

Сопряженная встречаемость видов на альпийских лишайниковых пустошах (северо-западный Кавказ)

Conjugate occurrence of species in Alpine lichen tundra (northwest Caucasus)

Любезнова Н. В.

Lyubeznova N. V.

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

Реферат. Для природных фитоценозов характерна мозаичность растительного покрова. Часть видов хорошо уживаются вместе, некоторые рядом не наблюдаются. На альпийских лишайниковых пустошах высота вегетативных органов растений редко превышает 3 см, и общие размеры также небольшие. На площадке 5 × 5 см встречалось от 2 до 14 видов сосудистых растений, не считая мхов и лишайников. В результате анализа совместной встречаемости и сопряженного изменения численности видов в квадратах 5 × 5 см у нас получились две плеяды значимых положительных корреляций Спирмена, связанных 7 общими видами. Меньшая плеяда (вместе с общими видами) не имеет внутри себя значимых отрицательных корреляций, но связана отрицательно с крутизной склона. Большая плеяда связана положительно с крутизной склона (за исключением видов общих с меньшей плеядой), и может быть разделена на 3 группы видов, связанных значимыми отрицательными корреляциями. Кроме того, есть два вида, имеющих значимые отрицательные корреляции со всеми тремя группами. В обеих плеядах есть виды, имеющие значимые положительные, отрицательные или не имеющие корреляций с глубиной почвенного слоя – их совместное произрастание компенсирует высокую каменистость почвы сообщества.

Ключевые слова. Альпийские лишайниковые пустоши, корреляция Спирмена, плеяды видов, сопряженная встречаемость и изменение численности, субассоциации.

Summary. Natural phytocenoses are characterized by mosaic vegetation cover. Some species coexist well together, some are not observed near each other. In alpine lichen heaths, the height of vegetative plant organs rarely exceeds 3 cm and the overall size is also small. Between 2 and 14 species of vascular plants, not including mosses and lichens, were found in a 5 × 5 cm plot. By analyzing the co-occurrence and conjugate change in species abundance in the 5 × 5 cm quadrats, we had two Spearman's pleiades of significant positive correlations associated with 7 common species. The smaller pleiad (together with the common species) has no internally significant negative correlations, but is associated negatively with slope steepness. The larger pleiad is associated positively with slope steepness (except for the species in common with the smaller pleiad), and can be divided into 3 groups of species associated with significant negative correlations. In addition, there are two species with significant negative correlations with all three groups. In both pleiades there are species with significant positive, negative or no correlations with soil depth – their common growth compensates for the high stoniness of the slope.

Key words. Alpine lichen tundra, associated occurrence and change in abundance, pleiades of species, Spearman correlation, subassociations.

Для природных многовидовых фитоценозов характерна мозаичность: часть видов вполне успешно сосуществуют вместе, другие рядом встречаются редко. Если проводить учет на маленьких площадках, сравнимые с площадью занимаемой отдельным видом (van der Maarel, Sykes, 1993), то можно выявить группировки видов длительное время успешно сосуществующие и попробовать определить, почему сочетания с другими видами не встречаются. Кроме фитоценологических факторов имеют значение и абиотические – в нашем исследовании локальная глубина почвенного слоя и крутизна склона.

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* Hadae 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 распространены 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, которая обуславливает распределение растений в сообществе. На месте заложения площадок ранее была мелкокаменная сланцевая осыпь и большинство близко лежащих к поверхности камней менее 5 см длиной. Длительность вегетационного сезона составляет 4,5–5,5 месяцев. Флористическое богатство высокое, травянистый покров не сомкнут в основном из-за высокой каменистости почвы. Места над камнями 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, которая характерна для гребней и выположенных участков склона и субассоциация *Pediculari comosae – Eritrichietum caucasicum oxytropidetosum kubanensis* Minaeva ex Onipchenko 2002 – для более крутых склонов (Onipchenko, 2002). Такое различие обусловлено тем, что выположенные участки чаще 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.

Во время наблюдений выяснилось, что большинство видов на альпийских лишайниковых пустошах имеют слишком мелкие размеры и площадь квадратов 5×5 см велика по сравнению с площадью занимаемой отдельным видом. В среднем количество видов на наших площадках составляет $6,64 \pm 0,09$ на 5×5 см, при этом в это число не включены лишайники и мхи. Максимальное число видов сосудистых растений зафиксированных на квадратике было 14, минимальное – 2, и обычно один из них крупная куртина *Festuca ovina* L., *Bromopsis variegata* (Bieb.) Holub, *Carex* sp. или крупной куртины *Antennaria dioica* (L.) Gaertner, для них квадратики были сравнимы с площадью, занимаемой видом. Эти числа больше, чем указывают В. Г. Онипченко и Г. В. Семенова (1988), но наш участок исследования лежал не вблизи гребня, а на склоновом участке ниже гребня на 50 м, где флористический состав богаче.

