



Bibliography

1. Vladimirov V.V., Yarigina Z.N. The city and the landscape. - M.: Publishing house "Idea", 1986. – P.240
2. Gorchakovskii P.L. Trends of anthropogenic changes in vegetation of the Earth // Botanical Journal, - 1979. - V. 64. - № 12. - P. 1697-1714.
3. Gorishkina T.K. Plants in the city - L.: Publishing House "Leningrad". , 1991.- P.152.

УДК 582.751(479)

ДИНАМИКА РАЗВЕРТЫВАНИЯ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ ГЕРАНИЕВО-КОПЕЕЧНИКОВЫХ ЛУГОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА⁴

© 2012 М.А. Эркенова

кафедры естествознания и методики его преподавания
Карачаево-Черкесского государственного университета им.У.Д. Алиева

Динамика отмирания листьев исследована у восемнадцати видов травянистых растений гераниево-копеечниковых лугов в Тебердинском заповеднике.

Длительность отмирания отдельных листьев летнезеленых растений гераниево-копеечниковых лугов составляет в среднем от 9,6 до 11,8 дней. Листья летней генерации у летне-зимнезеленых растений отмирают от 10,2 дней (*Luzula multiflora*) до 14,3 дней (*Carex atrata*), в то время как листья, уходящие в зиму зелеными отмирают в течение нескольких месяцев. У *Rhododendron caucasicum* часть листьев отмирала в среднем за 14,9 дней, а листья, отмирающие в течение нескольких сезонов – в течение 10 месяцев.

Dynamics of dying leaves investigated the eighteen species of herbaceous plants geranium-kopeechnikovy meadows in the Teberdinsky reserve.

The duration of the withering away of the individual leaves of summer-green plants geranium-kopeechnikovy meadows is on average from 9.6 to 11.8 days. Leaves of summer generation in the summer-winter-green plants die off from 10.2 days (*Luzula multiflora*) to 14.3 days (*Carex atrata*), while the leaves, leaving the winter green die within a few months. The *Rhododendron caucasicum* part of the leaves died out in the average for the 14.9 days, and the leaves, dying for several seasons - within 10 months.

Ключевые слова: Северо-западный Кавказ, гераниево-копеечниковые луга, отмирание листьев, листья зимней генерации, листья летней генерации, фенология.

Keywords: North-West Caucasus, geranium-kopeechnikovy meadows, the withering away of the leaves, the leaves of winter generation, leaves of summer generation, phenology.

Изучение биологии альпийских растений всегда представляло большой интерес для исследователей. Этот интерес объясняется тем, что наблюдения над растениями в специфических условиях высокогорий (низкая температура воздуха, краткость вегетационного периода, заторможенность биологического круговорота) дают богатый сравнительный материал, который важен для познания адаптаций растений и необходим для углубленного понимания биологических закономерностей, определяющих рост и развитие растений. Изучение этих процессов, а также характера побегообразования и интенсивности процессов отмирания, необходимо для познания жизненной формы растений и определения степени влияния условий среды на ее формирование [1]. Данные о сезонности развития растений позволяет выявить общие закономерности накопления растительной массы, структурные и функциональные особенности растительных сообществ, а также разработать научные основы охраны и рационального использования растительного покрова.

Альпийские экосистемы являются удобным объектом исследований, так как в высокогорных условиях влияние абиотических факторов среды, в том числе и климата, проявляется наиболее рельефно [2]. Так, изменение длины вегетационного периода вследствие повышения температур, увеличение поступления в почву азота – всё это может повлиять на растительность высокогорий, в частности, вызвать миграцию растений с меньших высот и внедрение этих видов в существующие фитоценозы [3]. Изменение структуры высокогорных фи-

⁴ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ проект № 11-04-01215а



тоценозов может привести к изменению продуктивности, что повлияет на хозяйственную деятельность человека, издавна использующего высокогорья как пастбища домашнего скота. Однако многие аспекты биологии альпийских растений Кавказа остаются малоисследованными.

