

УДК 581.5+581.55

СТРАТЕГИИ ВЫЖИВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ГЕОФИТОВ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

Л.Х. Тхазаплизева, В.А. Чадаева

Аннотация

Исследованы онтогенетическая и эколого-фитоценотическая стратегии одиннадцати видов дикорастущих геофитов (*Galanthus angustifolius*, *G. lagodechianus*, *G. bortkewitschianus*, *Lilium monadelphum*, *Fritillaria latifolia*, *Lloydia serotina*, *Allium inaequale*, *A. fuscoviolaceum*, *A. sphaerocephalum*, *A. szovitsii*, *Crocus scharojanii*) на территории Кабардино-Балкарской Республики. Дана оценка виталитета пятидесяти ценопопуляций с использованием фактора IVC. Проведен корреляционный анализ организменной структуры на градиенте ухудшения условий произрастания, позволивший выявить закономерности адаптации растений к воздействию различных факторов окружающей среды. Построены тренды онтогенетической стратегии видов. Выявлены биологические свойства, обуславливающие основные черты эколого-фитоценотической стратегии.

Ключевые слова: онтогенетическая стратегия, эколого-фитоценотическая стратегия, геофиты, корреляция, детерминация.

Введение

Установление онтогенетической и эколого-фитоценотической стратегий выживания видов растений тесно связано с выявлением уровня их адаптивной пластичности и экологической толерантности, способов выживания в обычных условиях и при стрессовых воздействиях, что важно при решении вопросов сохранения биоразнообразия. В связи с этим целью настоящей работы стало изучение стратегий выживания луковичных (клубнелуковичных) многолетников на территории Кабардино-Балкарской Республики: *Galanthus angustifolius* G. Koss., *G. lagodechianus* Kem.-Nath., *G. bortkewitschianus* G. Koss. (*Amaryllidaceae*), *Lilium monadelphum* Bieb., *Fritillaria latifolia* Willd., *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. (*Liliaceae* L.), *Allium saxatile* Bieb., *A. victorialis* L., *A. erubescens* C. Koch., *A. ursinum* L. (*Alliaceae* J. Agardh.), *Crocus scharojanii* Rupr. (*Iridaceae* Juss.).

В 2002–2012 гг. на территории равнинной, предгорной и горной зон Кабардино-Балкарской Республики в пределах различных фитоценозов (буковый, дубовый, дубово-буковый, буково-грабовый (*A. ursinum*, виды рода *Galanthus* L.), сосновый (*A. victorialis*) леса, ксеропетрофитная растительность скал (*A. saxatile*), субальпийские остепненные (*A. erubescens*, *A. saxatile*) и мезофитные (*L. monadelphum*, *F. latifolia*, *A. victorialis*) луга, альпийские (*L. serotina*, *C. scharojanii*) и остепненные луга (*A. erubescens*), рудеральная растительность (*A. erubescens*)) и в разных эколого-ценотических условиях (уровень межвидовой и внутривидовой

конкуренции, высота над уровнем моря, степень инсоляции и антропогенного давления, характер субстрата) исследовано 50 ценопопуляций (ЦП).

