



УДК 581.524.12

МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ *COLURIA GEOIDES* (PALL.) LEDEB. К РАЗЛИЧНЫМ ЭКОЛОГИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

ТАТЬЯНА В. ЛЕОНОВА

Аннотация. Установлено, что онтогенез каждой особи протекает индивидуально. Поливариантность развития особей *Coluria geoides* (морфологическая поливариантность, размерная поливариантность, поливариантность способов размножения, ритмологическая и по темпам развития) определяет существование вида в разных эколого-ценотических условиях, имеет адаптационное значение и обеспечивает устойчивость ценопопуляций.

Ключевые слова: *Coluria geoides*, морфологическая поливариантность, размерная поливариантность, поливариантность способов размножения, ритмологическая поливариантность, поливариантность по темпам развития

ФГБОУ ВПО «Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова», ул. Ленина, 90, Абакан, 665017, Республика Хакасия, Россия; geoides76@mail.ru

Основой устойчивости популяции является гетерогенность, или разнородность. Одним из механизмов формирования гетерогенности правомерно считать поливариантность (многовариантность, мультिवариантность) онтогенеза (Жукова 2008).

Объектом исследования были выбраны особи *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb.

C. geoides (колюрия гравилатовидная, сем. Rosaceae) – горно-степной вид, гемизндемик Южной Сибири (Малышева и Положий 1988). Ареал вида, по данным Р.В. Камелина (1998), восточноказахстанско-алтае-тувинско-северохангайский. Вид представлен на северных и северо-восточных степных склонах в составе луговых степей, в горных и высокогорных степях, на щебнистых и каменистых склонах, а также в разреженных сосновых, лиственничных и смешанных лесах (Крылов 1933; Леонова и др. 2010а).

Онтогенез этого вида в Хакасии описан нами ранее (Леонова и др. 2010б; Черемушкина и Леонова 2002). Установлено, что *C. geoides* – травянистое, моноподиально нарастающее, ветвящееся короткокорневищное поликарпическое растение с эпигеогенным корневищем. Онтогенез семенной особи полный,

партикуляция происходит в начале или середине генеративного периода. Партикулы омолаживаются на 1-2 онтогенетических состояния и способны к неоднократной партикуляции.

Было выявлено, что ход онтоморфогенеза определяется эколого-ценотическими условиями и характером антропогенной нагрузки. В различных растительных сообществах изменяется ход морфогенеза, уменьшается длительность полного онтогенеза и онтогенетических состояний, происходит выпадение отдельных состояний и сокращение онтогенеза (Леонова и др. 2010а, б).

Существование вида в разных эколого-ценотических условиях определяет поливариантность развития (морфологическая, размерная, способов размножения, ритмологическая и по темпам развития). Так у *C. geoides* в ценопопуляции можно выделить группы особей одного онтогенетического состояния, различающиеся по жизненности. Виталитетный состав особей зрелого онтогенетического состояния изучен в кустарниковой колюриево-злаково-осоково-ритидиевой луговой степи. Оценка жизненного состояния на основе анализа 86

растений по 6 признакам показала, что они четко разделяются на три группы, которые можно охарактеризовать как три класса жизненного состояния: высокого, среднего и пониженного.

При ранжировании особей в высший класс попало 18%, в средний – 46%, в пониженный – 22%. Наибольшие различия проявляются в биомассе особей и числе вегетативных побегов.

Наличие мохового покрова на отдельных участках в данном растительном сообществе, а также произрастание таких видов, как *Cotoneaster melanocarpus* Lodd., *Artemisia laciniata* Willd. и др., вероятно, приводят к снижению жизнеспособности особей *C. geoides*.

Неодинаковы потенциальные возможности и у особей семенного и вегетативного происхождения. Наблюдения показывают, что особи семенного и вегетативного происхождения имеют существенные различия, которые проявляются в неодинаковой мощности растения. У особи семенного происхождения развивается большее число вегетативных и генеративных побегов, молодое корневище практически в два раза больше образует придаточных корней.

Интенсивностью ветвления побегов отличаются и особи, произрастающие в различных растительных сообществах. В степных растительных сообществах особь зрелого генеративного состояния достигает наиболее мощного своего развития, она формирует от 8 до 14 вегетативных побегов, длина материнского корневища при этом составляет всего 6-8 см, число придаточных корней увеличивается до 73. В лесных растительных сообществах в условиях сильного увлажнения, молодые боковые побеги из-за влажности субстрата часто загнивают, по истечении некоторого времени отмирают и на материнском побеге не обнаруживаются (число отмерших побегов $1,36 \pm 0,09$). Особь зрелого генеративного состояния при длине материнского корневища 7-10 см состоит всего из 2-3, реже 4 вегетативных побегов.