Детальные оценки длительности разворачивания листьев различных видов сосудистых растений немногочисленны [4], а для растений северо-западного Кавказа нам неизвестны, поэтому **целью нашей работы** было изучить особенности ритмики разворачивания как отдельных листьев растений, так и продолжительность этих процессов на примере растений гераниево-копеечниковых лугов.

Объекты исследования

Объектами исследования служили виды растений гераниево-копеечниковых лугов - высокопродуктивные разнотравные сообщества с доминированием герани голостебельной (*Geranium gymnocaulon*) и копеечника кавказского (*Hedysarum caucasicum*) (номенклатура сосудистых растений приводится по Ф.М.Воробьевой и В.Г.Онипченко) [5].

Эти фитоценозы занимают нижние части склонов и небольшие западины со значительной аккумуляцией снега (2-3 м). Снег сходит в конце июня или начале июля, вегетационный сезон продолжается 2,5-3 месяца [6]. Почвы гераниево-копеечниковых лугов характеризуются самым мощным почвенным профилем по сравнению с другими альпийскими сообществами [7]. Условия здесь наиболее благоприятны для жизнедеятельности растений, поэтому отмечена самая высокая продукция фитоценозов и потенциальная интенсивность микробиологических процессов.

Исследование проводили на высокогорном альпийском стационаре МГУ в Тебердинском государственном биосферном заповеднике, на северо-восточном отроге г. Малая Хатипара, высота 2750-2800 над ур.м.

Методика исследования

Для наблюдения было выбрано 18 видов растений гераниево-копеечниковых лугов (*Agrostis vinealis*, *Anthemis cretica*, *Carex atrata*, *Carum meifolium*, *Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca brunnescens*, *Geranium gymnocaulon*, *Hedysarum caucasicum*, *Luzula multiflora*, *Matricaria caucasica*, *Pedicularis condensata*, *Phleum alpinum*, *Pulsatilla aurea*, *Rhododendron caucasicum*, *Rumex alpestris*, *Senecio taraxacifolius*, *Solidago virgaurea*).

Для каждого изучаемого вида было взято по 12 растений, каждое из которых было помечено. Наблюдения проведены над всеми листьями отмеченных растений. Состояние каждого листа оценивали по его внешнему виду, было выделено 4 группы листьев на основании их состояния: 1) разворачивающиеся (не достигшие половины длины взрослого (зеленого) листа); 2) вегетирующие; 3) желтеющие (частично желтые); 4) пожелтевшие и отмершие (с бурой или серой окраской).

На выбранных побегах производили подсчет листьев с учетом их состояния. Для этого на растения ставили метку и отмечали число листьев, находившихся в различном состоянии. В качестве метки использовали проволочное кольцо, надетое на лист в случае достаточно крупных листьев, или между листьев в случае, когда этот вариант был удобнее. Осмотр листьев производили через каждые 5-7 дней. Таким образом, для каждого побега при описании отмечали число листьев, их состояние, ход разворачивания и отмирания.

Обработка данных была проведена в программе Microsoft Excel. Для математической обработки даты наблюдений переводили в числа, отсчитываемые с 1 января, например: 23 июня – это 174 день [8].

Дата начала разворачивания листа была рассчитана по следующей формуле:

где $D_{н.р.}$ – дата начала разворачивания; D_n – дата последнего наблюдения, когда на растении этот лист не был отмечен; D_p – дата первого наблюдения с появившимся разворачивающимся листом.

Дата конца разворачивания листа рассчитывалась по формуле:

$$D_{н.р.} = \frac{D_n + D_p}{2},$$

где D_p – дата последнего наблюдения листа в стадии разворачивания;

D_n – дата первого наблюдения листа в вегетирующем состоянии.

Длительность разворачивания листа – это время, когда конкретный лист находится в разворачивающемся состоянии.

где $D_{к.р.}$ – дата конца разворачивания; $D_{н.р.}$ – дата начала разворачивания.

