УДК 581.4:581.52 DOI: 10.14258/pbssm.2026056

Изменение жизненной формы и скорости прохождения онтогенеза у эксплерентов гераниево-копеечниковых лугов северо-западного Кавказа

Changes in the life form and the rate of ontogenesis in ruderal species of geranium-hedysarum meadows of the northwestern Caucasus

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. В Тебердинском национальном парке в альпийском поясе на гераниево-копеечниковых лугах живет популяция полевки (*Pitymys majori* Thom.), которая создает многочисленные мелкомасштабные нарушения растительного покрова. В сообществе сформировался ряд видов-эксплерентов, поселяющихся на этих нарушениях. Порои кабана создают масштабные нарушения растительного покрова в альпийском поясе: на большой площади растительность уничтожается полностью. Инсоляция и иссушающие ветра способствуют массовой гибели проросших семян из семенного банка. Некоторым проросткам *Tripleurospermum caucasicum* (Willd.) Hayek удается выжить и в дальнейшем стать центрами поселения других видов. *Tripleurospermum caucasicum* формирует толстые, горизонтально лежащие в почве и обильно ветвящиеся во все стороны корневища. Внутри куртины создается микроклимат, позволяющий приживаться проросткам других видов. Здесь поселяются следующие таксоны: *Carum meifolium* (Bieb.) Boiss., *Anthemis cretica* L. subsp. *saportana* (Albov) Chandjian, *Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvel., *Hyalopoa pontica* (Bal.) Tzvel. У *Catabrosella variegata* и *Hyalopoa pontica* на пороях менялся габитус. *Geranium gymnocaulon* DC. вселяется не ранее 4 года; на 8 год проективное покрытие составляет 60 %.

Ключевые слова. Альпийский пояс, восстановление растительного покрова, жизненная форма, порои кабана, проективное покрытие.

Summary. In Teberda National Park, a population of field voles (*Pitymys majori* Thom.) lived in the alpine zone of geranium-hedysarum meadows, creating numerous small-scale disturbances to the vegetation. Some number of ruderal species was occupying these disturbance areas within the community. Wild boar dug up area created large-scale disturbances to the vegetation in the alpine zone. Insolation and drying winds contributed to the mass death of sprouts from the seed bank. Some seedlings of *Tripleurospermum caucasicum* (Willd.) Hayek managed to survive and subsequently become colony centers for other species. *Tripleurospermum caucasicum* formed thick, horizontal rhizomes that branch abundantly in all directions. A microclimate was created within the clump, allowing seedlings of other species to establish themselves. The following species colonized: *Carum meifolium* (Bieb.) Boiss., *Anthemis cretica* L. subsp. *saportana* (Albov) Chandjian, *Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvel., and *Hyalopoa pontica* (Bal.) Tzvel. In these disturbances *Catabrosella variegata* and *Hyalopoa pontica* changed their habitus. *Geranium gymnocaulon* DC. colonized dug up area no earlier than the 4th year; by the 8th year, the projective cover was 60 %.

Key words. Alpine zone, boar dug up area, life form, projective coating, restoration of vegetation cover.

Введение. Район исследований расположен на северо-восточных отрогах хребта Малая Хатипара, на высоте 2800 м над ур. м. в Тебердинском национальном парке (Карачаевский район Карачаево-Черкесской Республики). Географические координаты – 43°27′ с. ш., 41°41′ в. д. Хребет Хатипара принадлежит к северным отрогам Бокового хребта в системе Большого Кавказа и удален от Главного Кавказского хребта в северном направлении на 22 км (Onipchenko, 1994). Систематическое положение гераниево-копеечниковых лугов в системе высокогорной растительности следующее (Onipchenko, 2002): Класс Calluna-Ulicitea Braun-Blanquet & Tüxen ex Klika & Hadac 1944, порядок Nardetalia Oberd ex

Preising 1949, союз Hedysaro caucasicae – Geranion gymnocauli Onipchenko 2002, ассоциация Hedysaro caucasicae – Geranietum gymnocauli Rabotnova & Onipchenko 2002.

