник собачий, калина гордовина, жимолость лесная, рододендрон желтый, малина обыкновенная (рис. 13). В среднем по площади обследования на 1 м² приходится 10,2±1,4 травянистых видов растений.

Травостой представлен растениями разной высоты с общим (средним) проективным покрытием почвы 69%. Наибольший вклад в составление проективного покрытия внесли следующие виды: кислица обыкновенная (9%), ясменник душистый (9%), примула крупноцветковая (9%), папоротник мужской (8%), мятлик боровой (8%), земляника лесная (8%), кислица обыкновенная (8%). Наименьшее проективное покрытие у следующих видов растений: купена мутовчатая, фиалка лесная, зубянка луковичная, колокольчик скученный (по 1%, соответственно) (табл. 10).

Таблица 10

Фиторазнообразие и количественные соотношения видов в сообществе
(разрез 103)

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
1.Аконит восточный - <i>Aconitum orientale</i> Mill.	un	1	13.Клевер луговой - <i>Trifolium pratense</i> L.	sol	5
2.Бородавник крупный - <i>Chelidonium majus</i> L.	un	1	14.Купена лекарственная <i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	sol	5
3.Бутень лесной - <i>Chaerophyllum sylvestre</i> L.	sol	5	15.Купена мутовчатая - <i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All.	un	1
4.Валериана липолистная - <i>Valeriana tiliifolia</i> Troitsky.	un	1	16.Колокольчик скученный - <i>Campanula glomerata</i> L.	un	1
5.Вороний глаз четырехлистный - <i>Parisquadrifolia</i> L.	un	1	17.Малина обыкновенная - <i>Rubus idaeus</i> L.	sol	5
6.Гераньнежная - <i>Geranium molle</i> L.	un	1	18.Многоножка обыкновенная - <i>Polypodium vulgare</i> L.	un	1
7.Горошек Баланзы - <i>Vicia balansae</i> Boiss.	sol	5	19.Мятлик боровой - <i>Poa nemoralis</i> L.	sp	8

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
8.Ежа сборная - <i>Dactylis glomerata</i> L.	sol	5	20.Ожика волосистая - <i>Luzulapilosa</i> (L.) Willd.	sol	5
9.Земляника лесная – <i>Fragaria vesca</i> L.	sp	8	21.Папоротник мужской- <i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	sp	8
10.Золотаярозга - <i>Solidago virgaurea</i> L.	sol	5	22.Примула крупноцветковая - <i>Primula acaulis</i> (L.)	sp	9
11.Зубянка луковичная - <i>Dentaria bulbifera</i> L.	un	1	23.Фиалка лесная - <i>Viola reichenbachiana</i> Jord. ex Boreau	un	1
12.Кислица обыкновенная - <i>Oxalis acetosella</i> L.	sp	8	24.Ясменник душистый - <i>Galiumodoratum</i> (L.) Scop.	sp	9

Высокие растения на учетных площадях: золотая розга, валериана липолистная, папоротник мужской, бородавник крупный, бутень лесной, купена мутовчатая. Высота их 50-70 см. Более низкие виды: горошек Балансы, ежа сборная, ясменник душистый, мятлик боровой, герань нежная, малина обыкновенная, высота которых колеблется в пределах 20-50 см. Низкие травы представлены: земляникой лесной, кислицей обыкновенной, купеной лекарственной, примулой крупноцветковой, фиалкой лесной, зубянкой луковичной, ожикой волосистой, высотой не превышающими 20 см.

Обилие всех видов невысокое. Самая высокая степень обилия – срв сборах кислица кислая, мятлик боровой, ясменник душистый, папоротник мужской, земляника лесная. Единично же встречались такие растения, как купена мутовчатая, вороний глаз четырехлистный, горошек Балансы. Аспектирующие виды отсутствуют.



Рис. 13. Участок березового леса (разрез 103)

Доминирующая фенологическая фаза у цветковых травянистых растений в момент обследования – цветение.

Вычисление биомассы травянистых растений продемонстрировало ее невысокие показатели для изучаемых лесных сообществ. Общий запас зеленой фитомассы составил в среднем 127 г/м². Анализ функциональных групп травянистой растительности разреза 103 показывает, что здесь доминирует группа бобовых растений (табл. 14), далее по убывающей располагаются группы разнотравья и злаков. Обращает на себя внимание высокая доля опада, она выше, чем в участках луговых сообществ, что вполне объяснимо, учитывая расположение учетных площадей на территории леса (Приложение 8). Урожайность травянистого сообщества совершенно незначительна, хотя и довольно ценна в кормовом отношении.

Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая мелкая

Сосновый лес, сформировавшийся в окрестностях села Верхнее Шаури, насчитывает по учетным площадям 15 видов травянистых растений. В сообществах доминируют следующие древесные виды: первый ярус: сосна Сосновского, рябина кавказская; второй ярус – волчегодник скученный, жимолость лесная, бересклет бородавчатый, рододендрон желтый,

можжевельник обыкновенный. В среднем по площади обследования на 1 м² приходится 10,5±0,5 травянистых видов растений (рис. 14). Общее проективное покрытие по площадкам невысокое и составило всего 39%. Наибольший вклад в составление проективного покрытия внесли следующие виды: земляника лесная (7%), герань лесная (7%), кислица обыкновенная (7%), вейник тростниковидный (4%). Наименьшее проективное покрытие у следующих видов растений: костяника, черноголовка обыкновенная, папоротник мужской (табл. 11).

Таблица 11

Фиторазнообразие и количественные соотношения видов в сообществе
(разрез 104)

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
1.Бородавник крупноцветковый - <i>Lapsana grandiflora</i> M. Bieb.	sol	1	9.Лютик кавказский - <i>Ranunculus caucasicus</i> M. Bieb.	sol	1
2.Вейник тростниковый - <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth.	sp	4	10.Овсяница тростниковидная - <i>Festuca arundinacea</i> L.	sol	1
3.Герань лесная - <i>Geranium sylvaticum</i> L.	sp	7	11.Папоротник мужской - <i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott.	un	0,3
4.Грушанка круглолистная - <i>Pyrola rotundifolia</i> L.	sol	1	12.Перловник поникающий - <i>Melica nutans</i> L.	sol	2
5.Земляника лесная - <i>Fragaria vesca</i> L.	sp	7	13.Полевица тонкая - <i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	sol	2
6.Зверобой продырявленный - <i>Hypericum perforatum</i> L.	sol	2	14.Примула крупнолистная - <i>Primula macrophylla</i> D. Don	sol	2
7.Кислица обыкновенная - <i>Oxalis acetosella</i> L.	sp	7	15.Черноголовка обыкновенная - <i>Prunella vulgaris</i> L.	un	0,3
8.Костяника обыкновенная -	un	0,3			

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
<i>Rubus saxatilis</i> L.					

Травостой отличается малым разнообразием. Высокие виды травостоя: лютик кавказский, вейник тростниковидный с высотой 50-75 см. Средние по высоте виды: зверобой продырявленный, перловник малый, полевица тонкая, бородавник крупноцветковый, высота которых колеблется в пределах 20-50 см. Самые низкие виды со стелющимися и приподнимающимися побегами: костяника, грушанка круглолистная, черноголовка обыкновенная с высотой 5-20 см.



Рис. 14. Сосновый лес (разрез104)

Обилие растений на учетных площадях невысокое, степень его чаще - *sr*, в сборах ее имели земляника зеленая, бородавник крупноцветковый, герань лесная, фиалка лесная, вейник тростниковидный, кислица кислая. Наименьшей, единичной степенью обилия характеризовались такие растения, как костяника, черноголовка обыкновенная, папоротник мужской, примула крупнолистная. Большая часть травянистых видов имели степень обилия *un-sol*.

Доминирующая фенологическая фаза для травянистых растений в момент обследования территории – плодоношение. Весьма незначительна

продуктивность травянистого яруса этого сообщества, ее показатели отражены в Приложении 9.

Общий запас зеленой фитомассы в почвах соснового леса составил в среднем 49 г/м². Анализ функциональных групп травянистой растительности разреза 104 показывает, что здесь преобладают злаки, меньше представлено разнотравье и бобовые. Очень высокая степень накопления в сообществах опада свидетельствует о медленной скорости его разложения. Мы учитываем расположение учетных площадей на территории соснового фитоценоза, где скорость разложения опада традиционно весьма замедленна.

Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая средне мелкая

Луговой субальпийский участок (мезофитный вейниково-разнотравный) расположен в окрестностях селении Зехида (высота над уровнем моря 2350 м). Список видов, сформировавшихся на горно-луговых субальпийских почвах, насчитывает здесь по учетным площадям 51 вид травянистых растений. В среднем по площади обследования на 1 м² приходится 21,8±0,64 видов растений (рис. 15). Общее проективное покрытие почвы по площадкам составило от 100%. Наибольший вклад в составление проективного покрытия внесли следующие виды: клевер луговой (6%), погребок малый (5%), кульбаба кавказская (5%), вейник тростниковидный (5%), овсяница Воронова (5%), скабиоза кавказская (5%) (табл. 12).

Таблица 12

Фиторазнообразие и количественные соотношения видов в сообществе (разрез 105)

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
1.Бромопсис Биберштейна - <i>Bromopsis biebersteinii</i> (Roem. & Schult.) Holub.	sp	3	27.Незабудка альпийская - <i>Myosotis alpestris</i> F.W. Schmidt.	un	1
2.Бромопсис пестрый - <i>Bromopsis variegata</i> (M. Bieb.) Holub.	un	1	28.Овсецаджарский - <i>Helictotrichon adzharcicum</i> (Albov)	un	1

Вид	Обилие	Проектное покрытие, %	Вид	Обилие	Проектное покрытие, %
			Grossh.		
3.Буквица крупноцветковая - <i>Betonica grandiflora</i> Stev. ex Wild	sol	2	29.Овсец пушистый - <i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.	un	1
4.Василекиволистный- <i>Centaurea salicifolia</i> M. Bieb.	sol	2	30.ОвсяницаВоронова - <i>Festuca woronowii</i> Hack.	sp	5
5.ВасилекФишера - <i>Centaurea fischeri</i> Schtdl.	sol	2	31.Овсяница наскальная - <i>Festuca rupicola</i> Heuff.	sol	1
6.Вейник тростниковый - <i>Calamagrostisarundinacea</i> (L.) Roth.	sp	5	32.Очанка кавказская - <i>Euphrasia caucasica</i> Juz.	sp	2
7.Вероника горечавковая - <i>Veronica gentianoides</i> Vahl.	sol	2	33.Пастернак армянский - <i>Pastinaca armena</i> Fisch. et Mey.	sol	2
8. Гипсофила изящная - <i>Gypsophila elegans</i> M. Bieb.	un	1	34.Погремок малый - <i>Rhinanthus minor</i> L.	cop	5
9.Головчатка гигантская - <i>Cephalaria gigantea</i> (Ledeb.) Bobrov.	sol	2	35.Полевица тонкая - <i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	sol	3
10.Горец мясокрасный - <i>Bistorta carnea</i> (K. Koch) Kom.	sol	1	36.Подорожник большой - <i>Plantago major</i> L.	sol	2
11.Девясил восточный - <i>Inula orientalis</i> Lam.	un	1	37.Подорожник скальный - <i>Plantago saxatilis</i> M. Bieb.	sol	2
12.Зверобой ясенниковый- <i>Hypericum asperuloides</i> Czern. ex Turcz.	sol	2	38.Пупавка Сосновского - <i>Anthemis sosnovskyana</i> Fed.	sp	2
13.Истод альпийский - <i>Polygala alpicola</i> Rupr.	sol	2	39.Скабиоза кавказская - <i>Scabiosa caucasica</i> M. Bieb.	sp	5
14.Клевер луговой - <i>Trifolium pratense</i> L.	sol	6	40.Смолевка курийская - <i>Silene cyri</i> Schischk.	un	1
15.Клевер седоватый - <i>Trifolium canescens</i> Willd.	sp	3	41.Смолевка Рупрехта - <i>Sileneruprechtii</i> Schischk.	un	1
16.Клевер сходный - <i>Trifoliumambiguum</i> M. Bieb.	sp	3	42.Сонтрава албанская - <i>Pulsatilla albana</i> (Steven) Bercht.	sol	2

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
			& J. Presl		
17.Круциата гладкая - <i>Cruciata laevipes</i> Opiz.	sol	1	43.Тимофеевка степная - <i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	sp	2
18.Кокушник комарниковый - <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	sol	2	44.Траунштейнера сферическая - <i>Traunsteinera sphaerica</i> (M. Bieb.) Schltr.	un	1
19.Коровяк австрийский - <i>Verbascum speciosum</i> Schrad.	un	1	45.Трясунка средняя - <i>Briza media</i> L.	sp	3
20.Кульбаба кавказская - <i>Leontodon caucasicus</i> (M. Bieb.) Fisch.	cop	5	46.Тысячелистник обыкновенный - <i>Achillea millefolium</i> L.	sp	3
21.Лен зверобоелистный - <i>Linum hypericifolium</i> Salisb.	un	1	47.Чабрец холмовой - <i>Thymus collinus</i> M. Bieb.	sp	3
22.Любка зеленоватая - <i>Platanthera chlorantha</i> (Custer) Rchb.	sp	1	48.Щавель кислый - <i>Rumex acetosa</i> L.	un	1
23.Лютик кавказский - <i>Ranunculus caucasicus</i> M. Bieb.	sol	3	49.Этеопаппус кавказский - <i>Aetheopappus caucasicus</i> Sosn.	sol	2
24.Лядвенец кавказский - <i>Lotus caucasicus</i> Kuprian.ex Juz.	sol	2	50. Язвеник Буасье - <i>Anthyllis alpestris</i> (Kit. ex Schult.) Rchb.	sp	3
25.Манжетка шелковая - <i>Alchemilla sericea</i> Willd.	sol	2	51.Ястребинка зонтичная - <i>Hieracium umbellatum</i> L.	un	1
26.Мытник Сибторпа - <i>Pedicularis sibthorpii</i> Boiss.	un	1			

Распределение травянистых видов по высоте побегов на изученной площади хорошо заметно. Его можно представить таким образом: первая группа - щавель кислый, головчатка гигантская, овсяница Воронова, бромопсис пестрый, ястребинка зонтичная, трясунка альпийская, овсец пушистый, бромопсис Биберштейна, трясунка средняя, тысячелистник обыкновенный, вейник тростниковый, лютик кавказский, коровяк австрийский, гипсофила изящная, высота этих растений в пределах 60-110

см. Более низкие виды травостоя представлены следующими: вероника горечавковая, лен зверобоелистный, колокольчик холмовой, клевер седоватый, буквица крупноцветковая, кострец пестрый, погребок малый, горец мясо-красный, этеопалпус кавказский, лютик кавказский, кульбаба кавказская, пастернак армянский с высотой 30-55см. Самые низкие виды растений: манжетка шелковая, незабудка альпийская, клевер сходный, чабрец холмовой, лядвенец кавказский, подорожник скальный, зверобой ясенниковый, василек Фишера, очанка кавказская, клевер луговой, истод альпийский, средняя высота 7-25 см.



Рис. 15. Субальпийский мезофитный вейниково-разнотравный луг
(разрез 105)

Аспектирующие виды: скабиоза кавказская, кульбаба кавказская, погребок малый, клевер седоватый. Наивысшую степень обилия (*Sop*) имели погребок малый, скабиоза кавказская; наименьшая степень обилия характерна для видов мытник Сибторпа, коровяк австрийский, гипсофила изящная, кокушник комарниковый, смолевка курийская, сон-трава албанская, любка зеленоватolistная, щавель кислый, траунштейнера сферическая (*un*). Наибольшее количество видов имеют степень обилия *sp-sol*.

Доминирующая фенологическая фаза в момент обследования – цветение, в то же время злаки и представители лютиковых находились в

стадии плодоношения. Луг используется видимо, как пастбище и сенокос. Наличие бобовых и злаков способствует оценке его как хорошего кормового угодья. Данные по запасу фитомассы в сообществах изучаемых фитоценозов отражены в Приложении 10.

Общий запас зеленой фитомассы растений на почвах субальпийского пояса составил в среднем 327 г/м². Анализ функциональных групп луговой растительности площади разреза 105 показывает, что здесь доминирует группа разнотравья, превышающая по запасу сухой биомассы группу злаков почти в два раза и группу бобовых более чем в два раза. Судя по доле участия опада, он приблизительно соответствует массе опада в первом разрезе. Трансформация растительных остатков происходит достаточно быстро. Урожайность субальпийского уступает урожайности послелесного луга (разрез 101), в то же время долевое участие в травостое злаков и бобовых несравнимо выше (табл. 14), то есть участки субальпийских лугов в кормовом отношении более ценны. Это позволяет отнести почвы изучаемых площадей к высокопродуктивным.

Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая маломощная

Луговой альпийский каменистый участок располагается на высоте 2450 м над уровнем моря в окрестностях селения Зехида (рис. 16). Флористический сводный список фитоценозов по учетным растительным площадям, насчитывает 31 вид травянистых растений. В среднем на площади обследования на 1 м² приходится $12,4 \pm 2,08$ видов растений. Общее проективное покрытие по площадкам составило 87%. Наибольший вклад в составление проективного покрытия внесли следующие виды: овсяница красная (7%), астрагал горный (7%), трясунка средняя (7%), подорожник скальный (7%), клевер седоватый (3%), клевер сходный (4%), чабрец холмовой (3%) (табл. 13).

Ярусность на изученной площади не выражена, однако в некоторых площадках можно разделить виды по высоте таким образом: высокие

растения: овсяница наскальная, трясунка средняя, мятлик обыкновенный с высотой 40-70 см. Менее высокие виды: астрагал горный, язвенник Буассье, астра альпийская, пупавка Сосновского, манжетка шелковая высотой 25-35 см. Самые невысокие растения: колокольчик аргунский, чабрец холмовой, клевер сходный, молодило кавказское, незабудка альпийская, лядвенец кавказский, высотой 7-20 см.