Материалы и методы. В фитоценозе было заложено 16 площадок 50×50 см, поделенные на квадраты 25×25 см, которые были составлены из квадратов 5×5 см, где расположение видов картографировалось в 2004–2008 гг. Корреляции Спирмена между встречаемостью видов, глубиной почвенного слоя, уклоном и другими видами в фитоценозе были посчитаны в программе Statistica 10. Для расчета корреляций использовалась сумма всех побегов вида в квадратике за 5 лет или присутствие вида за тот же срок. Отмеченные корреляции значимы на уровне 0,05. Латинские названия видов приведены в соответствии с «Определителем сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики» (Зернов и др., 2015). *Carex tristis* Bieb. и *Carex huetiana* Boiss. учитывались совместно, так как их вегетативные побеги не различаются.

В вычислениях мы можем учитывать только сопряженную встречаемость отдельных видов или сопряженную встречаемость и изменение численности побегов видов за годы наблюдений. Анализ корреляционной матрицы совместно встречаемости и изменение численности побегов выявил значительное число корреляций с уровнем значимости больше 0,05 (166 из 465 возможных или 37,5 %), что вдвое выше, чем наблюдалось при анализе площадок 25×25 см (Блинкова, Онипченко, 2001). Все виды, включенные в анализ, подразделяются на две плеяды за исключением *Anthemis caucasica* Chandjian, которая не имеет значимых положительных корреляций с другими видами (рис. 1). В меньшую плеяду входят 12 видов, 7 из которых являются общими с большей плеядой (рис. 1). Видовой состав, в частности доминанты – *Antennaria dioica* и *Campanula tridentata* Schreber s.l. – соответствуют субассоциации *Pediculari comosae – Eritrichietum caucasicum typicum* Onipchenko 2002, которая характерна для гребней и выположенных участков, где снег сдувается полностью и более высокая каменистость почвы. При этом виды меньшей плеяды не имеют значимых отрицательных корреляций с видами внутри плеяды, включая виды общие с большей плеядой. Зато со многими видами большей плеяды отмечено много значимых отрицательных корреляций. Отрицательные корреляции с крутизной склона имеют все виды меньшей плеяды, включая *Anthemis caucasica*, не входящую в плеяды и общие для обеих плеяд видов, включая *Primula algida* Adams не имеющей связи с крутизной склона. Положительные корреляции с глубиной почвенного слоя имеют 6 видов, отрицательные – 2: *Campanula tridentata* и *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh. 4 вида корреляций не имеют: *Antennaria dioica*, *Lusula spicata* (L.) DC, *Anemone speciosa*

Adams ex Pritz. и *Minuartia circassica* (Albov) Woronow. Возможно, *Anthemis caucasica* расположена ближе к меньшей плеяде, хотя у нее нет положительных корреляций с ее видами, но она имеет значимые отрицательные корреляции с глубиной почвенного слоя и с видами большей плеяды (рис. 2).

