

**Связь морфологического строения и экологической ниши,
занимаемой злаками и осоками на альпийских лишайниковых
пустошах Северо-Западного Кавказа**

**The relationship between the morphological structure and the ecological niche
occupied by cereals and sedges in Alpine lichen tundra northwest Caucasus**

Любезнова Н. В.

Lyubeznova N. V.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: nvlubeznova@gmail.com
Lomonosov's Moscow State University, Moscow, Russia

Реферат. В работе выявлены связь жизненной формы и распределения злаков, осок и *Lusula spicata* (L.) DC. в ассоциации альпийских лишайниковых пустошей, приуроченность их к формам рельефа и определенным экологическим нишам. В рамках карусельной модели (Van der Maarel, Sykes, 1993) оценены их встречаемость и скорость мелкомасштабного круговорота в сообществе.

Ключевые слова. Альпийские лишайниковые пустоши, жизненные формы, карусельная модель, корреляция Спирмена, мелкомасштабный круговорот.

Summary. The relationship between the life form and distribution of cereals, sedges and *Lusula spicata* (L.) DC. in the Alpine lichen tundra association was revealed. The dependence of plants to forms of relief and certain ecological niches was studied. Within the framework of the carousel model (van der Maarel, Sykes, 1993) their occurrence and the speed of the small-scale turnover in the community were estimated.

Key words. Alpine lichen tundra, live forms, the carousel model, Spearman correlation.

Альпийские лишайниковые пустоши хребта Малая Хатипара, расположенного в Тебердинском государственном биосферном заповеднике (Карачаевский район Карачаево-Черкесской Республики), в альпийском поясе на высоте 2800 м над ур. м., относятся к классу *Juncetea trifidi* Nadea 1946, порядку *Caricetalia curvulae* Braun-Blanquet in Braun-Blanquet et Jenny 1926, союзу *Anemonion speciosae* Minaeva ex Onipchenko 2002, ассоциации *Pediculari comosae – Eritrichietum caucasicum* Minaeva ex Onipchenko 2002 по системе Браун-Бланке (Onipchenko, 2002). Альпийские лишайниковые пустоши встречаются на наветренных гребнях и крутых склонах, где зимой снежный покров тонок или отсутствует. Для почв этих сообществ характерно глубокое (до 40 см) промораживание, бедность и высокая каменистость. Часто глубина залегания камней обуславливает распределение растений в сообществе. Длительность вегетационного сезона составляет 4,5–5,5 месяцев. Флористическое богатство высокое, травянистый покров не сомкнут, промежутки заняты кустистыми лишайниками, среди которых наибольшая биомасса характерна для *Cetraria islandica* (L.) Ach. Из сосудистых растений преобладают гемикриптофиты, которые имеют небольшие размеры. В сообществе на участке наблюдений были выделены субассоциация *Pediculari comosae – Eritrichietum caucasicum typicum* Onipchenko 2002 [1], которая характерна для гребней и выположенных участков и субассоциация *Pediculari comosae – Eritrichietum caucasicum oxytropidetosum kubanensis* Minaeva ex Onipchenko 2002 [2] – для более крутых склонов (Onipchenko, 2002). Такое различие обусловлено тем, что выположенные участки располагаются вблизи гребней, где снег сдувается совсем, а крутыми склоны становятся ниже и снег там задерживается, хотя и в небольшом количестве. Однако последнее имеет решающее значение для обитающих здесь видов бобовых.

