



ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.142

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВСХОЖЕСТИ ПОГРЕБЕННЫХ СЕМЯН АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ

© 2011 **Аджиев Р.К., Онопченко В.Г.¹**

¹Московский государственный университет им. М.А. Ломоносова,
Тебердинский государственный природный биосферный заповедник

Эксперимент с погребением семян 28 видов альпийских растений проведен на Северо-Западном Кавказе. Изучена всхожесть свежесобранных семян, всхожесть семян после зимнего хранения на поверхности почвы и всхожесть погребенных в почву на 1, 2, 3 и 5 лет семян. Всхожесть снижалась с увеличением срока погребения. После 5 лет погребения проросли семена только двух видов – (*Leontodon hispidus*, *Senecio aurantiacus*).

Seed storage experiment was carried out for 28 alpine species in Northwest Caucasus. We tested seed germinability for fresh collected seeds, winter storage on soil surface and soil burial treatment (1, 2, 3 and 5 years). Most of the species showed higher germinability after one winter storage on soil surface. Germinability of burial seeds decreased from one to five year storage. Only two species (*Leontodon hispidus*, *Senecio aurantiacus*) germinated after 5 years burial in soils.

Ключевые слова: альпийские растения, всхожесть семян, погребение семян в почву, многолетний эксперимент, семенные банки, северо-западный Кавказ.

Keywords: alpine plants, germinability, soil seed burial, longterm experiment, soil seed banks, the Northwest Caucasus.

Введение. Важную роль в поддержании устойчивости популяций высокогорных растений имеет семенное возобновление, поскольку около трети видов, образующих альпийские фитоценозы Кавказа практически не способны к клональному росту и вегетативному размножению [1-3]. Поэтому устойчивое существование этих видов в составе растительных сообществ в значительной степени зависит от успешного семенного возобновления. Для изучения длительности сохранения жизнеспособности семян, используют метод искусственного погребения. Показано, что погребение семян в почву увеличивает длительность сохранения их жизнеспособности [4], однако, важнейшим фактором гибели семян в почве выступает их поражение фитопатогенными грибами [5-7].

Проведено значительное число опытов с погребением семян. Из них наиболее интересны эксперименты исследователей W.J. Beal и Duvel [8, 9]. В экспериментах W.J. Beal из 20 видов через 80 лет 3 вида сохранили всхожие семена (*Oenotera* sp., *Rumex crispus*, *Verbascum blattaria*), а через 120 лет – проросли семена *Verbascum blattaria*, единственный проросток для *Malva rotundifolia* [10]. В опытах Дювеля (Duvel) из 107 исследуемых видов через 20 лет всхожие семена имел 51 вид, а через 39 лет – 39 видов. В основном все виды, изученные в этих экспериментах, относятся к возделываемым в культуре и полевым сорнякам.

В опытах с погребением семян 28 видов *Vaccinium*, продолжавшимся в течение 17 лет, среднее время жизни семян в почве составило 8,65 лет, а у пяти видов – не менее 15-17 лет [11]. Для видов семейства Сурегасеае максимальное время сохранения жизнеспособности варьирует от 10 до 295 лет, хотя некоторые виды не сохраняются более 3 лет [12].

По длительности сохранения жизнеспособности семян в почве К. Thompson и J.P. Grime (1979) предложили различать 4 типа семенных банков: I – временный банк с осенним прорастанием семян, II – временный банк с весенним прорастанием семян (в первых двух типах семена сохраняют всхожесть менее 1 года), III – кратковременный устойчивый семенной банк (семена сохраняют всхожесть до 5 лет), IV – долговременный устойчивый семенной банк (семена сохраняют всхожесть более 5 лет). Длительность сохранения жизнеспособности семян альпийских видов растений изучена недостаточно. Немногочисленные данные по значительным размерам семенных банков почв высокогорных сообществ [13-19] свидетельствуют о возможности образова-



ния многими видами устойчивых семенных банков. По данным С. Körner (1999), в целом для альпийских растений характерно: 1) отсутствие или незначительное прорастание в текущий сезон (до зимы), 2) высокая всхожесть после зимнего покоя (стратификации), 3) очень быстрое начало прорастания после схода снега, 4) значительные временные промежутки для прорастания в течение сезона. В нашей работе мы поставили цель исследовать всхожесть свежесобранных и погребенных семян альпийских растений Кавказа, т.к. эти показатели в условиях, максимально приближенным к естественным, мало исследованы.

