

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЭКОЛОГИЯ

№ 6

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

1994

УРАЛЬСКИЙ СКАЛЬНО-ГОРНОСТЕПНОЙ СУБЭНДЕМИК *DIANTHUS ACICULARIS* FISCH. EX LDB.: ОНТОГЕНЕЗ И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ¹

П. Л. Горчаковский, А. В. Степанова

Проведено изучение биоморфы, фаз онтогенеза, экологических особенностей, жизненной стратегии, структуры и динамики популяций одного из характерных скально-горностепных растений Урала. Показано значение индекса плотности и возрастной структуры популяций для диагностики их состояния и прогнозирования дальнейших изменений.

Гвоздика иглолистная (*Dianthus acicularis* Fisch. ex Ldb.) — типичный представитель группы скально-горностепных эндемичных растений Урала. Это не эндемик в строгом смысле данного термина, а субэндемик, так как, кроме основного уральского ареала, имеется фрагмент ареала в Казахском мелкосопочнике и на прилегающей к нему территории Западной Сибири. Однако несомненно, что центр обилия вида находится на Урале, тогда как систематическое положение расы, произрастающей в Казахстане и в Западной Сибири, еще остается проблематичным (М. В. Клоков намечал ее к описанию под названием *D. toboliensis*). Гвоздика иглолистная распространена прерывисто, так как тесно связана с каменистым субстратом и продуктами выветривания различных горных пород. Местонахождения ее многочисленны на Южном Урале, где она произрастает в каменистых горных степях и на скалах, на Среднем и Северном Урале встречается несколько реже — на обнажениях известняка и других горных пород по берегам рек и на выходах дунита и габбро близ верхней границы леса (Горчаковский, 1969).

Наши исследования велись на Северном и Среднем Урале с 1979 по 1993 гг. в модельных популяциях, отражающих разнообразие биотопов, на пробных площадях размером 100 м², разбитых на квадраты по 1 м². В каждом квадрате производился учет всех имеющихся особей данного вида с распределением по возрастным состояниям; особи маркировались, отмечалось появление новых особей, переход их из одного возрастного состояния в другое, отмирание. Для характеристики популяций использовались показатели соотношения возрастных групп и индекс плотности (число особей на 1 м²); в возрастных спектрах субсенильные особи объединялись с сенильными.

ОНТОГЕНЕЗ

На начальном этапе формирования особи гвоздики иглолистной (рис. 1) проростки (р1) имеют тонкий корешок, короткое подсемядольное колено (гипокотиль), увенчанное двумя обратно-яйцевидными или ланцетными семядолями длиной 4—5 мм, шириной 1 мм. Надсемядольное колено, появляющееся позднее, несет две пары сравнительно широких предлистьев, а затем несколько пар игольчатых листьев, сходных с листьями на взрослых растениях, но отличающихся лишь несколько меньшими размерами.

В течение первых 3—5 лет жизни растения главный побег еще нарастает моноподиально, у ювенильных (j) особей боковые побеги I порядка появляются прежде всего из пазушных почек семядолей и предлистьев, позднее — из почек в пазухах игольчатых листьев. Главный материнский побег вскоре полегает, верхушка его отмирает, нарастание побегов в дальнейшем осуществляется симподиально. Полегают и боковые побеги. Из них постепенно формируется основа будущих скелетных осей — плагитропных, прижатых к субстрату, а затем поднимающихся многолетних побегов.

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 93-04-6495).



Рис. 1. Возрастные состояния гвоздики иглолистной:

pl — проростки, j — ювенильное, im — имматурное, g₁ — молодое генеративное, g₂ — средневозрастное генеративное, g₃ — старое генеративное, ss — субсенильное, s — сенильное.

Имматурные (im) особи уже начинают приобретать черты, свойственные жизненной форме подушковидных полукустарничков. У них имеется несколько радиально расходящихся более или менее разветвленных скелетных осевых побегов, молодые их части густо облиственны, старые — слабо одревесневшие, со следами отмерших листьев. Корень слабо ветвистый, глубоко уходящий в расщелины скал.

