

УДК 574.472, 58.002

Анализ соотношения видового и биоморфологического разнообразия некоторых высокогорных фитоценозов Горного Алтая

И.В. Волков^{1,2}, И.И. Волкова¹, Е.Ю. Мухтобарова²

¹Томский государственный университет (г. Томск, Россия)

²Томский государственный педагогический университет (г. Томск, Россия)

Исследования выполнены в рамках гранта по Постановлению Правительства РФ № 220 от 09 апреля 2010 г. по договору с Министерством образования и науки РФ № 14.

B25.31.0001 от 24 июня 2013 г. (BIO-GEO-CLIM).

Разнообразие жизненных форм в фитоценозе является важным аспектом био-разнообразия. Связь между разнообразием жизненных форм и видовым разнообразием в сообществах растений отражается в относительном биоморфологическом разнообразии, анализу которого на примере высокогорной растительности Республики Алтай посвящена эта статья. С помощью оригинальной системы жизненных форм были проведены сравнительные исследования модельных фитоценозов, относящихся к различным типам высокогорной растительности. Для выборки использовались наиболее типичные фитоценозы и фитоценозы, находящиеся на пределе экологической толерантности для данного типа растительности. Результаты исследования показали, что большинство высокогорных фитоценозов характеризуются сбалансированностью видового и биоморфологического составов. Можно предположить, что данная особенность является адаптивным признаком. Для фитоценозов, произрастающих в наиболее суровых экологических условиях, отмечена тенденция компенсации низкого видового разнообразия разнообразием жизненных форм. Луговые фитоценозы имеют относительно невысокие показатели биоморфологического разнообразия. При этом в ряду «высокотравные субальпийские луга – среднетравные альпийские луга – низкотравные альпийские луга» биоморфологическое разнообразие имеет тенденцию к росту, тогда как рост видового разнообразия тормозится из-за усиления общей суровости среды обитания. Высокотравные субальпийские луга наиболее гумидных районов Алтая характеризуются высокой степенью варьирования показателей видового разнообразия в пространстве при стабильности и невысоком разнообразии жизненных форм. Тундровые фитоценозы, развивающиеся в более суровых условиях, имеют относительно высокое видовое и биоморфологическое разнообразие, что связано с разнообразием стратегий адаптации видов при значительном уменьшении роли доминантов. В некоторых фитоценозах тенденция к относительному увеличению биоморфологического разнообразия связана не с разнообразием биоморф, а с уменьшением видового разнообразия на экологическом пределе произрастания дриадовых тундр и переходом высокотравных

субальпийских лугов в стадию климакса. Варьирование показателей относительного биоморфологического разнообразия в пределах одного типа растительности может свидетельствовать о значительной степени его экологической толерантности.

Ключевые слова: относительное биоморфологическое разнообразие; жизненные формы; Горный Алтай.

Введение

В настоящее время в науке о растительном покрове достаточно хорошо разработаны методы и подходы к изучению видового разнообразия. Геоботаники, имея практическую задачу изучения синтаксономического разнообразия фитоценозов, все меньше обращают внимание на их физиономическую характеристику. Это способствует довольно однобокому восприятию растительного сообщества как некоего набора видов, что отражает лишь один аспект этого сложного природного явления. Другим важным аспектом любого фитоценоза является его биоморфологическое разнообразие. Большинство учёных под термином «жизненная форма» (ЖФ) (синоним «биоморфа») понимают группы растений, сходные по формам и способам приспособления к среде обитания и, создавая классификации ЖФ, по сути, разрабатывают сформулированную еще Е. Вармингом проблему путей и способов приспособления растений к конкретному комплексу эколого-фитоценологических условий [1]. Поэтому адаптивная эволюция фитоценозов определяет не только их видовой состав как отражение соответствия экологических ниш видов растений гипербольему ниш конкретных местообитаний, но и функциональные роли видов (их экологические стратегии) в фитоценозе, что проявляется, в том числе, в структуре фитоценозов (определяемой набором, размерами и пространственным распределением жизненных форм). Следовательно, видовой состав и биоморфологическое разнообразие фитоценоза — это эволюционно взаимосвязанные аспекты его сущности, и логично искать точки соприкосновения между ними [2].

Материалы и методики исследования

Моделирование соотношения видового и биоморфологического разнообразий

Относительное биоморфологическое разнообразие (ОБР) отражает количественные соотношения ЖФ и видов в фитоценозах [2]. Однако сам по себе показатель ОБР не представляет особой ценности без знания механизма его образования, так как может быть обусловлен различными соотношениями видового и биоморфологического разнообразий, которые можно отобразить в виде модели, представленной на рис. 1. Если на представленной модели провести медиану из угла С, то в сообществах, располагающихся вдоль нее, будут наблюдаться все возрастающие показатели видового и биоморфологического разнообразия, соотношение которых определяет одинаковые показатели относительного биоморфологического разнообразия. Например, один и тот же показатель ОБР будет у фитоценозов, образованных десятью видами, относящихся к двум биоморфам и двадцатью видами относящихся к четырём биоморфам ($2/10=4/20$).

Таким образом, коэффициент ОБР в этих фитоценозах будет равен 0,2, но он связан с различными количественными показателями биоморф и видов, что можно отразить в формуле $0,2(2;10)$ и $0,2(4;20)$ соответственно. Естественно, что в различных фитоценозах, в той или иной мере отстоящих от медианы, логично ожидать различных величин ОБР. Если не считать множество переходных вариаций, то крайними вариантами являются четыре положения, соответствующие углам прямоугольника: угол А — многовидовые, но биоморфологически бедные сообщества (коэффициент ОБР снижается), В — многовидовые и биоморфологически богатые сообщества, D — маловидовые, но биоморфологически разнообразные сообщества (коэффициент ОБР увеличивается) и С — маловидовые и биоморфологически бедные сообщества.



