

ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ РОДА *ALLIUM* L. В УСЛОВИЯХ КАБАРДИНО-БАЛКАРИИ

Исследована виталитетная структура ценопопуляций (ЦП) дикорастущих луков пяти видов рода *Allium* L. – *Allium albidum* Fisch. ex Bieb., *A. saxatile* Bieb., *A. paniculatum* L., *A. szovitsii* R., *A. victorialis* L. Выявлены биологические свойства видов, экзогенные факторы и условия, обуславливающие основные черты виталитетной структуры ЦП. Установлено наличие нескольких типов виталитетных спектров ЦП.

Ключевые слова: *Allium* L., виталитетный спектр, критерий виталитета Q, индекс виталитета ценопопуляций IVС, жизненность особей ценопопуляции.

В условиях возрастающего антропогенного давления на растительный покров и существенного обеднения генофонда остро представлена проблема экологически ориентированного использования и охраны дикорастущих растений, разработка путей решения которой во многом связана с проведением фундаментальных комплексных исследований биоэкологии видов, включающих также оценку общего жизненного состояния и стратегии выживания. В связи с этим целью нашего исследования было установление виталитетной структуры ЦП видов рода *Allium* L. в различных, в том числе стрессовых, условиях произрастания.

Лук беловатый (*Allium albidum* Fisch. ex Bieb.) – многолетнее луковичное горизонтально нарастающее растение, геофит. Представляет собой систему последовательно сменяющих друг друга монокарпических (однократно плодоносящих) моно-, реже неявиноплицических розеточных побегов. Возобновление происходит за счет пазушной почки верхнего зеленого листа. После отмирания листьев остатки донца, чешуй и цветоносных побегов входят в состав корневища. Накапливаясь в течение многих лет, сухие остатки цветоносных побегов, чередуясь с сухими чешуями, последовательно располагаются с одной стороны луковички, указывая [1] направление ежегодного горизонтального роста донца и смещения почки возобновления луковички. Распространен на скалистых местах в Крыму и на Кавказе.

Лук скальный (*Allium saxatile* Bieb.) – многолетнее корневищно-луковичное активно партикулирующее растение-геофит, представляющее собой систему последовательно сменяющих друг друга монокарпических моноцикли-

ческих розеточных побегов, ветвящихся за счет развития пазушных почек ассимилирующих листьев. Вегетативное размножение, наиболее интенсивное в виргинильной группе, проявляется на всех стадиях индивидуального развития, за исключением проростков. Образующиеся в первой половине онтогенеза неглубоко омоложенные раметы формируют при материнской особи компактный клон с единым центром воздействия на среду. Произрастает на скалах, каменистых местах, песках, в степях европейской части России, Кавказа, Средней Азии.

Лук Шовица (*Allium szovitsii* R.) – многолетнее поликарпическое корневищно-луковичное рыхлокустовое растение, образованное системой розеточных монокарпических моно- и неявиноплицических побегов. Формированию второй биоморфы способствует разреженность растительного покрова в фитоценозе. Характерной чертой является образование в генеративном и постгенеративном периоде глубокооможденного, вплоть до ювенильного состояния, вегетативного потомства, онтогенез которого, таким образом, приближается к полному. Интенсивность партикуляции возрастает в ходе индивидуального развития, достигая максимума в G2-G3-состоянии. Приурочен к горным лугам и каменистым склонам гор Кавказа.

Лук метельчатый (*Allium paniculatum* L.) – многолетнее луковичное поликарпическое растение со сменой типа нарастания после первого цветения, геофит. Основной структурной единицей является годичный, или монокарпический, розеточный побег. Вегетативное размножение выражено относительно слабо: образование одновозрастных или омоложенных на 1–2 онтогенетических состояния дочерних лу-

ковиц, усиливающееся в генеративном периоде. Характерна также старческая партикуляция, наблюдающаяся уже в G3-состоянии. Вид распространен в юго-восточных районах европейской части России, в Западной Европе, Молдавии и Крыму.

Лук победный (*Allium victorialis* L.) – многолетнее поликарпическое короткокорневищно-луковичное растение, геофит. Монокарпический побег розеточный, моноциклический. До первого цветения нарастание моноподиальное, после и до окончания генеративного периода – симподиальное. Почка возобновления находится в пазухе нижнего зеленого листа, а лежащие выше 1–3-пазушные почки обеспечивают ветвление. Произрастает в лесах на лесных опушках, на лугах европейской части России, Кавказа, Западной и Восточной Сибири, Дальнего Востока.