У молодых генеративных (g_1) особей начинает формироваться многоглавый стеблекорень — каудекс, корень втягивается в почву, поэтому нижняя часть скелетных побегов оказывается прикрытой слоем мелкозема, а также мхами, лишайниками и отмершими листьями. Сам же корень становится более мощным и разветвленным. Скелетные побеги уже сформированы, но еще не разветвлены или слабо разветвлены. Генеративные побеги немногочисленные (обычно их от 1 до 10), с одиночными цветками.

У средневозрастных генеративных (g_2) особей в полной мере проявляются признаки, характерные для жизненной формы стержнекорневых подушковидных полукустарничков, образующих каудекс. Как вегетативная, так и генеративная сфера достигают максимального развития. Каудекс ясно выражен, корень более утолщен, скелетные ветви длиннее, толще и многократно разветвлены. Подушки достигают ширины 15—20 см, высоты (не считая генеративных побегов) 6—10 см. Вегетативные побеги со сближенными междоузлиями, густо облиственные (обычно с 8—10 игловидными листочками длиной до 3 см); ежегодный прирост составляет всего лишь несколько миллиметров. Благодаря многократному разветвлению побеги располагаются этажами. Отмершие листья прошлых лет долго не опадают (сохраняясь до 2—5 лет), что придает подушке большую плотность. Генеративные побеги многочисленные (от 4—6 до 60), как одноцветковые, так и двухцветковые, число междоузлий от 3—4 до 6. Существуют генеративные побеги только один год. После отцветания и диссеминации они отмирают, а из боковых (пазушных) почек появляются побеги последующих порядков, продуцирующие в течение 2—3 лет только листья, после чего на них могут появиться новые генеративные побеги. На старых частях ветвей имеются спящие почки; некоторые из них при благоприятных условиях трогаются в рост, что еще более способствует уплотнению подушек.

Старые генеративные (g_3) особи (см. рис. 1) имеют еще более утолщенный каудекс. Отмирание надземных побегов преобладает над их новообразованием. Имеется много мертвых побегов, не несущих листьев, поэтому подушка становится более рыхлой. Число генеративных побегов может быть таким же, как у средневозрастных особей, или несколько ниже. Генеративные побеги с одним или двумя цветками, с 3—4 (5) междоузлиями, число побегов от 1—2 до 10, редко больше.

Вегетативная сфера субсенильных (ss) особей еще сохраняется, хотя имеется много отмерших разрушающихся побегов. Генеративная функция утрачена, иногда имеется один-два генеративных побега, но с недоразвитыми цветками, не производящими семян.

Для сенильных (s) особей характерно отмирание и разрушение большей части скелетных ветвей. Остается лишь несколько полуотмерших базальных частей скелетных ветвей с вегетативными побегами, возникшими большей частью из спящих почек. Генеративных побегов нет.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИИ

Разнообразие местообитаний гвоздики иглолистной и особенности возрастной структуры популяций (в ее динамике) можно проследить

на примере семи модельных популяций. Наименования популяций даны по месту их нахождения.

Популяция «Косьвинский Камень» (рис. 2) — Северный Урал, 800 м над ур. м., выше верхней границы леса, дунитовый уступ горы Косьвинский Камень. Дуниты содержат много Fe, Mg, Cr, Ni, Co; быстро выветриваются, продукты их выветривания легко проницаемы

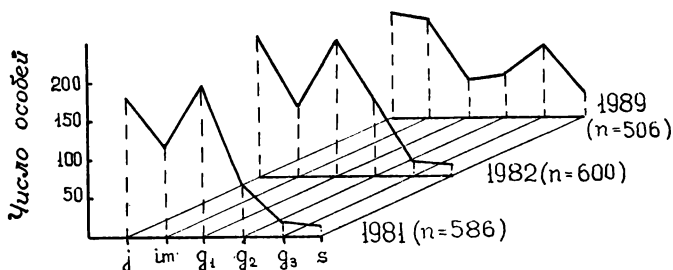


Рис. 2. Динамика популяции «Косьвинский Камень» (по годам наблюдений; n — общее число особей всех возрастных состояний на 100 м^2).

