



ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.5; 581.55

БИОМОРФНЫЙ СОСТАВ ВИДОВ РОДА *ALLIUM* L. КАВКАЗА КАК БАЗОВАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, ОПРЕДЕЛЯЮЩАЯ ВОЗРАСТНУЮ СТРУКТУРУ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

BIOMORPHIC STRUCTURE OF CAUCASIAN SPECIES OF THE GENUS *ALLIUM* L. AS THE BASIC BIOLOGICAL CHARACTERISTIC DEFINING AN AGE STRUCTURE OF CENOPOPULATIONS

С.Х. Шхгапсоев¹, В.А. Чадаева²
S.H. Shkhagapsoev¹, V.A. Chadaeva²

¹Архивная служба Кабардино-Балкарской Республики,
ул. М. Горького, 13, Нальчик, Кабардино-Балкарская Республика, Россия

²ГКОУ ДОД «Республиканский детский эколого-биологический центр»,
ул. Дагестанская, 105, Нальчик, Кабардино-Балкарская Республика, Россия

¹Archival Service of Kabardino-Balkaria,
Gorkiy str., 13, Nalchik, Kabardino-Balkar Republic, Russia

²Republican Ecological and Biological Centre for Children,
Dagestanskaya str., 105, Nalchik, Kabardino-Balkar Republic, Russia

Резюме. В статье приводятся результаты исследований биоморфного состава 19 видов рода *Allium* L. Кавказа и влияния лабильности жизненной формы растений на возрастную структуру ценопопуляций.

Abstract. Results of researches of biomorphic structure of 19 caucasian species of the genus *Allium* L. and influence of vital form lability on age structure of cenopopulations are given.

Ключевые слова: *Allium*, биоморфный состав, ценопопуляция, возрастная структура, Кавказ.

Key words: *Allium*, biomorphic structure, cenopopulations, age structure, Caucasus.

Биоморфный состав вида определяется его биологическими потенциями к лабильности жизненной формы, реализующимися при воздействии различных экологических факторов в форме гетерогенности как отдельных ценопопуляций (ЦП), так и всей морфологической структуры вида. В то же время, как показано в работах ряда авторов (Черемушкина, 2001а; Калинкина, 2009; Тхазаплизева и др., 2010), тип биоморфы в конкретных условиях во многом обуславливает внутривидовую дифференциацию особей по возрастности и уровням жизненности, определяет тип размножения и возобновления, плотность ценопопуляций, способность к удержанию территории и т.д., в конечном счете влияя на уровень устойчивости вида в фитоценозах. Поэтому в рамках исследований механизмов устойчивости видов рода *Allium* L. Кавказа целью данной работы стало выявление биоморфного состава видов как эндогенного фактора, детерминирующего, в частности, характер возрастной структуры ЦП.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в период с 2008 по 2013 год на территории Кабардино-Балкарской и Карачаево-Черкесской Республик, Республики Северная Осетия-Алания, Республики Дагестан. Обследовано 117 ценопопуляций видов рода *Allium* L., в том числе 22 ЦП *A. albidum* Fisch. ex Vieb., 14 ЦП *A. paniculatum* L., 14 ЦП



A. rotundum L., 12 ЦП *A. saxatile* Bieb., 8 ЦП *A. fuscoviolaceum* Fom., 7 ЦП *A. globosum* Bieb. ex Redoute, 5 ЦП *A. victorialis* L., 5 ЦП *A. inaequale* Janka in Linnaea, 5 ЦП *A. atrovioleaceum* Boiss., 4 ЦП *A. szovitsii* R., 4 ЦП *A. pseudoflavum* Vved., 4 ЦП *A. gunibicum* Misch. ex Grossh., 3 ЦП *A. erubescens* C. Koch., 3 ЦП *A. ursinum* L., 2 ЦП *A. affine* Ledeb., 2 ЦП *A. schoenoprasum* L., по одной ЦП *A. sphaerocephalum* L., *A. moschatum* L. и *A. ruprechtii* Boiss.

Названия жизненных форм видов рода *Allium* L. приведены в соответствии с классификацией Черемушкиной (2001б), включающей единицы трех рангов: типы, различающиеся морфологической структурой подземных органов; группы, выделяющиеся на основе пространственной структуры особей; виды – по характеру ветвления, строению корневища, по способности к вегетативному размножению и наличию специализированных органов размножения. При этом термины «жизненная форма» и «биоморфа» принимались нами за синонимы и трактовались, вслед за Серебряковым (1962), как габитус определенной группы растений, исторически возникающий в данных почвенно-климатических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям.