Таблица 13

Фиторазнообразие и количественные соотношения видов в сообществе
(разрез 106)

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
1.Астра альпийская - <i>Aster alpinus</i> L.	sol	2	17.Мятлик баденский – <i>Poa badensis</i> Haenke.	sol	2
2.Астрагал горный - <i>Astragalus oreades</i> C.A. Mey.	cop	7	18.Мятлик обыкновенный - <i>Poa trivialis</i> L.	sol	2
3.Бромопсис Биберштейна - <i>Bromopsis biebersteinii</i> (Roem. & Schult.) Holub.	sp	3	19.Незабудка альпийская - <i>Myosotis alpestris</i> F.W. Schmidt.	sp	3
4.Вероника горечавковая - <i>Veronica gentianoides</i> Vahl.	sol	2	20.Овсяница красная - <i>Festucarubra</i> L.	cop	7
5.Володушка многолистная - <i>Bupleurum polyphyllum</i> Ledeb.	sol	2	21.Овсяница наскальная - <i>Festucarupicola</i> Heuff.	sp	3
6.Гвоздика белая - <i>Dianthus anatolicus</i> L.	un	1	22.Подмареник настоящий - <i>Galium aparine</i> L.	sp	3
7.Девясил восточный - <i>Inula orientalis</i> Lam.	sol	2	23.Подорожник скальный - <i>Plantago saxatilis</i> M. Bieb.	cop	7

Вид	Обилие	Проективное покрытие, %	Вид	Обилие	Проективное покрытие, %
8.Истод альпийский - <i>Polygala alpicola</i> Rupr.	sol	2	24.Пупавка Сосновского - <i>Anthemissosnovskyana</i> Fed.	sol	2
9.Клевер седоватый - <i>Trifolium canescens</i> Willd.	sp	3	25.Скабиоза кавказская - <i>Scabiosa caucasica</i> M. Bieb.	un	1
10.Клевер сходный - <i>Trifolium ambiguum</i> M. Bieb.	sp	4	26.Смолевка куринская - <i>Silenecyri</i> Schischk.	sp	3
11.Колокольчик аргунский - <i>Campanula argunensis</i> Rupr.	sp	3	27.Смолевка Рупрехта - <i>Sileneruprechtii</i> Schischk.	sp	3
12.Кульбаба кавказская - <i>Leontodon caucasicus</i> (M. Bieb.) Fisch.	sol	1	28.Сонтрава албанская - <i>Pulsatilla albana</i> (Steven) Bercht. & J. Presl.	sol	2
13.Люцерна клейкая - <i>Medicago glutinosa</i> M. Bieb.	sol	2	29.Трясунка средняя - <i>Briza media</i> L.	cop	7
14.Лядвенец кавказский - <i>Lotus caucasicus</i> Kuprian. ex Juz.	sol	2	30.Чабрец холмовой - <i>Thymus collinus</i> M. Bieb.	sp	3
15.Манжетка шелковая - <i>Alchemilla sericea</i> Willd.	sp	3	31.Язвеник Буасье - <i>Anthyllis alpestris</i> (Kit. ex Schult.) Rchb.	sol	2
16.Молодило кавказское - <i>Sempervivum caucasicum</i> Rupr. ex Boiss.	sp	3			

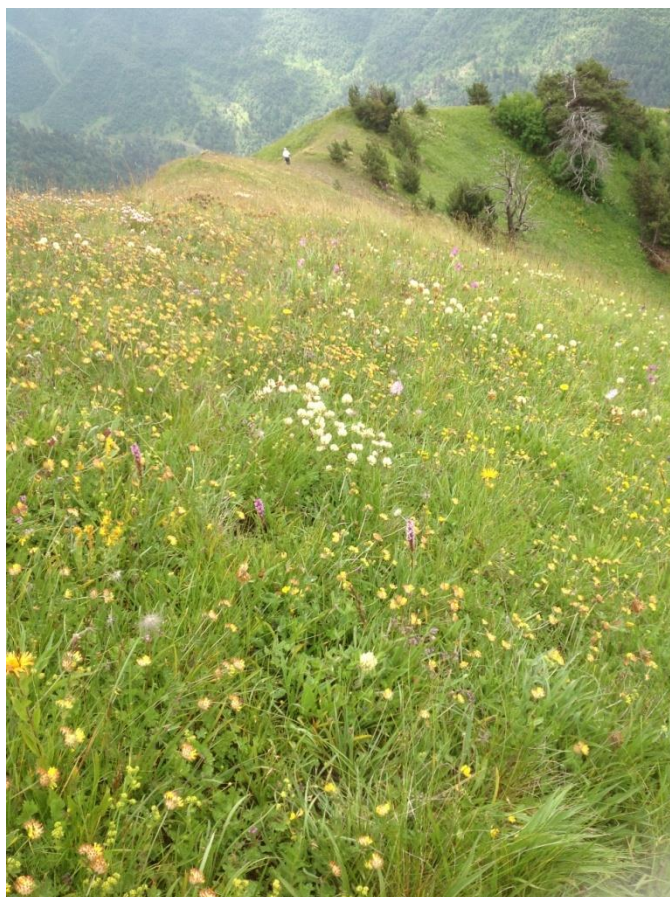


Рис. 16. Высокогорный овсяницевый луг с альпийским мелкотравьем
(разрез 106)

Аспектирующие виды –клевер седоватый, овсяница красная, язвенник Буасье. Большую степень обилия имели овсяница красная, астрагал горный, трясунка средняя, подорожник скальный, клевер сходный; наименьшая степень обилия характерна для видов пупавка Сосновского, вероника горечавковая, кульбаба кавказская, подмаренник золотистый, люцерна клейкая. Наибольшее количество видов имеют степень обилия *sr*.

В сообществах встречаются кустарниковые виды (черника), а также изредка невысокие деревья (сосна Сосновского) с флагообразной кроной. Доминирующая фенологическая фаза у растений в момент обследования – цветение, в то же время два вида растений находятся в стадии бутонизации (молодило кавказское, астра альпийская). Луг используется, видимо, как пастбище. Наличие 5 видов бобовых и 7 видов злаков способствует оценке его как хорошего кормового угодья. Данные по биомассе растений отражены в Приложении 11.

Общий запас зеленой фитомассы в почвах альпийского пояса составил в среднем 317 г/м². Анализ функциональных групп травянистой растительности площади разреза 106 показывает, что здесь доминирует разнотравье, что характерно практически для всех луговых участков, задействованных при описаниях площадей. Сухая фитомасса злаков и бобовых, соответственно, почти вдвое меньше фитомассы разнотравья. Масса злаков и бобовых примерно одинакова. Судя по массе опада, которая практически равна аналогичному показателю в травянистом сообществе площади разреза 105, трансформация растительных остатков происходит достаточно медленно. Общая масса растений и опада позволяют отнести данные почвы к высокопродуктивным.

Во всех обследованных почвах по растительным сообществам в биомассе преобладала группа разнотравья (за исключением площади разреза 102), она колебалась от 20,9 до 62,9%; в то же время состав видов, их долевое участие в сложении фитоценозов и количественные соотношения изменялись в зависимости от места проведения разрезов (табл. 14). Масса злаков была наибольшей в вейниково-разнотравно-полевицевом мезофитном луговом сообществе, немного меньшей она становилась в субальпийском мезофитном вейниково-разнотравном сообществе и сосновом лесу, наименьшими показателями в этом отношении характеризовался этот показатель в мезофитном разнотравно-злаковом послелесном фитоценозе. В целом доля злаков в сложении изучаемых фитоценозов колебалась от 14,9 до 32,5%. Массовая доля бобовых колебалась по площадям исследования от 11,1 до 35,3%. Наивысшие показатели в этом плане обнаружили фитоценозы березового леса и вейниково-разнотравно-полевицевого мезофитного луга, а наименьшие – фитоценозы высокогорного овсяницевого луга с альпийским разнотравьем, соснового леса и субальпийского мезофитного вейниково-разнотравного луга.

Анализ массы сухого опада демонстрирует следующие тенденции – колебания составляют от 7,9 до 32,7%. Его доля зависит от расположения

растительных площадей. Наибольшие показатели в этом плане обнаружили лесные участки: в сосновом лесу в связи с медленным разложением опада его накапливается довольно много (табл. 14), в березовом лесу его масса разрушается быстрее, поэтому показатель также вдвое меньше предыдущего. Наименьшая доля опада характерна для лугов лесного пояса, незначительно более высокая доля опада – для субальпийских и альпийских лугов.

Таблица 14

Сводная таблица функциональных групп травянистой растительности по типам почв
(среднее $\pm$ ошибка среднего)

Фитомасса Растительные сообщества	Злаки, г/м ²		Разнотравье, г/м ²		Бобовые, г/м ²		Опад, г/м ²		Всего, г/м ²	
	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Свежий	Сухой	Зеленая	Сухая
Мезофитный разнотравно-злаковый послелесный луг - разрез 101	<u>98±8,7</u> 23,6%	<u>16±3,6</u> 14,8%	<u>240±24,4</u> 57,9%	<u>68±6,6</u> 62,9%	<u>46±7,8</u> 11,1%	<u>12±2,4</u> 11,1%	<u>30±6,1</u> 7,2%	<u>12±2,4</u> 11,1%	414±33,0	108±9,6
Вейниково-разнотравно-полевицевый мезофитный луг – разрез 102	<u>70±11,4</u> 28,1%	<u>23±2,4</u> 32,5%	<u>84±4,8</u> 33,7%	<u>21±1,9</u> 29,7%	<u>84±4,8</u> 33,7%	<u>21±1,9</u> 29,7%	<u>11±1,9</u> 4,4%	<u>5,6±1,7</u> 7,9%	249±15,6	70,6±5,1
Березовый лес - 103	<u>17±1,9</u> 13,4%	<u>7±2,0</u> 20,6%	<u>54±4,8</u> 42,6%	<u>10±0</u> 29,4%	<u>30,6±2,2</u> 24,1%	<u>12±3,2</u> 35,3%	<u>25±4,3</u> 19,7%	<u>5±1,5</u> 14,7%	127±5,8	34±6,8
Сосновый лес - 104	<u>11±1,9</u> 22,4%	<u>5,6±1,1</u> 25,4%	<u>11±1,9</u> 22,4%	<u>4,6±0,7</u> 20,9%	<u>17,6±2,2</u> 35,9%	<u>4,6±0,4</u> 20,9%	<u>9,4±0,7</u> 19,2%	<u>7,2±1,1</u> 32,7%	49±4,4	22±2,0
Субальпийский мезофитный вейниково-разнотравный луг - 105	<u>83±12,2</u> 25,4%	<u>24±4,8</u> 26,2%	<u>150±10,7</u> 45,9%	<u>39±4,8</u> 42,6%	<u>62±14,4</u> 18,9%	<u>17,6±2,2</u> 19,2%	<u>32±3,9</u> 9,8%	<u>11±1,9</u> 12%	327±35,2	91,6±8,4
Высокогорный овсяницевый луг с альпийским мелкотравием - 106	<u>82±14,4</u> 25,9%	<u>24±4,8</u> 23,7%	<u>134±7,8</u> 42,3%	<u>41,8±3,0</u> 41,3%	<u>66±9,9</u> 20,8%	<u>23±3,9</u> 22,7%	<u>35±4,3</u> 11%	<u>12,4±1,9</u> 12,2%	317±30,3	101,2±5,2

Растительные сообщества на изученных горных почвах сравнили, используя показатель сходства (коэффициент Серенсена). Для всех сравниваемых растительных сообществ значение коэффициента колебалось в пределах от 0 до 42%, что свидетельствует об их невысоком сходстве (табл. 15). Более всего схожи во флористическом отношении фитоценозы вейниково-разнотравно-полевицевого мезофитного луга (102) и сообщества мезофитного разнотравно-злакового послелесного луга (101). Также заметное сходство (на уровне четверти флористического списка) имеют участки соснового и березового лесов (соответственно, 104 и 103), субальпийского мезофитно-вейниково-разнотравного луга (105) и высокогорного овсяницевого луга с альпийским мелкотравьем (106), соснового леса (104) и вейниково-разнотравно-полевицевого мезофитного луга (102). Очень низкие показатели сходства фиксируются между фитоценозами участков лесной и луговой растительности, что вполне объяснимо. Совершенно различаются флористические списки альпийского луга и соснового леса (табл. 15).

Таблица 15

Результаты попарного сравнения шести сводных флористических списков

Растительные сообщества	Мезофитный разнотравно-злаковый послелесный луг - разрез 101	Вейниково-разнотравно-полевицевый мезофитный луг – разрез 102	Березовый лес - 103	Сосновый лес - 104	Субальпийский мезофитный вейниково-разнотравный луг - 105	Высокогорный овсяницевый луг с альпийским мелкотравьем - 106
Мезофитный разнотравно-злаковый послелесный луг - разрез 101	X					
Вейниково-разнотравно-полевицевый мезофитный луг – разрез 102	42	X				
Березовый	18	15,6	X			

Растительные сообщества	Мезофитный разнотравно-злаковый послелесный луг-разрез 101	Вейниково-разнотравно-полевицевый мезофитный луг – разрез 102	Березовый лес - 103	Сосновый лес - 104	Субальпийский мезофитный вейниково-разнотравный луг - 105	Высокогорный овсяницевый луг с альпийским мелкотравием - 106
лес - 103						
Сосновый лес - 104	18	23	25	X		
Субальпийский мезофитный вейниково-разнотравный луг - 105	24	19	1,6	11	X	
Высокогорный овсяницевый луг с альпийским мелкотравием - 106	3	3,3	1,6	0	24	X

Расчет индексов разнообразия-доминирования показал, что растительные сообщества различаются по структуре и стабильности (табл. 16).

Таблица 16

Экологические индексы разнообразия–доминирования фитоценозов

Растительные сообщества	Кол-во видов (S)	Индекс видового богатства (D)	Индекс Симпсона (C)	Индекс Шеннона (H)	Индекс Пиелу (P)
Мезофитный разнотравно-злаковый послелесный луг-разрез 101	40	10,4	0,24	1,07	0,73
Вейниково-разнотравно-полевицевый мезофитный луг – разрез 102	35	9,25	0,24	1,69	1,22
Березовый лес - 103	24	9,34	0,08	0,99	0,71
Сосновый лес - 104	15	0,06	0,09	0,96	0,82
Субальпийский мезофитный вейниково-разнотравный луг - 105	51	12,9	0,05	1,06	0,67
Высокогорный	31	10,3	0,15	1,48	0,99

овсяницевого альпийского мелкотравием - 106	луг	с					
---	-----	---	--	--	--	--	--

Наиболее стабильными являются растительные сообщества, произрастающие на горно-луговых альпийских (разрез 106), горно-луговых субальпийских (разрез 105) почвах, а также почвах вырубки (разрез 102). Эти фитоценозы характеризуются совокупностью благоприятных показателей: низким значением индекса концентрации доминирования и высокими значениями индексов видового богатства (D), стабильности (H) и выровненности (P). Растительное сообщество на горнолесных олуговелых почвах на территории разреза 101 с. Мокок, несмотря на широкое разнообразие, характеризуется высоким значением индекса концентрации доминирования (C), что снижает его стабильность (H). Наиболее неустойчивое сообщество с неблагоприятной структурой сформировалось на горнолесных бурых оподзоленных почвах (разрез 104). По-видимому, это связано с неблагоприятными почвенными условиями: кислой реакцией среды, низким содержанием углерода и гумуса, очень низким количеством общего азота, а также его подвижных форм, и небольшим содержанием лабильного фосфора и калия. Это привело к тому, что на такой горнолесной почве сформировался фитоценоз с узким разнообразием, где доминируют немногочисленные виды, адаптированные к почвенно-климатическим условиям.

В целях отражения связи видового богатства исследованных фитоценозов от содержания гумуса в почвах, был построен график, который хорошо иллюстрирует эту зависимость (рис. 17). Кривая, показывающая увеличение видового богатства движется от лесных участков с наименьшим показателем такового (разрезы 103 и 104) к наибольшим показателям такового (субальпийский луг и послелесный луг в окрестностях разрезов 105 и 101, соответственно). Увеличение содержания гумуса приводит к увеличению видового богатства на площадях в направлении от соснового

леса (разрез 104) к березовому (разрез 103) и далее к альпийскому (разрез 106) и послелесному лугу (разрез 101). Однако, не всегда, как показано на графике (рис. 17) высокое фиторазнообразие обуславливается высоким содержанием гумуса в почве. В случае с вейниково-разнотравно-полевицевым мезофитным лугом (разрез 102) увеличение фиторазнообразия на площадях связано с «эффектом опушки» - так как здесь на вырубке появились светолюбивые растения и сорные виды, не характерные для сосново-березового леса.

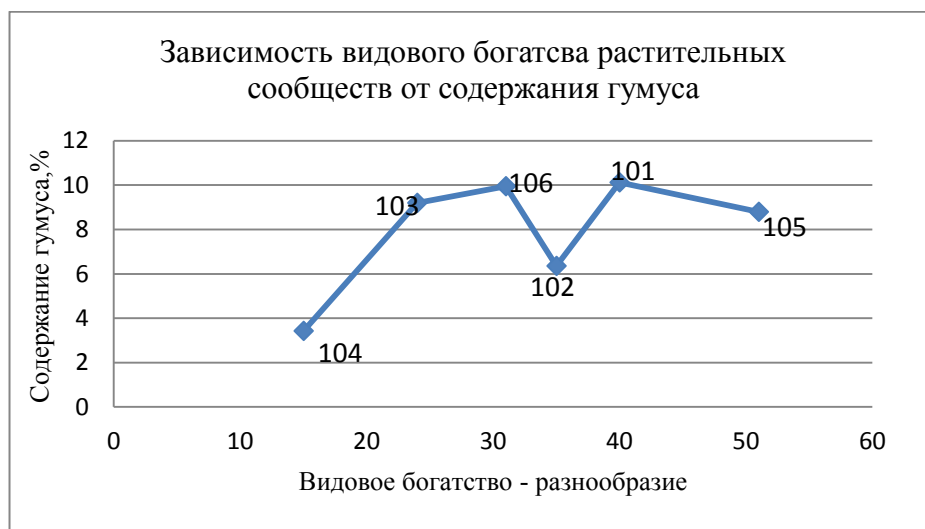


Рис. 17. Зависимость видового богатства растительности от количества гумуса

В случае с разрезом 105 увеличение фиторазнообразия на субальпийском лугу при некотором снижении гумусированности почвы связано, вероятно, с увеличением содержания в почвах грибного компонента (микомицеты).

Результаты проведенных исследований были подтверждены дисперсионным анализом. Анализ изменчивости изучаемых параметров проводился с применением двух моделей дисперсионного анализа – однофакторной модели и модели с учетом линейной регрессии по степени влияния высотного градиента и крутизны склона. В таблице 17 приведены итоговые результаты, отражающие вклад межгрупповых компонент

дисперсии в общую вариабельность признаков: h^2 – для однофакторной модели и r^2 – для модели с учетом линейной регрессии (Афифи, Эйзен, 1982).

Данные однофакторного регрессионного анализа по факторам «высота над уровнем моря» и «крутизна склона» (табл. 17), показали слабо выраженное их влияние на изменчивость учтенных признаков. О чем свидетельствует большая разница между $h^2, \%$ и $r^2, \%$. Отмечены, в основном, слабые положительные корреляционные связи признаков с высотой над уровнем моря и слабые отрицательные связи с крутизной склонов. Средней силы положительные связи отмечены для зеленого и сухого опада, а средние отрицательные - для зеленого и сухого разнотравья.

Таблица 17

Результаты однофакторного дисперсионного и регрессионного анализов по факторам участка, крутизна склонов и высота н. у. м.

Фитомасса функциональных групп растительного покрова	Факторы					
	Участки		Высота		Крутизна	
	F	$h^2, \%$	$r^2, \%$	r_{xy}	$r^2, \%$	r_{xy}
Злаки <u>зеленая</u>	49,00	90,6***	12,5	0,35	32,7***	-0,57***
	23,62	81,9***	27,1**	0,52**	11,9	-0,35
Разнотравье <u>зеленая</u>	187,53	97,4***	1,3	0,11	42,9***	-0,65***
	158,51	96,9***	2,3	0,15	34,8***	-0,59***
Бобовые <u>зеленая</u>	33,67	86,7***	8,1	0,28	23,1**	-0,48**
	29,99	85,3***	25,9**	0,51**	5,2	-0,23
Опад <u>свежая</u>	28,79	84,8***	32,4**	0,57**	0,1	-0,03
	13,44	71,3***	26,8**	0,52**	2,5	-0,16

Примечание: F – Критерий Фишера; h^2 – сила влияния фактора; r^2 – коэффициент детерминации; r_{xy} – коэффициент корреляции между учтенным фактором и изучаемым признаком; ** - $P < 0,01$, *** - $P < 0,001$ – уровни достоверности.

Однофакторный дисперсионный анализ выявил большое влияние фитоценотической обстановки на распределение функциональных групп травянистой растительности, особенно на группу разнотравья (табл. 17). Проведенные аналитические исследования продемонстрировали, что высота склонов в той или иной степени положительно слабо коррелирует с долевым участием трех функциональных групп травянистого покрова – опада, бобовых и злаков. Группа разнотравья в этом плане очень слабо связана с

высотой склонов. Анализ выявил также отрицательную слабую корреляцию долевого распределения функциональных групп с крутизной склонов, которая имеет среднее значение в отношении групп разнотравья и минимальна – в отношении опада.

По результатам однофакторного дисперсионного анализа различия между участками существенны на самом высоком уровне значимости. Вклад относительной компоненты дисперсии в общую составляет от 71,3% для признака «сухой опад» и до 97,4% для признака «зеленое разнотравье» (рис. 18).

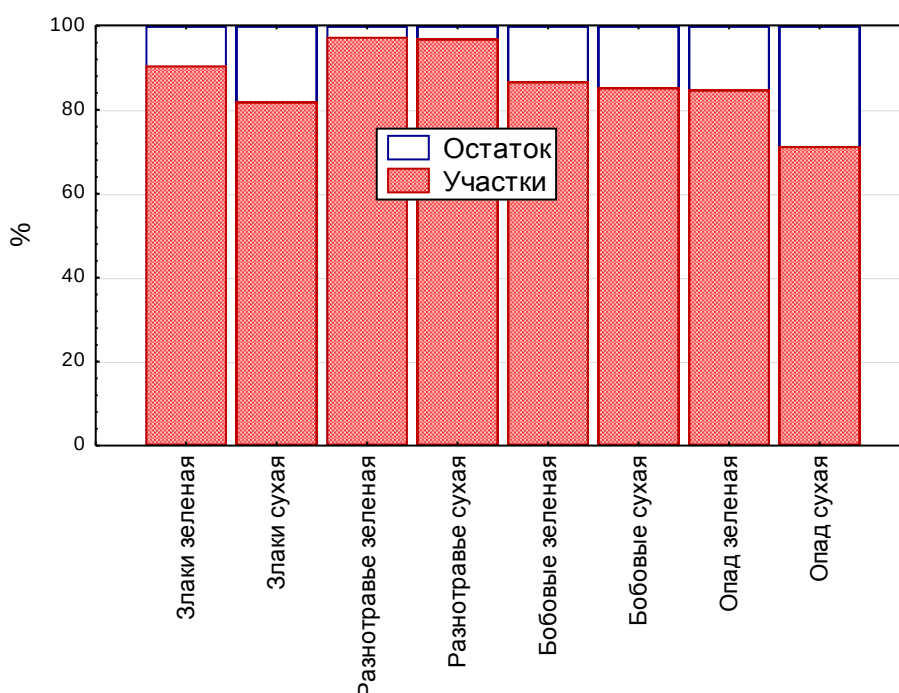


Рис. 18. Компоненты дисперсии по факторам: участки (в процентах).