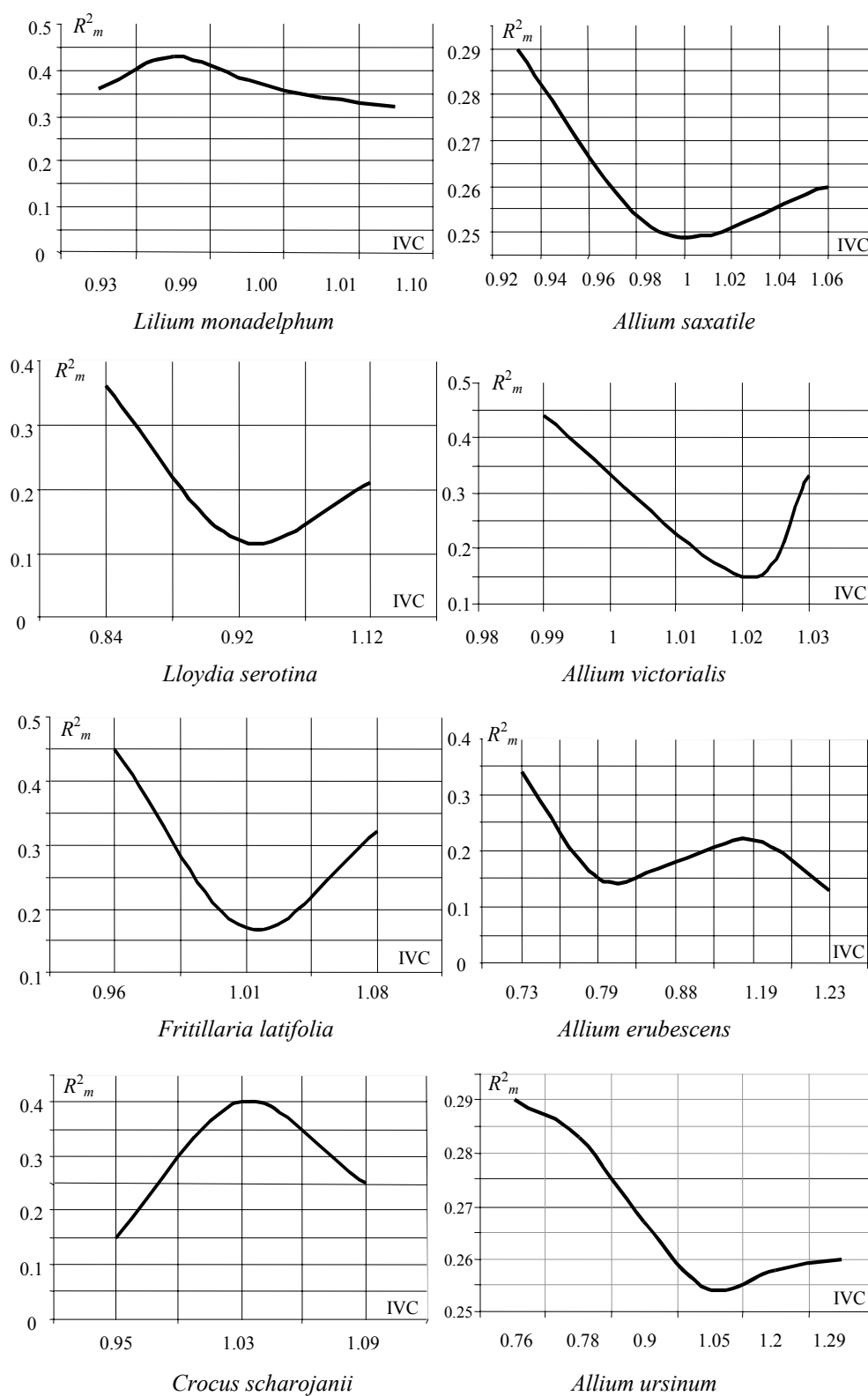
Онтогенетическую стратегию выживания каждого вида определяли по характеру изменения на экоклинe морфологической целостности растений, выраженной через коэффициент детерминации R^2_m (усредненный по всей матрице квадрат коэффициентов корреляции всех пар признаков) [2, 5]. Градиент ухудшения условий роста выстраивался как ряд ценопопуляций по убыванию значений их индексов виталитета IVC (вычислялись методом взвешивания средних на основе 11–17 морфологических признаков вегетативной и генеративной сферы), отражающих возможности реализации ростовых потенциалов при различном режиме влияния комплексного эколого-ценотического фактора [2]. Усиление морфологической интеграции растений рассматривали по Ю.А. Злобину [1] как проявление защитной онтогенетической стратегии, а дезинтеграцию морфологической структуры – стрессовой онтогенетической стратегии. Определение эколого-ценотических стратегий проводилось на основе концепций стратегии популяций Л.Г. Раменского (виоленты, пациенты, эксплеренты) [4] и Дж. Грайма (К – конкуренты, S – стресс-толеранты, R – рудералы) [6], дополненных Т.А. Работновым [3].

1. Результаты

Для большинства изученных видов геофитов (*G. lagodechianus*, *G. bortkewitschianus*, *G. angustifolius*, *F. latifolia*, *L. serotina*, *A. saxatile*, *A. victorialis*, *A. ursinum*) характерен стрессово-защитный тип реагирования онтогенеза на стресс: при ухудшении условий роста до умеренного уровня происходит снижение морфологической целостности, выражающееся в понижении коэффициента детерминации R^2_m [5]; дальнейшее усиление стресса включает защитные механизмы регуляции взаимообусловленности развития морфологических структур, компенсирующие неблагоприятные экологические и ценотические воздействия [1], что выражается в повышении значений R^2_m (рис. 1).