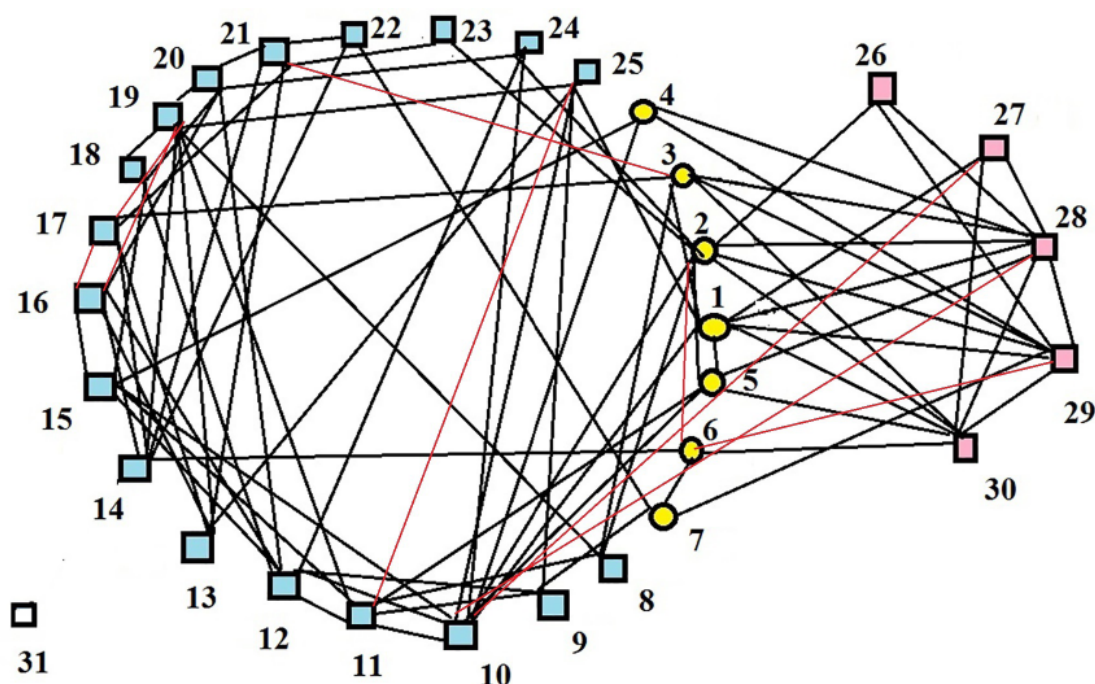


Рис. 1. Плеяды видов – значимые положительные корреляции Спирмена на уровне 0,05. Условные обозначения: синим выделены виды большей плеяды, розовым – меньшей, желтым – общие виды, красными линиями – корреляции, когда учитывалось только присутствие вида. 1. – *Anthoxanthum odoratum* L., 2. – *Ranunculus oreophilus* M. Bieb., 3. – *Gentiana pyrenaica* L., 4. – *Eritrichium caasicum* (Albov) Grossh., 5. – *Primula algida* Adams, 6. – *Anemone speciosa* Adams ex Pritz., 7. – *Minuartia circassica* (Albov) Woronow, 8. – *Veronica gentianoides* Vahl, 9. – *Pedicularis sibthorpii* Boiss., 10. – *Euphrasia ossica* Juz., 11. – *Carum caasicum* (M. Bieb.) Boiss., 12. – *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., 13. – *Trifolium polyphyllum* C. A. Mey., 14. – *Vaccinium vitis-idea* L., 15. – *Anthyllis vulneraria* L., 16. – *Carex tristis* Bieb. + *Carex huetiana* Boiss., 17. – *Potentilla gelida* C. A. Mey., 18. – *Bromopsis variegata* (Bieb.) Holub, 19. – *Oxytropis kubanensis* Leskov, 20. – *Plantago atrata* Hoppe, 21. – *Alchemilla caucasica* Buser, 22. – *Arenaria lychnidea* M. Bieb., 23. – *Helictotrichon versicolor* (Viil.) Pilger, 24. – *Campanula collina* Sims, 25. – *Erigeron uniflorus* L., 26. – *Festuca ovina* L., 27. – *Lusula spicata* (L.) DC., 28. – *Campanula tridentata* Schreber s.l., 29. – *Antennaria dioica* (L.) Gaertner, 30. – *Agrostis vinealis* Schreb., 31. – *Anthemis caucasica* Chandjian.

В большую плеяду входят 25 видов, из которых 7 – общие с меньшей плеядой (рис. 1). В видовой состав входят виды характерные для субассоциации *Pediculari comosae* – *Eritrichietum causicum oxytropidetosum kubanensis* Minaeva ex Onipchenko 2002 – для более крутых склонов (Onipchenko, 2002). У видов большей плеяды имеется много значимых отрицательных корреляций внутри группы, причем две трети их было с видами общими с меньшей плеядой (рис. 2). Все виды можно подразделить на 3 группы и два вида в группы не входящие. Внутри групп виды значимых отрицательных корреляций не имеют и связаны только положительными. В первую группу входят все виды общие с меньшей группой и *Vaccinium vitis-idea* L. (рис. 2). Во вторую: *Trifolium polyphyllum* C. A. Mey., *Alchemilla caucasica* Buser, *Anthyllis vulneraria* L., *Carex* sp., *Plantago atrata* Hoppe, *Pedicularis sibthorpii* Boiss. и *Anthemis caucasica* (рис. 2). В третью: *Campanula collina* Sims, *Carum caasicum* (M. Bieb.) Boiss., *Euphrasia ossica* Juz., *Arenaria lychnidea* M. Bieb., *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., *Potentilla gelida* C. A. Mey. и *Bromopsis variegata* (Bieb.) Holub. Хотя два последних могут входить и во вторую группу (рис. 2). У нас остаются два вида *Helictotrichon versicolor* (Viil.) Pilger и *Oxytropis kubanensis* Leskov, которые имеют значимые отрицательные корреляции с видами всех трех групп (рис. 2). Положительные корреляции с крутизной склона имеют виды второй и третьей групп большей плеяды за исключением *Arenaria lychnidea*, *Pedicularis sibthorpii*, *Vaccinium vitis-idea*, входящих в первую группу, и *Helictotrichon versicolor*, не входящих вообще в группы. Два вида – *Veronica gentianoides* Vahl и *Erigeron uniflorus* L., которые не имеют значимых от-