Рис. 1. Модель, показывающая соотношение видового и биоморфологического разнообразия в фитоценозе (пояснения в тексте)

Наиболее вероятной представляется ситуация, когда видовое разнообразие фитоценозов выше их биоморфологического разнообразия (т.е. коэффициент ОБР ниже единицы), но теоретически может наблюдаться и обратная ситуация. К примеру, в фитоценозе представлены два вида, один из которых имеет жизненную форму *a*, а второй за счет биоморфологической изменчивости (или поливариантности) произрастает в жизненных формах *b* и *в*, тогда коэффициент ОБР будет равен 1,5, а соотношение биоморфы/виды — $3/2$.

Существенной проблемой биоморфологических исследований является субъективное представление о биоморфологическом разнообразии растений, что связано с отсутствием единых критериев выделения жизненных форм и, соответственно, отсутствием общепринятых систем их классификации. По нашему мнению, для анализа биоморфологического разнообразия фитоценозов необходимо использовать системы ЖФ, максимально полно отражающие основные направления (или тенденции) биоморфологической эволюции растительного покрова, что позволяет уменьшить степень субъективного фактора в исследованиях.

Жизненные формы и тенденции в биоморфологической эволюции высокогорных растений

В биоморфологической эволюции высокогорных растений можно выделить основные направления, связанные с адаптациями растительных организмов к существованию в специфических условиях высокогорных биомов (рис. 2).

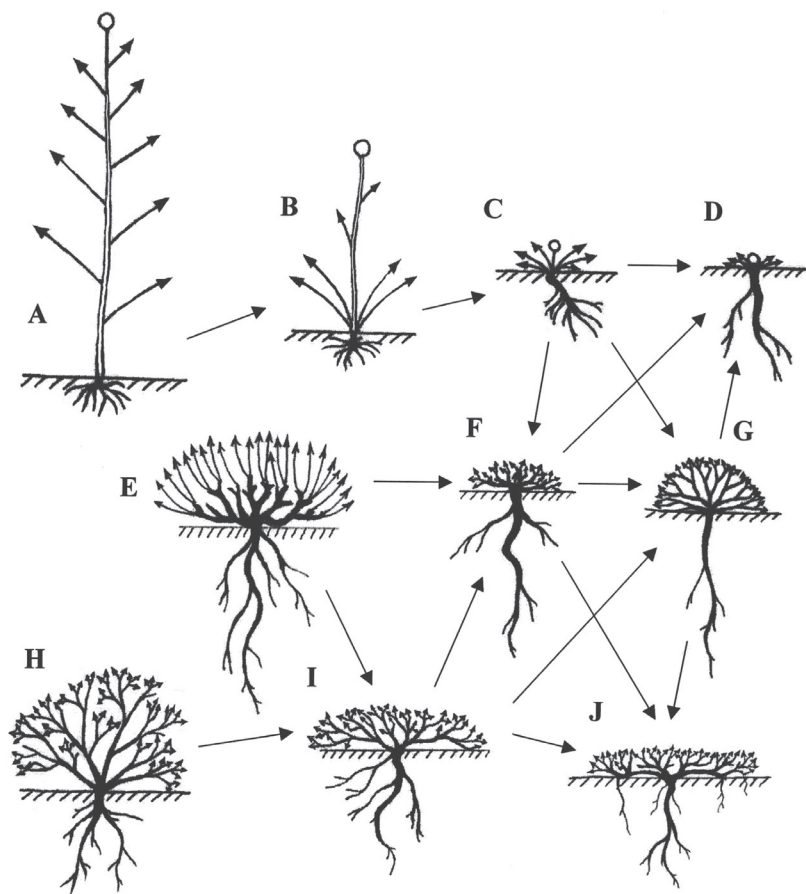


Рис. 2. Схема, показывающая основные эволюционные тенденции трансформации надземных частей цветковых растений в высокогорьях умеренной зоны по мере экстремализации условий обитания с ростом абсолютной высоты: верхний ряд — травянистые растения: *A* — безрозеточное растение субальпийских лугов, *B* — розеточное растение среднетравных альпийских лугов, *C* — розеточное растение низкотравных альпийских лугов и каменистых местообитаний альпийского пояса, *D* — «псевдотравянистое» максимально геофитизированное миниатюрное растение вблизи верхней границы распространения; средний и нижний ряды — древесные растения: *E* — полукустарники, *F* — кустарнички (полукустарнички), *G* — подушковидные растения, *H* — кустарники с оротропными побегами, *I* — нивелированные кустарники горных тундр и водоразделов, *J* — шпалерные ползучие биоморфы верхней части альпийского и субнивального поясов [3]

Существуют следующие тенденции в биоморфологической эволюции высокогорных растений:

— *Миниатюризация* — одна из главных адаптивных черт, связанных с обитанием растений в экстремальных условиях высокогорий и Севера [4]. Смысл миниатюризации в экономии ресурсов растением в условиях крайне ослабленного конкурентного давления со стороны других видов. Кроме того, в верхней части высокогорной зоны миниатюрные растения не могут вырасти из размеров пространственной приземной ниши, в которой могут сохранять положительный углеродный баланс. Надземные части таких растений находятся в более теплом

приземном слое воздуха, где меньше сила ветра, и благодаря небольшим размерам имеют возможность укрываться в нишах между камнями и под снеговым покровом. Небольшие размеры растений предполагают меньшее количество ресурсов, идущих на их построение, и меньшее время, затрачиваемое на ростовые процессы, что особенно актуально в условиях краткого достаточно сурового вегетационного периода. В крайнем своем выражении эта тенденция приводит к микроскопическим размерам высокогорных растений. В частности, К. Кёрнер [5] описал растения из высокогорий, которые в цветущем состоянии имеют размеры, не превышающие нескольких миллиметров. На схеме эта тенденция выражена в направлениях эволюции биоморф В-С-D и F-D (см. рис. 2). Миниатюрные жизненные формы наиболее распространены в верхних поясах высокогорной зоны, где миниатюризация является наиболее характерной тенденцией биоморфологической эволюции растений. Это позволило выделить группу биоморф — герпетофитов (или пресмыкающихся растений), вертикальные размеры которых не превышают размеров воздушного слоя, в котором они могут существовать, названного нами «высокогорным герпетобием». Причем в данную группу отнесены как небольшие прямостоячие (оротропные) растения, так и достаточно крупные растения, побеги которых, распространяясь горизонтально, не выходят за пределы высокогорного герпетобия (см. плагиотропность).

