

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

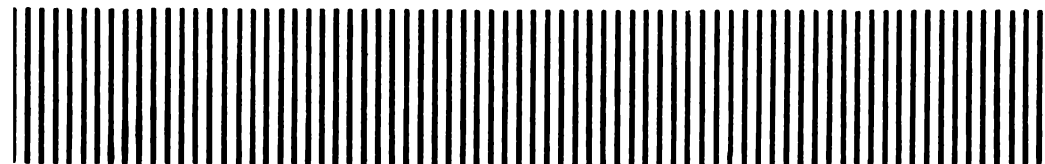
ЭКОЛОГИЯ

3

МАЙ — ИЮНЬ

1994

«Наука»



УДК 581.522; 582.736; 581.526.4

УРАЛЬСКИЕ ЭНДЕМИЧНЫЕ ВИДЫ РОДА *MINUARTIA* L.: ОНТОГЕНЕЗ, СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ¹

П. Л. Горчаковский, А. В. Степанова

Изучены два эндемичных вида минуарции, распространенных прерывисто и образующих малые изолированные популяции. Дана характеристика биоморфы и этапов онтогенеза этих видов; на основе многолетних наблюдений прослежены изменения возрастной структуры популяций.

Сохранение биологического разнообразия Земли — одна из важнейших проблем современной биологии. Осуществление мер по охране редких и исчезающих растений возможно лишь на основе знания их распространения, экологических особенностей, жизненной стратегии, реакции на воздействие природных и антропогенных факторов. К числу наиболее уязвимых элементов региональных флор нередко относятся эндемичные растения. Во флоре Урала эндемики представлены большей частью видами с небольшим ареалом, прерывистым распространением, существующими в форме малых изолированных популяций. Изучение малых изолированных популяций растений, выяснение ме-

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 93-04-6495).

ханизмов их существования в условиях нарастающих антропогенных воздействий представляет как теоретический, так и практический интерес (Горчаковский, Зуева, 1984, 1993; Zarzycki, 1976).

Объектами данного исследования послужили два эндемичных для Урала вида минуарции — минуарция Крашенинникова (*M. krascheninnikovii* Schischk.) и минуарция Гельма (*M. helmii* (Fisch. ex Ser.) Schischk.). Оба вида относятся к группе скально-горностепных эндемиков (Горчаковский, 1969), распространены прерывисто, представлены малыми изолированными популяциями, ограниченными друг от друга эдафическими и ценогическими барьерами. Минуарция Крашенинникова — эндемик Южного и Среднего Урала, произрастает в горных каменистых степях и на обнажениях известняка по берегам рек. Минуарция Гельма — эндемик Южного, Среднего и отчасти Северного Урала, произрастает в горных и предгорных каменистых степях, на скалистых (преимущественно известняковых) обнажениях по берегам рек, а также на обнажениях дунита, габбро и пироксенита на вершинах некоторых невысоких гор. Этот вид, по сравнению с предыдущим, имеет более обширный ареал и более широкую экологическую амплитуду, однако и он распространен прерывисто и тесно связан с каменистым обнаженным субстратом.

Полевые исследования проводились в период с 1979 по 1993 гг. на Среднем и отчасти Северном Урале в характерных местах произрастания обоих видов минуарции. На первом этапе работ были выяснены особенности онтогенеза этих растений. Оказалось возможным выделить следующие категории особей по их возрастному состоянию: проростки (pl), ювенильные (j), имматурные (im), молодые (g_1), средневозрастные (g_2) и старые генеративные (g_3), субсенильные (ss) и сенильные (s). Для выяснения возрастной структуры и динамики популяций были заложены постоянные пробные площади размером 100 м². Каждую пробную площадь разбили на квадраты по 1 м², на которых в течение ряда лет производился учет всех особей минуарции с распределением на возрастные состояния. При анализе возрастных спектров популяции субсенильные особи присоединяли к сенильным. Каждую особь маркировали, что давало возможность проследить за появлением растений, переходом их из одного возрастного состояния в другое и отмиранием. На основе этих наблюдений удалось выявить погодные изменения плотности и возрастной структуры популяций эндемичных видов минуарции. Для характеристики плотности популяций использовался индекс плотности (число особей данного вида на 1 м²). Наименование популяциям давались по географическим пунктам их нахождения.

