

На правах рукописи

Каюкова Светлана Николаевна

**ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ВИДОВ РОДА *OROSTACHYS* FISCH.
В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ**

03.00.05 - ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Улан-Удэ 2009

Работа выполнена в Забайкальском государственном гуманитарно-педагогическом университете им. Н.Г. Чернышевского

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Бэлла Иванова Дулепова

Официальные оппоненты: Татьяна Петровна Анцупова,
доктор биологических наук
Людмила Капитоновна Бардонова,
кандидат биологических наук

Ведущее учреждение: Институт природных ресурсов экологии и криологии СО РАН

Защита состоится «31 марта» 2009 г. в 14⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д.212.022.03 при Бурятском государственном университете по адресу: 670000, г. Улан-Удэ ул. Смолина, 24а, конференц-зал.

Факс: (3012) 210588, e-mail: d21202203@mail.ru, kaukova@zabspu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Бурятского государственного университета

Автореферат разослан «27» февраля 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биол. наук



Н.А. Шорноева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Природные условия Восточного Забайкалья, по сравнению с другими территориями, отличаются высоким уровнем инсоляции, резкой континентальностью и аридностью климата на протяжении большей части года, широким распространением каменистых почв и резкой вертикальной дифференциацией рельефа. В связи с этим диапазон местообитаний здесь варьирует от сухих равнинных степей и солончаков, до таежных лесов и мохово-лишайниковых тундр высокогорий. Разнообразие природных условий Восточного Забайкалья таких, как: недостаток увлажнения, значительные колебания температуры воздуха и почвы в течение суток, большая солнечная радиация и каменистый характер почв – обуславливает контрастность растительного покрова. Оригинальность флоре региона придает наличие в ней особой экологической группы растений – суккулентов, видов рода *Orostachys* Fisch. Суккулентность – это качественно новый уровень в эволюционном развитии ксероморфизма. В связи с этим изучение биоэкологических особенностей, на примере видов рода *Orostachys*, в условиях Восточного Забайкалья актуально и вносит вклад в познание путей адаптации растений к экстремальным условиям среды.

Род *Orostachys* представлен в Даурии тремя малоизученными видами – *Orostachys spinosa* (L.) C.A. Meyer, *Orostachys malacophylla* (Pallas) Fischer и *Orostachys fimbriata* (Turcz.) Berger. Кроме того, *O. fimbriata* – восточно-азиатский ксеропетрофит, представлен периферическими популяциями на западной границе ареала. Тема исследования согласована с комплексной программой «Суккулентная флора России и сопредельных территорий», проводимой сотрудниками БИН РАН (г. Санкт-Петербург).

Цель исследования – изучение эколого-биологических особенностей видов рода *Orostachys* в Восточном Забайкалье.

Основными **задачами** исследования являются:

1. Выявить анатомо-морфологические особенности видов рода *Orostachys*;
2. Исследовать особенности водного режима и динамику запасных питательных веществ (на примере *O. spinosa*);
3. Изучить онтогенез и особенности развития видов рода *Orostachys*;
4. Определить эколого-ценотическую приуроченность видов горноколосника и дать их классификацию.

Научная новизна. Впервые проведено комплексное эколого-биологическое изучение суккулентов на примере видов рода *Orostachys* на территории Восточного Забайкалья. Изучено их анатомическое строение; выявлено, что лист изучаемых видов имеет характерную для большинства суккулентов структуру. Проведено исследование онтогенеза и изучено сезонное развитие горноколосников на территории региона. Получены данные об оводненности растений, которые показали, что суккуленты Восточного Забайкалья обладают достаточно стабильным водным режимом. Установлено, что половину общего запаса воды у растений видов рода

Orostachys составляет связанная вода. Растворимые сахара являются основными запасными веществами. Проведен анализ их ценотической приуроченности.

Теоретическая и практическая значимость. Выполненная работа вносит существенный вклад в развитие концепции устойчивости растений, в изучение путей адаптации растений к экстремальным условиям среды. Представленные материалы могут послужить научной основой для проведения экологического мониторинга. Результаты исследований могут быть использованы для преподавания курсов экологии, анатомии и физиологии растений, а также при интродукции и использовании суккулентов в ландшафтном дизайне.

Защищаемые положения:

1. Особенности анатомической структуры листа, водный режим и динамика запасных питательных веществ обуславливают адаптивные признаки суккулентов. При этом коронарная структура в анатомии листа и устойчивый водный режим с преобладанием связанной воды являются ключевыми в адаптивной стратегии видов рода *Orostachys*.
2. Феноритмика и онтогенез видов – взаимообусловленные явления в историческом процессе филогенеза. Для популяций горноколосников Восточного Забайкалья характерна возрастная изменчивость биоморф: от розеточной до полурозеточной, а также поливариантность онтогенеза как с полным циклом развития, так и с развитием неполночленных ценопопуляций.