для воды, быстро теряют влагу, кора выветривания непрерывно обновляется. Растительный покров разреженный (покрытие 15%), кроме преобладающей *D. acicularis*, в его состав входят виды, характерные для горных тундр: *Festuca ovina* ssp. *ruprechtii*, *Scorzonera ruprechtiana*, *Silene acaulis*, *Alyssum biovulatum*, *Saussurea uralensis*, *Cerastium igoschinae*, *Thymus pseudalternans*. Эта популяция нормальная полночленная, индекс плотности 5—5,8. В первые годы наблюдений (1981 и 1982) возрастной спектр двухвершинный, с преобладанием ювенильных и молодых генеративных особей. В 1989 г. в генеративном поколении

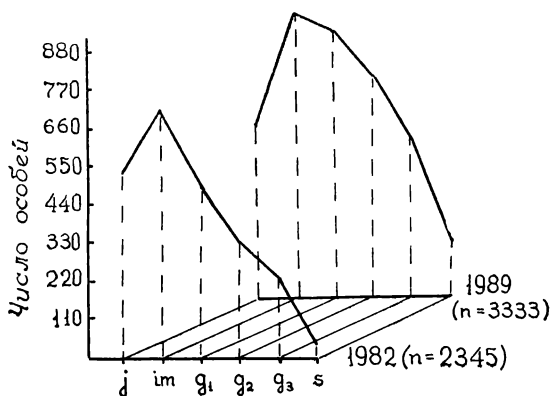


Рис. 3. Динамика популяции «Юдинская».

преобладали старые особи, возросла доля сенильных; для спектра характерно наложение двух волн — нисходящей (отмирание старого поколения) и восходящей (появление молодых особей).

Популяция «Юдинская» (рис. 3). Подножие горы Косьвинский Камень, окрестности поселка Юдинский (бывший прииск), очень крутой (40°) южный склон, старый дунитовый отвал на месте работы драги. Гвоздика иглолистная доминирует (покрытие до 40—50%), растения занимают скопления мелкозема между щебенкой, из других видов лишь изредка встречается *Thymus pseudalternans*. Эта популяция также полночленная, но очень высокой плотности (индекс 23,4—33,3), возрастной спектр левосторонний, инвазионного типа, со значительным преобладанием ювенильных и имматурных особей. За значительный период наблюдений (с 1982 по 1989 гг.) несколько возросла плотность популя-

ции, существенных изменений в структуре не произошло, немного увеличилась доля сенильных особей.

Популяция «Режевская серпентенитовая» (рис. 4). Средний Урал, река Реж близ места впадения р. Глинки, обнажение

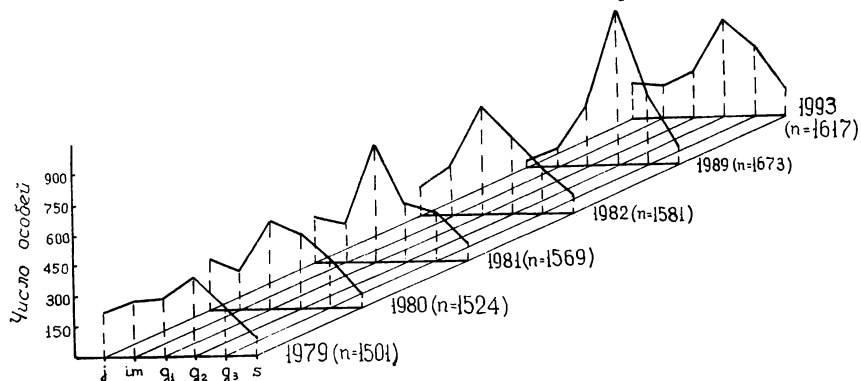


Рис. 4. Динамика популяции «Режевская серпентенитовая».

