

УДК 581.524.31

ИНТЕГРАЛЬНАЯ ОЦЕНКА ОТАВНОСТИ АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ

Д.К. Текеев¹, Р.Б. Семенова², В.Г. Онипченко

(кафедра геоботаники, e-mail: vonipchenko@mail.ru)

Предложена методика сравнительной оценки отавности (способности отрастать после отчуждения биомассы) травянистых растений в естественных сообществах, которая комбинирует параметры биомассы и численности побегов при одно- и двукратном отчуждении. Изучена отавность 42 видов альпийских растений в сообществах 4 типов. Показано, что средневзвешенная по надземной биомассе отавность растений в альпийских сообществах убывает в ряду: гераниево-копеечниковые луга > альпийские лишайниковые пустоши ≥ альпийские ковры ≥ пестроовсянищевые луга.

Ключевые слова: северо-западный Кавказ, дефолиация, надземная биомасса, численность побегов, альпийские луга.

Воздействие фитофагов является важным фактором формирования состава и структуры растительных сообществ [1—6]. Растения существенно различаются по способности восстанавливать свою биомассу после дефолиации (отчуждения) [7, 8]. Эти различия могут иметь большое значение для устойчивого существования многих видов в составе экосистем со значительным пастбищным воздействием [9—12]. При анализе отавности (способности восстанавливать биомассу) используются разные показатели — биомасса, покрытие, численность побегов, масса и размер новых побегов и другие [13—16]. Изменения этих показателей не всегда согласованы, например, в ответ на повреждение растение может формировать много новых мелких побегов или немного крупных. Поэтому представляется актуальным разработка методов, позволяющих комбинировать различные показатели изменения развития растений после дефолиации.

Целью настоящей работы и явилась разработка методики интегральной оценки отавности альпийских растений и сравнение отавности растений четырех альпийских сообществ с использованием этой методики.

Методика работы

Для изучения отавности мы провели трехлетний полевой эксперимент в сообществах 4 типов — альпийских лишайниковых пустошах (АЛП, 12 видов), пестроовсянищевых лугах (ПЛ, 12 видов), гераниево-копеечниковых лугах (ГКЛ, 9 видов), альпийских коврах (АК, 10 видов). Один из видов — *Festuca brunnescens* — был изучен в двух сообществах (ПЛ и ГКЛ). Детальное описание этих сообществ содержится в

наших ранних публикациях [17, 18]. Латинские названия приведены по флоре Тебердинского заповедника [19].

Растения для каждого варианта эксперимента (группы побегов или особей отдельных видов) огораживали от соседних растений на уровне почвы цветной проволокой, к каждому варианту растения была прикреплена бирка с номером варианта и номером повторности.

Опыт для каждого вида проводили по схеме 1 контроль и 2 варианта (одно- и двукратное срезание за сезон в разные сроки). На контрольных площадках в первые два года производили только подсчет побегов растений, а их срезание было выполнено только на третий год. В первом варианте растения срезали один раз в начале июля, во втором варианте срезали два раза: в начале июля и в начале августа. Варианты опыта отмечали римскими цифрами (I, II), а сроки срезания — арабскими (1, 2). Во всех случаях оценивали массу срезаемых побегов после высушивания в термостате в течение 8 ч при 90—105°.

Срезание проводили у поверхности почвы ножами, что имитирует отчуждение при выпасе овец, стравливающих побеги близ поверхности почвы [20]. Перед срезанием учитывали численность вегетативных и генеративных побегов.

Для сравнительной интегральной оценки устойчивости растений к дефолиации мы использовали балльные характеристики. Для общей биомассы и средней массы отдельного побега на третий год эксперимента видам присваивались следующие баллы: при величинах восстановления 10% и менее от исходного состояния — 0 баллов, 11—25% — 1 балл, 26—74% — 2 балла, 75% и более — 3 балла. Поскольку значения восстановления численности побегов

¹ Тебердинский государственный природный биосферный заповедник.

² Карачаево-Черкесский государственный университет имени У.Д. Алиева.