В нижней части высокогорной зоны, где совокупность экологических факторов, сдерживающих вертикальный рост растений, ослабляет свое влияние и усиливается конкурентное давление других видов, проявляется преобладание оротропных типов побегов, что наряду с увеличением размеров растений определяет гораздо большие размеры надпочвенного пространства, осваиваемого фитоценозом. Особенно это характерно для травянистых растений, которые в отсутствие деревьев достигают значительных вертикальных размеров: на альпийских лугах — 30–40 см (среднетравье), на субальпийских лугах — часто 1 м и более (высокотравье). Поэтому данную тенденцию у травянистых растений в наиболее благоприятных местообитаниях высокогорной зоны можно рассматривать как *гигантизацию*.

— *Плагиотропность*, которая проявляется в формировании полегающих (плагиотропных) побегов, распространяющихся по поверхности почвы, можно рассматривать как адаптацию относительно крупных растений к занятию более благоприятной приземной ниши в суровых условиях верхних поясов высокогорной зоны. Данная тенденция выражена в формировании ряда H-I-J (см. рис. 2).

— *Геофитизация* может рассматриваться как дальнейшая черта пространственной организации жизненных форм. Было замечено [6, 4], что в высокогорьях и высоких широтах деревянистые растения уподобляются травянистым, так как их многолетние части прячутся более или менее глубоко в почве, средние температуры которой обычно выше (особенно в условиях сильной солнечной радиации в высокогорьях) и стабильнее, чем температуры прилегающего воздуха. Это приводит к преобладанию подземной фитомассы над надземной, что позволяет растениям благополучно переносить резкие колебания температур в относительно небольшой надземной сфере. Особенно явно данная тенденция проявляется у ползучих древесных растений, когда их побеги «прячутся» в толще мха или почвы, а над поверхностью поднимаются только фотосинтезирующие органы. Такие крайне геофитизированные жизненные формы растений мы назвали «псевдотравянистыми».

— *Компактизация* выражается в формировании подушковидных, плотнoderновинных, кочкообразных жизненных форм, имеющих относительно небольшую поверхность контакта с окружающей надземной средой (см. рис. 2, *G*). В результате растения, сокращая ассимилирующую поверхность, приобретают большую устойчивость в суровых условиях высокогорий (не продуваются сильными ветрами, нивелируют перепады температур (особенно с переходом через 0°C), достаточно эффективно удерживают элементы питания и влагу в сфере своей жизнедеятельности [7]. Результатом формирования компактных жизненных форм является повышение их устойчивости в функциональном состоянии, что в суровых условиях высокогорий позволяет таким жизненным формам иногда преобладать в растительных сообществах (рис. 3).

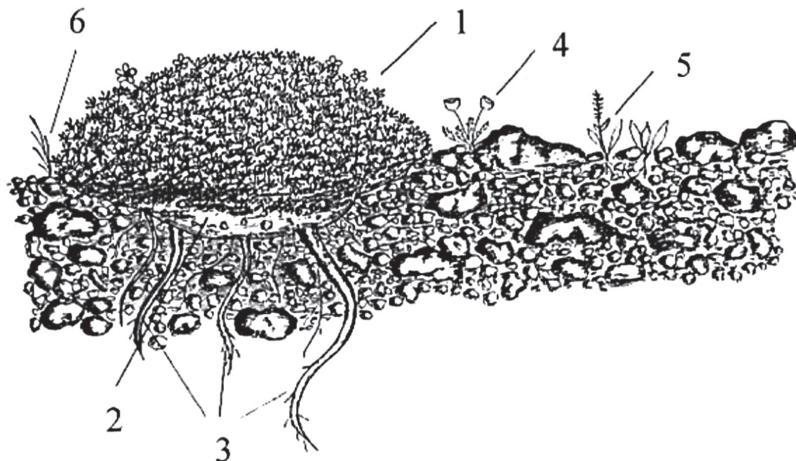


Рис. 3. Криофитное подушковидное растение и растения других жизненных форм на выложенном водоразделе Курайского хребта, на высоте 2950 м над ур. м. (1 — *Potentilla biflora*, 2 — основание подушковидной лапчатки, заполненное субстратом, 3 — корневая система, 4 — *Papaver pseudocanescens* (ксероморфный двудольный травянистый герпетофит), 5 — *Lagotis integrifolia* (мезоморфный травянистый герпетофит), 6 — *Poa altaica* (недерновинный граминоид-герпетофит) (объяснения см. в тексте)

Другим важным критерием дифференциации жизненных форм высокогорных растений является травянистость или деревянистость, что обычно взаимосвязано с интенсификацией или замедлением жизненных процессов и длительностью существования растений и их частей.

В качестве дифференцирующего признака использовано разделение на однодольные и двудольные растения.

Кроме того, для разделения жизненных форм использованы критерии: 1) мезоморфизма, который проявляется в преобладании мягких листьев с относительно большой фотосинтезирующей поверхностью, 2) ксероморфизма, проявляющегося в формировании узких листьев, часто покрытых восковидной кутикулой или опушенных светлыми волосками, что способствует сохранению влаги при относительно небольшой фотосинтезирующей поверхности, и 3) суккулентности, которая отражается в утолщении листьев и побегов и обычно связана с SAM-метаболизмом как морфолого-физиологической стратегией сохранения влаги. Кроме того, суккулентность и наличие органических кислот в тканях способ-

ствуют устойчивости фотосинтезирующего аппарата растений в условиях частых перепадов температур.

