

## Динамика развития ювенильных растений в горно-тундровом поясе Хибинских гор

### Dynamics of development of juvenile plants in the mountain-tundra belt of the Khibiny Mountains

Любезнова Н. В.

Lyubeznova N. V.

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

**Реферат.** Всхожесть семян и приживаемость проростков – важная характеристика функционирования сообществ. В литературе мало наблюдений за динамикой прорастания семян в нетронутых высокогорных сообществах. Суровые абиотические факторы среды, характерные для высокогорий, затрудняют приживаемость ювенильных растений, и для них показана высокая смертность в первый год жизни. В течение 9 лет (2011–2019 гг.) на 5 м<sup>2</sup> горно-тундрового сообщества Хибинских гор были зафиксированы все ювенильные растения и прослежена их дальнейшая судьба. Для большинства растений высокогорного тундрового сообщества была подтверждена низкая всхожесть и высокая смертность ювенильных растений в первый год жизни. У части видов ненарушенных участков семена за время наблюдений не всходили, у большинства остальных не выживали. У видов немного нарушенных мест число проростков было пропорционально численности вида в сообществе, за исключением видов, не имеющих вегетативного размножения. У последних всхожесть семян была выше. Всплеск численности проростков наблюдался в 2016 и 2019 годах. Выжившие особи не переходили в генеративное возрастное состояние за 7–9 лет наблюдений, что подтверждает длительность жизненного цикла высокогорных видов.

**Ключевые слова.** Высокогорные тундры, семенное возобновление, смертность проростков, Хибинские горы, ювенильное возрастное состояние.

**Summary.** Germination of seeds and survival of seedlings are important characteristics of the functioning of communities. There are few observations in the literature on the dynamics of seed germination in untouched alpine communities. Severe abiotic environmental factors characteristic of high mountains make it difficult for juvenile plants to take root, and they show high mortality in the first year of life. For 9 years (2011–2019), all juvenile plants were recorded on 5 m<sup>2</sup> of the mountain-tundra community of the Khibiny Mountains and their further life was traced. For most plants of the alpine tundra community, low germination and high mortality of juvenile plants in the first year of life were confirmed. Seeds of some species of undisturbed plots, did not germinate during the observation period, most of the rest they did not survive. In species of slightly disturbed places, the number of seedlings was proportional to the number of species in the community, with the exception of species that do not have vegetative propagation. In the latter, seed germination was higher. A surge in the number of seedlings was observed in 2016 and 2019. The surviving individuals did not pass into the generative age state for 7–9 years of observations, which confirms the duration of the life cycle of alpine species.

**Key words.** Alpine tundra, juvenile age, Khibiny Mountains, mortality of juvenile plants, seed resumption of plants.

Завязывание и созревание семян, их распространение и сохранение всхожести, образование проростков и их выживаемость – все это важнейшие этапы семенного возобновления. Число всходов всех видов и доля прижившихся проростков обеспечивает стратегический запас популяции, ее выживание при массовой гибели взрослых особей. Семенное размножение связано с приживаемостью всходов, которая зависит от условий в фитоценозе – наличия «safe site» (Harper, 1977) и от погодных условий. Суровые абиотические условия, характерные для высокогорных тундр, затрудняют приживаемость ювенильных растений, для которых показана высокая смертность (Любезнова, 2009, 2010). Однако большая продолжительность жизни взрослых особей может компенсировать невысокую численность ювенильных особей. Высокая смертность ювенильных растений была отмечена нами на альпийских лишайниковых пустошах Северного Кавказа (Любезнова, 2009), которые имеют ряд общих черт с высокогорными тундрами Хибинских гор. В обоих сообществах доминантами являются кустистые лишайники, растительный покров не сомкнут, высота вегетативных частей растений не превышает 3 см. Однако для

альпийских лишайниковых пустошей характерны более высокая инсоляция, более длинный вегетационный сезон и более высокая сумма положительных температур (Онипченко, 1987).

