

ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯ ЛИЛИИ ПОНИКАЮЩЕЙ (*LILIUM CERNUUM* КОМ.) НА ОСТРОВЕ БОЛЬШОЙ ПЕЛИС (ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО)

Е.А. Чубарь

Дальневосточный государственный морской заповедник
Института биологии моря ДВО РАН, Владивосток

Флора островов зал. Петра Великого, часть которых позднее, в 1978 г., была объявлена Дальневосточным государственным морским заповедником, еще в начале нашего столетия исследовалась под руководством В.Л. Комарова [Комаров, 1917].

Наши исследования проводились на о-ве Большой Пелис, самом крупном в архипелаге Римского-Корсакова. Остров расположен в северо-западной части зал. Петра Великого, ориентирован с севера на юг и простирается на 4,2 км. Состоит из двух горных массивов, соединенных низким песчано-галечным перешейком шириной в самой узкой части 300 м. Наибольшая высота южной половины острова 120,4 м, а северной – 193,6 м над ур. моря. Восточные наветренные берега к югу и северу от перешейка скалистые, отвесно обрываются в море. Между скалами выделяются щебнисто-глинистые осыпи красноватого цвета. Западное побережье более пологое, изрезано неглубокими оврагами, заросшими лесом. От северного массива острова в северо-западном направлении отходит на-

мывная коса, сложенная из окатанного обломочного материала (крупная галька, валуны) и частично занесенная песком. Протяженность ее 600 м, ширина около 100 м. Галечным валом от моря отделено небольшое пресное озеро. Общая площадь косы вместе с озером составляет 6 га, а площадь всего острова не превышает 400 га.

Характеристика растительности намывной косы

Гористый рельеф, слабо развитая гидросеть, жесткие климатические условия, неоднородность субстрата определяют фрагментарность и гетерогенность растительного покрова острова и накладывают значительное ограничение на численность популяции растений и размер занимаемой ими площади. Но ряд петрофитных лесо-луговых и луговых ксерофитных и ксеромезофитных видов, приуроченных к скалистым морским обрывам и открытым каменистым склонам небольших хребтов острова, имеют возможность увеличить свою численность за счет дополнительной площади в виде намывной крупногалечной косы.

На косе можно проследить все видимые невооруженным глазом стадии колонизации каменистого субстрата, начиная от автотрофных водорослей, покрывающих галечники у уреза воды, накипных и листоватых лишайников до высших растений, способных довольствоваться небольшим количеством почвы и мириться с жестким водным и тепловым режимом.

Растительный покров намывной косы резко неоднороден, представляет собой пеструю мозаику из элементов лесных, лесо-луговых, луговых, прибрежно-морских, рудеральных сообществ. Ценотическая пестрота объясняется значительной экологической контрастностью местообитаний, определяющейся прежде всего степенью развития почвенных горизонтов, характером элювия, условиями увлажнения. Флористический состав растительных группировок намывной косы испытывает значительное влияние со стороны соседних с ними растительных формаций материкового склона острова.

В таблице приведен список видов сосудистых растений, зарегистрированных на галечной косе о-ва Большой Пелис с показателями их обилия. Параметр "среднее на 100 м²" характеризует фитоценотическую роль вида на всем пространстве галечной косы, показатель "от ср до сор₁ на 1 м²" выделяет виды, способные доминировать на локальных участках.

Обилие сосудистых растений на намывной косе о-ва Большой Пелис

Название вида	Обилие	
	среднее на 100 м ²	от ср до сор ₁ на 1 м ²
Деревянистые растения		
1. <i>Ampelopsis brevipedunculata</i> (Maxim.) Trautv.	sol	+
2. <i>Artemisia gmelinii</i> Web. ex Stechm.	sol	+
3. <i>Berberis amurensis</i> Rupr.	sol	-
4. <i>Celastrus flagellaris</i> Rupr.	sol	-
5. <i>Lonicera ruprechtiana</i> Regel	sol	-
6. <i>Malus mandshurica</i> (Maxim.) Kom.	sol	+
7. <i>Padus asiatica</i> Kom.	sol	+
8. <i>Rosa maximowicziana</i> Regel	sol	+
9. <i>R. rugosa</i> Thunb.	sol	+
Злаки		
10. <i>Agrostis clavata</i> Trin.	sol	-
11. <i>Beckmannia syzigachne</i> (Steud.) Fern.	sol	-
12. <i>Elymus dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	sol	-
13. <i>Festuca ovina</i> L.	sp	+
14. <i>F. rubra</i> L.	sp	+
15. <i>Koeleria tokiensis</i> Domin	sol	-
16. <i>Leymus mollis</i> (Trin.) Hara	sol	+
17. <i>Poa angustifolia</i> L.	sp	+
18. <i>Setaria glauca</i> (L.) Beauv.	sol	-
19. <i>S. pachystachys</i> (Franch. et Savat.) Matsum.	sol	-
Осоки		
20. <i>Carex gmelinii</i> Hook. et Arn.	sol	-
21. <i>C. lanceolata</i> Boot	sol	+
22. <i>C. reventa</i> V. Krecz.	sol	+
Разнотравье		
23. <i>Allium condensatum</i> Turcz.	sol	+

