

ВЗАИМОСВЯЗЬ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ С РЕЗУЛЬТАТАМИ ИХ ИНТРОДУКЦИИ В НОВЫЕ УСЛОВИЯ СРЕДЫ

Е. С. Васфилова

ФГБУН «Ботанический сад Уральского отделения РАН»

Поступила в редакцию 23.03.2017 г.

Аннотация. Проведено изучение интродукционной перспективности растений различных жизненных форм при перенесении в подзону южной тайги (Средний Урал). Проанализированы результаты интродукции 215 видов, выращенных в открытом грунте. Интродукционную перспективность вида определяли по шести показателям, каждый из которых оценивали по трехбалльной шкале: семенное воспроизводство; естественное вегетативное размножение в условиях культуры; мощность развития растений; повреждаемость вредителями и болезнями; устойчивость по отношению к неблагоприятным факторам среды; длительность существования вида в новых условиях. Суммарную оценку нормировали, т.е. делили на число изучавшихся показателей, и получали средний балл интродукционной перспективности. Для выяснения взаимосвязи жизненных форм видов и результата перенесения в новые условия среды применяли однофакторный дисперсионный анализ. В качестве фактора рассматривали жизненные формы видов, в качестве зависимой переменной – средний балл интродукционной перспективности и составляющие ее показатели.

Установлено, что у однолетних и одно-двулетних видов достоверно ниже длительность существования в условиях интродукции, чем у многолетних, причем эта особенность характерна только для инорайонных видов, произрастающих в природе за пределами региона интродукции.

Изучение результатов интродукции растений различных жизненных форм, выделенных по системе К. Раункиера, показало, что средний балл интродукционной перспективности достоверно ниже у фанерофитов, по сравнению с гемикриптофитами (как безрозеточными, так и розеточными). У жизненных форм с пониженной интенсивностью семенного размножения (хамефитов и криптофитов) наблюдалось повышенное вегетативное размножение и наоборот, растения жизненных форм с хорошим семенным размножением (гемикриптофиты) заметно слабее размножались вегетативно. Отсутствие вегетативного размножения у терофитов компенсировалось интенсивным семенным размножением. У фанерофитов и семенное, и вегетативное размножение было довольно слабым.

Среди жизненных форм, выделенных по системе И.Г. Серебрякова, наиболее перспективными оказались длиннокорневищные виды, для которых характерны интенсивное вегетативное и довольно высокое семенное размножение, а также большая длительность существования в условиях культуры. Самое слабое вегетативное размножение отмечено у стержнекорневых, короткокорневищных растений и у многолетних монокарпиков. Семенное размножение, наоборот, оказалось наиболее интенсивным у стержнекорневых растений и всех монокарпиков. Наиболее низки интродукционные потенции у древесных растений, характеризующихся низкой степенью вегетативного и семенного воспроизводства, пониженной мощностью развития.

Ключевые слова: жизненная форма, биоморфа, интродукция растений.

Жизненные формы (биоморфы) растений формировались, как указывают многие исследователи [1-4], в результате роста и развития растений в определенных экологических и ценологических условиях окружающей среды и являются выражением приспособленности растений к этим условиям. Адаптивными чертами жизненной формы являются, в частности, размеры и общая продолжительность жизни растения, положение побегов

и почек по отношению к субстрату, способность к вегетативному размножению и др. [5]. Как отмечают Н.П. Савиных, В.А. Черемушкина [6: 660], экологическая морфология растений (биоморфология) изучает «изменчивость габитуса растений в различных условиях среды и выясняет адаптивное значение биоморфологических признаков по отношению к отдельному фактору или комплексу факторов». Одной из задач биоморфологии на современном этапе, по мнению этих исследователей, является, в частности, внедрение биоморфо-

логического подхода в прикладные ботанические и экологические исследования.

Существуют определенные закономерности распределения жизненных форм по земной поверхности в зависимости от климатических особенностей. Как отмечал Б.А. Юрцев [7], представители различных жизненных форм, попадая в новые ландшафтно-климатические условия, «будут по-разному реагировать на перемену условий и вырабатывать несходные комплексы приспособлений»; различные признаки жизненных форм могут «определять возможность или невозможность произрастания вида в конкретных экологических условиях, влиять на направление его эволюции, его адаптации и т.д.» [7: 31]. Одним из ведущих факторов в процессе адаптации растений к новым условиям среды является принадлежность к той или иной жизненной форме [8, 9]. Представляет интерес, какие именно жизненные формы окажутся более перспективными при интродукции в конкретные регионы, с определенными природно-климатическими условиями. При этом выявление закономерностей, связанных с отношением растений к среде обитания, и отбор на их основе перспективных для переселения видов являются важной задачей интродукционного процесса [4]. Выяснение вопроса, насколько велики приспособительные возможности той или иной жизненной формы, насколько она может соответствовать новым условиям среды обитания при интродукции растений дает также возможность интродукционного прогноза для конкретных регионов интродукции.

Целью настоящей работы явилось сравнительное изучение интродукционной перспективности растений различных жизненных форм при перенесении в новые условия среды, в подзону южной тайги Среднего Урала.

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

Работа проводилась в условиях Ботанического сада Уральского отделения РАН (Екатеринбург, подзона южной тайги), в период с 1984 г. по 2015 г. Изучались лекарственные растения, представляющие собой экономически важную группу видов. Проанализированы результаты интродукции 215 видов, выращивавшихся в открытом грунте, без укрытия (табл. 1). Исходная жизненная форма каждого конкретного вида определялась по литературным материалам [10-12.] как характерная для него в зрелом генеративном онтогенетическом состоянии в типичных местообитаниях. Ис-

пользовали различные системы классификации жизненных форм.