Гераниево-копеечниковые луга самые продуктивные из всех фитоценозов альпийского пояса, с наибольшей надземной и подземной биомассой (Onipchenko, 1994). Эти сообщества характерны для склонов, ложбин и небольших западин со значительной аккумуляцией снега (2–4 м). Вегетационный период обычно начинается в начале июля и длится 2,5–3,5 месяца. Роль основных доминантов меняется в зависимости от степени увлажнения и мощности снегового покрова: на сухих участках доминирует *Hedysarum caucasicum* Bieb., а на более влажных и в западинах – *Geranium gymnocaulon* DC., но на большей части сообщества встречаются оба вида. Среди других видов значительно участие *Agrostis vinealis* Schreb., *Anthoxanthum odoratum* L., *Avenella flexuosa* (L.) Drejer., *Nardus stricta* L., *Carum meifolium* (Bieb.) Boiss., *Phleum alpinum* L., *Tripleurospermum caucasicum* (Willd.) Hayek, *Festuca brunnescens* (Tzvel.) Galushko, *Leontodon hispidus* L. Флористическая насыщенность составляет 11,4 вида на площадку размером 25 × 25 см и 30,6 видов на 25 м^2 (Онипченко, Семенова, 1988). Роющая деятельность полевок (*Pitymys majori* Thom.), которые массово живут практически только в этом сообществе и постоянно создают микронарушения (Фомин и др., 1989) до 5 см в диаметре. Изредка раз в 15–20 лет туда забредает кабан, который перепахивает в основном гераниево-копеечниковые луга, съедая все корневища и переворачивая дернины. После его трапезы в живых остаются единичные растения.

Материалы и методы. Растения для морфологического исследования были собраны на порое в августе 2008 г. на гераниево-копеечниковых лугах в альпийском поясе Тебердинского национального парка на высоте 2800 м над ур. м. Морфологическую структуру растений изучали с помощью бинокулярной лупы МБС – 1. Латинские названия видов приведены в соответствии с «Определителем сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики» (Зернов и др., 2015).

Благодаря роющей деятельности кустарниковой полевки (Фомин и др., 1989) на гераниево-копеечниковых лугах постоянно возникают нарушения растительного покрова (рис. 1b). Поэтому в этом сообществе есть ряд видов-эксплерентов, которые первыми поселяются на нарушенных участках. Это *Tripleurospermum caucasicum* (Willd.) Hayek, *Carum meifolium* (Bieb.) Boiss., *Anthemis cretica* L. subsp. *saportana* (Albov) Chandjian, *Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvel. На небольших участках нарушений кроме видов-эксплерентов могут разрастаться почвопокровные виды с соседних нетронутых участков, такие как *Minuartia oreina* (Mattf.) Schischkin, *Sibbaldia procumbens* L. subsp. *parviflora* (Willd.) R. Kam. и *Minuartia aizoides* (Boiss.) Bornm.

Заход кабана на территорию произошел в 2000 г. Была перепахана достаточно большая площадь в основном на более влажном участке гераниево-копеечниковых лугов с доминированием *Geranium gymnocaulon* (рис. 1a). На пороях кабанов, расположенных на месте гераниево-копеечникового луга восстановление растительного покрова происходит самыми большими темпами из всех сообществ альпийского пояса (Голиков, Онипченко, 2003). За три года проективное покрытие возрастало с 2 % до 30 %. Однако флористический состав таких мест в сообществе оставался бедным. Первыми видами (не считая редких уцелевших растений, которые постепенно разрастались) освободившие площади заселяли *Tripleurospermum caucasicum* и *Carum meifolium* – эксплерентные виды, семена которых присутствовали в семенном банке, причем *Carum meifolium* прорастал только в природных условиях (Семенова, Онипченко, 1991). В июле – первом месяце после освобождения от снежного покрова – появлялось громадное количество всходов, их проективное покрытие составляло 60–80 %. Однако во время августа – самого теплого месяца – лишенные травянистого покрова участки очень сильно пересыхали под воздействием солнца и постоянного ветра. Поэтому больше 98 % всходов погибало. Выжившие в первый год проростки развивались быстрее, чем в ненарушенном сообществе. Основу для заселения составляли особи *Tripleurospermum caucasicum*.

