

УДК 598.1:591.53 (477.75)

Структура популяций и особенности морфологии *Geranium tuberosum* L. – вида, внесенного в Красную книгу Республики Крым

Вахрушева Л. П., Рязанцева Н. В.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
vakh@inbox.ru, bonnadim@mail.ru

Приводится геоботаническая характеристика фитоценозов Керченского полуострова, в которых произрастает *Geranium tuberosum* L. Анализируются особенности морфологии надземной и подземной сфер вида, дается характеристика ценопопуляций *G. tuberosum* с точки зрения реализации пространственной структуры, способов самоподдержания численности в различных фитоценологических условиях. *G. tuberosum* на Керченском полуострове фитоценологически приурочена к демулационно-залежным сообществам (асс. *Geranietum artemisieto-festucosum*) и фитоценозам луговых степей (асс. *Geranietum dactyleto-festucosum*), достигая в обоих значениях доминанта. Хорошо адаптировалась к урбанизированным экотопам. Вид имеет два типа изменений подземных побегов: подземные столоны и клубни; в надземной части – прикорневую розетку не формирует, основные листья развиваются из глазков клубней. В демулационно-залежном сообществе (№ 1) популяция преимущественно клоновая, с общей численностью рамет 1112 шт., но с незначительной возможностью семенного размножения (на 100 м² – 17 виргинильных, три имматурных и две ювенильных особи, при 23,4±2,1 генеративных растений на 1 м²). Пространственная структура герани клубненой в этом сообществе – контагиозная. В фитоценозе луговой степи *G. tuberosum* образует клоновую популяцию, состоящую из рамет, последовательно появляющихся из многолетних клубней, возникающих на столонах. Пространственное размещение особей в степном сообществе – случайное.

Ключевые слова: *Geranium tuberosum* L., фитоценоз, популяция, столоны, клубни, морфологические признаки.

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия катастрофически усилилось комплексное воздействие разнообразных негативных факторов на природные фитоценозы и слагающие их популяции видов. Это приводит к заметному изменению структуры популяций, сокращению численности видов, а иногда и к полному исчезновению некоторых таксонов. Особенно критично такой факт сказывается на состоянии популяций растений, которые уже внесены в Красные книги, как федерального, так и регионального уровней. Даже незначительные деструктивные процессы, проявляющиеся в природных сообществах под влиянием выпаса, сбора растений на букеты, изъятия их с последующей продажей или для пересадки на окультуренные территории вносят существенные изменения в структуру их популяций. Особенно заметно эти процессы отражаются на видах, имеющих высокие декоративные качества. Продолжая наши исследования, посвященные выяснению современного состояния популяций редких и охраняемых видов Крыма (Вахрушева, Абдулганиева, 2013, 2015), в настоящем сообщении остановимся на изучении высоко декоративного вида семейства Geraniaceae – *Geranium tuberosum* L.

G. tuberosum охраняется Красной книгой Республики Крым (2015), однако недостаточно изучен с точки зрения биоморфологических особенностей и современного состояния ценопопуляций на полуострове.

Цель работы – изучить биоморфологические признаки и состояние ценопопуляций *G. tuberosum* в различных ценологических условиях Керченского полуострова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучаемый вид *G. tuberosum* является многолетним столоноклубневым травянистым поликарпиком высотой 15–20 (редко до 40) см. Встречается в настоящих, пустынных и луговых степях Средиземноморья, Малой Азии, Большого Кавказа, юга России и Украины. Эфемероид, геофит, гелиофит, ксеромезофит (Голубев, 1996). Встречается единично, изредка (Определитель высших растений Крыма, 1972), но может достигать значения субдоминанта и доминанта (Керченский полуостров) благодаря вегетативному размножению (Вахрушева, 2015).

Изучение фитоценозов (степного и демутиационно-залежного), в составе которых были найдены популяции *G. tuberosum* заметной численности, осуществлялось по стандартным методам (Шенников, 1964; Работнов, 1983). Изученный демутиационно-залежный фитоценоз (№ 1) находится в 3 км к западу от города Керчи Ленинского района Республики Крым. Он занимает площадь около 1,5 га. С трех сторон участок ограничивают посевы сельскохозяйственных культур, с восточной стороны он граничит с проезжей дорогой. Луговая степь (№ 2) находится на пологом южном склоне горы Плоской, которая располагается в 2 км к северу от с. Золотое Ленинского района Республики Крым. Он занимает площадь около 240 м².