Реализация защитной стратегии в пессимальных условиях особенно выражена у видов *G. lagodechianus* и *G. angustifolius* (высокая внутривидовая конкуренция), *F. latifolia* (напряженность межвидовых конкурентных отношений), *L. serotina*, (задернение почвы и антропогенное давление), *A. saxatile* (высокий уровень внутривидовой конкуренции при ограниченности субстрата), *A. victorialis* (комплексное воздействие внутривидовой конкуренции, антропогенного давления и затенения) и *A. ursinum* (сильное антропогенное давление в условиях локальной перенаселенности), наибольшие значения R^2_m которых приходятся на крайне неблагоприятные условия. Наивысший уровень интеграции морфологических признаков *G. bortkewitschianus* наблюдается, напротив, в оптимальных условиях, отражая более полную реализацию здесь генетической взаимообусловленности в развитии структур растительного организма [2].

Для *L. monadelphum* и *C. schrojanii* выявлена смешанная онтогенетическая стратегия с чередованием защитной и стрессовой составляющих. Крайне неблагоприятные условия (антропогенное давление и локальная перенаселенность) приводят к дезинтеграции морфологической структуры растений, обеспечивая в то же время относительную самостоятельность органов, что позволяет более чутко реагировать на условия среды, формирующие растение [1].



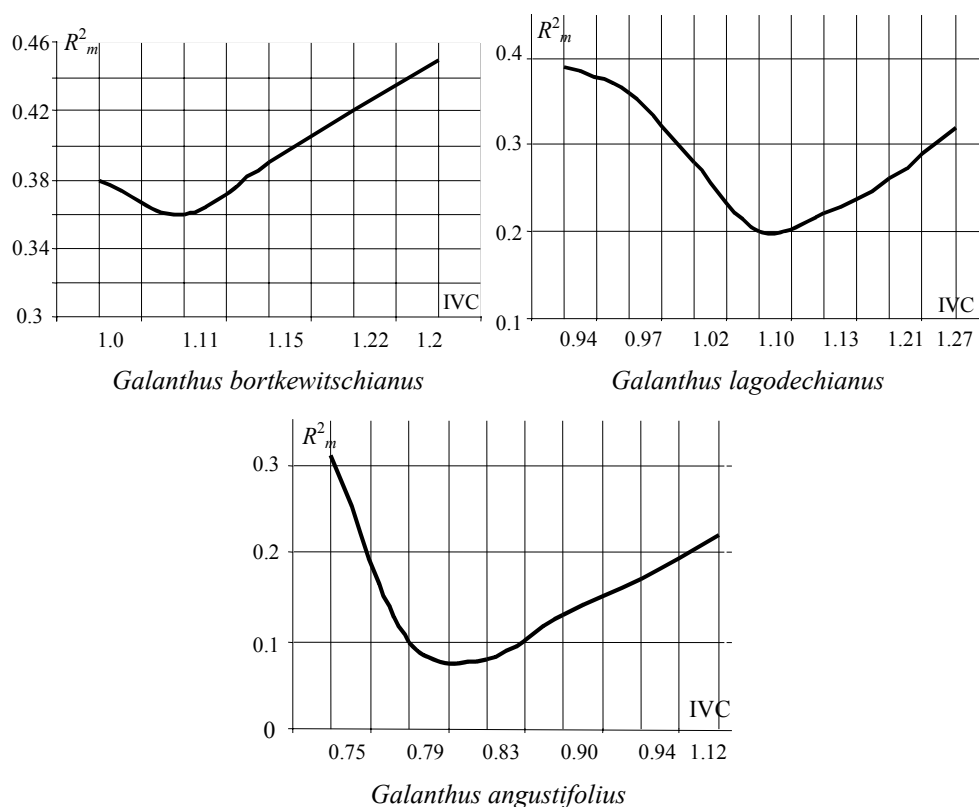


Рис. 1. Тренд онтогенетической стратегии некоторых видов геофитов Кабардино-Балкарской Республики; IVC – индекс виталитета ЦП, R_m^2 – коэффициент детерминации

При этом если минимальная степень корреляционных связей для *C. scharojanii* приходится на крайне неблагоприятные условия (индивидуальная дезинтеграция организма), то наиболее низкий уровень корреляции признаков *L. monadelphum* наблюдается в условиях оптимума, что, вероятно, облегчает процесс перераспределения энергетических затрат от генеративной сферы (низкие показатели семенной продуктивности) в пользу вегетативной.

Для *A. erubescens* установлена защитно-стрессово-защитная онтогенетическая стратегия. Минимальная корреляция наблюдается в наиболее благоприятных условиях (перераспределение энергетических затрат в пользу генеративной сферы: максимальные и высокие значения числа цветков и плодов в соцветии, потенциальной и реальной семенной продуктивности, коэффициента семинификации). Ухудшение жизненных условий приводит сначала к возрастанию коэффициента R_m^2 , далее снижает уровень морфологической интеграции. В крайне неблагоприятных условиях роста морфологическая целостность растения вновь повышается, компенсируя негативные абиотические и ценогенетические воздействия при произрастании в условиях задержания почвы у верхней границы распространения вида в горах [1].