Tripleurospermum caucasicum в ненарушенном сообществе имеет достаточно высокую численность и встречаемость, занимая от 218 до 265 квадратиков из 1600, доля освобожденных и вновь занятых квадратиков к 5 году наблюдений составила 51 %. Семена этого вида присутствуют в семенном банке сообщества (Семенова, Онипченко, 1991). На постоянных площадках ежегодно фиксировалось от 8 до 29 проростков, 90 % из них погибает, причем 66 ± 10 % в первый год и еще 23 ± 2 % во второй (Lyubeznova, 2014). Около трети проросших семян на следующий год переходили в имматурное возрастное состояние, на третий год в вегетативное возрастное состояние, на пятый – все особи становились вегетативными, и цветения не наблюдалось. Собранные на порое в 2008 г. особи имели 8-лет-



Рис. 1. a – влажный участок гераниево-копеечниковых лугов с доминированием *Geranium gymnocaulon* DC.; b – микронарушения кустарниковой полевки (*Pitymys majori* Thom.); c – вид бывшего пороя кабана на 8-й год зарастания; d – *Catabrosella variegata* (Boiss.) Tzvel. на нарушенном участке; e – корневище *Tripleurospermum caucasicum* (Willd.) Hayek; f – особь *Catabrosella variegata* на порое.

ний возраст, также как эти нарушения. Черные с вторичным утолщением корневища *Tripleurospermum caucasicum* на порое обильно ветвились (рис. 1e). В месте формирования боковых побегов происходило образование придаточных корней. Главный корень быстро отмирал, на придаточных корнях были видны следы контрактильных сокращений. Вегетативные побеги были розеточными, генеративные – полурозеточные монокарпические. У вегетативных побегов к августу наблюдалось по 6 живых и по 2 отмерших листа. Онтогенетическое развитие проходило быстрее – растения зацветали на четвертый год и цвели ежегодно в августе. Во время цветения на приросте этого года распускаются 1–2 боковые почки, формируя побеги возобновления с 2 листьями срединной формации. На корневище наблюдалось довольно много отмерших ответвлений. У *Tripleurospermum caucasicum* горизонтально лежащие корневища активно ветвились во всех направлениях, создавая квадратную сетку (рис. 1e). Внутри этих квадратов создавались благоприятные условия для поселения других видов: *Carum meifolium*, *Catabrosella variegata*, *Hyalopoa pontica* (Bal.) Tzvelev, имматурная особь из трех побегов *Nardus stricta* L.

Гераниево-копеечниковые луга расположены на склонах или в западинах. При таких масштабных нарушениях, как порой при таянии снега или мощных ливнях в летний период верхний слой почвы смывается и откладывается в западинах. На корневищах исследованных особей *Tripleurospermum caucasicum* были видны следы засыпания – удлиненное нижнее междоузлие розеточного побега следующего года. В один год длина междоузлий составила 2 см на четырех побегах двух особей. Годом позже длина удлиненных междоузлий у них же составила 0,7 см.

Вторым вселяющимся видом был *Carum meifolium*. Чаще всего его проростки выживали под защитой особей *Tripleurospermum caucasicum*. В ненарушенном сообществе малолетник *Carum meifolium* имеет высокую численность особей и встречается на 300–400 квадратиках из 1600. Образует большое количество проростков – от 204 до 357 на 4 м^2. Выживало 14,6 %, что очень много для высокогорного сообщества (Lyubeznova, 2014). За первый год жизни погибало 60 ± 6 %, на второй год еще 19 ± 4 %. На второй год жизни 20 % выживших становились имматурными, а 41 % переходили во взрослое

вегетативное состояние. На третий год вегетативными были 51 % и 2 % зацветали. На четвертый – доля генеративных особей становилась 29 %. Самое интересное, некоторые особи все годы оставались ювенильными или имматурными, по-видимому, попадая в неблагоприятные условия. На порое развивались очень быстро, переходя в генеративное возрастное состоянии на третий год, и отмирали после цветения. Монокарпические растения во время цветения формировали добавочные соцветия в пазухах всех листьев на удлиненной части побега, розеточные листья к плодоношению центрального зонтика отмирали.

