

УДК 581.5; 581.55

СТРАТЕГИЯ ВЫЖИВАНИЯ *ALLIUM SAXATILE* VIEB. НА КАВКАЗЕ

С.Х. Шхагапсоев¹, В.А. Чадаева²

На примере *Allium saxatile* Bieb. показано, что устойчивость ценопопуляций зависит от биологического потенциала изменчивости вида, а также характера, силы и длительности внешнего воздействия. Биологический потенциал изменчивости реализуется в организменных и популяционно-онтогенетических механизмах устойчивости, которые обуславливают гетерогенность (морфологическую, физиологическую и функциональную гетерогенность растений) и лабильность (изменчивость популяционно-онтогенетических параметров) ценопопуляций. Эти механизмы взаимосвязаны и взаимообусловлены, что позволяет изучить формирование растениями комплексного адаптивного ответа на воздействие условий среды, который может рассматриваться как жизненная стратегия вида. Жизненная стратегия направлена на выживание, сохранение видом своего места в ценозе, восстановление структуры и функций после стрессовых воздействий, т.е. является способом достижения устойчивости на биоценотическом уровне.

Ключевые слова: *A. saxatile*, ценопопуляция, биологический потенциал изменчивости, механизмы устойчивости, стратегия выживания.

Любой вид дикорастущих растений обладает генетически закрепленным биологическим потенциалом изменчивости, который проявляется в комплексе взаимосвязанных и взаимообусловленных организменных и популяционно-онтогенетических механизмов устойчивости и обеспечивает формирование единого адаптивного ответа вида на воздействие факторов среды.

Изучение подобного комплексного ответа позволит перейти от описательных к аналитическим исследованиям стратегии выживания видов растений как способа достижения устойчивости на биоценотическом уровне. Это важно при разработке и реализации научно-обоснованных методов оценки функциональной роли и состояния видов в фитоценозах, выявления критических значений силы и длительности воздействия лимитирующих факторов и границ надежности механизмов устойчивости видов, определения степени устойчивости и характера дальнейшего развития биоценоза в целом.

Цель исследования – изучение на примере *Allium saxatile* жизненной стратегии видов дикорастущих растений как единого адаптивного ответа на изменение условий произрастания, реализующегося в комплексе механизмов устойчивости, направленных на выживание, сохранение

видом своего места в фитоценозе, восстановление структуры и функций после стрессовых воздействий.

Материал и методика

Исследования проводились нами в период с 2008 по 2014 г. на территории Кабардино-Балкарской и Карачаево-Черкесской Республик (КБР и КЧР), Республик Северной Осетии-Алании (РСО-Алания) и Дагестан. Обследовано 12 ценопопуляций (ЦП) многолетнего поликарпического вида *Allium saxatile* Bieb. (*Alliaceae* L.) (табл. 1).

A. saxatile – лук скальный, многолетнее корневищно-луковичное косовертикально нарастающее партикулирующее растение, представляющее собой систему последовательно сменяющихся друг друга монокарпических розеточных побегов, ветвящихся за счет развития пазушных почек ассимилирующих листьев. Вегетативное размножение, наиболее интенсивное в генеративном периоде, проявляется на всех стадиях индивидуального развития, за исключением проростков. Уже на стадии ювенильных растений отмечается акротонное ветвление (термин по М.В. Барановой (1999)). В результате зрелой партикуляции в виргинильном периоде форми-

¹Шхагапсоев Сафарби Хасанбиевич – Заместитель председателя Комитета Кабардино-Балкарской Республики по аграрной политике, экологии, природопользованию и земельным отношениям, профессор, докт. биол. наук; ²Чадаева Виктория Александровна – зав. отделом экологии ГКОУ ДЮД «Республиканский детский эколого-биологический центр» Министерства образования, науки и по делам молодежи КБР (balkarochka0787@mail.ru).

Т а б л и ц а 1

Характеристика ценопопуляций *A. saxatile*

Номер ЦП	Фитоценоз (высота над ур. моря, м)	Экспозиция (крутизна склона, град.)	$S_{\text{ЦП}}, \text{ м}^2$	N , тыс. ос.	M , ос./ м^2	Антропологическое воздействие	Уровень межвидовой конкуренции	IVC
10	Ф (1450)	восток (45)	450 000	3600	8	слабое	низкий	1,44
7	Ф (900)	юго-восток (35–40)	10 000	120	12	слабое	низкий	1,33
3	СОЛ (2100)	юг (25–35)	13 387,50	152,84	11,42	умеренное	средний	1,21
4	Ф (1400)	восток (35–40)	300 000	1181	6,27	умеренное	низкий	1,21
11	КПР, 350	юг (35)	90 000	282,60	3,14	слабое	низкий	1,18
6	Ф (1100)	юг (35–40)	600 000	210	0,35	сильное	низкий	1,06
2	Ф (1750)	юг (35–40)	1237	136,99	11,07	слабое	низкий	1,03
1	КПР (1860)	юг (30)	497,81	60,58	121,70	сильное	средний	0,96
8	СОЛ (1500)	юг (20–25)	600	0,67	1,12	сильное	высокий	0,80
5	ОЛ (1550)	юго-восток (10–15)	30 000	21,00	0,70	сильное	высокий	0,72
12	ОЛ (700)	юг (0)	2250 000	5657,10	2,51	умеренное	высокий	0,55
9	АЛ (3100)	юг (45–60)	600	69,60	1,16	слабое	высокий	0,51

