

## СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА *IRIS HUMILIS* (*IRIDACEAE*)  
В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ В ЦЕНТРАЛЬНОМ АЛТАЕ  
И В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В Г. НОВОСИБИРСКЕ© Т. В. Елисафенко<sup>1</sup>

Онтогенез *I. humilis* в условиях Центрального Алтая — полный, особь проходит следующие фазы: первичный побег, куст, клон. Одним из основных признаков определения онтогенетического состояния растения является состояние корневища. Размеры листа — наиболее стабильные признаки для каждого онтогенетического состояния. Особенности онтогенеза и семенного размножения обуславливают уязвимость вида к антропогенному воздействию (рекреация, движение техники, выпас, строительные работы). Изучена семенная продуктивность и состояние популяции *Iris humilis* Georgi в 2001 и 2006 гг. в Центральном Алтае. За пять лет плотность популяции *I. humilis* уменьшилась в 2 раза, число генеративных побегов — в 13. В условиях интродукции особи становятся малолетними, популяции неустойчивы в культуре. Размножение в условиях культуры возможно только лабораторно-теплично-грунтовым способом и делением корневища. Для сохранения вида в природе необходим мониторинг популяций. Он должен включать определение плотности побегов, соотношения числа генеративных и вегетативных побегов, размера наибольшего листа, плодоцветения, семенной продуктивности. При неблагоприятном состоянии популяции необходимо создание особо охраняемых природных территорий.

Ключевые слова: *Iris humilis*, онтогенез, популяция, семенная продуктивность, интродукция, Центральный Алтай.

В России род *Iris* L. представлен 36 видами (Алексеева, 2003), в Сибири их 24 (Конспект..., 2005). Ирис низкий *Iris humilis* Georgi относится к секции *Psammiris* подрода *Iris* (Доронькин, 1990). Его ареал включает юг европейской части России, Дальнего Востока и Сибири, Закавказье, Украину, Молдавию, Казахстан, Монголию, северо-западный Китай, Японию в пределах степной и отчасти лесостепной зон. Незначительное число популяций отмечается на востоке Центральной и Южной Европы. Это один из самых холодостойких ирисов, дальше других заходящий на север Сибири (Доронькин, 1987). *I. humilis* растет на степных и каменистых склонах, в сосняках, на лесных полянах и прибрежных лугах (Доронькин, 1987). При этом в местах большого скопления он является аспектообразующим. Растения могут покрывать почву практически сплошным ковром, но чаще встречаются в меньшем обилии.

<sup>1</sup> E-mail: tveli@csbg.nsc.ru

В связи с усиливающейся антропогенной дигрессией природных фитоценозов, их распашкой число природных популяций *I. humilis* неуклонно сокращается (Доронькин, 1989). Он включен в список «Редкие и исчезающие растения Сибири» (Редкие..., 1980) и в 7 региональных Красных книг Российской Федерации.

Цель нашей работы — выявить эколого-биологические особенности *I. humilis*, определяющие его статус как редкого и исчезающего вида. Для этого проведено описание онтогенеза *I. humilis*, онтогенетической структуры его популяции в природных условиях, исследование репродуктивной способности популяции, а также оценка успешности интродукции этого вида.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом нашего исследования явилась природная популяция *I. humilis* в ирисово-осоковой степи, расположенной в окрестности пос. Чуй-оозы Онгудайского р-на Республики Алтай. Работа проводилась в три этапа: природный (середина июня 2001 и 2006 гг.), интродукционный и лабораторный (изучение морфологии и определение всхожести семян) в условиях Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск) в 2001—2008 гг. Природная популяция располагалась на возвышенной террасе р. Чуя, где *I. humilis* является аспектообразующим видом, доминантом. Проективное покрытие составляет 50 %. Содоминантом в сообществе является *Carex duriscula* С. А. Меу. При исследовании популяции использовали популяционно-онтогенетический метод А. А. Уранова (Заугольнова и др., 1988), демографические индексы определяли по методике Л. А. Жуковой (Жукова, 1987), экологическую плотность по Ю. Одум (1986), эффективную плотность по Л. А. Животовскому (Животовский, 2001). Площадки закладывали случайным-регулярным способом. Трансекты (от 2 до 4) располагались с северо-запада на юго-восток на расстоянии 2 м. В каждой трансекте выделяли 5 площадок по 1 м<sup>2</sup>. Для определения онтогенетического состояния учитывали качественные (наличие прошлогодних листьев, наличие отмерших частей корневища) и количественные признаки (высоту надземной части растения — от поверхности почвы до конца листьев, число резид, листьев, вегетативных и генеративных побегов, размеры наибольшего листа, мощность корневой системы). Описание каждого онтогенетического состояния проводили по 10—20 экземплярам растений. Семенную продуктивность изучали по методике И. В. Вайнагий (1974). Отмечали потенциальную и реальную семенную продуктивность, процент семенификации. Плодоцветение определяли как отношение числа образованных плодов к числу цветков (в %). Изучение морфологии семян и биологии их прорастания проводили по общепринятым методикам (Международные..., 1969; Методические..., 1980). Семена исследовали после предварительного замачивания на 24 ч при комнатной температуре. Указывали размеры семени, эндосперма и зародыша, а также относительные величины этих размеров. Лабораторную всхожесть семян определяли при комнатной температуре 20—23 °С. Семена проращивали в чашках Петри на кварцевом песке. Для обработки полученных результатов использовали метод вариационной статистики. Определяли  $M$  — среднее арифметическое,  $\pm m$  — его ошибка,  $C_v$  — коэффициент вариации,  $t_{05}$  — критерий Стьюдента при 95%-ном уровне вероятности (5%-ном уровне значимости) (Лакин, 1973).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В зрелом генеративном состоянии *I. humilis* — многолетнее короткорневищное низкорослое растение высотой до 20 см. Слабоветвистое узловатое эпигеогенное корневище до 1 см в диаметре имеет четко выраженные многолетние компактные резиды. Большая часть их отмершие. Расширенная базальная часть побега имеет придаточные корни. На ней же располагаются расширенные базальные части побега следующего порядка и зимующие почки. После завершения главным побегом репродуктивного развития его базальная часть становится резидом и обычно имеет два придаточных корня. Моноподальное нарастание сменяется симподиальным. Базальная часть корневища постепенно отмирает уже в прегенеративном периоде, и возраст растений в последующих периодах не определяется.