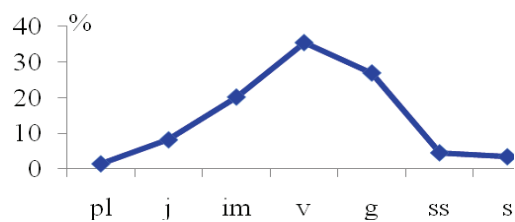
Выделение возрастных состояний растений (проростки pl, имматурные im, виргинильные v, молодые генеративные g1, средневозрастные g2 и старые генеративные g3, субсенильные ss, сенильные s и отмирающие cs растения) и возрастных спектров проводили по общепринятой методике (Работнов, 1950; Уранов, 1975). За единицу отсчета приняты отдельные особи вегетативного или семенного происхождения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

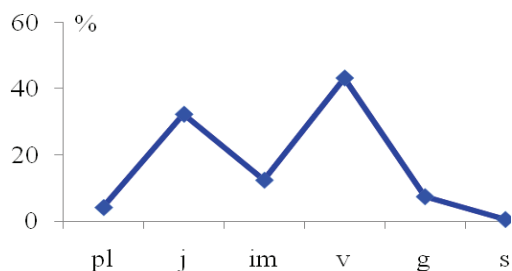
С позиций современной биоморфологии виды рода *Allium* L. достаточно изучены (Баранова, 1999; Черемушкина, 2001б; Седельникова, 2002; Троцкая, 2004 и др.). В гораздо меньшей степени представлены данные по адаптивному биоморфогенезу отдельных видов дикорастущих луков и влиянию типа жизненной формы растений на популяционные характеристики.

В ходе исследований нами выявлено, что основной жизненной формой группы корневищно-луковичных партикулирующих видов *A. albidum*, *A. victorialis*, *A. schoenoprasum*, *A. gunibicum*, *A. ursinum* является моноцентрическая плотнoderновинная, характерная для растений в пределах типичных мест произрастания: ксеропетрофитная растительность скал (*A. albidum*, *A. gunibicum*) и каменистых склонов (*A. gunibicum*), субальпийские луга и сосняки-черничники (*A. victorialis*), грабово-буковые леса (*A. ursinum*), субальпийские болотца (*A. schoenoprasum*). Образование моноцентрической дерновины, в которой велика конкуренция разновозрастных элементов, приводящая к их взаимному угнетению и задержке в развитии (согласно «правилу Сукачева» (Работнов, 1992)), во многом определяет накопление в ЦП особей прегенеративной фракции. Соответственно, характерные (базовые) возрастные спектры, позволяющие выделить общие закономерности, повторяющиеся в возрастной структуре ценопопуляций обозначенных видов, являются широкими мономодальными (за исключением *A. ursinum*) с пиком на виргинильной группе при достаточно низкой представленности генеративных растений (рис. 1).

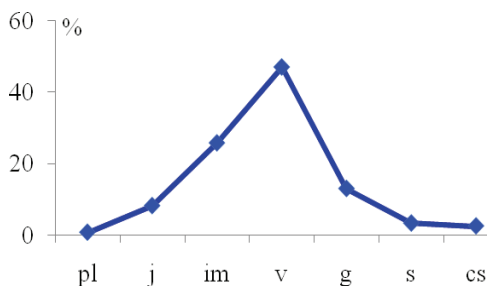
Другой причиной, обуславливающей повышение доли прегенеративных (в частности виргинильных) особей в возрастных спектрах *A. albidum*, *A. gunibicum*, *A. schoenoprasum*, *A. victorialis*, *A. ursinum*, является высокая интенсивность ювенильной партикуляции. Кроме того, для первых трех видов, в меньшей степени для *A. victorialis* и *A. ursinum*, характерна также зрелая партикуляция, при которой в генеративных дерновинах образуются омоложенные до виргинильного состояния дочерние особи.



