

ФАУНА, ФЛORA

УДК 581.142

ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ЮВЕНИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ НА ГЕРАНИЕВО-КОПЕЕЧНИКОВЫХ ЛУГАХ АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

Н.В. Любезнова

(кафедра высших растений, лаборатория биологии развития растений;
e-mail: nvlubeznova@gmail.com)

В условиях альпийского пояса северо-западного Кавказа на гераниево-копеечниковых лугах в течение 5 лет на постоянной трансекте были зафиксированы все проростки и прослежена их дальнейшая судьба. Выявлен характер всхожести и возобновления видов альпийского пояса. Данные по видовому составу были сопоставлены с имеющимися литературными данными.

Ключевые слова: ювенильные растения, Кавказ, высокогорные луга.

В связи с увеличением численности населения в мире постоянно возрастает нагрузка на биосферу в целом, в том числе на высокогорные районы. Растительные сообщества высокогорий сильно уязвимы и легко разрушаются под воздействием человека. Восстановление нарушенных альпийских экосистем происходит медленно. Важную роль в их восстановлении играет семенное возобновление растений, поэтому изучение его особенностей является актуальным. Практически все растения альпийского пояса имеют генеративное размножение и почти для половины видов оно является единственным возможным. Завязывание и созревание семян, их распространение и сохранение всхожести, образование проростков и их выживаемость — все это важнейшие этапы семенного размножения. Число всходов всех видов и доля прижившихся проростков обеспечивает стратегический запас популяции, ее выживание при массовой гибели взрослых особей. Суровые абиотические условия, характерные для альпийского пояса, затрудняют приживаемость ювенильных растений. Немного компенсирует высокую смертность проростков большая продолжительность генеративного периода взрослых особей. В литературе имеются работы, посвященные числу появляющихся всходов, но только у М.Г. Шихэмирова [1] для лугов восточного Кавказа имеются сведения о числе выживших ювенильных особей на второй год жизни.

Объекты и методы

Гераниево-копеечниковые луга (ассоциация *Hedysaro caucasicae* — *Geranietum gymnoscauli* Rabotnova & Onipchenko 2002 [2])

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 мес. Роль основных доминантов меняется в зависимости от степени увлажнения и мощности снегового покрова: на более сухих участках доминирует *Hedysarum caucasicum* Bieb., а на более влажных и в западинах — *Geranium gymnoscaulon* DC. Среди других видов значительно участие *Festuca brunnescens* (Tzvel.) Galushko, *Deschampsia flexuosa* (L.) Nees, *Anthoxanthum odoratum* L., *Phleum alpinum* L., *Nardus stricta* L., *Carum meifolium* (Bieb.) Boiss., *Matricaria caucasica* (Willd.) Poir., *Leontodon hispidus* L. Флористическая насыщенность составляет 11,4 вида на площадку размером 25 × 25 см и 30,6 видов на 25 м² [3]. Гераниево-копеечниковые луга самые продуктивные из всех фитоценозов альпийского пояса, с наибольшей надземной и подземной биомассой, которая значительно превышает подземную мортмассу [4]. Обитающая на этих лугах кустарниковая полевка (*Pitymys majori* Thom.)

Таблица 1

Сумма проростков в трех сообществах альпийского пояса
без учета однолетников

Вид	Годы					
	2004	2005	2006	2007	2008	Сумма
АЛП	350/625	453/656	576/578	705/907	600/1853	2684/4619
ПЛ	42/0	182/1	150/0	125/7	170/25	669/33
ГКЛ	398/768	561/657	589/83	671/86	558/114	2777/1708

Примечание. После косой черты — численность *Euphrasia ossica* Juz; АЛП — альпийские лишайниковые пустоши, ПЛ — пестроовсяницевые луга, ГКЛ — гераниево-копеечниковые луга.

создает многочисленные мелкомасштабные нарушения растительного покрова [5].

Наблюдения проводились в течение пяти лет с 2004 по 2008 гг. на постоянных площадках, где все

особи всех видов картировались. Всего на гераниево-копеечниковых лугах была заложена трансекта из 16 площадок 50×50 см, поделенных на квадраты 25×25 см, в свою очередь поделенных на квадра-

Таблица 2

Число ежегодно появляющихся и выживающих проростков (после косой черты) у видов растений, произрастающих на гераниево-копеечниковых лугах (учетная площадь 4 м^2).