отличались от таковых для биомассы, для численности вегетативных побегов использовалась следующая шкала: 25% и менее от начальной численности побегов на третий год эксперимента — 0 баллов, 26—74% — 1 балл, 75—100% — 2 балла, более 100% — 3 балла. Таким образом, каждому виду присваивали по 3 оценки для каждого параметра (общая биомасса, численность побегов, масса побега) и варианта (I—1, II—1, II—2). Максимально возможная сумма баллов для отдельного вида составляла: 3 (максимальный балл) × 3 (варианта и укуса — I—1, II—1, II—2) × 3 (показателя — численность, биомасса, масса отдельного побега) = 27 баллам, а минимальная — 0 баллов. Таким образом, чем выше сумма баллов, тем лучше отрастали растения данного вида после дефолиации и, следовательно, тем

более устойчив вид в целом к отчуждению надземной массы. Данные по восстановлению биомассы, численности побегов и массы отдельных побегов для всех исследованных нами растений представлены в отдельных публикациях [21, 22].

Приведем пример расчета интегральной оценки отавности для двух исследованных видов (табл. 1).

Для сравнения отавности растений 4 альпийских сообществ мы использовали два подхода. Во-первых, сравнили средние значения отавности для списков видов соответствующих сообществ (в табл. 2 указано, в каком сообществе были исследованы отдельные виды). Сравнение проведено с использованием однофакторного непараметрического анализа (Kruskal-Wallis ANOVA). Во-вторых, сравнивали средневзвешенные (по надземной биомассе) значения отавности. Для этого использовали данные по укосам 16 контрольных площадок в каждом сообществе (более подробно методика оценки биомассы приведена, например, в работе [23]). Для каждой из 16 площадок вычисляли средневзвешенный балл отавности с учетом биомассы отдельных видов (суммировались произведения биомассы на балл отавности, затем эту сумму делили на общую надземную биомассу на площадке). Таким образом, для каждого сообщества было получено 16 значений отавности (по числу площадок). Исследованные виды составляли 67% надземной биомассы сосудистых растений альпийских пустошей в связи с их высоким флористическим богатством и 98% надземной массы в 3 других сообществах (виды, для которых отсутствовали данные по отавности, в анализе не использовались). Поскольку распределение этих величин не отличалось от нормального, мы провели однофакторный дисперсионный анализ с последующим post-hoc сравнением средних с использованием LSD теста. Все расчеты выполнены в программе Statistica 6.0.

Таблица 1

Процент восстановления биомассы, численности побегов и массы отдельного побега двух видов растений альпийских пустошей и пример расчета интегральной оценки отавности в баллах

Показатели	Год на- блюдений	Варианты эксперимента		
		I—1	II—1	II—2
<i>Anemone speciosa</i>				
Биомасса	2002	100	100	32
	2004	44	32	5,9
	Баллы	2	2	0
Численность побегов	2002	100	100	63
	2004	80	77	30
	Баллы	3	2	1
Масса отдельного побега	2002	100	100	63
	2004	70	45	24
	Баллы	2	2	1
Сумма баллов (15)		7	6	2
<i>Antennaria dioica</i>				
Биомасса	2002	100	100	8
	2004	6,5	0,4	0,4
	Баллы	0	0	0
Численность побегов	2002	100	100	83
	2004	37	3	4
	Баллы	1	0	0
Масса отдельного побега	2002	100	100	9
	2004	19	0	0
	Баллы	1	0	0
Сумма баллов (2)		2	0	0

Примечание. За 100% принято начальное значение биомассы, численности или массы побега в первый укос первого года (2002) эксперимента. I — одноукосное срезание, II — двухукосное срезание: II—1 — первый укос, II—2 — второй укос.