Карусельная модель (Van der Maarel, Sykes, 1993) предполагает, что виды, передвигаясь по сообществу, занимают и освобождают микросайты и со временем отмечаются во всех местах – проходят полный круг по сообществу. Эта модель хорошо работает в бедных сообществах, где преобладают одолетники. В других сообществах появляются особенности в передвижениях отдельных видов (Маслов, 2001). При передвижении вида происходит занятие им новых квадратов и освобождение занятых. Колонизация может проходить по «новым» квадратам, которые ни разу не были заняты за период наблюдений, а может и по «старым», которые были заняты ранее, а затем освобождены. Вид может долго занимать определенные квадраты (Маслов, 2001). Скорость мелкомасштабного круговорота, с которой вид передвигается по сообществу, важная фитоценологическая характеристика. Она зависит от жизненной формы растения, конкурентной стратегии вида, эффективности семенного возобновления и может отличаться у одного вида в разных сообществах (Любезнова, 2004). Всхожесть семян всех видов злаков и осок на альпийских лишайниковых пустошах низкая, приживаемость проростков единичная (Любезнова, 2009), зато семена всех видов в большом количестве содержатся в семенном банке (Семенова, Онипченко, 1990). Кроме того, распределение вида на альпийских лишайниковых пустошах должно зависеть от глубины почвенного слоя и крутизны склона, а также соседства других видов.

В фитоценозе было заложено 16 площадок 50×50 см, которые поделенные на квадраты 25×25 см, составленные из квадратиков 5×5 см, где расположение видов картировалось в 2004–2008 гг. Для изучения подвижности популяций изучаемых видов и скорости их пространственного мелкомасштабного круговорота между моментами t_1 и t_2 для всех площадок за все годы наблюдений было посчитано: **a** – совокупность квадратов, занимаемых побегами данного вида на площадке в момент первого и второго учета, **b** – колонизация (совокупность новых занятых квадратов), **c** – освобожденные видом квадраты и **d** – совокупность квадратов, на которых вид отсутствовал (Маслов, 2001). Скорость мелкомасштабного круговорота особей отдельных видов (TR) оценивали по формуле: $TR=1-V$, где: $V = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}}$ вычисленная по средней величине из 4 оценок. Корреляции Спирмена между встречаемостью видов и глубиной почвенного слоя, уклоном и другими видами в фитоценозе были посчитаны в программе Statistica 10. Сбор материала для морфологического анализа были проведены 2008 г. Латинские названия видов приведены в соответствии с «Определителем сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики» (Зернов и др., 2015).

Bromopsis variegata (Bieb.) Holub и *Festuca ovina* L. имеют жизненную форму плотнокустовую, но из-за обитаний в суровых условиях пустошей кущение у них сильно снижено и кусты представляют из себя разреженную систему живых побегов, сидящих на корневищах более многочисленных отмерших побегов. У *Festuca ovina* отмершие листья обычно сохраняются 1–2 года, у костра прошлогодние листья отмирают, и жизненная форма его выпадит рыхлокустовой. У *Festuca ovina* при немногочисленных побегах, образующихся в результате кущения, на корневище остаются спящие почки всей укороченной части побега. У *Bromopsis variegata* спящих почек остается мало, но побеги из них могут распускаться спустя несколько лет в местах, где вид казался уже исчезнувшим. После четырех лет наблюдений у *Festuca ovina* больше половины квадратиков, где появились новые побеги, были «старыми», те есть недавно освобожденными (табл. 2). *Festuca ovina* имеет самую высокую текущую и кумулятивную встречаемость в сообществе (рис. 1) и, соответственно, достаточно высокую скорость мелкомасштабного круговорота (рис. 1). Больше тяготеет к более бедным местам: имеет значимую положительную корреляцию с основными доминантами субассоциации [1] (*Campanula tridentata* Schreb. и *Antennaria dioica* (L.) Gaertn.) и отрицательную с видами субассоциации [2], осоками (табл. 1) и *Bromopsis variegata*. Также имеется отрицательная корреляция с уклоном и положительная с глубиной почвенного слоя (табл. 1). *Bromopsis variegata* имеет значимую положительную корреляцию с крутизной склона и глубиной почвенного слоя, а также с видами субассоциации [2]: *Oxytropis kubanensis* Leskov, *Plantago atrata* Норре и *Anthyllis vulneraria* L., где стеноотпно встречается. С доминантами субассоциации [1] отмечены отрицательные корреляции. Для вида характерна низкая постоянная текущая встречаемость (рис. 1) и незначительный прирост кумулятивной встречаемости за счет образования проростков – даже на пятый год большинство занимаемых квадратов были «новыми» (табл. 2). Поэтому скорость мелкомасштабного круговорота была наиболее низкой среди всех видов (рис. 1).