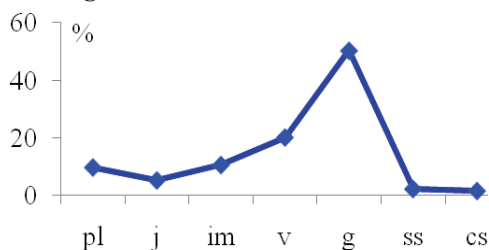
Allium albidum



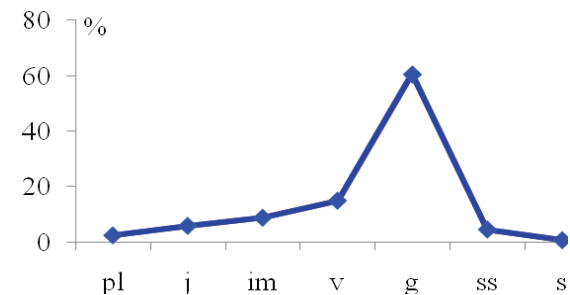
Allium ursinum



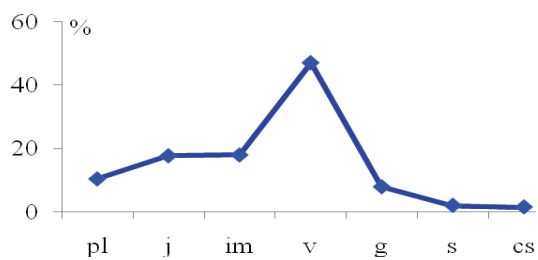
Allium gunibicum



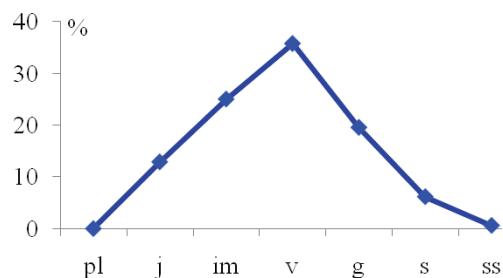
Allium saxatile



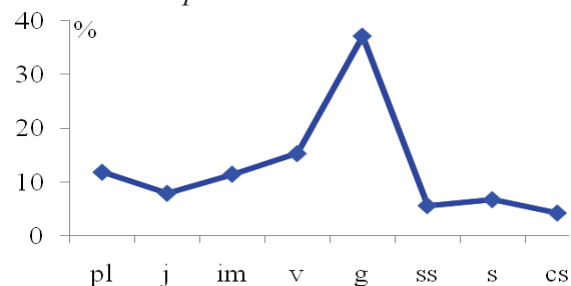
Allium inaequale



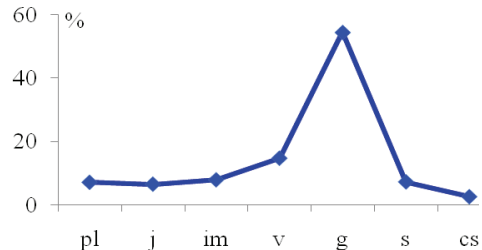
Allium victorialis



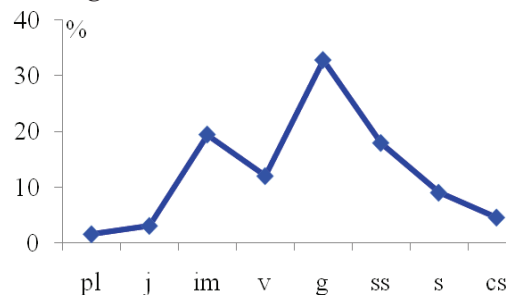
Allium schoenoprasum



Allium szovitsii



Allium globosum



Allium ruprechtii

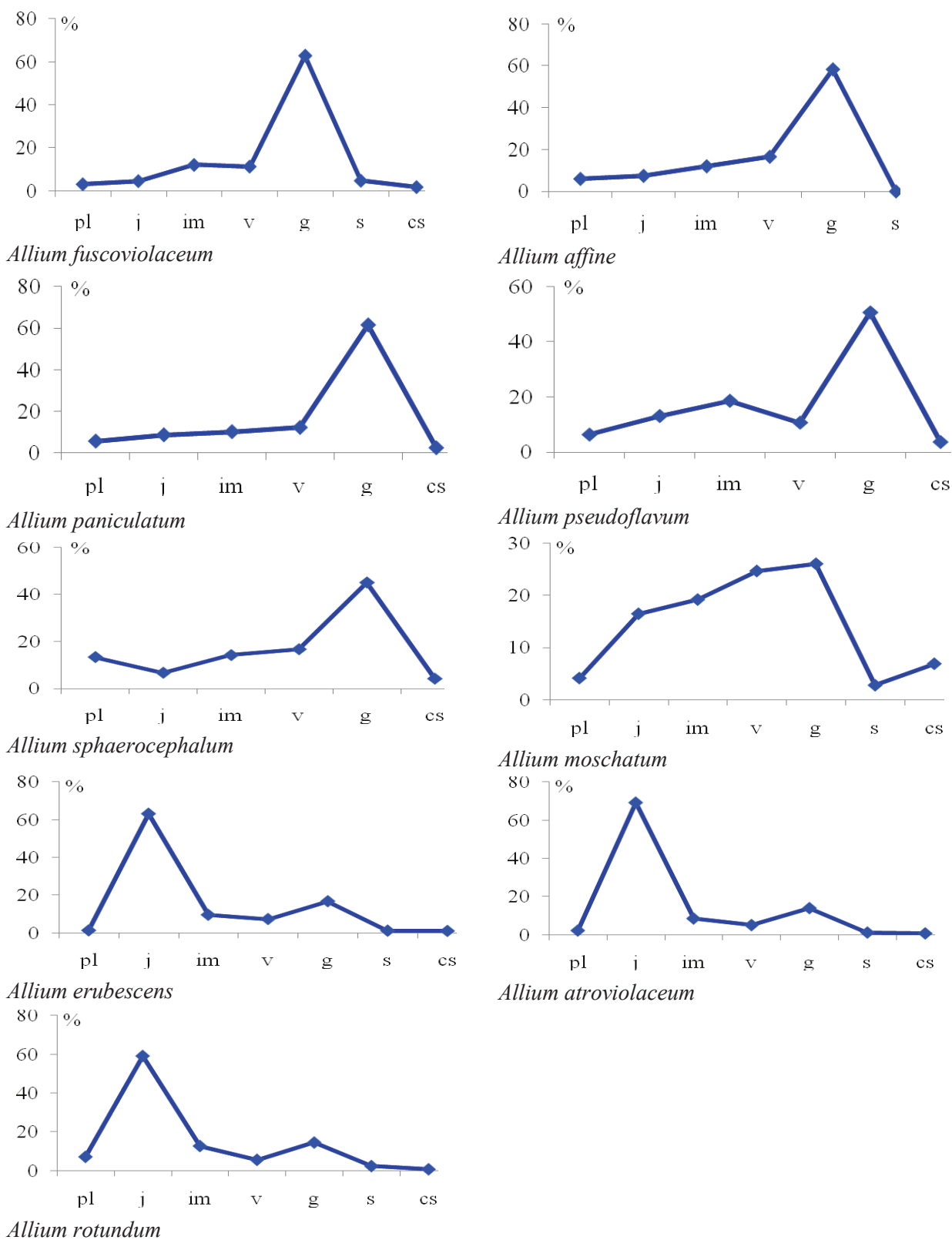


Рис. 1. Возрастные спектры видов рода *Allium* L.
(для всех видов, за исключением *A. ruprechtii*, *A. moschatum* и *A. sphaerocephalum*,
приведены характерные возрастные спектры)

Преимущественно вегетативный способ возобновления определяет низкий процент представленности проростков в спектрах данных видов, ювенильные и имматурные особи которых также имеют в основном вегетативное происхождение.

A. saxatile, *A. szovitsii*, *A. globosum*, *A. inaequale*, *A. ruprechtii* – группа корневищно-луковичных косо-вертикально нарастающих видов с основной моноцентрической рыхлодерновинной партикулирующей биоморфой, характерной для растений в пределах как умеренно эродированных, так и средне задернованных каменистых и песчано-каменистых склонов, обнажений известняка с разной степенью антропогенного давления. Основная закономерность возрастной структуры ЦП этих видов выражается в присутствии всех онтогенетических групп при выделении значительной доли генеративных растений. Снижение уровня внутривидовой конкуренции за счет разделения корневищ и распада дерновины способствует здесь увеличению скорости прохождения растениями начальных онтогенетических стадий и избеганию значительной задержки в развитии, связанной с «репродуктивными тратами» (Работнов, 1950) на этапе подготовки к формированию генеративного побега.