Оба вида минуарции — стержнекорневые полукустарнички, образующие многоглавый стеблекорень — каудекс. Нижние части побегов многолетие, слегка одревесневающие; верхние — травянистые, отмирающие на зиму. Куст иногда приобретает форму рыхлой подушки (это особенно характерно для минуарции Гельма при произрастании в высокогорьях). Почки возобновления, находящиеся на зимующих частях стеблей, нередко укрыты мхами, лишайниками, а иногда и слоем мелкозема.

Минуарция Крашенинникова. В жизненном цикле этого вида (рис. 1) формирование особей начинается с проростка, имеющего тонкий корешок, короткое подсемядольное колено (гипокотиль), увенчанное двумя ланцетовидными семядолями. Затем из верхушечной почки появляется надсемядольный побег, несущий мелкие шетиновидные листочки, а семядоли отмирают. Главный (осевой) побег растет в течение нескольких лет моноподиально, а в пазухах листьев закладываются почки.

Переход в ювенильное состояние обычно совпадает с отмиранием верхушки главного побега и формированием из пазушных почек нескольких боковых побегов — осей II порядка. Дальнейшее формирование куста происходит путем симподиального ветвления: верхушки осей II порядка отмирают, из пазушных почек образуются оси III порядка, их верхушки в свою очередь отмирают и возникают побеги

IV порядка и т. д. Ювенильные особи — небольшие растеньица с еще тонкими, слабо разветвленными побегами.

Имматурные особи имеют более толстый и длинный корень, сформировавшийся каудекс, более длинные и ветвистые побеги, образующие скелетную основу будущего куста.

У молодых генеративных особей уже можно обнаружить все черты жизненной формы полукустарничка: достаточно мощно развитый корень, уходящий в расщелины скал, сформированный каудекс, кустообразно расположенные скелетные ветви, нижние (базальные) одревесневающие части которых зимуют, оставаясь жизнеспособными, а верхние травянистые осенью отмирают, причем из пазушных почек на базальных частях весной следующего года формируются молодые побеги. Увеличению густоты куста способствует также образование по-



Рис. 1. Возрастные состояния минуарции Крашенинникова:

pl — проросток, j — ювенильное, im — имматурное, g₁ — молодое генеративное, g₂ — средневозрастное генеративное, g₃ — старое генеративное, ss — субсенильное, s — сенильное.

бегов из спящих почек, находящихся в нижней, более одревесневшей части базальных побегов. Генеративных побегов еще относительно немного, они заканчиваются одиночными цветками или соцветиями типа дихазия, состоящими из 2—3 цветков.

Куст средневозрастных генеративных особей достигает наибольшего развития (высота 8—12 см, ширина 12—22 см), он довольно густой, сильно разветвленный, с многочисленными генеративными побегами, несущими 2—3 цветковых соцветия. Листовой аппарат хорошо развит, имеется много вегетативных побегов. Масса травянистых, ежегодно отмирающих частей побегов превышает массу зимующих, одревесневающих базальных частей побегов. Каудекс вполне сформирован, корень довольно мощный, глубоко уходящий в почву, разветвленный.

Старые генеративные особи еще сохраняют жизнеспособную скелетную основу куста, но масса однолетних травянистых частей уже меньше массы многолетних одревесневающих частей побегов. Имеется много отмерших побегов, относящихся к осям высших порядков (III, IV и т. д.). Генеративные побеги не столь многочисленны, некоторые из них одноцветковые.

Для субсенильных особей характерно отмирание большей части скелетных ветвей, остается живой обычно лишь одна скелетная ветвь, несущая немного облиственных побегов с укороченными междоузлиями и еще меньше — генеративных побегов.

У сенильных особей почти все скелетные ветви не только отмерли, но разрушились и опали, на сохранившихся базальных частях одной или двух скелетных ветвей имеется несколько вегетативных побегов, обычно с укороченными междоузлиями. Иногда появляется и генеративный побег с 1—2 цветками (но семяпочки недоразвитые, семена никогда не образуются).

Изучены две популяции минуарции Крашенинникова — популяция «Курьи» на р. Пышма и популяция «Смолинская» на р. Исеть.