Название вида	Обилие	
	среднее на 100 м ²	от ср до сор ₁ на 1 м ²
24. <i>A. ramosum</i> L.	un	-
25. <i>Angelica gmelinii</i> (DC.) M. Pimen.	sol	-
26. <i>Artemisia annua</i> L.	un	-
27. <i>A. mandshurica</i> (Kom.) Kom.	sol	+
28. <i>A. montana</i> (Nakai) Pamp.	sol	-
29. <i>A. rubripes</i> L.	sol	+
30. <i>A. scoparia</i> L.	un	-
31. <i>Barbarea orthocera</i> Ledeb.	un	-
32. <i>Calystegia sepium</i> (L.) R. Br.	un	-
33. <i>Cannabis sativa</i> L.	sol	-
34. <i>Cardamine impatiens</i> L.	un	-
35. <i>Cerastium fischerianum</i> Ser.	sol	-
36. <i>C. holosteoides</i> Fries.	sol	-
37. <i>Chenopodium album</i> L.	sol	-
38. <i>Commelina communis</i> L.	sol	-
39. <i>Corydalis ambigua</i> Cham. et Schlecht.	sol	-
40. <i>Dianthus amurensis</i> Jacq.	sol	-
41. <i>Draba nemorosa</i> L.	sol	-
42. <i>Equisetum pratense</i> L.	sol	-
43. <i>Erigeron canadensis</i> L.	un	-
44. <i>E. polifolius</i> Fries.	un	-
45. <i>E. strigosus</i> Muehl. ex Willd.	sol	-
46. <i>Euphorbia komaroviana</i> Prokh.	sol	-
47. <i>E. lucorum</i> Rupr. et Maxim.	sol	-
48. <i>Galium spurium</i> L.	sol	-
49. <i>G. verum</i> L.	sp	+
50. <i>Geranium sibiricum</i> L.	sol	-
51. <i>Hemerocallis middendorffii</i> Trautv. et Mey.	sol	+
52. <i>Heracleum moellendorffii</i> Hance	sol	-
53. <i>Humulus scandens</i> (Lour.) Merr.	sol	-
54. <i>Lamium barbatum</i> Sieb. et Zucc.	sol	-
55. <i>Leonurus heterophyllus</i> Sweet	un	-
56. <i>Lilium cernuum</i> Kom.	sp	+
57. <i>Matricaria perforata</i> Mèrat	un	-
58. <i>Melilotus suaveolens</i> Ledeb.	un	-
59. <i>Metaplexis japonica</i> (Thunb.) Makino	un	-
60. <i>Oenothera biennis</i> L.	sol	-
61. <i>Orostachys malacophylla</i> (Pall.) Fisch.	sol	+
62. <i>Peucedanum litorale</i> Worosch. et Gorovoi	sol	-
63. <i>Physalis glabripes</i> Pojark.	un	-
64. <i>Plantago camtschatica</i> Link	sol	+
65. <i>Polygonatum humile</i> Fisch. ex Maxim.	un	-

Название вида	Обилие	
	среднее на 100 м ²	от sp до сор ₁ на 1 м ²
66. <i>P. odoratum</i> (Mill.) Druce	sol	+
67. <i>Polygonum aviculare</i> L.	sol	-
68. <i>P. convolvulus</i> L.	sol	-
69. <i>P. maackianum</i> Regel	sol	-
70. <i>P. senticosum</i> (Meissn.) Franch. et Savat.	sol	-
71. <i>Potentilla fragarioides</i> L.	sp	+
72. <i>Rubia cordifolia</i> L.	sol	-
73. <i>Rumex acetosella</i> L.	sol	-
74. <i>R. longifolius</i> DC.	sol	-
75. <i>Saussurea pulchella</i> (Fisch.) Fisch.	sol	-
76. <i>Scutellaria strigillosa</i> Hemsl.	sol	-
77. <i>Sedum maximowiczii</i> Regel	sol	+
78. <i>Senecio pseudoarnica</i> Less.	sol	+
79. <i>Silene foliosa</i> Maxim.	sol	-
80. <i>Sisymbrium luteum</i> (Maxim.) O.E. Schulz	un	-
81. <i>Solanum nigrum</i> L.	un	-
82. <i>Sonchus arvensis</i> L.	sol	+
83. <i>Spergularia rubra</i> (L.) J. et C. Presl.	sol	-
84. <i>Thlaspi arvense</i> L.	un	-
85. <i>Torilis japonicus</i> (Houtt.) DC.	sol	+
86. <i>Vicia amurensis</i> Oett.	sol	+
87. <i>V. cracca</i> L.	sol	-
88. <i>V. sativa</i> L.	sol	-