Для *A. saxatile*, *A. globosum* и *A. inaequale* в формировании максимума на фракции генеративных растений значительную роль, кроме того, играет зрелая партикуляция в генеративном периоде с образованием одновозрастных клонистов. Вегетативное размножение в генеративном периоде при омоложении рамет (*A. saxatile*, *A. szovitsii*), юношеская (*A. saxatile*, *A. szovitsii*, *A. globosum*, *A. ruprechtii*) и старческая (*A. szovitsii*) партикуляция вносят определенный вклад в повышение доли прегенеративной фракции в возрастных спектрах этих видов.

Для группы луковичных слабопартикулирующих моноцентрических видов *A. paniculatum*, *A. fuscoviolaceum*, *A. affine* и *A. pseudoflavum* интенсивность накопления в возрастном спектре особей генеративного периода в первую очередь обуславливается степенью благоприятствования местообитания. Одиночные особи данных видов, в основном семенного происхождения, по-видимому, довольно быстро проходят ранние стадии онтогенеза, достигая генеративного состояния, на долю которого в характерных возрастных спектрах приходится максимальный из отмеченных в ходе исследований процент растений (50,50–62,84 %). В то же время очевидно, что относительно низкий уровень представленности прегенеративной фракции в возрастных спектрах этих видов отчасти обусловлен отсутствием в онтогенезе юношеской и зрелой (с омоложением рамет) партикуляции (рис. 2).