Популяция «Курьи» расположена на крутом склоне известняковой скалы, обращенном к р. Пышме близ курорта «Курьи». Склон защи-

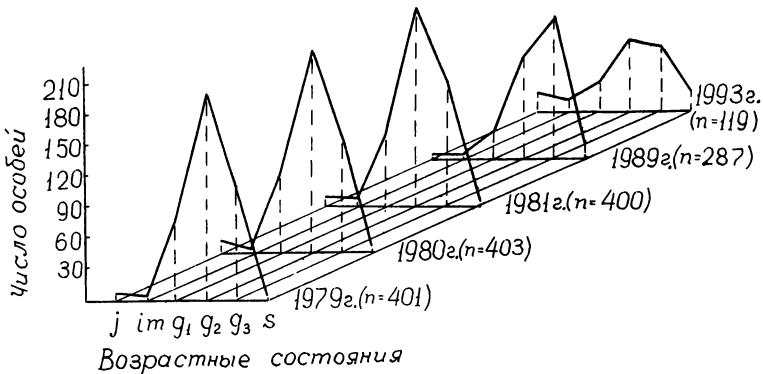


Рис. 2. Динамика возрастной структуры и плотности популяции минуарции Крашенинникова «Курьи» (n — общее число особей на 100 м²).

щен отвесным уступом от привноса мелкозема сверху. Небольшое количество мелкозема имеется лишь в расщелинах между глыбами, где и произрастает минуарция Крашенинникова. Поверхность скал оголена, других видов сосудистых растений нет, межвидовая конкуренция отсутствует. Эта популяция характеризует одну из первых стадий заселения сосудистыми растениями обнаженного субстрата.

Популяция «Смолинская» сформировалась на обнажении известняка на р. Исеть около Смолинских пещер в окрестностях дома отдыха «Металлург» близ г. Каменска-Уральского. Обнажение подверглось длительному и интенсивному выветриванию, мелкозем накопился не только в расщелинах, но местами и на поверхности глыб. Кроме преобладающего вида — минуарции Крашенинникова, здесь встречаются *Dianthus acicularis*, *Elytrigia pruinifera*, *Veronica spicata*, *Artemisia sericea*, *Galium verum*, *Thalictrum foetidum* и др. Это более продвинутая стадия формирования растительности на обнаженном известняковом субстрате, однако особи и куртины минуарции Крашенинникова занимают строго определенную позицию в расщелинах известняковых глыб; конкуренция с другими видами выражена слабо.

Популяция «Курьи» (рис. 2) в период с 1979 по 1981 гг. имела довольно высокую плотность (индекс 4,01—4,03). Она была нормальной полночленной, в ее составе представлены все возрастные группы, однако явно преобладали генеративные особи, а среди последних — средневозрастные. Ювенильных и имматурных особей очень мало, что объясняется, по-видимому, тем, что почти все доступные для растений места заняты генеративными особями; сенильные особи почти отсутствовали. В 1989 г. популяция приобрела черты стареющей: плотность ее снизилась до 2,87, преобладание перешло к старым генеративным

особям, сильно возросла доля сенильных. В 1993 г. почти завершилась нисходящая волна в динамике популяции: плотность снизилась до 2,16, старое поколение подверглось отмиранию, многие особи перешли в сенильное состояние. Однако появилось довольно много ювенильных и иматурных особей, что в динамике популяции знаменовало наступление восходящей волны.

Популяция «Смолинская» (рис. 3) в 1979—1981 гг. также была нормальной полночленной, но несколько менее плотной (индекс 3,21—3,39). В ней преобладали генеративные особи, а среди них особенно средневозрастные генеративные, хотя за эти годы выявилась тенденция сдвига в сторону увеличения доли старых генеративных. В первые годы было довольно много иматурных особей. В 1982 г. стали преобладать старые генеративные особи, хотя плотность популяции еще оставалась приблизительно на прежнем уровне (3,26).