Выявление особенностей морфологии *G. tuberosum* проводились на основе учета качественно-количественных признаков по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Серебряков, 1954; Уранов, 1975; Злобин, 2009). Учитывались: количество листьев, их длина и ширина, количество долей листа и количество зубчиков на долях листа; детально исследовали особенности морфологии подземных видоизменений побегов: подземных столонов и клубней, их форму и количество. Пространственная структура популяций *Geranium tuberosum* изучалась методом «ближайшего соседа». Полученные данные анализировались по показателю неравномерности Кларка-Эванса (Харитонов, 2005):

$$R = \frac{\bar{r}A}{rE}$$

где $\bar{r}A$ – среднее расстояние до ближайшего соседа, rE – среднее расстояние до ближайшего соседа, ожидаемое при случайном распределении объектов.

Все морфометрические параметры вида исследовались в соответствии с правилами биологической этики: особи изымались за пределами основной площади произрастания данной популяции, форма и размеры клубней измерялись у ограниченного числа растений, преимущественно произрастающих у обочины дороги и на наиболее вытаптываемых участках.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Геоботаническая характеристика фитоценозов. В течение нескольких десятилетий территория демутиационно-залежного участка (№ 1) использовалась для посевов сельскохозяйственных растений. В последние 7 лет участок существует как залежь, и на нем начался процесс восстановления степной растительности. Но демутация идет медленно, поскольку выпас домашних животных, продолжающийся здесь все годы формирования залежи, одновременно способствует развитию признаков дигрессии. Флористический состав демутиационно-залежного фитоценоза складывается из 29 видов, из которых 68,9 % – рудеральные виды и только 31,1 % – настоящие степанты. По числу видов преобладают три семейства: отмечено 7 видов из семейства Poaceae; 5 видов из семейства Asteraceae; 3 вида из семейства Fabaceae. На изученном участке общее проективное покрытие травостоя составило 50 %. Наибольшее проективное покрытие было отмечено для *G. tuberosum* (12 %), *Festuca rupicola*

Neuff. (10 %) и *Artemisia taurica* Willd (18 %), что составляет в сумме 40 %, и эта величина определяет суммарное покрытие доминантов травостоя. Следовательно, 10 % проективного покрытия приходится на оставшиеся 26 видов данного сообщества. Доминанты показали и максимальную встречаемость, по значению коэффициента встречаемости были отнесены к I классу. Большая часть видов, слагающих демутационно-залежный фитоценоз, относится к V классу (8 видов), меньшее количество (7 видов) – к III классу, в IV класс вошли 6 видов и во II – 3 вида. Следуя доминантной концепции классификации, фитоценоз участка № 1 относим к ассоциации *Artemisietum geranieto-festucosum*.

В данной ценопопуляции было найдено 1112 рамет *G. tuberosum*. Среднее расстояние между особями $37,6 \pm 2,9$ см. В расположении особей *G. tuberosum* в пределах демутационно-залежного фитоценоза достаточно четко прослеживается контагиозность: локусы содержат от 5–10 до 42–45 растений на 1 м^2 , расстояния между локусами составляют 0,6–1,5 м. Визуально заметная неравномерность в распределении особей подтвердилась и проведенными расчетами: коэффициент Кларка-Эванса оказался достоверно больше единицы и равен 34,4, то есть растения данной ценопопуляции при распределении по площади фитоценоза формируют группы-скопления.

Степное сообщество (№ 2) слагается 65 видами. По числу видов преобладание принадлежит тем же семействам: 10 видов из семейства *Poaceae*; 9 видов семейства *Asteraceae*; 7 видов семейства *Fabaceae*. Из других компонентов фитоценоза, представляющих природоохранный и аттрактивный интерес, отметим *Astragalus henningii* (Steven) Boriss, *Verbascum phoeniceum* L., *Iris pumila* L., *Centaurea orientalis* L., *Bellevalia sarmatica* (Georgi) Woronow, *Tulipa gesneriana* L., *Ornithogallum gussonei* Ten., *Stipa brauneri* (Pacz.) Klok. (Вахрушева, 2015).