Таблица 1
Изученные виды растений и их средний балл интродукционной перспективности (СБИП)

Семейство, вид	Средний балл
Сем. Acoraceae	
<i>Acorus calamus</i> L.	2.17
Сем. Anacardiaceae	
<i>Cotinus coggygia</i> Scop.	1.83
Сем. Apiaceae	
<i>Ammi majus</i> L.	2.0
<i>Archangelica officinalis</i> Hoffm.	2.5
<i>Bupleurum longifolium</i> L. subsp. <i>aureum</i> (Fisch. ex Hoffm.) Soo	2.67
<i>Bupleurum rotundifolium</i> L.	2.25
<i>Carum carvi</i> L.	3.0
<i>Conium maculatum</i> L.	2.8
<i>Eryngium planum</i> L.	2.5
<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	1.5
<i>Levisticum officinale</i> W. D. J. Koch.	2.33
<i>Peucedanum morisonii</i> Bess. ex Spreng.	2.33
<i>Phlojodicarpus sibiricus</i> (Fisch. ex Spreng.) K.-Pol.	2.0
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	2.5
<i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch	2.50
<i>Sphallerocarpus gracilis</i> Bess. ex DC	2.4
Сем. Apocynaceae	
<i>Apocynum cannabinum</i> L.	1.33
<i>Vinca minor</i> L.	2.5
Сем. Araliaceae	
<i>Aralia elata</i> (Miq.) Seem.	2.67
<i>Eleutherococcus senticosus</i> (Rupr. et Maxim.) Maxim.	2.33
Сем. Aristolochiaceae	
<i>Asarum europaeum</i> L.	2.67
Сем. Asclepiadaceae	
<i>Gomphocarpus fruticosus</i> (L.) R.Br.	1.5
<i>Periploca graeca</i> L.	1.33
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i> Medik.	2.17
Сем. Asparagaceae	
<i>Asparagus officinalis</i> L.	2.67
Сем. Asteraceae	
<i>Achillea millefolium</i> L.	3.0
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	2.33
<i>Arnica angustifolia</i> Vahl	2.50
<i>Arnica chamissonis</i> Less.	2.67
<i>Artemisia absinthium</i> L.	2.83
<i>Bidens tripartita</i> L.	2.5
<i>Calendula arvensis</i> L.	2.25
<i>Calendula officinalis</i> L.	2.5
<i>Centaurea cyanus</i> L.	2.25
<i>Cichorium intybus</i> L.	2.67
<i>Cnicus benedictus</i> L.	2.25
<i>Echinacea pallida</i> (Nutt.) Nutt.	2.17
<i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench	2.33
<i>Echinops sphaerocephalus</i> L.	2.5
<i>Gnaphalium pilulare</i> Wahlenb.	2.5
<i>Grindelia robusta</i> Nutt.	2.5

Таблица 1 (Продолжение)

Изученные виды растений и их средний балл интродукционной перспективности (СБИП)

Семейство, вид	Средний балл
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	2.5
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	2.83
<i>Inula helenium</i> L.	2.67
<i>Inula macrophylla</i> Kar. et Kir.	2.5
<i>Leontopodium discolor</i> Beauverd	2.33
<i>Matricaria recutita</i> L.	2.75
<i>Onopordum acanthium</i> L.	1.8
<i>Petasites hybridus</i> (L.) Gaertn., Mey et Scherb.	2.67
<i>Pyrethrum carneum</i> M. Bieb.	2.33
<i>Pyrethrum coccineum</i> (Willd.) Worosch.	2.33
<i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Scop.	2.67
<i>Pyrethrum parthenifolium</i> Willd.	2.67
<i>Rudbeckia laciniata</i> L.	2.5
<i>Silybum marianum</i> L.	2.0
<i>Solidago canadensis</i> L.	2.5
<i>Solidago gigantea</i> Aiton	2.67
<i>Stemmacantha carthamoides</i> (Willd.) Dittrich	2.5
<i>Tanacetum pseudachillea</i> C. Winkl.	2.5
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	2.67
<i>Tragopogon dubius</i> Scop.	2.5
Сем. Berberidaceae	
<i>Sinopodophyllum hexandrum</i> (Royle) T.S. Ying	2.17
Сем. Boraginaceae	
<i>Anchusa officinalis</i> L.	2.8
<i>Borago officinalis</i> L.	2.25
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	2.4
<i>Lithospermum officinale</i> L.	2.33
<i>Pulmonaria mollis</i> Wulfen ex Hornem.	2.5
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	2.33
<i>Symphytum officinale</i> L.	2.83
Сем. Brassicaceae	
<i>Armoracia rusticana</i> P.G. Gaertn., B. Mey. et Scherb.	2.33
<i>Brassica juncea</i> (L.) Czern.	2.25
<i>Bunias orientalis</i> L.	2.5
<i>Cochlearia officinalis</i> L.	2.0
<i>Erysimum canescens</i> Roth	2.0
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	2.75
<i>Lunaria rediviva</i> L.	2.0
Сем. Campanulaceae	
<i>Campanula rapunculoides</i> L.	2.83
<i>Codonopsis clematidea</i> (Schrenk) Clarke	2.17
Сем. Cannabaceae	
<i>Humulus lupulus</i> L.	2.5
Сем. Caryophyllaceae	
<i>Herniaria glabra</i> L.	2.33
<i>Lychnis chalcidonica</i> L.	2.83
Colchicaceae	
<i>Colchicum speciosum</i> Stev.	2.17
Сем. Convallariaceae	
<i>Convallaria majalis</i> L.	2.67
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	2.67
Сем. Crassulaceae	
<i>Hylotelephium maximum</i> (L.) Holub.	2.83
<i>Hylotelephium triphyllum</i> (Haw.) Holub.	2.83

Таблица 1 (Продолжение)

Изученные виды растений и их средний балл интродукционной перспективности (СБИП)