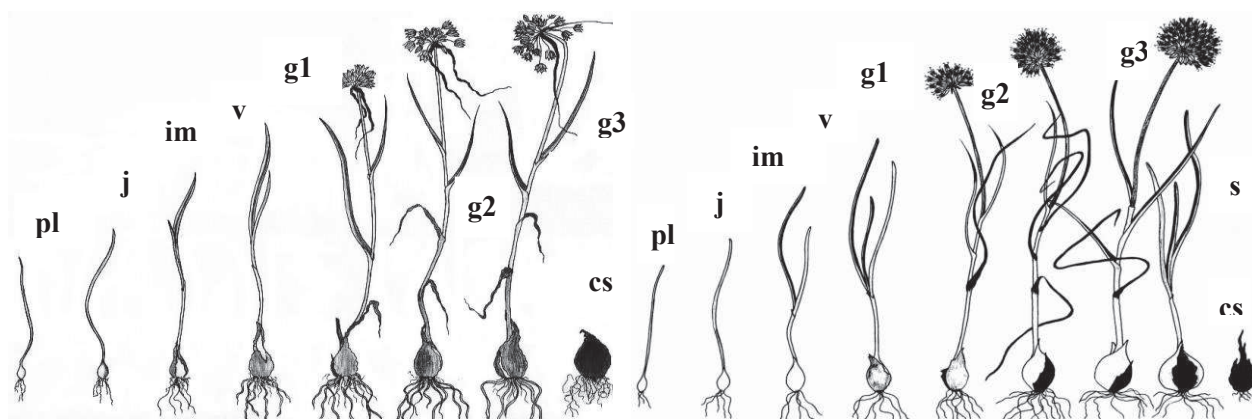


Рис. 2. Онтогенез *A. paniculatum* и *A. fuscoviolaceum* (слева направо)

Так, *A. moschatum* и *A. sphaerocephalum* также можно отнести к группе видов с луковичной слабопартикулирующей моноцентрической биоморфой, однако для них в пределах изученных ЦП наряду с семенным отмечен вегетативный способ самоподдержания (формирование 2–3 дочерних омоложенных рамет под оболочками материнского растения), в совокупности определяющие значительное пополнение доли растений прегенеративного периода.

Высокая интенсивность процессов специализированного вегетативного размножения (формирование на нитевидных столонах коллатеральных луковичек-деток, омоложенных до ювенильного состояния) является основной причиной повышения доли прегенеративной фракции в ЦП группы луковичных неявнополицентрических короткостолонообразующих видов *A. erubescens*, *A. rotundum* (рис. 3) и *A. atrovioleaceum*. Базовые возрастные спектры этих видов представлены одновершинной кривой с абсолютным максимумом на доле ювенильных растений (63,09 %, 59,13 % и 69,07 % соответственно). Вторым пик приходится на группу генеративных особей, что также может объясняться некоторым снижением напряженности внутривидовых отношений за счет развития специализированных столонов, выносящих дочерние луковицы дальше от материнского растения.

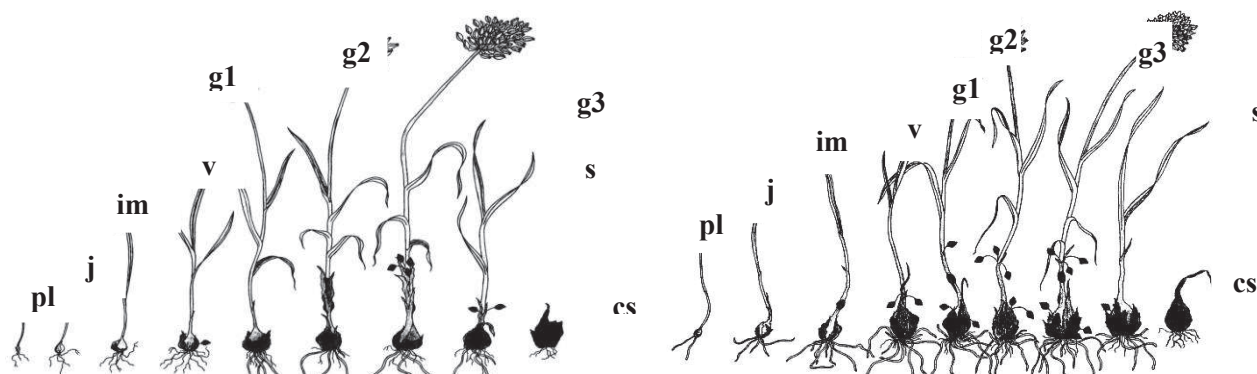


Рис. 3. Онтогенез *A. rotundum* и *A. erubescens* (слева направо)

Исследования показали, что для ряда изученных видов характерна лабильность жизненной формы, проявляющаяся в различных условиях произрастания. Внешними факторами, определяющими формирование биоморфы, являются характер субстрата и степень насыщенности верхнего горизонта почвы корнями сопутствующих видов.

