

УДК 581.5; 581.55

## ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ГЕОФИТОВ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

© Л. Х. Тхазаплижева, В. А. Чадаева\*

Республиканский детский эколого-биологический центр  
Минобрнауки Кабардино-Балкарской Республики

Россия, Кабардино-Балкарская Республика, 360009 г. Нальчик, ул. Дагестанская, 105.

E-mail: balkarochka0787@mail.ru

Исследована возрастная структура ценопопуляций одиннадцати видов дикорастущих геофитов на территории Кабардино-Балкарской республики – *Galanthus angustifolius*, *G. lagodechianus*, *G. bortkewitschianus*, *Lilium monadelphum*, *Fritillaria latifolia*, *Lloydia serotina*, *Allium inaequale*, *A. fuscoviolaceum*, *A. sphaerocephalum*, *A. szovitsii*, *Crocus scharojanii*. Выявлены биологические свойства видов, экзогенные факторы и условия, обуславливающие основные черты возрастной структуры ценопопуляций. Установлено наличие нескольких типов возрастных спектров, определен их возрастной статус. Построены базовые возрастные спектры видов.

**Ключевые слова:** онтогенетический спектр, возрастная структура, популяционная жизнеспособность, эффективность самоподдержания.

### Введение

В связи с актуальностью проведения фундаментальных исследований биоэкологии видов в рамках реализации положений концепции рационального природопользования целью нашей работы стало изучение возрастной структуры луковичных и клубнелуковичных многолетников КБР: *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 inaequale* Janka in Linnaea, *A. fuscoviolaceum* Fom., *A. sphaerocephalum* L., *A. szovitsii* R. (*Alliaceae* J. Agardh.), *Crocus scharojanii* Rupr. (*Iridaceae* Juss).

Исследования проводились нами в 2002–2012 гг. на территории Кабардино-Балкарской Республики. Всего исследовано 48 ценопопуляций (ЦП) в различных эколого-ценотических условиях. Описание возрастных состояний (проростки р1, иматурные im, виргинильные v, молодые генеративные g1, средневозрастные g2 и старые генеративные g3, субсенильные ss, сенильные s и отмирающие cs растения), изучение возрастной структуры ЦП проводили согласно общепринятым методикам [1–10].

### Обсуждение результатов исследования

Возрастная структура изученных видов, отраженная в характерных спектрах, во многом определяется их биологическими свойствами (рис. 1).

Особое значение имеет тип и интенсивность партикуляции (вегетативного размножения или распада), пополняющей прегенеративную (*G. lagodechianus*, *G. bortkewitschianus*, *F. latifolia*, *L. serotina*, *A. szovitsii*, *A. sphaerocephalum*, *C. scharojanii*), генеративную (*G. angustifolius*, *A. inaequale*, *A. szovitsii*) и постгенеративную фракции (*G. lagodechianus*, *A. szovitsii*, *A. fuscoviolaceum*), приводящей к образованию моноцентрического клона с повышением взаимного угнетения и задержкой в развитии молодых растений (*G. angustifolius*, *G. lagodechianus*, *G. bortkewitschianus*, *F. latifolia*, *A. sphaerocephalum*). Кроме того, в связи с «репродуктивными тратами» [5] нередко наблюдается накопление в спектре особей в виргиниль-

ном состоянии (*G. lagodechianus*, *F. latifolia*, *A. szovitsii*, *A. inaequale*). Отсутствие растений постгенеративного периода с выпадением их из возрастного спектра отмечено только для *L. monadelphum* и *C. scharojanii*.