У особи развиваются два типа побегов — трициклический полурозеточный монокарпический и вегетативный розеточный с неполным циклом развития. В первый год формирования вегетативного розеточного побега в пазухах первых листьев образуются почки, которые являются почками возобновления или спящими. Через два года функционирования вегетативного побега образуется годичный удлиненный слабооблиственный монокарпический генеративный побег. Самый крупный лист образуется на вегетативных побегах. Листья прямые сизовато-зеленые мечевидные, без черешков, расположены обычно двурядно и делятся на влагилицеобразное основание и пластинку с параллельным жилкованием. Годичный удлиненный генеративный побег имеет 1—2 верховых листа, прицветники и 1—3 желтых цветка. Соцветие — открытый редуцированный зонтик (Кузнецова и др., 1992). Околоцветник цветка венчиковидный, трехмерный. Наружные доли приспущены книзу, широкие, отогнуты в стороны и являются посадочной площадкой для насекомых, внутренние направлены вверх и играют роль в привлечении насекомых-опылителей. По-видимому, *I. humilis* — строгий энтомофил. Растения цветут в мае и начале июня. В литературе указывается, что вид имеет слишком короткий период цветения (Семёнова, 2007). В жаркие дни цветки, раскрывшись утром, увядают к вечеру. Завязь нижняя, трехгнездная, с многочисленными семязачатками. Плод — многосеменная синкарпная эллиптическая коробочка, суженная к обоим концам. Семена вызревают в конце июня—середине июля. У растений данного вида отмечается два способа распространения семян — барохория и мирмикохория. Коробочка растрескивается, створки расходятся, семена постепенно выпадают (барохория). Семена имеют ариллус, который используется муравьями в пищу, за счет чего возможно распространение семян (мирмикохория). После того как семена высыпались, в августе—сентябре наступает период усиленного роста листьев и особенно подземных корневищ. Таким образом, после периода генеративного размножения наступает период вегетативного роста.

В исследуемой популяции в онтогенезе *I. humilis* мы выделили 4 онтогенетических периода: латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный и 11 онтогенетических состояний: семя, проросток, ювенильное, имматурное, молодое виргинильное, зрелое виргинильное, молодое генеративное, зрелое генеративное, старое генеративное, субсенильное и сенильное (рис. 1).

**Латентный период.** Семена (*se*) крупные полуяйцевидные, темно-вишневато-красного цвета,  $5.2 \pm 0.1$  мм длиной и  $3.2 \pm 0.03$  мм шириной (табл. 1). Семенная кожура плотная морщинистая двухслойная. Округлый бледно-терракотовый ариллус ( $1.4 \pm 0.04$  мм длины и  $1.5 \pm 0.03$  мм ширины) расположен

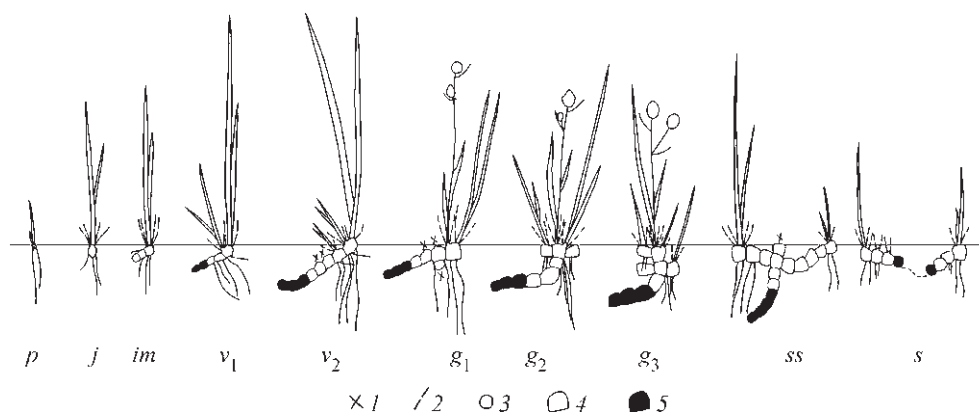


Рис. 1. Схема онтогенеза *Iris humilis*.

*p* — проросток, *j* — ювенильное растение, *im* — имматурное растение, *v*<sub>1</sub> — молодое виргинильное растение, *v*<sub>2</sub> — зрелое виргинильное растение, *g*<sub>1</sub> — молодое генеративное растение, *g* — зрелое генеративное растение, *g*<sub>3</sub> — старое генеративное растение, *ss* — субсенильное растение, *s* — сенильное растение. 1 — отмерший конус нарастания, 2 — отмерший лист, 3 — цветок, 4 — корневище, 5 — отмершие части корневища.