Так, потенциал морфологической поливариантности *A. albidum* при низком проективном покрытии реализуется в формировании приспособительной биоморфы, отличающейся интенсивным развитием корневищ, способствующих удержанию особей в почве и захвату свободных территорий. В то же время каких-либо явных отклонений возрастных спектров от характерного для вида в подобных ЦП не отмечено (рис. 4). Вероятно, даже при образовании неявнополицентрической биоморфы особи *A. albidum* оказывают друг на друга сильное угнетающее воздействие (отделившиеся клоны не расходятся далеко), а в формировании характерного возрастного спектра основную роль играет юношеская партикуляция.

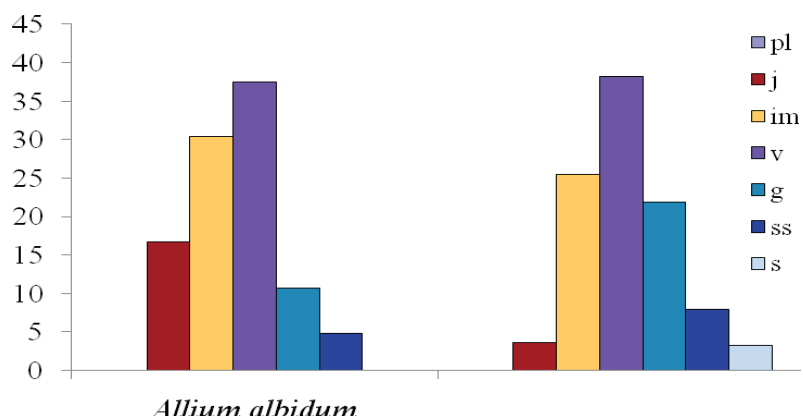


Рис. 4. Возрастная структура ЦП *A. albidum*

Растения *A. globosum* и *A. szovitsii* при произрастании в пределах фриганоидных сообществ с сильно эродированными почвами также образуют неявнополицентрическую жизненную форму, характеризующуюся более ранним распадом дерновины и расхождением ее элементов. При этом снижение напряженности внутривидовых отношений в ЦП *A. szovitsii* приводит к накоплению в возрастном спектре генеративных растений, а подавленность вегетативного размножения (в частности юношеской партикуляции) – к уменьшению доли растений прегенеративного периода (рис. 5). В онтогенетическом спектре *A. globosum*, напротив, наблюдается значительное сокращение генеративной фракции, что в первую очередь связано со снижением интенсивности зрелой партикуляции (без омоложения).

Подобная тенденция наблюдается и в ЦП *A. saxatile*, низкорослые растения которых на задернованных почвах среди степного (700–1550 м н.у.м.) и альпийского (3100 м н.у.м.) низкотравья развивают факультативную моноцентрическую одноосную непартикулирующую жизненную форму. При этом в результате снижения интенсивности зрелой партикуляции, обычно значительно пополняющей фракцию генеративных растений в возрастных спектрах этого вида, в ЦП наблюдается значительное уменьшение доли генеративных особей (рис. 6).