Проективное покрытие травостоя в степном фитоценозе составляет 100 %, из них покрытие *Geranium tuberosum* – 60 % при 100-процентной встречаемости этого вида. В литературе отмечается, что *G. tuberosum* L. в сообществах Керченского полуострова произрастает, как правило, в виде единичных экземпляров или имеет встречаемость не выше IV класса. Проективное покрытие *Festuca rupicola* Neuff. и *Dactylis glomerata* L. 22 и 21 %, соответственно. Заметным является и участие *Ornithogallum ponticum* Zahari и *Galatella villosa* (L.) Rchb. f. – по 10 % каждого. Виды, показавшие максимальные величины проективного покрытия, характеризуются максимальной встречаемостью, поэтому они вошли в I класс встречаемости. Но, как и в демутационно-залежном сообществе, большая часть их относится к V классу (33 вида), значительно меньшее количество (12 видов) – к IV классу, в III класс вошли 10 видов, а II – содержит 7 видов. Таким образом, сообщество на участке № 2 принадлежит к ассоциации *Geranietum dactyleto-festucosum*.

Для изучения пространственного распределения особей *G. tuberosum* в сообществе луговой степи было произведено 97 измерений расстояний между «ближайшими соседями» на пробной площади 100 м^2 . Среднее расстояние между растениями составляет $19,3 \pm 1,7$ см. Коэффициент Кларка-Эванса оказался 0,87 и по критерию Стьюдента при уровне значимости $p=0,05$ он недостоверно отличается от 1, поэтому распределение растений в луговой степи – случайное: есть локусы-скопления и одиночно встречающиеся растения, находящиеся друг от друга на расстояниях 5–15 см до 35–40 см.

Биоморфологическая характеристика *G. tuberosum*. У герани клубненосной, находящейся в генеративной фазе онтогенеза, в надземной части, рядом с генеративным побегом, как правило, располагаются два (редко до 4) хорошо развитых 5–7 пальчатосложных листа. Такая структура взаимного расположения побега и листьев создает впечатление полурозеточной формы растения, что и было отмечено В. Н. Голубевым в характеристике структуры надземных побегов этого вида (Голубев, 1996). Детальное изучение особенностей расположения листьев относительно генеративного побега, позволило установить, что розетка у этого вида не формируется, а выходящие при основании побега листья развиваются из почек клубня (глазков), причем из разных почек, находящихся друг от друга на расстоянии (1–2 см). У растения отсутствует система укороченных и сближенных узлов при основании надземного побега, как это должно быть в классическом случае формирования розетки. Из

рисунка 1а видно, что «розеточные» листья, в реальности, располагаются рядом с генеративным побегом и выходят из разных почек (глазков) подземного клубня (иногда из разных клубней). Такая структура растения не может быть отнесены к полурозеточной, так как розетка, в понимании этого термина в классической морфологии, отсутствует.

Выше на стебле, у основания соцветия формируются супротивно или мутовчато листья с меньшим числом листочков, нежели у листьев, развивающихся из глазков. Они отличаются заметной вариабельностью формы: с тремя-пятью листочками или простые перисто-надрезанные или перисто-рассеченные, черешковые; эти листья могут быть и почти сидячими. Вариабельность их формы не показала необходимых закономерностей, которые позволили бы использовать этот признак для дифференциации растений генеративного возраста.

Для подземной сферы *G. tuberosum* характерны два типа видоизменений побегов: подземные столоны и клубни, то есть утолщенные части подземных побегов. У молодых растений (ювенильных и имматурных) столоны нитевидные белые хрупкие и легко обламывающиеся при выкапывании, что затрудняет их обнаружение. В развитии клубней прослеживаются следующие закономерности: молодой клубень возникает на столоне уже в ювенильном возрасте, он обычно белого цвета и в первый год покрыт эпидермой. В этом возрастном состоянии клубни округлые, в свежем виде, чаще всего, белые (реже – оранжеватые) блестящие, диаметром около 2–3 мм (рис. 1b).



Рис. 1. *Geranium tuberosum*: взрослое генеративное растение (a), растение в фазе ювенильного (b) и молодого имматурного (c) возраста

Изменение цвета клубней обычно происходит к 2-му или 3-ему году, когда растение переходит в имматурное возрастное состояние. Ко второму году отходящий от него подземный стolon утолщается до 1–2 мм в диаметре, становится коричневым, снаружи развивается перидерма (на поверхности клубня и stolона 2-го года), от него начинает формирование клубень 2-го года, более крупный, оранжевый или светло-коричневый (рис. 1c).