Таблица 1

Значимые значения корреляций Спирмена видов между собой, с доминантами сообщества, уклоном и глубиной по наблюдениям в 2004–2008 гг.

	<i>Campanula tridentata</i>	<i>Antennaria dioica</i>	<i>Oxytropis kubanensis</i>	<i>Anthyllis vulneraria</i>	<i>Trifolium polyphyllum</i>	<i>Plantago atrata</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Festuca ovina</i>	<i>Bromopsis variegata</i>	<i>Carex sp.</i>	Уклон	Глубина
<i>Agrostis vinealis</i>	0,12	0,15	–0,09	–0,07			0,09		–0,11	–0,08	–0,28	0,05
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,07										–0,06	0,10
<i>Festuca ovina</i>	0,11	0,08	–0,07			–0,08			–0,12	–0,09	–0,11	0,08
<i>Lusula spicata</i>	0,08		–0,09		–0,07		0,07				–0,08	
<i>Bromopsis variegata</i>	–0,17	–0,2	0,06	0,1		0,09		–0,12			0,31	0,07
<i>Carex sp.</i>	–0,17	–0,14	0,09		0,1	0,07		–0,09			0,22	
<i>Helictotrichon versicolor</i>												0,10

Таблица 2

Доля «новых» и «старых» квадратов при колонизации в 2005–2008 гг. Для *Agrostis vinealis* и *Anthoxanthum odoratum* взяты данные из работы Н. В. Любезновой (2004)

	1992–1993		1993–1994		1994–1995	
	новые	старые	новые	старые	новые	старые
<i>Agrostis vinealis</i>	69,2	30,8	50	50	70,6	29,4
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	47,4	52,6	15,4	84,6	16,7	83,3
	2005–2006		2006–2007		2007–2008	
<i>Bromopsis variegata</i>	83,3	16,7	65,4	34,6	65,6	34,4
<i>Helictotrichon versicolor</i>	65,2	34,8	36,2	63,8	42	58,0
<i>Carex sp.</i>	55	45,0	37,6	62,4	34,3	65,6
<i>Lusula spicata</i>	75	25,0	60,6	30,4	46,2	53,8
<i>Festuca ovina</i>	59,7	40,3	35,5	64,5	33,3	66,7

Helictotrichon versicolor (Vill) Pilg. обладает длиннокорневищной жизненной формой, способен образовывать длинные, по меркам пустошей, побеги (1–2 см). Имеющие сначала положительные геотропизм побеги выходят на некотором отдалении от материнского куста. Кусты состоят из 2, реже 3 побегов. По сообществу распространен рассеяно, не имеет корреляций с другими видами растений и уклоном склона, только положительную корреляцию с глубиной почвенного слоя (табл. 1). Для вида характерна средняя текущая и кумулятивная встречаемости и низкая скорость мелкомасштабного круговорота (рис. 1). Большинство колонизируемых квадратиков «старые» (табл. 2), что, по-видимому, связано с глубиной почвенного слоя.

Agrostis vinealis ssp. *planifolia* (C. Koch.) Tzvel. – длиннокорневищный рыхлокустовой злак, больше характерен для субассоциации [1], так как имеет положительные корреляции с ее доминантами и отрицательные с видами субассоциации [2] (табл. 1). Также отрицательно коррелирует с крутизной склона и слабо положительно – с глубиной почвенного слоя. При невысокой текущей встречаемости имеет быстро возрастающую кумулятивную встречаемость (рис. 1), причем большая часть квадратиков «новые» (табл. 2). Для вида характерна наиболее высокая скорость мелкомасштабного круговорота среди других злаков, но наиболее низкая для этого вида по сравнению с другими сообществами альпийского пояса (Любезнова, 2004). Прирост численности происходит исключительно за счет вегетативного размножения, так как семян у *Agrostis vinealis* не формируется (Любезнова, 2009). У вида наблюдаются самые длинные подземные корневища от 3 до 12 см.