Район исследования расположен на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника, в Карачаево-Черкесской республике. Участки высокогорного стационара располагаются на северо-восточных отрогах г. Малая Хатипара на высоте 2750 м н.у.м.

В качестве **объектов исследования** были выбраны 28 видов альпийских растений, произрастающих в трех сообществах, резко различающихся по экологическим особенностям, – альпийские лишайниковые пустоши (АЛП) (12 видов) – низкопродуктивные сообщества (*Pediculari comosae* – *Eritrichietum caucasici*, Minaeva & Onipchenko, 2002) с доминированием кустистых лишайников (главным образом *Cetraria islandica*), приуроченные к наветренным гребням и склонам гор. Пестроовсянищевые луга (ПЛ) (*Viola altaicae* – *Festucetum variae*, Rabotnova & Onipchenko, 2002) (10 видов) – сообщества с доминированием плотнодерновинных злаков (преимущественно *Festuca varia*). Эти сообщества отличаются высоким флористическим богатством. Мощность снежного покрова зимой 0,5-1,5 м, снег сходит в начале июня. Альпийские ковры (АК) (*Hyalopoo ponticae* – *Pedicularietum nordmanniana*, Rabotnova & Onipchenko) (6 видов) – низкопродуктивные хионофитные сообщества западин и днищ цирков с обильным снегонакоплением зимой (5 м и более), в которых доминируют виды шпалерного и розеточного разнотравья (*Sibbaldia procumbens*, *Taraxacum stevenii*). Вегетационный период около 2 месяцев, снег сходит в конце июля – начале августа [13]. Латинские названия растений приведены по "Флоре Тебердинского заповедника" [20].

Методика исследования. Сбор семян альпийских растений проводили с середины августа до второй половины сентября и собирали только созревшие семена после начала их осыпания. В случае легкого отделения семян от плодовых оболочек семена освобождали от них, в других случаях односемянные плоды проращивали без отделения покровов (*Anemone speciosa*, *Ranunculus oreophilus* и др.). Для опыта отбирали визуально не поврежденные, полноценные семена.

Эксперимент проводили в трех вариантах для оценки: 1) всхожести свежесобранных семян, 2) всхожести семян после зимовки на поверхности почвы, 3) всхожести погребенных в почву семян после 1, 2, 3 и 5-ти лет погребения. Свежесобранные семена разбирали и высевали не позднее 10 дней после сбора. При проращивании свежесобранных семян так же как и семян после зимовки на поверхности почвы, их смешивали с небольшим объемом почвы (20-40 г) из соответствующего сообщества, увлажняли и помещали в чашки Петри. Для закладки у поверхности почвы семена, в сетчатых мешочках из капрона (размер ячеек 0,5×0,5 мм) помещали затем в матерчатый мешочек, который оставляли на поверхности почвы на осенне-зимний период.

В варианте с погребением семена равномерно перемешивали с увлажненной почвой из соответствующего сообщества (100 семян на 20-40 г почвы в зависимости от размеров семян) и помещали в сетчатые мешочки из капрона (размер ячеек 0,5×0,5 мм). Почву предварительно просеивали через сито с диаметром отверстий 0,5 см. Мешочки были помещены в пластиковые емкости на глубину 8-10 см (рис. 1). Емкости снизу имели отверстия и слой гравия для обеспечения дренажа, сверху оставаясь открытыми. Они были заполнены почвой и закопаны таким образом, чтобы их верхняя кромка находилась на одном уровне с поверхностью почвы. Емкости были помещены в тех же сообществах, откуда происходили семена растений исследуемых видов, т.е. испытывали сходные с естественным температурный режим и длительность покрытия снегом. Проращивали погребенные семена весной сразу же после схода снежного покрова. Для этого почву из каждого мешочка помещали в отдельную чашку Петри.