Доля ювенильных особей, погибающих в первый и второй годы жизни на гераниево-копеечниковых лугах, от общего числа проросших, %

Число проростков	Появившиеся и выжившие						Погибшие	
	Вид	2004	2005	2006	2007	2008	Сумма	1 год
1. <i>Hedysarum caucasicum</i>	117/19	132/20	254/31	131/35	112	746/105	66 ± 5	15 ± 1
<i>Geranium gymnocaulon</i>	14/3	22/4	60/10	90/22	5	191/39	63 ± 11	12 ± 8
<i>Carum meifolium</i>	213/20	327/34	204/41	357/104	260	1361/199	60 ± 6	19 ± 4
2. <i>Leontodon hispidus</i>	15	12	18	15/5	21	81/5	83 ± 7	9 ± 1
<i>Scorzonera cana</i>	8/1	21/2	8/1	9/1	21	67/5	76 ± 6	16 ± 6
<i>Erigeron caucasicus</i>	1	5/1	7	5/1	12	30/2	87 ± 5	5 ± 6
<i>Matricaria caucasica</i>	12/1	8	15/3	29/3	14	78/7	66 ± 10	23 ± 2
<i>Anthemis. iberica</i>	12	10/1	1	4/1	14	41/2	54 ± 23	50 ± 35
<i>Taraxacum stevenii</i>	2	4	3	9/2	7	25	95 ± 6	0
<i>Sibbaldia procumbens</i>	1/1	1		2	2	6/1		
<i>Rumex alpestris</i>		1/1	2	14	44	61/1		
<i>Veronica gentianoides</i>		3/1	2/1	1		6/2		
<i>Festuca brunnescens</i>		7	3/1	4/3	9	23/4		
3. <i>Festuca ovina</i>	1/1	1			1	3/1		
<i>Carex atrata</i>		1	1		1	3		
<i>Chaerophyllum roseum</i>		2				2		
<i>Pedicularis condensata</i>		3	1		3	7		
<i>Campanula collina</i>	1					1		
<i>Pulsatilla aurea</i>	1				1	2		
<i>Gnaphalium supinum</i>		1		1		2		
<i>Anthoxanthum odoratum</i>			5		2	7		
<i>Phleum alpinum</i>			1		3	4		
<i>Ranunculus oreophilus</i>			2			2		
<i>Viola altaica</i>			1		1	2		
<i>Minuartia aizoides</i>			1			1		
<i>Campanula tridentata</i>					3	3		
<i>Deschampsia flexuosa</i>					10	10		
<i>Sedum tenellum</i>					1	1		
<i>Luzula multiflora</i>					1	1		
<i>Arenaria lychnidea</i>					7	7		
<i>Nardus stricta</i>					3	3		
<i>Catabrosella variegata</i>				1		1		
<i>Carum caucasicum</i>	1/1					1/1		
4. <i>Euphrasia ossica</i>	768	657	83	86	114	1708		
<i>Gentiana biebersteinii</i>		3				3		

тики 5×5 см. С 2005 г. были учтены все вновь появившиеся ювенильные особи на площади 4 м^2 и прослежено их дальнейшее развитие. Авторы латинских названий всех видов даны в табл. 3.

Результаты исследования

В табл. 1 проанализировано общее число проростков, зарегистрированных нами на площади 4 м^2 на гераниево-копеечниковых лугах в сравнении с альпийскими лишайниковых пустошами [6] и пестроовсяницевыми лугами [7]. На гераниево-копеечниковых лугах проростков наблюдается примерно столько же, как и на альпийских лишайниковых пустошах, а на пестроовсяницевых лугах формируется в разные годы в 2–7 раз меньше проростков (табл. 1). При этом, согласно литературным данным [8], на пестроовсяницевых лугах в почвенном банке содержится семян втрое больше, чем на альпийских лишайниковых пустошах, а на гераниево-копеечниковых лугах семян было больше, чем в двух предыдущих сообществах, вместе взятых.

В видовом составе изученных сообществ альпийского пояса наблюдается три вида однолетников, из которых наиболее массовым видом является *Euphrasia ossica*. Численность *Euphrasia ossica* обычно незначительна на пестроовсяницевых лугах и велика в отдельные годы на гераниево-копеечниковых лугах и альпийских лишайниковых пустошах. Причем динамика численности на гераниево-копеечниковых лугах и альпийских лишайниковых пустошах может не совпадать, как в 2006–2008 гг. Высокая численность на гераниево-копеечниковых лугах обусловлена постоянными локальными нарушениями, вызванными полевками [5]. Многолетники мы разделили на три группы видов (табл. 2). В первую группу вошли доминанты сообщества и *Carum meifolium* — вид-малолетник, также встречающийся очень часто. *Carum meifolium* образует много проростков ежегодно, причем, попадая в благоприятные условия, часть из них достигает к середине августа имматурного или молодого вегетативного возрастного состояния. У *Hedysarum caucasicum* ежегодно всходит много семян, у *Geranium gymnocaulon* всхожесть

значительно ниже, а в отдельные годы практически отсутствует.