Период разворачивания листьев на побегах, какого – либо вида – это период, в течение которого на растении есть разворачивающиеся (хотя бы один) листья. Его длительность рассчитывается как разность между

$$Длит.развер.листа = D_{к.р.} - D_{н.р.};$$

сроком конца разворачивания последнего листа и началом разворачиванием первого.

$$P_{разверт.} = D_{к.р.} - D_{н.р.};$$



Длительность разворачивания были рассчитаны для индивидуальных листьев, затем получены средние значения для всех исследованных листьев данного вида.

Результаты исследования

По типу перезимовки листьев [9] среди исследуемых 18 видов растений гераниево-копеечниковых лугов 13 видов относятся к летнезеленым (все листья отмирают осенью и не перезимовывают под снегом) и 4 вида - к факультативно летне-зимнезеленым, которые имеют несколько генераций листьев в бесснежный период года, листья последней генерации сохраняются под снегом до следующего вегетационного периода, и 1 вид (*Rhododendron caucasicum*) – к вечнозеленым.

Все летнезеленые растения начинают разворачивать листья во второй половине июня, вслед за сходом снега.

Пик разворачивания листьев в начале июля отмечен у *Carum meifolium*, *Pedicularis condensata*, *Geranium gymnocaulon*, *Senecio taraxacifolius* и *Hedysarum caucasicum* (табл. 1). В первой половине июля разворачивались листья и у остальных летнезеленых видов (*Anthemis cretica*, *Chamaenerion angustifolium*, *Matricaria caucasica*, *Phleum alpinum*, *Pulsatilla aurea*, *Rumex alpestris*). Самое позднее начало разворачивания (среднее значение) среди летнезеленых видов отмечено у *Agrostis vinealis* и *Solidago virgaurea* (вторая половина июля).

Таблица 1.

Сроки разворачивания листьев растений гераниево-копеечниковых лугов за 3 года наблюдений (число, месяц, п- число наблюдений ЛГ – листья летней генерации, ЗГ – листья зимней генерации, в скобках перед самое раннее появление первых листьев, после – крайний срок разворачивания листьев, без скобок среднее значение (пик разворачивания))

Вид	год	п	Сроки разворачивания листьев		Среднее за 3 года		
			начало	конец	начало	конец	
<i>AGROSTIS VINEALIS</i>	2004	73	(22.06)	16.07 – 30.07 (30.09)	(25.06)	18.07 – 27.07 (16.09)	
	2005	50	(29.06)	13.07 – 21.07 (10.09)			
	2006	78	(23.06)	23.07 – 27.07 (09.09)			
<i>Anthemis cretica</i>	2004	57	(22.06)	05.07 – 17.07 (30.08)	(22.06)	11.07 – 20.07 (06.09)	
	2005	99	(21.06)	06.07 – 15.07 (10.09)			
	2006	87	(24.06)	20.07 – 27.07 (10.09)			
<i>Carex atrata</i>	ЛГ	2004	95	(22.06)	11.07 – 27.07 (30.08)	(25.06)	09.07 – 20.07 (18.08)
		2005	56	(29.06)	11.07 – 17.07 (09.08)		
		2006	74	(24.06)	05.07 – 15.07 (16.08)		
	ЗГ	2004	24	(15.07)	29.08 – 13.09 (29.09)	(11.07)	14.08 – 27.08 (20.09)
		2005	33	(08.07)	06.08 – 14.08 (07.09)		
		2006	50	(09.07)	13.08 – 28.08 (24.09)		
<i>Carum meifolium</i>	2004	31	(24.06)	30.06 – 21.07 (03.08)	(25.06)	02.07 – 16.07 (09.08)	
	2005	25	(29.06)	04.07 – 13.07 (26.07)			
	2006	35	(24.06)	02.07 – 14.07 (30.08)			
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	2004	429	(22.06)	19.07 – 30.07 (29.08)	(22.06)	14.07 – 28.07 (04.09)	
	2005	614	(21.06)	12.07 – 25.07 (29.08)			
	2006	576	(23.06)	12.07 – 30.07 (10.09)			
<i>Deschampsia flexuosa</i>	ЛГ	2004	40	(22.06)	03.07 – 22.07 (21.08)	(25.06)	08.07 – 19.07 (23.08)
		2005	41	(29.06)	12.07 – 16.07 (18.08)		
		2006	38	(23.06)	09.07 – 11.07 (30.08)		
	ЗГ	2004	17	(03.07)	11.08 – 22.08 (12.09)	(09.07)	13.08 – 23.08 (08.09)
		2005	22	(20.07)	20.08 – 30.08 (02.09)		
		2006	15	(03.07)	07.08 – 15.08 (10.09)		