О б о з н а ч е н и я: ЦП1 и ЦП3, ЦП2 – окрестности сел Эльбрус и Тегенкли, пос. Нейрино соответственно, ЦП5 – окрестности с. Былым, ЦП9 – окрестности Альплагеря Уллу-Тау (ущелье Адыр-Су) (КБР); ЦП4 – окрестности с. Фиангон, ЦП6 и ЦП7 – окрестности с. Чми, ЦП12 – окрестности с. Нижний Задалеск (РСО-Алания); ЦП8 – окрестности г. Теберда (КЧР); ЦП10 – окрестности ГЭС Цудахари, ЦП11 – ущелье Талги (Дагестан); КПР – ксерофитная растительность; ОЛ – остепненный, СОЛ – субальпийский остепненный, АЛ – альпийский луг; Ф – фриганоидное сообщество; S – площадь, N – численность, M – плотность особей ЦП; IVC – индекс виталитета ЦП; ЦП10-ЦП9 – эколого-ценотический градиент.

руются компактные моноцентрические клоны, представленные 3–4 разновозрастными растениями, реже включающие рамы имматурного состояния. Партикуляция в генеративном периоде чаще без омоложения дочерних клонистов уже на стадии молодых генеративных растений сопровождается постепенным отмиранием базальной части единого корневища. Таким образом, старые генеративные особи представлены отдельными партикулами – бывшими клонистами, состоящими из 2–3 разновозрастных растений. Старческая партикуляция нередко протекает с образованием старых генеративных растений (Шхагапсоев, Чадаева, 2014).

A. saxatile – длительно вегетирующее растение с вынужденным зимним покоем. Особую ценность как декоративный и медоносный вид имеет в период цветения (июль–август), наиболее продолжительного (более 40 дней) в горных ЦП на высоте 1800–2100 м над ур. моря (Шхагапсоев, Чадаева, 2014). Произрастает на скалах, каменистых местах, на песках, в степях европейской части России, Кавказа и Средней Азии (Введенский, 1935).

В качестве счетной единицы использовали морфологическую особь. Возрастные состояния растений нами выделены на основании комплекса качественных и количественных морфологических признаков, согласно методикам А.А. Уранова (1975) и Т.А. Работнова (1992). Онтогенетический спектр ЦП изучали методом учетных площадок (не менее 20 квадратов размером 1 м² для каждой ЦП). Онтогенетическую структуру ЦП анализировали по критерию Δ–ω Л.А. Животовского (2001), а также с использованием некоторых демографических показателей: индексы замещения (I_z) и восстановления (I_v) (Жукова, 1987), индекс старения (I_c) (Глотов, 1998), эффективная плотность (M_c) (Животовский, 2001), коэффициент генеративности ($g/g+v$) (Трулевич, 1991). Оценка виталитетной структуры и жизненности ЦП дана с опорой на морфометрические параметры с использованием метода двумерной ранжировки особей на три класса виталитета (Злобин, 1989) и метода средневзвешенного на основе 16 морфологических параметров с вычислением коэффициента IVC (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Далее проводилась координация ценопопуляций по градиенту комплексного фактора благоприятности условий (установление экоклина). При установлении фенологических особенностей вида проводились регулярные наблюдения за ростом и развитием растений (Бейдеман, 1974).

При изучении семенной продуктивности определяли число цветков и плодов в соцветии, потенциальную (ПСП) и реальную (РСП) семенную продуктивность согласно методикам И.В. Вайнагия (1974), Т.А. Работнова (1992) и др. В каждом пункте проводили сборы соцветий не менее 30 средневозрастных генеративных растений и учитывали как общее число плодов на побеге, так и число семян в одном плоде. Урожай оценивали по числу семян на 1 м², реализацию урожая (рождаемость) – по числу всходов на 1 м², реализацию семенной продуктивности – по отношению числа проростков к числу жизнеспособных семян (Левина, 1981; Жукова, 1995). Для оценки изменчивости анализировали 16 морфологических признаков 30 средневозрастных генеративных особей каждой ЦП: 1, 2 – диаметр и высота луковиц (см); 3 – длина корневой системы (см); 4 и 5 – длина и ширина нижнего и верхнего листьев (см); 8 и 9 – высота побега и диаметр его основания (см); 10 – диаметр цветоноса (см); 11 – число цветков в соцветии; 12 и 13 – длина и ширина долей околоцветника (см); 14 – длина цветоножки (см); 15 и 16 – высота и диаметр соцветия (см). Уровни варьирования признаков приняты по Г.Н. Зайцеву (1973). Для определения онтогенетических тактик вида (Злобин, 1989) средние значения коэффициента вариации признаков особей ценопопуляций CV, % располагали на экоклин. Структуру изменчивости морфологических признаков определяли по соотношению общей индивидуальной ($CV_{cp}, \%$) и согласованной ($R^2 ch_{cp}$) изменчивости (Ростова, 2002). Определение типа онтогенетической стратегии проводили на основе оценки характера изменения коэффициента детерминации R^2_m на экоклин (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Названия жизненных форм *Allium saxatile* даны в соответствии с классификацией В.А. Черемушкиной (2001). Стратегии выживания рассмотрены в рамках концепции Л.Г. Раменского (1935) и Дж. Грайма (Grime, 1979). Для обработки первичного материала использовали пакеты программ Statistica 6, EXCEL.