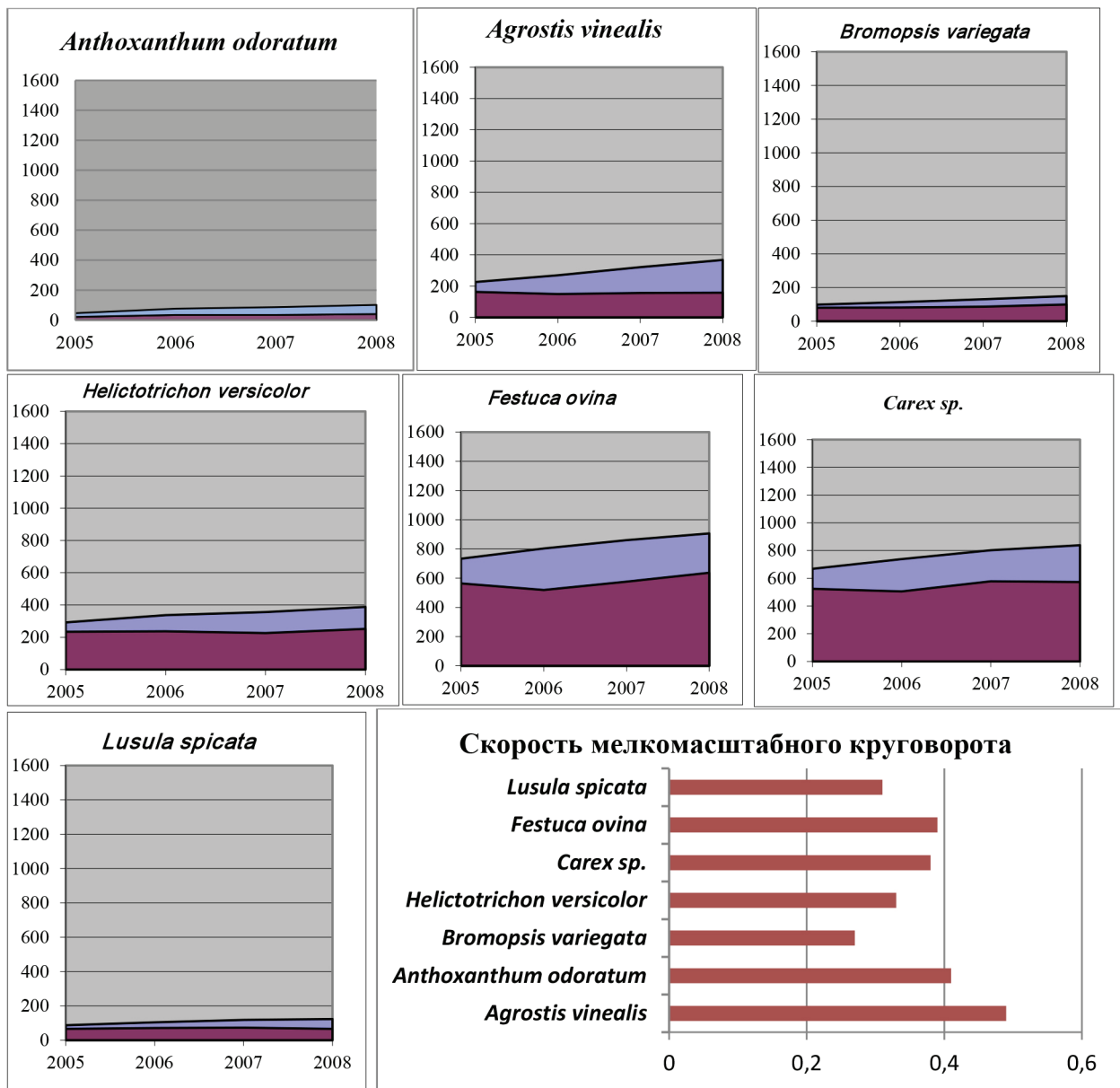


Рис. 1. Динамика текущей и кумулятивной встречаемости видов и скорость мелкомасштабного круговорота. Условные обозначения: ось x – годы наблюдений; ось y – число квадратов; ■ – текущая встречаемость; ■ – кумулятивная встречаемость.

Anthoxanthum odoratum L. – рыхлокустовой злак, имеющий наименьшую численность в сообществе (рис. 1), кумулятивная встречаемость его также невысокая. Имеет относительно высокую скорость мелкомасштабного круговорота (рис. 1), в основном за счет семенного возобновления (Любезнова, 2004). Во время передвижения колонизация происходит в основном по «старым» квадратам (табл. 2), что свидетельствует об ограничении числа микросайтов благоприятных для роста вида в сообществе. *Anthoxanthum odoratum* характерен для субассоциации [1], имеет положительные корреляции с *Campanula tridentata* и *Agrostis vinealis* (табл. 1), а также глубиной почвенного слоя, и отрицательные с крутизной склона. Зависимость от глубины почвы частично объясняет ограничения в распространении вида.

Carex tristis Bieb. и *Carex huetiana* Boiss. в вегетативном состоянии надежно не различаются, и поэтому их учет проводился совместно. У *Carex tristis* плотнокустовая жизненная форма и побеги рас-

пускаются внутривлагалищно и со временем, образуя плотную дерновину. У *C. huetiana* жизненная форма рыхлокустовая и вневлагалищное распускание побегов, которые в основании формируют короткие до 1 см корневища. Оба вида вместе имеют одинаковую с *Festuca ovina* текущую встречаемость, но меньший прирост кумулятивной встречаемости (рис. 1). Также схожа средняя скорость мелкомасштабного круговорота (рис. 1). Оба вида встречаются по всему сообществу, но имеют положительные корреляции с видами субассоциации [2] (*Oxytropis kabanensis*, *Plantago atrata*, и *Trifolium polyphyllum* С. А. Мей.) и крутизной склона (табл. 1) и – отрицательные с видами субассоциации [1] (*Campanula tridentata*, *Antennaria dioica*, *Agrostis vinealis* и *Festuca ovina*). Осоки приспособились произрастать на любой глубине почвенного слоя, но более половины колонизированных квадратов были ранее освобождены (табл. 2).

Lusula spicata (L.) DC. обладает рыхлокустовой жизненной формой. Каждая розетка развивается долго, возраст генеративного побега составляет 6–7 лет. Имеет два типа побегов: из пазух чешуевидных листьев образуются вневлагалищные побеги с длиной корневища до 1 см, из листьев срединной формации внутривлагалищные – новая розетка распускается вплотную к материнской. *Lusula spicata* характерна для субассоциации [1]: имеет положительные корреляции с *Anthoxanthum odoratum* и *Campanula tridentata* (табл. 1), отрицательные с видами субассоциации [2] (*Trifolium polyphyllum*, *Oxytropis kabanensis*) и уклоном. Может расти в местах с разной глубиной без предпочтений (табл. 1). Видимо, слабый конкурент. Имеет низкую численность и текущую встречаемость (рис. 1), но за пять лет прирост кумулятивной встречаемости практически сравнялся с уровнем текущей. Скорость мелкомасштабного круговорота также низкая (рис. 1). При колонизации в равной степени занимает как «старые», так и «новые» квадратики.