Апробация работы. Результаты исследований доложены и обсуждены на международных и региональных научных и научно-практических конференциях:

- научные сессии естественно-географического факультета ЗабГГПУ им. Н. Г. Чернышевского (2004, 2005, 2006, 2007, 2008);
- «Природные ресурсы Забайкалья и проблемы геосферных исследований» (Чита, 2006);
- «Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных территорий» (Чита, 2005);
- «Трансграничье в изменяющемся мире: Россия-Китай-Монголия» (Чита, 2006);
- «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2006);
- «Природоохранное сотрудничество Читинской области (Российская Федерация) и Автономного района Внутренняя Монголия (КНР) в трансграничных экологических районах» (Чита, 2007);
- «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2008).

Публикации. По результатам исследований опубликовано 10 работ.

Объем и структура диссертации. Работа изложена на 140 страницах машинописного текста и состоит из введения, 6 глав, выводов, библиографического списка, включающего 171 источник. Текст иллюстрирован 7 таблицами и 28 рисунками.

ГЛАВА 1. СУККУЛЕНТЫ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГРУППА

Глава представляет обзор литературных данных (Борисова, 1969; Дулепова, 1993, 2004; Бялт, 1997, 1999, 2004; Гончарова, 1996, 2000, 2007; Огрызов, 1994; Хохряков, Синева, 1997; Левин, 2004а, 2004б и мн.др.) по теме исследования. Отсутствие четкого определения понятия «суккулент» является в настоящее время одной из сложнейших проблем. Мы придерживаемся мнения, что суккуленты – это растения с сочными тканями, способные накапливать и сохранять большое количество воды в ассимилирующих органах растения и проявляющие адаптации к ксерическим условиям. В отличие от мнения А.П. Хохрякова, И.Е. Синева (1997), мы считаем, что наличие «Crassulacean acid metabolism», или САМ-типа метаболизма не является основным критерием суккулентов. С точки зрения эволюционной ботаники, функциональную деятельность суккулентов можно рассматривать как результат адаптации растений к неблагоприятным условиям среды.

ГЛАВА 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Природные условия района исследования

В параграфе приведен очерк природных условий Восточного Забайкалья. Показано своеобразие рельефа, климатических и эдафических условий Даурии, что отражается в разнообразии растительности, специфическом наборе жизненных форм и обуславливает наличие суккулентных растений, к которым относятся виды рода горноколосник (*Orostachys* Fisch.) во флоре региона.

2.2. Характеристика рода *Orostachys* Fisch. в Восточном Забайкалье

В разделе дан литературный обзор по вопросам классификации и истории изучения рода *Orostachys*. Объем рода до сих пор остается спорным, включающим в себя от 10–15 до 22 видов (Паланов, 1989; Гончарова, 2000; Бялт, 1999, 2003). Встречаются представители *Orostachys* в трех флористических областях: Циркумбореальной, Ирано-Туранской и Восточно-Азиатской, с наибольшим числом видов в последней.

Установлено, что *O. spinosa* характерен для открытых вершин гор, выпуклостей и крутых участков южных склонов с каменистыми малоразвитыми горностепными почвами. К наиболее обычным местообитаниям *O. spinosa* относятся уступы в трещинах скал. *O. fimbriata* произрастает в равнинных и горных каменистых и песчаных степях, солонцеватых лугах и на побережьях соленых озер. *O. malacophylla*, в отличие от двух других видов, встречается в сухих сосняках, степях на песчаных почвах, береговых галечниках и на антропогенных местообитаниях, изредка поднимается до подгольцовых редколесий.

2.3. Методы исследования

Исследования проводились в лесостепной зоне Восточного Забайкалья.

При проведении маршрутных и полустационарных исследований использовались общепринятые геоботанические методы (Воронов, 1973; Ярошенко, 1961; Полевая геоботаника..., 1964 и др.). Проанализировано более 100 геоботанических описаний.

Описание фитоценозов производили с использованием пятибалльной шкалы облия-покрытия Браун-Бланке (Дулупова, 1993).

Поясно-зональные группы выделены, согласно схеме Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой (1984), Г.А. Пешковой (2001).

Для характеристики жизненных форм, онтогенеза использовали общепринятые методики биоморфологии (Серебряков, 1962, 1964; Серебрякова, 1976) и популяционной экологии растений (Работнов, 1950; 1975; 1983; 1987; Уранов, 1977; Ценопопуляции..., 1976; 1988).

Для классификации биоморф нами использованы системы К. Раункиера и И.Г. Серебрякова (1964).

Для изучения онтогенеза были выбраны модельные особи. По каждому виду сделано 5–35 описаний особей в различных возрастных состояниях.

При проведении наблюдений за сезонным развитием растений использовали фенологический метод И.Н. Бейдеман (1954; 1974).