Всходящие семена обоих доминантов отсутствуют в семенном банке (табл. 3). Во вторую группу вошли виды, у которых проростки появляются ежегодно или почти ежегодно, но в меньшем количестве. Больше всего проростков было зафиксировано у *Leontodon hispidus*, *Scorzonera cana*, *Matricaria caucasica* и *Anthemis cretica*.

В третью группу включены виды, проростки которых появляются в малом количестве или в значительном, но в один год. Сюда вошли все виды злаков и осок, за исключением *Festuca brunnescens*. Также в этой группе оказались почвопокровный вид *Minuartia aizoides* и все относительно редкие виды. Примерно половина видов третьей группы была пред-

Таблица 3

Список постоянно встречающихся на исследуемых площадках гераниево-копеечникового луга видов покрытосеменных растений

Виды, отсутствующие в семенном банке	Виды, присутствующие в семенном банке
<i>Hedysarum caucasicum</i> Bieb.	<i>Carum meifolium</i> (Bieb.) Boiss.
<i>Geranium gymnocaulon</i> DC.	<i>Matricaria caucasica</i> (Willd.) Poir.
<i>Leontodon hispidus</i> L.	<i>Sibbaldia procumbens</i> L.
<i>Scorzonera cana</i> (C.A. Mey.) O. Hoffm.	<i>Veronica gentianoides</i> Vahl
<i>Erigeron caucasicus</i> Stev.	<i>Festuca brunnescens</i> (Tzvel.) Galushko
<i>Anthemis iberica</i> Bieb.	<i>Festuca ovina</i> L.
<i>Taraxacum stevenii</i> DC.	<i>Carex atrata</i> L.
<i>Rumex alpestris</i> Jacq.	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.
<i>Chaerophyllum roseum</i> Bieb.	<i>Phleum alpinum</i> L.
<i>Pedicularis condensata</i> Bieb.	<i>Ranunculus oreophilus</i> Bieb.
<i>Campanula collina</i> Sims	<i>Minuartia aizoides</i> (Boiss.) Bornm.
<i>Pulsatilla aurea</i> (Somm. et Levier) Juz.	<i>Campanula tridentata</i> Schreb.
<i>Gnaphalium supinum</i> L.	<i>Sedum tenellum</i> Bieb.
<i>Viola altaica</i> Ker.-Gawl.	<i>Lusula multiflora</i> (ehrh.) Lej
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Nees	<i>Nardus stricta</i> L.
<i>Arenaria lachnidea</i> Bieb.	<i>Euphrasia ossica</i> Juz.
<i>Catabrosella variegata</i> (Boiss.) Tzvel.	Виды, не всходившие
<i>Carum caucasicum</i> (Bieb.) Boiss.	<i>Minuartia recurva</i> (All.) Schinz et Thell.
<i>Gentiana biebersteinii</i> Bunge	
Виды, не всходившие	
<i>Agrostis vinealis</i> Schreb.	
<i>Potentilla crantzii</i> (Crantz) G. Beck ex Fritsch	
<i>Helictotrichon versicolor</i> (Vill.) Pilg.	
<i>Anemone speciosa</i> Adam ex G. Pritz	
<i>Plantago saxatilis</i> Bieb.	
<i>Minuartia imbricata</i> (Bieb.) Woronow	

Примечание. В левой колонке расположены виды, не имеющие семян в почвенном банке, в правой — присутствующие в нем (по данным Г.В. Семёновой, В.Г. Онипченко [8, 9]). Внизу — виды, чьих проростков обнаружено не было.

ставлена в почвенном банке семян (табл. 3), особенно злаки и осоки. На пестровсяницевых лугах наблюдалась такая же тенденция.

Нами была прослежена дальнейшая судьба всех проростков, зарегистрированных на площадках. У всех видов большая часть проростков погибает на первом году жизни после зимовки (табл. 2), причем доля погибших бывает выше, чем на альпийских лишайниковых пустошах [6].