вокруг микропиллярного отверстия, погружен в семенную кожуру таким образом, что по окружности над поверхностью семенной кожуры выступает только валик ариллуса. Ариллус составляет 20—30 % от длины семени. Небольшой размер ариллуса определяет слабую степень мирмикохории. Эндосперм белый, полупрозрачный, очень плотный,  $3.3 \pm 0.04$  мм длины и  $2.5 \pm 0.03$  мм ширины. Зародыш молочного цвета, линейный, цилиндрический,  $1.7 \pm 0.02$  мм длины и  $0.5 \pm 0.01$  мм ширины, располагается по оси семени, почти недифференцированный, утолщенный конец находится у микропиллярного отверстия, микропиле располагается в центре ариллуса. Как и у большинства видов семейства, зародыш занимает 1/3 семени. Все признаки стабильны, коэффициент вариации не превышает 20 %.

В лабораторных условиях при температуре 28 °С семена прорастают на 21-й день, лабораторная всхожесть 22 %, период прорастания 15 дней, схожие результаты получены Г. П. Семёновой (2007). Морфологические особенности семян обуславливают их биологию прорастания. Крупный зародыш, возможно, способствует прорастанию без стратификации, однако его слабая дифференциация является причиной продолжительного периода прорастания.

**Прегенеративный период.** *Проростки (p)* — особи  $7.3 \pm 0.5$  см длины имеют семядольный лист, который в середине июня начинает засыхать, и один настоящий лист (табл. 2). Уже в этом онтогенетическом состоянии помимо хорошо выраженного главного корня ( $2.7 \pm 0.4$  см длины) имеется один придаточный. Образуется первичный побег. Засыхание семядоли является критерием перехода в ювенильное состояние. *Ювенильные (j)* растения — особи с 1—2 листьями. В первый год жизни первый лист в среднем на 1 см меньше второго. Корневая система представлена 1—3 корнями до 4.7 см длины. Базальная часть побега расширена, ее диаметр достигает 0.3 см. Растения второго года жизни имеют остатки прошлогодних листьев и 1—3 зеленых листа. Листья более крупного размера, чем у растений первого года жизни. Главный корень отмирает, базальная часть побега за счет контрактильности корней втягивается в почву, формируется корневище, которое несет от 1 до 4 корней, достигающих длины 5 см. *Имматурные (im)* растения имеют

ТАБЛИЦА 1

Морфометрические показатели семян *Iris humilis*

Показатель	$\frac{M \pm m}{\text{min} - \text{max}}$	Cv, %
Семя:		
длина, мм	$\frac{5.16 \pm 0.05}{4.85 - 5.65}$	4.2
ширина, мм	$\frac{3.17 \pm 0.03}{2.95 - 3.45}$	3.9
толщина, мм	$\frac{3.14 \pm 0.03}{3.00 - 3.45}$	3.8
ширина/длина	$\frac{0.62 \pm 0.01}{0.57 - 0.68}$	4.6
Ариллус:		
длина, мм	$\frac{1.35 \pm 0.04}{1.00 - 1.90}$	14.9
ширина, мм	$\frac{1.57 \pm 0.03}{1.30 - 1.75}$	9.2
ширина/длина	$\frac{1.18 \pm 0.04}{0.87 - 1.67}$	15.9
Длина ариллуса/длина семени	$\frac{0.26 \pm 0.01}{0.20 - 0.37}$	14.3
Эндосперм:		
длина, мм	$\frac{3.26 \pm 0.04}{2.80 - 3.50}$	5.2
ширина, мм	$\frac{2.47 \pm 0.03}{2.20 - 2.60}$	4.6
ширина/длина	$\frac{0.76 \pm 0.01}{0.65 - 0.89}$	7.5
Длина эндосперма / длина семени	$\frac{0.63 \pm 0.01}{0.57 - 0.69}$	5.6
Зародыш		
длина, мм	$\frac{1.73 \pm 0.02}{1.55 - 1.90}$	6.3
ширина, мм	$\frac{0.45 \pm 0.01}{0.38 - 0.50}$	7.7
длина/ширина	$\frac{3.90 \pm 0.10}{3.10 - 4.93}$	11.7
длина зародыша / длина семени	$\frac{0.34 \pm 0.01}{0.28 - 0.38}$	8.0
длина зародыша / длина эндосперма	$\frac{0.53 \pm 0.01}{0.44 - 0.61}$	9.9
ширина зародыша / ширина семени	$\frac{0.14 \pm 0.00}{0.12 - 0.16}$	8.3
ширина зародыша / ширина эндосперма	$\frac{0.18 \pm 0.00}{0.15 - 0.20}$	8.1

Характеристика онтогенетических состояний *Iris humilis* (Онгудайский р-н, окр. пос. Чуй-оозы, 13.06.06)

