

## ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ *AGROSTIS VINEALIS* SSP. *PLANIFOLIA* (С. КОСН) TZVEL. В РАЗНЫХ СООБЩЕСТВАХ АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

Любезнова Н.В.

Московский гос. ун-т им. В.М. Ломоносова, г. Москва

Прикрепленный образ жизни растений, их модульная организация и непрерывный рост обуславливают пластичность организма. Все это реализуется в широком наборе структурных единиц, неодинаковой скорости формирования и длительности жизни растений в различных экологических условиях. При произрастании в различных сообществах наблюдается масштабная изменчивость в структуре жизненных форм и частоте образования новых рамет, которая мало изучена. Имея иногда значительную протяженность, клоны растений испытывают влияние гетерогенных условий среды, что оказывает заметное влияние на фенотипическую изменчивость растений. Трудности, обусловленные сложной системой взаимосвязей генотипа и фенотипа, у высших растений еще более усложняются слабой изученностью закономерностей наследственного закрепления признаков в природных популяциях (Заугольнова и др., 1988). В связи с этим фенотипическое разнообразие особей в популяционно-онтогенетическом направлении рассматривается как проявление поливариантности индивидуального развития (Заугольнова и др., 1988, Жукова, 1995).

Поливариантность – широко распространенный адаптационный механизм на популяционном уровне, который определяет гетерогенность, а, следовательно, устойчивость популяции растений в экосистеме при резких неблагоприятных изменениях окружающей среды. Ухудшение условий ведет у многолетников к удлинению виргинильного состояния, а для поликарпиков умеренной зоны отмечена способность после перехода в генеративное состояние цвести с перерывами различной длительности (Работнов, 1975). Одной из важных характеристик состояния особи является жизненность – как степень процветания в фитоценозе и перспективы ее дальнейшего развития (Ермакова, Жукова, 1985). Она проявляется в мощности вегетативных и репродуктивных органов, в устойчивости к неблагоприятным воздействиям.

В альпийском поясе на относительно небольшой площади могут существовать несколько сообществ с общими климатическими показателями и разными фитоценоотическими условиями, что делает высокогорья удобными объектами для исследования реакций видов с широкой экологической амплитудой на разные фитоценоотические условия.

Целью исследования было изучить морфологическую изменчивость рамет и парциальных кустов *Agrostis vinealis* в условиях различных фитоценозов альпийского пояса.

Объектом исследования служил *Agrostis vinealis* ssp. *planifolia* (С.Коч) Tzvel. (Цвелев, 1976), который изучался в 1990-2003 годах на высокогорном стационаре МГУ, расположенном на северо-восточном отроге хребта Малая Хатипара (43° 27' с.ш., 41° 41' в.д.) на высоте 2750 м над ур. м. в Тебердинском государственном биосферном заповеднике (Карачаевский р-н Карачаево-Черкесской Республики). Сообщества, в которых исследовали *A. vinealis*, располагаются в альпийском поясе на склоне южной экспозиции и образуют четкий экологический ряд по градиенту мощности снегового покрова (Onipchenko, 1994):

- альпийские лишайниковые пустоши (АЛП) расположены на наветренных гребнях, где зимой снежный покров тонкий или отсутствует, а длительность вегетационного сезона составляет 5-6 месяцев. Растительный покров несомкнутый, промежутки занимают кустистые лишайники, среди которых наибольшая биомасса характерна для *Cetraria islandica* (L.) Ach.;

- пестроовсяницево-луговые (ПЛ) занимают выпуклые склоны. Снеговой покров до 1,5 м, снег сходит в начале июня, вегетационный сезон составляет 4-5 месяцев. В сообществе доминируют плотнодерновинные злаки *Festuca varia* Haenke и *Nardus stricta* L., доля которых составляет более 80% наземной биомассы;

- гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ) характерны для ложбин и небольших западин. Снег сходит в конце июня–начале июля, мощность снегового покрова 2-4 м, вегетационный период – 3-4 месяца. Основные доминанты: *Hedysarum caucasicum* Vieb. и *Geranium gymnocaulon* DC. Это самые продуктивные фитоценозы альпийского пояса, постоянно нарушаемые кустарниковой полевкой (*Pitymys majori* Thos.);

- альпийские ковры (АК) – сообщества долгоснежных местообитаний, где снег накапливается до 4-6 м глубиной, вегетационный сезон составляет 2-2,5 месяца. Здесь доминируют виды шпалерного и розеточного разнотравья, высота растений не превышает 2–5 см.