Для исследования было выбрано сообщество, представляющее сочетание ассоциаций *Loiseleurio-Diapensietum* Nordh. 1943 и *Cassiopo-Salicetum herbaceae* Nordh. 1936. Оно было расположено близ вершины горы Кукис – южного отрога хребта Кукисвумчорр (N67°40'13,33", E33°41'23,51") севернее микрорайона Кукисвумчорр, города Кировск, Мурманская область, на выположенной части склона крутизной 10–15 градусов, прикрытой с севера небольшим гребнем. Высота 850–855 м над уровнем моря, склон юго-западной экспозиции, площадь примерно 50 на 20 м. Есть выходы скал и крупнокаменистые осыпи, почвы горно-тундровые, сильнокаменистые. Сообщество освобождается от снега в середине или конце июня в зависимости от температуры воздуха и толщины снежного покрова. Общая площадь учетных площадок составила 5 м<sup>2</sup>. Было заложено 20 площадок 50 × 50 см, поделенные на квадраты 25 × 25 см, составленные из квадратиков 5 × 5 см, где в 2011–2019 гг. фиксировались все проростки и прослеживалась их дальнейшая судьба.

Выбранное сообщество сильно мозаичное, относительно богатое видами. Для него характерна жестко структурированная система совместного произрастания видов (Любезнова, 2021). Виды сообщества образуют две связанных между собой положительными корреляциями группы (табл. 1).

Таблица 1

Число проростков всех видов *Loiseleurio-Diapensietum* Nordh. 1943 и *Cassiopo-Salicetum herbaceae* Nordh. 1936. по годам на площади 5 м<sup>2</sup>

Виды \ годы	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	Сумма
1. <i>Carex bigelovii</i> Torr. ex Schwein.	3	3	5	1	2	10	2	1	2	29
<i>Festuca ovina</i> L.	1	7	3	9	9	20	11	10	26	96
<i>Solidago lapponica</i> Witker.	6	5	8	1	7	9	11	15	14	76
<i>Veronica alpina</i> L.	2	4	1	2	2	2	6	7	5	31
2. <i>Campanula rotundifolia</i> L.	2		1	1	1	7	3	1		16
<i>Jucus trifidus</i> L.			1	2	1	6		5	6	21
<i>Salix reticulata</i> L.		5	1	2	2			1	2	13
<i>Dryas octopetala</i> L.	1	1	1	1			2	1		7
<i>Bartsia alpina</i> L.	5	1				3	1	1	1	12
<i>Sibbaldia procumbens</i> L.	1	1			1		1	2	3	9
<i>Omalotheca supina</i> (L.) DC.	2		2		3	3	2			12
<i>Silene acaulis</i> (L.) Jacq.		1			1	3	2	2		9
<i>Phyllodoce coerulea</i> (L.) Beb.	4	1	1	3			2			11
<i>Hieracium alpinum</i> L.		2			2		1	3	1	9
3. <i>Polygonum viviparum</i> L.	1	1				2			1	5
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.				1	1	2			3	7
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.				1		1	2		2	6
<i>Salix polaris</i> Wahl.	2	1					3			6
<i>Loiseleuria procumbens</i> L.	1					3				4
<i>Luzula articulata</i> (Wahlenb.) Sw.		2								2
<i>Luzula spicata</i> (L.) DC						3				3
<i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup									1	1
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Holub										
<b>Сумма в год</b>	<b>31</b>	<b>35</b>	<b>24</b>	<b>24</b>	<b>32</b>	<b>74</b>	<b>50</b>	<b>49</b>	<b>67</b>	<b>386</b>

Примеч.: полужирным шрифтом выделены виды из второй группы, зеленым из первой подгруппы первой группы, синим – из первой группы второй подгруппы, красным – общие для двух групп виды (связаны корреляциями с видами второй подгруппы) (Любезнова, 2021).

