

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ВИДОВОГО И БИОМОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЙ В ВЫСОКОГОРНЫХ ФИТОСИСТЕМАХ ПОЛУАРИДНОГО СЕКТОРА АЛТАЯ

Волков И.В.¹, Волкова И.И.¹

¹Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, e-mail: volkovhome@yandex.ru

В результате изучения соотношения видового и биоморфологического разнообразий растений в высотных профилях полуаридного сектора высокогорий Республики Алтай показано, что при достижении высот, близких к высотному пределу распространения растительности, наблюдается резкое увеличение показателя относительного биоморфологического разнообразия растений (ОБР), определяемого соотношением жизненные формы/виды в фитоценозах. Увеличение ОБР способствует увеличению функционального разнообразия фитосистем при снижении альфа-разнообразия и является важной экосистемной адаптацией, способствующей устойчивости растительной жизни в наиболее суровых условиях перигляциальных сред. В средних частях высотных профилей количественные показатели видового и биоморфологического разнообразий с ростом абсолютной высоты изменяются незначительно. Здесь гораздо более заметна пространственная динамика видового разнообразия, связанная с изменением бета-разнообразия, обусловленная фитоценотической приуроченностью видов. В свою очередь высокое бета-разнообразие является предпосылкой для увеличения альфа-разнообразия на всем участке профиля. В нижней части высотных профилей наблюдается некоторое повышение биоморфологического разнообразия, что связано с появлением специфических жизненных форм – ксероморфных кустарников и полукустарников, колючих подушковидных растений, свойственных сообществам нагорных ксерофитов.

Ключевые слова: биоразнообразие, виды растений, жизненные формы растений, высокогорная растительность

INTERDEPENDENCE OF SPECIES DIVERSITY AND LIFE FORMS DIVERSITY IN HIGH-MOUNTAIN PHYTOSYSTEMS OF SEMI-ARID SECTOR OF ALTAI

Volkov I.V.¹, Volkova I.I.¹

¹National Research Tomsk State University, Tomsk, e-mail: volkovhome@yandex.ru

A study of the ratio of the diversity of species and life forms of plants in high-altitude profiles of semi-arid sector of the highlands of the Altai Republic shows that when the elevations close to *the upper altitudinal limit* of the spread of vegetation, there is a sharp increase in the relative biomorphological plant diversity. Increased relative biomorphological plant diversity causes the increase of the functional phytosystems diversity at lower alpha-diversity and presents an important ecosystem adaptation that promotes the stability of plant life in the most harsh periglacial environments. In the *middle parts* of the vertical profiles, the quantitative indicators of species and biomorphological diversities change slightly with increasing altitude. At this level, the spatial dynamics of species diversity associated with changes in beta-diversity due to species phytocenotic confinement is much more noticeable. In turn, the high beta-diversity is a prerequisite for increasing the alpha-diversity of the middle level of the profile. *At the lowest level* of the vertical profiles observed, a slight increase in biomorphological diversity is associated with the appearance of specific life forms – xeromorphic shrubs and dwarf shrubs and thorny cushion-plant communities typical of upland xerophytes.

Keywords: biodiversity, plants, species, life forms, high-mountain vegetation

Известно, что биоразнообразие является аспектом, определяющим устойчивость экосистем и биосферы в целом. Особенно наглядно это выражено на пределе существования живых организмов, в условиях, когда экстремализация среды снижает видовое разнообразие, вследствие чего возникает проблема «заполненности пространства экологических ниш». Биота не может реализовать потенциальные возможности среды вследствие небольшого количества видов, прошедших сито экотопического отбора, что может быть частично компенсировано биоморфологическим разнообразием растений, которое в экстремальных

средах связано с различными стратегиями освоения пространства-времени растениями. Это подтверждается данными полевых наблюдений, на основании чего была сформулирована гипотеза «компенсации видового разнообразия фитосистем биоморфологическим при экстремализации среды обитания в высокогорных и полярных биомах».