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что на уровне изменчивости и пластичности морфологических признаков биологический потенциал *A. saxatile* обуславливает наличие механизмов, обеспечивающих поддержание в основном лабильности ценопопуляций в неоднородных условиях среды (высокая фитоценотическая пластичность I_p морфологических признаков растений

Т а б л и ц а 2

Показатели морфологических признаков особей *A. saxatile*

Порядковый номер признака	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	I_p	CV_{cp}	$CV_{x_{cp}}$
1	0,80±0,12	0,57	8,70	22,50
2	3,61±0,18	0,75	14,45	38,82
3	13,49±3,26	0,82	18,57	34,77
4	16,21±4,16	0,71	17,94	33,87
5	0,17±0,05	0,65	8,51	29,41
6	19,17±7,74	0,69	19,59	39,70
7	0,14±0,03	0,67	10,55	28,57
8	34,02±10,12	0,76	13,66	33,69
9	0,23±0,10	0,97	13,45	35,14
10	0,17±0,04	0,58	10,55	23,52
11	42,90±16,64	0,87	27,97	38,31
12	0,51±0,09	0,47	8,65	9,80
13	0,22±0,02	0,43	6,84	9,09
14	0,73±0,10	0,56	15,09	23,28
15	1,96±0,33	0,63	19,85	26,53
16	2,54±0,59	0,66	12,39	27,55

О б о з н а ч е н и я: $\bar{x} \pm S\bar{x}$ – среднее арифметическое признака \pm его стандартное отклонение; I_p – индекс фитоценотической пластичности; CV_{cp} – показатель общей внутривидовой изменчивости; $CV_{x_{cp}}$ – показатель общей межвидовой изменчивости.

(0,43–0,97) (табл. 2), характерное соотношение внутри- и межвидовой изменчивости ($CV_{cp} < CV_{x_{cp}}$), в меньшей степени поддержание их гетерогенности (средние значения общей индивидуальной изменчивости признаков ($10\% \leq CV_{cp} \leq 20\%$)). Соответственно для вида должны быть хорошо выражены такие популяционно-онтогенетические механизмы устойчивости, как изменчивость виталитетной структуры и виталитета ЦП, онтогенетические тактики и онтогенетические стратегии.

Значительная представленность в структуре изменчивости вида признаков – биологических и эколого-биологических индикаторов с высокими значениями коэффициента детерминации $R^2_{ch_{cp}}$ (подверженных влиянию в основном внутренних факторов), а также наличие в корреляционной структуре организмов положительных сильных ($r \geq 0,70$) и средних ($0,70 > r \geq 0,50$) корреляций (подсчет соответствующих значений коэффициентов корреляций в матрицах) обеспечивают смену для вида распространенных в природе отрицательных взаимовлияний роста и репродукции

(Жукова, 1995) на положительные. Тем самым определяется влияние особенностей согласованной изменчивости *A. saxatile* на репродуктивную стратегию вида, в частности на изменчивость характеристик семенного размножения.

В определенной степени снижению конкуренции за пластические и энергетические материалы между органами вегетативной и генеративной сфер организма способствует также формирование двух поколений побегов *A. saxatile*, позволяющее разграничить во времени фенологические фазы роста и репродукции.

На уровне поливариантности развития особей в онтогенезе биологический потенциал изменчивости *A. saxatile* характеризуется разнообразием форм. Морфологическая поливариантность проявлялась в отдельных случаях в развитии растений с выраженными красными жилками на влагилищах листьев и чехлами соцветий с очень длинными (в 5 раз длиннее основания чехла) носиками (окрестности г. Махачкала), а также в изменении жизненной формы при усилении межвидовой конкуренции. Временная по-

ливариантность вида выражается в омоложении рамет (зрелая партикуляция в виргинильных и генеративных дерновинах нередко сопровождается омоложением дочерних особей на 1–2 возрастных состояния), замедлении и ускорении их развития (в зависимости от уровня межвидовой конкуренции). Ритмологическая поливариантность проявляется в асинхронности сроков наступления и разной длительности фаз разных ЦП, поливариантность способов размножения – в смене способа самоподдержания в зависимости от субстрата и степени задернованности почвы. Данные формы поливариантности обуславливают наличие таких организменных и популяционно-онтогенетических механизмов устойчивости, как биоморфологическая и возрастная дифференциация особей, изменчивость биоморфологической и возрастной структур ЦП, семенное размножение и репродуктивные стратегии, изменчивость виталитета ЦП (IVC), изменчивость численности, плотности и пространственной структуры ЦП, изменчивость ритма сезонного развития ЦП.

Рассмотрим проявление и взаимосвязь различных механизмов устойчивости вида в разных условиях произрастания.