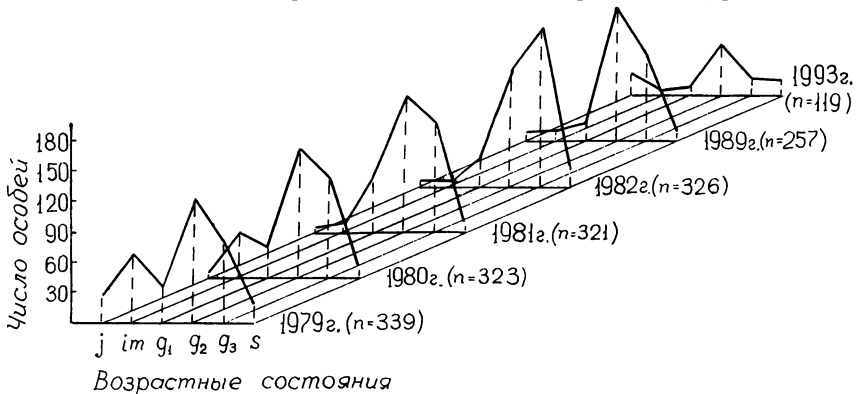


Рис. 3. Динамика возрастной структуры и плотности популяции минуарции Крашенинникова «Смолинская».

В 1993 г. наблюдалось резкое снижение численности генеративных особей при увеличении численности сенильных особей. Плотность уменьшилась до 1,19. Появилось довольно много ювенильных особей. Видимо, это отражает один из этапов смены старого поколения растений более молодым. Относительно низкая плотность популяции «Смолинская» (по сравнению с популяцией «Курья») объясняется большей выветренностью каменистого субстрата, большим количеством мелкозема, накапливающегося не только в расщелинах, но и на поверхности каменных глыб, что благоприятствует внедрению конкурирующих видов сосудистых растений.

Минуарция Гельма. Фазы онтогенеза этого вида показаны на рис. 4. Проросток с тонким корешком, коротким гипокотилем, двумя ланцетовидными семядолями и надсемядольным коленом, покрытым узколанцетными листочками, в пазухах которых закладываются почки. Главный осевой побег нарастает моноподиально в течение нескольких лет.

У ювенильных растений верхушка осевого побега отмирает, из пазушных почек образуются боковые побеги II порядка, а после отмирания их верхушек — и побеги III порядка. Корень более удлиненный.

Иматурные особи имеют уже всю скелетную основу будущего куста, побеги густо облиственны, корень разветвленный.

Молодые генеративные особи — с глубоко уходящим в расщелины корнем, ветвистым, расширенным в верхней части. Каудекс ясно выражен. Нижние скелетные ветви приподнимающиеся, несут на себе вегетативные и генеративные одноцветковые побеги.

У средневозрастных генеративных особей растений куст вполне сформирован, достигает наибольшей величины (высота 6—15 см, ширина 7—24 см), довольно густой за счет многократного разветвления осевых побегов. Листовой аппарат хорошо развит, вегетативные побеги с удлинненными междоузлиями. Генеративные побеги многочисленные, большинство из них с 2—3 цветками в соцветии типа диха-