Семейство, вид	Средний балл
<i>Rhodiola rosea</i> L.	2.5
<i>Sedum acre</i> L.	2.67
Сем. Cucurbitaceae	
<i>Bryonia alba</i> L.	2.0
Сем. Dioscoreaceae	
<i>Dioscorea nipponica</i> Makino	2.5
Сем. Ephedraceae	
<i>Ephedra distachya</i> L.	2.17
Сем. Euphorbiaceae	
<i>Euphorbia soongarica</i> Boiss.	2.5
<i>Ricinus communis</i> L.	1.33
<i>Flueggea suffruticosa</i> (Pall.) Baill.	2.0
Сем. Fabaceae	
<i>Amorpha fruticosa</i> L.	1.83
<i>Astragalus dasyanthus</i> Pall.	1.67
<i>Astragalus falcatus</i> Lam.	2.33
<i>Astragalus glycyphyllos</i> L.	2.33
<i>Astragalus onobrychis</i> L.	1.67
<i>Desmodium canadense</i> (L.) DC.	2.5
<i>Galega officinalis</i> L.	1.67
<i>Galega orientalis</i> Lam.	2.83
<i>Glycyrrhiza glabra</i> L.	2.33
<i>Glycyrrhiza korshinskyi</i> Grig.	2.67
<i>Glycyrrhiza pallidiflora</i> Maxim.	2.33
<i>Glycyrrhiza uralensis</i> Fisch.	2.5
<i>Hedysarum alpinum</i> L.	2.67
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	2.8
<i>Ononis arvensis</i> L.	2.5
<i>Thermopsis lanceolata</i> R. Br.	2.5
<i>Trigonella foenum-graecum</i> L.	2.0
Сем. Fumariaceae	
<i>Fumaria officinalis</i> L.	3.0
Сем. Gentianaceae	
<i>Centaurium erythraea</i> Rafn.	2.0
<i>Gentiana lutea</i> L.	2.17
Сем. Hypericaceae	
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	2.83
<i>Hypericum perforatum</i> L.	2.67
Сем. Iridaceae	
<i>Iris pseudacorus</i> L.	2.67
Сем. Lamiaceae	
<i>Ajuga reptans</i> L.	2.17
<i>Betonica betoniciflora</i> (O. Fedtsch. & B. Fedtsch.) Sennikov	2.50
<i>Glechoma hederacea</i> L.	2.67
<i>Hyssopus officinalis</i> L.	2.5
<i>Lagochilus inebrians</i> Bunge	1.33
<i>Lamium album</i> L.	2.67
<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	2.5
<i>Melissa officinalis</i> L.	1.33
<i>Mentha arvensis</i> L.	2.83
<i>Origanum vulgare</i> L.	2.67
<i>Phlomis tuberosa</i> (L.) Moench	2.33
<i>Prunella vulgaris</i> L.	2.67
<i>Scutellaria baicalensis</i> Georgi	2.17

Таблица 1 (Продолжение)

Изученные виды растений и их средний балл интродукционной перспективности (СБИП)

Семейство, вид	Средний балл
<i>Stachys germanica</i> L.	2.33
<i>Stachys affinis</i> Bunge	2.50
<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	2.5
<i>Thymus ovatus</i> Mill.	2.83
<i>Thymus talijevii</i> Klovov & Des.-Shost.	2.17
<i>Thymus uralensis</i> Klovov	2.0
<i>Thymus vulgaris</i> L.	1.5
<i>Ziziphora tenuior</i> L.	2.0
Сем. Linaceae	
<i>Linum usitatissimum</i> L.	2.0
Сем. Lythraceae	
<i>Lythrum salicaria</i> L.	2.67
Сем. Malvaceae	
<i>Althaea officinalis</i> L.	2.50
<i>Althaea taurinensis</i> DC.	2.33
<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	2.5
<i>Malva alcea</i> L.	2.83
Сем. Melanthiaceae	
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	2.17
<i>Veratrum nigrum</i> L.	2.33
Сем. Menispermaceae	
<i>Menispermum dauricum</i> DC.	2.67
Сем. Onagraceae	
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	2.67
<i>Oenothera biennis</i> L.	2.8
Сем. Paeoniaceae	
<i>Paeonia anomala</i> L.	2.33
Сем. Papaveraceae	
<i>Chelidonium majus</i> L.	2.5
<i>Glaucium flavum</i> Crantz	2.0
<i>Macleaya microcarpa</i> (Maxim.) Fedde	2.5
<i>Papaver bracteatum</i> Lindl.	2.17
<i>Papaver rhoeas</i> L.	2.25
<i>Papaver somniferum</i> L.	2.25
Сем. Phytolaccaceae	
<i>Phytolacca americana</i> L.	1.5
Сем. Plantaginaceae	
<i>Digitalis ciliata</i> Trautv.	2.67
<i>Digitalis grandiflora</i> Mill.	2.5
<i>Digitalis ferruginea</i> L.	1.33
<i>Digitalis lanata</i> Ehrh.	1.83
<i>Digitalis purpurea</i> L.	2.0
<i>Gratiola officinalis</i> L.	2.33
<i>Psyllium squalidum</i> (Salisb.) Sojak	2.0
<i>Veronica longifolia</i> L.	2.67
<i>Veronica officinalis</i> L.	2.67
Сем. Polemoniaceae	
<i>Polemonium caeruleum</i> L.	2.67
Сем. Polygalaceae	
<i>Polygala comosa</i> Schkuhr	2.0
Сем. Polygonaceae	
<i>Bistorta officinalis</i> Delarbre	2.67
<i>Persicaria maculosa</i> S. F. Gray	2.0
<i>Rheum rhabarbarum</i> L.	2.67
<i>Rumex confertus</i> Willd.	2.17

Таблица 1 (Продолжение)

Изученные виды растений и их средний балл интродукционной перспективности (СБИП)

Семейство, вид	Средний балл
Сем. Primulaceae	
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	2.67
<i>Primula macrocalyx</i> Bunge	2.17
Сем. Ranunculaceae	
<i>Aconitum napellus</i> L.	2.17
<i>Adonis vernalis</i> L.	2.33
<i>Delphinium elatum</i> L.	2.5
<i>Helleborus purpurascens</i> Waldst. et Kit.	2.17
<i>Nigella damascena</i> L.	2.0
<i>Thalictrum flavum</i> L.	2.17
<i>Thalictrum minus</i> L.	2.67
Сем. Rosaceae	
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	2.67
<i>Dasiphora fruticosa</i> (L.) Rydb.	2.33
<i>Drymocallis rupestris</i> (L.) Sojak	2.50
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	2.33
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	2.67
<i>Fragaria vesca</i> L.	2.33
<i>Geum aleppicum</i> Jacq.	2.67
<i>Geum urbanum</i> L.	2.5
<i>Potentilla alba</i> L.	2.67
<i>Potentilla argentea</i> L.	2.5
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	2.5
<i>Potentilla foliosa</i> Sommier & Levier ex R. Keller	2.5
<i>Potentilla recta</i> L.	2.33
<i>Rubus caesius</i> L.	2.50
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	2.67
Сем. Rubiaceae	
<i>Galium verum</i> L.	2.5
<i>Rubia tinctorum</i> L.	2.33
Сем. Saxifragaceae	
<i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Fritsch.	2.67
Сем. Schisandraceae	
<i>Schisandra chinensis</i> (Turcz.) Baill.	2.5
Сем. Scrophulariaceae	
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	2.17
<i>Verbascum densiflorum</i> Bertol.	2.8
<i>Verbascum nigrum</i> L.	2.67
<i>Verbascum phlomoides</i> L.	2.6
<i>Verbascum phoeniceum</i> L.	2.0
Сем. Solanaceae	
<i>Atropa belladonna</i> L.	1.33
<i>Datura stramonium</i> L.	2.25
<i>Hyoscyamus niger</i> L.	2.0
<i>Physalis alkekengi</i> L.	2.33
<i>Scopolia carniolica</i> Jacq.	2.83
<i>Solanum dulcamara</i> L.	2.33
Сем. Valerianaceae	
<i>Patrinia intermedia</i> (Hornem.) Roem et Schult.	1.83
<i>Valeriana wolgensis</i> Kazak.	2.67
Сем. Violaceae	
<i>Viola arvensis</i> Murr.	2.75
<i>Viola tricolor</i> L.	2.75
Сем. Zygophyllaceae	
<i>Tribulus terrestris</i> L.	2.0