Наиболее типичными местами произрастания *A. saxatile* являются песчано-каменистые склоны с природно-антропогенно эродированными

нередко подвижными почвами. Поэтому особый интерес для выявления адаптивных реакций вида представляют случаи развития растений в пределах луговых фитоценозов с сильно задернованными почвами (ЦП5, ЦП8, ЦП9, ЦП12). Широкое распространение в подобных местообитаниях получают растения одноосной непартикулирующей жизненной формы, что определяет переход ЦП на преимущественно семенной, отчасти вегетативный способ самоподдержания (II тип по Л.А. Жуковой (1995)). Падение интенсивности партикуляции и угнетение особей *A. saxatile* со стороны растений сопутствующих видов негативно сказываются на эффективности самоподдержания и плотности ЦП5, ЦП8, ЦП9, ЦП12 (табл. 3). Так, подавленность ювенильной и зрелой партикуляции во многом обуславливает уменьшение доли ювенильных и генеративных особей в возрастных спектрах, повышенная межвидовая конкуренция – гибель проростков, снижение представленности растений репродуктивного периода за счет падения темпов развития молодых особей (накопление имматурных, виргинильных растений, повышение индексов восстановления и замещения I_B и I_3) и ускорения темпов старения (накопление сенильных и отмирающих особей, повышение индекса старения I_C) (рис. 1).

Устойчивость ЦП5, ЦП8, ЦП9 и ЦП12 в подобных неблагоприятных условиях определя-

Т а б л и ц а 3

Демографические показатели ценопопуляций *A. saxatile*

Номер ЦП	Δ	ω	M_c	I_B	I_3	I_C	$g/(v+g)$	Тип ЦП
ЦП1	0,20	0,49	59,65	1,98	1,94	0,01	0,65	молодая
ЦП2	0,30	0,40	4,43	1,70	1,25	0,09	0,69	молодая
ЦП3	0,18	0,38	4,34	0,86	0,83	0,01	0,81	молодая
ЦП4	0,38	0,64	4,01	0,53	0,50	0,04	0,74	переходная
ЦП5	0,33	0,60	0,42	1,02	0,97	0,06	0,70	зреющая
ЦП6	0,39	0,66	0,23	0,58	0,53	0,03	0,67	переходная
ЦП7	0,32	0,63	7,56	0,54	0,52	0,02	0,86	зреющая
ЦП8	0,32	0,61	0,41	0,67	0,59	0,11	0,69	зреющая
ЦП9	0,35	0,52	0,60	0,87	0,60	0,20	0,63	молодая
ЦП10	0,36	0,63	5,04	0,59	0,54	0,05	0,80	переходная
ЦП11	0,39	0,67	4,11	0,37	0,31	0,08	0,87	переходная
ЦП12	0,21	0,44	1,10	2,11	2,03	0,06	0,42	молодая

О б о з н а ч е н и я: Δ и ω – индексы возрастности и эффективности, M_c , ос./м² – эффективная плотность; I_B , I_3 , I_C – индексы восстановления, замещения, старения; $g/(v+g)$ – коэффициент генеративности.

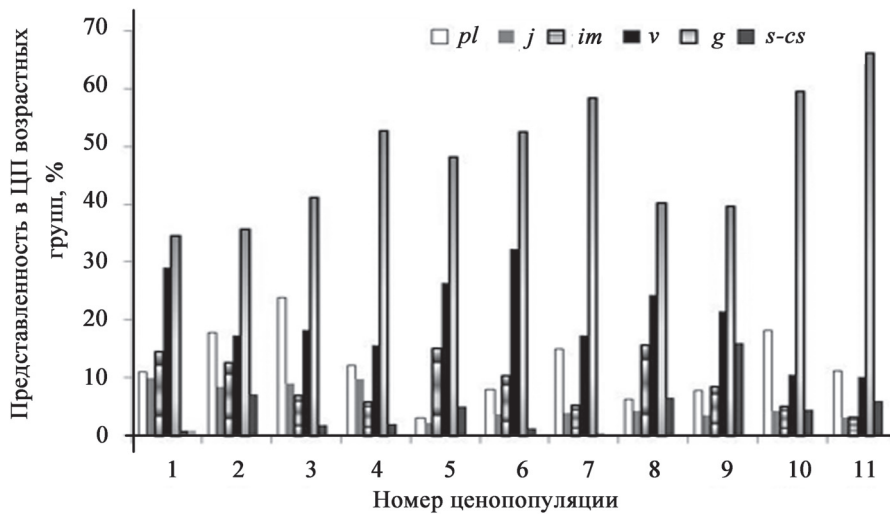


Рис. 1. Возрастные спектры ЦП (1–12) *A. saxatile* (pl, j, im, v, g, s-cs – онтогенетические состояния)