По такой же схеме происходит формирование 3-го и 4-го клубней. При этом имеет место постепенное усыхание клубней предыдущего года и формирование более крупных клубней текущего года, то есть эти клубни – многолетние. Постепенно преобразовываясь, существуют 2–4 года. Столоны, на которых они развиваются, начиная с имматурного возраста, постепенно одревесневают.

У молодых генеративных особей, как и у прегенеративных растений, имеется 1 клубень оранжевого цвета (рис. 2a). У зрелых генеративных особей развиваются 2 клубня: оранжевый и темно-коричневый (рис. 2b). Изредка встречались генеративные растения (зрелого генеративного возраста), имеющие по 4 клубня (рис. 2c).

Глубина погружения клубней колеблется от 3,5 см до 15 см, что зависит от плотности грунта и возраста раметы. Вследствие наличия двух видоизменений подземной побеговой системы (столоны и клубни), основной способ поддержания популяций – вегетативное размножение, поэтому *G. tuberosum* чаще всего формирует клонный тип популяций.

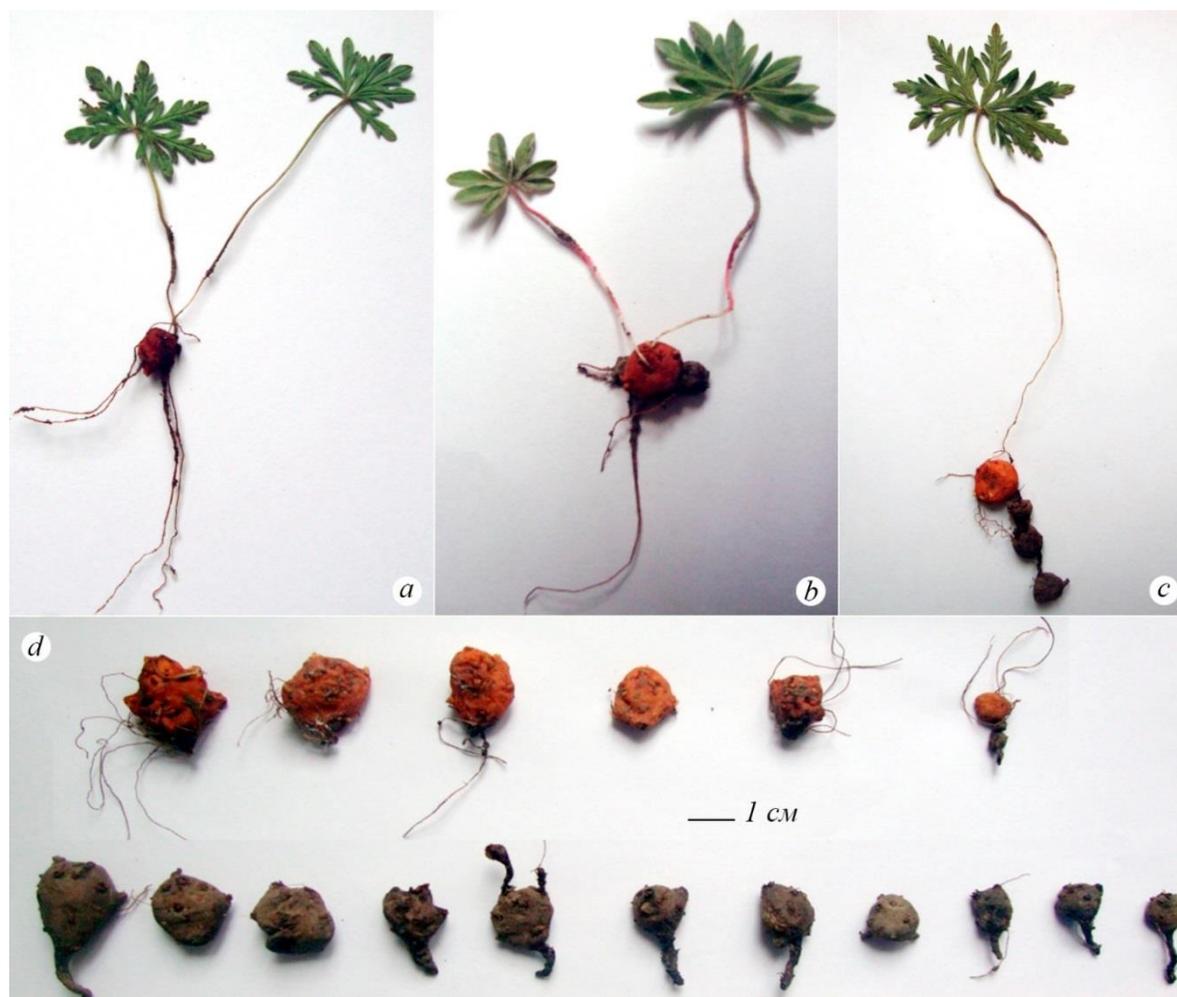


Рис. 2. Генеративные растения *Geranium tuberosum* с 1 (a), 2 (b) и 4 (c) клубнями и форма клубней (d)

У взрослых вегетативных (виргинильных) и молодых генеративных растений клубни разной формы и размеров: яйцевидные, почти прямоугольные или треугольные, темно-оранжевые или коричневые, соединены тончайшими подземными столонами, молодые – белого цвета, с возрастом – темно-оранжевые, коричневатые (рис. 2d – верхний ряд). У взрослых генеративных растений столоны преимущественно коричневые и одревесневшие,