Снижение скорости прохождения стадий онтогенеза, выражающееся в накоплении особей иматурной и/или виргинильной групп [7] при одновременном падении доли генеративных растений в спектре, снижении популяционной жизнеспособности и эффективной плотности, характеризующей интенсивность воздействия ценопопуляции на ресурсы экотопа, определяется часто сильным антропогенным давлением в форме вытаптывания, повреждения надземных органов, сбора на букеты (ЦП5 *G. lagodechianus*, ЦП4, ЦП5 *G. bortkewitschianus*, ЦП1 *L. serotina*, ЦП2 *L. monadelphum*, ЦП1 *C. scharojanii*) (табл. 1, рис. 2). Для ряда видов луковичных и клубнелуковичных геофитов значение имеет обострение ценотических отношений (ЦП3, ЦП4 *A. inaequale*, ЦП2 *F. latifolia*, ЦП1 *L. serotina*), повышение внутривидовой конкуренции (ЦП4 *G. angustifolius*, ЦП1 *G. lagodechianus*, ЦП3 *C. scharojanii*), неблагоприятный характер абиотического окружения в высокогорье (ЦП2, ЦП3 *A. szovitsii*).

Соответственно интенсивность накопления в возрастном спектре особей генеративного периода вплоть до формирования локальных и абсолютных максимумов (ЦП1, ЦП3, ЦП6 *G. angustifolius*, ЦП2, ЦП3 *G. bortkewitschianus*, ЦП3, ЦП7 *G. lagodechianus*, ЦП1, ЦП5 *L. monadelphum*, ЦП1 *A. szovitsii*, ЦП1, ЦП5 *A. inaequale*, ЦП4 *A. sphaerocephalum*) определяется для изученных видов в первую очередь степенью благоприятствования условий произрастания развитию молодых особей. Исключение составляет *A. fuscoviolaceum*, преобладание в ЦП1, ЦП2, ЦП4 которого g-особей (53.85–84.61%) обусловлено в первую очередь протеканием в них волновых процессов при длительных перерывах в приживаемости подростка, о чем свидетельствует невысокая степень участия ЦП в жизнедеятельности фитоценозов  $M_e$  (0.04–0.35 особ./м<sup>2</sup>) при высоком показателе генеративности  $g/g+v$  (0.78–0.93).