Для анатомического исследования брали листья из средней части розеточного побега взрослого растения в фазе вегетации. Поперечные срезы делали вручную бритвенным лезвием на средних участках листа. Изучение проводилось при увеличении светового микроскопа 8X10 и 40X10, без окрашивания. Основные элементы анатомической структуры подсчитывали и измеряли на свежих срезах в 100 полях зрения микроскопа с помощью шкалы окуляр-микрометра при увеличении 40x10. Рисунки выполняли при помощи рисовального аппарата РА-6. Фото сделано камерами «DSC-S90» и «Samsung i100». Описание тканей выполнено по схемам, приведенных в работах К. Эзау (1980) и М.Г. Буиновой, Н.К. Бадмаевой, Л.К. Бардоновой (2002).

Определение фракционного состава воды проводили с использованием водоотнимающих средств по методике Г.А. Сулейманова (1964; 1972). Содержание воды и ее фракционный состав определяли в листьях и корнях растений. Расчет проводили на сырую массу растений.

Ассимиляционные и запасные вещества исследовали гистохимическим методом (Фурст, 1979).

Статистическую обработку результатов проводили с использованием пакета прикладных программ Microsoft Excel 2003.

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДОВ ГОРНОКОЛОСНИКОВ

3.1. Анатомические особенности

Анатомическая структура растений является одним из доступных и признанных показателей выявления адаптационных возможностей в различных экологических условиях (Эзау, 1980; Гамалей, 1984; Горшкова, Зверева, 1988; Буинова, Бадмаева, Бардонова, 2002; Мункуева, 2002; Попова, 2005 и др.). Большинство исследователей (Василевская, 1954; Борисовская, 1960; Горышина, 1979; Гамалей, 1984; Горшкова, Зверева, 1988; Рейвн, Эверт, Айкхорн, 1990) отмечает для семейства *Crassulaceae* единое своеобразное анатомическое строение: лист гомогенного типа, паренхима не дифференцирована на столбчатую и губчатую. Наше исследование подтверждает это.

Анатомическая структура листа *O. spinosa* изучалась А.А. Горшковой и Г.К. Зверевой (1988) в условиях Центральной Тувы. В связи с этим анатомической структуре листа *O. spinosa* в условиях Восточного Забайкалья нами было уделено особое внимание.

Наши исследования показали, что лист *O. spinosa* гомогенного типа, с толстой листовой пластинкой – $1040 \pm 2,27$ мкм (табл. 1). Клетки паренхимы круглые, рыхлые, не разделены на водоносную и хлорофиллоносную, крупные – длина составляет $98,8 \pm 4,52$ мкм, ширина – $78 \pm 1,47$ мкм. Как показало наше исследование, анатомические структуры *O. spinosa* в условиях Восточного Забайкалья крупнее, чем в условиях Центральной Тувы, за исключением клеток паренхимы. Мелкоклеточность последних свидетельствует о более ксероморфной структуре листа.

Таблица 1

Размеры анатомических структур листа *O. spinosa*

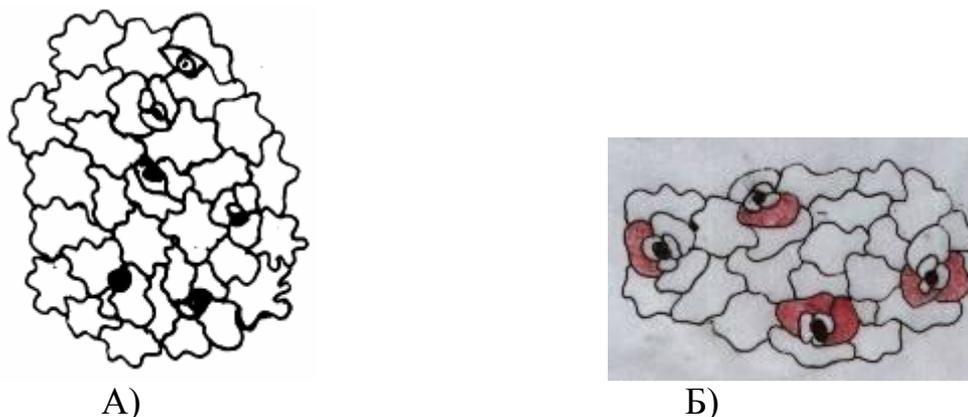
Толщина листовой пластинки, мкм	Число хлоропластов на 1 мм^2	Размер клеток, мкм			
		эпидерма		Клетки паренхимы	
		абаксиальная	адаксиальная	длина	ширина
1	2	3	4	5	6
данные автора					
$1040 \pm 2,27$	$51,4 \pm 1,78$	$52 \pm 1,38$	$58,5 \pm 1,95$	$98,8 \pm 4,52$	$78 \pm 1,47$
данные А.А. Горшковой, Г.К. Зверевой (1988)					
$900,0 \pm 3,08$	$47,7 \pm 1,66$	$32,3 \pm 0,90$	$45,0 \pm 1,20$	Клетки паренхимы	
				$116,6 \pm 4,23$	$87,8 \pm 3,19$

Эпидерма *O. spinosa* представлена одноклеточным слоем тангентально-вытянутых клеток со слабо утолщенными внешними стенками.