Возрастное состояние	Статистический показатель	Высота надземной части, см	Число листьев		Наибольший лист		1-й лист		Корневые			
			на особь	на побег	длина, см	ширина, см	ширина/длина	длина, см	ширина/длина	длина, см	диаметр, см	
Проростки	$M \pm m$	4.7 ± 0.3	1.6 ± 0.1	1.6 ± 0.1	4.7 ± 0.3	0.1 ± 0.0	0.03 ± 0.0	3.8 ± 0.2	0.1 ± 0.0	0.04 ± 0.0	2.8 ± 0.3	0.2 ± 0.0
	$C_r, \%$ lim	25.5 2.7—6.5	30.3 1.0—2.0	30.3 1.0—2.0	25.5 2.7—6.5	30.4 0.1—0.2	39.8 0.0—0.1	16.5 2.7—4.6	29.40 0.1—0.2	41.34 0.0—0.1	37.89 0.6—4.7	35.63 0.1—0.3
Ювенильные	$M \pm m$	5.9 ± 0.2	2.2 ± 0.1	2.2 ± 0.1	5.9 ± 0.2	0.2 ± 0.0	0.03 ± 0.0	4.5 ± 0.3	0.2 ± 0.0	0.04 ± 0.0	0.6 ± 0.0	0.4 ± 0.0
	$C_r, \%$ lim	17.3 4.7—8.8	24.7 1.0—3.0	24.7 1.0—3.0	17.3 4.7—8.8	20.6 0.1—0.2	19.8 0.02—0.0	22.8 3.0—7.5	20.9 0.1—0.2	26.6 0.0—0.1	25.8 0.4—1.0	23.9 0.3—0.5
Имматурные	$M \pm m$	8.0 ± 0.3	2.5 ± 0.1	2.5 ± 0.1	8.0 ± 0.4	0.4 ± 0.2	0.1 ± 0.0	5.8 ± 0.4	0.2 ± 0.0	0.04 ± 0.0	1.0 ± 0.1	0.5 ± 0.0
	$C_r, \%$ lim	19.1 5.7—11.3	20.8 2.0—3.0	20.8 2.0—3.0	19.2 5.7—11.3	155.0 0.2—3.0	152.8 0.0—0.4	28.7 3.1—9.5	28.6 0.1—0.4	18.5 0.0—0.1	23.8 0.7—1.5	21.5 0.3—0.7
Молодые виргинильные	$M \pm m$	11.8 ± 0.5	2.4 ± 0.1	4.6 ± 0.3	11.9 ± 0.5	0.3 ± 0.0	0.03 ± 0.0	7.8 ± 0.4	0.3 ± 0.0	0.04 ± 0.0	2.0 ± 0.2	0.7 ± 0.04
	$C_r, \%$ lim	19.9 9.2—17.0	30.0 1.0—4.0	33.0 2.0—8.0	19.9 9.2—17.0	21.6 0.2—0.5	20.8 0.02—0.0	24.5 5.0—12.7	16.8 0.2—0.4	23.0 0.0—0.1	36.5 1.3—3.5	22.8 0.4—1.0
Зрелые виргинильные	$M \pm m$	13.4 ± 0.4	2.5 ± 0.1	6.4 ± 0.7	13.5 ± 0.4	0.4 ± 0.0	0.03 ± 0.0	8.2 ± 0.5	0.4 ± 0.0	0.04 ± 0.0	3.9 ± 0.3	0.8 ± 0.0
	$C_r, \%$ lim	11.2 11.0—15.6	30.5 1.0—4.0	48.0 3.0—14.0	11.3 11.0—15.6	18.1 0.3—0.5	15.3 0.02—0.0	24.0 6.0—12.2	22.9 0.2—0.5	31.4 0.0—0.1	35.7 2.0—6.5	21.1 0.7—1.5
Молодые генеративные	$M \pm m$	10.4 ± 1.8	1.5 ± 0.3	3.0 ± 0.6	15.2 ± 0.2	0.4 ± 0.0	0.03 ± 0.0	6.6 ± 1.3	0.4 ± 0.2	0.1 ± 0.0	3.3 ± 0.0	0.7 ± 0.0
	$C_r, \%$ lim	34.2 8.0—15.5	61.7 0.0—2.0	38.5 2.0—4.0	1.9 15.0—15.5	7.5 0.4—0.4	9.3 0.02—0.03	27.0 5.3—7.8	60.6 0.2—0.5	36.6 0.0—0.1	0.0 3.3	0.0 0.7
Старые генеративные	$M \pm m$	9.5 ± 0.2	1.9 ± 0.2	8.0 ± 1.9	12.8 ± 0.4	0.4 ± 0.0	0.03 ± 0.0	7.6 ± 1.4	0.3 ± 0.0	0.1 ± 0.0	6.0 ± 0.4	0.8 ± 0.1
	$C_r, \%$ lim	4.0 9.0—10.0	39.6 0.0—3.0	58.1 2.0—14.0	7.6 11.8—14.4	25.0 0.3—0.5	21.2 0.02—0.04	40.1 6.0—13.0	12.9 0.3—0.4	33.9 0.0—0.1	15.6 5.0—7.5	22.0 0.6—1.0
Субсенильные	$M \pm m$				13.0 ± 0.4	0.4 ± 0.0	0.03 ± 0.0	7.2 ± 0.4	0.3 ± 0.0	0.04 ± 0.0	5.4 ± 0.6	0.8 ± 0.03
	$C_r, \%$ lim				12.6 10.0—16.0	26.4 0.2—0.5	25.8 0.01—0.04	21.2 5.0—10.0	23.17 0.2—0.5	36.3 0.0—0.1	46.2 2.5—13.0	17.1 0.6—1.0
Сенильные	$M \pm m$				7.8 ± 0.4	0.3 ± 0.0	0.03 ± 0.0	5.4 ± 0.31	0.2 ± 0.01	0.04 ± 0.0	2.4 ± 0.3	0.5 ± 0.03
	$C_r, \%$ lim				20.2 5.0—10.2	30.2 0.2—0.4	30.5 0.02—0.06	20.4 3.1—7.0	21.9 0.2—0.3	29.6 0.03—0.06	52.1 0.6—5.5	21.4 0.3—0.8