Из общего списка видов, играющих заметную роль в сложении растительных группировок на галечной косе, можно отметить всего 6. Это – мятлик узколистый, овсяницы красная и овечья, лапчатка земляниковидная, лилия поникающая, подмаренник настоящий. Обилие их колеблется от sp до сор₁ на отдельных участках. Особая роль принадлежит злакам, развивающим мощную дернину, препятствующую возобновлению разнотравья и древесных видов. Значительно большее число растений – 22 вида доминируют на отдельных участках косы, характеризуя локальность определенных экологических факторов и биоморфологические особенности самих растений. Высокую декоративность внешнему облику галечной косы придают монодоминантные куртины яблони маньчжурской, жимолости Рупрехта, роз Максимовича и морщинистой, красоднева

Миддендорфа, очитка Максимовича, лука густого, горноколосника мягколистного. Об экстремальности условий для древесных видов свидетельствуют оголенные верхушки побегов, низкорослость, кустистость, распростертость ветвей по субстрату. В прибрежной полосе ценообразующими видами являются крестовник ложноарниковый и колосняк мягкий. На участках, занятых в прошлом хозяйственной деятельностью, развиваются разнотравно-злаково-полынные луга с полынями Гмелина и красноножкой. Здесь велико разнообразие растений, связанных с рудеральными сообществами.

На открытые галечники выходят и лесные виды, такие как осоки возвратившаяся и ланцетная, хохлатка сомнительная, молочай роцеевый, купена душистая, связанные в своем распространении на островах с дубово-липовыми лесами.

Растительные группировки галечной косы характеризуются высоким обилием декоративной лилии поникающей. Обычно на островах заповедника и материковом побережье Хасанского района лилия растет одиночно или в виде мелких скоплений на каменистых склонах морских террас как один из постоянных компонентов приморских петрофитных злаково-разнотравных лугов. Но при условии ослабления конкуренции растений за территорию она способна резко увеличивать свою численность и принимать активное участие в сложении растительного покрова местообитаний пионерного типа (намывные галечные косы морских побережий, свежие осыпи, обнаженные каменистые склоны).

На российском Дальнем Востоке лилия поникающая растет на северо-восточной границе ареала лишь на юге Приморского края и отнесена к категории сокращающихся видов [Харкевич, Качура, 1981]. Вид занесен в Красную книгу СССР [1984], охраняется в заповедниках "Кедровая падь", Дальневосточном морском.

Специальных исследований, посвященных фитоценоческому поведению и структуре популяций лилии поникающей в природных условиях, до сих пор нет. Интерес к этому виду ограничивается прикладными селекционными работами. К настоящему времени получено много сортов, отличающихся высокими декоративными достоинствами [Декоративные растения..., 1977]. Однако этот вид может быть интересен для попу-

ляционной биологии и микроэволюционного учения в свете проблемы эволюционно-экологических последствий резких изменений в окружающей среде и структуре популяций – так называемых катастроф. Таким фактором, несомненно, стала и последняя трансгрессия моря в начале голоцена, отделявшая острова зал. Петра Великого от материка. Период изоляции островов составляет 9–11 тыс. лет. Можно предположить, что относительно замкнутый характер развития растительного покрова островов каким-то образом отразился на структуре популяций островных видов, особенно видов немассовых, связанных с узколокализованными местообитаниями или находящихся в данном районе на границе ареала.

С целью изучения экологической структуры ценопопуляции лилии понижающей определяли характер пространственного распределения растений данного вида на крупногалечной косе о-ва Большой Пелис, а также возрастной состав и численность ценопопуляции.

Материал и методика

Пространственное размещение растений изучали методом картирования особей на трансектах 1x5 м специальной рамкой со сторонами 25x50 см, разделенной на ячейки 2,5x2,5 см, устанавливаемой на металлические стойки. Всего было заложено 10 трансектов, из них 5 – в направлении от открытого галечника к центру косы, занятому разнотравно-полынно-злаковыми группировками, а 5 – по периферии сомкнутого растительного покрова, вдоль границы с галечником. Подобный порядок разбивки трансектов предпринят ввиду резко неравномерного распределения особей лилии на галечной косе.