При рассмотрении с поверхности клетки эпидермы имеют чаще всего уплощенные контуры со слегка волнистыми антиклинальными стенками.

Устьица находятся на одной плоскости с эпидермисом, имеют небольшие размеры. Околоустьичные клетки анизоцитного типа, как у большинства представителей *Crassulaceae* DC., замыкающие клетки устьиц окружены тремя, иногда 5, округлыми побочными клетками разного размера (рис. 1).

Лист амфистоматический, что говорит об условиях интенсивного освещения, и подтверждает значительную ксерофильность вида.



А) Б)
Рис. 1. Адаксиальный эпидермис листа *O. spinosa*

Условные обозначения: А – адаксиальный эпидермис; Б – адаксиальный эпидермис с антоцианами в околоустьичных клетках.

Адаксиальные клетки эпидермиса меньших размеров, чем абаксиальные (табл. 1).

Нами определено, что лист горноколосников Восточного Забайкалья имеет коронарную структуру. Непосредственно к проводящему пучку примыкает слой кранц-клеток обкладки. Слой клеток обкладки сплошной, внешней стороной примыкает к водоносной паренхиме.

Такой коронарный морфотип листа говорит о C_4 -типе фотосинтеза (Лархер, 1978; Эзау, 1980; Рейвн, Эверт, Айкхорн, 1990; Якушкина, 1993; Воронин и др., 1995, 2003 и др.) и высокой адаптации вида (Гамалей и др., 1992). Так в благоприятный период растение функционирует по C_4 -типу, а в период недостатка влагообеспеченности выражен САМ-тип фотосинтеза (Гамалей и др., 1992).

3.2. Эколого-физиологические особенности

При проведении исследований мы получили данные об оводненности и фракционному составу воды трех видов рода *Orostachys* Восточного Забайкалья. Показатели определены в летние месяцы 2006 года. Это обусловлено тем, что июнь и июль – самые жаркие и засушливые месяцы, а в августе наблюдается массовое цветение горноколосников.

Виды растений рассматриваемой группы отличаются довольно высокими показателями оводненности тканей (рис. 2).

Фракционный состав показал стабильность и преобладание связанной воды, которая составляет более половины от общего запаса влаги в тканях видов рода *Orostachys* Восточного Забайкалья (рис. 3).

Преобладание связанной воды является одним из способов физиологической адаптации горноколосников к неблагоприятным воздействиям климатических факторов окружающей среды.

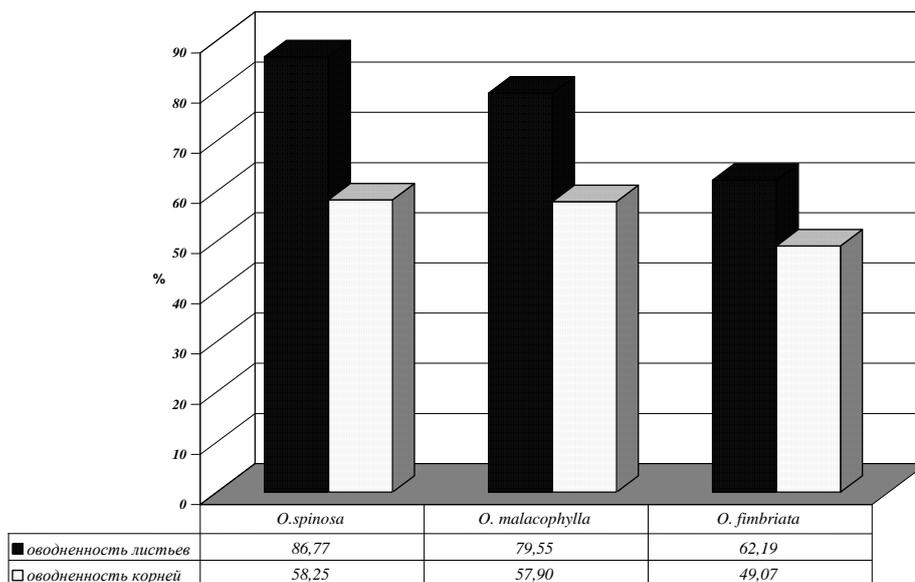


Рис. 2. Оводненность тканей видов рода *Orostachys* Восточного Забайкалья, июнь-август, 2006 г. (в %)