\* автор, ответственный за переписку

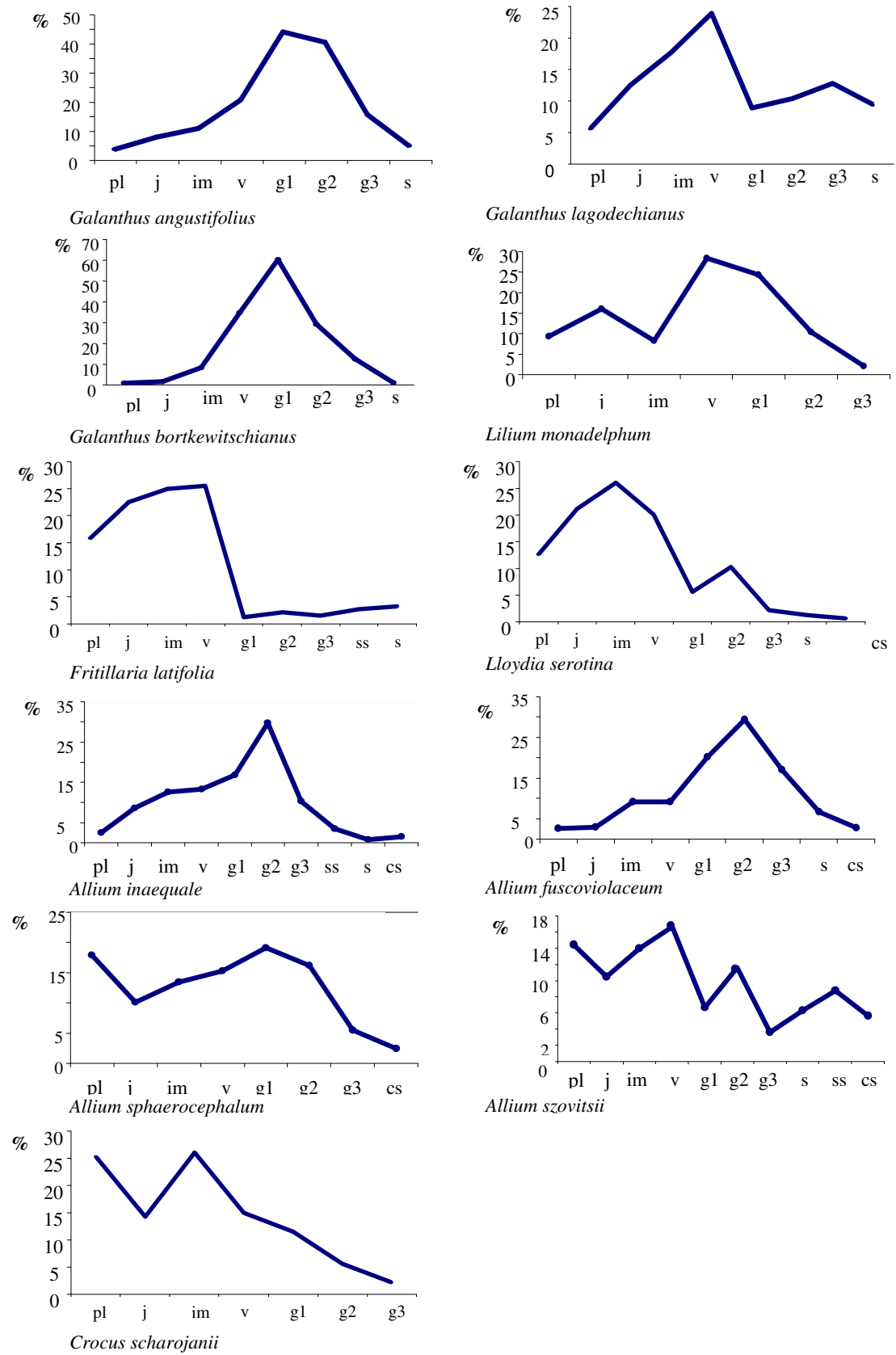


Рис. 1. Базовые возрастные спектры некоторых видов геофитов КБР.