серпентенитов, очень крутой (45°) юго-восточный склон, сильно подверженный эрозии. Кроме гвоздики иглолистной, других видов сосудистых растений нет, покрытие до 20%. Популяция нормальная полночленная, индекс плотности 15—16,7. За период наблюдений произошли лишь незначительные изменения плотности, с 1979 по 1982 гг. в ней преобладали молодые генеративные особи; в 1989 г. максимум сместился в сторону

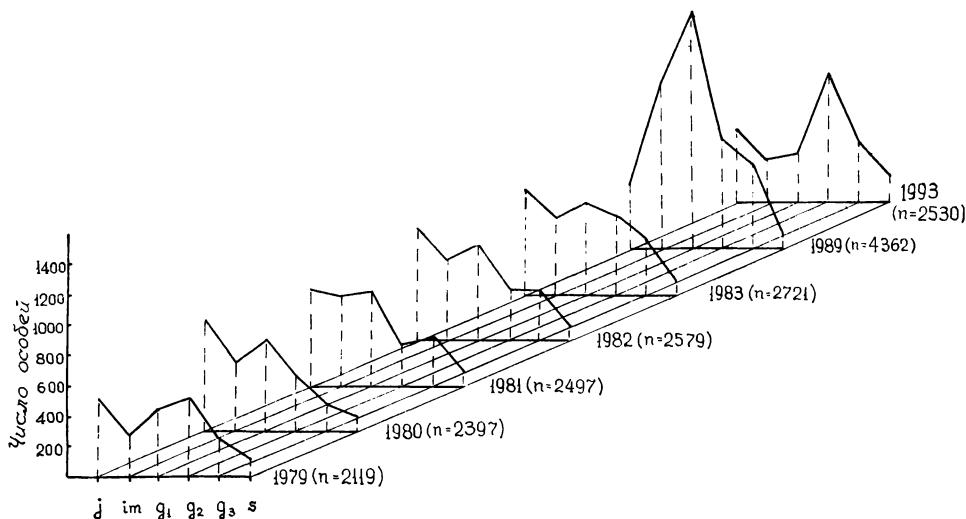


Рис. 5. Динамика популяции «Режевская порфиритовая».

средневозрастных генеративных, в 1993 г. наметилась тенденция омоложения популяции, признаком чего служит увеличение доли ювенильных и имматурных особей. В целом развитие популяции происходило спокойно; смена поколений осуществлялась медленно и постепенно; стрессовых ситуаций не возникало.

Популяция «Режевская порфиритовая» (рис. 5). Располагается там же, где и предыдущая, но субстрат иной — выходы базальтовых порфиритов со скоплениями дресвяного и глинистого мелкозема между глыбами. Склон юго-восточный, крутизна 30° . Гвоздика иглолистная здесь — единственный вид сосудистых растений, покрытие достигает 50%. Популяция нормальная полночленная, индекс плотно-

сти 21,2—43,6. В первый год наблюдений (1979) возрастной спектр двухвершинный, с максимумом на ювенильных и средневозрастных генеративных особях (начальная стадия омоложения популяции). В последующие годы (1980—1983) тенденция омоложения усилилась, численность молодых генеративных особей стала превышать численность средневозрастных; спектр по-прежнему остался двухвершинным. В 1989 г. популяция достигла наибольшей плотности (индекс 4,3) и была нормальной полночленной с одновершинным возрастным спектром, где максимум приходится на молодые генеративные особи. В 1993 г. плотность

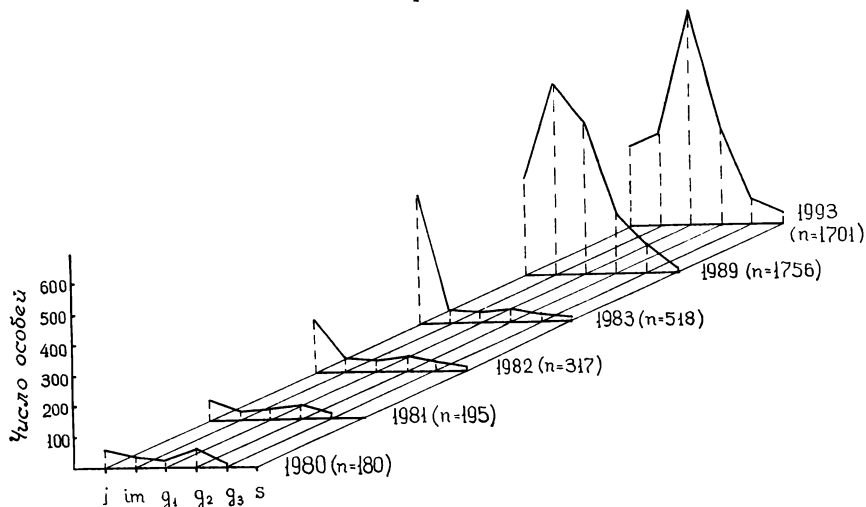


Рис. 6. Динамика популяции «Режевская глинистая».