Anthemis cretica появлялся на порое на третий год в небольшом количестве. В ненарушенном сообществе *Anthemis cretica* имел низкую встречаемость, занимая от 36 до 63 квадратиков из 1600 в разные годы. Возможно, этому способствовало отсутствие его семян в семенном банке сообщества (Семенова, Онипченко, 1991). Семена прорастали ежегодно в разном количестве, около 95 % их погибало, в среднем 54 ± 23 % в первый год жизни и 50 ± 35 % во второй (Lyubeznova, 2014). На четвертый год жизни все выжившие проростки переходили в вегетативное возрастное состояние (Lyubeznova, 2014), но генеративных особей из них не наблюдалось и на пятый год жизни. У растений, собранных на пороях не наблюдается ветвления корневищ, у них сохраняется главный корень, возраст растений обычно меньше, чем у *Tripleurospermum caucasicum*. Ветвление начинается с переходом растения в генеративное возрастное состояние, что на пороях случается быстрее на 3–4 год, после, особь может цвести не каждый год. У большинства корневища наклонные, редко горизонтальные активно укореняющиеся. На них также видны следы засыпания в виде удлиненных нижних междоузлий побегов той же длины как у *Tripleurospermum caucasicum* и в те же годы. Розеточные побеги крупные, часто имеют по 7–8 живых листьев.

Hyalopoa pontica (Bal.) Tzvelev – редкий вид на гераниево-копеечниковых лугах, его семена не были обнаружены в семенном банке или попали в прочие однодольные (Семенова, Онипченко, 1991). Встречается, в основном, на более влажных участках с доминированием *Geranium gymnocaulon*. Длиннокорневищный рыхлокустовой многолетний злак. Формирует длинные гипогеогенные корневища. При выходе на поверхность почвы образуется парциальный куст. В сомкнутом сообществе в нем формируется не более 5–6 фотосинтезирующих побегов и 1–2 с удлиненным гипогеогенным корневищем. Цветут парциальные кусты один раз в жизни и не все. На небольших нарушенных участках, например пороях полевок, формирует более крупные парциальные кусты с 11–16 фотосинтезирующими побегами и 5–6 с гипогеогенными корневищами. Такие парциальные кусты цвели до 3 лет подряд (по 1 генеративному побегу в год). На пороях кабана изменялась жизненная форма на рыхлокустовую из-за того, что гипогеогенные корневища были направлены внутрь парциального куста, как у *Agrostis vinealis* subsp. *planifolia* (C. Koch) Tzvel. на пороях и конусе выноса (Любезнова, 1998). На проанализированном парциальном кусте было 110 побегов. Он состоял из 3 крупных парциальных кустов и занимал площадь 5 × 7 см, и не имел генеративных побегов. В относительно рыхлом парциальном кусте были зафиксированы другие виды: одна вегетативная особь *Carum meifolium*, 3 побега *Catabrosella variegata*, отмерший кусок *Nardus stricta* (поврежден при порытии, но вероятно был центром поселения), *Lusula multiflora* (Ehrh.) Lej и *Minuartia oreina* (Mattf.) Schischkin.

Catabrosella variegata – очень вариабельный вид. В неблагоприятных условиях на открытых участках без соседей, но со мхом над камнями образует крошечные вегетативные побеги с двумя узкими зелеными листьями 1–2 см длиной и до 1 мм шириной. В благоприятных условиях образует крупные побеги с листьями 0,5–1 см шириной (рис. 1d). Генеративные побеги формирует только в благоприятных условиях, и они всегда крупные. На гераниево-копеечниковых лугах поселяется чаще в микронарушениях, и, попадая в такие условия, образует крупный парциальный куст, долго существующий на одном месте, о чем свидетельствует большой ком отмерших корневищ. Вид способен давать удлиненные гипогеогенные корневища, однако в ненарушенном сообществе они небольшой длины (1–2 см) и встречаются не у каждого парциального куста. На гераниево-копеечниковых лугах был малочисленен и неравномерно распространен. В семенном банке его семена отсутствовали (Семенова, Онипченко, 1991). В наших наблюдениях был один проросток, который не выжил (Lyubeznova, 2014). На порое способен формировать очень длинные гипогеогенные корневища 15–26 см длиной (рис. 1f), с крупным одиночным побегом, который на следующий год формировал новые удлиненные подземные корневища и 1–2 вегетативных побега (рис. 1f).