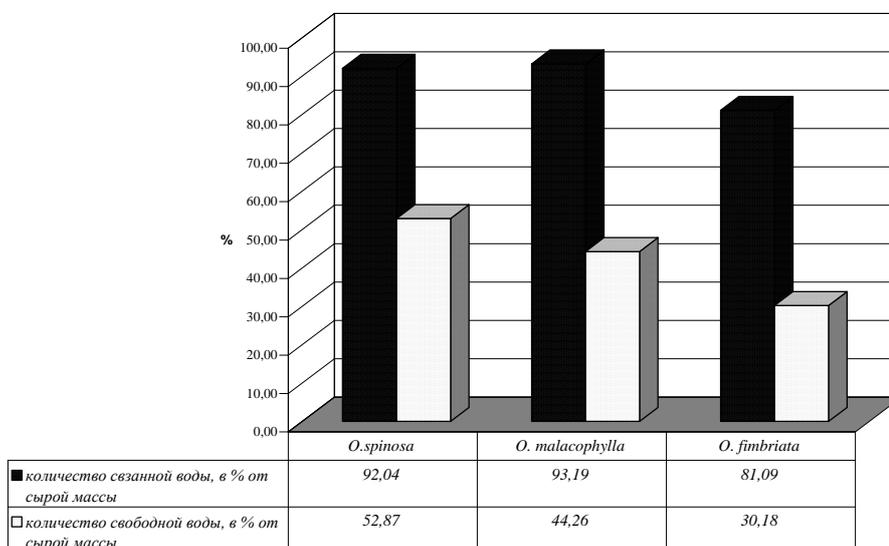


Рис. 3. Фракционный состав видов рода *Orostachys* Восточного Забайкалья, июнь-август, 2006 г. (в %)

Высокая общая оводненность тканей, значительная водоудерживающая способность, жизненная форма и состояние вынужденного покоя в осенне-зимний период видов *Orostachys* Восточного Забайкалья не только обуславливают устойчивость к экстремальным условиям лета и зимы, но и обеспечивают возможность длительной вегетации, позволяют активнее ис-

пользовать короткий вегетационный период, разнообразие микроклиматических условий весной и осенью.

3.3. Содержание запасных питательных веществ в зимующих тканях *O. spinosa* (L.) С.А. Meyer

Учитывая морфологические, анатомические и эколого-физиологические особенности видов рода *Orostachys*, интересным является изучение адаптации на эколого-биохимическом уровне. В этом плане важное значение имеет накопление и превращение пластических веществ (Максимов, 1952; Павлова, Якимова, 2004). Кроме того, исследование адаптивных свойств в зимний период зимнезеленого представителя суккулентов Восточного Забайкалья – *O. spinosa* представляет наибольший интерес.

Проведенные нами исследования показали, что в осенне-зимний, зимний и зимне-весенний период в листьях и корнях *O. spinosa* содержатся моно- и дисахара, причем удельный вес их в листьях всегда значительно выше, чем в корнях. Крахмала и жиров не обнаружено (табл. 2). Полученные результаты подтверждают выводы Н.Е. Павловой (1986) о том, что растения с вынужденным осенне-зимним покоем, к каким в полной мере относятся и *O. spinosa*, совсем не накапливают к зиме крахмала, ткани их зимующих органов уже с осени содержат растворимые сахара – защитные вещества, которые обеспечивают им устойчивость еще в вегетирующем состоянии, в период неустойчивой погоды осенью.

Таблица 2

Динамика пластических веществ в тканях зимующих органов *O. spinosa*

Срок наблюдений /месяц. 2007	<i>O. spinosa</i>							
	листья				корни			
	крахмал	жиры	моно сахара	ди-сахара	крахмал	жиры	моно сахара	ди-сахара
I	2	3	4	5	6	7	8	9
XI	-	-	3	5	-	-	1	4
XII	-	-	3	4	-	-	1	3
II	-	-	2	3	-	-	1	2
III	-	-	1	3	-	-	1	1

Примечание: условные баллы означают количественную оценку содержания вещества: 1 – очень мало; 2 – мало; 3 – достаточно; 4 – много; 5 – довольно много.

Максимальное количество приходится на дисахара как в листьях, так и в корнях растения (5 и 4 балла соответственно) и отмечается в осенне-зимний период. Известно, что образование дисахаров характерно для более суровых условий. Согласно Ю.Б. Филиппович и М.И. Страшной (1969), количественное содержание дисахаридов всегда значительно выше у морозостойких видов.