Материал и методика

В 2008 г. нами были обследованы 15 природных высокогорных ценопопуляций (ЦП) пяти видов луков, произрастающих в различных эколого-ценотических условиях на территории Национального парка «Приэльбрусье» Кабардино-Балкарии (табл. 1), расположенного на площади 100,4 тыс. га вдоль бассейна рек Баксан и Малка.

Оценка виталитета ЦП дана с опорой на морфометрические параметры особей с исполь-

зованием двух методов: определение критерия Q [4] и коэффициента IVC [3]. При вычислении показателя Q провели двумерную ранжировку особей на три класса виталитета на основании их дифференциации по двум морфометрическим параметрам, между которыми отмечены самые высокие положительные корреляции. Коэффициент IVC вычислялся методом средневзвешенного на основе 11 признаков, характеризующих как мощность вегетативной сферы, так и репродуктивный потенциал особи: высота и диаметр луковицы, длина и ширина внутреннего и наружного листьев, высота побега, диаметр цветоноса, число цветков в соцветии, высота и диаметр соцветия. Далее проводилась координация ценопопуляций по градиенту комплексного фактора благоприятности условий (установление экоклима).

Результаты и их обсуждение

Исследование виталитета ЦП видов рода *Allium* L. с использованием критерия Q позволило установить, что для *A. victorialis* и *A. saxatile* основным условием повышения уровня жизнеспособности является накопление в ЦП растений среднего класса виталитета «b». Так, третий (нижний) уровень жизнеспособности ЦП2, ЦП3 *A. victorialis* и ЦП1, ЦП3 *A. saxatile* в первую очередь связан с низкой представленностью в спектре растений среднего класса виталитета, а так-

Таблица 1. Характеристика ценопопуляций луков на территории Национального парка «Приэльбрусье» Кабардино-Балкарии

Вид	№ ЦП	Фитоценоз, высота над ур. м., м	Экспозиция, крутизна склона, °	S ЦП, м ²	N, тыс особ	M, особ/м ²	Антроп. давление
I	1	КРС, 1860	ю, 30	497,81	108,12	217,2	умеренное
	2	Ф, 2130	в, 30	1968,7	6,949	3,53	сильное
	3	СОЛ, 2010	ю-з, 30-35	62'775	2'561,8	40,81	умеренное
II	1	КРС, 1860	ю, 30	497,81	60,583	121,7	умеренное
	2	Ф, 1750	ю, 35-40	12'375	136,99	11,07	слабое
	3	СОЛ, 2100	ю, 25-35	13'387,5	152,84	11,42	слабое
III	1	МСЛ, 2200	ю, 20-30	50'700	339,21	6,69	умеренное
	2	СОЛ, 1780	ю, 20-30	16'312,5	713,67	43,75	слабое
	3	СОЛ, 2150	ю, 25-35	22'312,5	171,81	7,7	слабое
IV	1	МСЛ, 2590	ю-в, 25-35	32'259,3	2'262,7	70,14	слабое
	2	КРС, 2610	ю, 35-40	765	21,48	28,08	высокое
	3	КРС, 2550	ю, 35-40	374,62	28,09	67	слабое
V	1	МСЛ, 2560	в, 20	121,5	1,453	11,96	слабое
	2	МСЛ, 2270	в, 20-30	4'725	721,93	152,8	умеренное
	3	СЧ, 2100	-	83'835	15'073	179,8	сильное

Примечание: I – *A. albidum*, II – *A. saxatile*, III – *A. paniculatum*, IV – *A. szovitsii*, V – *A. victorialis*, S – площадь ЦП, N – число особей в ЦП, M – физическая плотность особей; КРС – ксерокриопетрофитная растительность скал, Ф – фригана, СОЛ – субальпийский остепненный луг, МСЛ – мезофитные среднетравные субальпийские луга, СЧ – сосняк черничный.

же с высокой долей ослабленных растений, соответствующей нередко доле участия особей класса «а» (табл. 2, рис. 3). Длительное поддержание низкого жизненного потенциала ЦПЗ *A. victorialis* и ЦП1 *A. saxatile* в значительной степени определяется преобладанием в них процессов вегетативного возобновления, при котором лишь часть образовавшихся особей обладают той же жизненностью, что и материнская, у остальных рамет жизненность ниже [5]. В то же время снижение уровня виталитета здесь можно рассматривать как защитный механизм преодоления конкуренции (снижение непродуктивных затрат) и поддержания численности ценопопуляций в условиях локальной перенаселенности экотона (плотность особей максимальна в ряду ЦП и составляет 179,8 и 121,7 особ./м²).