В дополнение был проведен дискриминантный анализ, который показал, что наибольшие различия между участками определяют следующие признаки: зеленое разнотравье, бобовые и опад (таблица 18). Остальные признаки оказались в плане анализа малоинформативными.

Таблица 18

Итоги дискриминантного анализа с пошаговым исключением по группирующей переменной – участки

Показатели n=30	F
-----------------	---

В модели	
Разнотравье зеленая	127,0***
Бобовые зеленая	39,4***
Опад свежий	28,8***
Не в модели	
Разнотравье сухая	5,4**
Бобовые сухая	5,4**
Злаки зеленая	3,6*
Злаки сухая	3,0*
Опад сухой	2,4

Примечание: Число пер. 8; группир.: участки (6 гр.); в модели $F > 10,000$, $p < 0,05$

На рисунке 19 показано расположение объектов в пространстве двух канонических корней по итогам дискриминантного анализа.

Характер расположения объектов позволяет предположить, что вдоль первой оси они расположены по увеличению доли разнотравья в сложении растительного покрова.

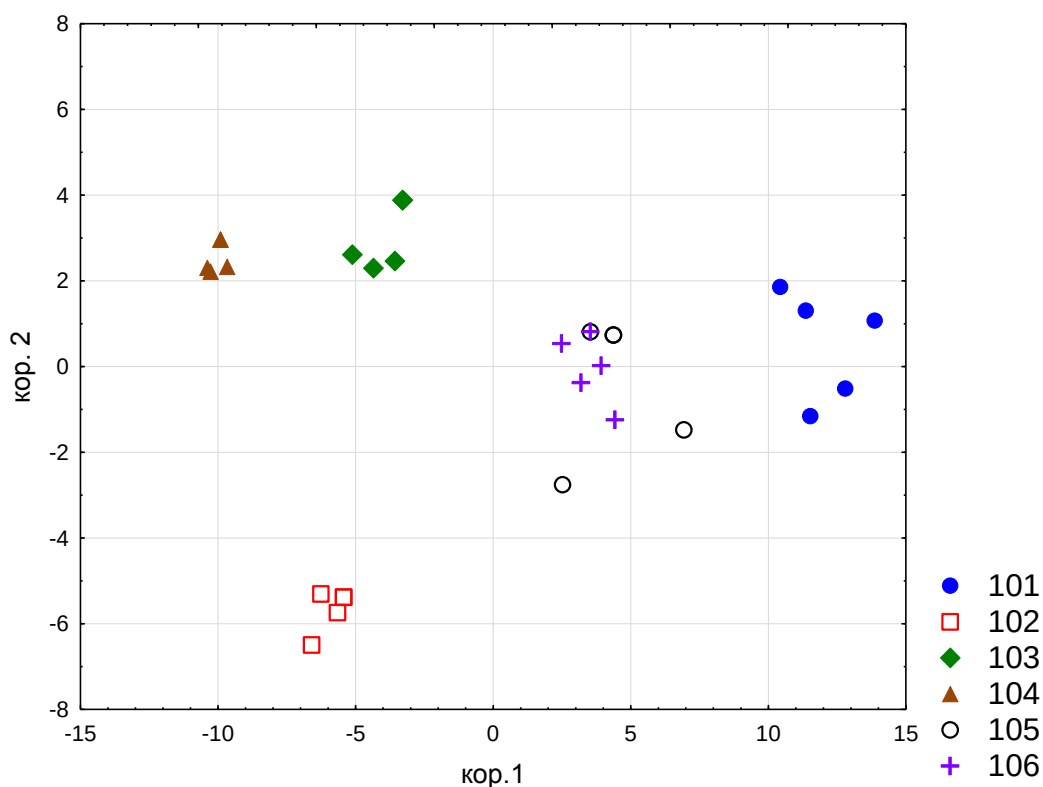


Рис.19. График рассеивания объектов в пространстве двух канонических корней.

Разброс показателей и расположение выборок вдоль второй оси отражает уменьшение разнообразия условий внутри экотопов, в том числе и по влажности почвы.

3.2.2. Характеристика микробоценоза в почвах Дидойской депрессии

Одной из важнейших характеристик биологического разнообразия почвы является состояние ее микробоценоза. Именно от биохимической деятельности почвенных бактерий и грибов зависит протекание таких процессов, как разложение органического вещества, формирование гумусовых веществ, трансформация азота и фосфора. Активность прохождения этих преобразований определяется численностью почвенных микроорганизмов, их разнообразием и структурой микробоценоза.

Оценка численности грибов и бактерий показала, что количество этих микроорганизмов в зависимости от места отбора образца, рельефа местности и растительности сильно колеблется. Минимальная численность прокариот и микромицетов обнаружена в горнолесной бурой оподзоленной почве (табл. 19). Этот результат хорошо согласуется с данными агрохимического анализа (табл. 5).

Таблица 19

Количество бактерий и грибов в почвах Дидойской депрессии

Почвенные разрезы	Горизонты	Количество бактерий, КОЕх10 ⁴	Количество грибов, КОЕх10 ³
101	АУ1	363,0	3,7
102	АУ	117,0	3,3
103	АУ	20,0	5,7
104	АУ	3,0	0,7
105	АУ	3,9	132,0
106	АУ	13,7	0,5

Поскольку именно в этой почве наименьшее содержание элементов питания, как для растений, так и для микроорганизмов. Наибольшее количество бактерий отмечено в горнолесной олуговелой среднесуглинистой почве (разрез 101), которая характеризуется высоким содержанием углерода,

подвижных форм азота и фосфора. Большое количество прокариот в этом образце, по-видимому, обуславливает низкую численность грибов, которые не выдерживают конкуренции с бактериями за источники питания (Звягинцев, 1987). Практически такая же численность грибов имеет место и в разрезе 102, характеризующимся относительно высоким количеством прокариот. В других образцах количество бактерий невелико. Максимальная численность микромицетов обнаружена в субальпийских почвах (разрез 105), где обеспеченность почвы элементами питания почти такая же, как в разрезе 101 и 102. На фоне этого, pH в субальпийских почв (разрез 105) значительно ниже, чем в разрезах 101 и 102 что, вероятно, и является фактором, который обеспечил преимущественное развитие грибов. Хорошо известно, что грибы значительно лучше переносят кислые условия, чем бактерии. В остальных обследованных почвах численность грибов низкая.

3.2.3. Развитие эндомикоризного симбиоза в почвах Дидойской депрессии

Эндоимикоризные грибы формируют симбиоз с 80% высших растений. Формирование симбиоза приводит к значительным изменениям у растений: увеличивается интенсивность фотосинтеза, оптимизируется поступление фосфора, улучшается водно-солевой обмен у растений, возрастает устойчивость к фитопатогенам, улучшается адаптивность растений к стрессовым условиям. Развитие эндомикоризного симбиоза зависит от почвенных условий. Лимитирующими факторами выступает высокое содержание доступного для растений фосфора и азота. Кроме того, важную роль играет разнообразие растительного покрова, который должен включать микотрофные виды травянистых растений. Эндомикоризные грибы используют сахара, получаемые от растений, чтобы расти, производить *гломалин* - белковое клеящее вещество, на 30-40% состоящее из углерода, который склеивает мелкие частицы почвы, привязывает их к осадочной породе, формирует агрегаты, которые способствуют поддержанию

структуры почвы и удерживают в почве другие виды накопленного углерода. Растения же, благодаря гифам, многократно расширяют область досягаемости корневой системы растений. Такие факторы как эрозия, перепахивание, уплотнение, значительно уменьшают уровень почвенного углерода.

В ходе проведенных исследований оценивали интенсивность развития микоризной инфекции у доминирующих видов растений в разных типах почв Дидойской депрессии.

В серогумусовой (дерновой) иллювиально-ожелезненной среднесуглинистой маломощной почве (разрез 101) в корнях почти всех исследованных видов травянистых растений обнаружены микоризообразующие грибы. Частота встречаемости довольно высокая у следующих видов: василек иволистный, полевица тонкая (табл. 20). Однако у всех видов отсутствуют арбускулы – структуры, участвующие в сложном процессе обмена элементами питания между грибом и растением. Не обнаружены микоризные грибы у одного вида – тимофеевка луговая.

Таблица 20

Таксономический состав растений, образующих микоризный симбиоз в почве разреза 101

Виды растений	Развитие эндомикоризы			
	Интенсивность развития, %	Обилие везикул, %	Обилие арбускул, %	Частота встречаемости, %
	М	В	А	Ф
Овсяница луговая	30,5	0	0	23,0
Клевер луговой	23,3	16,1	0	35,4
Василек иволистный	17,3	35,0	0	92,5
Полевица тонкая	21,2	10,3	0	49,9
Нивяник обыкновенный	14,3	12,0	0	18,9
Тимофеевка луговая	0	0	0	0

В серогумусовой (дерновой) иллювиально-ожелезненной тяжелосуглинистой маломощной почве (разрез 102) большинство видов травянистых растений обладают высокой частотой встречаемости микоризных грибов, которые в корнях представлены везикулами и арбускулами. У двух видов – герани лесной и клевера лугового – обнаружены только везикулы. Наиболее микоризованными видами являются волчегодник окутанный, погребок малый, папоротник мужской и василек иволистный (табл. 21). Немикоризованными оказались виды: полевица тонкая, смолевка Уоллича и чабрец холмовой.

Таблица 21

Таксономический состав растений, образующих микоризный симбиоз в почве разреза 102

Виды растений	Развитие эндомикоризы			
	Интенсивность развития, %	Обилие везикул, %	Обилие арбускул, %	Частота встречаемости, %
	М	В	А	Ф
Иван-чай Дадоны	39,3	28,0	10,6	36,0
Папоротник мужской	14,0	6,6	8,6	53,3
Погребок малый	21,6	22,6	4,0	60,0
Волчегодник окутанный	13,3	19,3	0,6	66,0
Чабрец холмовой	0	0	0	0
Василек иволистный	6,0	11,3	4,6	40,0
Клевер луговой	4,6	0,6	0	33,3
Герань лесная	4,0	1,3	0	7,0
Полевица тонкая	0	0	0	0
Смолевка Уоллича	0	0	0	0

В горнолесной бурой слабооподзоленной почве (разрез 103) количество микоризованных растений значительно ниже, чем в почвах, описанных выше. Обнаружено только два вида, содержащих арбускулярную микоризу: папоротник мужской и герань нежная (табл. 22). У обоих видов

эндомикоризные грибы представлены только везикулами. Следует предположить, что на формирование эндомикоризного симбиоза оказало отрицательное влияние более высокое содержание фосфора в почве, чем в почве разреза 101 и в почве разреза 102.

Таблица 22

Таксономический состав растений, образующих микоризный симбиоз в почве разреза 103

Виды растений	Развитие эндомикоризы			
	Интенсивность развития, %	Обилие везикул, %	Обилие арбускул, %	Частота встречаемости, %
	М	В	А	Ф
Земляника лесная	0	0	0	0
Папоротник мужской	9,2	0	0	12,5
Кислица обыкновенная	0	0	0	0
Ясменник душистый	0	0	0	0
Герань нежная	30,9	34,6	0	96,0
Фиалка лесная	0	0	0	0

Горнолесная оподзоленная почва с низким содержанием фосфора (разрез 104) оказалась благоприятной средой для развития эндомикоризного симбиоза. Большинство исследованных видов травянистых растений содержали в корнях эндомикоризные грибы, которые были представлены везикулами. Только у одного вида – костянка обыкновенная – обнаружены арбускулы. Частота встречаемости арбускулярной микоризы у видов костянка обыкновенная и черноголовка обыкновенная - почти 90% (табл. 23).

Таблица 23

Таксономический состав растений, образующих микоризный симбиоз в почвах разреза 104

Виды растений	Развитие эндомикоризы			
	Интенсивность развития, %	Обилие везикул, %	Обилие арбускул, %	Частота встречаемости, %
	М	В	А	Ф

Черноголовка обыкновенная	4,2	2,3	0	86,5
Папоротник мужской	0	0	0	0
Вейник тростниковый	82,7	3,6	0	54,7
Герань лесная	12,4	10,3	0	45,6
Костянка обыкновенная	24,5	12,0	56,8	89,1
Фиалка лесная	0	0	0	0

В горно-луговой субальпийской почве все обследованные травянистые растения образовывали симбиоз с эндомикоризными грибами. При этом в корнях большинства растений обнаруживались, как везикулы, так и арбускулы. Наиболее высокая частота встречаемости арбускулярной микоризы была в корнях подорожника скального, тысячелистника обыкновенного и ястребинки зонтичной (табл. 24).

Таблица 24

Таксономический состав растений, образующих микоризный симбиоз в почве разреза 105

Виды растений	Развитие эндомикоризы			
	Интенсивность развития, %	Обилие везикул, %	Обилие арбускул, %	Частота встречаемости, %
	М	В	А	Ф
Подорожник скальный	37,4	32,3	0	93,4
Лютик кавказский	28,6	12,6	0	73,3
Скабиоза кавказская	8,6	10,0	4,0	20,0
Тысячелистник обыкновенный	23,3	21,3	33,4	93,3
Ястребинка зонтичная	50,0	4,6	53,3	86,0
Погремок малый	0	0	0	0
Клевер сходный	0	0	0	0
Клевер седоватый	0	0	0	0

В горно-луговой альпийской почве травянистые растения формировали арбускулярную микоризу значительно реже, чем в других обследованных почвах. Менее 50% проанализированных растений содержали

эндомикоризные грибы (табл. 25). Частота встречаемости микоризной инфекции в корнях не превышала 56% и была максимальной у колокольчика аргунского. По-видимому, низкий уровень развития эндомикоризного симбиоза связан с высоким содержанием фосфора в горно-луговой альпийской почве. Именно в этой почве было обнаружено самое высокое количество подвижной формы этого элемента, по сравнению с другими образцами.

Таблица 25

Таксономический состав растений, образующих микоризный симбиоз в почве разреза 106

Виды растений	Развитие эндомикоризы			
	Интенсивность развития, %	Обилие везикул, %	Обилие арбускул, %	Частота встречаемости, %
	М	В	А	Ф
Молодило кавказское	0	0	0	0
Астрагал горный	0	0	0	0
Гвоздика меловая	60,0	14,0	0	43,3
Клевер сходный	0	0	0	0
Колокольчик аргунский	32,0	42,0	0	56,0
Незабудка альпийская	0	0	0	0
Овсяница красная	6,6	24,0	14,0	40,0

На основании проведенных исследований можно заключить, что на формирование эндомикоризного симбиоза оказывал влияние только один фактор – обеспеченность почвы фосфором (рис. 20).

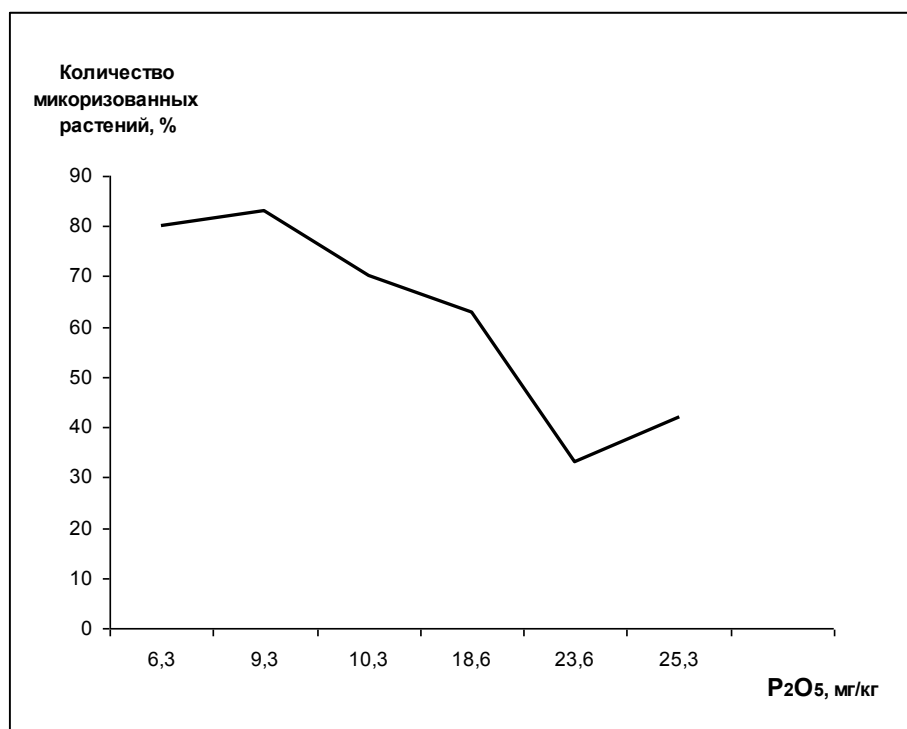


Рис. 20. Изменение количества микоризованных растений в травостое в зависимости от содержания фосфора в почве

Минимальное количество растений, в корнях которых развились эндомикоризные грибы, и самый низкий уровень развития микоризной инфекции были обнаружены в горнолесной бурой слабоподзоленной почве (разрез 103) и в горно-луговой альпийской почве (разрез 106), верхние горизонты которых содержали наибольшее количество подвижной формы фосфора, по сравнению с другими обследованными почвами.

3.2.4. Кластерный анализ исследованных типов почв по элементам биологического разнообразия

Исследованные типы почв были классифицированы в сходные группы-кластеры. Кластеризация позволит наглядно представить сходства или различие основных типов почв, охарактеризованных по многим параметрам. Рассмотрим некоторые основные показатели исследований горных почв. Число переменных (признаков) – 9, число регистров (почвенных разрезов) – 6.

Классификация основных типов почв выявленных в ходе обследования в Дидойской депрессии по особенностям биологического разнообразия нами проведена методом кластерного анализа (рис. 21).

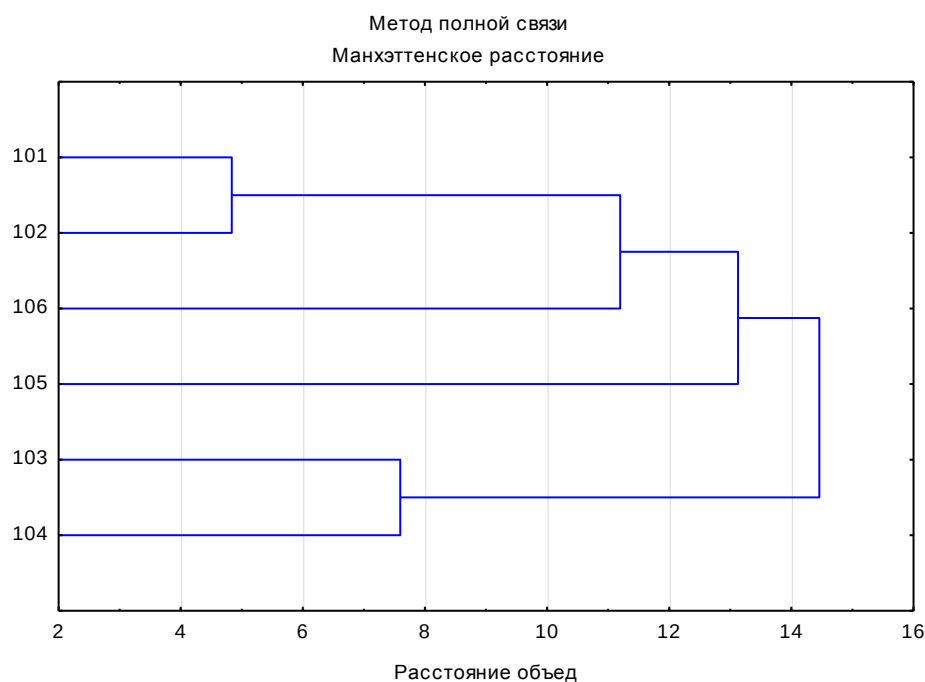


Рис. 21. Диаграмма кластерного анализа по типам почв

По данным дендрограммы разрезы 101 и 102 образовали первый кластер, к которому примыкают разрезы 106 и 105, во второй кластер вошли разрезы под номерами 103 и 104. В первую группу объединила горнолесные бурые олуговелые среднесуглинистые почвы и горнолесные бурые олуговелые тяжелосуглинистые. Во вторую группу вошли почвы 103 и 104 – горнолесные бурые слабооподзоленные и горнолесные бурые оподзоленные, которые значительно отличались от первой группы.