В эколого-ценогенетической стратегии всех изученных видов ярко выражена стратегия патиентности или стресс-толерантности [4, 6]. Так, согласно установленным закономерностям [2] чередование стрессовой и защитной составляющих

в онтогенетической стратегии видов *G. lagodechianus*, *G. bortkewitschianus*, *G. angustifolius*, *F. latifolia*, *L. serotina*, *A. saxatile*, *A. victorialis*, *A. ursinum*, а также усиление морфологической интеграции органов растений *A. erubescens* при крайнем ухудшении условий роста характеризуют их как стресс-толерантов.

Способность длительно выживать в неблагоприятных экологических условиях за счет экологической специализации без максимального снижения процессов жизнедеятельности относит *L. serotina* и *A. saxatile* (маломощные высокогорные почвы и скальные террасы соответственно) к типу экологических пациентов [6]. Черты экотопической (фитоценотической) пациентности (S-появление защитных механизмов поддержания численности при стрессе) выражены на организменном и популяционном уровнях.

На организменном уровне S-компонента стратегии исследованных видов проявляется в том, что они представлены многолетними травянистыми растениями (геофитами) с аллокацией запасных веществ в луковице (клубнелуковице), ранней вегетацией и уходом от фитоценотической конкуренции (*G. lagodechianus*, *G. bortkewitschianus*, *G. angustifolius*, *F. latifolia*, *C. scharojanii*, *A. victorialis* и *A. ursinum*). Отмечен смешанный способ размножения с преобладанием вегетативного (исключение – размножающиеся преимущественно семенами виды: *L. serotina*, *L. monadelphum*, *C. scharojanii*, в равной степени семенами и вегетативно – *F. latifolia*), что наряду с моноцентрической партикулирующей жизненной формой (за исключением *L. monadelphum* и *L. serotina*) способствует снижению скорости разрастания и захвата территории, но более длительному ее удержанию. Характерен длительный онтогенез и длительный прегенеративный период, формирование фонда особей прегенеративной фракции (часто иматурного возрастного состояния) под действием ценоцического и/или антропогенного пресса. В ответ на неблагоприятные экологические условия (антропогенная нагрузка – *G. bortkewitschianus*, *L. serotina*, *L. monadelphum*, *A. erubescens*, напряженность фитоценотических отношений – *G. lagodechianus*, *G. angustifolius*, *F. latifolia*, *C. scharojanii*, значительная высота над уровнем моря – *A. erubescens*) наблюдается снижение расхода энергии на ростовые процессы и, как следствие, миниатюризация габитуса растений.

На популяционном уровне S-составляющая стратегии геофитов выражается в наличии нормальных возрастных спектров, широкой зоны базового спектра. В то же время характерная неполночленность ЦП связана чаще с выпадением групп постгенеративных растений (*G. angustifolius*, *G. lagodechianus*, *L. monadelphum*, *C. scharojanii*, *A. saxatile*, *A. ursinum*). Особи представлены компактными клонами (исключение – *L. serotina*, *L. monadelphum*) с единым центром разрастания (от 2–4 до 40 и более элементов), формирующими групповую пространственную структуру. Самовозобновление осуществляется смешанным путем. Отмечено проявление защитных механизмов поддержания численности при стрессе в форме интенсификации процессов размножения. Так, при обострении конкурентных отношений в ЦП *G. lagodechianus*, *G. bortkewitschianus*, *F. latifolia*, *A. victorialis*, *A. saxatile*, *A. ursinum*, *A. erubescens*, при усилении антропогенного давления в ЦП *G. angustifolius* главным способом самоподдержания

видов становится интенсификация партикуляции (увеличение числа элементов в партикуле, доли прегенеративных особей вегетативного происхождения). В условиях стрессирующего воздействия абиотического фактора защитный механизм самоподдержания ЦП *A. saxatile* проявляется в форме интенсификации процессов семенного (повышение показателей семенной продуктивности и эффективности инспермации) и вегетативного размножения.