В первую, входят 19 видов, и она частично соответствует составу ассоциации *Loiseleurio-Diapensietum* Nordh. 1943 (Королева, 2001). Вторая, меньшая группа, включает 13 видов, и состав соответствует ассоциации *Cassiopo-Salicetum herbaceae* Nordh. 1936. Кроме того, существует 5 видов, связанных корреляциями с обеими группами: *Harrimanella hyphoides* (L.) Cov., *Jucus trifidus* L., *Lycopodium alpinum* L., *Sibbaldia procumbens* L. и *Solidago lapponica* Witker.

В первой группе можно условно выделить две подгруппы – одна состоит из видов нетронутых местообитаний: *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Dryas octopetala* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, *Loiseleuria procumbens* L., *Phyllodoce coerulea* (L.) Beb., *Salix reticulata* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. В другую подгруппу входят виды, тяготеющие к немного нарушенным местообитаниям: *Campanula rotundifolia* L. *Omalotheca supina* (L.) DC., *Harrimanella hyphoides*, *Jucus trifidus*, *Polygonum viviparum* L., *Sibbaldia procumbens*, *Solidago lapponica*, *Veronica alpina* L.

Среди видов сообщества отсутствовали однолетники, а у *Festuca ovina* L., *Solidago lapponica*, *Polygonum viviparum*, *Campanula rotundifolia* и *Hieracium alpinum* L. было не выражено вегетативное размножение. За время наблюдений проростки были зафиксированы у 23 видов (табл. 1). У *Vaccinium uliginosum* и *Harrimanella hyphoides* ювенильных особей не наблюдали. Также не наблюдались молодые растения у *Lycopodium alpinum*.

Общее число проростков в год было низким: 24–35 в первые пять лет (табл. 1). В 2016 г. произошел скачок численности более чем в два раза. В последующие годы более высокая численность сохранялась, и увеличение численности было зафиксировано в 2019 г. (табл. 1). В 2019 году увеличение числа проростков, вероятно, могло быть связано с тем, что во время малоснежной зимы белой куропаткой были объедены побеги многолетних растений и вытоптаны лишайники, но в 2012 г. в аналогичной ситуации всплеска ювенильных не наблюдалось (табл. 1). В год на 5 м<sup>2</sup> тундрового сообщества Хибин было зафиксировано в 10 раз меньше ювенильных особей, чем на 4 м<sup>2</sup> альпийских лишайниковых пустошах высокогорья Кавказа (Любезнова, 2009) и вдвое меньше, чем на такой же площади пестроовсянищевых лугов (Любезнова, 2010) – самом бедном на проростки сообществе высокогорий.

По числу и регулярности прорастания семян все виды были разделены на три категории. В первую вошли 4 вида, которые образуют больше всех проростков и ежегодно (табл. 1). В их число входят *Festuca ovina* L. и *Carex bigelovii* Torr. ex Schwein. На Кавказе *Festuca ovina* на альпийских лишайниковых пустошах формировала проростки не каждый год и в малом количестве (Любезнова, 2009), так же как и все виды осок. *Solidago lapponica* является наиболее часто встречающимся видом из семейства сложноцветные, и *Veronica alpina* – вид с небольшой численностью и встречаемостью. Оба вида имеют эпигеогенное корневище, но их способность к вегетативному разрастанию в этом сообществе ограничена. Во вторую категорию вошли виды, у которых проростки появляются почти ежегодно (пропуск годов до 4) но в меньшем количестве (табл. 1). В третью группу включены виды, проростки которых появляются в малом количестве и редко (табл. 1). Число проростков у *Salix polaris* Wahl. и *Dryas octopetala* может быть ниже настоящего числа, так как в местах с большой численности побегов на единицу площади у них формируются очень мелкие побеги с листьями ювенильного типа. Виды, не размножающиеся вегетативно: *Festuca ovina*, *Solidago lapponica* и *Campanula rotundifolia* формировали больше проростков, но в категорию с регулярным семенным возобновлением вошла и *Carex bigelovii* – длиннокорневищный вид.