У всех видов смертность на первом году жизни была выше 60%. У *Leontodon hispidus* и *Erigeron caucasicus* смертность на первом году жизни была выше 80%, а у *Taraxacum stevenii* — 95%. У *Anthemis cretica* на первом году жизни погибает около 50% особей, однако очень высокая смертность наблюдается и на втором году жизни. У других видов смертность на второй год была ниже, чем на первый. У *Rumex alpestris* за время наблюдения прижилась только одна ювенильная особь.

Выжившие ювенильные особи переходили в имматурное и взрослое вегетативное возрастное состояния или оставались в ювенильном (табл. 4). На гераниево-копеечниковых лугах на пятом году жизни достигали генеративного возрастного состояния ювенильные особи *Hedysarum caucasicum*, *Carum meifolium* и *Festuca ovina*. Часть ювенильных у *Carum meifolium* могла достигнуть генеративного возрастного состояния на четвертый и третий год жизни. Вегетативного возрастного состояния на пятый год достигли все ювенильные особи *Matricaria caucasica* и *Sibbaldia procumbens*. Все ювенильные особи *Scor-*

zonera cana, *Veronica gentianoides* и *Geranium gymnocaulon* переходили лишь в имматурное возрастное состояние. У *Geranium gymnocaulon* на второй год жизни 95% ювенильных становились имматурными, а имматурное возрастное состояние продолжительно и длится явно более пяти лет. У *Scorzonera cana* развитие особей происходит медленнее, чем на пестровсяницевых лугах, где к пятому году все ювенильные особи становились вегетативными.

У *Hedysarum caucasicum* часть особей достигала генеративного возрастного состояния, но в 2004 г. — первом году наблюдений — они могли быть ювенильными уже не первый год. Быстро миновали ювенильное возрастное состояние особи *Leontodon hispidus*: на второй год большая часть переходила в имматурное или вегетативное возрастное состояние. В сравнении с альпийскими лишайниковыми пустошами [6] у ювенильных на гераниево-копеечниковых лугах также наблюдалась большая скорость развития, как и на пестровсяницевых лугах [7].

За пять лет наблюдений на гераниево-копеечниковых лугах были зафиксированы всходы большинства видов, за исключением редких. Также не были обнаружены проростки *Minuartia recurva*, которая местами образует значительные заросли и имеет семена в почвенном банке. Из обычных видов отсутствовали проростки *Potentilla crantzii* и *Agrostis vinealis*, но последний вид в условиях высокогорий Малой Хатипары семена не формирует. Динамика всхожести была похожа на динамику на пестровсяницевых лугах тем, что регулярную всхожесть имели

Таблица 4

Доля ювенильных особей, оставшихся ювенильными, перешедшими в имматурное или взрослое вегетативное состояние во время учета в 2008 г. на гераниево-копеечниковых лугах, %

	2004				2005				2006				2007			
	j	im	v	g	j	im	v	g	j	im	v	g	j	im	v	
<i>Hedysarum caucasicum</i>	37	53	0	11	70	30	0	0	74	26	0	0	89	11	0	
<i>Geranium gymnocaulon</i>	0	100	0	0	0	100	0	0	0	100	0	0	5	95	0	
<i>Carum meifolium</i>	10	10	65	15	6	12	53	29	22	24	51	2	38	20	41	
<i>Leontodon hispidus</i>														20	40	40
<i>Matricaria caucasica</i>	0	0	100	0					67	0	33	0	67	33	0	
<i>Scorzonera cana</i>	0	100	0	0	50	0	50	0	100	0	0	0	0	100	0	
<i>Erigeron caucasicus</i>					100	0	0	0						100	0	0
<i>Anthemis cretica</i>					0	0	100	0						100	0	0
<i>Taraxacum stevenii</i>														50	0	50
<i>Sibbaldia procumbens</i>	0	0	100	0												
<i>Festuca ovina</i>	0	0	0	100												
<i>Rumex alpestris</i>					100	0	0	0								
<i>Veronica gentianoides</i>	0	100	0	0	0	0	100	0								
<i>Festuca brunnescens</i>					0	0	100	0	0	0	0	100	0			

Примечание. Год вверху таблицы обозначает время, когда учитываются ювенильные особи проросли.

все обитатели, принадлежащие к семейству сложноцветных. Почти все представители семейства сложноцветных не имели всхожих семян в семенном банке. Кроме того, так же как и на пестроовсяницевых лугах [7], злаки и осоки, хорошо представленные в семенном банке, формировали мало проростков и не каждый год, за исключением *Festuca brunneocens*. По этим признакам их можно отнести к видам со стресс-толерантным типом стратегии [10]. На гераниево-copeечниковых лугах было больше видов, имеющих почвенный запас семян и регулярно прорастающих.