Во всех вариантах опыта всхожесть семян определяли в трехкратной повторности по 100 семян в условиях, приближенных к естественным (в чашках Петри на тонком слое почвы из соответствующего сообщества, при периодическом воздействии прямых солнечных лучей). Длительность проращивания – 30 суток. Проращивание осуществляли в низкогорных условиях (абс. высота 850 м) на открытом воздухе с защитой от перегрева и заноса посторонних семян. Эксперимент проведен в период с 2005 по 2010 годы.

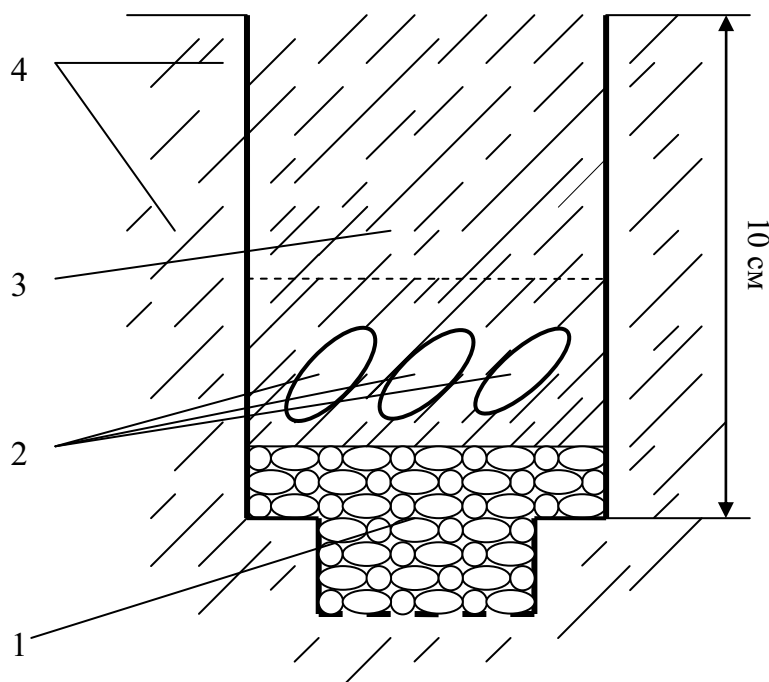


Рис. 1. Схематический разрез фляжки.
1 – слой гравия (дренаж), 2 – мешочки с семенами,
3 – уплотненная почва, 4 – верхний горизонт почвы

Результаты и обсуждение. В варианте с проращиванием **свежесобранных семян** средняя всхожесть составила 18%, все изученные виды можно разделить на 4 группы (табл. 1). Семена видов первой группы (12 видов) практически не прорастали (всхожесть менее 1%). Интересно отметить, что три вида из них (*Corydalis conorhiza*, *Gagea fistulosa* и *Gentiana pyrenaica*) не прорастали во всех вариантах опыта. Видимо, эти семена обладают глубоким врожденным покоем.

Виды второй группы имели низкую всхожесть, не превышающую 10%. К этой группе отнесено 7 видов, половина из которых характерна для альпийских лишайниковых пустошей. В целом виды двух первых групп преобладали среди исследованных (19 из 28, т.е. около 2/3).

К третьей группе отнесены виды со средней всхожестью (11-50%). В эту группу вошло 6 видов, большая часть которых характерна для пестроовсяницевых лугов.

К самой малочисленной четвертой группе отнесено 3 вида с высокой (более 50%) всхожестью свежесобранных семян (*Senecio aurantiacus*, *Leontodon hispidus*, *Taraxacum confusum*). Все три вида относятся к семейству сложноцветных, произрастают на пестро-овсяницевых лугах и имеют анемохорные семена.