<i>Festuca brunnescens</i>	ЛГ	2004 2005 2006	41 28 35	(22.06) 08.07 – 23.07 (30.08) (29.06) 07.07 – 10.07 (26.07) (24.06) 28.06 – 10.07 (15.08)	(25.06) 04.07 – 16.07 (13.08)
	ЗГ	2004 2005 2006	17 25 23	(03.07) 15.08 – 29.08 (29.09) (08.07) 08.08 – 16.08 (20.09) (15.07) 14.08 – 24.08 (24.09)	(09.07) 11.08 – 22.08 (24.09)
<i>Geranium gymnocaulon</i>		2004 2005 2006	73 75 47	(22.06) 30.06 – 18.07 (14.08) (21.06) 04.07 – 13.07 (29.08) (24.06) 07.07 – 18.07 (22.08)	(22.06) 03.07 – 16.07 (22.08)
<i>Hedysarum caucasicum</i>		2004 2005 2006	32 65 36	(22.06) 05.07 – 16.07 (14.08) (21.06) 02.07 – 11.07 (02.08) (24.06) 04.07 – 13.07 (29.07)	(22.06) 03.07 – 12.07 (15.08)
Вид		год	n	Сроки разворачивания листьев	
				начало	конец
<i>Luzula multiflora</i>	ЛГ	2004 2005 2006	63 50 72	(22.06) 03.07 – 16.07 (30.08) (29.06) 09.07 – 13.07 (02.08) (24.06) 08.07 – 17.07 (22.08)	(25.06) 06.07 – 16.07 (18.08)
	ЗГ	2004 2005 2006	6 15 28	(03.07) 03.08 – 18.08 (29.09) (08.07) 04.08 – 12.08 (07.09) (03.07) 20.08 – 02.09 (24.09)	(05.07) 13.08 – 25.08 (20.09)
<i>Matricaria caucasica</i>		2004 2005 2006	155 97 68	(22.06) 08.07 – 20.07 (11.09) (21.06) 07.07 – 16.07 (10.09) (24.06) 15.07 – 20.07 (30.08)	(23.06) 09.07 – 19.07 (07.09)
<i>Pedicularis condensata</i>		2004 2005 2006	41 70 35	(22.06) 02.07 – 10.07 (03.08) (21.06) 28.06 – 07.07 (26.07) (24.06) 08.07 – 17.07 (07.08)	(22.06) 02.07 – 10.07 (02.08)
<i>Phleum alpinum</i>		2004 2005 2006	115 73 78	(22.06) 17.07 – 01.08 (29.09) (21.06) 13.07 – 23.07 (09.09) (24.06) 12.07 – 17.07 (30.08)	(22.06) 13.07 – 25.07 (12.09)
<i>Pulsatilla aurea</i>		2004 2005 2006	40 42 43	(22.06) 07.07 – 19.07 (14.08) (29.06) 07.07 – 15.07 (09.08) (24.06) 08.07 – 17.07 (10.09)	(25.06) 07.07 – 17.07 (21.08)
<i>Rhododendron caucasicum</i>		2004 2005 2006	62 65 64	(15.07) 19.07 – 01.08 (31.08) (08.07) 11.07 – 24.07 (09.08) (15.07) 23.07 – 10.08 (22.08)	(12.07) 17.07 – 03.08 (20.08)
<i>Rumex alpestris</i>		2004 2005 2006	67 67 63	(22.06) 17.07 – 31.07 (11.09) (21.06) 08.07 – 17.07 (10.09) (24.06) 11.07 – 23.07 (10.09)	(22.06) 12.07 – 24.07 (10.09)
<i>Senecio taraxacifolius</i>		2004 2005 2006	36 43 64	(22.06) 01.07 – 18.07 (14.08) (29.06) 08.07 – 16.07 (02.08) (24.06) 01.07 – 10.07 (22.08)	(25.06) 03.07 – 14.07 (13.08)
<i>Solidago virgaurea</i>		2004 2005 2006	65 94 124	(22.06) 11.07 – 24.07 (12.09) (29.06) 12.07 – 20.07 (18.08) (24.06) 23.07 – 31.07 (10.09)	(25.06) 16.07 – 26.07 (03.09)