до 2 см в диаметре. В изученных популяциях у *G. tuberosum* были найдены клубни, заметно варьирующие по форме от округлой, треугольно-удлиненной, шаровидно-квадратной и единично – до многоугольной (рис. 2*d* – нижний ряд).

Клубни герани клубненой существенно варьировали не только по форме, цвету и количеству, но также существенно отличались по объему: 0,32 см³ до 2,86 см³, а количество «глазков» изменялось от 6 до 10 шт. Связь между объемом клубней и числом глазков на них обнаружена не была.

В лабораторном эксперименте при выращивании взрослого клубня на перлите динамика развития *G. tuberosum*, установленная в природных условиях, получила подтверждение. Из основания stolона прошлого года, покрытого перидермой, начинает развиваться почка, хорошо заметная на рисунке 3.

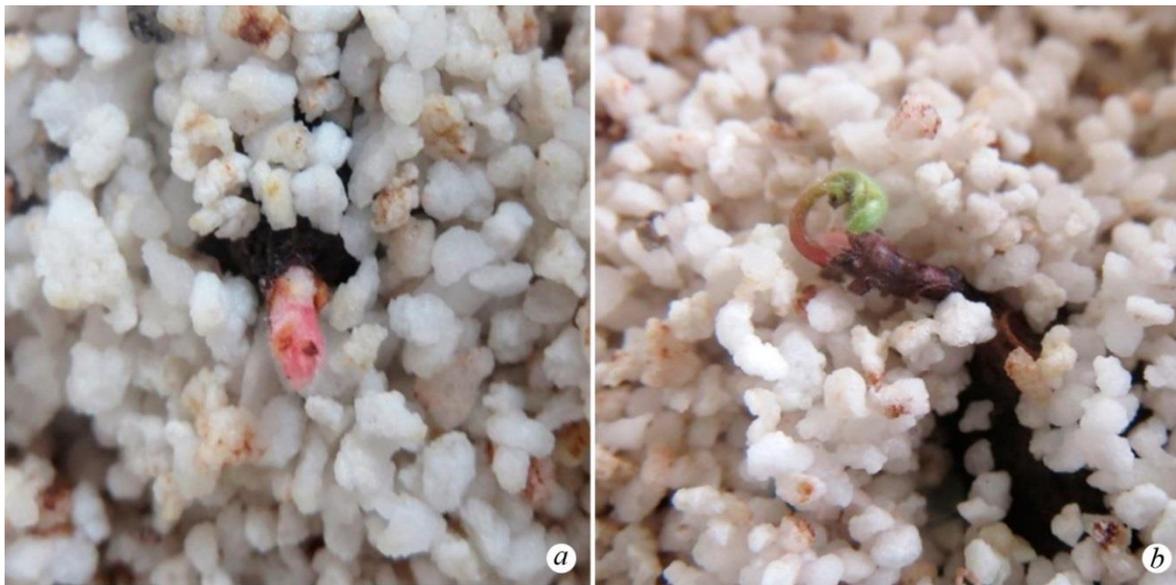


Рис. 3. Зачаток надземного побега, развивающийся из почки клубня (а) и появление молодого листа из почки базальной части многолетнего клубня (b)

Кроме того, из другого глазка этого же клубня одновременно формируется подземный stolон, который в течение эксперимента достиг длины 3 см. Он виден в нижней части фото на рисунке 3*b*.