2—3 зеленых листа и остатки листьев предыдущих лет. Все листья крупнее, чем в ювенильном состоянии. Первый лист в 1.5 раза короче и в 2 раза уже самого крупного второго листа. Нарастание розеточного побега моноподиальное. Корневище представлено 2—4 годичными приростами (обычно 2), на каждом новом годичном приросте имеются по 2 живых корня 0.1 см в диаметре. *Молодые виргинильные* растения ( $v_1$ ) имеют от 2 до 3 вегетативных побегов, на каждом из которых от 1 до 4 зеленых листьев. Первый лист значительно крупнее, чем у имматурных растений, в середине июня часто с засыхающей верхней частью. Самый крупный лист обычно второй на побеге, но у 20 % особей — третий. У некоторых растений этот лист достигает 17 см. Так же как и у имматурных особей, он в 1.5 раза длиннее первого листа, но его ширина не отличается. Критерием перехода в это онтогенетическое состояние является ветвление побега в базальной части. В пазухах первых листьев вегетационного сезона закладываются почки, которые могут дать начало формированию бокового побега или стать спящими. В этом онтогенетическом состоянии формируется куст. Корневище приобретает четковидное строение. На боковом побеге образуются ассимилирующие листья значительно меньшего размера, чем на главном побеге. В этом онтогенетическом состоянии продолжительность жизни бокового побега обычно 2 года, но возможно и дальнейшее моноподиальное нарастание. Начинается разрушение базальной части корневища, абсолютный возраст растений не определяется. Корневище состоит из 1—5 резидов. Виргинильные растения могут быть семенного или вегетативного происхождения. *Зрелые виргинильные* ( $v_2$ ) растения — наиболее крупные вегетативные особи. Листья имеют максимальные показатели для прегенеративного периода. У 16 % особей наибольший лист третий, у остальных второй, как и у растений других онтогенетических состояний. Особь имеет до 4 побегов, на каждом из которых может быть до 4 листьев. В корневище выделяются от 5 до 11 резидов, некоторые из них отмершие.

**Генеративный период.** *Молодые генеративные растения* ( $g_1$ ) — особи с одним генеративным побегом. После его отмирания моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. Из почки возобновления первые два года формируется розеточный вегетативный побег, затем образуется годичный генеративный побег. Наибольший лист, самый крупный у генеративных растений, образуется на вегетативных побегах. Он длиннее, чем у зрелых виргинильных растений, но такой же ширины и более чем в 2 раза превышает длину первого листа. Длина и диаметр корневища не отличается от показателей предыдущего онтогенетического состояния. *Зрелые генеративные растения* ( $g_2$ ) — особи до 18 см высоты с максимальным развитием генеративной сферы (табл. 3). Особь имеет 2—5 побегов, из которых 1—2 генеративных. Самый крупный лист меньше, чем у молодых генеративных растений, также в длину более чем в два раза превышает первый лист. Обычно на генеративном побеге один лист, но бывают побеги и с двумя листьями одинаковой степени развитости 5.7 см длины и 0.3 см ширины. Корневище достигает максимальной длины, выделяются 6—18 резидов. *Старые генеративные растения* ( $g_3$ ) имеют 2—7 побегов, из которых 1—2 генеративных. Основное отличие от молодых и зрелых генеративных растений — состояние корневища, включающее 11—21 резид. У старых генеративных растений большая часть из них с отмершими тканями. В этот период происходит партикуляция, формируется клон.

**Постгенеративный период.** *Субсенильные растения* ( $ss$ ) подобны молодым виргинильным особям. Самый крупный лист у 40 % особей — второй на побеге, у остальных — третий. Размеры этого листа незначительно

ТАБЛИЦА 3

**Сравнительная характеристика зрелых генеративных растений *Iris humilis*  
(Онгудайский р-н, окр. пос. Чуй-оозы, 14.06.01 и 13.06.06)**

Признак	2001		2006		$t_{05}$
	$M \pm m$	$C_v, \%$	$M \pm m$	$C_v, \%$	
Наибольший лист:					
длина, см	13.9 ± 0.4	13.7	13.38 ± 1.10	25.9	0.32
ширина, см	0.47 ± 0.01	12.4	0.4 ± 0.03	21.2	0.209
Число листьев	1.55 ± 0.15	44.3	1.14 ± 0.26	60.4	0.55
Второй лист:					
длина, см	5.52 ± 0.29	20.8	6.10 ± 1.10	25.5	0.39
ширина, см	0.33 ± 0.02	20.8	0.28 ± 0.02	12.9	0.24
Длина плодоножки, см	6.17 ± 0.22	16.4	5.5 ± 0.43	25.2	0.7
Плод:					
длина, см	2.78 ± 0.13	24.4	3.53 ± 0.18	18.0	1.22
ширина, см	1.17 ± 0.11	51.2	1.33 ± 0.05	12.5	0.51
Число:					
всех семязачатков	44.27 ± 1.54	16.3	50.67 ± 2.60	17.8	2.32*
семязачатков, не завязавших семена	27.04 ± 2.23	38.6	24.50 ± 2.64	37.4	0.80
семян	17.14 ± 2.10	59.4	26.17 ± 3.00	39.7	2.76*
Процент семинификации	38.76 ± 4.80	58.1	51.26 ± 4.93	33.3	2.18*

Примечание.  $t_{05}$  — критерий достоверности разности, \* — данные достоверно различаются при  $t_{теор} = 2.03$  ( $n = 38$ ).

отличаются от показателей у зрелых виргинильных растений (табл. 2). Показатели длины и ширины первого листа совпадают с данными у молодых виргинильных особей. Корневище разрушено, выделяются 5—26 резидов. Число корней от 2 до 8. У *сенильных растений (s)* надземная часть подобна им-матурным или ювенильным особям, но на корневище значительная часть резидов разрушена. На корневище имеется много остатков усохших листьев. Особь представлена одним побегом с 1—3 листьями.