Интродукционную перспективность вида определяли по шести показателям, каждый из которых оценивали по трехбалльной шкале [13]: семенное воспроизводство; естественное вегетативное размножение в условиях культуры; мощность развития растений (высота особей, размеры побегов и листьев) по сравнению с таковой в естественных условиях обитания; повреждаемость вредителями и болезнями; устойчивость по отношению к неблагоприятным факторам среды (в первую очередь, зимостойкость); длительность существования вида в условиях интродукции.

В результате суммирования баллов по всем показателям получали интегральную оценку перспективности интродукции. Однако непосредственно этот показатель не использовали, т.к. в интродукционный эксперимент вовлекались не только многолетники, но также однолетники и двулетники, у которых отсутствовало вегетативное размножение; кроме того, у однолетних растений не оценивалась зимостойкость. В связи с этим полученную суммарную оценку нормировали, т.е. делили на число изучавшихся показателей (шесть – у многолетников, пять – у двулетников, четыре – у однолетних) и получали средний балл интродукционной перспективности, который и использовали для оценки результата интродукции; он колебался от 1.33 до 3.00. В интродукционный эксперимент были привлечены как виды, произрастающие в естественных условиях за пределами региона интродукции, так и виды местной флоры (в том числе заносные).

Для выяснения взаимосвязи жизненных форм видов и результата перенесения в новые условия среды (интродукционной перспективности видов) применяли однофакторный дисперсионный анализ с использованием программы StatSoft STATISTICA for Windows 6.0. В качестве фактора рассматривали жизненные формы видов (по конкретным классификациям), в качестве зависимой переменной – средний балл интродукционной перспективности (СБИП) и составляющие ее показатели. Для каждого фактора проводили анализ его влияния на СБИП в целом и на каждый из показателей интродукционной перспективности по отдельности. Использовали также ранговый критерий Краскела-Уоллиса, представляющий непараметрическую альтернативу однофакторного дисперсионного анализа (позволяющий обрабатывать данные выборок малого объема, с неизвестным типом распределения). Влияние каждого фактора признавалось статистически достовер-

ным, если оно подтверждалось и параметрическим, и непараметрическим методами.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ собранных материалов позволил выявить определенные закономерности в интродукции растений различных жизненных форм.

При изучении влияния длительности жизни растений в природных условиях на перспективность их интродукции в указанный регион все изученные виды разделили на следующие группы: однолетники, одно-двулетники, дву-многолетники, многолетники, одно-дву-многолетники. Выделенные группы не различались по среднему баллу интродукционной перспективности. Однако анализ взаимосвязи длительности жизни и отдельных показателей интродукционной перспективности показал, что у однолетних и одно-двулетних видов достоверно ниже длительность существования в условиях интродукции, чем у многолетних (соответственно $p=0.000018$ и $p=0.00498$). Раздельный анализ видов местной флоры и инорайонных видов, произрастающих в природе за пределами региона интродукции, позволил установить, что эта особенность характерна только для второй группы.

Однолетники лучше приспособлены к переживанию неблагоприятного зимнего периода, который они переносят в виде семян, а не зимующих почек. Однако многие инорайонные однолетники являются теплолюбивыми растениями с довольно длительным вегетационным периодом (*Ammi majus*, *Tribulus terrestris* и др.), у которых не всегда успевают вызреть семена из-за неблагоприятных условий отдельных вегетационных сезонов, что может приводить к быстрому выпадению вида (особенно при небольшом сроке сохранения жизнеспособности ранее сформировавшихся семян). Кроме того, некоторые виды инорайонных однолетников (например, *Cnicus benedictus*) вообще не дают самосева в довольно суровых условиях Среднего Урала, либо он очень незначителен и не обеспечивает воспроизводство вида (например, *Silybum marianum*). Как известно, однолетники наиболее характерны для условий аридного (жаркого и сухого) климата; во флорах северных районов их значительно меньше [1, 8].

Одной из наиболее известных систем классификации жизненных форм растений является система К. Раункиера, основанная на положении почек возобновления по отношению к поверхности почвы. В соответствии с этой системой изучали интродукционные возможности следующих групп видов: 1 – фанерофиты, 2 – хамефиты, 3 – безрозеточные

гемикриптофиты, 4 – полурозеточные и розеточные (далее используется термин «розеточные») гемикриптофиты, 5 – криптофиты, 6 – терофиты. Отдельное рассмотрение в данной работе безрозеточных и розеточных гемикриптофитов связано с тем, что «розеточный рост и розеточная структура побегов являются важной приспособительной особенностью растений к переживанию холодного зимнего сезона... розеточные растения хорошо отвечают климатическим условиям умеренно холодных и альпийских областей» [2: 29], что представляет большое значение для региона интродукции, где проводилось данное исследование. Розеточная стадия в онтогенезе побегов характерна для растений в умеренном климате с длительными зимами [14]: розетка листьев способствует не только успешной перезимовке, но и помогает растениям более эффективно использовать теплый воздух на поверхности почвы. На адаптивное значение структуры побеговой системы розеткообразующих видов (в роде Шалфей) при пониженных температурах почвы и воздуха указывает также Е.В. Байкова [15].

Проведенный анализ показал статистически значимое влияние принадлежности к определенной жизненной форме на средний балл интродукционной перспективности ($p=0.0248$); он достоверно ниже у фанерофитов, по сравнению с гемикриптофитами, как безрозеточными, так и розеточными (рис. 1а). На повышенную пластичность травянистых растений по сравнению с древесными указывают многие авторы, преимущество переселенных травянистых растений перед древесными отмечается в большинстве интродукционных пунктов [4, 16]. Что касается гемикриптофитов, то высокую перспективность данной жизненной формы для достаточно суровых климатических условий отмечают Б.Н. Головкин [8] – для растений, переселенных в Хибин, Данилова [17] – для видов, интродуцированных в Якутию. Гемикриптофиты, в первую очередь, розеточные формы их, преобладают также в альпийских регионах [18] и субнивальном поясе в северо-западных Гималаях [19].