Морфологическими методами была проанализирована структура 200 парциальных кустов и 500 рамет.

*Agrostis vinealis* – злак корневищно-кустового типа, его популяции структурированы в три уровня пространственной организации. Первый уровень образуют раметы (в понимании J.L. Harper, 1977), состоящие из различного числа побегов на разветвленном эпигеогенном корневище, формирующие элементарное фитогенное поле. Второй уровень составляют парциальные кусты, включающие в себя несколько рамет, соединенных друг с другом короткими участками гипогенного корневища. Фитогенные поля рамет пересекаются, образуя общее поле парциального куста. Третий уровень состоит из парциальных кустов, соединенных друг с другом участками гипогенного корневища значительной длины и образующих сеть, занимающую достаточно большую площадь сообщества.

Длительность жизни рамет составляет от 2 до 8 лет, средний возраст большинства – 3-4 года. Средний возраст парциальных кустов составлял 5-10 лет во всех изученных сообществах. Побег, имеющий в основании участок гипогенного корневища, начинал рост в середине или в конце лета, всегда развивался как вневлагалищный в течение одного вегетационного сезона и включал в среднем 10-15 метамеров. При образовании гипогенных корневищ длиной более 10 см побег в целом вмещал 25-30 метамеров. Гипогенные корневища имеют чешуевидные листья, ассимилирующие листья появлялись только после выхода побега на поверхность почвы. Новая формирующаяся рамета на апикальном участке гипогенного корневища всегда омоложена до имматурного возрастного состояния. На следующий год главный побег дочерней раметы *A. vinealis* развивается как розеточный или полурозеточный вегетативный. Цветение главного побега раметы наблюдается редко в ценопопуляциях на альпийских коврах и гераниево-копеечниковых лугах.

У более половины рамет и парциальных кустов в ценопопуляциях *A. vinealis* в жизненном цикле отсутствовал генеративный возрастной период. В качестве генеративных нами были приняты раметы, которые имеют или имели цветonoсные побеги. Генеративные парциальные кусты – те, в составе которых есть хотя бы одна генеративная рамета. В генеративных парциальных кустах часто генеративными становились не все раметы, обычно таковой была самая старшая из них. Две генеративные раметы в парциальном кусте наиболее часто наблюдались в ценопопуляции *A. vinealis* на гераниево-копеечниковых лугах, реже всего – на пестроовсянищевых лугах. Несмотря на ежегодное цветение части рамет в ценопопуляциях, за все время наблюдений зрелые зерновки обнаружены не были, также отсутствовали проростки и ювенильные особи. Соответственно, ценопопуляции *A. vinealis* во всех исследованных сообществах были неполночленными.