Проблема взаимодействия видового разнообразия экосистем с другими формами биоразнообразия (экологическим, биоморфологическим, генетическим) относится к числу наиболее слабо разработанных проблем в биологии. Вместе с тем, рассматривая различные аспекты этого взаимодействия, мы получаем новую основу в понимании биоразнообразия как природного явления и влияния различных его аспектов на функционирование и устойчивость наземных экосистем.

Цели и задачи

Целью данного исследования является проверка гипотезы «компенсации видового разнообразия фитосистем биоморфологическим по мере экстремализации условий среды с ростом абсолютной высоты» в высокогорьях Юго-Восточного Алтая.

Материалы и методы исследования

Для изучения связи разнообразия жизненных форм и видов цветковых растений в системе высотной поясности высокогорной растительности юго-восточной части Республики Алтай нами были заложены два профиля – на склоне южной экспозиции Курайского хребта (2225–2908 метров над уровнем моря) и на склоне восточной экспозиции Южно-Чуйского хребта (2334–3150 метров над уровнем моря).

В полуаридном секторе высотной поясности Юго-Восточного Алтая можно выделить три высотных пояса – среднегорный, в котором преобладают различные варианты степей с элементами пустынной растительности; выше располагается высокогорный пояс, нижней границей которого можно считать относительно хорошо выраженную, хотя и прерывистую полосу (подпояс) с доминированием колючих подушковидных растений *Oxytropis tragacanthoides* Fisch. и нивально-гляциальный пояс. Необходимо отметить, что вопрос отнесения трагакантоостролодочниковых сообществ к тем или иным высшим категориям растительности на Алтае является дискуссионным. В частности, Б.Б. Намзалов [6] относит трагакантоостролодочниковые в рамках флороценопита к криофитным степям. Р.В. Камелин [5] выделяет трагакантоостролодочниковые фитоценозы на Алтае как компонент поясных выделов под названием трагакантников (одно из названий, используемых для обозначения нагорно-ксерофитных подушечников в Средней Азии, являющихся характерным элементом ландшафта нагорных ксерофитов). Е.А. Волкова [1] также придерживается мнения о нецелесообразности отнесения трагакантников к степям. С нашей точки зрения, характер распространения трагакантоостролодочниковых сообществ на территории Юго-

Восточного Алтая и их физиономические характеристики позволяют рассматривать эту растительность не в составе степного ландшафта, а как элемент ландшафта нагорных ксерофитов, находящийся на северном пределе распространения в горах Центральной Азии [4].

Обычно выше сообществ трагакантников расположен подпояс высокогорных криофитных степей с преобладанием мелкодерновинных злаков. Довольно часто значительную роль в криофитных степях играют небольшие многолетние двудольные растения (с преобладанием ксероморфных и присутствием луковичных геофитов), образуя разнотравно-злаковые криофитные степи. Встречающиеся в высокогорных степях подушковидные растения, миниатюрные двудольные растения, кустарнички, кустарники обычно не играют большой роли в формировании фитоценозов.

Выше криофитных степей обычно расположен подпояс комплексной тундрово-кобрезиевниковой растительности с включением кустарниковых тундр с доминированием нивелированных кустарников *Betula rotundifolia* Spach, дриадовых тундр с доминированием геофитизированных кустарничков *Dryas oxyodonta* Juz., которые близки к тундровой растительности полярной зоны. Такие горные тундры, произрастающие на уплощенных горах бореальной зоны Восточной Сибири, называют гольцовыми тундрами. В полугумидном секторе высокогорий Алтая кустарниковые и дриадовые тундры занимают обширные площади, являясь ландшафтообразующей растительностью. В наиболее гумидных районах Алтая гольцовые тундры уступают первенство альпинотипным лугам, а в наиболее аридных районах образуют комплексную растительность с кобрезиевникам (сообщества с доминированием растений из рода *Kobresia*).