Соответственно ценопопуляциям *A. victorialis* (ЦП1) и *A. saxatile* (ЦП2) статус процветающих с наибольшим значением показателя виталитета ($Q=0,35$), несмотря на низкую встречаемость высокорослых особей класса «а» ($w=0,2$), позволяет присвоить выявленная максимальная относительная плотность распределения особей промежуточного класса «b» ($w=0,5$) и минимальная в ряду ЦП доля ослабленных растений ($w=0,3$). Поэтому, несмотря на процветающий характер ЦП, их виталитетный спектр имеет скорее центральную тенденцию (рис. 1) и не указывает на преобладание особей с большими значениями тех параметров, на ос-

нове которых устанавливается их виталитет.

Высокий уровень представленности особей промежуточного класса «b» свидетельствует о положительном влиянии снятия напряженности ценогических отношений в этих ценопопуляциях (разреженность растительного покрова при произрастании у верхней границы распределения в горах для *A. victorialis* и вследствие эрозийных процессов для *A. saxatile*) на размножение особей данной группы.

Активная партикуляция растений пониженной жизненности «b», составляющих резерв размножения ЦП [4], и заполнение ими появляющихся незанятых местообитаний в условиях нарушения фитоценоза (стрессорирующее антропогенное и абиотическое воздействие) характерны также для процветающих ценопопуляций *A. albidum* (ЦП2) и *A. szovitsii* (ЦП2).

Однако в повышении уровня жизненности ЦП этих видов большое значение имеет также накопление растений высшего класса виталитета «а». Так большая доля участия высокорослых особей, обеспечивающих воспроизводство и значительно трансформирующих среду обитания [4], определяет левостороннюю асимметрию виталитетной гистограммы процветающих ЦП1 *A. szovitsii* и ЦП3 *A. albidum*, что, несмотря на немногочисленность растений со средним уровнем жизненности ($w=0,2$ и $w=0,3$ соответственно), указывает на процессы процветания при произрастании в наиболее приближенной к оптимальной эколого-фитоценотической обстановке, способствующей активации процессов роста, развития особей и семенного возобновления (доля проростков в возрастном спектре максимальна и достигает 35,48% и 4,71% соответственно). Преобладание в ЦПЗ *A. szovitsii* и ЦП1 *A. albidum* ослабленных особей, определяющее явно выраженный правосторонний тип асимметрии их гистограмм, обусловлено, вероятно, взаимным угнетением растений, произрастающих плотными партикулами в условиях ограниченности ресурсов, являющимся также причиной интенсивного отмирания проростков и преобладания в ценопопуляции вегетативного способа самоподдержания (доля Р1 составляет 7,77% и 2,2%).

Наименее благоприятные условия с точки зрения реализации ростовых потенциалов *A. paniculatum* складываются у верхней границы распределения в горах. Так, короткий сезонный

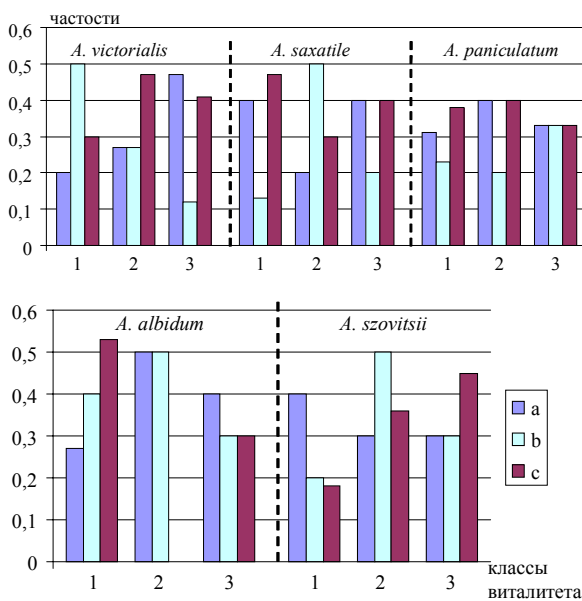


Рисунок 1. Виталитетные спектры ценопопуляций видов рода *Allium* L.