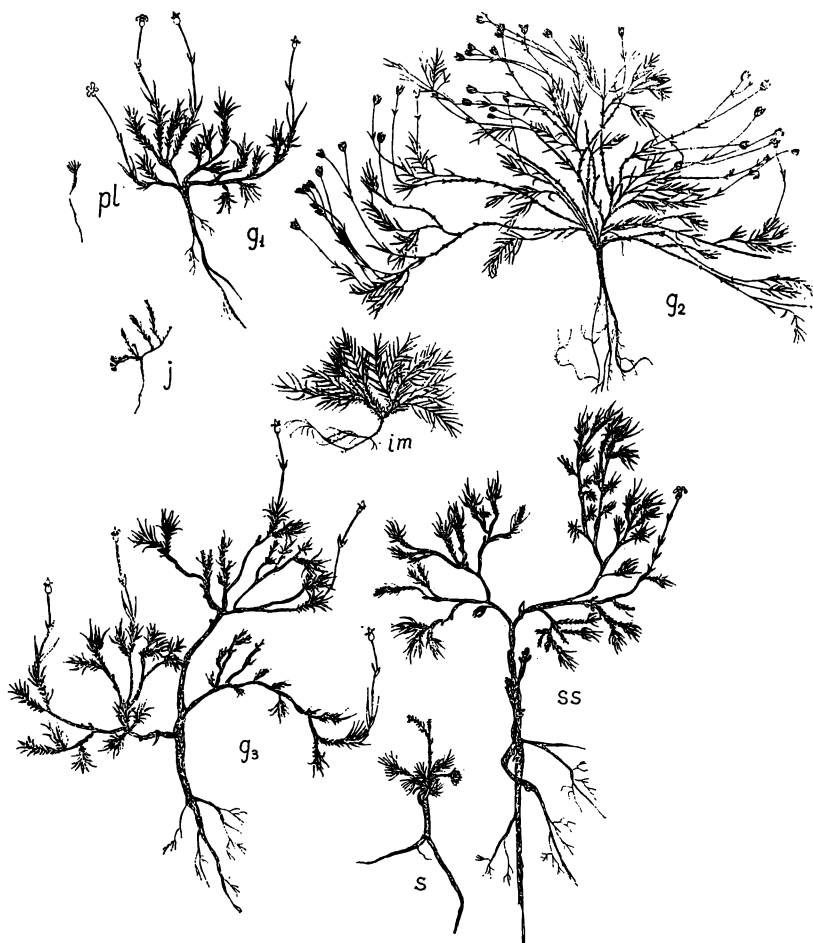


Рис. 4. Возрастные состояния минурции Гельма. Обозначения те же, что на рис. 1.

зий, некоторые генеративные побеги одноцветковые. Корень сильно разветвленный, глубоко уходящий в расщелины.

Старые генеративные особи имеют более рыхлый куст (в результате отмирания части скелетных ветвей), корень и основание скелетных ветвей более утолщены. Облиственные слабее, вегетативные побеги укорочены за счет сокращения длины междоузлий. Генеративных побегов меньше, все они одноцветковые.

Субсенильные особи обычно сохраняют лишь 1—2 скелетные ветви, остальные отмирают. На каудексе видны остатки не полностью отделившихся от растений отмерших ветвей. Вегетативные побеги укорочены. Генеративных побегов нет или имеется лишь один генеративный одноцветковый побег.

У сенильных особей все скелетные ветви полностью или почти полностью отмерли, большая их часть отделилась от растения. Жизнеспособными остались лишь базальные части 1—2 скелетных ветвей,

откуда отходят несколько возникших из спящих почек укороченных вегетативных побегов. Генеративных побегов нет.

Изучение популяций минуарции Гельма проведено в двух местах — на горе Колпак и на Тальковом Камне.

Популяция «Гора Колпак» располагается на скалистой вершине одной из относительно невысоких гор Северного Урала — на горе Колпак (956 м над ур. м.), относящейся к группе Кытлымских гор, куда входят также Конжаковский и Косьвинский Камни. Вершина горы сложена оливиновым габбро. Крупные глыбы горной породы дают приют лишь лишайникам. Минуарция Гельма произрастает в скоплениях мелкозем между каменными глыбами. Здесь же изредка встречаются *Empetrum hermaphroditum* и *Thymus paucifolius*.

Популяция «Тальков Камень» связана с одноименным глубоким карьером близ пос. Сысерть Свердловской области, где прежде существовал рудник, производилась добыча талька. Дно карьера заполни-

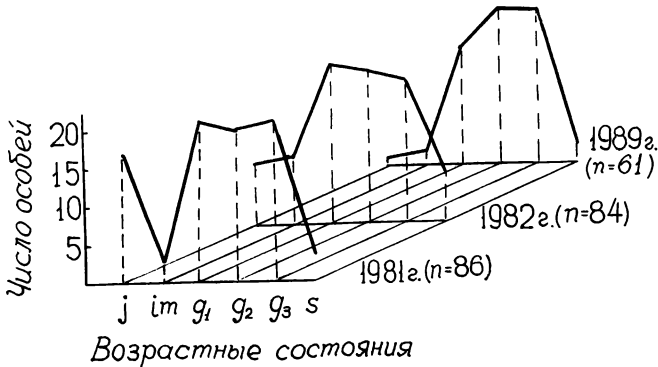


Рис. 5. Динамика возрастной структуры и плотности популяции минуарции Гельма «Гора Колпак».