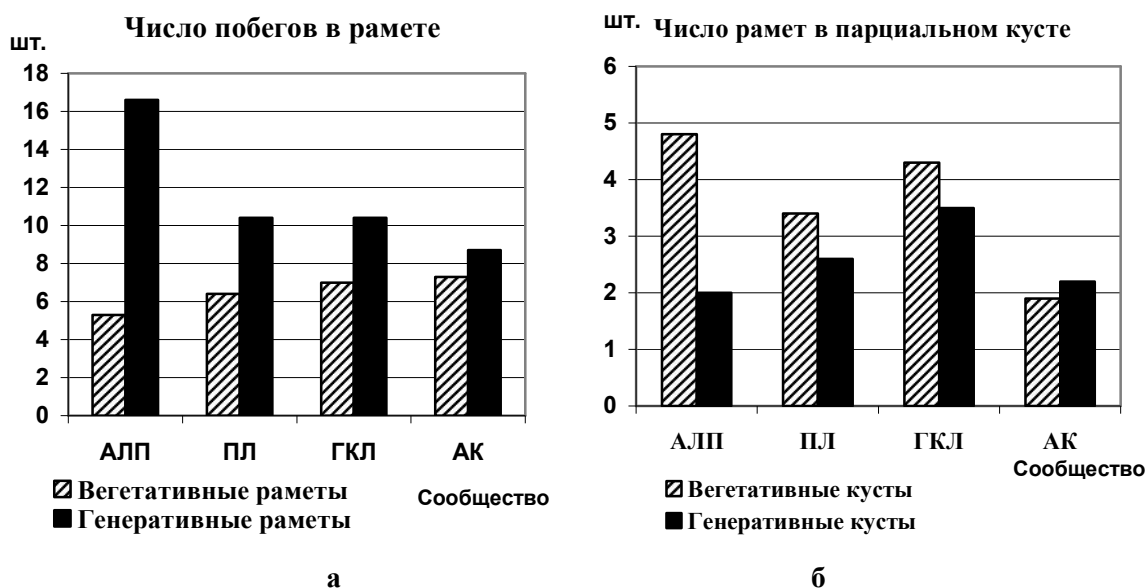


Рис. 1. Соотношение побегов и рамет у *Agrostis vinealis* в разных сообществах альпийского пояса

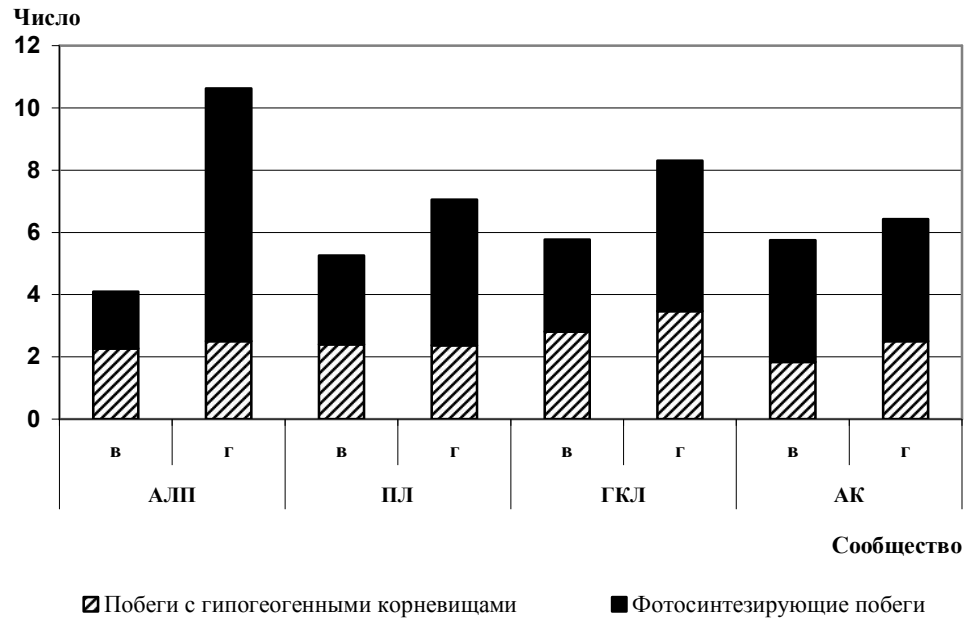


Рис. 2. Средние показатели числа фотосинтезирующих побегов и побегов с гипогенным корневищем в рамете *Agrostis vinealis* в разных сообществах: **В** – раметы в вегетативном возрастном состоянии, **Г** – в генеративном

По результатам наших многолетних исследований можно отметить, что в ценопопуляции на альпийских лишайниковых пустошах вегетативные парциальные кусты состоят из большого числа рамет (рис. 1б) с низкой жизненностью (рис. 1а). Каждая из этих рамет образует 2-3 укороченных вегетативных побега и 2-3 побега, начинающихся с гипогенного корневища (рис. 2). Генеративные парциальные кусты формируют по две раметы с высокой жизненностью, состоящие из 14-17 побегов (рис. 1). При этом генеративные раметы имеют также по 2-3 побега, начинающихся с гипогенного корневища и служащих для вегетативного размножения и расселения (рис. 2). Таким образом, вегетативные парциальные кусты в этом сообществе при большом числе рамет формируют больше побегов, начинающихся с гипогенного корневища, и соответственно, больше новых рамет и парциальных кустов, чем генеративные парциальные кусты. Получается что, вегетативные парциальные кусты *A. vinealis* на альпийских лишайниковых пустошах эффективнее расселялись, чем генеративные.