С увеличением суровости климата в верхней части высокогорной зоны растительность становится все более разреженной, формируя подпояс ультра-ореофитного петрофитона (или субнивальный пояс), который можно рассматривать в качестве подпояса растительности переходного с нивально-гляциальному поясу. На Южно-Чуйском хребте подпояс ультра-ореофильного петрофитона можно разделить на две полосы – разреженную разнотравно-злаковую растительность в верхней части склонов (так называемые каменистые тундры) и группировки дриадоцветников (с *Dryadanthé tetrandra* (Bunge) Juz. и другими пионерными видами) среди каменистых россыпей и снежников. Дриадоцветники и более локально распространенные на Алтае сиббальдиево-лапчатковые сообщества с доминированием подушковидных растений *Potentilla biflora* Willd. ex Schlecht. являются представителями криофитных подушечников, являющихся специфической растительностью верхнего яруса аридных и семиаридных внутриконтинентальных высокогорий Центральной Азии, находящейся на Алтае на северной границе своего ареала.

Присутствие таких типов растительности, как криофитные и нагорно-ксерофитные подушечники, арчевники (сообщества можжевельников), элементов горных терескеновых пустынь, локализованных в межгорных котловинах, и некоторых других типов растительности, типичных для аридных гор внутриконтинентальной Азии, позволяет географически сблизить эту территорию с аридными горами Центральной Азии. «Прорыв» экосистем и ландшафтных композиций Центрально-Азиатского склада в окрестностях Чуйской котловины и плато Укок подтверждается большинством исследователей [6].

На самых высоких хребтах, достигающих высоты снеговой линии, развивается нивально-гляциальный пояс.

Местная специфика высотной поясности растительности на изученных высотных профилях определяла методику исследования. На высотном профиле Южно-Чуйский хребта при рекогносцировке было отмечена большая пространственная неоднородность растительности, которую можно связать с глубинным положением района исследования в системе хребтов и близостью к мощным узлам оледенения, что в значительной мере трансформирует зональную аридность климата, создавая значительное разнообразие местообитаний. В то же время значительная высота профиля позволила сформироваться полночленной системе высотной поясности растительности. В совокупности эти факторы способствовали формированию высокого фитоценотического разнообразия растительности (бета-разнообразия), что определило методику исследования, согласно которой для изучения статистических закономерностей изменения растительности на профиле Южно-Чуйского хребта площадки закладывались с интервалом по высоте 50 м (с использованием GPS). Анализ растительности в высотном профиле позволяет выделить пояс среднегорной растительности (до 2334 метров над уровнем моря) и расположенный выше пояс высокогорной растительности с выделением подпоясов – колючих подушковидных растений, высокогорных степей, горно-тундрового, кобрезиевников. Верхняя часть высокогорного профиля занята разреженными группировками пионерной разреженной растительности вблизи высотного предела распространения растений.

Южная экспозиция склона Курайского хребта, «выходящего» в Чуйскую котловину, его относительно небольшая высота, препятствующая формированию полночленной системы поясности, определяют значительно меньшее разнообразие фитоценозов (бета-разнообразие) на изученном профиле. Выше пояса колючих подушковидных растений здесь преобладают различные варианты криофитных степей, которые на выположенной вершине хребта сменились разреженной растительностью на каменистых субстратах. Поэтому площадки для изучения растительности на профиле южного склона Курайского хребта закладывались в

местах ее визуального изменения, что позволяло избежать повторных исследований в сходных типах растительных сообществ.

Исследования проводились на площадках размером 10 на 10 м, на которых учитывалось разнообразие видов и жизненных форм цветковых и высших споровых растений.

Роль различных жизненных форм оценивалась субъективно в виде процентного соотношения, который дает та или иная группа ЖФ от общего проективного покрытия.

Для исследования разнообразия жизненных форм растений использовалась их специализированная система [2], основанная на анализе тенденций их эволюции в высокогорных условиях. Система жизненных форм включает следующие их группы.