уменьшилась, возрастной спектр стал снова двухвершинным, с пиками на ювенильных и средневозрастных генеративных особях, что свидетельствует о налегании двух волн — нисходящей и восходящей. За период наблюдений в этой популяции почти полностью осуществился кругооборот поколений.

Популяция «Режевская глинистая» (рис. 6). Находится неподалеку от двух предыдущих. Занимает довольно пологий (10—15°) юго-восточный склон, на котором накопился слой глинистого мелкозема, образовавшегося в результате выветривания базальтовых порфиров; примесь мелкой щебенки незначительна. На склоне начался процесс формирования растительного покрова из злаков и разнотравья. В состав травостоя, кроме гвоздики иглолистной, входят *Festuca ovina*, *Poa angustifolia*, *Sedum hybridum*, *Artemisia sieversiana*, *Berteroa incana*, *Scleranthus annuus*, *Pimpinella saxifraga*, *Potentilla argentea* и др. В период наблюдений происходило постепенное внедрение гвоздики иглолистной в состав формирующегося злаково-разнотравного сообщества. В 1980 г. плотность популяции еще была очень низкой (индекс 1,8). Возрастной спектр был неполночленным, отсутствовали сенильные особи. Вплоть до 1982 г. происходило постепенное увеличение числа ювенильных особей, индекс плотности возрос до 5,2. В 1989 г. уже стали преобладать имматурные особи, плотность, по-видимому, достигла максимально возможного уровня в злаково-разнотравном сообществе (индекс 17,5). В 1993 г. популяция стала нормальной полночленной с одновершинным возрастным спектром, максимум которого приходится на молодые генеративные особи.

Популяция «Старопышминская» (рис. 7). Средний Урал, правый берег р. Пышмы близ пос. Старопышминский, выходы серпентинитов, пологий юго-западный склон. В результате длительного выветри-

вания на склоне накопился слой мелкого щебня и мелкозема. Травяной ярус хорошо развит, проективное покрытие до 70%. Кроме гвоздики иглолистной, в его состав входят *Antennaria dioica*, *Luzula pallescens*,

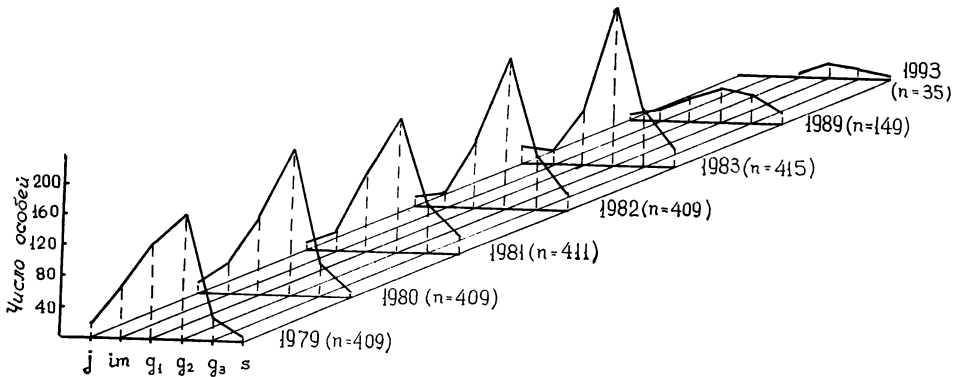


Рис. 7. Динамика популяции «Старопышминская».