Дальнейший анализ организменного и популяционного уровней адаптации ряда видов (растения рода *Galanthus* L., *L. monadelphum*, *C. scharojanii*, *A. victorialis*, *A. erubescens* и *A. ursinum*) выявил в их эколого-ценотической стратегии наличие также черт виолентности (С-тип стратегии – способность противостоять конкуренции и подавлять другие виды в благоприятных для роста и развития условиях вследствие высокой энергии жизнедеятельности и большой интенсивности использования среды). Защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия характерна для *L. monadelphum*, *C. scharojanii*: индивидуальная дезинтеграция особей при крайнем ухудшении условий роста [2]. Проявляющаяся защитно-стрессовая компонента онтогенетической стратегии *A. erubescens* также характеризует его как виолента. Растения *A. erubescens*, *A. victorialis* и *A. ursinum* обладают довольно крупным габитусом. *G. lagodechianus*, *G. bortkewitschianus*, *G. angustifolius*, *L. monadelphum*, *C. scharojanii*, *A. victorialis* и *A. ursinum* в благоприятных условиях доминируют и содоминируют в травяном ярусе растительных сообществ. В оптимальных условиях для *L. monadelphum*, *C. scharojanii*, *A. victorialis*, *A. erubescens* и *A. ursinum* свойственны высокая семенная продуктивность и возрастание долевого участия в фитоценозах.

Для *A. erubescens* отмечены также черты эксплерентности (R-составляющая в эколого-ценотической стратегии): высокая скорость захвата территории в нарушенных сообществах с разреженной растительностью и способность успешно произрастать на эродированных субстратах с повышением долевого участия вида в фитоценозе вплоть до содоминирования.

Заключение

Таким образом, для изученных видов геофитов в условиях Кабардино-Балкарии отмечено наличие защитно-стрессовой, реже стрессово-защитной онтогенетической стратегии. Благодаря защитной компоненте (поддержание целостности организма при ухудшении условий обитания) растения данных видов могут произрастать в широких пределах экологических условий и сохранять свое место в ЦП при изменении фитоценотической обстановки [1].

Длительное время существовать под прессом неблагоприятных условий геофитам позволяет также выраженная S-составляющая эколого-ценотической стратегии (проявление защитных механизмов поддержания численности при стрессе). В целом тип эколого-ценотической стратегии определяется в первую очередь биоморфой, способом самоподдержания и интенсивностью партикуляции. Для *G. lagodechianus*, *G. bortkewitschianus*, *G. angustifolius*, *L. monadelphum*, *C. scharojanii*, *A. victorialis* и *A. ursinum* выявлено наличие CS-типа стратегии с преобладанием черт патиентности в стрессовых условиях. *F. latifolia*, *L. serotina*,

A. saxatile обладают ярко выраженной S-составляющей стратегией. Для *A. erubescens* характерен CSR-тип, причем R-компонента проявляется только в условиях низкой межвидовой конкуренции.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 09-04-96511-р_юг_a).

Summary

L.Kh. Tkhazaplizheva, V.A. Chadaeva. Survival Strategies of Some Species of Geophytes in the Area of the Kabardino-Balkar Republic.

The ontogenetic and ecological-phytocoenotic strategies of eleven species of wild geophytes (*Galanthus angustifolius*, *G. lagodechianus*, *G. borkewitschianus*, *Lilium monadelphum*, *Fritillaria latifolia*, *Lloydia serotina*, *Allium inaequale*, *A. fuscoviolaceum*, *A. sphaerocephalum*, *A. szovitsii*, *Crocus scharojanii*) growing in the territory of the Kabardino-Balkar Republic have been investigated. The vitality of fifty cenopopulations has been estimated using IVC factor. A correlation analysis of the organismic structure on a gradient of deterioration of growing conditions has allowed us to find out the mechanisms of the plants' adaptation to the impact of various environmental factors. The trends in the species' ontogenetic strategies have been constructed. Biological properties determining the basic features of an ecological-phytocoenotical strategy have been revealed.

Key words: ontogenetic strategy, ecological-phytocoenotic strategy, geophytes, correlation, determination.

Литература

1. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 147 с.
2. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. – 2004. – Ч. II. – С. 113–120.
3. Работнов Т.А. О типах стратегии растений // Экология. – 1985. – № 3. – С. 3–12.
4. Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое изучение земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
5. Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. – СПб.: Изд-во С-Петербур. ун-та, 2002. – 308 с.
6. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. – Chichester; N. Y.; Brisbane; Toronto: Wiley & Sons, Ltd., 1979. – XI + 222 p.

Поступила в редакцию
23.05.12

Тхазаплизева Лена Хасанбиевна – кандидат биологических наук, директор Республиканского детского эколого-биологического центра, г. Нальчик.

E-mail: galanthus2004@mail.ru

Чадаева Виктория Александровна – кандидат биологических наук, заведующий отделом Республиканского детского эколого-биологического центра, г. Нальчик.

E-mail: balkarochka0787@mail.ru