лось грунтовой водой и здесь образовалось глубокое озеро. На очень крутых, а местами отвесных уступах карьера, сложенных тальком и обращенных к озеру, в изобилии произрастает минуарция Гельма. Других видов сосудистых растений здесь нет, межвидовая конкуренция исключена.

Для популяции минуарции Гельма «Гора Колпак» (рис. 5) характерны низкая плотность (0,61—0,86), что объясняется особенностями субстрата. Это растение может поселяться здесь только в расщелинах, где скапливается мелкозем, тогда как большая часть поверхности представлена крупными каменными глыбами. В 1981 г. популяция была нормальной полночленной, с преобладанием генеративных особей и довольно большим количеством ювенильных. Индекс плотности 0,86. В следующем, 1982 г. выровнялось соотношение между ювенильными и имматурными особями, а в целом характер возрастного спектра остался прежним. В 1989 г. стали заметными признаки старения популяции, что нашло отражение в сдвиге возрастного спектра в сторону старых генеративных особей при снижении плотности популяции (0,61).

Отличительная особенность популяции «Тальков Камень» (рис. 6) — ее очень высокая плотность (от 10,52 до 12,33). Это связано с тем, что поверхность выветривающегося талька расчленена многочисленными трещинами, в которых накапливаются продукты его выветривания. Именно такие места служат нишами, где возможно поселение минуарции Гельма. В 1979 г. популяция была нормальной полночленной; в возрастном спектре преобладали генеративные особи — с перевесом в сторону молодых генеративных. В последующие годы (1980,

1981, 1982) в целом возрастной спектр сохранил свои прежние черты, но выявилось явное преобладание средневозрастных генеративных особей. В 1989 г. произошло незначительное снижение плотности (10,52) при сохранении в общих чертах прежнего соотношения возрастных групп. Спектр 1993 г. отражает наложение двух волн — нисходящей (преобладание старых генеративных особей, большое количество сенильных) и восходящей (внедрение нового поколения, усиление пози-

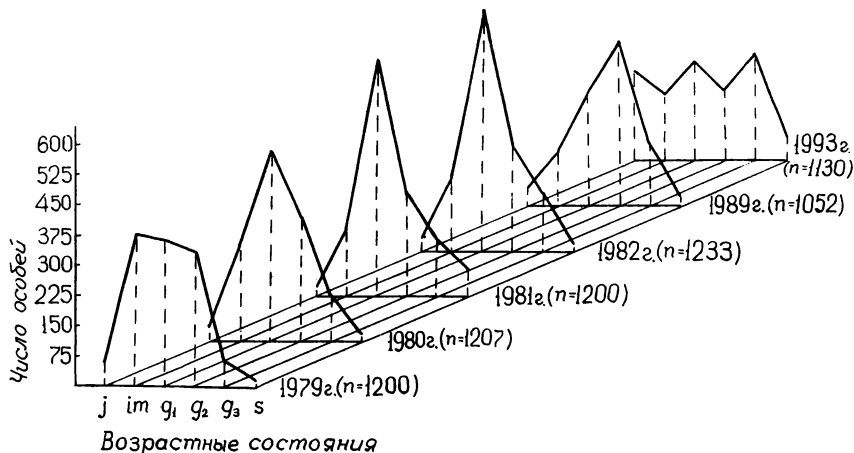


Рис. 6. Динамика возрастной структуры и плотности популяции минуарции Гельма «Тальков Камень».

ции ювенильных особей). Плотность популяции в этом году несколько возросла (11,30).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Минуарция Крашенинникова и минуарция Гельма относятся к одной жизненной форме (стержнекорневые полукустарнички, образующие каудекс), входят в одну группу скально-горностепных эндемиков и во многом сходны по своей экологии. Но детальный анализ вскрывает и некоторые достойные внимания различия между ними. Существовая в виде малых изолированных популяций, они редко произрастают совместно; обычно каждый вид занимает свою экологическую нишу. Распространение обоих видов ограничено пределами Уральской горной страны. Однако минуарция Гельма имеет несколько больший ареал и более широкую экологическую амплитуду, заходит на Северный Урал, где встречается не только на известняковых обнажениях по берегам рек, но и в высокогорьях на обнажениях дунита и габбро. Оба вида произрастают в местах, где слабо выражена или совершенно отсутствует конкуренция со стороны других сосудистых растений. В наиболее яркой форме это свойство проявляется у минуарции Гельма, которая нередко заселяет недоступные для других растений места, например отвесные известняковые обнажения по берегам рек Вижай и Северная Тошемка, крупноглыбовые россыпи на вершинах гор или очень крутые склоны талькового карьера.