Помимо подробного изучения морфологии видоизмененных подземных побегов *G. tuberosum* и динамики развития клубней, была также сделана попытка нахождения у герани клубненой возрастных критериев для выделения возрастных состояний. В пределах степного фитоценоза все растения этого вида возникли вследствие исключительно вегетативного размножения. Здесь не представилось возможным дифференцировать различия особей герани по возрасту, а, следовательно, вся ценопопуляция в изученном фитоценозе луговой степи (№ 2) – клоновая.

В демулационно-залежном сообществе величина проективного покрытия травостоя ниже на 50 %, чем в луговой степи. Здесь, на свободных от растений участках почвы, где практически отсутствует конкуренция со стороны других видов, были найдены растения прегенеративного возраста. В частности, два растения в ювенильной фазе. Они отличались наличием всего одного листа с 3 листочками, имеющими цельный край, длина каждого из них от 2 до 7 мм, ширина – 2 мм; клубень в этом возрастном состоянии имеет диаметр также 2 мм (рис. 1*b*). Три особи принадлежали к имматурным растениям. В этом возрасте у *G. tuberosum* один лист с 5 цельнокрайними листочками: три центральных длиной от 7 до 10 мм, шириной 2 мм; каждый из боковых листочков рассечен на две почти равные части и напоминают

латинскую букву V (рис. 1с). В этом же сообществе было обнаружено 17 виргинильных растений. Однако число листочков в сложном листе и у виргинильных и у генеративных растений *G. tuberosum* в основном 5, но по мере роста растения их общее количество может увеличиваться до 7–9 листочков на одном листе. Количество зубцов на листочках пальчатосложного листа колеблется от 3 зубцов до 15 и больше, что имеет место как у виргинильных (рис. 3а), так и у генеративных растений (рис. 3б).

Несмотря на невозможность установить закономерности по степени рассечения листочков, в целом листья генеративных растений имеют большую глубину рассечения листочков (почти всегда до центральной жилки), по сравнению с листьями виргинильных особей (рис. 3 а и б).



Рис. 3. Виргинильное (а) и генеративное (б) растение *Geranium tuberosum* (листья из глазков клубня)

Проанализировав морфологические признаки листьев герани, отметим, что у многих видов именно эти признаки лежат в основе разделения особей на возрастные состояния, однако проведенный нами количественный подсчет зубцов на листочках и числа листочков не позволил выявить каких-либо закономерностей для растений *G. tuberosum*. Учитывая, что особи семенного происхождения (генеты) полностью отсутствуют в степном сообществе и крайне малочисленны в демулационно-залежном, а способ самоподдержания у популяций этого вида в обоих ценологических условиях – исключительно или преимущественно вегетативное размножение, соотношение растений различных возрастных состояний для успеха существования данной популяции почти не имеет практического значения.

Таким образом, из полученных данных о проективном покрытии, значении коэффициента встречаемости и способности к самоподдержанию вегетативным и, частично, семенным способом можно сделать вывод, что условия Керченского полуострова благоприятны для развития охраняемого вида *G. tuberosum*, однако для его эффективного сохранения необходима охрана всех пригодных экотопов. Важно при этом учесть, что вид успешно освоил урбанизированные территории: газоны, клумбы, огороды, придавая им особую декоративность, что также важно учитывать для сохранения вида, охраняемого Красной книгой РК.

ВЫВОДЫ

1. *Geranium tuberosum* на Керченском полуострове фитоценологически приурочена к демулационно-залежным сообществам (асс. *Geranietum artemisieto-festucosum*) и фитоценозам

луговых степей (асс. *Geranietum dactyleto-festucosum*), достигая в обоих значимости доминанта. Хорошо адаптировалась к урбанизированным экотопам.