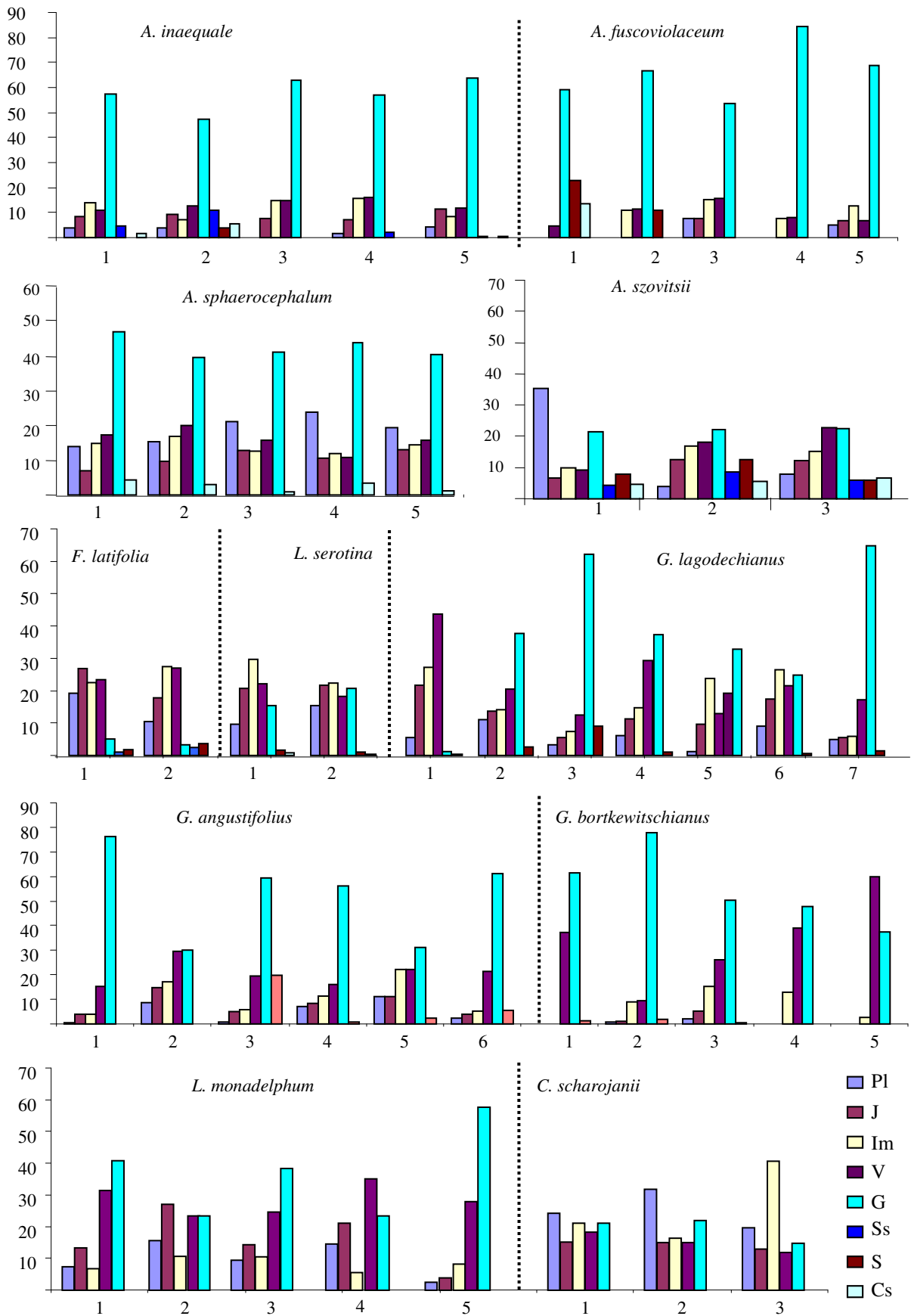


Рис. 2. Онтогенетические спектры ЦП (1–2, 1–7) видов геофитов КБР (число особей, %).

Для *A. szovitsii*, *A. inaequale*, *A. fuscoviolaceum* и *A. sphaerocephalum* в целом характерен вегетативный, отчасти семенной тип самоподдержания, *L. serotina*, *L. monadelphum*, *C. scharojanii* размножаются преимущественно семенным путем, *G. angustifolius*, *G. lagodechianus* и особенно *G. bortkewitschianus* – вегетативным, *F. latifolia* – семенным и вегетативным. Элиминации всходов, не обладающих развитой системой подземных и надземных органов, в большинстве случаев способствует антропогенное воздействие.

Так выгипатывание (ЦП1, ЦП3 и ЦП6 *G. angustifolius*, ЦП3 и ЦП5 *G. lagodechianus*, ЦП4 и ЦП5 *G. bortkewitschianus*, ЦП1 *L. serotina*, ЦП1 *A. sphaerocephalum*, ЦП1 *A. fuscoviolaceum*, ЦП1 *C. scharojanii*) и сенокосение в период, предшествующий созреванию семян (ЦП3 *L. monadelphum*), часто приводят к снижению представленности про-

ростков в спектрах. Реже основным фактором гибели всходов является значительное задержание верхних слоев почвы (ЦП2 *F. latifolia*, ЦП1 *L. serotina*, ЦП2 *A. sphaerocephalum*, ЦП4 *A. fuscoviolaceum*, ЦП3 и ЦП4 *A. inaequale*), нестабильность абиотических условий (ЦП2 *A. fuscoviolaceum*, ЦП2 и ЦП3 *A. szovitsii*), обострение внутривидовой конкуренции (ЦП1 и ЦП7 *G. lagodechianus*, ЦП5 и ЦП1 *L. monadelphum*, ЦП3 *C. scharojanii*). В данных условиях нередко значительно снижены показатели эффективности самоподдержания Ив и Из (исключение – *G. bortkewitschianus*, размножающийся преимущественно вегетативно). Для *G. angustifolius*, *G. lagodechianus* накопление особой рI-v фракции с повышением индексов восстановления и замещения сопровождается протеканием волновых процессов в молодых инвазионных ЦП2, ЦП5 и ЦП2, ЦП4, ЦП6 соответственно.