На гераниево-копеечниковых лугах у летне-зимнезеленых растений мы наблюдали две генерации листьев. Самое раннее начало разворачивания первых листьев летней генерации было отмечено в конце июня. В первой декаде июля отмечено массовое разворачивание листьев летней генерации у *Festuca brunnescens*, *Carex atrata*, *Deschampsia flexuosa* и *Luzula multiflora*. Листья зимней генерации начали формироваться в первой половине июля, пик разворачивания пришелся на середину августа.

В первой половине июля начали разворачиваться листья у *Rhododendron caucasicum*. Средняя дата окончания разворачивания новых листьев – начало августа, хотя этот процесс мог продолжаться и до второй половины августа.

В начале июля у летнезеленых растений первыми прекращали разворачивать новые листья *Hedysarum caucasicum* и *Pedicularis condensata*. Ряд видов образует листья до второй половины августа. В то же время у некоторых видов (*Agrostis vinealis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Phleum alpinum*, *Rumex alpestris*, *Solidago*



virgaurea) новые листья продолжали разворачиваться до середины сентября.

У летне-зимнезеленых растений листья летней генерации заканчивали разворачиваться в первой половине июля (*Festuca brunnescens*, *Luzula multiflora*) и чуть позже у *Carex atrata* и *Deschampsia flexuosa*. Крайний срок разворачивания листьев – до начала второй половины августа.

Листья зимней генерации большинства видов заканчивают разворачивание во второй половине августа. У *Deschampsia flexuosa* новые листья разворачивались до начала сентября, а у *Carex atrata*, *Festuca brunnescens* и *Luzula multiflora* продолжали разворачиваться до второй декады сентября.

Таким образом, на гераниево-копеечниковых лугах несмотря на большую длительность вегетационного периода, сроки разворачивания листьев летней генерации и зимней генерации перекрываются: внутри одной популяции могут находиться растения как и с формирующимися листьями летней генерации, так и зимней генерации.

Разворачивание отдельного листа у летнезеленых растений быстрее всего происходило у *Senecio taraxacifolius* и *Pulsatilla aurea* (в среднем за 9,6 дня), *Agrostis vinealis* (10,2 дня) и *Pedicularis condensata* (10,6 дня) (табл. 2). Для большинства видов длительность разворачивания отдельного листа составляла в среднем 11-13 дней. Дольше всех разворачивались листья *Chamaenerion angustifolium* (16 дней), который характерен для более теплых нижних поясов гор и равнин.

Таблица 2.