В отличие от пестроовсяницевых лугов на гераниево-copeечниковых лугах в почвенном банке семян отсутствовали всхожие семена доминантов. При этом доминанты формировали ежегодные урожаи семян, и ежегодно их семена всходили в большом количестве у *Hedysarum caucasicum* и меньшем у *Geranium gymnoscaulon*. Это характерно для видов конкурентной стратегии [10]. Самая высокая смертность у проростков всех видов наблюдалась в первый год жизни, в последующие годы она обычно снижается. У обоих доминантов проростки долго находились в ювенильном возрастном состоянии: у *Hedysarum caucasicum* не менее 5 лет, а у *Geranium gymnoscaulon* — еще дольше.

lon обычно еще дольше. У остальных видов ювенильное возрастное состояние в благоприятных условиях длится 2–3 года, а особи, пребывающие более длительный срок в ювенильном возрастном состоянии, отмирали.

Выводы

1. Доминанты сообщества ежегодно формировали семена, обладающие высокой всхожестью, но не накапливали их в почвенном банке семян.
2. Сложноцветные всходили часто, но семена большинства видов не содержались в почвенном банке семян.
3. Злаки и осоки всходили реже и их семена накапливались в почвенном банке семян.
4. У всех проростков в первый год жизни наблюдалась высокая смертность.
5. У доминантов ювенильное возрастное состояние было длительным, у остальных видов оно продолжалось 2–3 года.

Автор выражает искреннюю благодарность докт. биол. наук, проф. В.Г. Онищенко за предоставленную возможность работать на высокогорном стационаре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шихэмиров М.Г. Семенная продуктивность горнолуговых экосистем на Восточном Кавказе. М., 1984. 59 с. (Деп. в ВИНТИ 1928-84).
2. Onipchenko V.G. Alpine Vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus / Ed. K. Thompson. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel. Zürich, 2002. N. 130. P. 67—107.
3. Онищенко В.Г., Семенова Г.В. Флористическая насыщенность некоторых альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. 1988. № 3. С. 42—45.
4. Онищенко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 6. С. 52—62.
5. Фомин С.В., Онищенко 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.
6. Любезнова Н.В. Динамика развития ювенильных растений на альпийских лишайниковых пустошах // Почвы и растительный мир горных территорий: Мат-лы III Междунар. конф. “Горные экосистемы и их компоненты” 24—29 августа 2009 г. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 217—221.
7. Любезнова Н.В. Динамика развития ювенильных растений на пестроовсяницевых лугах альпийского пояса северо-западного Кавказа // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: Мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти выдающегося ученого Л.В. Бардунова (1932—2008). Иркутск, 15—19 сентября 2010 года. Иркутск: Из-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2010. С. 407—409.
8. Семенова Г.В., Онищенко В.Г. Жизнеспособные семена в почвах альпийских сообществ Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 5. С. 77—87.
9. Семёнова Г.В., Онищенко В.Г. Опыт изучения семенных банков альпийских сообществ в природных условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 117—122.
10. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. 352 с.

Поступила в редакцию
15.11.12

DYNAMICS OF DEVELOPMENT OF JUVENILE PLANTS ON MEADOWS OF THE ALPINE BELT OF NORTHWEST CAUCASUS

N. V. Lubeznova

We investigated juvenile plants in association *Hedysarum caucasicae* — *Geranioides gymnoscauli* Rabotnova & Onipchenko 2002 of alpine meadows of Northwestern Caucasus. During 5 years we were

considered all juvenile plants on 16 plots on 0,5 m². 4485 sprouts have been noted and the destiny is tracked them. The dominant species *Hedysarum caucasicum* Bieb. and *Geranium gymnocaulon* DC. and most species of the *Asteraceae* give many juvenile plants, but haven't seeds in soil bank of seeds. Species of grass and other families give sprouts rare and have seeds in the soil bank. The majority from sprouts die after first winter. Sprouts of the dominant species are long time in juvenile age, sprouts of other species quickly pass in vegetative age.

Key word: *juvenile plants, Caucasus, alpine meadows.*

Сведения об авторе

Любезнова Надежда Вячеславовна — канд. биол. наук, науч. сотр. лаборатории биологии растений, кафедры высших растений биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-40-83, 8-906-752-05-37; e-mail: nvlubeznova@gmail.com