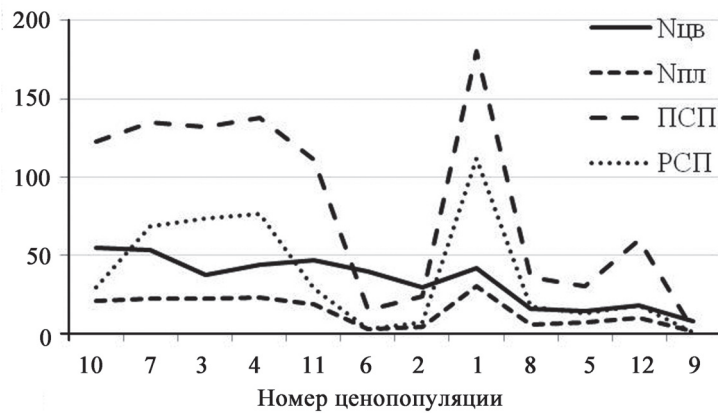


Рис. 2. Динамика показателей семенной продуктивности *A. saxatile* на эколого-ценопотическом градиенте (ЦП10-ЦП9). Nцв и Nпл – число цветков и плодов на побеге (шт.), ПСП и РСП – потенциальная и реальная продуктивность семян (шт.)

ется совокупностью механизмов экономии и оптимизации перераспределения энергетических и пластических ресурсов на поддержание минимально необходимого для существования ЦП базового уровня ростовых и репродуктивных процессов, а также реализацию защитных реакций – предупреждение морфологической дезинтеграции особей (защитная составляющая онтогенетической стратегии) и поддержание изменчивости вегетативных органов (конвергентно-дивергентная онтогенетическая тактика). Среди этих механизмов устойчивости особенности корреляционной структуры организмов, определяющие возможность одновременного понижения параметров роста (минимальные показатели IVC) и семенной репродукции (низкие семенная продуктивность (рис. 2) и качество семян), а также левосторонность виталитетных спектров (рис. 3) и онтогенетические тактики

(дестабилизация генеративных признаков растений). Определенную положительную роль при этом играют снижение энергетических и ресурсных затрат на партикуляцию и уменьшение внутривидовой конкуренции.

Таким образом, в крайне неблагоприятных условиях высокой межвидовой конкуренции результат реализации биологического потенциала изменчивости *A. saxatile* направлен на обеспечение базового уровня ростовых и репродуктивных процессов, защитных реакций, необходимых для существования и сохранения ЦП своего места в фитоценозе. При этом усиление детерминированности в развитии морфологических структур особей в условиях сильного стресса, подавление процессов роста и размножения в ответ на обострение межвидовых конкурентных отношений, подчиненное положение в фитоценозах и способность избегать фитоценотической

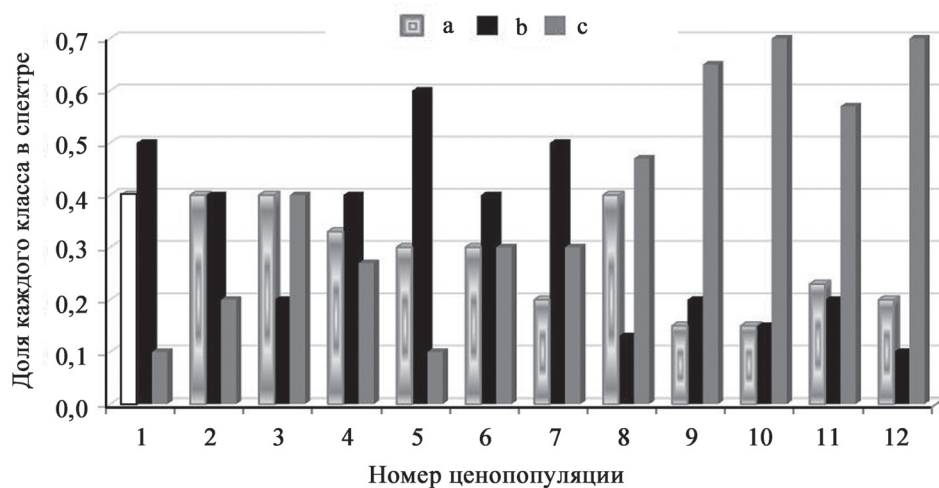


Рис. 3. Виталитетные спектры ЦП (1–12) *A. saxatile* (a, b, c – классы виталитета)

конкуренции через формирование листьев летне-осенней генерации являются явными признаками проявления фитоценотической патиентности *A. saxatile*.

В пределах типичных мест произрастания в возобновлении ЦП *A. saxatile* преобладает характерный для вида IV тип самоподдержания (вегетативное, отчасти семенное по Л.А. Жуковой (1995)). Соответственно, в биоморфологической структуре большинства ЦП в основном представлены особи характерной моноцентрической рыхлодерновинной партикулирующей биоморфы (ЦП1, ЦП2, ЦП3, ЦП4, ЦП6, ЦП7, ЦП10, ЦП11), в виталитетных спектрах значительно возрастает доля растений среднего класса виталитета «b» (40–60%), способных к активной партикуляции при низкой межвидовой конкуренции, в возрастных спектрах увеличивается доля генеративных растений (зрелая партикуляция без омоложения рамет).