На основании анализа тенденций биоморфологической эволюции растений в высокогорной зоне умеренного пояса и эмпирического изучения биоморфологического разнообразия растений высокогорных фитоценозов Горного Алтая была разработана система жизненных форм высокогорных растений, которую можно использовать для изучения биоморфологического разнообразия фитоценозов северных тундр:

1. Миниатюрные многолетники с размерами до 2–3 см;
2. Травянистые многолетники с размерами, не превышающими 10–15 см, отнесенные нами к группе герпетофитов: 2.1. Мезоморфные травянистые двудольные герпетофиты, включая мягколистные и полусуккулентные герпетофиты; 2.2. Мезоморфные однодольные травянистые герпетофиты; 2.3. Суккулентные герпетофиты; 2.4. Ксероморфные травянистые герпетофиты: 2.4.1. Ксероморфные двудольные травянистые герпетофиты; 2.4.2. Недерновинные граминоиды-герпетофиты; 2.5. Мелкодерновинные морфотипы: 2.5.1. Двудольные мелкодерновинные герпетофиты; 2.5.1.1. Двудольные мелкодерновинные мягколистные герпетофиты, 2.5.1.2. Двудольные мелкодерновинные ксероморфные герпетофиты; 2.5.2. Мелкодерновинные граминоиды;
3. Древесные герпетофиты (вертикальные размеры не превышают 10–15 см): 3.1. Псевдотравянистые растения; 3.2. Шпалерные растения; 3.3. Кустарнички; 3.4. Нивелированные кустарники;
4. Плотные формы «экологических герпетофитов», которые включают: 4.1. Подушковидные растения; 4.2. Крупнодерновинные двудольные цветковые растения; 4.3. Крупнодерновинные граминоиды (tussock);
5. ЖФ растений относительно благоприятных местообитаний высокогорной зоны, включающие: 5.1 Мезоморфные растения лугов: 5.1.1. Двудольное среднетравье; 5.1.2. Двудольное высокотравье; 5.2. Мезоморфные граминоиды; 5.3. Прямостоячие кустарники; 5.4. Деревья; 6. ЖФ семиаридных и аридных высокогорий: Ксероморфные полукустарнички и полукустарники.

Для изучения соотношения показателей видового и биоморфологического разнообразия были использованы сравнительные исследования на примере модельных фитоценозов, относящихся к различным типам высокогорной растительности Республики Алтай (рис. 4). Количество видов цветковых растений было получено при стандартных геоботанических описаниях. Количество жизненных форм растений было получено при анализе биоморфологических спектров, полученных в тех же фитоценозах, с помощью вышеприведенной системы жизненных форм. Для анализа приводились наиболее типичные (усредненные) фитоценозы из выборки описаний (высокотравные альпийские луга – 5 описаний, среднетравные альпийские луга 11 описаний, низкотравные альпийские луга – 21 описание, псевдотундры – 21 описание, дриадовые тундры – 18 описаний, кустарниковые тундры – 5 описаний, криофитные подушечники – 16 описаний, ксерофитные подушечники – 36 описаний). Основным критерием усреднения являлось усредненное число видов в сообществе, кроме того, использовался критерий «наиболее типичного фитоценоза» для данного типа растительности, что соответствовало, на наш взгляд, наиболее усредненным показателям для данного типа растительности. Для некоторых типов растительности приводятся несколько

вариантов показателей, которые соответствуют вариациям фитоценозов в различных местообитаниях или другим причинам.

Результаты изучения корреляции видового и биоморфологического разнообразия в некоторых высокогорных фитоценозах Республики Алтай.

Попробуем проанализировать относительное биоморфологическое разнообразие в различных высокогорных фитоценозах Республики Алтай, относящихся к различным типам растительности (рис. 4).

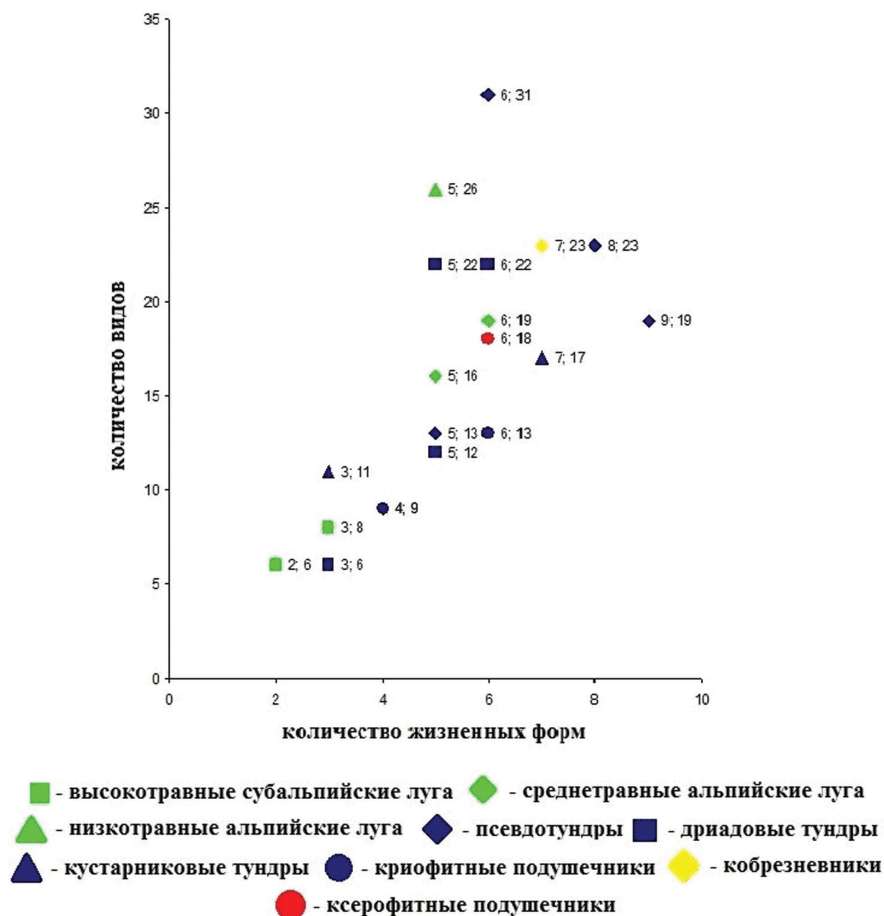


Рис. 4. Положение некоторых типов высокогорной растительности Республики Алтай в пространстве факторов видового и биоморфологического разнообразия. Первая цифра слева от значка обозначает количество жизненных форм растений в фитоценозе, вторая — количество видов цветковых растений

Как видно из рис. 4, в большинстве луговых фитоценозов (обозначенных зеленым цветом) относительное биоморфологическое разнообразие достаточно сходно, но определяется различными количественными показателями биоморфологического и видового биоразнообразия.