Полученные результаты подтвердили низкую всхожесть свежесобранных семян, характерную для многих групп растений [21]. Такая особенность имеет важное адаптивное значение в условиях короткого вегетационного периода в высокогорьях, где проросшие осенью семена не смогли бы пережить суровые зимние условия. Наши данные показывают, что в условиях альпийского пояса покой созревших в текущем сезоне семян (их низкая всхожесть) лучше выражен у видов с более ранними сроками созревания семян, независимо от растительного сообщества, в котором эти виды встречаются. Таким покоем обладают семена растений как альпийских пустошей с длительным вегетационным периодом (*Anemone speciosa*, *Gentiana pyrenaica*, *Potentilla gelida* и др.), так и растения альпийских ковров, развивающиеся в условиях короткого вегетационного периода (*Carum meifolium*, *Corydalis conorhiza*, *Gagea fistulosa*, *Sibbaldia procumbens*). Именно у этих видов врожденный покой имеет адаптивное значение, препятствуя прорастанию семян в потенциально благоприятный (теплый и влажный) период второй половины лета. Напротив, относительно высокую всхожесть показали семена ряда видов растений альпийских лугов (*Taraxacum confusum*, *Leontodon hispidus*, *Senecio aurantiacus*), семена которых созревают в более поздние сроки (начало сентября). В этот период естественные условия (низкие температуры) уже могут препятствовать прорастанию семян, поэтому внутренних механизмов покоя эти семена не



имеют. Таким образом, в этой группе растений внешние условия служат фактором, контролирующим прорастание семян этих видов в текущем сезоне. Кроме того, наши данные подтверждают известную закономерность высокой всхожести семян и отсутствия врожденного покоя у анемохорных видов растений [22].

Наибольшая всхожесть семян обычно наблюдалась после зимнего **поверхностного хранения**, где она в среднем составила 40%. В этом же варианте проросли семена наибольшего числа видов (25 из 28, табл. 1). Семена двух видов (*Pedicularis nordmanniana* и *Ranunculus oreophilus*) проросли только в этом варианте и показали высокую (более 50%) всхожесть. В целом семена 13 видов после перезимовки на поверхности почвы имели высокую всхожесть, при этом самые высокие показатели отмечены для *Taraxacum confusum* (72%). Можно считать, что именно однократная перезимовка семян без погребения является естественной и оптимальной для прорастания семян большинства исследованных альпийских растений, что подтверждает закономерность высокой всхожести семян после схода снега, отмеченную С. Körner [23].

Таблица 1.

Всхожесть семян альпийских растений в разных вариантах эксперимента

виды	сооб	Гр.	2005г.	2006г.		2007 г.	2008г.	2010г.
			свеж.	повер.	погреб.	погреб.	погреб.	погреб.
<i>Anemone speciosa</i>	АЛП	3	0	5,7±1,8	9±1	10,3±3,4	0	0
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	ПЛ	3	3,3±2,4	66,7±4,7	89,7±6,9	0	14,7±1,2	0
<i>Anthyllis vulneraria</i>	АЛП	1	33±2	21,7±2,9	10±1	4±1,2	0	0
<i>Arenaria lychnidea</i>	АЛП	2	16,7±9,4	65,7±3,2	29,7±3,2	0	0	0
<i>Campanula tridentata</i>	АЛП	2	1,7±0,4	25±6,7	7,3±2,7	0	0	0
<i>Carum caucasicum</i>	АЛП	2	2,3±1,2	51±3,8	14,7±7,2	8±2,1	0	0
<i>Carum meifolium</i>	АК	4	0	3,3±3,3	0	0	0	0
<i>Cerastium purpurascens</i>	ПЛ	3	19±3,7	13,3±1,2	26±3,5	1±1	0	0
<i>Corydalis conorhiza</i>	АК	5	0	0	0	0	0	0
<i>Fritillaria collina</i>	ПЛ	3	0	55,3±4,3	83,3±2,4	0,7±0,7	0	0
<i>Gagea fistulosa</i>	АК	5	0	0	0	0	0	0
<i>Gentiana pyrenaica</i>	АЛП	5	0	0	0	0	0	0
<i>Leontodon hispidus</i>	ПЛ	2	82,3±6,9	85±1,5	64±17,6	0	0	7±3,5
<i>Luzula spicata</i>	АЛП	4	5,7±1,2	3,7±0,9	3,7±0,7	0	0	0
<i>Minuartia recurva</i>	ПЛ	3	16,7±6,1	43±10,4	91±4,2	8±1,7	0	0
<i>Pedicularis caucasica</i>	АЛП	3	0	15±4,6	19±2,9	0	0	0
<i>Pedicularis comosa</i>	АЛП	2	0	62±2,1	21,3±3,2	16±0,6	0	0
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	АК	2	0	51,3±13,4	0	0	0	0
<i>Plantago atrata</i>	АЛП	3	3,7±0,8	33,7±1,2	34,3±11,3	8,7±0,9	0	0
<i>Potentilla gelida</i>	АЛП	4	0	0,3±0,3	0	6,3±2,4	0	0
<i>Pulsatilla albana</i>	АЛП	2	0,3±0	68,7±2,3	20,7±4,9	0	0	0
<i>Ranunculus oreophilus</i>	ПЛ	2	0	62±3,6	0	0	0	0
<i>Scorzonera cana</i>	ПЛ	2	31,3±1,2	59±5,7	57,3±4,7	0	0	0
<i>Senecio aurantiacus</i>	ПЛ	1	85,3±8,6	4±1	35,3±6,7	16,3±6,9	0	2±1,2
<i>Sibbaldia procumbens</i>	АК	3	1,7±0,4	20±8,1	62,3±4,1	0	14±2,6	0
<i>Taraxacum confusum</i>	ПЛ	3	59,3±13,9	72±4,6	83,3±9,1	3±0,6	0	0
<i>Taraxacum stevenii</i>	АК	2	8,7±0,8	68±15,4	5±2,6	0	0	0
<i>Veronica gentianoides</i>	ПЛ	2	43,7±9,8	68,7±3,5	25,3±10,1	26±4,4	22,3±0,9	0
среднее			18,4	40,1	33	4,9	1,7	0,5