Таблица 1

Демографические показатели ЦП некоторых видов геофитов КБР

№ ЦП	Индекс		Ив	Из	Ис	g/g+v	Особи разных g-состояний, %			М, осб/м <sup>2</sup>	М <sub>с</sub> , осб/м <sup>2</sup>	Тип ЦП
	Δ	ω					g1	g2	g3			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<b><i>Galanthus angustifolius</i></b>												
1	0.29	0.60	0.31	0.31	-	0.67	60.60	39.4	-	16.60	9.96	Зреющая
2	0.25	0.42	2.33	2.33	-	0.42	58.83	41.17	-	10.70	4.49	Молодая
3	0.36	0.72	0.50	0.38	0.31	0.52	32.04	43.89	24.07	24.10	17.35	Зрелая
4	0.28	0.48	0.64	0.62	0.02	0.51	43.33	33.34	23.33	54.00	25.92	Молодая
5	0.27	0.45	1.79	1.77	0.06	0.45	40.00	37.50	22.50	18.40	8.28	Молодая
6	0.30	0.62	0.50	0.46	0.12	0.5	28.95	47.37	23.68	9.35	5.80	Зреющая
<b><i>Galanthus lagodechianus</i></b>												
1	0.19	0.37	76.08	53.97	0.02	0.00	68.03	31.97	-	72.50	26.82	Молодая
2	0.26	0.45	1.29	1.20	0.08	0.56	15.19	41.31	43.50	5.50	2.47	Молодая
3	0.39	0.74	0.41	0.36	0.18	0.72	12.97	37.12	49.91	5.40	4.00	Зрелая
4	0.22	0.41	1.48	1.44	0.06	0.52	56.66	28.77	14.57	7.50	3.07	Молодая
5	0.42	0.67	2.64	2.57	0.45	0.41	14.64	27.12	58.24	55.20	36.98	Переходная
6	0.24	0.42	1.21	1.16	0.04	0.37	59.99	30.00	10.01	18.65	7.88	Молодая
7	0.27	0.58	0.46	0.39	0.07	0.69	41.29	42.15	16.56	23.45	13.60	МБЗ
<b><i>Galanthus bortkewitschianus</i></b>												
1	0.25	0.57	0.61	0.59	0.04	0.30	80.24	13.95	5.81	67.80	38.65	МБЗ
2	0.27	0.61	0.25	0.24	0.06	0.76	46.98	37.36	15.66	36.40	22.20	Зреющая
3	0.21	0.39	0.93	0.92	0.02	0.32	60.52	20.04	19.44	42.00	16.38	Молодая
4	0.17	0.35	1.10	1.10	0.01	0.29	73.85	24.90	1.25	17.50	6.12	Молодая
5	0.15	0.37	1.66	1.66	-	0.25	37.78	47.60	18.62	13.50	4.99	Молодая
<b><i>Allium inaequale</i></b>												
1	0.35	0.59	0.63	0.56	0.06	0.84	33.87	46.77	19.36	9.08	5.36	МБП
2	0.39	0.54	0.69	0.49	0.22	0.79	42.31	46.15	11.54	2.21	1.19	Переходная
3	0.31	0.65	0.59	0.59	-	0.81	35.29	47.29	17.42	4.36	2.83	Зреющая
4	0.32	0.61	0.64	0.59	0.04	0.83	37.29	44.49	18.22	5.21	3.18	Зреющая
5	0.37	0.72	0.62	0.54	0.02	0.85	37.23	48.85	13.92	3.41	2.45	Зрелая
<b><i>Allium fuscoviolaceum</i></b>												
1	0.74	0.96	0.08	0.05	0.36	0.93	23.08	46.15	30.77	0.37	0.35	Стареющая
2	0.46	0.65	0.33	0.29	0.11	0.86	33.33	33.33	33.33	0.17	0.11	Зрелая
3	0.30	0.48	0.86	0.86	-	0.78	28.57	42.86	28.57	0.09	0.04	Молодая
4	0.42	0.79	0.18	0.18	-	0.92	24.45	44.44	31.16	0.23	0.18	Зрелая
5	0.33	0.64	0.45	0.45	-	0.92	27.27	63.64	9.09	0.24	0.15	Зреющая
<b><i>Crocus scharojanii</i></b>												
1	0.24	0.26	5.20	5.20	-	0.56	71.43	28.57	-	2.50	0.65	Молодая
2	0.09	0.24	6.30	6.30	-	0.50	50.15	39.94	9.91	8	1.92	Молодая
3	0.11	0.31	5.73	5.73	-	0.54	80	20	-	249	77.19	Молодая