В *высокотравных субальпийских лугах* на западном макросклоне Катунского хребта (окрестности Верхнемультинского озера и озера Поперечного, Катунских

хребет) показатели ОБР — 0,33(2; 6), 0,37(3; 8). В ходе сукцессионного развития высокотравные луга имеют тенденцию к развитию монодоминантности и уменьшению видового разнообразия в результате жесткого конкурентного давления доминирующих видов высокотравья. Вместе с тем для каменистых осыпей, где произрастает эта растительность, характерно значительное пространственное разнообразие конгрегаций (под конгрегацией понимаются фитоценозы, у которых доминанты относятся к разным видам, но относятся к одной жизненной форме), связанных с сукцессионными стадиями в условиях механической нестабильности субстрата и разницей во времени стаивания снегового покрова. Данная особенность определяет существенные различия в видовом составе конгрегаций при относительно сходной их структуре. В результате этого в высокотравных субальпийских лугах видовое разнообразие характеризуется крайней степенью невыровненности. Следует отметить, что исследования, проводившиеся в данном месте по стандартным методикам геоботанических описаний [8], показали, что число видов цветковых растений в субальпийских высокотравных фитоценозах достигает 25–33. По вышеизложенным причинам, для сравнительных исследований ОБР использовать относительно однородные по видовым характеристикам конгрегации, которые создавали мозаику в пределах площади одного геоботанического описания. Использование же стандартных геоботанических площадей в данном случае переместит показатели ОБР субальпийских высокотравных лугов в верхнюю левую часть графика, что позволит отнести их к многовидовым, но биоморфологически бедным фитоценозам.

В *среднетравных альпийских лугах* (см. рис. 4), обследованных в районе Мульти-тинских озер (Катунский хребет), пространственная гетерогенность менее выражена — «травостой достаточно однороден, выделяются лишь пятна мозаики, отражающие изменение степени щебнистости почвы» [8. С. 38]. Это, вероятно, связано с экстремализацией среды, что определяет меньшую инвариантность структуры травянистых фитоценозов, более жестко связанной с условиями экотопов. Следствием чего является относительно высокая степень выравнивания видового и биоморфологического разнообразия в пределах фитоценоза. По нашим наблюдениям, более пространственно гетерогенными являются полидоминантные среднетравные луга, характерные для верхней части пояса субальпийской растительности (в местах с более длительным периодом стаивания снегового покрова), а наиболее пространственно однородными являются эмеевиковые альпийские луга (по показателям вертикальных размеров растений, приближающихся к низкотравным альпийским лугам), произрастающие на верхнем пределе существования этой растительности вблизи нивального пояса. Порядок видовой насыщенности описания полидоминантного луга (19 видов) сходен этим показателем близкой ассоциации лугов *Aguilegio glandulosae-Festucetum krylovianae* (18–29 видов) в данном районе. При этом уменьшение влияния доминантов на структуру сообщества (по сравнению с высокотравными альпийскими лугами), а также повышение степени экстремальности и динамичности климата с ростом абсолютной высоты способствуют росту эпиморфологического и видового разнообразия фитоценозов среднетравных альпийских лугов при сходных показателях ОБР (0,31) с высокотравными альпийскими лугами.

Достаточно высокие показатели видового разнообразия низкотравных альпийских лугов можно объяснить ростом видового разнообразия при дальнейшем

снижении роли фитоценотического отбора в субэкстремальных условиях, позволяя этим сообществам довольно гибко реагировать на смену экологической обстановки за счет увеличения значения более соответствующих данной экологической ситуации видов. В то же время биоморфологическое разнообразие этих сообществ остается на уровне среднетравных альпийских лугов. Причинами этого являются суровые условия, препятствующие проникновению более высокорослых растений. В то же время в условиях достаточного увлажнения мезоморфные травянистые двудольные герпетофиты, образующие «ковровый дерн», абсолютно доминируют в таких фитоценозах, куда проникают недерновинные граминоиды, шпалерные растения и миниатюрные многолетники (рис. 5).

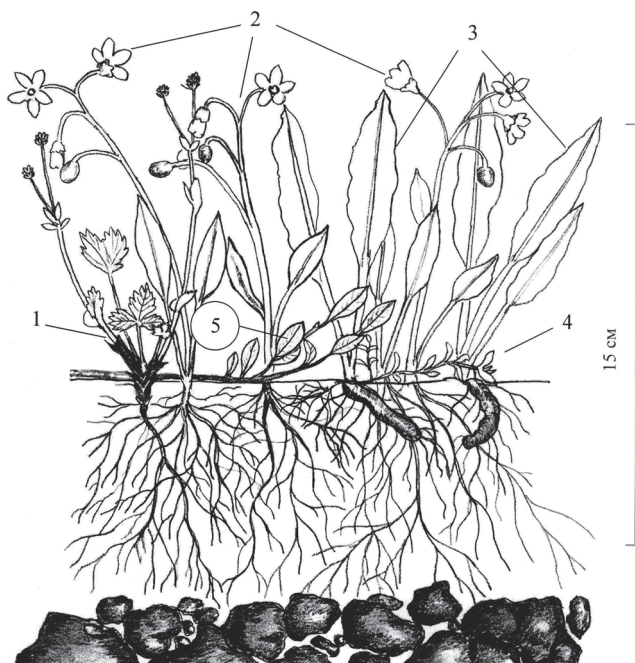


Рис. 5. Вертикальная структура фрагмента низкотравного луга на склоне западной экспозиции (отроги Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай), 2400 м над ур. м.): 1 – *Potentilla gelida* С.А. Meyer, 2 – *Claytonia joanneana* Roemer et Schultes, 3 – *Bistorta officinalis* Delabre (мезоморфные травянистые герпетофиты); 4 – *Cerastium subciliatum* H. Gartner (миниатюрное растение); 5 – *Salix rectijulius* Ledeb. ex Trautv. (шпалерное растение)

Значительные вариации показателей биоморфологического и видового разнообразий отмечаются и в сообществах *высокогорного тундрового биома*.