период роста и развития растений ЦП1, когда особенно важно быстрее оставить потомство, по-видимому, в достаточно благоприятных эколого-фитоценологических условиях способствует перераспределению энергетических затрат от вегетативной к генеративной сфере. Соответственно показатели потенциальной, реальной семенной продуктивности, а также суммарная представленность молодых растений семенного происхождения ($P+J+Im=60,59\%$) в возрастном спектре ценопопуляции максимальны в ряду исследованных ЦП. Таким образом, проявление защитных механизмов поддержания численности на популяционном уровне отрицательно сказывается на морфогенезе вегетативных органов отдельных особей *A. paniculatum*. Произрастание в условиях повышения уровня внутривидовой (ЦП2) и межвидовой (ЦП3) конкуренции также способствует увеличению доли ослабленных особей в виталитетном спектре, что ограничивает возможность перехода ценопопуляций в группу процветающих.

Согласно данным таблицы 2, степень виталитетности ЦП *A. szovitsii* и *A. paniculatum*, выявленная по критерию Q, совпадает с оценкой, данной в соответствии с методикой определения показателя IVC, и однозначно характеризует статус ЦП. Определение жизненности по

индексу виталитета ценопопуляций IVC и установление экоклина (ЦП1-ЦП2-ЦП3 для *A. szovitsii* и ЦП3-ЦП2-ЦП1 для *A. paniculatum*) подтверждает, что наиболее благоприятные условия для развития особей этих видов складываются в пределах ненарушенных фитоценозов с довольно задернованными почвами, но низким уровнем внутривидовой конкуренции и антропогенной нагрузки.

Для остальных видов (*A. albidum*, *A. victorialis*, *A. saxatile*) положение ЦП в ряду убывания значений показателя Q не совпадает с их положением на экоклине. Поскольку в качестве критерия отнесения особи к тому или иному классу виталитета по критерию Q выступает положение особи в исследуемой выборке, а не присущие ей свойства, при изменении объема выборки распределение особей в ней может меняться. Метод определения показателя IVC дает результаты, более устойчивые к изменению объема выборки: меняются только абсолютные значения коэффициента виталитета, а порядок расположения ЦП в ряду жизненности не меняется [2]. Этим, вероятно, и объясняются неоднозначные результаты, полученные при обработке данных по ЦП2 *A. albidum*, произрастающей в наименее благоприятных условиях, установленных на экоклине (сильнейшее антропоген-

Таблица 2. Оценка виталитетных типов ценопопуляций видов рода *Allium* L.

№ ЦП	Q	Доля особей по классам			Тип ЦП	IVC	ISP
		a	b	c			
<i>A. victorialis</i>							
2	0,27	0,27	0,27	0,47	депрессивная	1,035	1,049
1	0,35	0,2	0,5	0,3	процветающая	1,021	
3	0,29	0,47	0,12	0,41	депрессивная	0,987	
<i>A. saxatile</i>							
1	0,26	0,4	0,13	0,47	депрессивная	0,929	1,145
2	0,35	0,2	0,5	0,3	процветающая	0,993	
3	0,3	0,4	0,2	0,4	депрессивная	1,064	
<i>A. paniculatum</i>							
1	0,27	0,31	0,23	0,38	депрессивная	0,92	1,091
2	0,3	0,4	0,2	0,4	депрессивная	0,933	
3	0,33	0,33	0,33	0,33	равновесная	1,004	
<i>A. albidum</i>							
3	0,35	0,4	0,3	0,3	процветающая	1,853	1,995
1	0,335	0,27	0,4	0,53	депрессивная	0,955	
2	0,5	0,5	0,5	0	процветающая	0,929	
<i>A. szovitsii</i>							
1	0,35	0,4	0,2	0,18	процветающая	1,185	1,496
2	0,35	0,3	0,5	0,36	процветающая	1,061	
3	0,27	0,3	0,3	0,45	депрессивная	0,792	

Примечание: виталитетные типы ЦП приведены по критерию Q

ное давление), в которой, по-видимому, в результате недостаточного размера выборки при низкой численности и плотности особей выявлен наибольший показатель виталитетности Q . Распределение частостей в ЦПЗ *A. saxatile* позволяет отнести ее к типу депрессивных, в то время как оценка жизненности по индексу виталитета ценопопуляций ($IVC=1,064$) показала, что особи ЦПЗ находятся в наиболее благоприятных для роста и развития условиях. Доминирование здесь семенного способа возобновления, приводящее к формированию абсолютного максимума в возрастном спектре на группе проростков (33,93%), также свидетельствует в пользу определения в ценопопуляции достаточно высокого уровня жизненности. По тому же принципу наиболее благоприятные для роста и развития особей *A. victorialis* условия, несмотря на высокий уровень напряженности ценопопуляционных отношений, отмечаем в депрессивной ЦПЗ.