Длительность разворачивания листа (среднее значение, дни) гераниево-копеечниковых лугов за 2004-2006 гг. (n - число наблюдений, X – среднее значение, m – ошибка среднего, ЛГ - листья летней генерации, ЗГ – листья зимней генерации, Ср. взвеш. – средневзвешенные по генерациям листьев, Общ.ср.- общее среднее для всех листьев летне-зимнезеленых растений)

Вид	Длительность разворачивания листа										Ср. взвеш. ш.	Общ.ср.
	2004 год			2005 год			2006 год					
	n	X	m	n	X	m	n	X	m			
<i>Agrostis vinealis</i>	73	14,0	0,1	50	8,2	0,4	78	8,0	0,2	10,2		
<i>Anthemis cretica</i>	57	22,5	7,4	78	7,9	0,3	87	10,1	0,4	12,5		
<i>Carex atrata</i>	ЛГ	95	15,7	0,6	56	8,4	0,3	74	10,1	0,4	12,0	12,5
	ЗГ	24	15,5	1,2	33	8,5	0,3	50	14,6	0,7	13,0	
<i>Carum meifolium</i>	31	18,9	0,1	25	9,6	0,7	35	12,5	0,7	13,8		
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	429	19,9	0,1	614	12,0	0,1	567	17,8	0,2	16,1		
<i>Deschampsia flexuosa</i>	ЛГ	40	18,3	0,9	32	8,8	0,6	21	10,6	0,8	12,8	11,6
	ЗГ	17	11,0	0,9	18	10,0	0,5	15	10,2	0,9	10,4	
<i>Festuca brunnescens</i>	ЛГ	41	14,8	0,9	18	7,4	0,4	36	9,8	0,6	11,5	11,2
	ЗГ	17	13,9	1,4	25	9,0	0,8	23	10,2	0,7	11,0	
<i>Geranium gymnocaulon</i>	73	18,0	0,9	66	8,9	0,4	47	11,2	0,7	13,0		
<i>Hedysarum caucasicum</i>	32	17,8	1,2	65	8,6	0,5	36	9,6	0,5	11,0		
<i>Luzula multiflora</i>	ЛГ	63	13,4	0,6	50	8,2	0,5	72	9,3	0,4	10,6	11,3
	ЗГ	6	15,4	2,5	15	8,9	0,6	28	13,1	0,9	12,0	
<i>Matricaria caucasica</i>	155	12,9	1,7	97	9,7	0,4	69	10,2	0,4	11,3		
<i>Pedicularis condensata</i>	41	14,7	0,1	70	9,1	0,4	35	9,2	0,5	10,6		
<i>Phleum alpinum</i>	115	14,4	0,5	73	9,8	0,5	78	9,1	0,3	11,5		



<i>Pulsatilla aurea</i>	40	12,3	1,3	42	7,8	0,3	43	9,1	0,6	9,6
<i>Rhododendron caucasicum</i>	62	19,9	0,2	65	13,7	0,4	64	19,4	0,9	17,6
<i>Rumex alpestris</i>	67	13,9	1,3	57	9,6	0,4	63	12,8	0,6	12,2
<i>Senecio taraxacifolius</i>	36	10,7	0,1	43	7,9	0,5	64	8,9	0,5	9,5
<i>Solidago virgaurea</i>	65	17,9	0,2	94	8,0	0,3	124	9,9	0,3	11,1

Развертывания листьев летней генерации у летне-зимнезеленых растений составляет в среднем у *Luzula multiflora* 10,6 дней, у *Festuca brunnescens* – 11,5, у *Carex atrata* и *Deschampsia flexuosa* 12,0 и 12,8 дней соответственно.

У этой группы растений листья зимней генерации развертываются дольше у *Carex atrata* (в среднем за 13 дней), у *Deschampsia flexuosa* (за 10,4 дней), у *Festuca brunnescens* и *Luzula multiflora* – 11,0 и 12,0 дней соответственно. У *Rhododendron caucasicum* листья развертывались в среднем 17,6 дней.

Заключение

1. Большая часть видов растений гераниево-копеечниковых лугов (тринадцать из восемнадцати исследованных) может быть отнесена к летнезеленым растениям, 4 вида к факультативно-летне-зимнезеленым (эти растения несут зеленую листву в течение всего года и развивают две генерации листьев, сменяющие друг друга в течение вегетационного периода) и 1 вид (*Rhododendron caucasicum*) к вечнозеленым.