При этом в наиболее благоприятных условиях произрастают растения, слабо подверженные антропогенному воздействию (ряд ЦП10–ЦП7–ЦП3–ЦП4–ЦП11); высота над уровнем моря и внутривидовая конкуренция (плотность особей в ЦП) имеют меньшее значение в определении степени реализации ростовых потенциалов особей. При этом положительное влияние снижения межвидовой конкуренции, антропогенного давления и комплекс организменных и популяционно-онтогенетических механизмов устойчивости способствуют интенсификации процессов роста и семенной репродукции в ЦП3, ЦП4, ЦП7, ЦП10 и ЦП11, несмотря на увеличение энергетических и пластических затрат на партикуляцию. Благодаря особенностям корреляционной структуры вида, онтогенетическим тактикам,

направленным на стабилизацию генеративных признаков растений, возрастанию доли вегетативно развитых особей класса жизненности «a», обладающих, по определению, большим репродуктивным потенциалом, в ЦП наблюдаются максимальные показатели виталитета IVC и высокие параметры семенной продуктивности, размера и всхожести семян (табл. 4). Определенную роль при этом может играть также изменчивость ритма сезонного развития *A. saxatile*. Благодаря более раннему появлению всходов (подфаза Ve_{g1}) на равнине (ЦП11) и среднегорье (ЦП4, ЦП7, ЦП10), подфаза интенсивного роста листьев (Ve_{g2}) приходится на наиболее благоприятный по температурно-водному режиму период, а фаза летней вегетации (Ve_{g3}) несколько растягивается, в результате чего растениям удается сформировать более мощные вегетативные побеги, накопить больше запасных веществ для развития генеративных органов текущего вегетационного периода и увеличения габитуса растений последующего сезона. В горной ЦП3 повышению качества семян и семенной продуктивности способствует также более продолжительное цветение особей.

Повышение одновременно количества и качества сформированных на побеге семян, а также увеличение плотности генеративных особей во многом определяют возрастание урожая и его реализацию, несмотря на постоянную угрозу засыпания семян песком, смыва дождевыми водами и иссушения. В свою очередь, довольно успешное семенное возобновление обеспечивает длительное поддержание высокой жизненности ЦП3, ЦП4, ЦП7, ЦП10 и ЦП11, так как, согласно мнению ряда авторов (Стецук, 2006; и др.), переход особей на высший уровень жизнен-

Т а б л и ц а 4

Качество свежесобранных семян и семенное возобновление ЦП

ЦП	Всхожесть семян, %	$L_{\text{сем.}} \times B_{\text{сем.}}$, мм	N_g , ос./м ²	У, шт./м	РУ, ос./м ²	РСП, %
ЦП1	76,50	0,34×0,15	54,21	6071,52	12,11	0,20
ЦП2	54,50	0,30×0,16	4,14	28,98	2,71	9,35
ЦП3	40	0,38×0,16	4,12	301,79	4,24	1,40
ЦП4	19	0,33×0,15	3,18	244	0,71	0,29
ЦП5	8	0,30×0,16	0,34	4,42	0,03	0,68
ЦП6	2	0,31×0,15	0,15	0,45	0,02	4,44
ЦП7	48	0,35×0,16	8,00	548	3,31	0,60
ЦП8	10	0,30×0,16	0,52	8,84	0,07	0,79
ЦП9	0	0,23×0,13	0,32	0,18	0,05	27,72
ЦП10	68	0,31×0,16	5,12	151,04	1,67	1,10
ЦП11	15	0,29×0,17	3,82	424,02	0,63	0,15
ЦП12	7	0,25×0,12	0,89	16,02	0,01	0,06

О б о з н а ч е н и я: всхожесть семян, % – число проросших семян от общего числа заложенных в опыт; $L_{\text{сем.}} \times B_{\text{сем.}}$, мм – длина и ширина семени; N_g , ос./м² – число генеративных особей на 1 м²; У, шт./м² – урожай (число семян на 1 м²); РУ, ос./м² – реализация урожая (число проростков на м²); РСП, % – реализация семенной продуктивности (процентное отношение реализации урожая к урожаю).

ности осуществляется семенным путем. Семенное возобновление определяет и генетическую, морфо-функциональную гетерогенность ЦП. На передний план при этом выходят элементы гетероспермии – разнокачественности семян, проявляющиеся, в частности, в разновременности их созревания (табл. 5).

Часть семян (в основном бóльшая) прорастает в осеннее время, часть – последующей весной, что обеспечивает возможность семенного возобновления ЦП на случай резких колебаний температурно-водного режима. Разная продолжительность периода покоя определяет для части семян ЦП длительное (более четырех лет) сохранение всхожести, способствуя созданию почвенного банка семян и являясь важным механизмом поддержания буферных возможностей ЦП, что также характерно для видов с пациентной стратегией жизни. Рост показателей семенного возобновления приводит к увеличению участия проростков в возрастных спектрах ЦП3, ЦП4, ЦП7, ЦП10 и ЦП11, а ускорение темпов развития рамет в благоприятных условиях вносит вклад в возрастание доли генеративных растений, коэффициента генеративности, индексов возрастности и эффективности, определяющих повышение средовлияния ЦП. Однако стоит отметить, что значительную роль в поддержании

плотности особей и эффективности самоподдержания ЦП на песчаных, каменистых склонах играет партикуляция с образованием рамет, более устойчивых к неблагоприятным абиотическим воздействиям за счет развитых вегетативных органов и прочной связи с материнским растением (нередко общие луковичные оболочки и корневая система).