Растения различных жизненных форм различаются и по интенсивности семенного размножения ($p=0.000005$; рис. 1б). Она достоверно ниже у фанерофитов по сравнению с гемикриптофитами и терофитами. Промежуточное положение занимают хамефиты и криптофиты. Интенсивное семенное воспроизводство розеточных гемикриптофитов отмечает Н.С. Данилова [17]. Для терофитов в целом характерна высокая способность к семенному воспроизводству [8, 20]; они продуцируют большие

количества семян, которые разносятся на значительное расстояние.

Мощность развития растений у фанерофитов, а также хамефитов, оказалась ниже, чем в естественных условиях обитания; особенно велики различия по этому показателю между ними и розеточными гемикриптофитами. В целом влияние жизненной формы на мощность развития растений достоверно на уровне значимости $p=0.000292$.

Влияние принадлежности к определенной жизненной форме на интенсивность вегетативного размножения изучалось только для многолетних растений: оно оказалось статистически значимым ($p=0.00264$; рис. 1в). При этом картина была иной, чем в ситуации с семенным размножением растений различных жизненных форм: хамефиты, а также криптофиты, характеризовались повышенной степенью вегетативного размножения, наиболее низкой она была у розеточных гемикриптофитов. Таким образом, у жизненных форм с пониженной интенсивностью семенного размножения наблюдалось усиление вегетативного размножения и наоборот, растения жизненных форм с хорошим семенным размножением (гемикриптофиты) заметно слабее размножались вегетативно. Отсутствие вегетативного размножения у терофитов компенсировалось интенсивным семенным размножением. Исключение составили фанерофиты, у которых и семенное, и вегетативное размножение было довольно слабым (рис. 1б, 1в). Похожую закономерность отмечает Н.С. Данилова [17] для растений, интродуцированных в Якутию: у видов, активно размножающихся вегетативно, семенное размножение часто подавлено.

Длительность существования в условиях культуры оказалась самой низкой у терофитов ($p=0.000001$), что соответствует данным о взаимосвязи длительности жизни с длительностью существования при интродукции в данный регион.

Изучена взаимосвязь результатов интродукции с принадлежностью растений к жизненной форме по системе И.Г. Серебрякова [1, 10]. Исследовали особенности интродукции растений следующих жизненных форм: 1 – деревья и кустарники; 2 – полукустарники и полукустарнички; травянистые поликарпики: 3 – стержнекорневые, 4 – длиннокорневищные, 5 – короткокорневищные, 6 – ползучие, 7 – клубнеобразующие, 8 – корнеотпрысковые, 9 – лианоидные; 10 – однолетние монокарпики, 11 – дву- и многолетние монокарпики.

Установлено достоверное влияние жизненной формы видов на результат их интродукции ($p=0.00637$; рис. 2а). Наименее перспективными

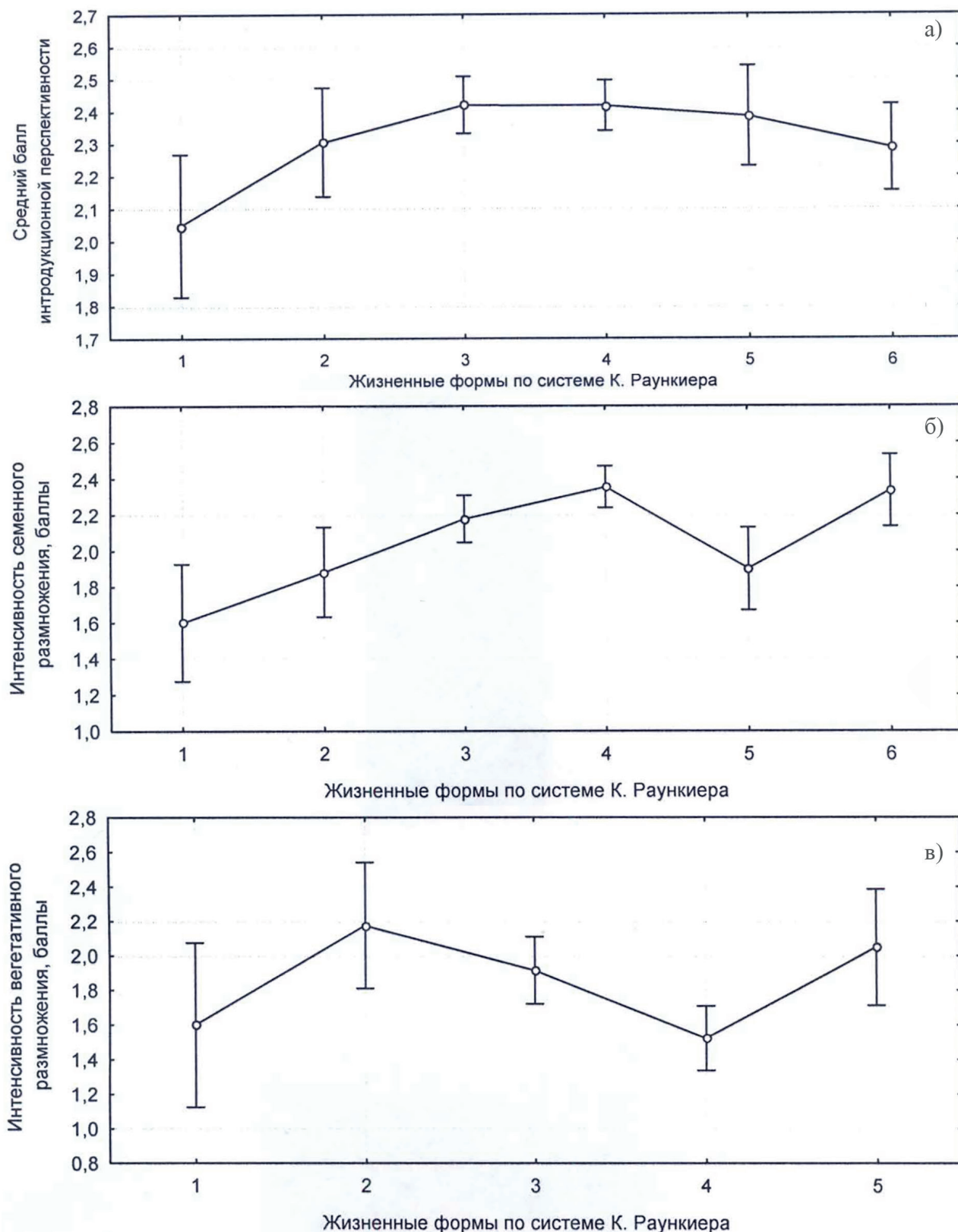


Рис. 1. Результаты интродукции видов различных жизненных форм по системе К. Раункиера: а) средний балл интродукционной перспективности; б) интенсивность семенного размножения; в) интенсивность вегетативного размножения. 1 – фанерофиты, 2 – хамефиты, 3 – безрозеточные гемикриптофиты, 4 – полурозеточные и розеточные гемикриптофиты, 5 – криптофиты, 6 – терофиты.