Результаты исследований

Анализ отавности изученных видов растений с использованием балльных оценок позволил выявить наиболее и наименее устойчивые к дефолиации виды (табл. 2). Наиболее устойчивыми видами к дефолиации оказались некоторые виды растений гераниево-копеечниковых лугов: *Geranium gymnocaulon* (22 баллов), *Carex atrata* (16), *Rumex alpestris* (15). Среди наименее устойчивых — такие растения альпийских пустошей, как *Festuca ovina* (2) и *Antennaria dioica* (2). Сравнение средних баллов отавности растений между отдельными сообществами не выявило значимых различий между ними (Kruskal-Wallis test: $H(3, N = 43) = 4,167$ $p = 0,244$). Таким образом, вариабельность отавности между видами, входящими в одно сообщество, весьма значительна и сопоставима с аналогичной межценотической ва-

Таблица 2

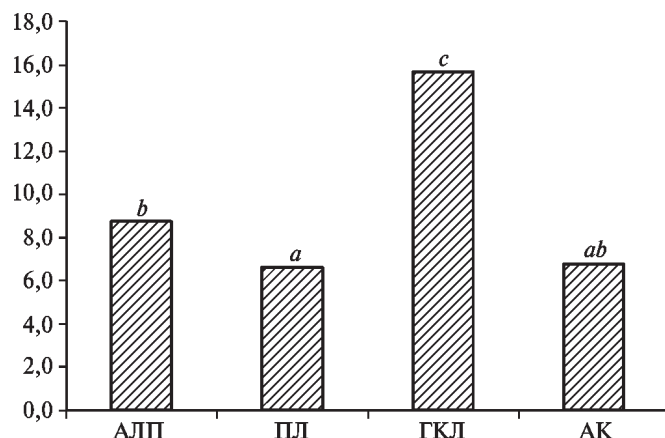
Интегральные балльные оценки
отавности альпийских растений

Вид	Сообщество	Балл отавности
<i>Agrostis vinealis</i>	ГКЛ	9
<i>Anemone speciosa</i>	АЛП	14
<i>Antennaria dioica</i>	АЛП	2
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	ПЛ	6
<i>Arenaria lychnidea</i>	АЛП	11
<i>Bromus variegatus</i>	АЛП	11
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	ПЛ	7
<i>Campanula tridentata</i>	АЛП	10
<i>Carex atrata</i>	ГКЛ	16
<i>Carex pyrenaica</i>	АК	7
<i>Carex oreophila</i>	АК	15
<i>Carex sempervirens</i>	АЛП	14
<i>Carex umbrosa</i>	АЛП	10
<i>Carum caucasicum</i>	АЛП	12
<i>Catabrosella variegata</i>	ГКЛ	11
<i>Deshampsia flexuosa</i>	ПЛ	10
<i>Festuca brunnescens</i>	ПЛ	4
<i>Festuca brunnescens</i>	ГКЛ	8
<i>Festuca ovina</i>	АЛП	2
<i>Festuca varia</i>	ПЛ	5
<i>Galium verum</i>	ПЛ	8
<i>Geranium gymnocalyon</i>	ГКЛ	22
<i>Gnaphalium supinum</i>	АК	5
<i>Hedysarum caucasicum</i>	ГКЛ	9
<i>Hyalopoa pontica</i>	АК	15
<i>Leontodon hispidus</i>	ПЛ	12
<i>Matricaria caucasica</i>	ГКЛ	10
<i>Minuartia aizoides</i>	АК	4
<i>Nardus stricta</i>	ПЛ	8
<i>Oxytropis kubanensis</i>	АЛП	16
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	АК	9
<i>Phleum alpinum</i>	ГКЛ	9
<i>Plantago atrata</i>	АЛП	12
<i>Polygonum bistorta</i>	ПЛ	13
<i>Potentilla crantzii</i>	АК	9
<i>Pulsatilla aurea</i>	ГКЛ	14
<i>Rumex alpestris</i>	ГКЛ	15
<i>Scorzonera cana</i>	ПЛ	11
<i>Senecio kolenatianus</i>	ПЛ	11
<i>Sibbaldia procumbens</i>	АК	4
<i>Taraxacum stevenii</i>	АК	13
<i>Trifolium polyphyllum</i>	АЛП	17
<i>Veronica gentianoides</i>	ПЛ	12

Примечание. Сообщества: АЛП — альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ — пестроовсянищевые луга, ГКЛ — гераниево-копеечниковые луга, АК — альпийские ковры.