Поливариантность способов размножения в растительных сообществах заключается в вариации разных соотношений семенного

и вегетативного способов размножения. Семенное размножение у особей *C. geoides*, носит нерегулярный характер и преобладает в степных сообществах. Наличие открытых участков благоприятно влияет на массовое прорастание семян, но дальнейшее их развитие зависит от благоприятных погодных условий (прежде всего от увлажнения). В лесу за счет мохового покрова прорастание семян затруднено, основная их масса, израсходовав пластические вещества семени, так и не укоренившись в почве, гибнет. В отдельные годы семена в лесу не вызревают.

Вегетативное размножение осуществляется при нормальной, сенильной и травматической партикуляции. Одним из наиболее распространенных вариантов, как показали исследования, является нормальная партикуляция.

В степных растительных сообществах при нормальной партикуляции в средневозрастном генеративном состоянии, как правило, образуется слабо диффузный клон, состоящий из материнского куста, кустящихся и некустящихся рамет. Образовавшиеся некустящиеся партикулы – это чаще всего особи виргинильного и молодого генеративного состояния, кустящиеся партикулы – особи зрелого генеративного состояния или более старого онтогенетического состояния.

Нередко происходит партикуляция дочерних кустов, находящихся в постгенеративном состоянии, в конце их частного онтогенеза и могут возникать новые неомоложенные дочерние особи, проходящие сокращенный онтогенез, т.е. осуществляется сенильная партикуляция. Сенильная партикуляция наблюдается у особей в постгенеративном периоде и напрямую связана с ускоренным темпом развития растений. Накопление сенильных особей характерно для ценопопуляций в петрофитных вариантах луговых степей и при антропогенной нагрузке.

Наряду с нормальной и сенильной партикуляцией для особей *C. geoides*, произрастающих на каменистом субстрате, при камнепадах возможна травматическая партикуляция.

В лесных растительных сообществах способность к ветвлению у особей *C. geoides*

менее выражена. В результате у особей в зрелом генеративном состоянии при нормальной партикуляции образуются некустящиеся партикулы, как правило, виргинильного онтогенетического состояния, либо субсенильного и сенильного онтогенетических состояний. Данный способ вегетативного размножения приводит к незначительному увеличению длительности онтогенеза.

Особь, развивающиеся в более увлажненных условиях, на моховом субстрате, в понижениях характеризуются низкой жизненностью. По своему строению взрослые растения в возрасте 8-9 лет напоминают особи имматурного онтогенетического состояния, но с очень тонким, длинным, симподиально нарастающим корневищем. Вегетативное размножение как таковое у этих особей отсутствует.

Таким образом, поливариантность способов размножения особей *C. geoides* проявляется как в пределах одной ценопопуляции, так и определяется разными эколого-ценотическими условиями.

Ритмологическая поливариантность у *C. geoides* проявляется в сдвигах фенологических состояний у особей в ценопопуляции, что определяет разновременность цветения и развития листовой поверхности у особей.

Цветение, а соответственно, и плодоношение особей онтогенетических групп генеративного периода протекает не одновременно, зрелые генеративные особи зацветают на 7-8 дней раньше, чем особи молодого и старого генеративного состояний.

Растянность цветения особей зависит также и от неоднородности самой особи, у которой одни генеративные побеги уже с открывшимися цветками, другие – уже с бутонами, третьи – едва начинают отрастать.

Продолжительность и сроки наступления фенологических фаз имеют свои особенности в составе разных растительных сообществ, отличающихся микроклиматическими условиями местообитаний.

В лесных растительных сообществах у *C. geoides* устанавливаются более поздние сроки цветения и созревания семян с разницей относительно других растительных сообществ в 7-10 дней.

На степных каменистых склонах, либо у особей в ценопопуляциях, подвергающихся антропогенной нагрузке (весенние палы) отмечается растянутость фенологических фаз, задерживается отрастание ассимилирующих листьев, запаздывает наступление фаз цветения и плодоношения.

Ритмологическая поливариантность служит стабилизирующим фактором для сохранения ценопопуляции при неблагоприятных экологических воздействиях, определяет семенное возобновление, регулярность урожая семян.

Наблюдения и анализ особей разных онтогенетических состояний позволили выявить у *C. geoides* 5 классов поливариантности по темпам развития.