Для выявления критериев, по которым произошло разграничение полученных групп нами проведено многомерное шкалирование (рис.22)

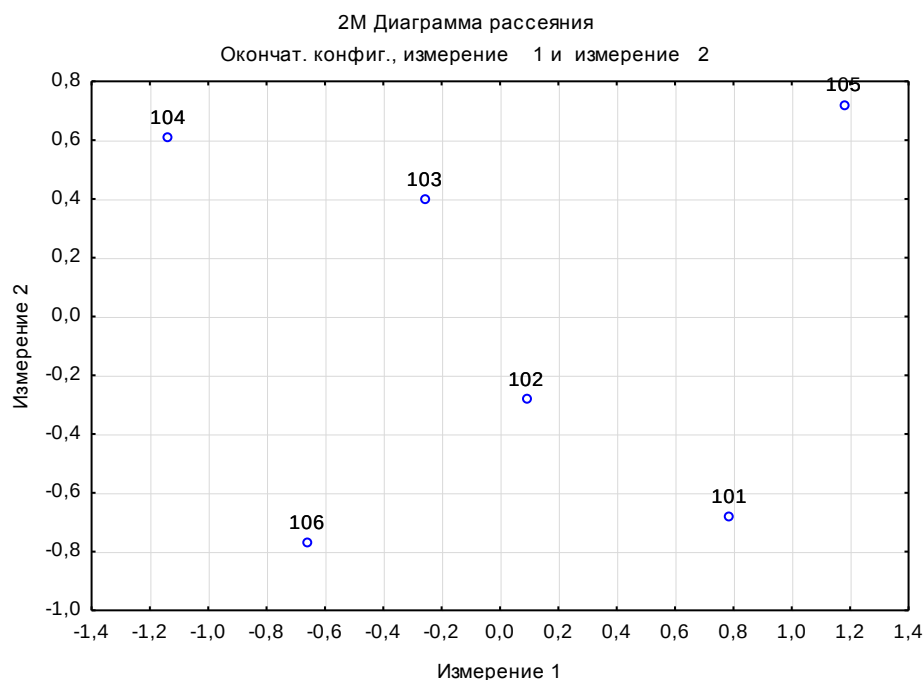


Рис.22. Ординационная матрица факторного распределения основных типов почв (ось абсцисс интерпретируется содержанием почвенных грибов, ось ординат – содержание аммонийного азота).

Полученные результаты показали их распределение в пространстве двух координат. По оси X (измерение 1) образцы распределились по содержанию грибов в почве, по второй координате они распределились по содержанию аммонийного азота (рис. 22).

Результаты анализа численности грибов хорошо согласуются с данными кластерного анализа, которые подтверждают максимальную численность содержания миксомицетов в почвах разреза 105. Результаты агрохимического анализа по содержанию калия и аммонийного азота в разрезе 105 также обосновываются данной кластеризацией.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почвы. Обследованные экосистемы Дидойской депрессии характеризуются высотной зональностью, разнообразным рельефом, соответственно, различными почвообразующими породами, а также склоново-экспозиционной дифференциацией. Эти факторы обусловили протекание разнообразных типов почвообразовательного процесса и формирование почв различного генезиса. В результате, на относительно небольшой по площади территории образовался пестрый почвенный покров, включающий следующие типы почв:

– Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая маломощная, почва сформировалась на склоне, осложненном лавинными катками с конусами выноса на речной террасе. Материнская порода - сланцы; тип растительности – мезофитный разнотравно-злаковый послелесной луг. Профиль почвы характеризуется слабой дифференцированностью.

– Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная тяжелосуглинистая маломощная почва с остаточными признаками оподоливания тяжелосуглинистая почва сформировалась на глубоко изрезанных отрогах массива с амплитудой расчленения более 100 м с крутизной склона 30-40 м. Материнская горная порода – выветрившиеся отложения сланцев с щебенистым материалом. Тип растительности - вейниково-разнотравно-полевицевый мезофитный луг. Профиль – дифференцированный.

– Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная тяжелосуглинистая средне мелкая почва слабооподзоленная образовалась в условиях высокогорного Дагестана, где макро, мезо и микрорельеф не имеет признаков линейной эрозии. Такие почвы расположены на открытых скальных обнажениях, в расщелинах пород, в условиях обрывистых склонов ущелий. Материнская горная порода – выветрившиеся отложения обломки

сланцев и мелкозернистые отложения в смеси с щебнем. Тип растительности – участок березового леса. Профиль – слабо дифференцированный.

– Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая мелкая, почва образовалась на эрозионно расчлененных склонах, где происходит интенсивный выпас скота. Склоновые отложения отсутствуют. Материнская порода – сланцы; тип растительности – сосновый лес. Профиль – дифференцированный. В профиле присутствует подстилка А0.

– Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая средне мелкая, почва сформировалась на склонах, разделенных V-образными долинами крутизной до 30°. Склоны сильно эродированы и осложнены выполненными участками. Материнская порода – выветрившийся сланцы. Тип растительности – субальпийский мезофитный вейниково-разнотравный луг. Профиль – дифференцированный.

– Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая маломощная, почва расположена на склонах, расчлененных ущельями глубиной 800-900 м; пятнами встречаются сильно эродированные склоны. Материнская порода – глинистые сланцы. Тип растительности – высокогорный овсяницевый луг с альпийским мелкотравьем. Профиль – слабо дифференцированный. В профиле присутствует своеобразный сухо-торфяной горизонт мощностью 1-2 см.

По гранулометрическому составу почвы Дидойской депрессии делятся на 2 группы. Горно-луговые почвы имеют среднесуглинистый состав с содержанием физической глины в первом полуметре 34-40%. Преобладающими являются крупнопылеватая и пылеватая фракции. Гранулометрический состав горнолесных слабо оподзоленных и оподзоленных почв слабо дифференцирован по профилю и характеризуется как тяжелосуглинистый иловато-крупнопылеватый с содержанием физической глины 45-46% в гумусово-аккумулятивном горизонте.

Структурно-агрегатное состояние горнолесных и горно-луговых почв является отличным и хорошим.

Проведенные исследования позволили выделить ряд химических свойств, которые характерны для почв Дидойской депрессии. Это слабокислая реакция среды, приближающаяся с глубиной к нейтральной, слабая насыщенность катионами магния. Почвы содержат относительно большое количество углерода в верхнем горизонте, при этом оно изменяется с высотой, минимальное количество углерода обнаружено на склонах разрезов 103 104, максимальное – в горно-луговой альпийской и горно-луговой субальпийской почвах (разрез 105, 106). Помимо этого, альпийская и субальпийская почвы отличались относительно высокой суммой поглощенных оснований и насыщенностью основаниями.

Оценка обеспеченности почв Дидойской депрессии элементами питания растений показала, что они содержат мало общего азота и нитратной формы этого элемента. По содержанию аммонийного азота почвы резко различаются: в разрезе 101, 103, 105 показатели в 2-3 раза выше, чем в остальных почвах. Содержание подвижного фосфора во всех почвах низкое, уровень нитритов – следовой. За исключением разреза 104 – почвы соснового леса, все остальные содержат высокое количество гумуса. Наиболее плодородными представляются следующие почвы: разрезы 101, 103, 105.

Растительность.

При изучении растительного покрова территории Дидойской депрессии были исследованы травянистые сообщества лугового (послелесные луга, луга на вырубках, субальпийские и альпийские луга) и лесного (сосновый и березовый лес) типов растительности. Проведенные сборы обнаружили неодинаковые показатели фиторазнообразия в этих фитоценозах. Наибольшими показателями в этом плане характеризуются луговые сообщества по сравнению с лесными участками, в то же время среди луговых сообществ обнаруживается разброс значений этого показателя: наибольшим

разнообразием в плане травянистых растений можно охарактеризовать субальпийский мезофитный вейниково-разнотравный луг (разрез 105), средние показатели характерны для мезофитного разнотравно-злакового послелесного луга (разрез 101) и вейниково-разнотравно-полевицевого мезофитного луга на вырубке (разрез 102), а низкие показатели – для высокогорного овсяницевого луга с альпийским мелкотравьем (разрез 106). Видовое богатство может быть напрямую связано с гумусированностью почв, но иногда зависит и от других факторов («эффект опушки» или содержание микромикофлоры в почвах). Генетически слабую общность при подсчете коэффициентов сходства-различия выявили фитоценозы лесных и луговых высокогорных участков, в то время как луговые участки на вырубках леса и послелесные луга (луга лесного пояса) обнаружили в этом плане большее сходство (табл. 15).

По площадям исследования в зависимости от места проведения разрезов (табл. 14) менялись показатели продуктивности фитомассы, видового состава, долевого участия видов функциональных групп в сложении фитоценозов и количественные соотношения между особями видов растений. При изучении фитоценозов на территориях разрезов выделяли функциональные группы растительности: злаки, разнотравье, бобовые, опад, которые обнаруживали как разное доленое участие в сложении флоры, так и различные показатели фитомассы особей (продуктивности). Общим для всех площадей исследования оказалось преобладание группы разнотравья по биомассе (исключение - площадь разреза 102), она составляла от одной пятой до более чем половины всей фитомассы укосов. Масса злаков была наибольшей в вейниково-разнотравно-полевицевом мезофитном луговом сообществе, меньшей - в субальпийском мезофитном вейниково-разнотравном сообществе и сосновом лесу, наименьшей - в мезофитном разнотравно-злаковом послелесном фитоценозе. В целом доля злаков в сложении изучаемых фитоценозов

колебалась от одной шестой до трети укоса. Массовая доля бобовых также обнаруживала размах изменений от 11,1 до 35,3%. Наивысшие показатели в плане фиомассы бобовых обнаружили фитоценозы березового леса и вейниково-разнотравно-полевицевого мезофитного луга, а наименьшие – фитоценозы высокогорного овсяницевого луга с альпийским разнотравьем, соснового леса и субальпийского мезофитного вейниково-разнотравного луга.

Анализ массы сухого опада выявил его сильные колебания, составляющие от 7,9 до 32,7%. Его доля зависит от локализации и окружения растительных площадей. Наибольшие показатели опада закономерно характерны для лесных участков, в то время как наименьшие – для луговых фитоценозов.

Расчет индексов разнообразия-доминирования показал, что исследованные растительные сообщества различаются по структуре и стабильности. Наиболее стабильными являются фитоценозы, произрастающие на почвах разреза 106 и 105, приуроченных к самым высоким отметкам. Также хорошей структурой и стабильностью характеризуется растительное сообщество, образовавшееся на высоте 1650 м. Наиболее неустойчивое сообщество с неблагоприятной структурой, сформировалось на почвах разреза 104. Здесь образовался фитоценоз с узким разнообразием, где доминируют немногочисленные виды, адаптированные к неблагоприятным почвенным условиям.

Микрофлора. Состояние почвенной микрофлоры зависело от высотного распределения почв Дидойской депрессии. Прежде всего, это проявилось в численности почвенных грибов и бактерий: с увеличением высоты количество прокариот снижалось, а микромицетов – возрастало. Разнообразие почвенной микрофлоры также коррелировало с высотной отметкой исследуемой почвы. Наибольшее разнообразие бактерий обнаружено в горно-луговой субальпийской почве и горно-луговой

альпийской почве. С увеличением высотной отметки менялся и состав видов бактериальных сообществ. Так, в почвах на высоте 1450, 1555 и 1650 м сформировались бактериоценозы, сходные по своему видовому составу. Почвы, расположенные выше (горно-луговая субальпийская и горно-луговая альпийская), имели своеобразные сообщества бактерий, отличающиеся, как друг от друга, так и от ценозов, образовавшихся на более низких высотных отметках. Микоценоз во всех обследованных почвах был представлен немногочисленными видами. Наиболее широкое разнообразие грибов было обнаружено в горно-луговой субальпийской почве. Следует отметить, что вне зависимости от высотного распределения почв, в них доминировал один и тот же вид микромицетов.

Микориза. Во всех обследованных экосистемах доминирующие виды травянистой растительности формировали эндомикоризный симбиоз. При этом численность микотрофных растений варьировала, в зависимости от места отбора образцов. Наибольшее количество микоризованных растений было обнаружено в горно-луговой альпийской почве - разрез 105 (100%) и почвах разреза 102 (83%). Сопоставление количества микотрофных растений с содержанием подвижной формы фосфора в почве позволяет предположить, что развитие микоризного симбиоза связано с содержанием этого элемента в почве. Так, в наиболее обеспеченных фосфором почвах разреза 101 и 105 было наименьшее количество растений, образовавших симбиоз с эндомикоризными грибами.

ВЫВОДЫ

1. На исследованной территории района Дидойской депрессии обнаружены следующие типы почв: серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая маломощная, серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная тяжелосуглинистая маломощная, серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная тяжелосуглинистая средне мелкая, серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая мелкая, серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая средне мелкая, серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая маломощная.
2. Почвы Дидойской депрессии характеризуются не превышающей 40 см суммарной мощностью горизонтов А и В, слабокислой реакцией, слабым насыщением основаниями, высоким содержанием углерода, среднесуглинистым гранулометрическим составом за исключением серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная тяжелосуглинистая средне мелкая, и серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая мелкая, которые отличаются тяжелосуглинистым гранулометрическим составом и высокой микроагрегированностью.
3. Исследованные почвы характеризуются высоким содержанием гумуса, подвижных форм азота и калия, низким содержанием фосфора. Обеспеченность почв Дидойской депрессии элементами питания растений убывает в ряду: горнолесная бурая слабооподзоленная > горно-луговая субальпийская > горно-луговая > альпийская горнолесная бурая олуговелая среднесуглинистая > горнолесная бурая олуговелая тяжелосуглинистая > горнолесная бурая оподзоленная.
4. Травянистый растительный покров почв Дидойской депрессии разнообразен, что связано с расположением фитоценозов,

гумусированностью почв и другими особенностями. Наибольшим разнообразием отличаются фитоценозы на разрезах 105 и 101, наименьшим – на 103, 104. Общим для травянистого растительного покрова Дидойской депрессии является доминирование в количественном и долевым отношении группы разнотравья при заметном участии злаков и бобовых, что позволяет отметить его кормовые качества. Продуктивность травянистой массы высока в условиях луговых фитоценозов в сравнении с лесными. Она увеличивается в направлении почвенных разрезов 104-103-102-105-106-101. В то же время доленое участие опада закономерно высокое в условиях лесных сообществ, где он медленнее разлагается

5. Численность бактерий и грибов в почвах Дидойской депрессии зависит от их высотного распределения: с увеличением высоты количество прокариот снижается, а микромицетов – возрастает. Наиболее многочисленны и сходны по своему составу бактериоценозы сформировались в горнолесной бурой олуговелой среднесуглинистой и горнолесной бурой олуговелой тяжелосуглинистой почвах; максимальная численность грибов обнаружена в горно-луговой субальпийской почве.

6. Во всех обследованных почвах произрастают растения, формирующие симбиоз с эндомикоризными грибами. Наибольшее количество видов микотрофных растений и наиболее высокий уровень развития эндомикоризного симбиоза обнаружены в горнолесной олуговелой среднесуглинистой почве.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдулаев К.А., Атаев З.В., Братков В.В. Современные ландшафты Горного Дагестана. Махачкала: ДГПУ, 2011. 116 с.
2. Акимцев В.В. Об итогах и перспективах изучения почв Дагестана // Труды ДСХИ, вып. 1. 1939. С.48-55.
3. Алиев Г.А. Лесные и лесостепные почвы северо-восточной части Большого Кавказа. Баку: Изд-во АН АзССР, 1964. - 236с.
4. Алиев Г.А., Джафаров Б.А. О генетических особенностях горно-лугово-лесных почв южного склона Большого Кавказа // Почвоведение. -1980. -№ 1. С. 14-19.
5. Ананьева Н.Д., Полянская Л.М., Сусьян Е.А., Васенкина И.В., Вирт С.С., Звягинцев Д.Г. Сравнительная оценка микробной биомассы почв, определяемая методами прямого микроскопирования и субстрат индуцированного дыхания // Микробиол. Т.77. №3.2008. С. 1-9.
6. Апарин В.Ф. Почвы и биоразнообразие // Теоретические основы биоразнообразия. Материалы семинара 19-20 мая 2000г., СПбГУ. СПб. С.23-26.
7. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ. 1970.
8. Аристовская Т.В. О принципах экологического анализа в почвенной микробиологии // Почвоведение. 1962. №1. С.7-16.
9. Аристовская Т.В. Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука. 1980. 187 с.
10. Атаев З.В. Культурно-географические ландшафты Дагестана // Вестник Дагестанского научного центра. 2004. № 17. С. 154-155.
11. Атаев З.В. Ландшафтно-экологические особенности Высокогорного Дагестана // Проблемы развития АПК региона. № 3 (7), 2011. С. 9-16.
12. Атаев З.В. Орографический рисунок Бокового хребта на Восточном Кавказе // Молодой ученый. 2011. Т. 1., № 10. С. 115-118.

- 13.Атаев З.В. Высокогорные ландшафты Восточного Кавказа и их современное экологическое состояние // Молодой ученый. 2011. Т. 1, № 12. С. 130-134.
- 14.Атаев З.В., Абдулаев К.А., Братков В.В. Ландшафтное разнообразие Высокогорного Дагестана// Юг России: Экология, развитие. 2007. № 2. С. 104-110.
- 15.Атаев З.В., Братков В.В. Геомассы высокогорных луговых ландшафтов Северо-Западного и Северо-Восточного Кавказа // Проблемы региональной экологии. 2009. № 4. С. 76-83.
- 16.Атаев З.В., Заурбеков Ш.Ш., Братков В.В. Современная селитебная освоенность ландшафтов Северо-Восточного Кавказа // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2010. № 1. С. 71-74.
- 17.Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. – 488 с
- 18.Ахмедова З.Н., Рамазанова Н.И. Влияние некоторых экологических факторов на содержание марганца и бора в почвах горного Дагестана // Вестник ДГУ. 2011. № 6. С. 156-161.
- 19.Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: МГУ, 1989. 336 С.
- 20.Братков В.В., Атаев З.В. Высокогорные луговые ландшафты Северо-Западного и Северо-Восточного Кавказа // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2009. № 2. С. 93-103.
- 21.Братков В.В., Абдулаев К.А., Атаев З.В. Ландшафты горного Дагестана // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Сер. Естественные науки. 2007. № 5. С. 78-81.
22. Булатникова И.В., Макаров М.И., Малышева Т.И., Волков А.В. Минерализация органических соединений азота и нитрификация в горно-

- луговых альпийских почвах Северо-Западного Кавказа // Вестн. Моск. унта, сер. Почвоведение. 2003. № 2. С. 8-14.
23. Бассевич В.Ф. К происхождению неоднородности подзолистых почв в агроценозе // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. – 1996. – № 3. – С. 54-63.
24. Богатырев К.П. О некоторых особенностях развития почв в горных странах // Почвоведение. 1946. - № 8. - С. 492-501.
25. Богатырев К.П. Дерновые горно-лесные почвы, как особая географическая форма высокогорного почвообразования // Почвоведение. -1947. -№ 12.-С. 704-713.
26. Богатырев К.П., Фридланд В.М. Особенности почвенных исследований в горных условиях // Почвенная съемка. М.: Изд-во АН СССР, 1959.-С. 106-113.
27. Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв и грунтов. М., 1961. - 345с.
28. Вертелина О.С., Онипченко В.Г., Макаров М.И. Первичные минералы и процессы выветривания в высокогорных почвах Тебердинского заповедника // Вестн. Моск. Ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 1996. № 1. С. 310.
29. Вертелина О.С., Макаров М.И., Малышева Т.И. Микроморфология горно-луговых почв альпийского пояса Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. Вып. 15. М. 1999. С. 41-50.
30. Виноградский С.Н. Микробиология почвы. М.: Наука. 1952. 350 с.
31. Владыченский А. С. Некоторые особенности биологического круговорота в биогеоценозах альпийского пояса Западного Кавказа // Почвоведение. 1990. № 1. С. 120-130.
32. Владыченский А.С. Особенности горного почвообразования и формирования почвенного покрова гор (на примере горных

- систем суббореального гумидного и субтропического континентального типов): Дис. . докт. биол. наук: 03.00.27. М., 1994. - 157с.
- 33.Владыченский А.С. Экологические функции горных почв // Тезисы докладов 2 съезда почвоведов. С-Пб., 1996. С. 19.
- 34.Владыченский А.С. Особенности горного почвообразования. М., 1998. - 191с.
- 35.Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. – Ростов н/Д: Рост. унив-т, 1980. т.1 -328с. т.2 -352с. т.3. -320 с.
- 36.Гамзатова Х.М., Шагабутдинова П.К., Адамова Р.М. Методика учета эндомикоризных грибов в корнях Иван – чая узколистного (*Chamerion angustifolium* L.)- Вып.№1 2013.С. 143-147. Вестник Дагестанского государственного университета (Естественные науки).
- 37.Гамзатова Х.М. О биоразнообразии горных почв Дидойской депрессии горного Дагестана // Почвы аридных территорий и проблемы охраны их биологического разнообразия. Материалы научно-практической конференции, посвященной 80-летию доктора биологических наук РФ Залибекова Залибека Гаджиевича, 27-29 мая 2014. - Махачкала. - С. 65-70.
- 38.Гельцер Ю.Г. Биологическая диагностика почв. М.: Изд-во МГУ.1986. 82 с.
- 39.Гиляров М.С., Криволуцкий Д.А. Жизнь в почве. М.: Молодая гвардия. 1985. 213 с.
- 40.Глазовская М.А. Влияние микроорганизмов на процессы выветривания первичных минералов // Изв. АН КазССР. Сер. Почвовед. № 6.1950. С.79-100.
- 41.Глазовская М.А. К проблеме относительного возраста субэдральных горно-луговых и горно-лесных почв Тянь-Шаня // Почвоведение. 2005. №12. С. 1423-1435
- 42.Глинка К.Д. Заметки о почвах горных склонов // Почвоведение, 1910. №2. С. 64-78.