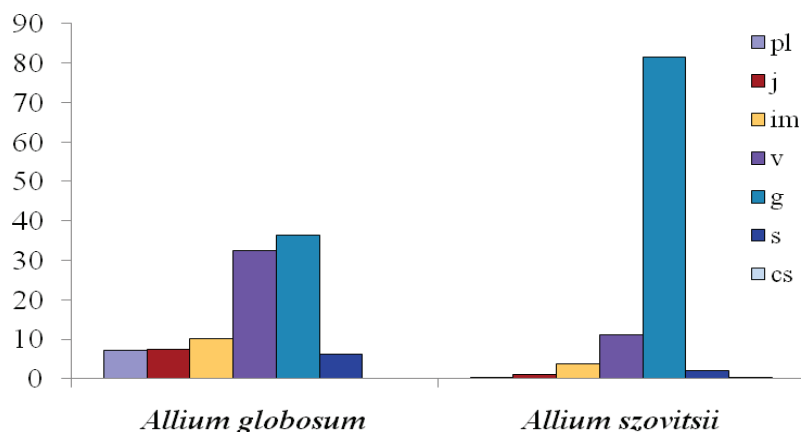


Рис. 5. Возрастная структура ЦП *A. globosum* и *A. szovitsii*

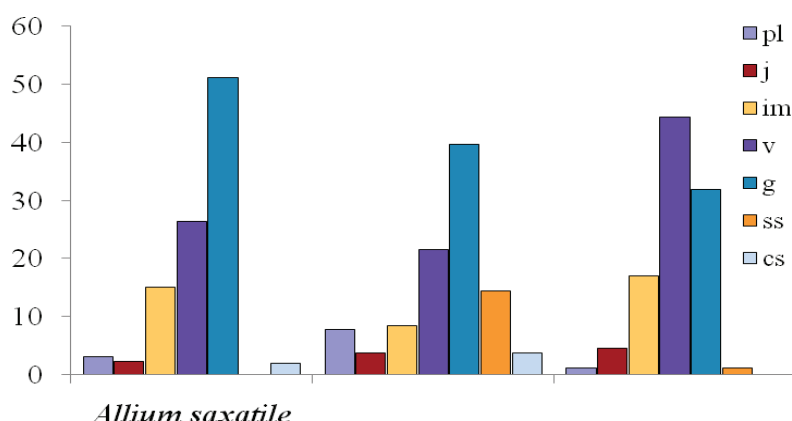


Рис. 6. Возрастная структура ЦП *A. saxatile*

A. paniculatum L., как было отмечено выше, является моноцентрическим слабо партикулирующим видом, однако при произрастании на территории хвостохранилища горного обогатительного комбината (сильно эродированный песчано-каменистый склон) некоторые особи ЦП активно партикулируют, образуя в средневозрастном генеративном состоянии плотные дерновины, включающие до десяти омоложенных на 1–2 онтогенетических состояния элементов.

Произрастание *A. rotundum* и *A. atrovioleaceum* в биогеоценозах с крайне незначительной насыщенностью почвы корнями в верхнем горизонте (соответственно песчаный карьер и песчаный эродированный склон каспийского побережья) также приводит к изменению жизненной формы видов, что отражается на возрастных спектрах их ЦП. На генеративной стадии под оболочками материнской луковицы формируется не более 3–5 коллатеральных луковичек-деток (слабопартикулирующая моноцентрическая биоморфа), что определяет явное снижение доли ювенильных растений в возрастных спектрах этих видов (рис. 7).

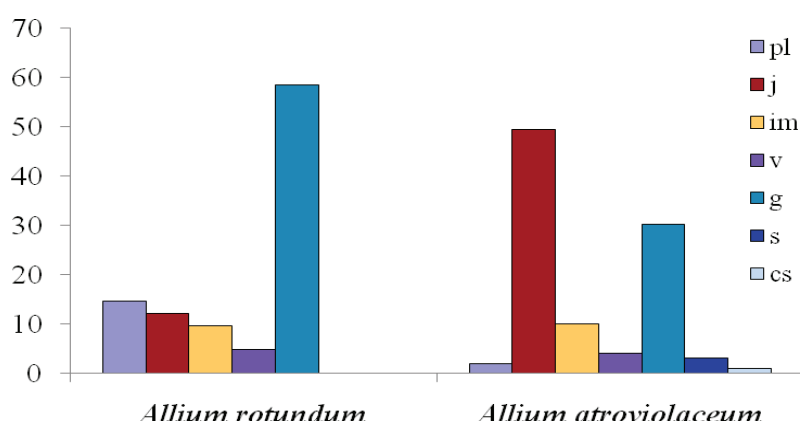


Рис. 7. Возрастная структура ЦП *A. rotundum* и *A. atrovioleaceum*

Таким образом, биоморфный состав видов рода *Allium* L. является важным эндогенным фактором, наряду с особенностями вегетативного размножения (юношеская, зрелая, старческая партикуляция, формирование одновозрастных или омоложенных рамет) во многом определяющим тип базовых возрастных спектров, а также характер возрастной структуры отдельных ценопопуляций.