Под *псевдотундрой* понимается растительность, генетически восходящая к альпийскому типу растительности, но являющаяся следствием «переработки» исходно альпийских видов в результате их адаптации к более суровым условиям горно-тундрового и субнивального поясов, в той или иной мере обогащенная элементами другого, не «альпийского» генезиса (петрофиты, криофитные подушечники и др.). Псевдотундра занимает высшую ступень поясов растительности в семиаридных горах внутриконтинентальной Азии, соседствуя с холодными пустынями, от которых отличается большей сомкнутостью растительного по-

крова. В фитоценозах псевдотундры (см. рис. 4), описанных на плато Водопадный (долина Актру, Северо-Чуйских хребет), показатель ОБР варьирует от 0,19 до 0,47. В наиболее суровых условиях высокогорной зоны на пределе высотного распространения растительности в горах Алтая фитоценозы псевдотундры имеют существенные различия, определяемые тем, что на экологическом пределе существования растений даже небольшие изменения экологических факторов в открытых фитоценозах имеют существенные последствия для колебания видовых и биоморфологических характеристик. Наиболее крайняя правая точка 0,47(9;19) показывает соотношение биоморфологических и видовых показателей в сообществе с преобладанием дерновинных растений возле кромки ледника. Точка 0,38(5;13) соответствует варианту псевдотундры, наиболее близкому к холодным высокогорным пустыням. Псевдотундры с преобладанием псевдотравянистых растений, развивающиеся в более благоприятных условиях, на графике тяготеют влево 0,34(8;23) и 0,19(6;31) и имеют несколько меньшие показатели относительного биоморфологического разнообразия, что объяснимо, прежде всего, более благоприятными условиями, способствующими проникновению в фитоценозы довольно значительного количества видов растений.

В *дриадовых тундрах* (см. рис. 4) относительное биоморфологическое разнообразие характеризуется довольно большими вариациями. Максимальное значение ОБР — 0,5(3;6) — отмечено в дриадовой тундре на хребте Талдуair, на аридном пределе произрастания дриадовых тундр на Алтае, и объяснимо тем, что в таких условиях дриада формирует максимально плотные дерновины, в которые может проникнуть незначительное количество видов других растений. В то же время на гумидном пределе существования этого фитоценоза (западная часть Катунского хребта) высокое относительное биоморфологическое разнообразие 0,41(5;12) связано, прежде всего, с повышением степени открытости этих фитоценозов в условиях относительно влажного климата, способствующей повышению разнообразия как биоморф, так и числа видов растений в сообществе [12]. Вероятно, минимальные показатели относительного биоморфологического разнообразия, отмеченные в дриадовых тундрах на г. Саганы (0,22(5; 22)) и Семинском хребте (0,27(6; 22)), являются более типичными для этой растительности на Алтае. Эти дриадовые тундры относительно близки по показателям биоморфологического и видового разнообразия к псевдотундрам с преобладанием псевдотравянистых растений (типичная жизненная форма дриады) (сдвинуты в левую часть графика). В то же время дриадовые тундры на пределе экологического ареала (в семиаридных и достаточно гумидных условиях) характеризуются относительно низким видовым разнообразием сообществ при относительно небольшом снижении биоморфологического разнообразия, что определяет их сдвиг в правую сторону графика.

Положение кустарниковых тундр с доминированием карликовой березки на графике (см. рис. 4), вероятно, во многом определяется эдификаторными особенностями кустарничкового и мохового ярусов, с которыми связаны как структура сообщества, так и условия проникновения других растений в него. Особенно это характерно для кустарниковых тундр на Катунском хребте (ОБР — 0,27(3;11)), где мощный моховый покров, формирующий в условиях хорошего увлажнения, препятствует прорастанию цветковых растений, размножающихся семенами. С другой стороны, среда моховых кустарниковых тундр способствует вегетативно возобновляющимся растениям-бриофилам.

Меньшее количество осадков в кустарниковых тундрах на г. Сарлык 0,41(7;17) препятствует разрастанию сплошного мохового наземного яруса и приводит к увеличению значения лишайников, что определяет большую степень открытости мохово-лишайниковых вариантов кустарниковых тундр и, соответственно, способствует увеличению их видового и биоморфологического разнообразия.

Криофитные подушечники (см. рис. 3), существующие на верхнем высотном пределе распространения растительности в горах Алтая, представляют собой относительно маловидовые сообщества с достаточно высоким биоморфологическим разнообразием (ОБР 0,44(4; 9); 0,46(6; 13)).

Высокое относительное биоморфологическое разнообразие отмечено в открытых сообществах *ксерофитных подушечников* (красный круг на графике и значения 0,33(6;18), 0,46(6;13) и 0,41(5;12), близкие к данным показателям для криофитных подушечников). Ксерофитные подушечники на Алтае произрастают в нижней части высокогорной зоны по бортам Чуйской и Курайской котловин с достаточно аридным климатом.

Криофитные и ксерофитные подушечники (или нагорные ксерофиты) на Алтае представляют собой физиономически сходные, но развивающиеся в существенно отличающихся экологических условиях сообщества с доминированием подушковидных растений. При достаточно высокой степени напряженности абиотической среды лимитирующим фактором для криофитных подушечников выступают низкие температуры периода вегетации, на фоне которых наблюдаются практически ежедневные заморозки, в то время как довольно высокие летние температуры в местообитаниях ксерофитных подушечников приводят к дефициту влаги (при довольно высоких контрастах суточных температур). В целом, субэкстремальные условия местообитаний сообществ подушечников способствуют формированию довольно высокого биоморфологического разнообразия при относительно невысоком видовом. При этом, как показали исследования, несколько менее суровые условия произрастания и ксероморфный вектор эволюции сказались на повышении видового и биоморфологического разнообразия в сообществах ксерофитных подушечников.