2. Все летнезеленые растения гераниево-копеечниковых лугов начинают развертывать листья во второй половине июня, вслед за сходом снега. Самое раннее начало развертывания первых листьев летней генерации у летне-зимнезеленых листьев было отмечено в конце июня. Листья зимней генерации начали формироваться в первой половине июля, пик развертывания пришелся на середину августа.

3. Отдельные листья у летнезеленых растений гераниево-копеечниковых лугов развертываются в среднем от 9,6 до 16 дней, в то время как у летне-зимнезеленых растений длительность развертывания листьев летней генерации от 10,6 до 12,8 дней, зимней генерации – от 10,4 до 12,0 дней. У *Rhododendron caucasicum* листья развертывались в среднем 17,6 дней.

Библиографический список

1. Стешенко А.П. Основные морфолого-биологические особенности растений высокогорий Памира // Проблемы ботаники, вып. VII. Вопросы биологии и физиологии растений в условиях высокогорий. – М.-Л.: Наука, 1965. – С. 111-115.
2. Павлов В.Н., Онипченко В.Г., Салпагаров Д.С., Поливанова Н.Н., Макаров М.И. Итоги комплексных исследований высокогорных экосистем Тебердинского заповедника // Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав, структура и экспериментальный анализ механизмов организации. Отв. ред. В.Н. Павлов. (Тр. / Теберд. гос. биосферн. заповедник, вып. 15) – М.: б.и., 1999. – С. 9 – 13.
3. Körner C. Alpine plant life. – Berlin : Springer, 1999. – 343 p.
4. Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2nd ed. Berlin. – Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. – 344 p.
5. Воробьева Ф.М., Онипченко В.Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) / Под ред. И.А. Губанова // Флора и фауна заповедников. Вып. 99. – М.: б.и., 2001. – 100 с.
6. Onipchenko V.G., Rabortnova M.V. Natural "gaps" in alpine meadows and plant population strategies // Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus / Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, in Zürich. Onipchenko V.G., Blinnikov M.S. (eds.). Zürich, 1994. – P. 83-88.
7. Гришина Л.А., Онипченко В.Г., Макаров М.И., Ванясин В.А. Изменчивость свойств горно-луговых альпийских почв северо-западного Кавказа в различных экологических условиях // Почвоведение, 1993. - №3. – С. 5-12.
8. Шнелле Ф. Фенология растений. – Л., 1961. – 259 с.
9. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карлухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие. – М.: 2005. – 256 с.



Bibliography

1. Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2nd ed. Berlin. – Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. – P. 344
2. Vorobyova F.M., Onipchenko V.G. Vascular plants of the Teberdinsky reserve (an annotated list of species) / Ed. by. I.A. Gubanova // Flora and fauna of nature reserves. Vol. 99. - M. 2001. – P.100.
3. Shelle F. Phenology of plants. - L., 1961. – P. 259.
4. Voskanyan V.E. On some biological features of plants of the upper part of the Alpine belt of the mountain Aragats // Botanical journal, 1966. - V. 51. - № 2. - P. 257-265.
5. Nakhuzrshvilli G.Sh., Gamzelmidze Z.G. The life of the plants in extreme conditions of high mountains (on the example of the Central Caucasus). - L.: Science, 1984. – P.124.
6. Rorison I.H. Plant growth in response to variations in temperature: field and laboratory studies // Plant and their atmospheric environment / Grace J., Ford E.D. & Jarvis P.G. (eds.) – Oxford e.a.: Blackwell SP, 1981. – P. 313-332.
7. Stoutjesdijk Ph., Barkman T.T. Microclimate, vegetation and fauna. - Knivsta: Opulus Press, 1992. - 216 p.
8. Alonso I., Hartley S.E. Effects of nutrient supply, light availability and herbivory on the growth of heather and three competing grass species // Plant Ecology, 1998. - V. 137. - № 2. - P. 203-212.
9. Kudo G. Effects of snow free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches // Arctic and alpine research, 1991. – V. 24. - № 4.– P. 436-443.