Лабильность жизненной формы видов дикорастущих луков связана с интенсификацией роста корневищ, распада дерновины и расхождения отделившихся партикул, активизацией, или, напротив, ослаблением вегетативного размножения. Основными внешними факторами, определяющим данные процессы, являются степень подвижности и характер субстрата, уровень межвидовой конкуренции в фитоценозе.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю благодарность профессору МГУ Владимиру Гертрудовичу Онопченко и сотрудникам Горного ботанического сада ДНЦ РАН в лице директора Загирбека Магомедовича Асадулаева и заведующего лабораторией флоры и растительных ресурсов Рамазана Алибеговича Муртазалиева за помощь, оказанную в организации полевых исследований и сбора материала на территории Карачаево-Черкесской Республики и Республики Дагестан.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Баранова М.В. 1999. Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание). СПб.: Наука. 229 с.
- Калинкина В.А. 2009. Биоморфы *Trifolium pacificum* Bobr. В кн.: Труды VIII конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (Москва, 12–16 ноября 2009 г.). М.: МГПУ: 207–211.
- Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 6: 7–204.
- Работнов Т.А. 1992. Фитоценология: Учебное пособие. М.: Изд-во МГУ. 352 с.
- Седельникова Л.Л. 2002. Биоморфология геофитов в Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 308 с.
- Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 378 с.
- Троцкая И.В. 2004. Род *Allium* L. флоры Предкавказья. Дисс. ... канд. биол. наук. Ставрополь. 191 с.
- Тхазаплижева Л.Х., Чадаева В.А., Шагапсоев С.Х. 2010. Возрастная структура ценопопуляций *Allium rotundum* L. в условиях Кабардино-Балкарии. В кн.: Материалы VII Международной научной конференции «Устойчивое развитие горных территорий в условиях глобальных изменений» (Владикавказ, 14–16 сентября 2010 г.). Владикавказ: Терек: 1–5.
- Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. Научные доклады ВШ. Биол. науки. 2: 7–34.
- Черемушкина В.А. 2001а. Онтогенез лука косого (*Allium obliquum* L.). В кн.: Онтогенез и популяция: Сборник материалов III Всероссийского популяционного семинара (Йошкар-Ола, 7–11 февраля 2001 г.). Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т: 186–188.
- Черемушкина В.А. 2001б. Биоморфология видов рода *Allium* L. Евразии и структура их ценопопуляций. Дисс. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 354 с.

REFERENCES

- Baranova M.V. 1999. Lukovichnye rasteniya semeystva Lileynykh (geografiya, biomorfologicheskii analiz, vyrashchivanie) [Bulbous plants of the lily family (geography, biomorphological analysis, cultivation)]. St. Petersburg: Nauka. 229 p. (in Russian).
- Cheremushkina V.A. 2001a. Ontogeny of *Allium obliquum* L. In: Ontogenez i populyatsiya: Sbornik materialov III Vserossiyskogo populyatsionnogo seminar [Ontogeny and population: Proceedings of the 3rd All-Russian population scientific seminar (Yoshkar-Ola, Russia, 7–11 February, 2009)]. Yoshkar-Ola: Mari State University Press: 186–188 (in Russian).
- Cheremushkina V.A. 2001b. Biomorfologiya vidov roda *Allium* L. Evrazii i struktura ikh tsenopopulyatsiy [Biomorphology of species of the genus *Allium* L. of Eurasia and structure of their cenopopulations: SciD Dissertation]. Novosibirsk. 354 p. (in Russian).
- Kalinkina V.A. 2009. Biomorphs of *Trifolium pacificum* Bobr. In: Trudy 8 konferentsii po morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati Ivana Grigorievicha i Tat'yany Ivanovny Serebryakovykh [Proceedings of the 8th Conference on plant morphology, dedicated to the memory of Ivan Grigorievich and Tatyana Ivanovna Serebryakovs (J. Moscow: MGPU: 207–211 (in Russian)].
- Rabotnov T.A. 1950. Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses. Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. 6: 7–204 (in Russian).



- Rabotnov T.A. 1992. Fitotsenologiya: Uchebnoe posobie [Phytosociology: Manual]. Moscow: Moscow State University Publ. 352 p. (in Russian).
- Sedelnikova L.L. 2002. Biomorfologiya geofitov v Zapadnoy Sibiri [Biomorphology of geophytes in Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka. 308 p. (in Russian).
- Serebryakov I.G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological morphology of plants]. Moscow: Vysshaya shkola. 378 p. (in Russian).
- Tkhazaplizheva L.Kh., Chadaeva V.A., Shkhagapsoev S.Kh. 2010. The age structure of cenopopulations of *Allium rotundum* L. in Kabardino-Balkaria. In: Materialy VII Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii "Ustoychivoe razvitie gornyykh territoriy v usloviyakh global'nykh izmeneniy" [Proceedings of the 7th International Conference "Sustainable development of mountain areas in the context of global change" (Vladikavkaz, 14–16 September 2010). Vladikavkaz: Terek: 1–5 (in Russian).
- Trotskaya I.V. 2004. Rod *Allium* L. flory Predkavkaz'ya [The genus *Allium* L. of flora of Ciscaucasia: PhD Dissertation]. Stavropol. 191 p. (in Russian).
- Uranov A.A. 1975. Phytocenopopulation age spectrum as a function of time and energy wave processes. *Nauchnye doklady Vysshey Shkoly. Biol. nauki*. 2: 7–34 (in Russian).