Как минуарция Крашенинникова, так и минуарция Гельма по их жизненной стратегии относятся, по терминологии Л. Г. Раменского (1971), к эксплерентам или, по терминологии Дж. Грайма (Grime, 1979), к рудералам. Они быстро заселяют обнаженный каменистый субстрат, довольствуясь небольшим количеством мелкозема и гумуса, накапливающегося в расщелинах скал. Их популяции занимают определенные участки скалистой поверхности до тех пор, пока здесь про-

исходит непрерывное обновление поверхности в результате выветривания и эрозии. В ходе этого процесса возникают все новые и новые участки оголенной поверхности скал с небольшим количеством мелкозема в расщелинах. Когда поверхность покрывается слоем мелкозема и обнажение скалистого субстрата прекращается, эндемичные минуарции оттесняются другими видами растений.

Однако этим растениям присущи некоторые черты пациентов (по Раменскому) или стресс-толерантов (по Грайму), так как они произрастают на скалах, лишенных сформировавшегося почвенного покрова, не всегда достаточно укрыты снегом в зимнее время, а летом вынуждены переносить резкие колебания температуры (поверхность скал сильно нагревается днем и охлаждается ночью), временный недостаток влаги, иссушающее воздействие ветра и т. п.

Плотность популяции эндемичных минуарций зависит от состава горной породы, физических свойств коры выветривания, характера степени выветрелости, а также от присутствия конкурирующих видов сосудистых растений. Наибольшие различия в плотности отдельных популяций отмечены у минуарции Гельма: самая низкая — в высокогорной популяции и самая высокая — в популяции на обнажении талька.

Популяции изученных видов подвержены волновым изменениям возрастной структуры и плотности, что обусловлено как закономерным переходом особей из одного возрастного состояния в другое, так и метеорологическими условиями отдельных лет. Происходит смена восходящих волн (массовое появление ювенильных и иматурных особей) и нисходящих (разрушение поколения генеративных особей). Когда поколение генеративных особей уже сформировано, оно занимает почти все доступные для растений места, поэтому возможности появления молодых особей очень ограничены. В это время наступает период относительной стабилизации возрастной структуры популяции, длящийся несколько лет.

Нельзя не заметить некоторую синхронность наступления периода разрушения поколения генеративных особей, массового отмирания сенильных особей в разных, удаленных друг от друга популяциях одного вида. По-видимому, это обусловлено стрессовыми метеорологическими ситуациями, создающимися в течение сезона роста в отдельные годы (длительное отсутствие атмосферных осадков, жара и т. д.).

Малые изолированные популяции уральских эндемичных видов минуарции неразрывно связаны со скалистым субстратом. Места их произрастания нередко подвергаются различным антропогенным воздействиям (рекреация, выпас скота, заготовка камня для строительства и других целей), что создает угрозу вымирания этих редких растений. Для охраны эндемичных минуарций необходимо создание резерватов, где изъятие территории из хозяйственного использования сочеталось бы с мерами содействия возобновлению этих видов (удаление дерновины, устранение конкурирующих растений).

ЛИТЕРАТУРА

- Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. — Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1969. — 286 с.
- Горчаковский П. Л., Зуева В. Н. Возрастная структура и динамика малых изолированных популяций уральских эндемичных астрагалов. — Экология, 1984, № 3, с. 3—11.
- Горчаковский П. Л., Зуева В. Н. Онтогенез, структура и динамика популяции южноуральского эндемика *Onosma gubertlinensis* Dobroc. et V. Vinorg. — Экология, 1993, № 6, с. 24—29.
- Раменский Л. Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Избр. работы. — Л.: Наука, 1971. — 34 с.
- Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. — N. Y. Wiley, 1979. — 222 p.