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<b><i>Lilium monadelphum</i></b>												
1	0.18	0.50	1.44	1.44	-	0.57	71.19	23.73	5.08	3.35	1.67	Молодая
2	0.11	0.33	3.29	3.29	-	0.51	91.67	8.33	-	2.03	0.67	Молодая
3	0.19	0.47	1.61	1.61	-	0.58	58.33	30.55	11.12	1.53	0.72	Молодая
4	0.13	0.37	3.26	3.26	-	0.40	73.81	23.81	2.38	2.94	1.09	Молодая
5	0.26	0.64	0.73	0.73	-	0.67	54.17	40	5.83	3.66	2.34	Зреющая
<b><i>Fritillaria latifolia</i></b>												
1	0.1	0.22	17.84	11.55	0.03	0.18	36.36	45.45	18.19	104.2	22.92	Молодая
2	0.21	0.19	25.46	8.77	0.05	0.11	18.64	31.49	49.87	91.57	17.4	Молодая
<b><i>Lloydia serotina</i></b>												
1	0.15	0.31	5.37	4.64	0.03	0.41	39.47	52.64	7.89	28.78	8.9	Молодая
2	0.23	0.47	6.05	4.22	0.02	0.68	24.94	59.72	15.34	39.12	18.39	Молодая
<b><i>Allium szovitsii</i></b>												
1	0.28	0.31	2.86	1.59	0.23	0.69	27.75	61.21	11.14	70.14	21.74	Молодая
2	0.38	0.37	2.33	1.06	0.36	0.55	33.33	50.04	16.71	28.08	10.53	Переходная
3	0.32	0.37	2.65	1.45	0.23	0.49	30.42	47.70	21.92	67	25.06	МБП
<b><i>Allium sphaerocephalum</i></b>												
1	0.26	0.49	1.13	1.03	0.04	0.74	46.31	38.89	14.81	1.10	0.54	Молодая
2	0.24	0.47	2.47	2.42	0.03	0.7	41.53	45.25	13.22	5.94	2.77	Молодая
3	0.22	0.44	3.12	3.09	0.01	0.73	50.74	43.13	6.13	15.22	6.72	Молодая
4	0.35	0.52	2.68	2.61	0.03	0.79	39.31	46.67	14.02	10.12	6.27	МБП
5	0.23	0.45	3.35	3.31	0.02	0.72	48.45	43.77	7.78	14.71	6.61	Молодая

Примечание: типы ЦП приведены по критерию «дельта-омега»; Ив, Из, Ис – индексы восстановления, замещения, старения; g/g+v – коэффициент генеративности; М, М<sub>с</sub> – физическая и эффективная плотность ЦП; МБП – молодая, близкая к переходной, МБЗ – молодая, близкая к зреющей.