- 43.Головлев Е.Л. Другое состояние неспорулирующих бактерий // Микробиол. Т.67. № 6. 1998. С.725- 735.
- 44.Головченко А.В., Полянская Л.М., Добровольская Т.Г., Васильева Л.В., Чернов И.Ю., Звягинцев Д.Г. Особенности пространственного распределения и структуры микробных комплексов болотно-лесных экосистем // Почвоведение. № 10. 1993.С.78-89.
- 45.Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д., Савин Ф.А., Филимонова Ж.В. Пространственное распределение животных и изменчивость трофической активности, измеренной при помощи bait- laminatest, в дерново-подзолистой почве под ельником // Экология. № 6. 2003. С.434-444.
- 46.Гордеева Т.К., Ларин И.В. Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства. М.-Л.: Наука. 1965. 160 с.
- 47.Горленко М.В., Кожевин П.А. Мультисубстратное тестирование почвенных микробных сообществ. М.: МАКС Пресс. 2005. 115 с.
- 48.Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш. шк. 1979. 368 с.
- 49.Григорьев А.М. Особенности развития микроскопических грибов под клевером при загрязнении почв. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 2003. 22 с.
- 50.Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. - М.: Советская наука, 1949. – 747 с.
- 51.Гумматов Н.Г., Пачепский Я.А. Современные представления о структуре почв и структурообразовании // Пущинский научн. центр АН СССР, 1991. – 31 с.
- 52.Гришина Л.А. Биологический круговорот и его роль в почвообразовании. М.: Изд-во Моск. Ун-та.1974.
- 53.Данилова В.И. Изменение структурного состояния при уплотнении и разуплотнении // Почвоведение. – 1996. - № 10. – С. 1203-1212.
- 54.Дмитриев, Е.А. Математическая статистика в почвоведении. – М.: Изд-во МГУ, 1995. – 319 с.

- 55.Добровольская Т.Г., Лысак Л.В. Коринеподобные бактерии в бактериальных ценозах ряда почв сухих субтропиков // Почвоведение. № 2.1986. С.81-85.
- 56.Добровольская Т.Г., Лысак Л.В., Звягинцев Д.Г. Почвы и микробное разнообразие // Почвоведение. № 6. 1996.С.699-704.
- 57.Добровольская Т.Г., Лысак Л.В., Зенова Г.М., Звягинцев Д.Г. Бактериальное разнообразие почв: оценка методов, возможностей, перспектив // Микробиол. Т.70. № 2.2001. С. 149-167.
- 58.Добровольская Т.Г., Чернов И.Ю., Евтушенко Л.И., Звягинцев Д.Г. Разнообразие сапротрофных бактерий в пустынных биогеоценозах // Усп. соврем. биол. Т. 119. № 2. 1999. С. 151-164.
- 59.Добровольская Т.Г., Чернов И.Ю., Звягинцев Д.Г. О показателях структуры бактериальных сообществ // Микробиол. Т.66. № 3. 1997. С.408-414.
- 60.Добровольский В.В. География и палеогеография коры выветривания СССР. М.: Мысль. 1969.146 с.
- 61.Добровольский Г.В. Значение почв в сохранении биологического разнообразия // Почвоведение. № 6. 1996.С.694-699.
- 62.Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Функции почв в биосфере и экосистемах (экологическое значение почв). М.: Наука. 1990. 260 с.
- 63.Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Сохранение почв как незаменимого компонента биосферы. М.: Наука. 2000.185 с.
- 64.Добровольский Г.В., Орлов Д.С., Стриганова Б.Р. Почвенно-экологический мониторинг и биоразнообразие // Мониторинг биологического биоразнообразия. М.: Наука. 1997. С.43-49.
- 65.Добровольский Г.В., Урусевская И.С. География почв. М.: Изд-во МГУ. 2004. 458 с.
- 66.Докучаев В.В. К изучению о зонах природы. СПб, 1899. - 28с.
- 67.Докучаев В.В. Естественноисторическая классификация русских почв //

- Сочинения. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.4.1950. С.255-286.
68. Дуда В.И., Сузина Н.Е., Акимов В.И., Вайнштейн М.Б., Дмитриев В.В., Барина Е.С., Абашина Т.Н., Олейников Р.Р., Есикова Т.З., Воронин А.М. Особенности ультраструктурной организации и цикла развития почвенных ультрамикробактерий, относящихся к классу Alphaproteobacteria // Микробиол. Т.76. № 5. 2007. С.652-661.
69. Дылис Н.В., Бурова Л.Г., Выгодская Н.Н., Золоткрылин А.Н., Каландадзе Н.И., Носова Л.М., Солнцева О.Н., Холопова Л.Б., Чернова Н.М. 1973. О влиянии эдификаторных синузидов на структурно-функциональную организацию лесных биогеоценозов // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука. С.79-104.
70. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта / Б.А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
71. Залибеков З.Г. Анализ антропогенного использования почвенных ресурсов Дагестана // Почвоведение, 1979, №5. С. 34-48.
72. Залибеков З.Г. Почвенное разнообразие и современные проблемы его изучения. // Аридные экосистемы, 2006. Т.6 №13. С.27-36.
73. Залибеков З.Г. Почвы Дагестана. М., 2010. 243 с.
74. Залибеков З.Г. Антропогенное почвоведение. М., 2014. 224 с.
75. Захаров С.А. О почвенных областях и зонах Кавказа. Т. Почвоведение. 1913, №4. С. 40-48.
76. Захаров С.А. К характеристике высокогорных почв Кавказа // Изв. Константинов, межевого института, 1914. Вып. 5. - С. 1-368.
77. Захаров С.А. Вертикальная зональность почв на Кавказе // Почвоведение. 1934. - № 6.
78. Захаров С.А. Почвы Предкавказья. // Почвы СССР. М., 1939. Т. 3. С. 140-142.
79. Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ 1987. 256 с.
80. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Добровольская Т.Г., Зенова Г.М., Лысак

- Л.В., Мирчинк Т.Г. Вертикально-ярусная организация микробных сообществ лесных биогеоценозов // Микробиол. Т.62. № 1. 1993.С.5-36.
- 81.Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Изд-во МГУ 2005. 445 с.
- 82.Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Полянская Л.М., Чернов И.Ю. 1999. Структурно-функциональная организация микробных сообществ // Экология в России на рубеже XXI века (наземные экосистемы). М.: Научный мир. С. 147-180.
- 83.Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В. 1991. Вертикальный континуум бактериальных сообществ в наземных биогеоценозах // Журн. общ. биол. Т.52. № 2. С. 162-171.
- 84.Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Полянская Л.М., Чернов И.Ю. 1994. Теоретические основы экологической оценки микробных ресурсов почв // Почвоведение. № 4. С.65-73.
- 85.Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Чернов И.Ю. 1997. Принципы мониторинга микробного разнообразия экосистем // В.Е. Соколов (ред.). Мониторинг биоразнообразия. М. С.203-207.
- 86.Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. 2001. Экология актиномицетов. М.: Геос. 258 с.
- 87.Зенова Г.М. 1984. Актиномицеты в биогеоценозах // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. С. 162-170.
- 88.Зенова Г.М., Звягинцев Д.Г. 1994. Актиномицеты в наземных экосистемах // Журн. общ. биол. Т.55. №2. С. 198-209.
- 89.Зенова Г.М., Звягинцев Д.Г. 2002. Разнообразие актиномицетов в наземных экосистемах. М.: Изд-во МГУ. 131 с.
- 90.Зонн С.В. Почвы Дагестана (с почвенной картой). Сельское хозяйство горного Дагестана. М.-Л., 1940. Т. 1. С. 194-210.
- 91.Зонн С.В. Опыт естественноисторического районирования Дагестана. Сельское хозяйство Дагестана. Изд-во АН СССР. М., 1946. С. 89-99.

92. Зонн С.В. Горно-лесные почвы Северо-Западного Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1950. - 336с.
93. Иванова В.С. Сравнительная характеристика горно-луговых и дерново-луговых почв // Вестн. Моск. Ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2006. № 1. С. 17-21.
94. Каратыгин И.В. Коэволюция грибов и растений. – СПб.: Гидрометиздат. 1993.-115с.
95. Керимханов С.У. Главнейшие особенности распространения эрозионных процессов в сухих горных районах. // «Вопросы регионального использования и повышения плодородия почв Дагестана». Дагест. книжн. издат. «Махачкала», 1972. С. 49-66.
96. Керимханов С.У. О влиянии экспозиции склонов на размещение почв в горном Дагестане // Почвоведение, 1973. № 2. С. 3-10.
97. Керимханов С.У. Почвы Дагестана. Дагест. книжн. издат. «Махачкала», 1976. 96 с.
98. Кирюшин Б.Д., Усманов Р.Р., Васильев И.П. Основы научных исследований в агрономии. – М.: Колос, 2009. – 398 с.
99. Кизшова А.К., Степанов А.Л., Макаров М.И. Биологическая активность горно-луговых альпийских почв Тебердинского заповедника // Почвоведение. 2006. № 1. С. 77-80.
100. Классификация и диагностика СССР. М.: Колос, 1977. – 223с.
101. Ковалева Е.М., Самсонова П.В., Дмитриев Е.А. Динамика некоторых лабильных свойств в пахотной дерново-подзолистой почве // Вестн. Моск. Ун-та. Сер. 17. Почвоведение. – 1995. - № 2. – С. 16-21.
102. Ковда, В.А. Основы учения о почвах / В.А. Ковда. – М.: Изд-во Наука, 1973. – Ч1. – 432 с.
103. Ковда В.А. Современное состояние азота в биосфере // Круговорот и баланс азота в системе почва удобрение - растение - вода // М.: Наука, 1979.

104. Кононова М.М. Органическое вещество, его природа, свойства и методы изучения. М.: Изд-во АН СССР. 1963. 314 С.
105. Костычев П.А. Избранные произведения. – М.: Изд-во АН СССР, 1951. – С. 25-30.
106. Лабутова Н.М. Методы исследования арбускулярных микоризных грибов. // Всероссийский НИИ с-х микробиологии. - Санкт-Петербург, 2000.
107. Лабутова Н.М. Цикл развития, углеродный обмен и облигатная биотрофность эндомикоризных грибов // Вестник Санкт-петербургского университета, 2006, вып.1, серия3, с. 200-208.
108. Лабутова Н.М. Методы изучения почвообитающих микроорганизмов. // Учебное пособие. – СПб. 2008. – 49с.
109. Лабутова Н.М. Взаимоотношения эндомикоризных грибов с микроорганизмами ризосферы // Микология и фитопатология, Том 43, вып. 1, 2009, с. 3-19.
110. Лархер В. Экология растений. М.: Мир. 1978. 384 с.
111. Лебедева Е.В. Микромицеты - индикаторы техногенного загрязнения почв // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. Межд. конф. СПб. 2000. С. 173-176.
112. Лебедева Е.В., Каневец Т.В. Микромицеты почв, подверженных влиянию горно-металлургического комбината // Микол, и фитопатол. Т.25. № 2. 1991. С. 111-116.
113. Леошкина Н.А. Влияние доступности азота на альпийские фитоценозы // Естественные и технические науки. 2010. № 1.
114. Лепехина А.А. Определитель деревьев и кустарников Дагестана. - Махачкала, 1971. – 243 с.
115. Магомедов А.И., Атаев З.В. Влияние орографии на климатические условия Богосского горного массива на Восточном Кавказе // Труды

- географического общества Республики Дагестан. 2005. Вып. 33. С. 164-165.
116. Макаров М.И. Изотопный состав азота в почвах и растениях: использование в экологических исследованиях (обзор) // Почвоведение. 2009 № 12. С. 1432-1445.
117. Макаров М.И., Малышева Т.Н., Недбаев Н.П., Петрова С.В. Закономерности аккумуляции фосфора органических соединений в горных почвах и отдельных гранулометрических фракциях // Вестн. Моск. Ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2000. № 2. С. 8-13.
118. Макаров И.П., Воробьев С.А., Каштанов А.Н., Лыков А.М. Земледелие. – М.: Агропромиздат, 1991. – 527 с.
119. Макаров В.И., Грязина Ф.И., Кириллов В.Г. Влияние обработки на агрофизические свойства дерново-подзолистой почвы / Земледелие. - № 2. – 2008. – С. 24-25.
120. Методическое руководство по изучению почвенной структуры. – Л.: Колос, 1969. – 430 с.
121. Минеев В.Г. Агрохимия. М.: МГУ, 1990. 486 С.
122. Мирчинк Т.Г. Почвенные грибы как компонент биогеоценоза // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. 1984. С. 114-130.
123. Мишустин Е.Н. Закон зональности и учение о микробных ассоциациях почвы // Усп. соврем. биол. Т.37. № 1.1954. С. 1-27.
124. Мишустин Е.Н. Микробные ассоциации почв и подходы к их изучению // Микробиол. Т.24. № 4. 1955. С.474-485.
125. Мишустин Е.Н. Ассоциации почвенных микроорганизмов. М.: Наука. 1975.107 с.
126. Мишустин Е.Н. Развитие учения о ценозах почвенных микроорганизмов // Усп. микробиол. № 17. 1982. С.117-136.
127. Мишустин Е.Н., Пушкинская О.И. Эколого-географические

- закономерности в распространении почвенных микроскопических грибов
// Изв. АН СССР, сер. биол. № 5.1960. С.641-660.
128. Можарова Н.В., Федоров К.Н. Эволюция почвенных мезоструктур аккумулятивно-морской равнины Терско-Кумской низменности // *Биологические науки*. — 1990. — № 2. — С. 15–20.
129. Можарова Н.В., Гельцер Ю.Г., Залибеков З.Г., Гасанова З.У. Антропогенная динамика структуры почвенного покрова пастбищных экосистем / Структура почвенного покрова. — Москва, 1993. — С. 274–276.
130. Муравин Э.А., Рыбаков А.В., Козлов А.А. Содержание и изотопный состав кислотного-гидролизующего азота дерново-подзолистой почвы в различных частях склона при обычной и противоэрозионной обработках // *Агрохимия*, 2001, № 8, с. 5-10.
131. Онопченко В.Г. Состав, структура и продуктивность фитоценозов // Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. М.: Изд-во мое. ун-та. 1986. С. 41-57.
132. Онопченко В.Г. Структурно-функциональная организация альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. М., 1995. На правах рукописи.
133. Онопченко В.Г., Опищенко В.В. Климатические особенности альпийских пустошей // Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. М.: Изд-во мое. ун-та. 1986. С. 9-24.
134. Онопченко В.Г. Микосимбиотрофизм и вегетативная подвижность растений альпийских сообществ северо-западного Кавказа // *Вестн. МГУ*, сер. 16 Биол. № 1.1996. С.43-46.
135. Онопченко В.Г., Вертелина О.С., Макаров М.И. Пространственная гетерогенность высокогорных фитоценозов и свойств почвы // *Почвоведение*. № 6.1998. С.689-695.

136. Полевой определитель почв. – М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. – 182 с.
137. Практикум по агрохимии: Учеб. пособие / Под ред. акад. РАСХН В.Г. Минеева. М.: Изд-во МГУ, 2001. 689 с.
138. Прасолов Л.И. Буреземы Крыма и Кавказа // Природы, 1929. №5. С. 429-438.
139. Прасолов Л.И. Горнолесные почвы Кавказа // Труды Почвенного института им. В.В. Докучаева. М., 1947. Т. 25. С. 5-28.
140. Работнов Т.А. Экология луговых трав. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1985. 176 с.
141. Работнов Т.А. Фитоценология. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1992. 51 с.
142. Ромашкевич А.И. Экзогенные процессы и горное почвообразование // Почвоведение. 1985. - № 11. - С. 87-96.
143. Ромашкевич А.И. Горное почвообразование и геоморфологические процессы. М.: Изд-во Наука, 1988. - 150с.
144. Ромашкевич А.И., Яшина А.В., Борунов А.К. Особенности структур почвенного и растительного покрова северного склона Центрального Кавказа//Почвоведение. 1985. - № 5 - С. 32-42.
145. Ревут И.Б. Физика почв. – М.: Колос, 1964. – 320с.
146. Розанов Б.Г. Генетическая морфология почв. – М.: Высшая школа, 1975. – С.16-18.
147. Розанов Б.Г. Почвенный покров земного шара. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 248 с.
148. Розанов Б.Г. Морфология почв. М.: Изд-во МГУ, 1983. 320 с.
149. Солдатов А.С. Почвенные исследования в Дагестане // Дагестанский филиал АН СССР. Отдел почвоведения. Махачкала, 1956. Т. III. С. 6-22.
150. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука. 1987. 207 с.
151. Стасюк Н.К. Оценка деградации дельтовых земель // Земледелие. — 2001.

— Т. 3. — С. 21.