рицательных корреляций с другими видами, но положительные с крутизной склона. В большей плеяде значимые отрицательные корреляции с глубиной почвенного слоя имеют 2 вида: *Anthyllis vulneraria* и *Lloydia serotina*; положительные – 5 видов: *Vaccinium vitis-idea*, *Helictotrichon versicolor*, *Veronica gentianoides*, *Plantago atrata*, *Bromopsis variegata*. У остальных видов корреляций не наблюдалось, даже у *Oxytropis kubanensis* имеющего мощный многоглавый стержнекорневой каудекс более 10 см длиной (Любезнова, 2011). Возможно, он умеет раздвигать некрупные камни, проникая на нужную глубину.

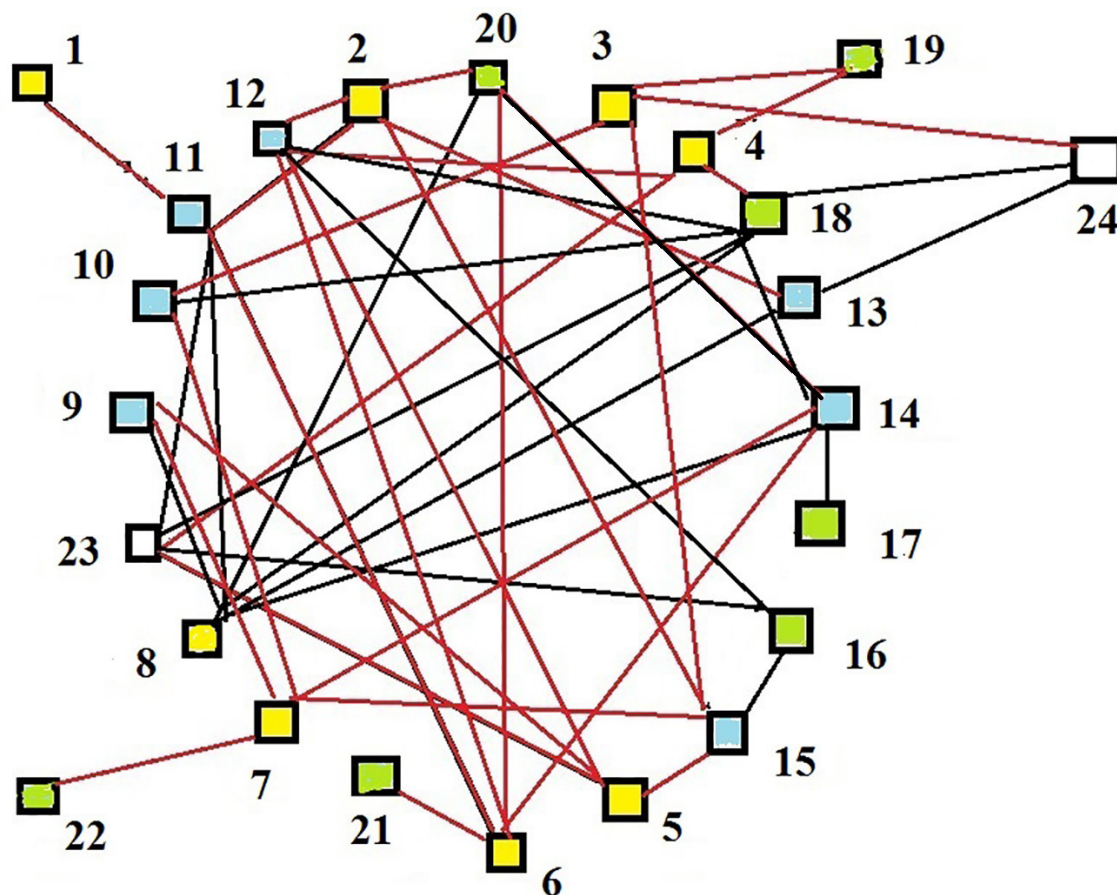


Рис. 2. Отрицательные корреляции Спирмена на уровне 0,05 для видов большей плеяды и *Anthemis caucasica* Chandjian. Условные обозначения: желтым показаны виды общие с меньшей плеядой, синим – вторая группа видов, зеленым – третья, белым – виды в группы не входящие, красными линиями – корреляции с видами общими с меньшей плеядой. 1. – *Anemone speciosa* Adams ex Pritz., 2. – *Ranunculus oreophilus* M. Bieb., 3. – *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh., 4. – *Minuartia circassica* (Albov) Woronow, 5. – *Gentiana pyrenaica* L., 6. – *Anthoxanthum odoratum* L., 7. – *Primula algida* Adams, 8. – *Vaccinium vitis-idea* L., 9. – *Carex tristis* Bieb. + *Carex huetiana* Boiss., 10. – *Alchemilla caucasica* Buser, 11. – *Anthyllis vulneraria* L., 12. – *Trifolium polyphyllum* C. A. Mey., 13. – *Pedicularis sibthorpii* Boiss., 14. – *Anthemis caucasica* Chandjian, 15. – *Plantago atrata* Hoppe, 16. – *Arenaria lychnidea* M. Bieb., 17. – *Carum caucasicum* (M. Bieb.) Boiss., 18. – *Euphrasia ossica* Juz., 19. – *Campanula collina* Sims, 20. – *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., 21. – *Bromopsis variegata* (Bieb.) Holub, 22. – *Potentilla gelida* C. A. Mey., 23. – *Oxytropis kubanensis* Leskov, 24. – *Helictotrichon versicolor* (Viil.) Pilger.

При анализе матрицы Спирмена сопряженной встречаемости отдельных видов, когда учитывалось только присутствие вида в квадратике без учета его численности, было выявлено некоторое увеличение числа значимых положительных корреляций внутри большей плеяды. Также появились слабые положительные корреляции *Euphrasia ossica* с *Campanula tridentata* и *Lusula spicata*. *Euphrasia ossica* полупаразит, и корреляции 0,1 и выше, скорее всего, наблюдаются с предполагаемыми хозяевами: *Primula algida*, *Carum caucasicum* и *Campanula collina*. Отрицательные значимые корреляции Спирмена вычисленные, когда учитывалось только присутствие вида, показали исчезновение ряда отрицательных корреляций между большой и малой плеядами. Внутри большой плеяды исчезла отрицательная