В ряду сообществ по градиенту снегонакопления разница в числе побегов у вегетативных и генеративных рамет, а также по числу рамет между вегетативными и генеративными кустами снижается и на альпийских коврах практически исчезает (рис. 1 а, б). В ценопопуляции на альпийских коврах сглаживались границы отдельных кустов благодаря отсутствию побегов с длинными гипогенными корневищами. В генеративных раметах более 65%, а на пестроовсяницевых лугах – более 70% всех побегов составили живые побеги, что также свидетельствует о высокой жизненности генеративных рамет. В вегетативных раметах вегетативных парциальных кустов в ценопопуляциях на альпийских лишайниковых пустошах живых побегов было менее 40%, что говорит об их низкой жизненности в этом сообществе.

Согласно нашим исследованиям, альпийские лишайниковые пустоши и пестроовсяницевые луга менее благоприятны для *A. vinealis* (Любезнова, 2007). В этих двух сообществах наблюдалась низкая численность особей, у рамет происходило увеличение продолжительности виргинильного возрастного состояния, а на пестроовсяницевых лугах были наименьшие доля генеративных рамет и парциальных кустов и продолжительность генеративного возрастного состояния. В этих сообществах также происходила дифференциация парциальных кустов по жизненности с одновременной специализацией их по функции. Парциальные кусты с низкой жизненностью формировали много рамет и эффективно расселялись вегетативным путем. Парциальные кусты с высокой жизненностью переходили в генеративное возрастное состояние и могли бы участвовать в генеративном размножении, если бы формировали зерновки. При этом отсутствие генеративного возрастного состояния в жизненном цикле у вегетативных рамет и парциальных кустов нельзя объяснить только различием в уровне жизненности, так как на

альпийских коврах часть рамет оставалась вегетативными, не отличаясь по жизненности от генеративных.

#### Выводы

1. В отсутствии семенных инвазий у *A. vinealis* основным становится вегетативное размножение с омоложением до имматурного возрастного состояния.
2. Быстрая сменяемость рамет позволяет достаточно долго поддерживать жизнеспособность клона на высоком уровне без отчетливо выраженного старения. Образование гипогеегенных корневищ разной длины способствует более полному использованию ресурсов среды.
3. В менее благоприятных условиях происходит дифференциация парциальных кустов по уровню жизненности и эффективности участия в вегетативном размножении.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ермакова И.М., Жукова Л.А.* Типы функционирования ежи сборной и овсяницы луговой в луговых агрофитоценозах // Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. С. 110-126.
- Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Заугольнова Л.Б., Жукова А.А., Комаров А.С., Смирнова О.В.* Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1988. 183 с.
- Любезнова Н.В.* Ценопопуляционная изменчивость морфологического строения *Agrostis vinealis* ssp. *planifolia* (K. Koch.) Tzvel. в условиях альпийского пояса горы Малая Хатипара // Состав и структура высокогорных экосистем Тебердинского заповедника: Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. М., 2007. Вып. 27. С. 104-119.
- Работнов Т.А.* Изучение ценогических популяций растений в целях выяснения «стратегий жизни» видов растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5-17.
- Цвелев Н.Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. С. 354-355.
- Harper J.L.* Population biology of plants. London: Academic Press, 1977. 892 p.
- Onipchenko V.G.* Study area and general description of the investigated communities // Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus / Eds.: V.G. Onipchenko, M.C. Blinnikov. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel. Zürich, 1994. H. 115. P. 6-22.