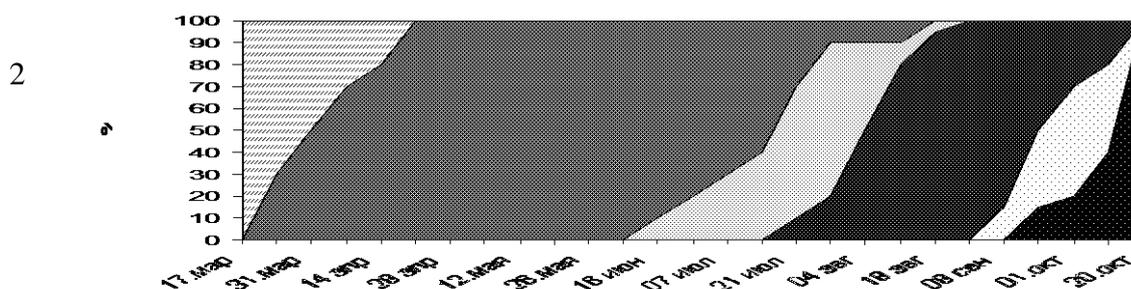
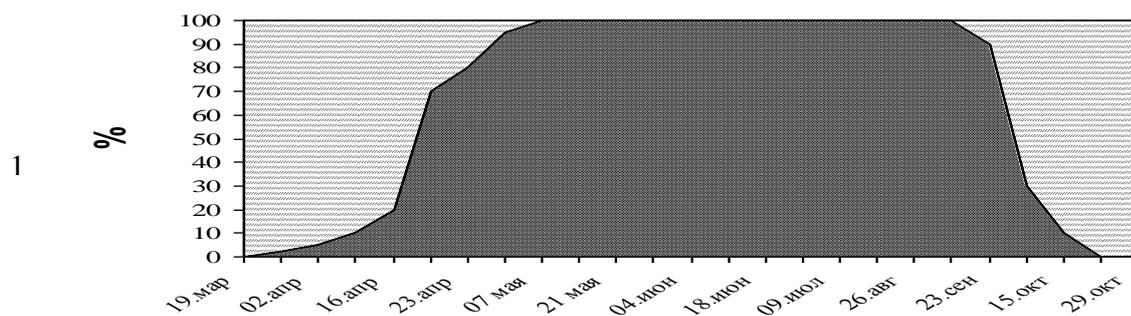
К концу зимнего сезона, к моменту выхода из состояния покоя, наблюдается снижение количества сахаров, так как они интенсивно используются на рост растения.

Результаты исследований показали, что в тканях исследуемого вида обнаруживаются растворимые сахара, которые играют важнейшую роль в

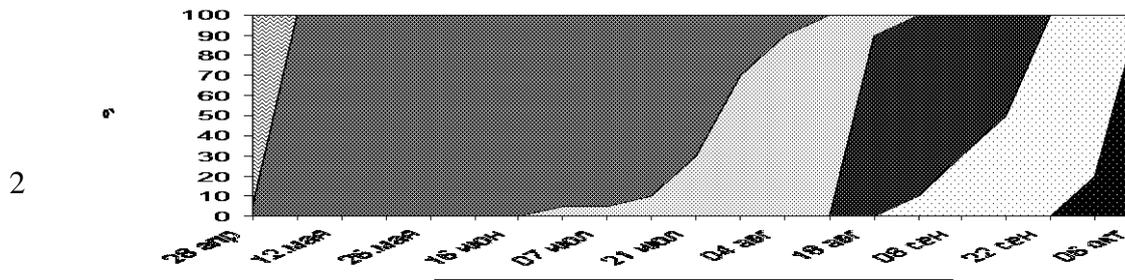
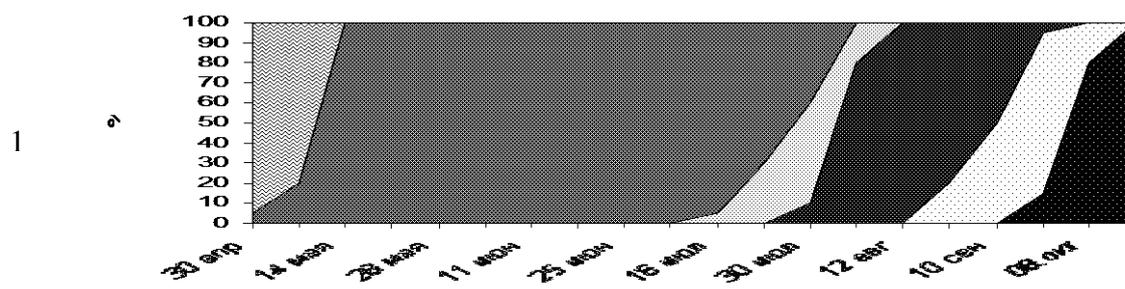
адаптации *O. spinosa* к суровым условиям Восточного Забайкалья, позволяют растению создать внутренние условия роста при наступлении благоприятных условий.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ РИТМА РАЗВИТИЯ ВИДОВ РОДА *OROSTACHYS* FISCH. В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ

Особенности сезонного развития видов позволяют глубже понять экологическую природу видов. По типу сезонного развития виды рода *Orostachys* Восточного Забайкалья относятся к длительновегетирующим, средне-позднелетнецветущим видам (рис. 4).



А) *O. spinosa*



Б) *O. malacophylla*



Рис. 4. Феноспектры видов рода *Orostachys* Восточного Забайкалья.

Примечание: А – *O. spinosa*; Б - *O. malacophylla*. 1 – 2006 год; 2 – 2007 год.