В онтогенезе *I. humilis* формирование куста начинается в виргинильном состоянии, до этого особь представлена одним побегом, так же как и сенильные растения. У зрелых виргинильных и старых генеративных растений число побегов и число листьев на них являются самыми вариabельными признаками. Размеры листа — наиболее стабильные признаки для каждого онтогенетического состояния, коэффициент вариации не превышает 30 %. Размеры первого листа достигают максимальных значений у молодых генеративных растений. Генеративный побег расположен ниже самого крупного листа на особи, плод составляет 2/5 всего генеративного побега. Максимальными значениями длины генеративного побега и плода характеризуются зрелые генеративные растения, при этом коэффициент вариации минимальный. Ширина плода составляет 1/3 длины.

Только у зрелых генеративных растений встречается 3 цветка на одном генеративном побеге (10 % побегов имеют три цветка, 30 % — два). На большинстве побегов во всех генеративных состояниях отмечено по 1 цветку: у молодых — 67 %, у зрелых — 60, у старых — 62 % побегов. Процент плодочветения наибольший у зрелых генеративных особей — 60 %, у молодых генеративных растений это минимальный показатель — 25 %, у старых генеративных особей половина цветков образует плоды.



Семенная продуктивность определялась у зрелых генеративных растений (табл. 3). Процент семенификации имел среднее значение — половина семязачатков образовывали семена. Число семян — признак менее стабильный, чем число семязачатков, коэффициент вариации выше в 2 раза. Учитывая число плодов на особи, семенная продуктивность составила 18 семян. У *I. humilis* в степных сообществах Хакасии отмечалось почти такое же число семян в плоде (25 семян) и близкий процент семенификации (48.2—60.1 % в разные годы), в степных сообществах Тывы процент семенификации колебался от 57.3 до 68.0 % (Зверева, 1979, 1982). Г. А. Зверева отмечает зависимость семенной продуктивности от гидротермических условий: в настоящей степи процент семенификации выше, чем в каменистой степи (68.0 и 57.3 % соответственно). Кроме этого, отмечено, что в более засушливые годы снижается семенная продуктивность. В Красной книге Кемеровской и Томской областей для *I. humilis* отмечается низкая семенная продуктивность — не более 10 % (Красная..., 2000; Красная..., 2002)

Онтогенетическая структура ценопопуляции в 2006 г. имела двухвершинный спектр с максимальными значениями в молодом виргинильном и субсенильном онтогенетических состояниях (рис. 2). Генеративные особи составляют 2.66 %. Тип популяции, выделяемый по критерию «дельта-омега» на основе значений индекса возрастности (0.36) и индекса эффективности (0.33), — переходный. Плотность популяции 65 особей на 1 м<sup>2</sup>. Эффективная плотность в 3 раза меньше — 21 особь/м<sup>2</sup>. При семенном самоподдержании пополнение популяции зависит от уровня семенной продуктивности, урожая семян, грунтовой всхожести и жизнеспособности растений прегенеративного периода. Урожай семян составил 33 шт./м<sup>2</sup>. Лабораторная всхожесть, как бы-

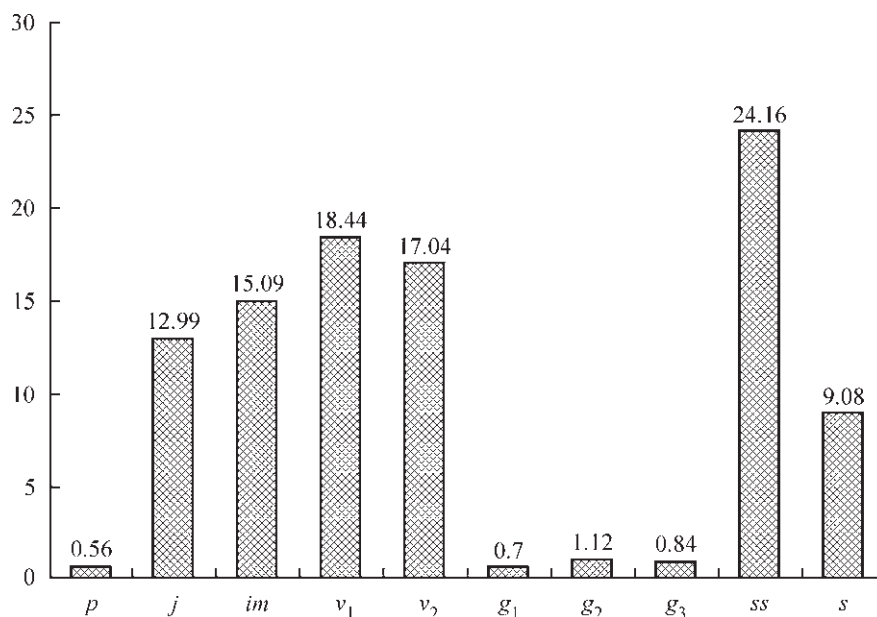


Рис. 2. Спектр онтогенетических состояний *Iris humilis* (Онгудайский р-н, пос. Чуй-оозы, 13.06.06).