Nardus stricta в ненарушенном сообществе занимает в разные годы от 300 до 400 квадратиков из 1600, содержит семена в почвенном банке (Семенова, Онипченко, 1991), но всходы дает редко. На порое его проростки выживают под защитой других растений.

Семена *Geranium gymnocaulon* отсутствовали в семенном банке (Семенова, Онипченко, 1991), проростки всходили ежегодно от 5 до 90 штук на 4 м^2, в первый год погибало 63 ± 11 %, на второй 12 ± 8 %. В ненарушенном сообществе выжившие проростки оставались имматурными на пятый год жизни. На порое *Geranium gymnocaulon* вселялся на 3–4 год, и к 2008 часть особей зацветала (рис. 1с).

В 2008 г. на восьмой год восстановления гераниево-копеечникового луга проективное покрытие составило около 60 % (рис. 1с). На снимке видны крупные парциальные кусты *Phleum alpinum* L., *Hyalopoa pontica*, плотные дернины *Festuca brunnescens* (Tzvel.) Galushko, редкие особи *Scorzonera cana* (C. A. Mey.) O. Hoffm. При этом хорошо видна неравномерность растительного покрова, который формировался вокруг определенных центров, и остающиеся участки обнаженной почвы (рис. 1с). Для всех растений, которые сумели прижиться на порое характерно более пышное развитие органов, более быстрый ход онтогенеза. У *Tripleurospermum caucasicum* наблюдалось сильное ветвление корневища во все стороны в горизонтальной плоскости. У *Hyalopoa pontica* и *Catabrosella variegata* при сохранении жизненной формы меняется габитус: *Hyalopoa pontica* из длиннокорневищного превращается в рыхлокустовой, а *Catabrosella variegata* из рыхлокустового в длиннокорневищный. *Tripleurospermum caucasicum* и *Hyalopoa pontica* активно разрастаются и создают защищенные места для выживания проростков других видов. Таким образом, эти виды способствуют увеличению видового состава и проективного покрытия на восстанавливающемся гераниево-копеечниковом лугу.

Благодарности. Работа выполнена по теме госзадания Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова.

ЛИТЕРАТУРА

Голиков К. А., Онипченко В. Г. Сравнительный анализ демутационной динамики альпийских фитоценозов Тебердинского заповедника после локальных нарушений // Бюл. МОИП. Отд. Биол., 2003. – Том 108, № 2. – С. 60–66.

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

Любезнова Н. В. Биоморфологические особенности популяций *Agrostis vinealis* ssp. *planifolia* (C.Koch) Tzvel. (Poaceae), произрастающей в различных сообществах в Тебердинском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. Биол., 1998. – Т. 103, вып. 4. – С. 34–40.

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.

Семенова Г. В., Онипченко В. Г. Опыт изучения семенных банков альпийских сообществ в природных условиях // Бюл. МОИП, 1991. – Т. 96, вып. 4. – С. 117–122.

Фомин С. В., Онипченко В. Г., Сеннов А. В. Питание и роющая деятельность кустарниковой полевки (*Pitymys majori* Thom.) в альпийских сообществах северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. Биол., 1989. – Т. 94, вып. 3. – С. 6–13.

Lyubeznova N. V. Dynamics of Development of Juvenile Plants on the Meadows of the Alpine Belt of Northwest Caucasus // Moscow University Biological Sciences Bulletin, 2014. – Vol. 69, No. 1. – P. 40–44. https://doi.org/10.3103/S0096392514010052

Onipchenko V. G. Study area and general description of the investigated communities // Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus. – Zürich, 1994. – H. 115. – Pp. 6–22.

Onipchenko V. G. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. – Zürich: Geobotanisches Institut ETH, Stiftung Rübel, 2002. – H. 130. – 168 p.