Обозначения: отм. – отмирание; пл. – плодоношение; цв. – цветение;

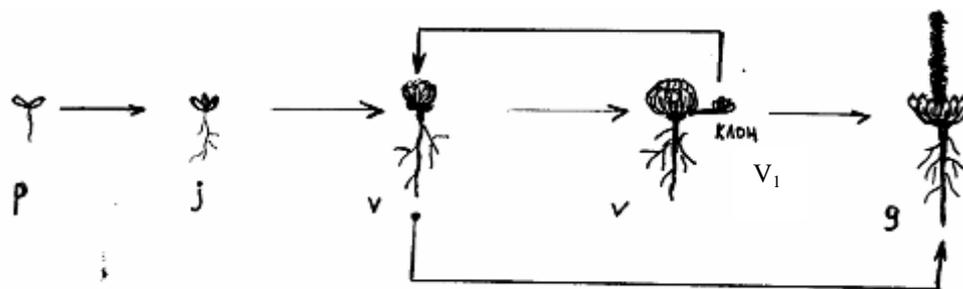
бут. – бутонизация; вег. – вегетация; отр. – отрастание; п – покой

Вегетация у видов *Orostachys* Восточного Забайкалья начинается в разные фенологические сезоны. Так, пробуждение *O. spinosa* начинается уже в марте, несмотря на крайне неблагоприятные погодноклиматические условия. *O. malacophylla* и *O. fimbriata* начинают свое развитие позднее, в средневесенний период, когда осуществляется устойчивый переход среднесуточной температуры через 5⁰С. На феноспектрах видно, что фаза вегетации является самой продолжительной, т.к. охватывает период от всходов или пробуждения почек возобновления до генеративного состояния или перехода растения к покою. Фаза бутонизации может быть весьма затяжной и составлять до 3 месяцев. К фазе цветения виды рода *Orostachys* переходят в среднелетний и позднелетний фенологические сезоны. К первой декаде октября виды отмирают, а к третьей декаде октября у некоторых представителей *Orostachys* заканчивается формирование озимых листовых розеток и подготовка побегов к зиме. Относительно растянутый вегетационный период, превышающий безморозный почти в 2 раза и продолжительное цветение – результат адаптации к вегетации в экстремальных условиях весны и осени. Именно за счет этого достигается максимальное использование среды обитания, что является свидетельством устойчивости видов рода *Orostachys* и их приспособленности к современным климатическим условиям.

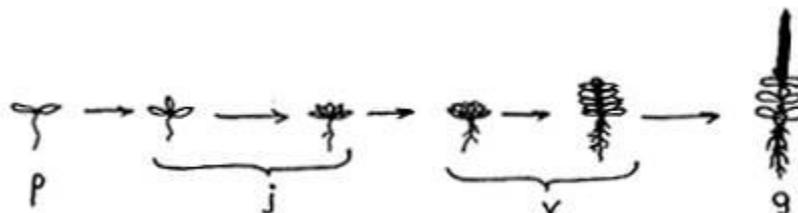
ГЛАВА 5. ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ВИДОВ РОДА *OROSTACHYS FISCH.*

В онтогенезе *O. spinosa* и *O. malacophylla* мы выделяем проростки, ювенильное, виргинильное и генеративное возрастные состояния, в онтогенезе *O. fimbriata* дополнительно – имматурное, которое отличается началом формирования полулунного придатка (рис. 5). Отмечена смена жизненной формы: розеточная у прегенеративных особей и полурозеточная у генеративных. Выявлено явление поливариантности онтогенеза, когда вид проходит полный цикл от проростка до постгенеративного состояния или, когда неблагоприятные условия приводят к удлинению виргинильного состояния. Чем сложнее ценотические взаимоотношения и суровее условия произрастания, тем продолжительней данный период. Продолжительность прегенеративного периода у *O. malacophylla* и *O. fimbriata* может составлять 1-2 года, у *O. spinosa* – 2 и более лет (по данным Б.И. Дулеповой (1993) до 8 лет). При улучшении условий особи могут перейти в генеративное состояние. Первый путь онтогенеза или полный цикл проходят особи с высоким уровнем жизненности, а второй – с удлиненной фазой вегетации – с низким уровнем.

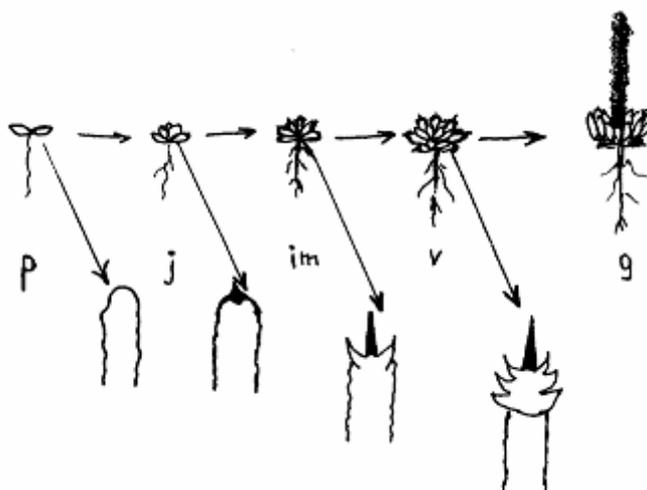
Согласно нашим наблюдениям, основу популяций *O. spinosa* составляют особи вегетативного происхождения, а популяций *O. malacophylla* и *O. fimbriata* – семенного.