По горизонтали — онтогенетическое состояние; по вертикали — число особей, %. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ло определено выше, составляет 22 %. Таким образом, можно ожидать, что плотность проростков составит 7 проростков на 1 м<sup>2</sup>. Данный показатель зависит от банка семян в почве и от грунтовой всхожести, которая всегда меньше лабораторной. В «Красной книге Томской области» (2002) упоминается, что прорастают всего 3—5 % семян. Таким образом, грунтовая всхожесть ниже лабораторной в 4 раза и ожидаемый результат — 2 проростка на 1 м<sup>2</sup>. В природной популяции в середине июня плотность проростков составила менее одной особи на 1 м<sup>2</sup>, так как большинство растений перешли в ювенильное онтогенетическое состояние. Мы обнаружили 97 проростков и ювенильных особей на 20 м<sup>2</sup>, т. е. 5 особей на 1 м<sup>2</sup>. Учитывая вышеизложенное, ожидаемый результат — 4 особи на 1 м<sup>2</sup> (проростки, ювенильные особи 1-го и 2-го годов жизни), что незначительно отличается от реального показателя. Обобщенными показателями самоподдержания популяции служат индексы восстановления и замещения, в изученной популяции их значения 24.16 и 1.79 соответственно. Превышение индекса восстановления более чем в 10 раз объясняется незначительной фракцией генеративных растений в популяции, а низкий индекс замещения обусловлен значительным процентом особей постгенеративного периода (33 %). В связи с преобладанием в популяции растений прегенеративного периода (64 %) индекс старения низкий (0.33). В Красной книге Кемеровской и Томской областей для *I. humilis* отмечается слабое семенное и вегетативное возобновление, низкая конкурентная способность.

Сравнительный анализ ряда морфометрических показателей популяции в 2001 и в 2006 гг. выявил достоверные отличия только у длины генеративного побега и элементов семенной продуктивности: число семян и семязачатков, процент семенификации (табл. 3). Наиболее стабильными оказались в 2001 году признаки вегетативной сферы, а в 2006 — размеры плода, число семян и процент семенификации.

Численность природных популяций зависит от характера и степени нарушения местообитаний. В 2001 г. экологическую плотность популяции определяли по числу побегов. За 5 лет этот показатель уменьшился в 2 раза (170 побегов на 1 м<sup>2</sup> в 2001 г. и 85 побегов на 1 м<sup>2</sup> в 2006), число генеративных побегов уменьшилось в 13 раз (26 побегов на 1 м<sup>2</sup> в 2001 г. и 2 побега на 1 м<sup>2</sup> в 2006). Значительное снижение показателей может быть связано с погодными условиями или с антропогенной нагрузкой (выпас), характерной для этого региона. Необходимы дальнейшие исследования по состоянию данной популяции, чтобы предотвратить ее исчезновение.

Сохранение биоразнообразия любого вида осуществляется в двух направлениях: охрана популяций в естественных условиях за счет создания резерватов и в искусственных резерватах, в коллекциях ботанических садов и питомников. *I. humilis* произрастает в заповедниках Азас, Байкало-Ленском, Байкальском, Баргузинском, Сохондинском, Стрижамент, Убсунурском, Хакасском, «Столбы», национальном парке «Шушенский бор», памятнике природы «Маньчжурка», музее-заповеднике «Томская писаница» (Алексеева, 2003; Красная..., 2005; Красная..., 2006; Семёнова, 2007).

*I. humilis* в течение длительного времени (190 лет) культивировался, но являлся неустойчивым в культуре (Алексеева, 2003). В настоящее время этот вид выращивается в семи ботанических садах (Семёнова, 2007). Г. П. Семёнова (2001) неоднократно интродуцировала растения этого вида с 1976 г. в ЦСБС СО РАН из Республик Бурятия и Тыва, Новосибирской обл., во всех случаях через несколько лет наблюдалось выпадение особей из коллекции.

Г. П. Семёнова (2007) по результатам интродукции *I. humilis* относит вид к группе среднеперспективных для интродукции в ЦСБС СО РАН. Это виды,

которые размножаются семенами или вегетативно, требуют полива и подбора световых и теневых участков, в отдельные годы подмерзают, ежегодно цветут и плодоносят, но в неблагоприятные годы их репродуктивная способность ослаблена, не всегда дают самосев. Процент плодоцветения в условиях культуры составил 12.5 %, в природных популяциях, по нашим данным, в Центральном Алтае от 25 до 60 %. Однако число семян и процент семенификации отличается незначительно: в условиях культуры — 20.7 и 66.7 %, в природных популяциях — 26.7 и 51.3 % соответственно. Возможно, низкое плодоцветение в культуре объясняется специализацией к энтомофилии, отсутствием необходимых опылителей.

По данным Г. П. Семёновой (2007), в культуре цветение наблюдается с 10 V по 11 VI, диссеминация — 5.1—27.1, период цветения составляет 17 дней, плодоношения — 53 дня. У растений на второй год начинается плодоношение, самосев не отмечен. Число листьев на побеге в период массового цветения 4—5, на каждом генеративном побеге по 2 цветка. Растения крупнее, чем в естественных условиях: длина крупного листа — 24.4 (20.5—28.5), ширина 0.9 см (0.5—1.2), высота стебля 18.1 см (11.0—25.9), диаметр цветка 6.3 см (5.5—8.9 см), высота цветка 6.5 см. В условиях культуры вид определен как длительновегетирующий с весенне-раннелетним ритмом цветения, быстроцветущий, среднеспелый, малолетний. Растениям не требуется регулярный полив, они зимо-морозоустойчивые. Из болезней указан гетероспориоз.

Особь из изученной популяции интродуцировалась в условиях г. Новосибирска в 2001 и 2006 гг. За этот период особь с 2001 г. неоднократно пересаживалась, в настоящее время найден наиболее благоприятный участок для произрастания — умеренно увлажненный, хорошо освещенный. В связи с низким процентом плодоцветения и грунтовой всхожести, средним значением лабораторной всхожести возникают проблемы с семенным размножением вида в условиях культуры. Хорошие результаты получены при вегетативном размножении зрелых генеративных растений (делением корневища). Отмечена высокая приживаемость. В связи с тем что зимующие почки возобновления находятся вблизи поверхности почвы, при посадке растение нельзя закапывать глубоко. При семенном размножении рекомендуется использовать лабораторно-теплично-грунтовой способ. Цветение в условиях интродукции наблюдалось у этой популяции регулярно, но у единичных особей, семена не образовывались. Вторая интродукция растений из этой же популяции проведена в 2006 г. В течение двух лет особь не цвела. Вид относится к мезоксерофитам, его экологическая ниша — открытые засушливые места. Однако умеренное увлажнение благоприятно для роста растений.