У видов первой группы из ненарушенных местообитаний наблюдается мало проростков или они не наблюдаются вовсе (табл. 1). Выжившие ювенильные были только у *Dryas octopetala*, *Loiseleuria procumbens* и *Antennaria dioica* (табл. 2). У видов из второй подгруппы первой группы и общих для обеих групп видов число проростков зависит от численности и встречаемости вида в сообществе, за исключением *Campanula rotundifolia*. Выживаемость ювенильных особей также низкая (табл. 2) за исключением *Solidago lapponica*. Для видов второй группы с высокой численностью большое число проростков у *Festuca ovina* и *Carex bigelovii* и среднее или низкое у остальных (табл. 1). Выживаемость высокая только у *Festuca ovina* (табл. 2).

Нами была зафиксирована дальнейшая судьба всех ювенильных растений, зарегистрированных на площадках. У всех видов большая часть проростков погибает на первом году жизни после зимовки. В среднем 71 % погибает в первый год, 11 % во второй и 5 % в третий (табл. 2), а около 23 % выживают. В частности, у отдельных видов смертность и выживаемость со средними показателями не совпадает. Было выделено 5 видов, у которых смертность в первый год была ниже 50 %, причем у *Polygonum viviparum* она компенсировалась высокой смертностью на второй год (табл. 2). У *Salix polaris*

было слишком мало ювенильных для достоверности результата. Таким образом, три вида: *Festuca ovina*, *Solidago lapponica* и *Dryas octopetala* – демонстрируют относительно низкую смертность ювенильных растений в первый год, еще более низкую (табл. 2) в последующие, и от 30 до 43 % выживших особей (при относительно высокой численности проростков за время наблюдений). Также можно выделить *Omalotheca supina* и *Silene acaulis* – виды, ювенильные особи которых первыми появляются на нарушенных участках. Смертность их ювенильных особей составляет менее 60 % в первый год, а выживаемость от 17 до 22 % (табл. 2).

Таблица 2

Число и доля в % погибших и выживших проростков в *Loiseleurio-Diapensietum* Nordh. 1943 и *Cassiopo-Salicetum herbaceae* Nordh. 1936

Вид\год	Число погибших			Число живых	Доля погибших, %			Доля живых
	1	2	3		1	2	3	
<i>Carex bigelovii</i>	21	4	1	1	78	15	4	4
<i>Festuca ovina</i>	30	12	7	21	43	17	10	30
<i>Solidago lapponica</i>	30	5	2	26	48	8	3	42
<i>Veronica alpina</i>	23	1		2	88	4	0	8
<i>Campanula rotundifolia</i>	11	1	1	3	69	6	6	19
<i>Jucus trifidus</i>	14			1	93	0	0	7
<i>Salix reticulata</i>	7	3	1		64	27	9	0
<i>Dryas octopetala</i>	3		1	3	43	0	14	43
<i>Bartsia alpina</i>	8	2	1		73	18	9	0
<i>Sibbaldia procumbens</i>	6				100			
<i>Omalotheca supina</i>	7	2	1	2	58	17	8	17
<i>Silene acaulis</i>	5	1	1	2	56	11	11	22
<i>Phyllodoce coerulea</i>	10	1			91	9	0	0
<i>Hieracium alpinum</i>	7			1	88	0	0	13
<i>Polygonum viviparum</i>	1	2		1	25	50	0	25
<i>Antennaria dioica</i>	3			1	75	0	0	25
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3		1		75	0	25	0
<i>Salix polaris</i>	2	1		3	33	17	0	50
<i>Loiseleuria procumbens</i>	3			1	75	0	0	25
<i>Luzula articulata</i>	2				100			
<i>Luzula spicata</i>	3				100			
<i>Chamaenerion angustifolium</i>				1				100
<b>Сумма / среднее значение</b>	199	35	16	69	70,9 ± 1,0	11,2 ± 0,6	4,9 ± 0,3	22,8 ± 1,1

Примеч.: красным выделены виды, у которых смертность проростков в первый год ниже 50 %, полужирным шрифтом – ниже 60 %.