152. Стасюк Н.В. К некоторым проблемам почвоведения и землепользования в Дагестане // Аридные экосистемы. — 2007. — Т. 14, № 35-36.
- 153.
154. Флора СССР: В 30 т. - М.Л.: Изд-во АН СССР, 1934-1964.
155. Фридланд В.М. Бурые лесные почвы Кавказа // Почвоведение. -1953.-№ 12.-С. 28-44.
156. Фридланд В.М. Почвы высокогорий Кавказа // Генезис и география почв. М.: Изд-во Наука, 1966. - С. 43-82.
157. Харли Дж. Биология микоризы // Микориза растений. – М.: МИР. 1963. – С. 15 -24.
158. Чевердин Ю И., Титова Т.В. Региональные особенности агрофизических свойств Черноземных почв // Закономерности изменения почв при антропогенных воздействиях и регулирование состояния и функционирования почвенного покрова– М.: Почв. Ин-т им В.В. Докучаева Россельхозакадемии, 2011. – 744с.
159. Чернов И.Ю. География микроорганизмов и структура экосистем // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 6.1993. С.49-58.
160. Чернов И.Ю. Микробное разнообразие: новые возможности старого метода // Микробиол. Т.66. № 1. 1997. С. 107—113.
161. Чернов И.Ю. Синэкология и география почвенных дрожжей. Автореф. дис. на соиск. уч. степ, д.б.н. М.: МГУ. 2000. 46 с.
162. Чернов И.Ю. Широтно-зональные и пространственно-сукцессионные тренды в распределении дрожжевых грибов // Журн. общ. биол. Т.66. № 2. 2005. С. 123-135.
163. Чернов И.Ю., Бабьева И.П., Решетова И.С. 1997. Синэкология дрожжевых грибов в субтропических пустынях // Усп. соврем, биол. Т.117. № 5. С.584-602.
164. Чернов И.Ю., Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г. 2003. Базы данных, но

- таксономическому разнообразию микробных сообществ почв // Роль почв в биосфере. Тр. ин-та почвоведения МГУ- РАН. М.-Тула. Вып.3. С.11-125.
165. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль.1975. 222 с.
166. Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука. 1977. 200 с.
167. Черняковская Т.Ф., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В., Ванина С.А. Закономерности распределения эпифитных и сапротрофных бактерий по компонентам вертикальной структуры степных биогеоценозов // Почвоведение. № 6. 1990. С.68-77.
168. Чиликина Л.М., Шифферс Е.В. Карта растительности Дагестанской АССР. Пояснительный текст. М. - Л.: Изд-во АН СССР, 1962. - 96 с.
169. Шеин Е.В., Березин П.Н., Гудима И.И. Дифференциальная пористость почв // Почвоведение. – 1988. - № 3. – С. 53-64.
170. Чмыр А.Ф. Микориза, ели и ее влияние на величину поглощающей части корней // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. – Л.: 1973. – С. 62 – 69.
171. Экологические аспекты их рационального использования. Махачкала: ГУ «Дагестанское книжное издательство», 2008. 336 с.
172. Яхияев М-П. А., Салманов А. Б., Салихов Ш. К. Цинк и кобальт в почвах предгорья Дагестана» // Вестник ДНЦ РАН. 2006. № 25. С. 30-35
173. Abrahamsen G., Stuanes A.O. 1983. Effects of acid deposition on soil: an overview // VDI-Berichte. No.500. P.79-287.
174. Alabouvette C., Lemanceau P. Joint action of microbials for disease control // Biopesticides: use and delivery. Totowa: The Humana Press inc., 1997. P. 117—135.
175. Andrade G, Mihara K .L, Linderman R. G, Bethlenfalvay G. J. Bacteria from rhizosphere and hyphosphere soils of different arbuscular mycorrhizal fungi //

- Plant Soil. 1997. Vol. 192. P. 71—79.
176. Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus {Ed. KG. Onipchenko). Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers. 2004. 410 P.
 177. Amador J.A., Wang Y., Savin M.C., Gorres J.H. 2000. Fine-scale spatial variability of physical and biological soil properties in Kingston, Rhode Island// Geoderma. Vol.98. P.83-94.
 178. Amann R.I., Ludwig W., Schleifer K.H. Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation // Microbiol. Rev. Vol.59. No.1. 1995. P. 143-169.
 179. Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. Vol. 10. No.3.1978. P.215- 221.
 180. Azcon-Aguilar C., Barea J. M. Arbuscular mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens. An overview of the mechanisms involved // Mycorrhiza. 1996. Vol. 6. P. 457-464.
 181. Azcon-Aguilar C., Barea J. M. Saprotrophic growth of arbuscular-mycorrhizal fungi // Mycorrhiza structure function, molecular biology and biotechnology. Heidelberg: Springer-Verlag, 1995. P. 391-407.
 182. Azcon-Aguilar C, Bago B. Physiological characteristics of the host plant promoting an undisturbed functioning of the mycorrhizal symbiosis // Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems. Basel: ALS Birkhauser Verlag, 1994. P. 47-60.
 183. Azcon-Aguilar C., Barea J. M. Interaction between mycorrhizal fungi and other rhizosphere microorganisms // An integrative plant-fungal process. New York: Routledge, Chapman & Hall Inc., 1992. P 163-198.
 184. Azcon R. Growth and nutrition of nodulated mycorrhizal and non-mycorrhizal *Hedysarum coronarium* as a result of treatments with fractions from plant growth-promoting rhizobacteria // Soil Biol. Biochem. 1993. Vol. 25. P. 1037—1042.

185. Azcon R. Selective interaction between free-living rhizosphere bacteria and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi // *Soil Biol. Biochem.* 1989. Vol. 21. P. 639—644.
186. Azcon R. Germination and hyphal growth of *Glomus mosseae* in vitro: effect of rhizosphere bacteria and cell-free cultura media // *Soil Biol. Biochem.* 1987. Vol. 19. P. 417—419.
187. Azcon R, El-Atrash F. Influence of arbuscular mycorrhiza and phosphorus fertilization on growth, nodulation and N₂ fixation (¹⁵N) in *Medicago sativa* at four salinity levels // *Biol. Fert. Soil.* 1997. Vol. 24. P. 81—86.
188. Azcon R., Rubio R., Barea J. M. Selective interactions between species of mycorrhizal fungi and *Rhizobium meliloti* strains, and their effects on growth, N₂-fixation (¹⁵N) and nutrition of *Medicago sativa* L. // *New Phytol.* 1991. Vol. 117. P. 499—404.
189. Barea J. M. Rhizosphere and mycorrhiza of field crops // *Biological resource management: connecting science and policy.* Paris: INRA, Editions and Springer, 2000. P. 110—125.
190. Barea J. M., Mycorrhiza/bacteria interactions on plant growth promotion // *Plant growth- promotion rhizobacteria, present status and future prospects.* Paris: OECD, 1997. P. 150—158.
191. Barea J. M., Gryndler M., Lemanceau P., Schupp H., Azcon R. Arbuscular mycorrhizal fungal mycelium: from germlings to hyphal networks // *Mycorrhizal Technology in agriculture.* Basel-Boston-Berlin: Birkhauser Verlag, 2002. P. 1—18.
192. Barea J. M., Andrade G., Bianciotto V., Dowling D., N., Lohrke S., Bonfante P., O’Gara F., Azcon-Agular C. Impact of arbuscular mycorrhiza formation of *Pseudomonas* strains used as inoculants for the biocontrol of soil borne plant fungal pathogens // *Appl. Environ. Microbiol.* 1998. Vol. 64. P. 2304—2307.
193. Barea J. M., Azcon-Aguilar C., Azcon R. Interaction between mycorrhizal fungi and rhizosphere microorganisms withing the context of sustainable soil-

- plant systems // Multitrophic interactions in terrestrial systems. Oxford: Blackwell Science, 1997. P. 65—77.
194. Barea J. M., Tobar R. M., Azcon-Aguilar C. Effect of a genetically-modified *Rhizobium meliloti* inoculant on the development of arbuscular mycorrhizas, root morphology, nutrient uptake and biomass accumulation in *Medicago sativa*. L. // New Phytol. 1996. Vol. 134. P. 361—369.
 195. Barea J. M, Jeffries P. Arbuscular mycorrhizas in sustainable soil plant systems // Mycorrhiza structure function, molecular biology and biotechnology. Heidelberg: Springer-Verlag, 1995. P. 521—559.
 196. Barea J. M., Azcon R., Azcon-Aguilar C. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in nitrogen-fixing systems // Methods in microbiology. London: Academic Press, 1992. P. 391—416.
 197. Bashan Y., Interactions of *Azospirillum* spp. in soils: a review // Biol. Fertil. Soils. 1999. Vol. 29. P. 246—256.
 198. Bashan Y., Holguin G. Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB // Soil Biol. Biochem. 1998. Vol. 30. P. 1225—1228.
 199. Belimov A. A, Serebrennikova N. V, Stepanok V.V. Interaction of associative bacteria and endomycorrhizal fungus with barley upon dual inoculation // Microbiology. 1999. Vol. 68. P. 104—108.
 200. Bethlenfalvay J. Schuepp H. Arbuscular mycorrhizas and agrosystem stability // Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems. Basel: Birkhauser, 1994. P. 117—131.
 201. Berg B., Staaf H. Leaching, accumulation and release of nitrogen in decomposing forest litter // Ecol. Bull. Stockholm. 1981. V. 33. P. 292-301.
 202. Berendse F.R., Aerts Nitrogen-use efficiency: A biologically meaningful definition? Functional Ecology. 1987. V. 1: 293-296.
 203. Bianciotto V., Lumini E., Bonfante P., Vandamme P. «*Candidatus*

- Glomeribacter Gigasporum», an endosymbiont of arbuscular mycorrhizal fungi // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2003. Vol. 53. P. 121—126.
204. Bianciotto V., Perotto S., Ruiz-Lozano J. M., Bonfante P. Arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria: from cellular investigation to biotechnological perspectives // Mycorrhizal Technology in agriculture. Basel-Boston-Berlin: Birkhauser Verlag, 2002. P. 1—18.
205. Bianciotto V., Andreotti S., Balestrini R., Bonfante P., Perotto S. Extracellular polysaccharides are involved in the attachment of Azospirillum brasilense and Rhizobium leguminosarum to arbuscular mycorrhizal structures // EJH. 2001 a. Vol. 45. P. 21—30.
206. Bianciotto V., Andreotti S., Balestrini R., Bonfante P., Perotto S. Mucoid mutants of biocontrol strain Pseudomonas fluorescens CHAO show increased ability in biofilm formation on mycorrhizal and nonmycorrhizal carrot roots // MPMI. 2001 6. Vol.14. P. 255—260.
207. Bianciotto V., Bandi C., Norby R.J., Jakson R.B. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective // New Phytol. 2000. Vol.147. P. 3-12.
208. Bianciotto V., Bonfante P. Presymbiotic versus symbiotic phase in arbuscular endomycorrhizal fungi // Mycorrhiza. 1999. P. 229—251.
209. Bianciotto V., Bandi C., Minerdi D., Sirini M., Tichy H. V., Bonfante P. An obligately endosymbiotic fungus itself harbors obligately intracellular bacteria // Appl. Environ. Microbiol. 1996. Vol. 62. P. 3005—3010.
210. Brown V.K., Gange A.C. 1991. Effects of root herbivory on vegetation dynamics // D. Atkinson (ed.). Plant Root Growth: An Ecological Perspective. Oxford e.a.: Blackwell SP. P.453-470.
211. Brundrett M.C. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants // New Phytologist. Vol. 154. No.2. P.275-304.
212. Buckland S.M., Grime J.P., Hodgson J.G., Thompson K. 1997. A comparison of plant responses to the extreme drought of 1995 in northern England //

- Journal of Ecology. Vol.85. P.875-882.
213. Buckley D.H., Huangyutitham V., Nelson T.A., Rumberger A., Thies J.E. 2006. Diversity of Planctomycetes in soil in relation to soil history and environmental heterogeneity // Appl. Environ. Microbiol. Vol.72. P.4522-4531.
 214. Burke I.C., Lauenroth W.K., Vinton M.A., Hook P.B., Kelly R.H., Epstein H.E., Aguiar M.R., Robles M.D., Aguilera M.O., Murphy K.L., Gill R.A. 1998. Plant-soil interactions in temperate grasslands // Biogeochemistry. Vol.42. P. 121-143.
 215. Calvet C., Pera J., Barea J. M. Growth response of marigold (*Tagetes erecta* L.) to inoculation with *Glomus mosseae*, *Trichoderma aureoviride* and *Pythium ultimum* in a peat-perlite mixture // Plant soil. 1993. Vol. 148. P. 1-6.
 216. Chanway C. P. Endophytes: they're not just fungi! // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. P. 321—322.
 217. Chanway C. P., Radley R. A., Holl F. B. Inoculation of conifer seed with plant growth promoting *Bacillus* strains causes increased seedling emergence and biomass // Soil Biol. Biochem. 1991. Vol. 23. P. 575—580.
 218. Chen J., Jacobson L.M., Handelsman J., Goodman R. M. Compatibility of systemic acquired resistance and microbial biocontrol for suppression of plant disease in laboratory assay // Mol. Ecol. 1996. Vol. 5. P. 73—80.
 219. Cheng Z. F., Zuo Y., Li Z., Rudd K. E., Deutscher M. The *vacB* gene required for virulence in *Shigella flexneri* and *Escherichia coli* encodes the exoribonuclease RNase R. // J.Biol. Chem. 1998. Vol. 273. P. 14077—14080.
 220. Christensen H., Jacobsen I. Reduction of bacterial growth by a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus in the rhizosphere of cucumber (*Cucumis sativus* L.) // Biol. Fertil. Soils. 1993. Vol. 15. P. 253—255.
 221. Cook R. J., Thomashov I.S., Weller D. M., Fudjimoto D., Massola M., Bangera G., Kim D. Molecular mechanisms of defense by rhizobacteria against root disease// Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1995. Vol. 92. P. 4197—4201.

222. Cordier C., Iemoine M. C., Lemanceau P., Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. The beneficial rhizosphere: a necessary strategy for microplant production // *Acta Horticulturae*. 1999. Vol. 530. P. 259—265.
223. Costerton J. W., Lewandowski Z., Coldwell D. E., Korber D. R., Lappin-Scott H. M. Microbial biofilms // *Ann. Rev. Microbiol.* 1995. Vol. 49. P. 711—745.
224. Dawson T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implication for water balance, performance and plant-plant interactions // *Oecologia*. Vol.95. No.4. P.565-574.
225. DeBoer W., Kester R.A. 1996. Variability of nitrification potentials in patches of undergrowth vegetation in primary Scots pine stands // *Forest Ecology and Management*. Vol.86. P.97-103.
226. Del Moral R., Muller C.H. 1970. The allelopathic effects of *Eucalyptus camaldulensis* // *Amer. Midi. Naturalist*. Vol.83. P.254-282.
227. Dixon K.W., Roche S., Pate J.S. 1995. The promotive effect of smoke-derived from burnt native vegetation on seed germination of Western Australian plants // *Oecologia*. Vol. 101. No.1. P. 185-192.
228. De Fede K.L., Sexstone A.J. 2001. Differential response of size-fractioned soil bacteria in BIOLOG mic- rotitre plates // *Soil Biol. Biochem.* Vol.33. P. 1547-1554.
229. De Graaf M.C.C., Bobbink R., Roelofs J.G.M., Verbeek P.J.M. 1998. Differential effects of ammonium and nitrate on three heathland species // *Plant Ecology*. Vol.135. No.2. P.185-196.
230. De Kroon H., Fransen B., van Rheenen J.W.A., van Dijk A., Kreulen R. 1996. High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labelling // *Oecologia*. Vol. 106. No. 1. P.73-84.
231. During H.J. 1997. Bryophyte diaspore banks // *Advances in Bryology*. Vol.6. P. 103-134.
232. Eggleton P., Williams P.H., Gaston K.J. 1994. Explaining global termite

- diversity: productivity or history? // *Biodiversity and Conservation*. Vol.3. P.318-330.
233. Eichorst S.A., Breznak J.A., Schmidt T.M. 2007. Isolation and characterization of soil bacteria that define *Terriglobus* gen. nov., in the phylum Acidobacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* Vol.73. No.8. P.2708-2717.
 234. Ellenberg H., Weber H.-E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen Mitteleuropas // *Scripta geobotanica*. Bd.18. S. 1-248.
 235. Chajot M., Brun A. Physiology of organic nitrogen acquisition by ectomycorrhizal fungi and ectomycorrhizas // *FEMS Microbiol. Rev.* V. 22. P. 21-44.
 236. Chapin F.S., Moilanen S.L., Kielland K. Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge // *Nature*. 1990. 361. P. 150-153.
 237. Cheng H.H., Bremner J.M., Edwards A.P. Variations of nitrogen-15 abundance in soils // *Science*. 1964. V. 146. P. 1574-1575.
 238. Cheng I.V., Virginia R.A., Oberbauer S.F., Gillespie C.T., Reynolds J.F., Tenhunen J.D. Soil nitrogen, microbial biomass, and respiration along an Arctic toposequence // *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1998. V. 62. P. 654-662.
 239. Choi W.J., Ro H.M., Lee S.M. Natural $\delta^{15}\text{N}$ abundance of inorganic nitrogen in soils treated with fertilizer and compost under changing moisture regimes // *Soil Biol. Biochem.* 2003. V. 35. P. 1493-1500.
 240. Connin S.L., Feng X., Virginia R.A. Isotopic discrimination during long-term decomposition in an arid land ecosystem // *Soil Biol. and Biochem.* 2001. V. 33. P. 41-51.
 241. Conrad R. *Microbial Rev.* 1996. V. 60. № 4. P. 609-640.
 242. Costin A.B. Alpine Soils in Australia with Reference to conditions in Europe and New Zealand // *Journal of Soil Science*. 1971. № 1. V. 22. P. 35-50.

243. Costin A.B., Halthworth E.G., Wood M. Studies in Pedogenesis in New South Wales. III. The Alpine Humus Soils // Journal of Soil Science. 1952. № 2. P. 190-218.
244. Crine J.M., Mack M.C. Nutrients in senesced leaves: comment // Ecology. 1998. V. 79. №5. P. 1818-1820.
245. Hogberg P. ^{15}N natural abundance in soil-plant systems // New Phytol. 1997. 137. №2. P. 179.
246. Hogberg P., Alexander I.J. Roles of root symbioses in African woodland and forest: evidence from ^{15}N abundance and foliar analysis // J. Ecol. 1995. V. 83. P. 217-224.
247. Kozlova N.V., Strunnikova O.K., Labutova N.M., Murotsev G.S.. Production and analysis of spicifity of polyclonal antybodyes against soluble proteins from arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. //Mycorrhiza, 6, 2000
248. Labutova N.M., Poyda V.B., Malinovski B.N. Impact of wheat (*Triticum monococcum*, *Triticum* spp.) and sorghum (*Sorghum vulgare*) genotypes on the efficiency of symbiosis with *Glomus intraradices* //In Book: New approaches and techniques in breeding sustainable fooder crops and amenity grasses, St.-Petersburg, Russia, 1999.
249. Lemanceau P., Corberand T., Cardan L., Latour X., Laguerre G., Boeufgras J. M., Atabouvette C. Effect of two plant species flax (*Linum usitatissimum* L.) and tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) on the diversity of soilborne populations of fluorescent pseudomonads // Appl. Environ. Microbiol. 1995. Vol. 61. P. 1004—1012.
250. Lemanceau P., Alabouvette C. Suppression of fusarium-wilts by fluorescent pseudomonads: mechanisms and applications // Biocontrol Sci. and Technol. 1993. Vol. 3. P. 219—234.

251. Lemanceau P., Alabouvette C. Biological control of fusarium diseases by fluorescent *Pseudomonas* and non-pathogenic *Fusarium* // Crop Protect. 1991. Vol. 10. P. 279—286.
252. Linderman R. G. Role of VAM fungi in biocontrol // Mycorrhiza and plant health. St. Paul: APS Press, 1994. P. 1—26.
253. Linderman R. G. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and soil, microbial interactions // Mycorrhizae in sustainable agriculture. Madison, Wisconsin: ASA Spec. Publ., 1992. P. 45—70.
254. Linderman R. G., Pauliz N. C. Mycorrhiza-rhizobacterial interactions. Biological control of soil-borne plant pathogens. Wallingford, UK: CAB International, 1990. P. 261—283.
255. Lugtenberg B. J., Weger de L. A., Bennett J. W. Microbial stimulation of plant growth and protection from disease // Current Opinion in Microbiology. 1991. Vol. 2. P. 457—464.
256. Mayo K., Devis R. E., Motta J. Stimulation of germination of spores of *Glomus versiforme* by spore-associated bacteria // Mycologia. 1986. Vol. 78. P. 426—431.
257. Meyer J. R., Lindermann R. G. Selective influence on population of rhizosphere or rhizoplane bacteria and actinomycetes by mycorrhiza formed by *Glomus fasciculatum* // Soil Biol. Biochem. 1986. Vol. 18. P. 91—96.
258. Miller R. M., Jastrow J. D. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and biogeochemical cycling // Mycorrhizae and plant health. St. Paul: APS Press, 1994. P. 189—212.
259. Minerdi D., Fani R., Gallo R., Boarino A., Bonfante P. Nitrogen fixation genes in an endosymbiotic Burkholderia strain // Appl. Environ. Microbiol. 2001. Vol. 82. P. 4998—5011.

260. Monzon A., Azcon R. Relevance of mycorrhizal fungal origin and host plant genotype to inducing growth and nutrient uptake in *Medicago* species // Agric. Ecosyst. Environm. 1996. Vol. 60. P. 9—15.
261. Mosse B. Honey coloured sessile *Endogone* spores. Changes in fine structure during spore development // Arch. Microbiol. 1970. Vol. 74. P. 146—159.
262. Neal D. B., Allen S. J., Brown J. F. Deleterious photosphere bacteria: an integrating perspective // Appl. Soil Ecol. 1996. Vol. 5. P. 1—20.
263. Nemec S. Longevity of microbial biocontrol agents in planting mix amended with *Glomus intraradices* // Biocontrol Sci. Technol. 1997. Vol. 7. P. 183—192.
264. Norby R. J., Jackson R. B. Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective // New Phytol. 2000. Vol. 147. P. 3—12.
265. Perotto S., Bonfante P. Bacterial associations with mycorrhizal fungi: close and distant friends in the rhizosphere // Trends Microbiol. 1997. Vol. 5. P. 496—501.
266. Puppi G., Azcon R., Hoftich G. Management of positive interactions of arbuscular mycorrhizal fungi with essential groups or soil microorganisms // Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems. Basel: ALS Birkhauser Verlag, 1994. P. 201—215.
267. Ravnskov S., Nybroe O., Jakobsen I. Influence of an arbuscular mycorrhizal fungus on *Pseudomonas fluorescens* DF57 in rhizosphere and hyphospheresoil // New Phytol. 1999. Vol. 142. P. 113—122.
268. Requena N., Jimenez I. Toro M., Barea J. M. Interactions between plant-growth- promoting rhizobacteria (PGPR), arbuscular mycorrhizal fungi and *Rhizobium* spp. in the rhizosphere of *Anthyllis cytisoides*, a model legume for revegetation in mediterranean semi-arid ecosystems // New Phytol. 1991. Vol. 136. P. 667—677.