(свеж. – свежесобранные семена, повер. – осенне-зимнее хранение на поверхности почвы, погреб. – погребенные в почву на 1, 2, 3 и 5 лет) (%), среднее и ошибка, n=3, длительность прорастивания – 30 дней). АЛП – альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ – пестроовсянничевые луга, АК – альпийские ковры. Гр. – номер группы видов по особенностям прорастания семян (см. текст)



В первый год после погребения в почву весенняя всхожесть семян также была довольно высокой (33%), хотя в среднем и несколько ниже, чем при поверхностном хранении. Значимо более высокие показатели всхожести в этом варианте по сравнению с предыдущим отмечены у 6 видов (*Anthoxanthum odoratum*, *Cerastium purpurascens*, *Fritillaria collina*, *Minuartia recurva*, *Senecio aurantiacus*, *Sibbaldia procumbens*), большая часть которых характерна для пестроовсяницевых лугов. Самая высокая всхожесть семян отмечена у *Minuartia recurva*, составившая в среднем 91%. У 10 видов растений всхожесть семян была значимо ниже при погребении по сравнению с поверхностным хранением.

После двух лет погребения проросли семена менее половины (12 из 28) изученных видов растений. Во всех случаях всхожесть была невысокой, в среднем составила 5%. В большинстве случаев в этом варианте прорастали единичные семена. Наиболее высокий показатель всхожести (26%) отмечен для семян *Veronica gentianoides*. Этот вид является типичным компонентом почвенных семенных банков в альпийских фитоценозах [14].

После трех лет погребения проросли семена только трех видов (*Anthoxanthum odoratum*, *Sibbaldia procumbens*, *Veronica gentianoides*) со средней (14-22%) всхожестью. Все эти виды образуют значительные семенные банки в почвах альпийских лугов и ковров [14].

После пяти лет погребения единично проросли семена только двух видов (*Leontodon hispidus*, *Senecio aurantiacus*). Этот результат явился весьма неожиданным, поскольку ранее эти анемохорные виды практически не отмечались в составе почвенных банков альпийских сообществ. Однако, семена *Leontodon hispidus* могут образовывать семенные банки со значительной численностью, а в одном из исследований указывается на более, чем 5-ти летнее сохранение всхожести семян этого вида [24].

В целом же на основании полученных данных все исследованные виды можно разделить на 5 групп.