Таким образом, *I. humilis* относится к видам, уязвимым в природе и неустойчивым в культуре. Плотность особей в изученной популяции значительно сокращается. Необходимы контроль за состоянием популяций вида в природе и снижение антропогенного воздействия в угнетенных популяциях.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Онтогенез ириса низкого *Iris humilis* Georgi в условиях Центрального Алтая полный, особь проходит следующие фазы: первичный побег, куст и клон. Одним из основных признаков определения онтогенетического состояния растения является состояние корневища. Размеры листа наиболее стабильные признаки для каждого онтогенетического состояния.

Среди эколого-биологических особенностей *I. humilis*, определяющих его уязвимость к экологическим факторам, можно выделить: поверхностное расположение корневища, строгую энтомофилию, два типа распространения семян (барохория и слабая мирмикохория), недифференцированный зародыш, низкую грунтовую всхожесть. Все выше перечисленное определяет неустойчивость вида в культуре.

Сохранение *I. humilis* можно проводить в двух направлениях: в искусственных резерватах (поиск условий, способных повысить устойчивость в культуре, детальная разработка агротехнических приемов, изучение антэкологии, выявление причин низкого плодоцветения в культуре) и в естественных условиях (мониторинг популяций). Одним из критериев оценки состояния ценопопуляций является ее онтогенетическая структура, для малочисленных популяций *I. humilis* ее не рекомендуется определять (так как состояние корневища — основной критерий определения возрастного состояния). Следовательно, мониторинг состояния популяций этого вида должен включать определение плотности побегов, соотношения генеративных и вегетативных побегов, развития вегетативной сферы, плодоцветения и семенной продуктивности. При неблагоприятном состоянии популяции (снижении экологической плотности, уменьшение числа генеративных побегов, снижение семенной продуктивности) необходимы контроль за ее состоянием и снижение антропогенного воздействия.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен В. А. Черёмушкиной (ЦСБС СО РАН) за обсуждение вопросов по онтогенезу.

Исследования выполнены при поддержке гранта № 23 по Программе президиума РАН «Биологическое разнообразие» и Интеграционному проекту СО РАН № 28.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Н. Б. Охрана видов рода *Iris* (*Iridaceae*) на территории России // Бот. журн. 2003. Т. 88, № 1. С. 109—118.
- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826—831.
- Доронькин В. М. Семейство *Iridaceae* — Касатиковые // Флора Сибири. Т. 4. Новосибирск, 1987. С. 113—125.
- Доронькин В. М. Состояние и перспективы охраны касатиковых (*Iridaceae*) в Сибири // Изв. СО РАН. Сер. биол. наук. 1989. Вып. 2. С. 56—62.
- Доронькин В. М. Обзор сибирских видов рода *Iris* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 3. С. 409—415.
- Животовский А. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3—7.
- Жукова Л. А. Динамика ценопопуляций луговых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев, 1987. С. 9—19.
- Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляция растений (очерки популяционной биологии). М., 1988.
- Зверева Г. А. Семенная продуктивность растений степных сообществ Хакасии // Экология. 1979. № 1. С. 17—24.
- Зверева Г. А. Фитоценологическая структура и некоторые особенности сезонного развития степных сообществ Центральной Тувы // Растительные сообщества Тувы. Новосибирск, 1982. С. 154—167.

- Конспект флоры Сибири. Сосудистые растения. Новосибирск, 2005.  
Красная книга Еврейской автономной области. Новосибирск, 2006.  
Красная книга Кемеровской области. Растения и грибы. Кемерово, 2000.  
Красная книга Красноярского края. Растения и грибы. Красноярск, 2005.  
Красная книга Томской области. Томск, 2002.  
Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992.  
Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1973.  
Международные правила определения качества семян. М., 1969.  
Методические указания по семеноведению интродуцентов. М., 1980.  
Одум Ю. Экология. Т. 2. М., 1986.  
Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980.  
Семёнова Г. П. Интродукция редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск, 2001.  
Семёнова Г. П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск, 2007.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
г. Новосибирск

Поступило 4 II 2010

---

ONTOGENESIS OF *IRIS HUMILIS* (IRIDACEAE) IN NATURAL  
HABITAT IN THE CENTRAL ALTAI AND UNDER  
INTRODUCTION IN NOVOSIBIRSK CITY

*T. V. Elisafenko*

S U M M A R Y

Seed productivity and population status of *Iris humilis* Georgi were studied in the Central Altai in 2001 and 2006. State of rhizome was one of the main characters of ontogenic state of plant. Leaf size was the most stable character for each age state. Specificities of ontogenesis and propagation by seeds caused vulnerability of the species to anthropogenic activity. For the five years density of the population decreased in 2 times, number of generative shoots in 13 times. Populations are unstable under introduction. Propagation of *I. humilis* in cultivation is possible by seeds only in laboratory and greenhouse or by division of the rhizome. Monitoring of the plant populations is necessary for species preservation. It should include estimation of shoot density, correlation between generative and vegetative shoots, size of the largest leaf, percentage of fruit setting and seed productivity. For the populations in unfavourable state, establishing of regional specially protected natural areas is necessary.

Key words: *Iris humilis*, ontogenesis, population, seed productivity, introduction, Central Altai.