Численность генеративных растений подсчитывали с помощью разъемного аллюминиевого круга диаметром 1 м² в период пика цветения на всех участках косы. Возрастные спектры учитывались при картировании. При этом вычисляли среднюю численность каждой возрастной группы на 1 м² и пересчитывали на всю занятую ценопопуляцией площадь.

Возрастную структуру определяли согласно общепринятой методике, используемой при изучении ценопопуляций

(Ценопопуляции..., 1976]. Для проверки правильности определения возраста растения фиксировались в 70%-ном спирте и препарировались в условиях стационара. При выделении возрастных состояний использовали литературные данные о жизненном цикле в природных местообитаниях клубневых, луковичных и клубнелуковичных растений [Артюшенко, 1961; Полова, 1965; Шорина, 1967; и др.].

Результаты исследований

Прямым картированием особей на трансектах установлено, что плотность растений быстро снижается от 47 (в среднем) до 4–7 экз. на 1 м² от крайних мористых участков трансекта по направлению вглубь насаждения. Основным фактором, определяющим плотность и возрастную структуру ценопопуляции лилии, является степень задернения галечника злаками-эдификаторами. На плотноздернованных участках, занятых разнотравно-овсяницевыми лугами, отдельные особи распределены случайным образом или небольшими группами с преобладанием средневозрастных генеративных растений с 4 и более цветками в кисти. Естественное возобновление здесь практически отсутствует. По направлению к открытым галечникам возрастная структура ценопопуляции изменяется: резко возрастает численность прегенеративных возрастных групп. Среди генеративных особей преобладают молодые генеративные растения с 1–3 цветками в кисти. На слабоздернованных участках наблюдается равномерное распределение молодых генеративных и виргинильных растений. Здесь же, преимущественно по краям дерновинок злаков и на свободных площадках, покрытых небольшим слоем почвы, мелкими скоплениями рассеяны имматурные и ювенильные особи. Для растений прегенеративного периода, за исключением виргинильных, характерно групповое распределение, во-первых, из-за ограниченного количества пригодных местообитаний, а во-вторых, из-за слабой конкурентной способности проростков и молодых растений. Большое значение в жизни прегенеративных растений имеет зимний сезон. В бесснежные зимы наблюдается выдува-

ние ветрами почвы вместе с семенами и проростками с мелкогалечных участков косы, сложенных из сильно разрушенного элювия гранитов и покрытых небольшим слоем мелкозема. На открытых крупногалечных площадках условия для задержания снега и почвенных частиц более благоприятны, но возможностей для прорастания и развития растений здесь намного меньше вследствие ограниченности пространства промежутками между камнями.

Ценопопуляция лилии поникающей занимает на галечной косе площадь, равную примерно 1 га. Как уже отмечалось выше, распределение растений на галечной косе резко неравномерное. По периферии сомкнутого растительного покрова выделяется полоса шириной около 3 м, на которой лилия играет роль субдоминанта наравне со злаками-эдификаторами. Протяженность этой полосы около 200 м. Плотность растений в ее пределах колеблется от 35 до 60 особей на 1 м², а общая численность лилии составляет около 28 тыс. экз. Вне этой полосы, на плотнозадернованных участках, встречаемость падает до 3–5 растений на 1 м². Общая площадь таких местообитаний равна 9400 м², соответственно численность лилии составляет примерно 37600 растений. Таким образом, вся ценопопуляция лилии поникающей на галечной косе о-ва Большой Пелис насчитывает около 65800 экз.

Процентное соотношение возрастных групп лилии следующее: генеративных особей – 46,8, виргинильных – 20,2, иматурных – 11,2, ювенильных – 20, проростков – 0,8 и сенильных – 1. Отношение численности прегенеративных и генеративных растений близко к единице, т.е., популяция находится в равновесном состоянии. Такие сбалансированные популяции, остающиеся до изменения условий существования в данном месте практически неизменными, называют дефинитивными [Уранов, Смирнова, 1969]. Наиболее стабильной составляющей в данной ценопопуляции является группа генеративных особей, что обусловлено их жизненной формой. Многолетняя луковица погружена в субстрат (песок с гумусом) на глубину 17–20 см и сверху предохраняется от механических повреждений слоем галечника. Соотношение разных возрастных групп фракции прегенеративного периода более неустойчивое. В связи с тем

что лилия поникающая в природных условиях возобновляется исключительно семенным путем, на численности молодых растений отражается степень равномерности ежегодного пополнения ценопопуляции. Левая часть возрастного спектра ценопопуляции очень динамична, и по соотношению возрастных групп прегенеративных растений разные участки галечной косы значительно отличаются друг от друга.