Таким образом, удержание территории, поддержание численности, средовлияния ЦП *A. saxatile* и их участия в жизнедеятельности фитоценоза в благоприятных для роста и развития местообитаниях с каменистыми, песчаными почвами и на скалах достигается в основном за счет экологической специализации вида. Подобная специализация обеспечивается биоморфологической, размерной дифференциацией особей, адаптивной изменчивостью жизненной формы растений, виталитетной, возрастной структуры, изменчивостью жизненного состояния ЦП, репродуктивной стратегии онтогенетических тактик вида и свидетельствует о наличии в жизненной стратегии вида пациентной составляющей (экологической пациентности). Довольно низкая плотность особей, характерная для вида, и неспециализированное вегетативное размножение не позволяют говорить об интенсивном захвате свободных территорий и эксплерентной компо-

Т а б л и ц а 5

Интенсивность прорастания семян *A. saxatile* урожая 2008 г.

ЦП	Число дней		Число дней от появления первого проростка				Всхожесть семян, %
	от сбора до посева	от посева до прорастания	10	20	30	40	
Осень 2008 г.							
ЦП1	30	3	58,50	69	76,50	76,50	76,50
ЦП2		5	24	39	51,50	54,50	54,50
ЦП3		9	10	25	40	40	40
Весна 2009 г.							
ЦП1	224	4	65	66,50	66,50	66,50	66,50
ЦП2		5	29	35,50	35,50	35,50	35,50
ЦП3		6	12	20	20	20	20
Осень 2009 г.							
ЦП1	390	3	33	58	72	72	72
ЦП2		6	40	42	45	45	45
ЦП3		4	25	34	34	34	34
Весна 2010 г.							
ЦП1	618	5	39	55	59	68	68
ЦП2		11	33	38	38	38	38
ЦП3		2	12	25	25	25	25
Осень 2012 г.							
ЦП1	1140	-	0	0	0	0	0
ЦП2		-	0	0	0	0	0
ЦП3		7	5	9	10	10	10

ненте в стратегии выживания. ЦП6, ЦП2, ЦП1, занимающие на эколого-ценотическом градиенте промежуточное положение, характеризуются средними значениями основных популяционных характеристик, продолжением снижения морфологической интеграции растений, стабилизацией генеративных и вегетативных признаков (благоприятные для произрастания условия). В то же время для ЦП1, приуроченной к небольшим скальным террасам с ограниченными жизненными пространствами и слабо развитыми почвами, одним из главных экологических факторов становится высокая внутривидовая конкуренция (121,73 ос./м²). Взаимное угнетение особей в плотных партикулах приводит к снижению виталитета ЦП, преобладанию растений низкой жизнеспособности «с» в виталитет-

ных спектрах, задержке в развитии молодых особей. В подобных специфических условиях основные ресурсы растений перераспределяются на повышение семенной продуктивности и всхожести семян, выполняющих функцию расселения. Этому способствует также более длительное цветение растений, характерное для горных территорий.

Выводы

Исследование формирования жизненной стратегии *A. saxatile* в неоднородных условиях среды показало, что реализация потенциала изменчивости вида приводит к становлению патентной (стресс-толерантной) стратегии жизни, обеспечивающей ему возможность длительно выживать в неблагоприятных экологических

условиях (экологическая пациентность) и под прессом у виолентов в благоприятных условиях (фитоценотическая пациентность). О пациентной стратегии выживания свидетельствуют также жизненная форма вида (геофит с аллокацией запасных питательных веществ в луковице), медленное разрастание с низкой скоростью захвата и длительным удержанием территории.