К первой группе мы отнесли два вида (*Anthyllis vulneraria* и *Senecio aurantiacus*), у которых отмечена максимальная всхожесть у свежесобранных семян, которая, после перезимовки уменьшалась.

Ко второй, самой многочисленной группе отнесены виды, у которых отмечена максимальная всхожесть после перезимовки на поверхности по сравнению с погребением (*Pedicularis nordmanniana*, *Pedicularis comosa*, *Ranunculus oreophilus*, *Pulsatilla albana*, *Campanula tridentata*, *Carum caucasicum*, *Taraxacum stevenii*, *Arenaria lychnidea*, *Scorzonera cana*, *Veronica gentianoides*, *Leontodon hispidus*).

В третью группу входят виды, погребение семян которых увеличивало их всхожесть (*Anemone speciosa*, *Pedicularis caucasica*, *Fritillaria collina*, *Sibbaldia procumbens*, *Anthoxanthum odoratum*, *Plantago atrata*, *Minuartia recurva*, *Cerastium purpurascens*, *Taraxacum confusum*).

В четвертую группу мы поместили виды с низкой всхожестью (менее 10 %) во всех вариантах опыта (*Carum meifolium*, *Potentilla gelida*, *Luzula spicata*).

Пятую группу составляют виды семена которых вовсе не прорастали в течении всего эксперимента (*Corydalis conorhiza*, *Gagea fistulosa*, *Gentiana pyrenaica*).

В целом можно отметить, что виды с высокой и средней всхожестью характерны для альпийских лишайниковых пустошей и для пестроовсяницевых лугов и практически не встречаются на альпийских коврах.

По классификации семенных банков [25] большинство изученных видов можно отнести к III типу (кратковременный устойчивый семенной банк, семена сохраняют всхожесть до 5 лет). К этому типу банков мы относим *Sibbaldia procumbens*, *Cerastium purpurascens*, *Anemone speciosa*, *Anthyllis vulneraria*, *Carum caucasicum*, *Pedicularis comosa*, *Plantago atrata*, *Potentilla gelida*, *Fritillaria collina*, *Taraxacum stevenii*, *Minuartia recurva*, *Senecio aurantiacus*, *Taraxacum confusum*, *Veronica gentianoides*. Виды этой группы могут играть важную роль в поддержании устойчивости сообществ в связи с минимизацией риска отсутствия обсеменения в сухие годы или после слишком раннего отчуждения генеративных побегов.

Семена трех видов *Corydalis conorhiza*, *Gagea fistulosa*, *Gentiana pyrenaica* во время опыта совершенно не проросли. Возможно, что для прорастания семян этих видов требуются специальные условия.



Выводы:

1. Наибольшая всхожесть семян альпийских растений у большинства видов наблюдается после хранения на поверхности почвы в естественных условиях в течение одного осенне-зимнего сезона.
2. Семена большинства видов теряют всхожесть на второй-третий год погребения. Их семенной банк относится к типу «кратковременный устойчивый».
3. После пяти лет погребения в почве проросли семена только 2х видов – *Leontodon hispidus*, *Senecio aurantiacus*.