риабельностью. Действительно, в состав каждого сообщества входят виды как с низкой, так и относительно высокой отавностью.

Итак, анализ средневзвешенных (по биомассе) оценок отавности выявил значимые различия между сообществами (рисунок). Самая низкая отавность характерна для пестроовсянищевых лугов, образован-



Средневзвешенные по надземной биомассе баллы отавности альпийских сообществ (АЛП — альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ — пестроовсянищевые луга, ГКЛ — гераниево-копеечниковые луга, АК — альпийские ковры). Столбики, отмеченные непересекающимися буквами, значимо отличаются друг от друга

ного преимущественно плотнодерновинными злаками, плохо восстанавливающими свою биомассу после отчуждения. Растения альпийских ковров также отличаются низкой способностью восстанавливать биомассу, что может быть связано с коротким вегетационным периодом в этом сообществе, приуроченном к местам большого снегонакопления. Несколько выше значения отавности для альпийских пустошей, хотя в их состав и входят виды с самой низкой отавностью. Самые высокие показатели отавности характерны для гераниево-копеечниковых лугов, они превосходят таковые для других сообществ примерно вдвое. Эти луга отличаются самой высокой продукцией и биомассой сосудистых растений. Высокая способность растений гераниево-копеечниковых лугов к восстановлению биомассы после отчуждения может быть связана как с высокой доступностью ресурсов в этом сообществе (почвы богаты элементами минерального питания), так и с наиболее интенсивным воздействием естественных фитофагов (кустарниковая полевка, прямкрылые насекомые), достигающих наибольшей численности в этом типе лугов.

Таким образом, нами предложена методика интегральной оценки отавности травянистых растений, комбинирующая данные по восстановлению общей биомассы, численности побегов и массы отдельного побега. На базе проведена сравнительная оценка отавности растений альпийских сообществ четырех типов, показавшая наименьшую отавность растений пестроовсянищевых лугов и наибольшую — гераниево-копеечниковых лугов. В то же время в состав всех изученных сообществ входят виды как с низкой, так и с относительно высокой отавностью. Полученные балльные оценки отавности могут быть использованы в сравнительном анализе с другими эколого-морфологическими признака-

ми растений, что позволит лучше понять механизмы адаптаций растений высокогорий к воздействию фитофагов.