Выражаем искреннюю благодарность профессору МГУ Владимиру Гертрудовичу Онищенко и сотрудникам Горного ботанического сада ДНЦ РАН в лице директора Загирбека Магомедовича Асадулаева за помощь, оказанную в организации полевых исследований и сбора материала на территории Карачаево-Черкесской Республики и Республики Дагестан.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Баранова М.В. Луковичные растения семейства Лилейных (география, биоморфологический анализ, выращивание). СПб., 1999. 229 с. [Baranova M.V. Lukovichnye rasteniya semeistva Lileinykh (geografiya, biomorfologicheskii analiz, vyrashchivanie). SPb, 1999. 229 s.].
- Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 155 с. [Beideman I.N. Metodika izucheniya fenologii rastenii i rastitel'nykh soobshchestv. Novosibirsk, 1974. 155 s.].
- Вайнагий И.В. К методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831. [Vainagii I.V. K metodike izucheniya semennoi produktivnosti rastenii // Bot. Zhurn. 1974. T. 59. № 6. S. 826–831].
- Введенский А.И. Род *Allium* L. // Флора СССР. 1935. Т. 4. С. 112–280 [Vvedenskii A.I. Rod *Allium* L. // Flora SSSR. 1935. T. 4. S. 112–280].
- Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде (Ч. I). Сб. мат-лов II Всерос. популяц. семинара. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149 [Glotov N.V. Ob otsenke parametrov vozrastnoi struktury populyatsii rastenii // Zhizn' populyatsii v geterogennoi srede (Chast' I): sb. materialov II Vseros. populyats. seminar. Ioshkar-Ola. 1998. S. 146–149].
- Животовский Л.А. онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7 [Zhivotovskii L.A. Ontogeneticheskie sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii // Ekologiya. 2001. №1. S. 3–7].
- Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев, 1987. С. 9–19 // [Zhukova L.A. Dinamika tsenopopulyatsii lugovykh rastenii v estestvennykh fitotsenozakh // Dinamika tsenopopulyatsii travyanistykh rastenii: sb. tr. Kiev. 1987. S. 9–19].
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с. [Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rastenii. Ioshkar-Ola, 1995. 224 s.].
- Зайцев Н.Г. Методика биометрических расчетов. М., 1973. 256 с. [Zaitsev N.G. Metodika biometricheskikh raschetov. M., 1973. 256 s.].
- Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 6. С. 769–781 [Zlobin Yu.A. Teoriya i praktika otsenki vitalitetnogo sostava tsenopopulyatsii rastenii // Bot. zhurn. 1989. T. 74. № 6. S. 769–781].
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сб. мат-лов VII Всерос. популяц. семинара (Сыктывкар, 16–21 февр. 2004 г.). Сыктывкар, 2004. С. 113–120 [Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. Adaptivnyi morfogenez i ekologo-tsenoticheskie strategii vyzhivaniya travyanistykh rastenii // Metody populyatsionnoi biologii: sb. materialov VII Vseros. populyats. seminar (Syktyvkar, 16–21 fevr. 2004 g.). Syktyvkar. 2004. S. 113–120].
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с. [Levina R.E. Reprodukativnaya biologiya semennykh rastenii. M., 1981. 96 s.].
- Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1992. 352 с. [Rabotnov T.A. Fitotsenologiya. M., 1992. 352 s.].
- Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25–42 [Ramenskii L.G. O printsipial'nykh ustanovkakh, osnovnykh ponyat'yakh i terminakh proizvodstvennoi tipologii zemel' // Sov. botanika. 1935. № 4. S. 25–42].
- Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб., 2002. 308 с. [Rostova N.S. Korrelyatsii: struktura i izmenchivost'. SPb., 2002. 308 s.].
- Стецук Н.П. К вопросу об оценке состояния ценопопуляций орхидных Южного Приуралья // Особь и популяция – стратегии жизни. Сб. мат-лов IX Всерос. популяц. семинара (Уфа, 2–6 октября 2006 г.). Уфа, 2006. С. 361–365 [Stetsuk N.P. K voprosu ob otsenke sostoyaniya tsenopopulyatsii orkhidnykh Yuzhnogo Priural'ya // Osob' i populyatsiya – strategii zhizni: sb. materialov IX Vseros. populyats. seminar (Ufa, 2–6 oktyabrya 2006 g.). Ufa. 2006. S. 361–365].
- Трулевич Н.В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. М., 1991. 216 с. [Trulevich N.V. Ekologo-fitotsenoticheskie osnovy introduktsii rastenii. M., 1991. 216 s.].
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34 [Uranov A.A. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov // Nauch. dokl. Vish. Shkoly. Biol. nauki. 1975. № 2. S. 7–34].
- Черемушкина В.А. Биоморфология видов рода *Allium* L. Евразии и структура их ценопопуляций: дис. ... док. биол. наук. Новосибирск, 2001. 354 с. [Cheremushkina V.A. Biomorfologiya vidov roda *Allium* L. Evrazii i struktura ih tsenopopulyatsii: dis. ... dok. biol. nauk. Novosibirsk, 2001. 354 s.].

i struktura ikh tsenopulyatsii: dis. ... dok. biol. nauk. Novosibirsk. 2001. 354 с.].
Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А. Экология луков (*Allium* L.) Кабардино-Балкарии. Нальчик, 2014. 170 с.

[Shkhagapsoev S.Kh., Chadaeva V.A. Ekologiya lukov (*Allium* L.) Kabardino-Balkarii. Nal'chik, 2014. 170 s.]
Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y., 1979. 222 p.

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015
Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

SURVIVAL STRATEGY OF *ALLIUM SAXATILE* BIEB. ON CAUCASUS

S.H. Shhagapsoev¹, V.A. Chadaeva²

On the example of *Allium saxatile* Bieb it is shown that stability of cenopopulations depends on the biological potential of variability and character, force, duration of external influence. Biological potential of variability of species is realized in organismal and population-ontogenetic stability mechanisms causing heterogeneity (morphological, physiological and functional heterogeneity of plants) and lability (variability of population-ontogenetic parameters) of cenopopulations. These mechanisms are interconnected and interdependent that allows studying the complex adaptive response of plants to influence of environment conditions that can be considered as vital strategy of species. Vital strategy of species is directed to survival, preservation of the place in phytocenosis, restoration of structure and functions after stressful influences. Therefore it is a way of species stability achievement at the biocenosis level.

Key words: *A. saxatile*, cenopopulations, biological potential of variability, mechanisms of stability, survival strategy.

¹Shhagapsoev Safarbi Hasanbievich – Deputy Chairman of the Parliament Committee on Agrarian Policy, Ecology, Environment and Land Affairs; ²Chadaeva Victoria Alexandrovna – Head of the ecology department of Republican Ecological-biological centre (balkarochka0787@mail.ru).