Библиографический список

1. Нахуцришвили Г.Ш., Гамцелидзе З.Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий (на примере Центрального Кавказа). – Л.: Наука, 1984. – 123 с.
2. Онипченко В.Г. Состав, структура и продуктивность фитоценозов. // Гришина Л.А., Онипченко В.Г., Макаров М.И. и др. Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. – С. 41-57.
3. Pokarzhevskaya G.A., 1995. Morphological analysis of alpine communities of the North-Western Caucasus. // Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 1995, v. 30, No 2, p. 197-210.
4. Thompson K., Band S.R., Hodgson J.G. Seed size and shape predict persistence in soil. // Functional Ecology, 1993, V. 7, N 2, p. 236-241.
5. Blaney C.S., Kotanen P.M. Persistence in seed bank: The effects of fungi and invertebrates on seeds of native and exotic plants. // Ecoscience, 2002, V. 9, N 4, p. 509-517.
6. Schafer M., Kotanen P.M. The influence of soil moisture on losses of buried seeds to fungi. // Acta Oecologica, 2003, V. 24, N 5-6, p. 255-263.
7. Schafer M., Kotanen P.M. Impacts of naturally-occurring soil fungi on seeds of meadow plants. // Plant Ecology, 2004, V. 175, N 1, p. 19-35.
8. Toole E. H., Brown E. Final results of the Duvel buried seed experiment. // Journal of Agricultural Research, 1946, V. 72, N 6, P. 201-210.
9. Kivilaan A., Bandurski R.S. The one hundred-year period for the Dr. Beal's seed viability experiment. // American Journal of Botany, 1981, v. 68, N 9, p. 1290-1292.
10. Telewski F.W., Zeevaart J.A.D. The 120-yr period for Dr. Beal's seed viability experiment. // American Journal of Botany, 2002, V. 89, N 8, p. 1285-1288.
11. Hill N.M., Vander Kloet S.P. Longevity of experimentally buried seed in *Vaccinium*: relationship to climate, reproductive factors and natural seed banks. // Journal of Ecology, 2005, V. 93, N 6, p. 1167-1176.
12. Leck M.A., Schutz W. Regeneration of Cyperaceae, with particular reference to seed ecology and seed banks. // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2005, V. 7, N 2, p. 95-133.
13. Семенова Г.В., Онипченко В.Г. Жизнеспособные семена в почвах альпийских сообществ Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ). // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол., 1990, т. 95, № 5, с. 77-87.
14. Semenova G.V., Onipchenko V.G. Soil seed banks. // Onipchenko V.G., Blinnikov M.S. (eds.). Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus / Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 1994, H. 115, p. 69-82.
15. Archibold O.W. A comparison of seed reserves in arctic, subarctic, and alpine soils. // Can. Field-Natur., 1984, V. 98, N 3, p. 337-344.
16. Зироян А.Н. Фитоценотическая характеристика и продуктивность основных типов растительности Армениии. – Автореф. дисс. на соис. учен. степ. докт. биол. наук. Ереван, 1988. – 43 с.
17. Morin H., Payette S. Buried seed populations in the montane, subalpine, and alpine belts of Mont Jaques-Cartier, Quebec. // Canadian Journal of Botany, 1988, V. 66, N 1, p. 101-107.
18. Hatt, M. Semenvorrat von zwei alpinen Böden. // Berichte des Geobotanischen Instituts ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 1991, Bd 57, S. 41-71.
19. Diemer M., Prock, S. Estimates of alpine seed bank size in two Central European and one Scandinavian subarctic plant communities. // Arctic and Alpine Research, 1993, V. 25, N 3, p. 194-200.
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. 98-104.
21. Воробьева Ф.М., Онипченко В.Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов). // Флора и фауна заповедников. Вып. 99. / Под ред. И.А. Губанова. М., 2001, – 112 с.
22. Baskin C.C. Baskin J.M. Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. // London: Academic Press, 1998. – 700 p.
23. Работнов Т.А. Фитоценология. 2-е изд., перераб. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. – 292 с.



24. Körner C. Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. // Berlin, Heidelberg: Springer, 1999. – 343 p.
25. Thomson K., Bakker J., Bekker R. The soil seed banks of North West Europe. // Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1996, 288 p.
26. Thomson K., Grime J. P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. // Journal of Ecology, 1979, V. 67, N 3, p. 893-921.