2. *G. tuberosum* имеет два типа изменений подземных побегов: подземные столоны и клубни; в надземной части – прикорневую розетку не формирует, основные фотосинтезирующие листья развиваются из глазков клубней.

3. В демутационно-залежном сообществе (№ 1) популяция преимущественно клоновая, с общей численностью рамет 1112 шт., но с незначительной возможностью семенного размножения (на 100 м² – 17 виргинильных, три имматурных и две ювенильных особи, при 23,4±2,1 генеративных растений на 1 м²). Пространственная структура *G. tuberosum* в этом сообществе – контагиозная.

4. В фитоценозе луговой степи *G. tuberosum* образует клоновую популяцию, состоящую из рамет, последовательно появляющихся из многолетних клубней, возникающих на столонах. Пространственное размещение особей в степном сообществе – случайное.

Список литературы

Вахрушева Л. П., Абдулганиева Э. Ф. Пространственная структура и ценотическая приуроченность *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd. в предгорном Крыму // Материалы VII Международной научно-практической конференции «Заповедники Крыма. Биоразнообразие и охрана природы в Азово-Черноморском регионе (Симферополь, 24–26 октября 2013 г.)». – Симферополь, 2013. – 426 с.

Вахрушева Л. П., Абдулганиева Э. Ф. Морфологические признаки возрастных состояний и онтогенез *Hedysarum tauricum* Pall. ex Willd. // Ученые записки Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского, сер. «Биология, химия». – 2015. – Т. 1 (67), № 2. – С. 27–35.

Вахрушева Л. П. Флоро-ценотическое разнообразие степных фитоценозов юга Керченского полуострова /Международный степной форум РГО и VII Международный симпозиум «Степи Северной Евразии» Россия., 26-31 мая 2015. – Оренбург: Печатный дом «Димур», 2015. – С. 220–222.

Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: ГНБС, 1996. – 86 с.

Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 266 с.

Красная книга Республики Крым / [Ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга]. Симферополь: ИТ АРИАЛ, 2015. – 478 с.

Определитель высших растений Крыма / [Под общей ред. Н. И. Рубцова] – Л.: Наука, 1972. – 550 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл моголетних травянистых растений в луговых ценозах. // Труды БИН АН СССР. – Сер. 3, Геоботаника, 1950. М.: АН СССР. – Вып. 6. – С. 7–204.

Работнов Т. А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 296 с.

Серебряков И. Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. // Ученые записки Московского городского педагогического института им. Потемкина. – 1954. – С. 37.

Уранов А. А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. – 1975. – №. 2. – С. 7–34.

Харитонов С. П. Метод «ближайшего соседа» для математической оценки распределения биологических объектов на плоскости и на линии. // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. – Сер. Биология, 2005. – № 1. – С. 213–221.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. – Ленинград: ЛГУ, 1964. – 447 с.

Vakhrusheva L. P., Ryazantseva N. V. Population structure and peculiarities of morphology *Geranium tuberosum* – species of Red Book of the Republic of Crimea // Ekosistemy. 2019. Iss. 20. P. 68–75.

The phytocoenological characteristics of the Kerch Peninsula phytocoenoses in which *Geranium tuberosum* L. grows are given. Morphology peculiarities of the species vegetation organs (stolons, tubers and leaves) identified. The characteristic of the *G. tuberosum* coenopopulations about spatial structure, methods of self-sustaining numbers in various phytocoenotic conditions is analyzed. *G. tuberosum* on the Kerch Peninsula is phytocoenotically confined to demutatio-digressions communities (ass. *Geranietum artemisieto-festucosum*) and phytocoenoses of meadow steppes (ass. *Geranietum dactyleto-festucosum*), reaching dominant role in both. It is well adapted to urbanized ecotopes. *G. tuberosum* has two types of changes in underground shoots: underground stolons and tubers; in the aerial part, it does not form a rosette, the main leaves develop from the tubers gemma. In the demutatio-digressions community (N 1), the population is predominantly clonal, with a limited seed propagation. The spatial structure of individuals in the meadow steppe community is random, in the demutatio-digressions community is gregis.

Key words: *Geranium tuberosum* L., phytocoenoses, coenopopulations, stolons, tubers, morphological peculiarities.

Поступила в редакцию 09.06.19