Выжившие ювенильные растения переходят в имматурное и взрослое вегетативное возрастное состояние. У *Carex bigelovii*, *Bartsia alpina*, *Dryas octopetala*, *Omalotheca supina*, *Salix reticulata*, *Veronica alpina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Loiseleuria procumbens* и *Antennaria dioica* трудно выделить имматурное возрастное состояние – выжившие ювенильные особи на следующий год выглядят как молодые вегетативные. У *Campanula rotundifolia* выжившие проростки становятся вегетативными на третий год, у *Polygonum viviparum* и *Silene acaulis* – на 4 год. У *Festuca ovina* 76 % ювенильных особей переходят в вегетативное возрастное состояние на второй год, 19 % – на третий год и 5 % – на четвертый. Остающиеся ювенильными на больший срок особи погибают. У *Solidago lapponica* более половины 65 % ювенильных

особей на следующий год становятся иматурными, 18 % – на третий год, 18 % – на 4 и 6 % – на пятый годы жизни. У *Hieracium alpinum* ювенильные особи на следующий год становятся иматурными, на третий – молодыми вегетативными, но на 8 год они еще не переходят в генеративное возрастное состояние, так же как бывшие ювенильные особи у *Polygonum viviparum* на 8 год и *Dryas octopetala*, *Solidago lapponica*, *Loiseleuria procumbens* на 9-й год.

#### **Выводы**

1. В первый год жизни у ювенильных особей большинства видов наблюдалась высокая смертность, в последующие годы она обычно снижалась.

2. У большинства видов ювенильное возрастное состояние в благоприятных условиях длится 1–3 года. Особи, длительное время остающиеся в ювенильном возрастном состоянии, погибают.

3. Относительно высокая регулярная всхожесть семян характерна для видов, не имеющих вегетативного размножения.

4. У видов немного нарушенных местообитаний проростки появлялись чаще и их число пропорционально численности и встречаемости видов в сообществе, у видов ненарушенных участков семена прорастали мало и редко выживали.

5. За 7–9 лет наблюдений бывшие ювенильные особи не переходили в генеративное возрастное состояние.

**Благодарности.** Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного МГУ номер 12-1-21, номер ЦИТИС 121032500082-2.

#### **ЛИТЕРАТУРА**

**Королева Н. Е.** Синтаксономический обзор горнотундровой растительности Хибин // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2001. – Т. 106, вып. 4 – С. 50–57.

**Любезнова Н. В.** Динамика развития ювенильных растений на альпийских лишайниковых пустошах // Почвы и растительный мир горных территорий // Горные экосистемы и их компоненты: Материалы III Междунар. конф. г. Нальчик, 24–29 августа 2009 г. – М.: Тов-во науч. изд. КМК. 2009. – С. 217–221.

**Любезнова Н. В.** Динамика развития ювенильных растений на пестроовсяницевых лугах альпийского пояса северо-западного Кавказа // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти выдающегося ученого Леонида Владимировича Бардунова (1932–2008) г. Иркутск, 15–19 сентября 2010 г. – Иркутск: Изд-во Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2010. – С. 407–409.

**Любезнова Н. В.** Сопряженная встречаемость видов в сообществе горно-тундрового пояса Хибинских гор (Мурманская область) // – Труды Кольского научного центра РАН, 2021. – Т. 9, № 12 – С. 45–50.

**Онипченко В. Г.** Состав, структура и продуктивность фитоценозов // Биогеоценозы альпийских пустошей. – М.: Изд-во «Наука» – 1987. – С. 19–34.

**Harper J. L.** Population biology of plants. – London: Academic Press. 1977. – 892 p.