Приведены средние значения для групп видов, с 95% доверительными интервалами.

оказались древесные и полудревесные растения, самый высокий балл интродукционной перспективности – у длиннокорневищных растений. Это связано, в частности, с высокой интенсивностью вегетативного размножения у последней группы, которое, как отмечал еще И.Г. Серебряков [1], уси-

ливается в условиях холодного климата и избыточного увлажнения. Как известно, длиннокорневищные растения характерны, главным образом, для лесной зоны [1, 4], где расположен регион интродукции. В целом влияние жизненной формы на интенсивность вегетативного размножения много-

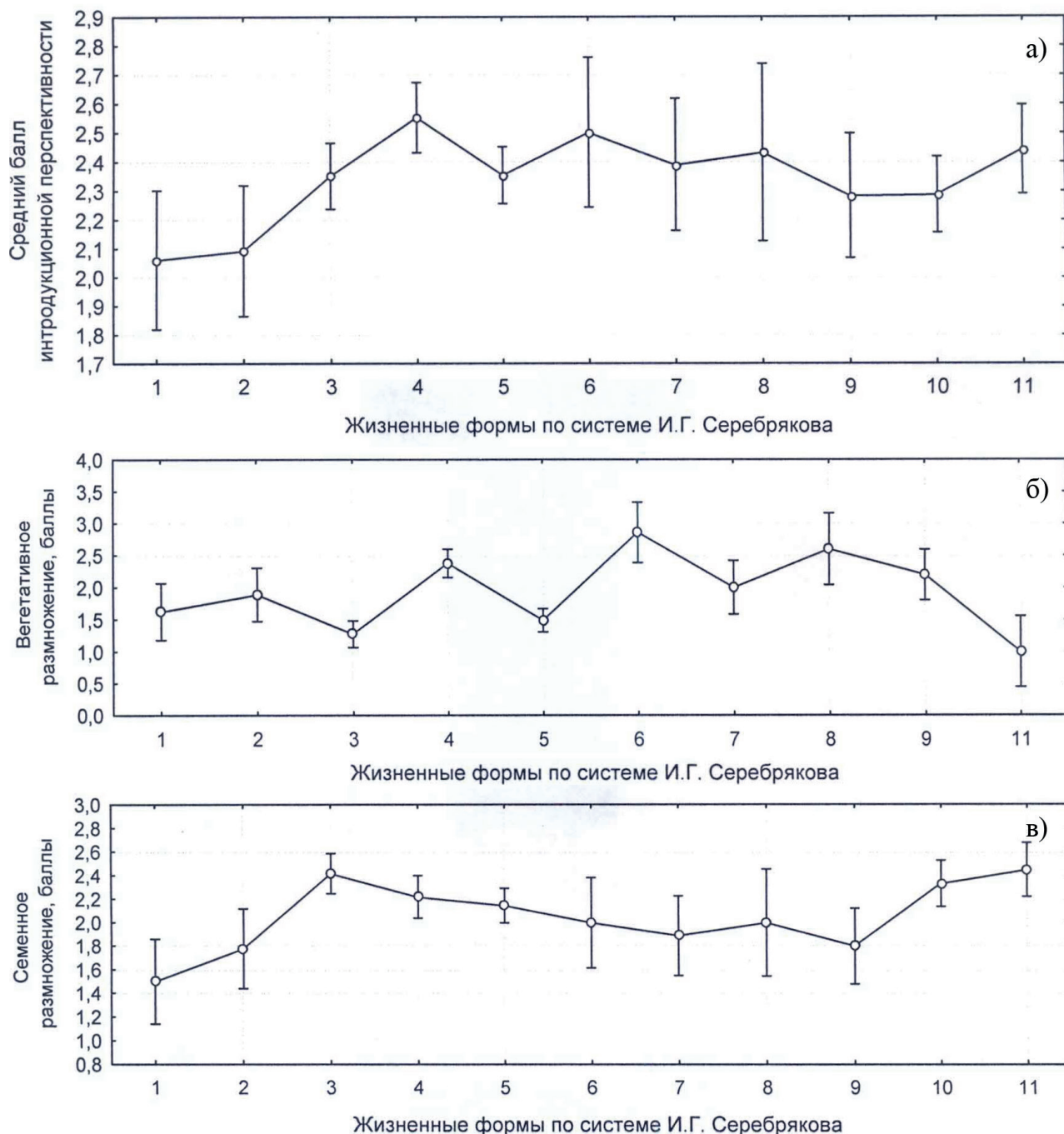


Рис. 2. Результаты интродукции видов различных жизненных форм по системе И.Г. Серебрякова: а) средний балл интродукционной перспективности; б) интенсивность вегетативного размножения; в) интенсивность семенного размножения. 1 – деревья и кустарники; 2 – полукустарники и полукустарнички; травянистые поликарпики; 3 – стержнекорневые, 4 – длиннокорневищные, 5 – короткокорневищные, 6 – ползучие, 7 – клубнеобразующие, 8 – корнеотпрысковые, 9 – лианоидные, 10 – однолетние монокарпики, 11 – дву- и многолетние монокарпики.

Приведены средние значения для групп видов, с 95% доверительными интервалами.

летних растений достоверно на уровне значимости $p < 10^{-6}$. Вегетативное размножение очень высоко также у ползучих и корнеотпрысковых растений, к ним приближаются по этому показателю лианоидные виды (рис. 2б). Самое слабое вегетативное размножение отмечено у стержнекорневых и короткокорневищных растений (что связано с особенностями строения и функционирования их подземных органов), а также у многолетних монокарпиков – группа 11 на рис. 2б (у одно- и двулетних монокарпиков этот тип размножения отсутствует). Довольно слабым является оно и у древесных растений.