269. Ruiz-Lozano J. M., Collados C., Barea J. M., Azcon R. Arbuscular mycorrhizal symbiosis can alleviate drought-induced nodule senescence in soybean plants // *New Phytol.* 2001. Vol. 15. P. 493—502.
270. Ruiz-Lozano J. M., Bonfante M. A. *Burkholderia* strain living inside the arbuscular mycorrhizal fungus *Gigaspora margarita* possesses the *vacB* gene, which is involved in host cell colonization by bacteria // *Microbial Ecol.* 2000. Vol. 39. P. 137—144.
271. Ruiz-Lozano J. M., Bonfante P. Identification of a putative P-transporter operon in the genome of *Burkholderia* strain living inside the arbuscular fungus *Gigaspora margarita* // *J. Bacteriol.* 1999. Vol. 181. P. 4106—4109.
272. Ruiz-Lozano J. M., Azcon R. Specificity and functional compatibility of VA mycorrhizal endophytes in association with *Bradyrhizobium* strains in *Cicer arietinum* // *Symbiosis.* 1993. Vol. 15. P. 217—226.
273. Scanerrini S., Bonfante P. Bacteria and bacteria like objects in endomycorrhizal fungi (*Glomacea*) // *Symbiosis in a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis.* Cambridge, USA: The MIT Press, 1991. P. 273—287.
274. Schnider U., Keel C., Michaus P., Defago., Haas D. Regulation of micoidity in the biological control agent *Pseudomonas fluorescens* CHAO and construction of an exopolysaccharide-overproducing variant // *Plant growth-promoting rhizobacteria: present status and future prospects.* Paris: OECD, 1997. P. 349—352.
275. Schlöter M., Wiehe W., Assmus B., Steindl H., Becke H., Hoftich G., Hartmann A. Root colonization of different plants by plant-growth-promoting *Rhizobium leguminosarum* bv. *trifolii* R39 studied with monospecific polyclonal antisera // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. Vol. 63. P. 2038—2046.
276. Sen R., Nurmiäho-Lissila E. L., Haathela K., Korhonen T. Attachment of

- Pseudomonas fluorescens* strains to the cell walls of ectomycorrhizal fungi // Mycorrhizas in integrated systems. From genes to plant development. COST action 821, U.E. 1992. P. 661—664.
277. Smith S. E, Read D. J. Mycorrhizal symbiosis // London, Academic Press, San Diego. 1997. 605 p.
278. Smith S. E., Gianinazzi-Pearson V., Koide R., Cairney J. W. Nutrient transport in mycorrhizas: structure, physiology and consequences of the symbiosis // Management of mycorrhizas in agriculture, horticulture and forestry. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 1994. P. 103—113.
279. Smit G., Swart S., Lugtenberg B. J., Kijne J. W. Molecular mechanisms of attachment of *Rhizobium* bacteria to plant roots // Mol. Microbiol. 1992. Vol. 6. P. 2897—903.
280. Staley T. W., Lawrence E. G. Nance E. L. Influence of a plant growth-promoting pseudomonad and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus on alfalfa and birdsfoot trefoil growth and nodulation // Biol. Fertil. Soils. 1992. Vol. 14 P. 175—180.
281. Sturz A. V., Nowak J. Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops // Appl. Soil Ecol. 2000. Vol. 15. P. 183—190.
282. Toal M. E., Yeomans C. K., Killham K., Meharg A. A. A review of rhizosphere carbon flow modelling // Plant Soil. 2000. Vol. 222. P. 263—281.
283. Tobar R. M., Azcon-Agular C. Effect of genetically-modified *Rhizobium meliloti* inoculant on the development of arbuscular mycorrhizas, root morphology, nutrient uptake and biomass accumulation in *Medicago sativa* L. // New Phytol. 1996. Vol. 134. P. 361—369.
284. Tobe T., Sasakawa C., Okada N., Honma Y., Yoshikawa M. *vacB*, a novel chromosomal gene required for expression of virulence genes on the large plasmid

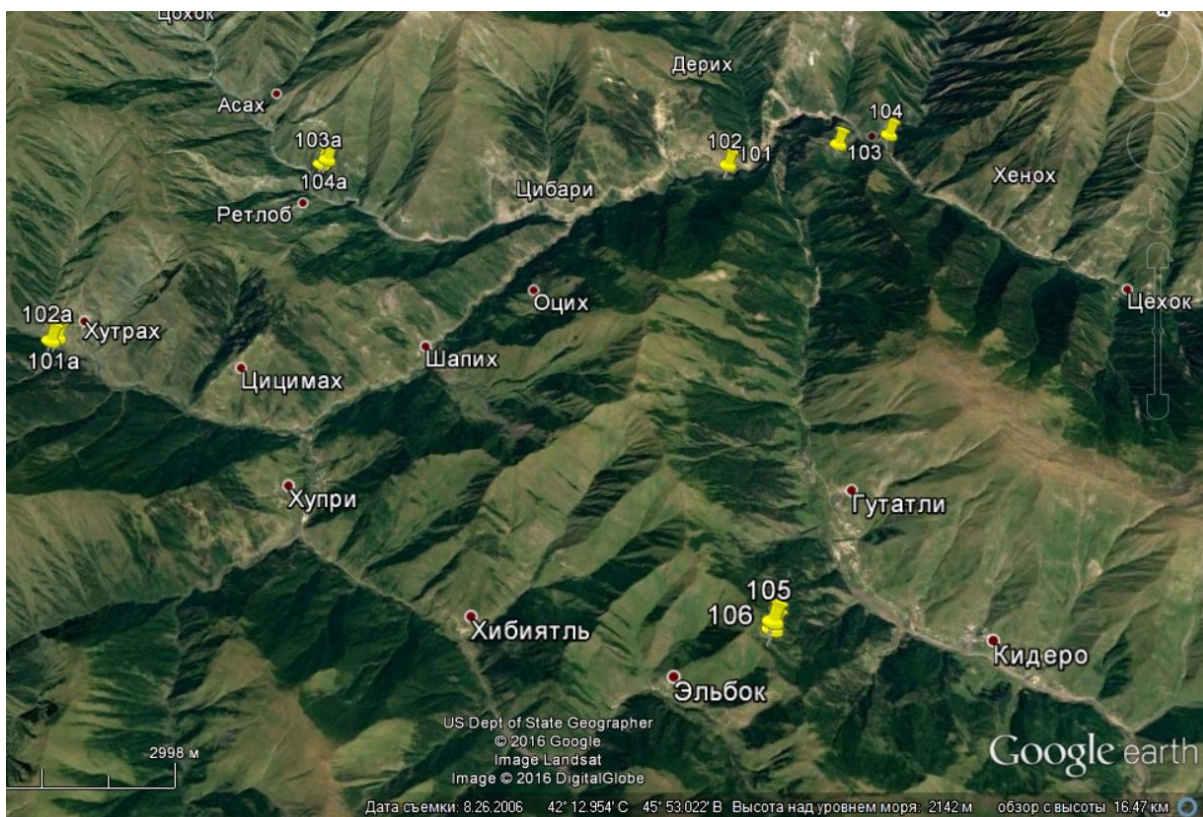
- of *Shigella flexneri* // J. Bacteriol. 1992. Vol. 174. P. 6359—6367.
285. Toro M., Azcon R., Barea J. M. The use of isotopic dilution techniques to evaluate the interactive effects of *Rhizobium* genotype, mycorrhizal fungi, phosphate-solubilizing rhizobacteria and rock phosphate on nitrogen and phosphorus acquisition by *Medicago sativa* // New Phytol. 1998. Vol. 138. P. 265—273.
 286. Toro M., Azcon R., Barea J. M. Improvement of arbuscular mycorrhizal development by inoculation with phosphate-solubilizing rhizobacteria to improve rock phosphate bioavailability (^{32}P) and nutrient cycling // Appl. Environ. Microbiol. 1997. Vol. 63. P. 4408—4412.
 287. van Buuren M., Lanfrano L., Minerdi D., Harrison M.J., Bonfante P. Construction and characterization of genomic libraries of two endomycorrhizal fungi: *Glomus versiforme* and *Gigaspora margarita* // Mycol. Research. 1999. Vol. 103. P. 955—960.
 288. Vandebroek A., Vanderleyden J. The role of bacteria motility, chemotaxis and attachment in bacteria-plant interactions // Mycol. Plant Microb. Interact. 1995. Vol. 8. P. 800—810.
 289. Van Loon L. C., Bakker P. A., Pieterse C. M. J. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria // Annu. Rev. Phytopathol. 1998. Vol. 36. P. 453—483.
 290. Volpin H., Kapulnik Y. Interactions of *Azospirillum* with beneficial soil microorganisms // *Azospirillum/plant associations*. Boca Raton: CRC Press, 1994. P. 11—118.
 291. Vosatka M. Soil bacteria – a component of plant, soil and arbuscular mycorrhizal fungal interactions // *Mycorrhizas in integrated systems. From genes to plant development*. Brussels, Luxembourg: European Commission Report EUR, 1996. P. 613—618.
 292. Vosatka M., Gryndler V. Response of micropropagated potatoes transplanted to

- peat media to post-vitro inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and soil bacteria // Appl. Soil Ecol. 2000. Vol. 15. P. 145—152.
293. Vosatka M., Gryndler M. Treatment with culture fraction from *Pseudomonas putida* modifies the development of *Glomus fistulosum* mycorrhiza and the response of potato and mais plants to inoculation // Appl. Soil Ecol. 1999. Vol. 11. P. 245—251.
294. Weller D. M., Tomashow L.S. Current challenges in introducing beneficial microorganisms into the rhizosphere // Molecular ecology of rhizosphere microorganisms biotechnology and the release of GMOs. Germany. 1994. P. 1—18.
295. Werner D. Organic signals between plants and microorganisms // The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interfaces. New York: Marcel Dekker Inc., 1998. P. 136—151.
296. Whitelaw M. A. Growth promotion of plants inoculated with phosphate-solubilizing fungi // Adv. Agron. 2000. Vol. 69. P.99—151.

Научная библиотека диссертаций и авторефератов
 disserCat <http://www.dissercat.com/content/azot-v-sisteme-pochva-rastenie-v-alpiiskikh-ekosistemakh-severo-zapadnogo-kavkaza#ixzz2mWoUclxx>

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1 Схема расположения основных почвенных разрезов на территории Дидойской депрессии



Приложение 2 Описание почвенных профилей

Горнолесная бурая олуговелая почва разреза 101 характеризуется слабой дифференцированностью по горизонтам и имеет строение:

АУ1 (0-7 см). Темно-серый цвет со слабым бурым оттенком, мелкозернистой структуры (распадается на мелкие отдельности), слабо уплотненный, содержит светлые вкрапления с поверхности, суглинистый, содержит большое количество корней травянистых растений, переход в нижележащий горизонт В постепенный.

АУ2 (7-14 см). Бурый с осветлённым оттенком цвета, мелкокомковатой структуры, с обломками сланцев, среднесуглинистый слабо выветрившийся, корни растений встречаются редко, переход в горизонт С заметный.

АСf (15-34) см. Светло-бурый оттенок, непрочно-мелкокомковатой структурой, корней практически нет, обломки увеличиваются.

С(34-70) см. Почвообразующая порода (бесструктурный мелкозем, светло-бурого цвета).

Тип почвы - Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая маломощная

Горнолесная бурая олуговелая тяжелосуглинистая почва формировалась под воздействием антропогенного фактора. Профиль имеет следующее строение:

АУ (0-10) см. Сырой, серый со слабозаметным бурым оттенком, непрочно мелкозернистый, слабо уплотненный, сильное переплетение корней, остаточные признаки лесной подстилки, тяжелый суглинок.

АСf(10-32) см. Слабо увлажненный, светло бурый со слабо заметным бурым оттенком, непрочно мелкокомковатый, средне уплотненный, корней меньше, увеличиваются обломки сланцев, тяжелый суглинок.

С1 (32-70) см. Увлажненный, темно бурый, непрочно мелкокомковатый, слабо уплотнённый, корни встречаются редко, в большом количестве обломки сланцев, тяжелый суглинок

С2 (70-90) см. Сырой, бурый с желтоватым оттенком, структура не выражена, уплотненный, в большом количестве обломки сланцев.

Тип почвы - Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная тяжелосуглинистая маломощная

Бурая горнолесная почва сформировавшаяся под пологом смешанного леса имеют следующее строение профиля:

АУ (3-7) см. Сырой, темно-серый, непрочно мелкокомковатый, слабо уплотненный, обилие древесных корней, тяжелый суглинок.

АСf (7-27) см. Сырой, светло-бурый с бледно-желтым оттенком, непрочно мелкокомковатый, уплотненный, встречаются корни деревьев, присутствуют сланцы в виде щебня, тяжелый суглинок.

C1 (27-42) см. Сырой, светло-выщелоченной, структура не выражена, уплотненный, обилие древесных корней, тяжелый суглинок.

C2 (42-75) см. Сырой, светло-серый с буроватым оттенком, уплотненный, в небольшом количестве корни растений, тяжелый суглинок.

Тип почвы - Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная тяжелосуглинистая средне мелкая

Горнолесная оподзоленная почва отличается наличием подстилки A_0 мощностью 0-3см. Профиль горнолесных бурых почв имеет следующее строение:

O (0-3) см. Лесная подстилка, остатки древесных пород, в различной степени разложившаяся хвоя.

A_Y(3-9) см. Свежий, серый с бурым оттенком, непрочный мелкокомковатый, слабо уплотненный, переплетение корневых систем, присутствуют неразложившиеся растительные остатки в большом количестве, средний суглинок.

AC_f(9-17) см. Сырой, буровато серый, непрочный мелкокомковатый, средне уплотненный, корни встречаются редко, в большом количестве обломки сланцев, средний суглинок.

C1 (18-32) см. Сырой, светло серый, бесструктурный, уплотненный в большом количестве обломки сланцев, средний суглинок.

C2 (32-50) см. Сырой, неравномерно серый с сизым оттенком бесструктурный, уплотненный, склоновые отложения сланцев с мелкоземом, средний суглинок.

Тип почвы - Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая мелкая.

Субальпийская горно-луговая почва формируется ниже альпийского пояса и имеют следующее профильное строение:

A_Y(0-10) см. Сырой, темно бурый, непрочный мелкозернистый, рыхлый, обнаруживаются растительные остатки, средний суглинок,

AУ/ACf (10-22) см. Свежий, серый с темно буроватым оттенком, непрочнo мелкокомковатый, слабо уплотненный, переплетение корневых систем, в большом количестве присутствуют неразложившиеся остатки, средний суглинок.

C1f(22-39) см. Увлажнённый, буровато желтый, непрочнo мелкокомковатый, средней степени уплотненный, корни встречаются редко, в большом количестве обломки сланцев, средний суглинок.

C2 (39-59) см. Свежий, желтый с темно бурым оттенком, структура не выражена, уплотненный в большом количестве обломки сланцев, средний суглинок.

C3 (59-90) см. Свежий, буровато желтый, бесструктурный, уплотненный, склоновые отложения сланцев с мелкоземом, средний суглинок.

Тип почвы - Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая средне мелкая

Альпийская горно-луговая почва имеют своеобразный сухо-торфяной горизонт мощностью 1-2 см. Профиль альпийских горно-луговых почв имеет строение:

AУ(0-13) см. Сырой, темно бурый с серым оттенком, непрочнo мелкозернистый с признаками ореховатости, уплотненный, простое переплетение корней, редкие обломки сланцев, средний суглинок.

ACf (17-33) см. Слабо увлажненный, серый с бурым оттенком, непрочнo мелкокомковатый, уплотненный, увеличивается щебнистость, число корней уменьшается, средний суглинок.

ACf/Cf (33-50) см. Свежий, бурый, слабо выраженный, мелкокомковатый, уплотненный, корни единичны, в большом количестве обломки сланцев, средний суглинок.

C1 (50-80) см. Свежий, темно бурый, бесструктурный, уплотненный в большом количестве обломки сланцев, средний суглинок.

Тип почвы - Серогумусовая (дерновая) иллювиально-ожелезненная среднесуглинистая маломощная

Разрез 101а (по классификации 1977)

Разрез заложен на одном из пологих повышений под сосновым лесом (Окрестности сел. Хутрах) . Возраст древостоя 90-и боле лет. В напочвенном покрове преобладают лишайники. Тип почвы – горнолесная бурая среднесуглинистая

A₀ (0-4) см. Рыхлая подстилка. Степень разложенности высокая, состоит из полуразложившейся хвои и листьев березы.

A₁ (4-8) см. Белесовато-серый, свежий,рыхлый,непрочнокомковатый густое переплетение корней. Много детрита. Супесчаный.

A₁A₂ (8-14) см. Белесовато- серый,с темно-бурым оттенком,рыхлый, бесструктурный, много корней, переход постепенный.

A₂B. (14-32) см. Темно-бурый, уплотнен, непрочно-комковатая, переход постепенный.

B (32-48) см.Бурый, влажноватый, супесчаный, непрочно-комковатая,, переход постепенный.

C (48-75) см Светло-бурый, рыхлый бесструктурный, влажный .

Разрез 102а

Разрез заложен в 100 метрах от разреза 101а (Окрестности сел. Хутрах). A₀ (0-6) см. Рыхлая подстилка, хвоя, полуразложившиеся листья, полусухие побеги и мелкая ветошь, переход заметный.Тип почвы – горнолесная бурая среднесуглинистаяA₁(6-13) см. Светло-бурый, рыхлый влажный, густая сеть корней, уплотнен, полуразложившиеся остатки растений, бесструктурный, супесь, переход постепенный.

A₂B (13-25) см. Темно-бурый, непрочно-ореховатый, свежий, корни растений, боле плотный, переход заметный.

B (25-45) см. Бурый, плотный средний суглинок, ореховатый, переход ясный

С (45-88) см. Более светлый, слабо уплотнен, супесь

Разрез 103а

Разрез заложен вблизи сел. Ретлоб.

A₀(0-3) см. Слабо разложившийся опад

A₀A₁(3-7) см. Светло-серый, слабо уплотненный, непрочно-комковатая, свежий, густая сеть корней. Переход заметный.

A₁. 7-18 см. Темнее предыдущего, буроватый оттенок, слабо уплотнен, комковатая, мало корней, переход ясный.

A₂ 18-42 см. светлее, предыдущего, корней мало, слабо уплотнен, бесструктурный, рыхлый, переход заметный

В 42-73 см. Светло-бурый, свежий, непрочно-ореховатая, единично галька, переход постепенный.

С 73-92 см. Светлый, супесь, влажный

Разрез 104а в сел. Ретлоб

A₀ 0-2 см. Полуразложившийся опад

A₁ 2-5 см. Темно-бурая дернина с обилием корневых остатков, влажноватая, суглинистый, переход ясный.

A₁A₂ 5-17 см. Светло бурый, средний суглинок, плитчатолистовая структура, влажный, переходясный.

A₂ 17-42 см. Серо-пепельный, средний суглинок, уплотнен, зернисто-ореховатой структуры, влажный, переход ясный.

A₂В 42-75 см. Серо-пепельный, с присыпкой на гранях структурных элементов, средний суглинок, ореховато-зернистой структуры, слабо уплотнен, влажный, переход резко выражен

В 75-97 см. Темно бурый, тяжелый суглинок, плотный, слегка увлажненный, ореховато-зернистой структура, плотноватый, переход постепенный.

С 97-160 см. Бурый тяжелый суглинок, ореховатая структура, увлажнен.

Разрез 105а в сел. Заложен в сел. Цохох субальпийские луга

A₀ 0-3 см. Рыхлый покров сухих неразложившихся растительных остатков, стеблями травянистых растений.

A₁ 3-15см. Серо -коричневый, мелкокомковато-пылеватой структуры, рыхлый, влажный, суглинок с обилием корней, переход постепенный.

A₂B 15-45 см. Светло-коричневый, мелко-комковато-пылевидный, с каменистыми включениями, уплотненный, влажный суглинок, переход постепенный.

B₂ 45-74 см. Светло-коричневый, плотный, каменистые включения, влажный суглинок, переход постепенный

С 74 и глубже. Светло-коричневая глина, влажноватая, уплотнен, обилие камней.