Быстрое истощение соматических ресурсов организма, особенно интенсивное в связи с «репродуктивными тратами» в группе генеративных растений с их переходом в сенильную группу и повышением доли участия последней в возрастном спектре и возрастанием индекса старения, в большинстве случаев отмечается также в условиях подверженности антропогенному стрессу (ЦП3 и ЦП6 *G. angustifolius*, ЦП3 и ЦП5 *G. lagodechianus*, ЦП2 *A. szovitsii* (усугубляется усилением старческой партикуляции), ЦП1 *A. sphaerocephalum*, ЦП2 *A. inaequale*, ЦП1 *A. fuscoviolaceum*, ЦП1 *L. serotina*). В ЦП1 *G. angustifolius*, ЦП4 и ЦП5 *G. borkewitschianus* особенно интенсивное вытаптывание и переуплотнение почвы приводят к быстрому отмиранию сенильных растений. Отсутствие или низкая представленность старых растений в ЦП4, ЦП3 и ЦП5 *A. fuscoviolaceum*, ЦП2 и ЦП4 *G. angustifolius*, ЦП2, ЦП4 и ЦП6 *G. lagodechianus* продиктовано, вероятно, их относительной молодостью и наличием в развитии единственной волны возобновления.

Для большинства изученных видов геофитов характерно отсутствие выраженных волновых процессов в ЦП, что характеризует их как нормальные. В то же время ЦП *C. scharojanii*, *G. borkewitschianus*, многие ЦП *G. lagodechianus*, ЦП1 *F. latifolia* являются сукцессионными. Неполноценность большинства ЦП характерна для половины видов (*G. angustifolius*, *G. borkewitschianus*, *A. inaequale*, *A. fuscoviolaceum*, *L. monadelphum*, *C. scharojanii*). Вегетативно-ориентированные (*F. latifolia*, *L. serotina*, *A. szovitsii*, *C. scharojanii*, большинство ЦП *G. lagodechianus*) и генеративно-

ориентированные ЦП (*A. sphaerocephalum*, *A. inaequale*, *A. fuscoviolaceum*, многие ЦП *G. angustifolius*, *G. borkewitschianus*) представлены практически поровну. Исключение составляют бимодальные ЦП5 *G. lagodechianus*, ЦП4 *G. borkewitschianus* и ЦП2 *L. monadelphum*, возрастная спектр которых отражает протекающие в них волновые процессы.

При оценке возрастности по классификации «дельта-омега» [4] большинству из 48 изученных ЦП присвоен статус молодых и зреющих (соответственно 25 и 7) ЦП. Зрелых ЦП выявлено всего пять (среди видов *Galanthus* L., *Allium* L.), стареющих – одна (*A. fuscoviolaceum*). Переходные ЦП *G. lagodechianus*, *A. inaequale*, *A. szovitsii* представляют переход от молодой ценопопуляции к старой.

#### Выводы

Таким образом, онтогенетически обусловленным процессом, влияющим на возрастную спектр и плотность особей в ЦП изученных видов геофитов, в условиях Кабардино-Балкарии является вегетативное размножение, а в роли основных внешних факторов выступают степень антропогенной нагрузки, в меньшей степени напряженность конкурентных отношений и абиотическое окружение (характер субстрата, высота над уровнем моря). При стрессовом характере воздействия этих факторов изученным видам присуща задержка в развитии особей, падение популяционной жизнеспособности и нередко эффективной плотности, снижение доли проростковой группы и эффективности самоподдержания ЦП, интенсификация процесса старения, а в отдельных случаях – быстрое отмирание особей постгенеративного периода.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ р\_юг\_а № 09-04-96511.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Глов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Онтогенез и популяция: Сборник материалов III Всероссийского популяционного семинара. Йошкар-Ола: Изд-во Мар. гос. ун-та. 2001. С. 146–149.
2. Горчаковский П. Л., Игошева Н. И. Мониторинг популяций орхидных в уникальном месте их скопления на среднем Урале // Экология. 2003. № 6. С. 403–409.
3. Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев: Наукова думка. 1987. С. 9–19.
4. Животовский Л. А. онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. №1. С. 3–7.
5. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. 1950а. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. С. 7–204 с.
6. Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950б. Вып.1. С. 465–483.
7. Работнов Т. А. Фитоценология. М. : Изд-во МГУ, 1992. 352 с.
8. Трулевич Н. В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. М., 1991. 216 с.
9. Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 1. С. 119–134.
10. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научн. докл. ВШ. Биол. науки. 1975. №2. С. 7–34.

*Поступила в редакцию 17.05.2012 г.*