* * *

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 08-04-00344 и 08-04-92206).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем. М.: Наука, 1984. 284 с.
2. Moen J., Collins S.L. Trophic interactions and plant species richness along a productivity gradient // *Oikos*. 1996. Vol. 76. N 3. P. 603–607.
3. Olff H., Ritchie M.E. Effects of herbivores on grassland plant diversity // *Trends in Ecology and Evolution*. 1998. Vol. 13. N 7. P. 261–265.
4. Grime J.P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Ed. 2. Chichester e.a.: John Wiley & Sons Ltd, 2001. 417 p.
5. Towne E.G., Hartnett D.C., Cochran R.C. Vegetation trends in tallgrass prairie from bison and cattle grazing // *Ecological Applications*, 2005. Vol. 15. N 5. P. 1550–1559.
6. Bakker E.S., Ritchie M.E., Olff H., Milchunas D.G., Knops J.M.H. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size // *Trends in Ecology and Evolution*, 2006. Vol. 9. N 7. P. 780–788.
7. Hawkes C.V., Sullivan J.J. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis // *Ecology*. 2001. Vol. 82. N 7. P. 2045–2058.
8. Ferraro D.O., Oesterheld M. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review // *Oikos*. 2002. Vol. 98. N 1. P. 125–133.
9. Suding K.N., Goldberg D.E., Hartman K.M. Relationship among species traits: separating levels of response and identifying linkages to abundance // *Ecology*. 2003. Vol. 84. N 1. P. 1–16.
10. Pakeman R.J. Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis // *J. of Ecology*. 2004. Vol. 92. N 5. P. 893–905.
11. Del-Val E., Crawley M.J. Are grazing increaser species better tolerators than decreasers? An experimental assessment of defoliation tolerance in eight British grassland species // *J. of Ecology*. 2005. Vol. 93. N 5. P. 1005–1016.
12. Semmartin M., Aguiar M.R., Distel R.A., Moretto A.S., Ghersa C.M. Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient // *Oikos*. 2004. Vol. 107. N 1. P. 148–160.
13. McIntire E.J.B., Hik D.S. Grazing history versus current grazing: leaf demography and compensatory growth of three alpine plants in response to a native herbivore (*Ochotona collaris*) // *J. of Ecology*. 2002. Vol. 90. N 2. P. 348–359.
14. Hendon B.C., Briske D.D. Relative herbivory tolerance and competitive ability in two dominant:subordinate pairs of perennial grasses in a native grassland // *Plant Ecology*. 2002. Vol. 160. N 1. P. 43–51.
15. Huhta A.-P., Hellstrom K., Rautio P., Tuomi J. Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels? // *Plant Ecology*. 2003. Vol. 166. N 1. P. 49–61.
16. Shefferson R.P., Kull T., Tali K. Demographic response to shading and defoliation in two woodland orchids morphological response to soil heterogeneity // *Folia Geobotanica*. 2006. Vol. 41. N 1. P. 95–106.
17. Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus // *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rübel. Zürich*, 2002. H. 130. 168 p.
18. Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus / Ed. V.G. Onipchenko. Dordrecht e.a.: Kluwer Academic Publishers, 2004. 407 p.
19. Воробьева Ф.М., Онихченко В.Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) // *Флора и фауна заповедников*. Вып. 99. М., 2001. 100 с.
20. Работнов Т.А. Луговоеведение. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984. 320 с.
21. Текеев Д.К. Реакция растений альпийских лишайниковых пустошей и пестроовсяницевых лугов на разные режимы дефолиации // *Альпийские экосистемы: структура и механизмы функционирования* // Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника / Под ред. В.Н. Павлова, В.Г. Онихченко и Т.Г. Елумеевой. 2005. Вып. 30. С. 107–130.
22. Аджиева Р.Б., Онихченко В.Г. Реакция растений альпийских ковров и гераниево-копеечниковых лугов на разные режимы дефолиации // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2006. Т. 111. Вып. 1. С. 24–36.
23. Ахметжанова А.А., Онихченко В.Г. Реакция растений альпийского гераниево-копеечникового луга на увеличение доступности почвенных ресурсов: оценка изменения биомассы // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2005. Т. 110. Вып. 1. С. 52–59.

Поступила в редакцию
31.03.10

COMBINED ASSESSMENT OF ALPINE PLANT REGROWTH AFTER DEFOLIATION

D.K. Tekeev, R.B. Semenova, V.G. Onipchenko

A method for comparative assessment of plant possibility to regrowth after defoliation was described. It combined in one score aboveground biomass and shoot number data from once and twofold biomass removal experiments. The scores were obtained for 42 alpine species of 4 plant

communities. Weighted mean scores decreased in next row: *Geranium-Hedysarum* meadow > alpine lichen heath $\geq$ snow bed community $\geq$ *Festuca varia* grassland.

Key words: *the northwest Caucasus, defoliation, aboveground biomass, shoot number, alpine plant communities.*

Сведения об авторах

Текеев Джамал Кемалович — канд.биол.наук, зам. директора по научной работе, Тебердинский государственный природный биосферный заповедник Минприроды РФ. Тел.: 8-878-72-51197; e-mail: jamal_09@mail.ru

Семенова Рада Башировна — канд. биол. наук, доцент, Карачаево-Черкесский государственный университет имени У.Д. Алиева.

Онипченко Владимир Гертрудович — докт. биол. наук, проф. кафедры геоботаники биологического факультета МГУ. Тел.: (495)939-43-10; e-mail: vonipchenko@mail.ru