Исходя из вышесказанного, отдаем предпочтение второму методу и за наиболее благоприятные для реализации ростовых потенциалов условия принимаем для *A. albidum* условия ненарушенных фитоценозов с умеренным проявлением внутри- и межвидовой конкуренции. Высокая жизненность ЦП *A. saxatile* определяется прежде всего низким уровнем внутривидовой конкуренции, а также характером субстрата (на плодородных почвах развиваются преимущественно мощные растения). Условием повышения виталитета ценопопуляций *A. victorialis* является произрастание в приближенных к оптимальным эдафо-климатических условиях, в то время как совместное действие комплекса стрессирующих экологических факторов (повышение напряженности конкурентных отношений, антропогенного давления, низкий уровень освещенности) приводит к проявлению признаков депрессивности.

Список использованной литературы:

1. Баранова М.В. Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание) [Текст]: учеб.-метод. пособие / М.В. Баранова. СПб.: Наука, 1999. – 229 с.
2. Быструшкин А.Г. Сравнительный анализ разных методов определения виталитета ценопопуляций на примере *Rubus idaeus* L. [Текст] / А.Г. Быструшкин // Особь и популяция – стратегии жизни: сборник материалов IX Всероссийского популяционного семинара (часть 2), Уфа, 2-6 октября 2006 г. / Издательский дом ООО «Вилли Окслер». – Уфа, 2006. – С. 45-48.
3. Ишбирдин А.Р. Адаптивный морфогенез и эколого-ценопопуляционные стратегии выживания травянистых растений / А.Р. Ишбирдин, М.М. Ишмуратова // Методы популяционной биологии: материалы докладов VII Всероссийского популяционного семинара (часть 2), Сыктывкар, 16-21 февраля 2004 г. / Марийский государственный университет. – Сыктывкар, 2004. – С. 113–120.
4. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценопопуляций растений [Текст]: учебно-методическое пособие / Ю.А. Злобин. – Казань: изд-во Казанского университета, 1989. – 147 с.
5. Стецук Н.П. К вопросу об оценке состояния ценопопуляций орхидных Южного Приуралья [Текст] / Н.П. Стецук // Особь и популяция – стратегии жизни: сборник материалов IX Всероссийского популяционного семинара (часть 2), Уфа, 2-6 октября 2006 г. / Издательский дом ООО «Вилли Окслер». – Уфа, 2006. – С. 361-365.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ р_юг_а №09-04-96511.

Сведения об авторах:

Тхазаплизева Лена Хасанбиевна, заместитель директора по научно-методической работе Республиканского детского эколого-биологического центра МОН КБР, кандидат биологических наук 360004, Кабардино-Балкарская Республика, г. Нальчик, ул. Дагестанская, 105, тел. (8662)911011, e-mail: galanthus2004@mail.ru

Чадаева Виктория Александровна, педагог дополнительного образования, аспирант кафедры ботаники Кабардино-Балкарского госуниверситета Республиканского детского эколого-биологического центра МОН КБР. 360004, Кабардино-Балкарская Республика, г. Нальчик, ул. Дагестанская, 105, тел. (8662)911011, e-mail: balkarochka0787@mail.ru

Tkhazaplizheva L.Kh., Chadaeva V.A.

Vitalitet structure of coenopopulations of species of ALLIUM L. genus under conditions of Kabardino-Balkaria. The authors study vitalitet structure of coenopopulations (CP) of five species of wild onion belonging to Allium L. genus – *Allium albidum* Fisch. ex Bieb., *A. saxatile* Bieb., *A. paniculatum* L., *A. szovitsii* R., *A. victorialis* L. They discover biological features of the species and conditions determining basic features of CP vitalitet structure. They also define several types of CP vitalitet spectra.

Key words: Allium L., vitalitet spectrum, Q criterion of vitalitet, IVC index of coenopopulations vitalitet, vitality of coenopopulation specimens.