корреляция *Pedicularis sibthorpii* и *Helictotrichon versicolor*, что позволяет последнему присоединиться к третьей группе (рис. 2).

Таким образом, разделение по отношению к крутизне склона хорошо согласуется с разделением на субассоциации. По отношению к глубине почвенного слоя во всех группах и в меньшей плеяде есть виды, имеющие значимые положительные и отрицательные корреляции с глубиной почвенного слоя и индифферентные к нему, что увеличивает мозаичность почвенного покрова и позволяет многим видам существовать рядом. Ряд видов, произрастая вместе, демонстрирует различную динамику численности: иногда согласованную иногда не совпадающую, о чем свидетельствует появление новых положительных корреляций, когда численность побегов не учитывалась (рис. 1). При этом увеличилось число положительных корреляций внутри плеяд и уменьшилось общее число отрицательных.

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

ЛИТЕРАТУРА

Блинкова О. В., Онипченко В. Г. Анализ разногодичной динамики альпийской лишайниковой пустоши в Тебердинском заповеднике // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический, 2001. – Т. 106, № 5, – С. 66–73.

Зернов А. С., Алексеев Ю. Е., Онипченко В. Г. Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2015. – 459 с.

Любезнова Н. В. Онтогенез остролодочника кубанского (*Oxytropis kubanensis* Leskov) // Онтогенетический атлас растений: научное издание / Отв. ред. проф. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола, 2011. – Т. 6. – С. 125–128.

Онипченко В. Г. Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М.: Из-во МГУ, 1986. – 88 с.

Онипченко В. Г., Семенова Г. В. Флористическая насыщенность некоторых альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Вестник Московского университета. Сер. 16. Биология, 1988. – № 3. – С. 42–45.

Onipchenko V. G. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH / K. Thompson (ed.). – Zürich: Stiftung Rübel, 2002. – Н. 130. – P. 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.