1. Миниатюрные многолетники (не превышающие высоты 3 (5) см);
2. Травянистые многолетники с вертикальными размерами, не превышающими 10–15 см, названные нами травянистыми герпетофитами:
 - 2.1. *Травянистые герпетофиты*, включая малакофильные (мягколистные), полусуккулентные и суккулентные растения;
 - 2.2. *Ксероморфные травянистые герпетофиты*;
 - 2.3. *Недерновинные граминоиды*;
3. Мелкодерновинные герпетофиты (диаметр дерновины не более 10 см):
 - 3.1. *Двудольные дерновинные герпетофиты*;
 - 3.2. *Дерновинные граминоиды* (с диаметром дерновин не более 5 см);
4. *Древесные герпетофиты* (вертикальные размеры не превышают 10–15 см):
 - 4.1. *Псевдотравянистые растения*, которые можно рассматривать как результат крайней геофитизации кустарничков и кустарников, в результате чего побеги погружены в субстрат, а над его поверхностью поднимаются только фотосинтезирующие органы;
 - 4.2. *Шпалерные растения* (с плагиотропной системой поверхностных побегов);
 - 4.3. *Кустарнички*;
 - 4.4. *Нивелированные кустарники*;
5. Плотные жизненные формы:
 - 5.1. *Подушковидные растения*;
 - 5.2. *Плотнодерновинные двудольные растения*;
 - 5.3. *Плотнодерновинные граминоиды* (tussock);
6. Высокорослые жизненные формы растений (характерные для относительно благоприятных местообитаний высокогорной зоны):
 - 6.1. *Двудольное среднетравье* (30–50 см);
 - 6.2. *Двудольное высокотравье* (60 см и более);
 - 6.3. *Мезоморфные граминоиды* (от 30 см и выше);
 - 6.4. *Прямостоячие кустарники*;
 - 6.5. *Деревья*;
7. Растения, характерные для аридных высокогорий:
 - 7.1. *Ксероморфные полукустарники*.

Результаты исследования и их обсуждение

Результаты исследования показаны на рисунках 1 и 2.

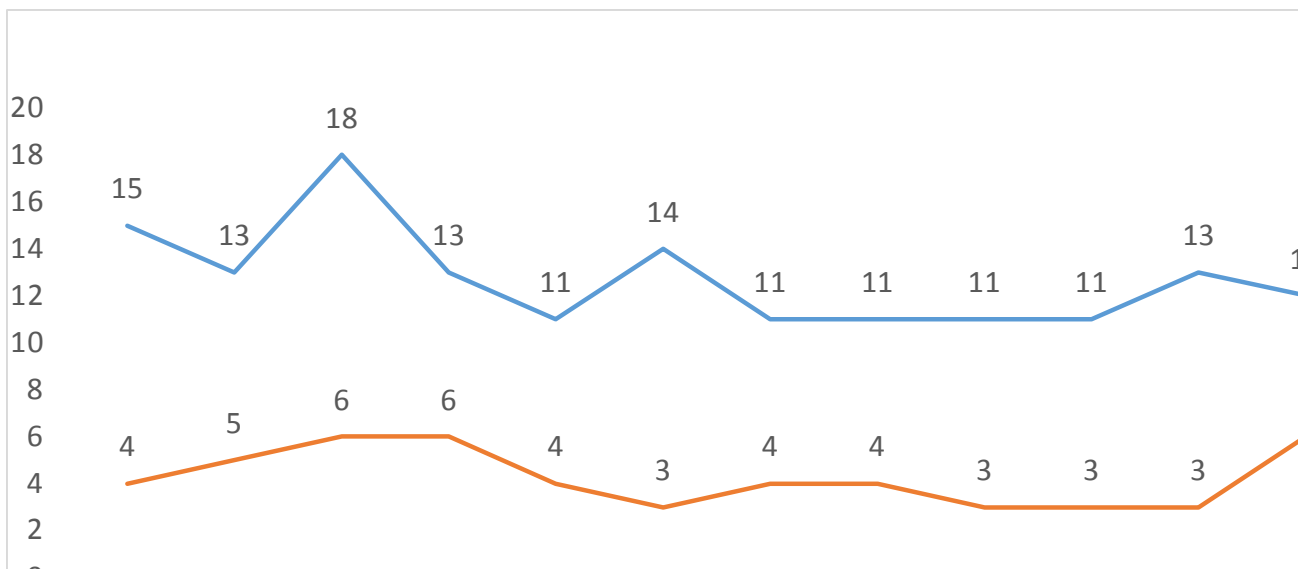


Рис. 1. Количественное соотношение биоморф и видов высших растений в высотном профиле возле поселка Кош-Агач, Курайский хребет (Юго-Восточный Алтай)

По оси абсцисс показаны абсолютные высоты, по оси ординат показаны количественные значения биоморфологического (нижний график) и видового разнообразий.