Таким образом, *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis vinealis* и *Lusula spicata* – виды характерные почти исключительно для ассоциации [1], имеющие положительные корреляции между собой и с доминантами субассоциации [1] (табл. 1). Рыхлокустовые *Anthoxanthum odoratum* и *Lusula spicata* приурочены строго к более бедной субассоциации [1], где более разреженный травяной покров и менее напряженные конкурентные отношения. Для этих видов характерна низкая текущая встречаемость (рис. 1). *Bromopsis variegata* стенотопно распространен вместе с *Oxytropis kabanensis* и *Anthyllis vulneraria* (табл. 1) характерными для субассоциации [2] и тоже имеет низкую текущую встречаемость. Высокую встречаемость имеют злаки и осоки, распространенные по всему сообществу. Злаки и осока с плотнокустовой жизненной формой отчетливо избегают друг друга (табл. 1), и длиннокорневищный *Agrostis vinealis* также не растет рядом с крупными дерновинами *Bromopsis variegata* и *Carex tristis*. *Festuca ovina* имеет корреляции с доминантами субассоциации [1], и из-за плотнокустовой жизненной формы раз заняв микросайт, может долго его удерживать, образуя побеги даже на старых участках корневища, как и *Bromopsis variegata*. Виды *Carex* также тяготеют к субассоциации [2]. *Helictotrichon versicolor* оказывается независим от соседей и его распределение случайно, кроме мелких мест. Текущая встречаемость за время наблюдений осталась неизменной у *Anthoxanthum odoratum*, *Lusula spicata*, *Helictotrichon versicolor* и *Bromopsis variegata* (рис. 1). У *Agrostis vinealis* произошло сокращение численности занятых квадратов, а у *Festuca ovina* и видов *Carex* наблюдались колебания по годам. Неизменность текущей встречаемости большинства видов свидетельствует о стабильном их положении в сообществе. Кумулятивная встречаемость к пятому году оказалась ниже уровня текущей у всех видов, кроме *Agrostis vinealis* (рис. 1). Особенно низкой она была у *Bromopsis variegata*, а высокая кумулятивная встречаемость у *Agrostis vinealis* соответствует высокой скорости перемещения.

Благодарности. Работа выполнена в рамках темы регистрационный номер ААА-А-А16-116021660105-3. Автор выражает признательность профессору Онопченко В. Г. за возможность работать на высокогорном стационаре «Малая Хатипара».

ЛИТЕРАТУРА

Зернов А. С., Алексеев Ю. Е., Онопченко В. Г. Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики. – М.: Тов-во науч. изд-й КМК, 2015. – 459 с.

Любезнова Н. В. Пространственная структура и динамика численности побегов *Agrostis vinealis* ssp. *planifolia* (С. Koch.) Tzvel. и *Anthoxanthum odoratum* L. в высокогорьях северо-западного Кавказа // Комплексные исследования альпийских экосистем Тебердинского заповедника: Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. – М., 2004. – С. 39–45.

Любезнова Н. В. Динамика развития ювенильных растений на альпийских лишайниковых пустошах // Материалы III Международной конференции «Горные экосистемы и их компоненты». – М.: Тов-во науч. изд-й КМК, 2009. – С. 217–221.

Маслов А. А. Пространственно-временная динамика популяций лесных растений в проверке «карусельной модели» на примере сосняка-черничника // Бюл. МОИП, 2001. – Т. 106, вып. 5. – С. 59–65.

Семенова Г. В., Опищенко В. Г. Жизнеспособные семена в почвах альпийских сообществ Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ) // Бюл. МОИП, 1990. – Т. 95, вып. 5. – С. 77–87.

Опiрchenko V. G. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Ed. K. Thompson. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel. – Zürich, 2002. – Н. 130. – Pp. 67–107.

Van der Maarel E., Sykes M. T. Small-scale plant species turnover in limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept // Journal of Vegetation Science, 1993. – Vol. 4, № 2. – P. 179–188.