Galium verum, *Koeleria cristata*, *Festuca ovina*, *Veronica spicata*, *Polygonatum officinale*, *Aster alpinus*, *Vincetoxicum stepposum*, *Solidago virgaurea* и др. Склон зарастает подростом сосны. В период с 1979 по 1982 г. популяция была нормальной полночленной, возрастной спектр одновершинный, с пиком, приходящимся на средневозрастные генеративные особи, плотность невысокая (индекс 4,0). Затем в связи с инвазией подроста сосны началась регрессия популяции, плотность ее значительно снизилась. В 1993 г., когда на площади 100 м² осталось только

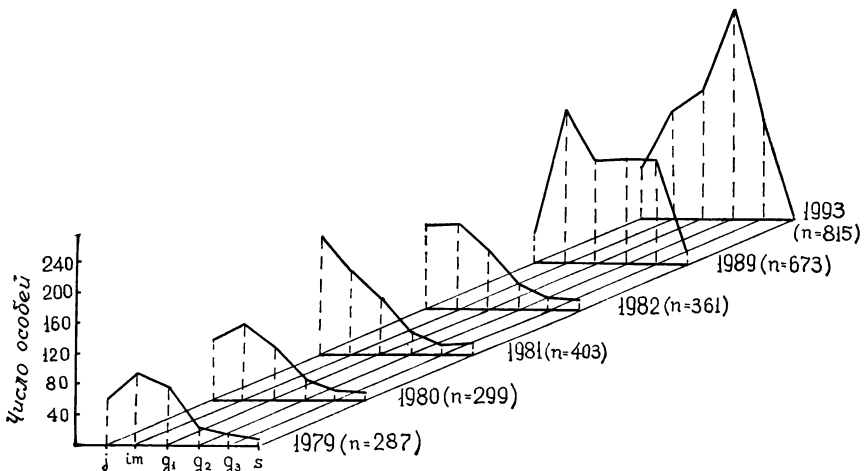


Рис. 8. Динамика популяции «Смолинская».

35 особей, произошло почти полное разрушение популяции, в ее составе уже не было молодых (ювенильных и имматурных) растений.

Популяция «Смолинская» (рис. 8). Средний Урал, обнажения известняка на р. Исеть около Смолинских пещер в окрестностях дома отдыха «Металлург» близ г. Каменска-Уральского. Склон довольно крутой (15—20°), юго-восточной ориентации, мелкозем накопился только в расщелинах, а местами на глыбах известняка. Кроме гвоздики иглолистной, здесь произрастают *Minuartia krascheninnikovii*, *Elytrigia pruiniifera*, *Agropyron cristatum*, *Poa angustifolia*, *Erysimum hieracifolium*, *Veronica spicata*, *Thalictrum foetidum*, *Potentilla argentea*, *Galium verum*, *Polygala sibirica*, *Medicago falcata* и др. Популяция и в этом случае нормальная полночленная, плотность низкая (индекс 2,8—8,1).

В начале наблюдений (1979—1980 гг.) возрастной спектр был левосторонним, с пиком на имматурных особях. С 1980 по 1982 гг. происходило омоложение популяции, стали преобладать ювенильные особи. В 1989 г. в популяции было хорошо представлено генеративное поколение, хотя преобладали имматурные особи, индекс плотности возрос до 6,7. К 1993 г. сформировалась нормальная популяция (индекс плотности 8,1) с пиком в возрастном спектре, приходящимся на средневозрастные генеративные особи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ онтогенеза и морфологических признаков гвоздики иглолистной дает основание отнести это растение к жизненной форме стержнекорневых подушковидных полукустарничков, образующих каудекс. Втягивание нижних многолетних частей побегов в почву (одно из свойств каудекса), покрытие их слоем мелкозема, мхов, лишайников и опавших листьев, сохранение в течение нескольких лет старых отмерших листьев на вегетативных побегах способствуют защите жизнеспособных почек возобновления от вымерзания и высыхания, выживанию этого растения на скалах в условиях суровых зим с маломощным снежным покровом, резкими колебаниями температурного режима и увлажнения в летний период.

И. В. Борисова (1962), проводившая исследования в Северном Казахстане, утверждает, что существуют две жизненные формы гвоздики иглолистной: переходная от многолетних травянистых растений к полукустарничкам и рыхлоподушковидная. Однако фотоснимки, приведенные в ее статье в качестве примера, свидетельствуют о том, что фактически там речь идет не о разных жизненных формах, а о растениях, относящихся к одной жизненной форме, но находящихся в разных возрастных состояниях. Что касается плотности подушки, то она может быть различной в зависимости от возраста растений и характера субстрата.