Разрез 106а Заложен в сел. Цохох Альпийские луга

A₀ 0-5 см. рыхлый покров сухих неразложившихся и полуразложившихся растительных остатков,стеблей и листьев, со следами минерализации.

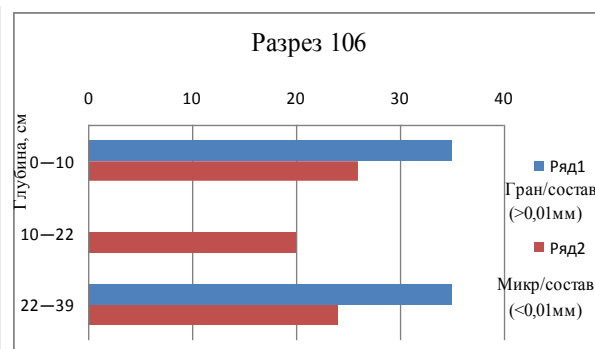
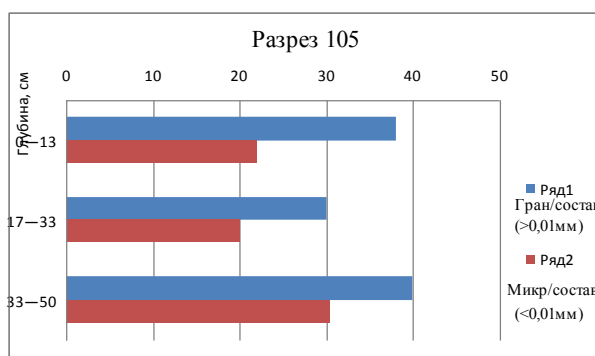
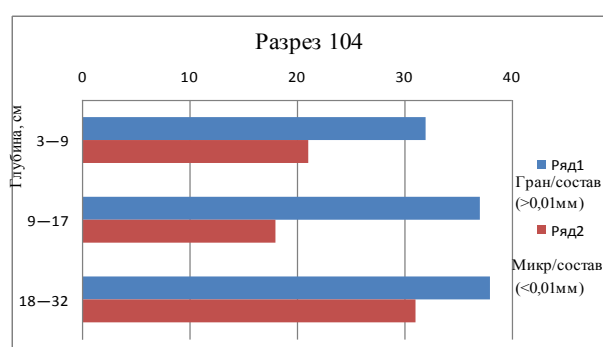
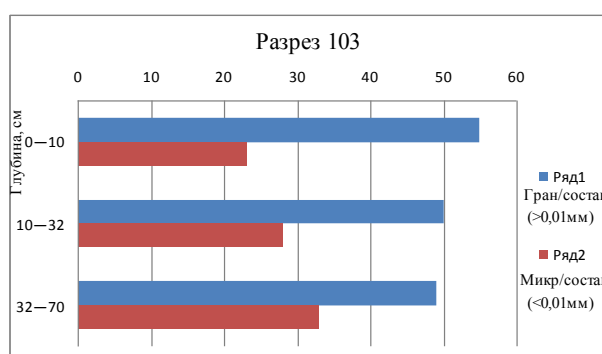
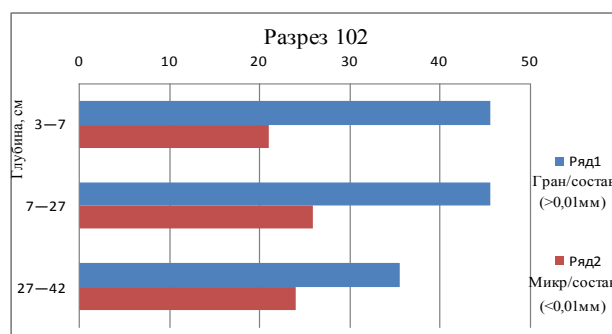
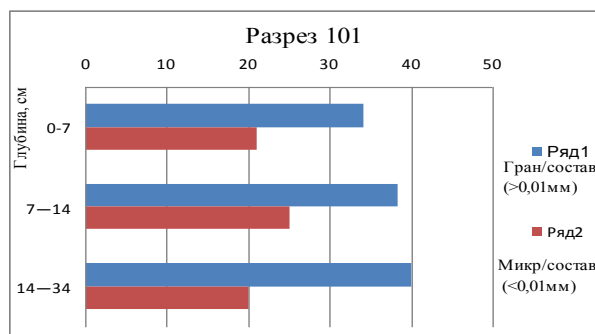
A₁ 5-17 см. Серо-желтый суглинок, мелкокомковато-пороховидной структуры, свежий, обилие корней, гумусовые пятна, переход постепенный.

A₂B₁ 17-46 см. Светло-коричневый, комковато-пылевидной структуры, уплотнен, свежий суглинок, каменистые включения, переход постепенный.

B₂ 46-62 см. Светло-коричневый, сухой суглинок, уплотнен,обильное включения камней.

С 62 см и ниже. Светло-желтая глина, с обилием камней.

Приложение 3 . Гранулометрический состав почв Дидойской депрессии



Приложения 4. Агрохимическая характеристика почв Дидойской депрессии

Номер почвенного образца	Содержание P ₂ O ₅ , мг/г	Содержание К, мг/г	рН	
			водн.	сол.
101	9,3 (8,0; 11,0; 9,0)	100 (110; 105; 115)	5,63 (5,63; 5,63)	5,96 (5,94; 5,99)
102	10,3 (10,3; 10,2; 10,3)	65,5 (65,1; 62,5; 61,5)	5,63 (5,63; 5,63)	5,6 (5,60; 5,61)
103	23,6 (23,6; 23,6; 23,6)	159 (159; 150; 160)	6,23 (6,23; 6,24)	4,89 (4,90; 4,88)
104	6,3 (6,3; 6,3; 6,3)	63,5 (61,5; 62,5; 65,5)	5,47 (5,49; 5,45)	4,61 (4,60; 4,63)
105	18,6 (18,7; 18,6; 18,6)	89,7 (88,7; 87,2; 89,7)	5,36 (5,37; 5,35)	4,64 (4,64; 4,65)
106	25,3 (25,0; 25,0; 26,0)	392,5 (395,5; 391,5; 398,5)	6,34 (6,34; 6,35)	4,38 (4,38; 4,39)

Номер почвенного образца	Содержание С, %	Содержание N			
		Нобщ., %	N-NO ₃ , мг/кг	N-NH ₄ , мг/кг	N-NO ₂ , мг/кг
101	5,87 (5,83; 5,80; 5,98)	0,23 (0,22; 0,24; 0,23)	17,14 (17,12; 17,15; 17,15)	165,5 (165,5; 165,3; 165,8)	следы
102	3,69 (3,65; 3,70; 3,72)	0,11 (0,10; 0,13; 0,10)	18,2 (18,2; 18,2; 18,3)	82,6 (82,7; 82,6; 82,6)	следы
103	5,34 (5,41; 5,31; 5,30)	0,19 (0,19; 0,19; 0,19)	14,8 (14,8; 14,8; 14,8)	134 (130,0; 135,3; 136,7)	следы
104	1,99 (1,99; 1,98; 2,00)	0,04 (0,05; 0,03; 0,04)	10,8 (10,7; 10,7; 10,9)	29,9 (29,9; 29,8; 30,0)	следы
106	5,1 (4,99; 5,0; 5,4)	0,26 (0,26; 0,26; 0,26)	12,4 (12,0; 13,2; 12,0)	184,4 (184,0; 184,1; 185,1)	следы
106	5,77 (5,80; 5,74; 5,76)	0,15 (0,16; 0,15; 0,15)	5,9 (5,9; 5,9; 5,9)	70,6 (70,6; 70,6; 70,6)	следы

Приложение 5. Количественная оценка травянистого покрова

Разрез с. Мокок Луг	Разрез с. Мокок Смешанный лес	Разрез с. Шаруи Вырубка	Разрез с. Шаруи Сосновый лес	Разрез Альпийский пояс	Разрез Субальпийски й пояс
Астранция Биберштейна	Бородавник крупный	Очанка кавказская	Вейник	Молодило кавказское	Погрмок малый
Манжетка жесткая	Кислица обыкновенн ая	Тимофеевка луговая	Овсяница восточная	Кульбаба кавказская	Кульбаба кавказская
Лютик кавказский	Вороний глаз	Погренок малый	Полевица тонкая	Колокольчик аргунский	Кокушник камарный
Козлятник лекарственный	Ясменник душистый	Нивяник обыкновенный	Кислица обыкновенн ая	Клевер седоватый	Траунштейн сфер
Горец альпийский	Купена лекарственн ая -	Клевер луговой	Герань лесная	Лядвенец кавказский	Смолевка кур
Тимофеевка луговая	Бутен лесной	Вязель пестрый	Душевка	Трясунка средняя	Клевер сходный
Василек иволистный	Примула крупная -	Герань лесная	Земляника лесная	Скабиоза кавказская	Буквица крупноцвет
Погренок малый	Папоротник мужской	Василек луговой	Черноголов ка обыкновенн ая	Вероника горечавая	Василек иволистный
Нивяник обыкновенный	Земляника лесная	Комарник кокушный	Костянка	Манжетка шелковая	Трясунка средняя
Клевер луговой	Валериана лекарственн ая	Очиток поболконский	Перловник малый	Чабрец холмовой	Бпромописис пестрый
Вязель пестрый	Купена мутовчатая -	Костянка обыкновенная	Грушанка округлая	Язвенник Буасье	Вероника горечавая
Герань лесная	Борец восточный	Куниц кавказский – пена мутовчатая	Папоротник мужской	Володушка многолиств я	Горец мясокрасный
Кульбаба кавказская	Герань нежная	Чина луговая	Лютик кавказский	Мятлик баренский	Щавель кислый
Овсяница луговая	Многоножк а	Лядвиниц кавказский	Зверобой продольный	Мятлик обыкновенн ый	Василек Фишера
Короставник горный	Фиалка лесная	Иван–чай обыкновенный	Примула крупная	Овсяница красная	Лютик кавказский
Астранция мах	Золотая розга	Лютик кавказский		Гвоздика белая	Пастернак неизв

Щавель кислый	Колокольчик скученный	Василек иволистный		Незабудка альпийская	Скабиоза кавказская
Василек луговой	Мятлик боровой	Манжетка щёлоковая		Подорожник скальный	Зверобой ясный
Малина обыкновенная	Ожика волосистая	Козлобородник луговой		Колокольчик аргунский	Манжетка шелковая
Золотая розга	Горошек балласы -	Полевица тонкая		Клевер седоватый	Полевица тонкая
Колокольчик окопниколиственный	Аконит восточный	Вейник		Астрагал горный	Трясунка альпийская
Липа кавказская -	Ежа сборная	Купена лекарственная		Овсяница наскальная	Тимофеевка луговая
Повиличка тонкая	Клевер луговой	Астранция мах		Люцерна клейкая	Смолевка
Пастернак армянский	Малина обыкновенная	Шалфей клейкий		Смолевка Рупрехта	Чабрец холмовой
Очанка кавказская		Черноголовник обыкновенный		Язвенник Буасье	Сон трава
Лядвинец кавказский		Чистец лесной		Астра альпийская	Лядвиниц
Душистый колос		Волчегодник окутанный		Сосновского пупавка	Типсориала изящная
Зверобой продолговатый		Душевка обыкновенная		Подмаренник золотой	Мытник спороносный
Вейник тростниковый		Колокольчик окопниколиственный		Девясил восточный	Очанка кавказская
Ястребинка		Папоротник мужской		Истод альпийский	Колокольчик хох
Горошек мышиный		Герань лесная		Сон-трава	Коровяк остролистный
Лабазник шестилепестный		Душица лекарственная			Тысячелистник обыкновенный
Колокольчик окопниколиственный		Бодяк окутанный			Вейник тростниковый
Кокушник комарниковый —		Валериана липолистная -			Лен зверобоелистный
Полевичка тонкая		Горошек мышиный			Незабудка альпийская
Смолевка Уолича					Пастернак армянский

Душевка обыкновенная					Овсяница Воронова
Горечавка крестообразная					Кострец пестрый
Истод альпийский					Ястребинка зонтичная
Ежа сборная					Овсец пушистый
					Овсец аджарский
					Девясил восточный
					Истод альпийский
					Язвенник Буасье
					Клевер седоватый
					Бромопсис Биберштейна -
Всего – 40	Всего – 24	Всего -35	Всего – 15	Всего – 31	Всего – 51

Приложение 6. Биомасса функциональных групп растений – разрез 101

(n = 5)*

№ п/п.	Злаки, г/м ²		Разнотравье, г/м ²		Бобовые, г/м ²		Опад, г/м ²		Всего, г/м ²	
	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Свежий	Сухой	Зеленая	Сухая
Площадка 1	100	20	240	65	60	15	30	15	430	115
Площадка 2	80	20	200	65	50	15	40	10	360	110
Площадка 3	100	15	270	70	40	10	20	10	430	105
Площадка 4	80	15	230	80	40	10	30	10	350	115
Площадка 5	90	10	260	60	40	10	30	10	390	90
Среднее значение	98±8,7	16±3,6	240±24,4	68±6,6	46±7,8	12±2,4	30±6,1	12±2,4	418±33,0	96±9,6

Приложение 7. Биомасса функциональных групп травянистой
растительности – разрез 102 (n = 5)*

№ п/п.	Злаки, г/м ²		Разнотравье, г/м ²		Бобовые, г/м ²		Опад, г/м ²		Всего, г/м ²	
	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Свежий	Сухой	Зеленая	Сухая
Площадка 1.	80	25	90	25	80	20	10	5	260	75
Площадка 2.	80	25	80	20	90	25	15	8	265	78
Площадка 3.	50	20	80	20	80	20	10	5	230	65
Площадка 4.	60	25	90	20	80	20	10	5	230	70
Площадка 5.	70	20	80	20	90	20	10	5	250	65
Ср значение	70±11,4	23±2,4	84±4,8	21±1,9	84±4,8	21±1,9	11±1,9	5,6±1,7	247±15,6	70,6±5,1

Приложение 8. Биомасса функциональных групп травянистой
растительности – разрез 103 (n = 5)*

№ п/п.	Злаки, г/м ²		Разнотравье, г/м ²		Бобовые, г/м ²		Опад, г/м ²		Всего, г/м ²	
	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Свежий	Сухой	Зеленая	Сухая
Площадка 1.	20	10	50	10	28	10	20	8	118	38
Площадка 2.	20	8	50	10	30	10	30	5	130	33
Площадка 3.	15	6	50	10	30	15	30	5	125	36
Площадка 4.	18	6	60	10	35	10	25	3	136	29
Площадка 5.	20	8	60	10	30	15	20	5	128	38
Ср значение	17±1,9	7±2,0	54±4,8	10±0	30,6±2,2	12±3,2	25±4,3	5±1,5	127,4±5,8	34,8±6,8

Приложение 9. Биомасса функциональных групп травянистой
растительности – разрез 104 (n = 5)*

№ п/п.	Злаки, г/м ²		Разнотравье, г/м ²		Бобовые, г/м ²		Опад, г/м ²		Всего, г/м ²	
	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Свежий	Сухой	Зеленая	Сухая

Площадка 1.	15	5	10	5	20	5	9	5	54	20
Площадка 2.	10	5	10	5	18	5	8	5	46	20
Площадка 3.	10	8	10	3	15	4	10	8	45	23
Площадка 4.	10	5	10	5	15	4	10	5	45	19
Площадка 5.	10	5	15	5	20	5	10	5	50	20
Ср значение	11±1,9	5,6±1,1	11±1,9	4,6±0,7	17,6±2,2	4,6±0,4	9,4±0,7	7,2±1,1	48±4,4	20,4±2,0

Приложение 10. Биомасса функциональных групп травянистой растительности – разрез 105

(n = 5)*

№ п/п.	Злаки, г/м ²		Разнотравье, г/м ²		Бобовые, г/м ²		Опад, г/м ²		Всего, г/м ²	
	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Свежий	Сухой	Зеленая	Сухая
Площадка 1.	70	20	150	40	50	15	30	10	300	85
Площадка 2.	80	20	140	30	50	20	30	10	300	80
Площадка 3.	100	30	170	40	80	20	40	15	390	105
Площадка 4.	70	20	150	45	50	18	30	10	300	93
Площадка 5.	95	30	140	40	80	15	30	10	345	95
Ср значение	83±12,2	24±4,8	150±10,7	39±4,8	62±14,4	17,6±2,2	32±3,9	11±1,9	327±35,2	91,6±8,4

Приложение 11. Биомасса функциональных групп – разрез 106 (n = 5)*

№ п/п.	Злаки, г/м ²		Разнотравье, г/м ²		Бобовые, г/м ²		Опад, г/м ²		Всего, г/м ²	
	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Зеленая	Сухая	Свежий	Сухой	Зеленая	Сухая
Площадка 1.	70	20	140	45	60	25	30	10	300	100
Площадка 2.	60	20	140	40	50	20	30	15	290	95
Площадка 3.	90	30	130	40	70	20	40	10	330	100

Площадка 4.	90	30	120	38	60	30	35	12	305	110
Площадка 5.	100	20	140	46	80	20	40	10	360	96
Ср значение	82±14,4	24±4,8	134±7,8	41,8±3,0	66±9,9	23±3,9	35±4,3	12,4±1,9	317±30,3	100,2±5,2

Приложение 12. Описание морфолого-культуральных типов бактерий и грибов

Бактерии		Грибы	
№ МКТ	описание	№ МКТ	описание
1	бежевые круглые слизистые	1	белые круглые пушистые
2	бежевые круглые слизистые морщинистые	2	желтые круглые пушистые
3	белые круглые слизистые с плотным центром	3	прозрачные, широкая круглая путинообразная колония
4	белые круглые слизистые	4	темнокоричневые круглые
5	бежевые круглые матовые пупырчатые	5	коралловые круглые пушистые
6	желточные круглые слизистые	6	белые, как вата
7	лимонные круглые слизистые		
8	розовые круглые морщинистые		
9	бежевые матовые, паутинообразная колония		
10	желточные круглые с плотным центром		
11	белые матовые морщинистые		

Приложение 13. Обилие морфолого-культуральных типов грибов

№ МКТ	обилие мкт, %					
	образец 101	образец 102	образец 103	образец 104	образец 105	образец 106
1	0	0	0	90,4	98,0	60,0
2	0	0	0	0	2,0	0
3	0	0	0	9,5	0	13,3
4	0	0	0	0	0	6,6
5	0	0	0	0	0	6,6
6	0	0	0	0	0	13,3

Приложение 14. Обилие морфолого-культуральных типов бактерий

№ МКТ	обилие мкт, %
-------	---------------

	образец 101	образец 102	образец 103	образец 104	образец 105	образец 106
1	18,6	80	75	33,3	45,5	26,8
2	0	0	12,5	22,2	0	0
3	0	0	0	22,2	0	0
4	0	0	0	11,1	0	9,7
5	0	0	0	11,1	27,3	51,2
6	0	0	0	0	0	7,3
7	0	0	0	0	9,1	2,5
8	0	0	0	0	0	2,5
9	6	0	0	0	18,1	0
10	0	18	0	0	0	0
11	75,4	2	12,5	0	0	0

Приложение 15. Частота встречаемости морфолого-культуральных типов грибов

№ МКТ	обилие мкт, %					
	образец 101	образец 102	образец 103	образец 104	образец 105	образец 106
1	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
2	0	0	100,0	0	100,0	0
3	66,6	0	0	66,6	0	66,6
4	0	33,3	0	0	0	33,3
5	0	33,3	0	0	0	33,3
6	33,3	0	0	0	0	66,6

Приложение 16. Частота встречаемости морфолого-культуральных типов бактерий

№ МКТ	обилие мкт, %					
	образец 101	образец 102	образец 103	образец 104	образец 105	образец 106
1	100,0	66,6	66,6	33,3	100,0	100,0
2	0	66	0	66,6	0	0
3	0	0	0	33,3	0	0
4	0	0	0	33,3	0	66,6
5	0	0	0	33,3	100,0	100,0
6	0	0	0	0	0	66,6
7	0	0	0	0	33,3	33,3
8	0	0	0	0	0	33,3
9	100,0	0	0	0	33,3	0
10	0	0	66,6	0	0	0
11	100,0	33,3	33,3	0	0	0

Приложение 17. Разнообразие бактерий и грибов в почвах Дидойской
депрессии

Образец разреза	Глубина взятия, см.	Количество бактерий	МКТ	Количество грибов	МКТ
101	0-7	2		3	
102	0-7	3		3	
103	0-10	3		2	
104	3-9	5		2	
105	0-13	4		2	
106	0-10	6		5	