Bibliography

1. Nakhutsrishvili, G.S. & Gamtsemlidze, Z.G. 1984. Plant life under extreme high mountain conditions: an example from the Central Caucasus [Zhizn' rastenii v ekstremnykh usloviyakh vysokogorii: na primere Tsentralno-go Kavkasa]. Nauka, Leningrad. – 123 pp.
2. Onipchenko V.G. Composition, structure and production of the plant community // In: Grishina, L.A., Onipchenko, V.G., Makarov, M.I. et al. 1986. Composition and structure of alpine heath biogeocoenosis [Sostav i struktura biogeocenozov alpijskikh pustoshei]. Izd-vo Moskovskogo Universiteta, Moscow, p. 41-57
3. Pokarzhevskaya G.A. 1995. Morphological analysis of alpine communities of the North-Western Caucasus // Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 1995, v. 30, No 2, p. 197-210.
4. Thompson K., Band S.R., Hodgson J.G. Seed size and shape predict persistence in soil // Functional Ecology, 1993, V. 7, N 2, p. 236-241.
5. Blaney C.S., Kotanen P.M. Persistence in seed bank: The effects of fungi and invertebrates on seeds of native and exotic plants // Ecoscience, 2002, V. 9, N 4, p. 509-517.
6. Schafer M., Kotanen P.M. The influence of soil moisture on losses of buried seeds to fungi // Acta Oecologica, 2003, V. 24, N 5-6, p. 255-263.
7. Schafer M., Kotanen P.M. Impacts of naturally-occurring soil fungi on seeds of meadow plants // Plant Ecology, 2004, V. 175, N 1, p. 19-35.
8. Toole E. H., Brown E. Final results of the Duvel buried seed experiment // Journal of Agricultural Research, 1946, V. 72, N 6, P. 201-210.
9. Kivilaan A., Bandurski R.S. The one hundred-year period for the Dr. Beal's seed viability experiment // American Journal of Botany, 1981, v. 68, N 9, p. 1290-1292.
10. Telewski F.W., Zeevaert J.A.D. The 120-yr period for Dr. Beal's seed viability experiment // American Journal of Botany, 2002, V. 89, N 8, p. 1285-1288.
11. Hill N.M., Vander Kloet S.P. Longevity of experimentally buried seed in *Vaccinium*: relationship to climate, reproductive factors and natural seed banks // Journal of Ecology, 2005, V. 93, N 6, p. 1167-1176.
12. Leck M.A., Schutz W. Regeneration of Cyperaceae, with particular reference to seed ecology and seed banks // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2005, V. 7, N 2, p. 95-133.
13. Semenova, G.V. & Onipchenko, V.G. 1990. Soil seed banks in the alpine communities in the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Byull. Mosk. o-va ispyt. prir. otd. biol. 95(5): 77-87 (in Russian).
14. Semenova G.V., Onipchenko V.G. Soil seed banks // In: Onipchenko V.G., Blinnikov M.S. (eds.). Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus / Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 1994, H. 115, p.69-82.
15. Archibald O.W. A comparison of seed reserves in arctic, subarctic, and alpine soils. // Can. Field-Natur., 1984, V. 98, N 3, p. 337-344.
16. Ziroyan, A.N. 1988. Phytocoenotic properties and productivity of main vegetation types of Armenia. Autoreferat doct. disser. Erevan. – 43 pp.
17. Morin H., Payette S. Buried seed populations in the montane, subalpine, and alpine belts of Mont Jaques-Cartier, Quebec // Canadian Journal of Botany, 1988, V. 66, N 1, p. 101-107.
18. Hatt, M. Semenvorrat von zwei alpinen Böden. // Berichte des Geobotanischen Instituts ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 1991, Bd 57, S. 41-71.
19. Diemer M., Prock, S. Estimates of alpine seed bank size in two Central European and one Scandinavian subarctic plant communities // Arctic and Alpine Research, 1993, V. 25, N 3, p. 194-200.
20. Bratkov V.V., Ataev Z.V. Alpine meadow landscapes of the Northwestern and Northeastern Caucasus. // Proceedings of Daghestan State Pedagogical University. Natural and Exact Sciences. – 2009. № 2. – P. 98-104.
21. Vorob'eva, F.M. & Onipchenko, V.G. 2001. Vascular plants of Teberda Reserve. Flora i fauna zapovednikov. Moscow 99: 1-100.
22. Baskin C.C. Baskin J.M. Seeds: Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination. // London: Academic Press, 1998. – 700 p.
23. Rabotnov, T.A. 1983. Phytocoenology [Phytocenologiya]. 2nd ed. Izdat. Moscow Univ., Moscow – 292 pp.
24. Körner C. Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. // Berlin, Heidelberg: Springer, 1999. – 343 p.
25. Thomson K., Bakker J., Bekker R. The soil seed banks of North West Europe // Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1996, 288 p.
26. Thomson K., Grime J. P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats // Journal of Ecology, 1979, V. 67, N 3, p. 893-921.