Желтым ромбом на графике показано соотношение биоморфологического и видового разнообразия в сообществе *кобрезиевника* — 0,3 (7; 23).

Анализ полученных данных позволяет заметить следующее:

1. Прежде всего, необходимо отметить некоторую сбалансированность видового и биоморфологического составов различных типов высокогорной растительности, что отражается в положении показателей ОБР большинства из них на графике (см. рис. 4) в области медианы. Можно предположить, что данная особенность является адаптивным признаком большинства высокогорных фитоценозов.

2. Как видно из рис. 4, большинство открытых фитоценозов, произрастающих в наиболее суровых условиях, тяготеют к правой нижней части графика, что говорит о тенденции компенсации низкого видового разнообразия биоморфологическим при экстремализации среды обитания.

3. Луговые фитоценозы, благодаря влиянию видов-эдификаторов, имеют относительно невысокие показатели биоморфологического разнообразия. При этом по мере уменьшения эдификаторных свойств доминирующих видов в ряду высокотравные субальпийские луга — среднетравные альпийские луга —

низкотравные альпийские луга биоморфологическое и видовое разнообразие имеет тенденцию к росту.

4. Субальпийские луга, развивающиеся в гумидных районах Алтая на подвижных каменистых осыпях, характеризуются мелкомасштабной мозаичностью конгрегаций, в результате чего они имеют высокую степень невыровненности показателей видового разнообразия при стабильности биоморфологических показателей. При использовании стандартных методик геоботанического описания показатель ОБР резко уменьшается.

5. Тундровые фитоценозы, развивающиеся в субэкстремальных условиях, имеют относительно высокое видовое и биоморфологическое разнообразие, что связано с разнообразием стратегий экотопической адаптации видов при значительном уменьшении роли фитоценотического отбора.

6. В некоторых фитоценозах тенденция к увеличению относительного биоморфологического разнообразия связана не с разнообразием биоморф, а с уменьшением видового разнообразия (дриадовые тундры на криоаридном пределе произрастания, субальпийские луга в стадии климакса).

7. Варьирование показателей относительного биоморфологического разнообразия может свидетельствовать о значительной степени экологической толерантности фитоценозов, хотя причины сходства величин относительного биоморфологического разнообразия могут быть разными.

Заключение

Известно, что биоразнообразие является аспектом, определяющим устойчивость экосистем и биосферы в целом. Биоморфологическое разнообразие фитоценозов является отражением их функциональной характеристики в определенных экологических условиях и тенденции к максимально эффективному использованию потенциала местообитаний (как и видовое разнообразие). Поэтому логично, что биоморфологическое и видовое разнообразия способны до некоторой степени компенсировать друг друга в функциональном аспекте растительных сообществ.

Экстремализация условий высокогорий проявляется в уменьшении сомкнутости фитоценозов, уменьшении количества и высоты ярусов, что приводит к снижению роли фитоценотического отбора (уменьшающего гиперобъем нишевого пространства) и, как следствие, способствует росту разнообразия экологических стратегий растений, следствием чего является увеличение биоморфологического и видового разнообразия фитоценозов. Но при этом фактором, определяющим ограничение видового разнообразия в сообществе, является усиление экотопического отбора. Иными словами, в условиях ограничения пула видов при экстремализации среды обитания, сообщество «заполняет» гиперобъем пространства экологических ниш за счет роста биоморфологического разнообразия, которое отражает разнообразие экологических стратегий видов в отсутствие жесткого «протектората» доминантов. В данном случае повышение биоморфологического разнообразия фитоценозов может отчасти компенсировать снижение видового разнообразия, что может положительно сказаться на их устойчивости в субэкстремальных условиях.

Кроме того, высокое биоморфологическое разнообразие большинства высокогорных фитоценозов может быть следствием тенденции к увеличению мозаики

местообитаний в результате пространственной неоднородности среды обитания и высокой динамичности климата, возрастающих по мере аридизации и увеличения абсолютной высоты. Данная особенность высокогорий является предпосылкой многообразия стратегий адаптации растений, непосредственно связанных с жизненными формами.

Другой предпосылкой роста ОБР может быть увеличение роли вегетативного размножения, и соответственно, вегетативной подвижности растений на фоне уменьшения значения генеративного возобновления при экстремализации среды обитания (что подтверждается значительным увеличением количества столонообразующих растений, растений со шнуrowидными корневищами, с корнеотпрысковым возобновлением, ползучими побегами и другими формами вегетативной подвижности в верхних поясах гор).

Таким образом, существуют предпосылки, определяющие тенденцию к увеличению биоморфологического разнообразия на фоне снижения видового разнообразия при экстремализации среды обитания растений.

Необходимо признать, что причины изменения биоморфологического и видового разнообразия растительности могут иметь не только экологическую природу. Так, например, видовое и биоморфологическое разнообразие сообществ зависит от флористического разнообразия региона, которое во многом определяет «степень заполненности» экологических ниш в растительных сообществах. Само по себе высокое видовое разнообразие еще не свидетельствует о максимальной заполненности гиперобъема ниш потенциальных местообитаний. Заполнение экологических ниш происходит в результате длительной эволюции растительного покрова (путем адаптациогенеза и/или процессов миграции), в которой пул видов является предпосылкой, а биоморфологическая эволюция — одним из важных механизмов данного процесса.

Изучение относительного биоморфологического разнообразия фитоценозов позволяет найти экологические аспекты корреляции между видовым и биоморфологическим разнообразием, что позволяет говорить о перспективности этого подхода в изучении растительности. Необходимым условием исследования является использование одной системы жизненных форм растений, достаточно полно отражающей биоморфологическое разнообразие фитоценозов.