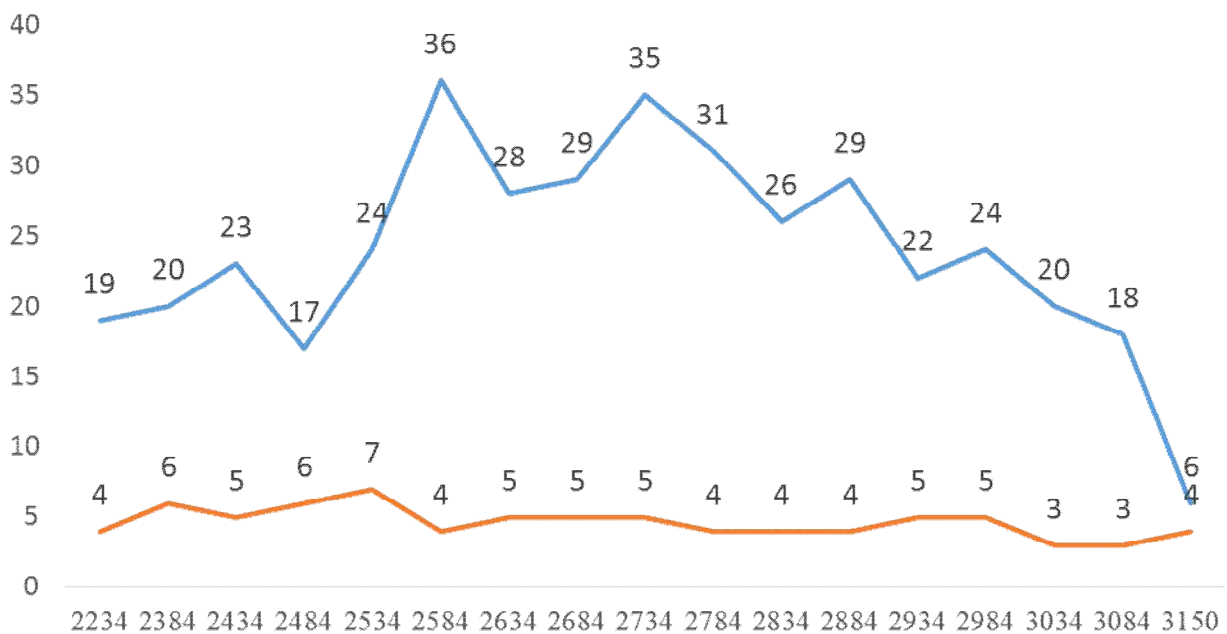


Рис. 2. Количественное соотношение биоморф и видов растений в высотном профиле в долине реки Аккол, Южно-Чуйский хребет (Юго-Восточный Алтай)

По оси абсцисс показаны абсолютные высоты, по оси ординат показаны количественные значения биоморфологического (нижний график) и видового разнообразий

При сравнении графиков заметны относительно стабильные количественные показатели видового и биоморфологического разнообразий в верхней (высокогорно-степной)

части высотного профиля на Курайском хребте и более высокие изменения видового разнообразия в профиле на Южно-Чуйском хребте, что связано с высоким бета-разнообразием фитоценозов. Создается впечатление, что видовое разнообразие в средней части высокогорного профиля на Южно-Чуйском хребта контролируется фитоценотической спецификой сообществ растений, а не экстремализацией комплекса абиотических факторов с ростом абсолютной высоты.

На Курайском хребте максимальная высота высотного профиля ограничена высотой горного массива, не достигающего высоты, на которой совокупность абиотических факторов достигает максимальной напряженности. Вероятно, с этим связаны относительно высокие показатели видового разнообразия в верхней части профиля. Повышение биоморфологического разнообразия здесь связано с выположенным характером горной вершины, занятой разреженной высокогорной растительностью, откуда высокогорные растения проникают в фитоценозы нижележащей криофитной степи, повышая их видовое и биоморфологическое разнообразие (эктонный эффект).