Сравнение длительности разных онтогенетических состояний выявило группы особей нормального, замедленного и ускоренного развития. В группу с нормальными темпами развития включались особи со средней продолжительностью онтогенетического состояния. Соответственно, если длительность его была меньше, чем у класса нормального развития, растение относилось к классу ускоренного развития, если больше – к замедленному. Так, например, продолжительность имматурного онтогенетического состояния в луговой степи при благоприятных условиях составляет 2-3 года, но в этом же ценозе в ложбине (на увлажненном субстрате) длительность этого же состояния может варьировать от 4 до 6 лет. Ускоренный темп развития протекает в 1,5 раза быстрее нормального и в 2-3 раза быстрее замедленного развития. При изменении условия существования особи с нормальными темпами развития способны переходить на замедленное, либо ускоренное развитие, и наоборот.

В неблагоприятных условиях (при антропогенной нагрузке, при поражении особей патогенными микроорганизмами, в условиях повышенного увлажнения и др.) у особей наблюдались пропуски онтогенетических состояний: зрелого, старого генеративного, субсенильного ($g_1 \rightarrow g_3$, $g_1 \rightarrow ss$, $g_1 \rightarrow s$, $g_2 \rightarrow ss$, $g_3 \rightarrow s$).

Выявлены варианты сокращения онтогенеза, сопровождавшиеся пропуском

целого генеративного периода ($v \rightarrow ss$, $v \rightarrow s$), в большинстве случаев, это происходило на сильно увлажненных участках в лесных растительных сообществах.

Наличие в ценопопуляции семенных особей и особей вегетативного происхождения также является одной из причин, приводящей к разнообразию темпов развития особей. Так, для перехода в зрелое генеративное состояние семенной особи требуется не менее 8-11 лет, а вегетативные виргинильные особи достигают этого состояния за 3-4 года.

При вегетативном размножении особей зрелого и старого генеративных онтогенетических состояний наблюдается реверсия в более ранние онтогенетические состояния. Образовавшиеся партикулы, как обсуждалось выше, моложе материнской особи на одно-два онтогенетических состояния ($g_2 \rightarrow v$, $g_2 \rightarrow g_1$), реже – на три онтогенетических состояния ($g_3 \rightarrow v$).

Одним из проявлений поливариантности по темпам развития можно считать квазисенильность (Смирнова и др. 1984). Нами были обнаружены особи субсенильного онтогенетического состояния, которые омолаживались до виргинильного состояния. При возникновении неблагоприятных условий особи *C. geoides* способны, в течение некоторого времени, находиться на низком уровне жизненности, а при улучшении условий существования омолаживаться. Таким образом, онтогенез каждой особи *C. geoides* протекает индивидуально. Поливариантность развития (морфологическая, размерная, способов

размножения, ритмологическая и по темпам развития) определяет существование вида в разных эколого-ценотических условиях, является одним из способов регулирования численности в составе ценопопуляции, имеет адаптационное значение и обеспечивает устойчивость ценопопуляций при колебаниях внешних факторов.

Цитируемые источники

- Жукова А.А. 2008.** Поливариантность развития организмов в разных царствах биосферы. В кн.: Савиных Н.П., Бобров Ю.А. (ред.), Современные подходы к описанию структуры растения: 240–260. ООО «Лобань», Киров.
- Камелин Р.В. 1998.** Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул.
- Крылов П.Н. 1933.** Флора Западной Сибири. Т. 7: 1445–1832. Наука, Томск.
- Леонова Т.В., Водолазова С.В., Черемушкина В.А. 2010а.** Эколого-ценотическая характеристика и онтогенез *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. (Rosaceae) в Хакасии. *Бот. журн.* **95** (1): 48–59.
- Леонова Т.В., Черемушкина В.А., Водолазова С.В. 2010б.** Онтогенетическая структура популяций *Coluria geoides* (Rosaceae) в разных эколого-ценотических условиях в Хакасии. *Раст. ресурсы* **46** (2): 24–32.
- Мальшева Л.И., Положий В.А. (ред.). 1988.** Флора Сибири. Т. 8. Rosaceae. Наука, Новосибирск.
- Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. 1984.** Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности. *Журн. общ. биол.* **45** (2): 216–225.
- Черемушкина В.А., Леонова Т.В. 2002.** Онтогенез колюрии гравилатовидной (*Coluria geoides* Pall. Ledeb.). *Онтогенетический атлас лекарственных растений* **3**: 7–17.

ADAPTATION MECHANISMS OF *COLURIA GEOIDES* (PALL.) LEDEB. TO DIFFERENT ECOLOGICAL FACTORS

TATIANA V. LEONOVA

Abstract. Ontogenesis of each individual occurs particularly. Polyvariation of individual development determines existence of species in various ecological-coenotic conditions, is important for adaptation and provides resistance of coenopopulations.

Key words: *Coluria geoides*, polyvariation of development (morphological, that of size, ways of propagation, pace of development and rhythmological)