Возрастной спектр ценопопуляции лилии поникающей можно назвать полночленным равносторонним, так как численность прегенеративных растений лишь незначительно превышает численность генеративных и постгенеративных растений. Популяция с таким соотношением возрастных групп пока не описывалась.

Следует отметить, что у этого вида внешне плохо выражен сенильный период. Такие особи могут быть выделены только в конце периода цветения, когда цветущие растения, не завязывая плодов, полностью отмирают. Как правило, это особи с 9 и более цветками в кисти. При раскалывании обнаруживалось, что такие растения имели рыхлую, распадающуюся на отдельные чешуи луковицу буроватого цвета. Сенильный период, таким образом, может быть обнаружен лишь в строении подземных органов.

Неоднородна по своему составу группа генеративных растений. На 1000 экз. приходится в среднем 440 особей с 1 цветком, 300 – с 2 цветками, 150 – с 3, 50 – с 4, 20 – с 5 и далее до 12 цветков в кисти в среднем у 10 растений. У лилии поникающей с увеличением возраста до определенного предела происходит усиление генеративной функции, что не согласуется с общей схемой возрастных состояний, предложенной А.А. Урановым [1975]. Растения, образовавшие максимальное число цветков и плодов (9–17), на следующий год к концу периода цветения полностью отмирали, не завязав плодов, но пройдя стадию цветения. Таким образом, луковичные поликарпики, размножающиеся в природных условиях исключительно семенным путем, отличаются по своему онтогенезу от растений других жизненных форм, и для них необходима разработка оригинальной системы возрастных состояний.

Лилия поникающая характеризуется своеобразными ритмологическими закономерностями цветения. Оно совпадает

с периодом летних муссонных дождей. Однако процент завязей мало зависит от погоды и почти совпадает в сухие и дождливые сезоны: 88% – 1987 г. (дождливое лето), 89,3% – 1993 г. (лето с равным количеством солнечных и пасмурных дней), 89,7% – 1994 г. (сухое жаркое лето). Опылители у этого вида пока не обнаружены. Высокий процент завязей может свидетельствовать о наличии у лилии понижающей возможности самоопыления.

Заключение

Полученные данные свидетельствуют о способности лилии понижающей образовывать в локальных местообитаниях пионерного типа полночленные ценопопуляции со значительной общей численностью особей. В этом отношении намывные песчано-галечные косы морских островов являются своеобразными резерватами для редкого в обычных условиях вида.

Равномерное и случайное распределение взрослых особей лилии, высокий процент молодых генеративных растений свидетельствуют об устойчивом положении вида в растительных группировках галечной косы. Однако о высокой напряженности отношений между злаками-эдикаторами и типичным ассектатором лилией понижающей свидетельствует оттеснение прегенеративных и молодых генеративных растений на периферию растительного покрова, где конкуренция за территорию не столь остра, как на плотнозадернованных участках галечной косы.

Длительный период жизни луковицы у лилии понижающей, сочетающийся с усилением с возрастом генеративной функции и небольшой продолжительностью сенильного периода, способствует созданию ценопопуляций с соотношением численности подроста и взрослых растений близким к единице. Такие ценопопуляции описываются впервые.

Луковичные поликарпики, размножающиеся в природных условиях исключительно семенным путем, требуют создания собственной системы возрастных состояний применительно к целям ценопопуляционных исследований.

Литература

- Артюшенко Э.Т.* Развитие луковичных и клубнелуковичных растений в связи с их интродукцией (на примере декоративных растений) // Морфология растений. Т. 2. М.: Изд-во МГУ, 1961. С. 154–157.
- Декоративные травянистые растения для открытого грунта СССР.* Т. 2. Л.: Наука, 1977. 459 с.
- Комаров В.Л.* Типы растительности Южно-Уссурийского края. Пг.: Переселен. упр. М-ва земледелия, 1917. 216 с.
- Красная книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т. 2. 480 с.
- Попова Т.А.* Биолого-морфологическая характеристика лилиецветных сухих и пустынных степей Центрального Казахстана // Биология и экология растений целинных районов Казахстана. Геоботаника. М.; Л.: Наука, 1965. С. 7–63.
- Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Уранов А.А., Смирнова О.В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 24, вып. 1. С. 119–134.
- Харкевич С.С., Качура Н.Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 232 с.
- Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. 216 с.
- Шорина Н.И.* Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах Западного Закавказья // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 70–99.