На Южно-Чуйском хребте довольно резкое падение видового разнообразия (при фактическом постоянстве биоморфологического разнообразия), связанное с экстремализацией условий среды, наблюдается с высот около 3000 метров над уровнем моря. При этом именно этот фактор играет основную роль в повышении относительного биоразнообразия в верхней части профиля на Южно-Чуйском хребте.

Заключение

Исследования показали, что при достижении высот, близких к экотопическому пределу распространения растительности, наблюдается резкое снижение видового разнообразия фитосистем, что отчасти может компенсироваться ростом или стабильными показателями биоморфологического разнообразия растений, что увеличивает показатель относительного биоморфологического разнообразия (ОБР) (измеряемого соотношением жизненные формы/виды). Данный показатель отражает рост функционального разнообразия растений при уменьшении видового разнообразия. При этом увеличение ОБР может быть достигнуто как снижением видового разнообразия при относительном постоянстве разнообразия жизненных форм на высотном пределе существования растительной жизни в горах или при увеличении разнообразия жизненных форм при относительном постоянстве показателей видового разнообразия при переходе от сомкнутой растительности на склонах к разреженным группировкам петрофитов на выположенных вершинах горных хребтов, не достигающих высотного предела распространения растительности. Полученные данные подтверждают гипотезу «компенсации видового разнообразия биоморфологическим по мере экстремализации условий среды с ростом абсолютной высоты в верхних пределах

распространения растительности в горах» [3]. Увеличение ОБР способствует увеличению функционального разнообразия фитосистем в экстремальных условиях, что положительно сказывается на заполненности гиперпространства их экологических ниш.

В средней части высотных профилей высокогорной растительности на территории Юго-Восточного Алтая показатели видового разнообразия не демонстрируют тенденции к существенному уменьшению с ростом абсолютной высоты. Это связано с тем, что с ростом высоты происходит постепенное изменение видового состава, что позволяет до определенной высоты сохранять относительно высокие показатели видового разнообразия фитосистем. Выявленная на профиле Южно-Чуйского хребта высокая пространственная динамика видового разнообразия связана с высоким пространственным изменением бета-разнообразия и связанной с ним фитоценотической приуроченностью видов. Проникновение некоторых видов в другие, не характерные для них сообщества, повышает среднестатистическое видовое разнообразие на срединном участке высокогорного профиля. Таким образом, высокое бета-разнообразие является предпосылкой увеличения альфа-разнообразия сообществ растений.

В нижней части высотных профилей наблюдается некоторое повышение биоморфологического разнообразия, что связано с появлением специфических жизненных форм – ксероморфных кустарников и полукустарников, колючих подушковидных растений, свойственных сообществам нагорных ксерофитов.

Исследования осуществляются при поддержке проекта РФФИ № 15-29-02599 «Комплексное изучение динамики видового разнообразия в условиях экстремализации местообитаний в широтном и поясном градиентах перигляциальных зон Сибири».

Список литературы

1. Волкова Е.А. (Рецензия), Б.Б. Намзалов. Степи Тувы и Юго-Восточного Алтая / Е.А.Волкова. // Растительность России. – 2016. – Выпуск 28. – С. 141–144.
2. Волков И.В. Введение в экологию высокогорных растений. 2-е изд., перераб. и доп. / И.В. Волков. – Томск: Изд-во ТГПУ, 2006. – 416 с.
3. Волков И.В., Волкова И.И., Мухтобарова Е.Ю. Анализ соотношения видового и биоморфологического разнообразий некоторых высокогорных фитоценозов Горного Алтая / И.В. Волков, И.И. Волкова, Е.Ю. Мухтобарова // BioClimLand – 2013. – № 1 – С. 41–45.
4. Волков И.В. Подушковидные растения Юго-Восточного Алтая / И.В. Волков. – Томск: Изд-во ТГПУ, 2003. – 199 с.
5. Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна) / Р.В.

Камелин. – Барнаул: Изд-во АГУ, 1998. – 240 с.

6. Намзалов Б.Б. Степи Тувы и Юго-Восточного Алтая / Б.Б. Намзалов. М.: Гео, 2016
– 294 с.