Литература

- [1] Шафранова Л.М., Гатицук Л.Е., Шорина Н.И. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М. : МГПУ, 2009. 86 с.
- [2] Волков И.В. Correlation of species and biomorphological varieties in the structure of phytocoenosis // Вестник ТГПУ. 2011. Вып. 8 (110). С. 67–69.
- [3] Волков И.В. Введение в экологию высокогорных растений. Томск : Изво ТГПУ, 2006. 416 с.
- [4] Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М. : Наука, 1986. 208 с.
- [5] Körner Ch. Alpine plant life. Berlin, 1999. 338 p.
- [6] Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М. : Наука, 1963. 155 с.
- [7] Волков И.В., Кулижский С.П. Локальное почвообразование в подушковидных растениях и его влияние на биологическое разнообразие высокогорий // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 3. С. 345–351.
- [8] Артемов И.А. Королюк А.Ю., Седельникова Н.В., Горбунова И.А., Писаренко О.Ю. Флора и растительность Катунского заповедника (Горный Алтай). Новосибирск : Издательский дом «Манускрипт», 2001. 316 с.

Сведения об авторах

Волков Игорь Вячеславович — канд. биол. наук, доцент, научный сотрудник НИИ биологии и биофизики Томского государственного университета, доцент кафедры общей биологии и методики преподавания биологии Томского государственного педагогического университета (г. Томск, Россия). E-mail: volkovhome@yandex.ru

Волкова Ирина Ивановна — канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники Томского государственного университета (г. Томск, Россия). E-mail: volkovhome@yandex.ru

Мухтобарова Елена Юрьевна — магистрант Томского государственного педагогического университета (г. Томск, Россия). E-mail: ciliophora@ya.ru

About

Igor V. Volkov — PhD, Scientific Research Institute of Biology and Biophysics, Tomsk State University; Tomsk State Pedagogical University, Tomsk, Russia. E-mail: volkovhome@yandex.ru

Irina I. Volkova — PhD, Tomsk State University, Tomsk, Russia. E-mail: BioClimLand@yandex.ru

Elena Yu. Muchtobarova — Tomsk State Pedagogical University, Tomsk, Russia. E-mail: ciliophora@ya.ru

Igor V. Volkov,^{1,2} Irina I. Volkova¹, Elena Yu. Muchtobarova²

¹Tomsk State University (Tomsk, Russia)

²Tomsk State Pedagogical University (Tomsk, Russia)

The analysis of the correlation between species and biomorphological diversity in some high altitude phytocoenoses of the Gorny Altai

The variety of life forms in a phytocoenosis is an important biodiversity feature. A connection between life forms' diversity and species diversity in plant communities results in a relative biomorphological diversity, the analysis of which in the case of Alpine vegetation in the Gorny Altai is given in this paper. A comparative analysis of the phytocoenosis models related to various types of alpine vegetation was done employing an original system of life forms. Sampling was done in typical phytocoenoses and the ones being on edge of ecological tolerance for a particular vegetation type. The research results have shown that most alpine phytocoenoses have a balanced species and biomorphological structure. This peculiarity may be considered to be an adaptive feature. The phytocoenoses growing in the most severe environments display a trend to compensate low species diversity with life forms' diversity. Meadow phytocoenoses have relatively low parameters of the biomorphological diversity. Alongside with this in the row «tall herb subalpine meadows — mid herb alpine meadows — short herb alpine meadows» the biomorphological diversity tends to increase while the growth of the species diversity slows down because of the increase in the environment severity. The tall herb subalpine meadows of the most humid Altai regions display the highest rate of species diversity parameters' spatial variation, with life forms being stable and of low diversity. Tundra phytocoenoses developing under more severe conditions have a relatively high species and biomorphological diversity, which is related to a variety of species adaptation strategies with a considerable decrease in the dominants' role. Some phytocoenoses reveal a tendency to a relative increase in the biomorphological diversity which is related not to the diversity of biomorphs but to the decrease in species diversity at the ecological boundary of mountain Dryas-dominated tundra and the tall herb subalpine meadows' passing to a climax stage. The variation of relative biomorphological diversity parameters within one vegetation type may be the evidence of a high degree of its ecological tolerance.

Keywords: relative biomorphological diversity; life forms; Gorny Altai.

References

- [1] Shafranova L.M., Gattsuk L.E., Shorina N.I. *Biomorfologiya rasteniy i ee vliyaniye na razvitiye ekologii* [Biomorphology of plants and its influence on the development of ecology]. Moscow: MGPU Publ., 2009. 86 p. (In Russian).
- [2] Volkov I.V. Correlation of species and biomorphological varieties in the structure of phytocoenosis. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta – Tomsk State Pedagogical University Bulletin*, 2011, no. 8 (110), p. 6769.
- [3] Volkov I.V. *Vvedeniye v ekologiyu vysokogornyykh rasteniy* [An introduction to the ecology of alpine plants]. Tomsk: TGPU Publ., 2006. 416 p. (In Russian).
- [4] Mazurenko M.T. *Biomorfologicheskie adaptatsii rasteniy Kraynego Severa* [Biomorphological adaptation of plants of the Far North]. Moscow: Nauka Publ., 1986. 208 p. (In Russian).
- [5] Körner Ch. *Alpine plant life*. Berlin, 1999. 338 p.
- [6] Tikhomirov B.A. *Ocherki po biologii rasteniy Arktiki* [Essays on the biology of plants of the Arctic]. Moscow: Nauka Publ., 1963. 155 p. (In Russian).
- [7] Volkov I.V., Kulizhskiy S.P. Local Soil Formation in Polster Plants and its Effect of the Biological Diversity of Highlands. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal – Contemporary Problems of Ecology*, 2007, vol. 3, p. 345351 (In Russian).
- [8] Artemov I.A., Korolyuk A.Yu., Sedel'nikova N.V., Gorbunova I.A., Pisarenko O.Yu. *Flora i rastitel'nost' Katunskogo zapovednika (Gornyy Altay)* [Flora and vegetation of the Katun Reserve (Altai Mountains)]. Novosibirsk: Manuscript Publ., 2001. 316 p. (In Russian).