Однако семенное размножение, наоборот, оказалось наиболее интенсивным у стержнекорневых растений и всех монокарпиков (рис. 2в). Стоит отметить в этой связи, что у одно- и двулетних монокарпиков интенсификация семенного размножения является единственным способом обеспечить существование вида. Наиболее слабое семенное воспроизводство характерно для изученных древесных растений.

Установлена взаимосвязь жизненной формы по классификации И.Г. Серебрякова с мощностью развития растений ($p = 0.000003$). У древесных, полудревесных и в особенности у лианоидных растений мощность развития оказалась ниже, чем в естественных условиях обитания, а у стержнекорневых, длиннокорневищных, короткокорневищных, дву- и многолетних монокарпиков – заметно выше.

Что касается длительности существования в условиях культуры, то она наиболее низка у однолетних монокарпиков ($p = 0.000001$); различия являются статистически значимыми по сравнению с длинно- и короткокорневищными, стержнекорневыми, клубнеобразующими и лианоидными видами. При этом длительность существования в культуре достоверно снижена только у инорайонных монокарпиков, но не у монокарпиков местной флоры.

Таким образом, в условиях интродукции наиболее перспективными оказались длиннокорневищные виды, для которых характерны интенсивное вегетативное и достаточно высокое семенное размножение, а также большая длительность существования в условиях культуры. Наиболее низки интродукционные потенциалы у древесных растений, характеризующихся низкой степенью вегетативного и семенного воспроизводства, пониженной мощностью развития растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение интродукционной перспективности растений различных жизненных форм при перенесении в новые условия среды, в подзону южной

тайги (Средний Урал) позволило установить следующие закономерности.

У однолетних и одно-двулетних видов длительность существования в условиях интродукции, достоверно ниже, чем у многолетних. Эта особенность характерна только для инорайонных видов, произрастающих в природе за пределами региона интродукции, в отличие от интродуцированных видов местной флоры.

Изучение результатов интродукции растений различных жизненных форм, выделенных по системе К. Раункиера, показало, что средний балл интродукционной перспективности достоверно ниже у фанерофитов, по сравнению с гемикриптофитами (как безрозеточными, так и розеточными). У жизненных форм с пониженной интенсивностью семенного размножения (хамефитов и криптофитов) наблюдалось усиление вегетативного размножения и наоборот, растения жизненных форм с хорошим семенным размножением (гемикриптофиты) заметно слабее размножались вегетативно. Отсутствие вегетативного размножения у терофитов компенсировалось интенсивным семенным размножением. Исключение составили фанерофиты, у которых и семенное, и вегетативное размножение было довольно слабым. Мощность развития особей фанерофитов была достоверно ниже, чем у розеточных гемикриптофитов.

Для изученных видов показана достоверная взаимосвязь жизненных форм, выделенных по системе И.Г. Серебрякова, с результатами интродукции. Полученные результаты позволяют сделать вывод об интродукционной перспективности различных жизненных форм для новых условий среды. Наиболее перспективными оказались длиннокорневищные виды, для которых характерны интенсивное вегетативное и достаточно высокое семенное размножение, а также большая длительность существования в условиях культуры. Самое слабое вегетативное размножение отмечено у стержнекорневых, короткокорневищных растений и у многолетних монокарпиков. Семенное размножение, наоборот, оказалось наиболее интенсивным у стержнекорневых растений и всех монокарпиков. Наиболее низки интродукционные потенциалы у древесных растений, характеризующихся низкой степенью вегетативного и семенного воспроизводства, а также пониженной мощностью развития.

Работа выполнена в рамках темы «Теоретические и методические аспекты изучения и оценки адаптации интродуцированных растений природной и культурной флоры», номер государственной регистрации: АААА-А17-117072810010-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Москва, Высшая школа, 1962, 378 с.
 2. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. Москва, Наука, 1965, 288 с.
 3. Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. Москва, МПГУ, 2009. 86 с.
 4. Булах П.Е. Теория и методы прогнозирования в интродукции растений Киев, Наукова думка, 2010, 110 с.
 5. Серебрякова Т.И., Богомоллова Т.В. // Ботанический журнал. 1984. Т. 69. № 6. С. 729-742.
 6. Савиных Н.П., Черемушкина В.А. // Сибирский экологический журнал. 2015. № 5. С. 659-670. DOI: 10.15372/SEJ20150501
 7. Юрцев Б.А. // Проблемы экологической морфологии растений (Труды Московского общества испытателей природы. Т. 42). Москва, Наука, 1976, с. 9-44.
 8. Головкин Б.Н. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Эколого-морфологический анализ. Ленинград, Наука, 1973, 268 с.
 9. Андреев Г.Н. Интродукция травянистых растений в Субарктику. Ленинград, Наука, 1975, 167 с.
 10. Серебряков И.Г. // Полевая геоботаника. 1964. Т. III. С. 146-205.
 11. Рысин Л.П., Рысина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. Москва, Наука, 1987, 208 с.
 12. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, МарГУ, 1997, Т. 1, 240 с.; 2000, Т. 2, 268 с.; 2002, Т. 3, 280 с.; 2004, Т. 4, 240 с.; 2007, Т. 5, 372 с.; 2011, Т. 6, 336 с.; 2013, Т. 7, 364 с.
 13. Васфилова Е.С., Воробьева Т.А. Лекарственные и пряно-ароматические растения в условиях интродукции на Среднем Урале. Екатеринбург, УрО РАН, 2011, 246 с.
 14. Petrova S.E. // Nordic Journal of Botany. 2015. Vol. 33, No 6, pp. 747-753. <https://doi.org/10.1111/njb.00808>
 15. Байкова Е.В. Род шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск, Наука, 2006, 248 с.
 16. Семенова Г.П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск, Академическое издательство «Гео», 2007, 408 с.
 17. Данилова Н.С. Дисс. докт. биол. Наук. Москва, 1996, 35 с.
 18. Mark A.F., Dickinson K.J.M., Allen J., Smith R., West C.J. // Austral Ecology. 2001. Vol. 26, No 4, pp. 423-440. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01127.x>
 19. Dvorský M. // Plant Ecology and Diversity. 2015. Vol. 8, No 4, pp. 571-584.
 20. Wang R.Z. // Photosynthetica. 2002. Vol. 40, No 1, pp. 97-102.
- Ботанический сад Уральского отделения РАН*
**Васфилова Е. С., кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Лаборатории интродукции травянистых растений*
Тел.: +7 (343) 266-27-88, доб. 109
E-mail: euvas@mail.ru
- Russian Academy of Sciences, Ural Branch, Institute Botanic Garden*
**Vasfilova E. S., PhD (Biology), senior researcher Laboratory of the introduction of herbaceous plants,*
Ph.: +7 (343) 266-27-88, add. 109
E-mail: euvas@mail.ru