На Северном и Среднем Урале гвоздика иглолистная произрастает на обнажениях и продуктах выветривания различных горных пород — известняков, диабазовых порфиров, серпентинитов и дунитов. Прерывистость ее распространения, существование в форме малых изолированных популяций объясняется тем, что такие каменистые обнажения встречаются далеко не везде, чаще по берегам рек и в высокогорьях.

Гвоздика иглолистная произрастает в местах, где ослаблена или полностью отсутствует конкуренция со стороны других растений, — на более или менее крутых каменистых и щебнистых склонах, где субстрат непрерывно обновляется в результате выветривания и происходит интенсивный смыв мелкозема. Она поселяется также и на техногенных субстратах, выступая здесь в роли растения-пионера (примером служит формирование ее популяции на дунитовых отвалах рудника Юдинского). Однако по мере накопления мелкоземистого материала на склонах и заселения их другими растениями популяции гвоздики иглолистной деградируют, что можно было наблюдать, в частности, на берегу р. Пышмы близ пос. Старопышминского. Таким образом, гвоздика иглолистная, как и некоторые другие ранее изученные нами уральские эндемичные скально-горностепные растения (Горчаковский, Зуева, 1984, 1993; Горчаковский, Степанова, 1994), по ее жизненной стратегии относится к категории эксплерентов (Раменский, 1971) или R-стратегов (Grime, 1979).

Плотность популяций гвоздики иглолистной значительно варьирует в зависимости от их состояния и местообитания. Повышенные значения индекса плотности (33) отмечены в популяции инвазионного типа на дунитовых отвалах заброшенного дунитового рудника (за счет преобладания ювенильных и имматурных особей). Довольно высок этот показа-

тель (до 15—25, реже до 43) в зрелых популяциях, сформировавшихся на крутых склонах скалистых береговых обнажений, где сведена до минимума межвидовая конкуренция. В остальных случаях, как на начальных стадиях формирования популяций, так и при их угасании, в условиях нарастающей межвидовой конкуренции, индекс плотности популяций значительно ниже.

Изменения возрастной структуры изученных нами популяций имеют волновой характер, причем обычно наблюдается налегание двух волн — нисходящей (отмирание старого поколения) и восходящей (внедрение молодого). В отличие от некоторых других уральских скально-горно-степных эндемиков, например от оносмы губерлинской, динамика популяции гвоздики иглолистной в меньшей степени зависит от метеорологической обстановки отдельных лет, а определяется главным образом эндогенными факторами (что отчасти связано с большей продолжительностью жизни этого растения). Судя по нашим наблюдениям, там, где исключена межвидовая конкуренция и отсутствуют экзогенные нарушения, кругооборот поколений в популяциях гвоздики иглолистной осуществляется приблизительно в течение 14—15 лет.

Показатели индекса плотности и возрастной структуры могут быть с успехом использованы в рамках фитомониторинга для диагностики состояния популяций эндемичных растений и прогнозирования их дальнейших изменений.

Институт экологии растений
и животных УрО РАН

Поступила в редакцию
29 июня 1994 г.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисова И. В. Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана.— В кн.: Проблемы ботаники, 6. Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии. М.—Л., 1962, с. 336—345.
- Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала.— Свердловск: Урал. филиал АН СССР, 1969.— 286 с.
- Горчаковский П. Л., Зуева В. Н. Возрастная структура и динамика малых изолированных популяций уральских эндемичных астрагалов.— Экология, 1984, № 3, с. 3—11.
- Горчаковский П. Л., Зуева В. Н. Онтогенез, структура и динамика популяций южноуральского эндемика *Onosma guberlinensis* Dobrocz. et V. Vinorg.— Экология, 1993, № 6, с. 24—29.
- Горчаковский П. Л., Степанова А. В. Уральские эндемичные виды рода *Minuartia* L.: онтогенез, структура и динамика популяций.— Экология, 1994, № 3, с. 22—30.
- Раменский Л. Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова.— Л.: Наука, 1971.— 334 с.
- Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes.— Chichester etc.; Wiley, N. Y., 1979.— 371 p.