INTERRELATION OF LIFE FORMS OF PLANTS WITH THE RESULTS OF THEIR INTRODUCTION TO NEW ENVIRONMENTAL CONDITIONS

E. S. Vasfilova

Russian Academy of Sciences, Ural Branch, Institute Botanic Garden

Abstract. The prospectivity of introduction of plants of various life forms was studied when transferred to the subzone of the southern taiga (Middle Urals). The results of introduction of 215 species grown in the open ground are analyzed. The introduction potential of the species was determined from six indicators, each of which was assessed on a three-point scale: seed reproduction; natural vegetative reproduction in conditions of culture; plants development power; damage by pest and disease; resistance to adverse environmental factors; duration of existence of the species under the new conditions. The total score was normalized, i.e. was divided by the number of indicators studied, and the average score of prospectivity of introduction was obtained. To

clarify the relationship between the life forms of species and the result of introduction to new environmental conditions, one-way variance analysis was used. The life forms of species were considered as a factor, the average score of prospectivity of introduction and its components - as the dependent variables.

It was shown that in annuals and annual-biennial species the duration of existence under the conditions of introduction is significantly lower than in perennial species, but this feature is characteristic only for non-native species that grow in nature outside the region of introduction. The study of the results of the introduction of plants of various life forms, isolated according to K. Raunkire's system, showed that the average score of prospectivity of introduction is significantly lower in phanerophytes, in comparison with hemicryptophytes. In life forms with a lower intensity of the seed reproduction (chamaephytes and cryptophytes) increased vegetative reproduction was observed and vice versa, plants of life forms with good seed reproduction (hemicryptophytes) markedly weaker propagated vegetatively. The absence of vegetative reproduction in therophytes was compensated by intensive seed reproduction. In phanerophytes both seed and vegetative reproduction were rather weak. Among the life forms isolated according to the system. IG Serebryakov long-rhizomatous species were most promising; they were characterized by intensive vegetative reproduction and rather high seed reproduction, as well as by a long duration of existence in the conditions of culture. The weakest vegetative reproduction was observed for taproot plants, short-rhizomatous plants and long-standing monocarpics. Seed reproduction, on the contrary, turned out to be most intense for taproot plants and all monocarpics. The lowest introduction potencies were in woody plants, characterized by a low degree of vegetative reproduction and seed reproduction, a reduced power of development of plants.

Keywords: life form, biomorpha, introduction of plants.

REFERENCES

1. Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rastenii*, Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1962, 378 p.
2. Golubev V.N. *Ekologo-biologicheskie osobennosti travyanistyykh rastenii i rastitel'nykh soobshchestv lesostepi*, Moscow, Nauka Publ., 1965, 288 p.
3. Shafranov L.M., Gattsuk L.E. *Biomorfologiya rastenii i ee vliyaniye na razvitiye ekologii*, Moscow, MGPU Publ., 2009, 86 p.
4. Bulakh P.E. *Teoriya i metody prognozirovaniya v introduktsii rastenii*, Kiev, Naukova dumka Publ., 2010, 110 p.
5. Serebryakova T.I., Bogomolova T.V. *Botanicheskii zhurnal*, 1984, Vol. 69, No 6, pp. 729-742.
6. Savinykh N.P., Cheremushkina V.A. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2015, No 5, pp. 659-670. DOI: 10.15372/SEJ20150501
7. Yurtsev B.A. *Problemy ekologicheskoi morfologii rastenii* (Trudy Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody, vol. 42), Moscow, Nauka Publ., 1976, pp. 9-44.
8. Golovkin B.N. *Pereseleniye travyanistyykh mnogoletnikov na Polyarnyi Sever. Ekologo-morfologicheskii analiz*, Leningrad, Nauka Publ., 1973, 268 p.
9. Andreev G.N. *Introduktsiya travyanistyykh rastenii v Subarktiku*, Leningrad, Nauka Publ., 1975, 167 p.
10. Serebryakov I.G. *Polevaya geobotanika*, 1964, Vol. III, pp. 146-205.
11. Rysin L.P., Rysina G.P. *Morfostruktura podzemnykh organov lesnykh travyanistyykh rastenii*, Moscow, Nauka Publ., 1987, 208 p.
12. *Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii*, Ioshkar-Ola, MarGU Publ., 1997, Vol. 1, 240 p.; 2000, Vol. 2, 268 p.; 2002, Vol. 3, 280 p.; 2004, Vol. 4, 240 p.; 2007, Vol. 5, 372 p.; 2011, Vol. 6, 336 p.; 2013, Vol. 7, 364 p.
13. Vasfilova E.S., Vorob'eva T.A. *Lekarstvennye i pryano-aromaticheskie rasteniya v usloviyakh introduktsii na Srednem Urale*. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 2011, 246 z.
14. Petrova S.E. *Nordic Journal of Botany*, 2015, Vol. 33, № 6, pp. 747-753. <https://doi.org/10.1111/njb.00808>
15. Baikova E.V. *Rod shalfei: morfologiya, evolyutsiya, perspektivy introduktsii*, Novosibirsk, Nauka Publ., 2006, 248 p.
16. Semenova G.P. *Redkie i ischezayushchie vidy flory Sibiri: biologiya, okhrana*, Novosibirsk, Akademicheskoe izdatel'stvo «Geo», 2007, 408 p.
17. Danilova N.S. *Diss. dokt. biol. nauk*. Moscow, 1996, 35 p.
18. Mark A.F., Dickinson K.J.M., Allen J., Smith R., West C.J. *Austral Ecology*, 2001, Vol. 26, No 4, pp. 423-440. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01127.x>
19. Dvorský M. *Plant Ecology and Diversity*, 2015, Vol. 8, No 4, pp. 571-584.
20. Wang R.Z. *Photosynthetica*, 2002, Vol. 40, No 1, pp. 97-102.