А) *O. spinosa*



Б) *O. malacophylla*



В) *O. fimbriata*

Рис. 5. Схема онтогенеза видов рода *Orostachys* Восточного Забайкалья:

А – *O. spinosa*; Б – *O. malacophylla*; В – *O. fimbriata*.

Обозначения: p – проросток; j – ювенильные; im – имматурные; v – виргинильные; v₁ – клон, особь вегетативного происхождения; g – генеративные.

Примечания: нижний ряд в схеме онтогенеза *O. fimbriata* отражает онтогенетические изменения верхушки листа, как диагностический признак возрастного состояния особи.

ГЛАВА 6. ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА *OROSTACHYS* FISCH.

В целом, в морфологии изучаемых видов нами выделен ряд отличий: листья розеток всех трех видов отличаются по цвету и плотности: у *O. spinosa* – темно-зеленые и очень плотные, у *O. malacophylla* и *O. fimbriata* – сизовато- и серовато-зеленые соответственно, розетка рыхлая. Листья у *O. spinosa* и *O. fimbriata* – продолговатые, по краю с хрящеватым

или зубчатым придатком, заканчивающимся колючим шипиком, у *O. malacophylla* листья обратнойцевидные, на верхушке округлые или туповато заостренные без колючего шипика. Соцветие – плотная, густая кисть, у

O. fimbriata – это пирамидальная метелка. В морфологии горноколосников, безусловно, наблюдается определенное единообразие, отражающее приспособление к комплексу экологических условий, в которых виды произрастают.

По морфотипу виды рода *Orostachys* являются монокарпикарпическими травянистыми суккулентными растениями со стержневой корневой системой, гемикриптофиты. По типу биоморф *O. malacophylla* (одно- или двулетник) относится к моноцентрическому, особи которого вегетативно неподвижны и размножение только семенное. *O. spinosa* (дву- или многолетник) и *O. fimbriata* (одно- или двулетник) относятся к неявнополицентрическому типу биоморф, особи вегетативно подвижны, имеют несколько центров разрастания, что хорошо видно на виргинильной стадии онтогенеза *O. spinosa*, когда формируется клон, отличающийся от вегетативного тела с развитием в самостоятельную особь (рис. 5).

6.1. Фитоценотическая приуроченность

Фитоценозы с участием видов рода *Orostachys* в Восточном Забайкалье представлены сухими низкотравными, луговыми степями и степями смешанного типа (Дулепова, 1993). В качестве доминантов виды *Orostachys* выступают в петрофитнонизкотравных степях.

Ниже приводится схема классификации фитоценозов с участием видов рода *Orostachys* Восточного Забайкалья (табл. 3).

Таблица 3

Фитоценотическая приуроченность горноколосников
Восточного Забайкалья

<i>O. spinosa</i>	<i>O. malacophylla</i>	<i>O. fimbriata</i>
1	2	3
I подтип. Сухие низкотравные степи		
<i>Группа формаций – полукустарничковые степи</i>		
холоднопопынная (<i>Artemisia frigida</i>) с <i>O. spinosa</i>	холоднопопынная (<i>Artemisia frigida</i>) с <i>O. malacophylla</i>	холоднопопынная (<i>Artemisia frigida</i>) с <i>O. fimbriata</i>
тимьяновая (<i>Thymus dahuricus</i>) с <i>O. spinosa</i>	тимьяновая (<i>Thymus dahuricus</i>) с <i>O. malacophylla</i>	тимьяновая (<i>Thymus dahuricus</i>) с <i>O. fimbriata</i>
<i>Группа формаций – низкотравные степи</i>		
горноколосниковая (<i>Orostachys spinosa</i>) с <i>O. malacophylla</i>	горноколосниковая (<i>Orostachys spinosa</i>) с <i>O. malacophylla</i>	горноколосниковая (<i>Orostachys fimbriata</i>)
осоковая (<i>Carex dariuscula</i>) с <i>O. spinosa</i>	осоковая (<i>Carex dariuscula</i>) с <i>O. spinosa</i> и <i>O. malacophylla</i>	
арктогероновая (<i>Arctogeron gramineum</i>) с <i>O. spinosa</i>	арктогероновая (<i>Arctogeron gramineum</i>) с <i>O. spinosa</i> и <i>O. malacophylla</i>	

1	2	3
	низкотравная (<i>Allium anisopodium</i>) с <i>O. malacophylla</i> степь	низкотравная (<i>Potentilla acaulis</i> , <i>Allium anisopodium</i>) степь с <i>O. fimbriata</i>
II подтип. Степи смешанного типа		
<i>Группа формаций – мелкодерновиннозлаковые степи</i>		
мелкодерновинная (<i>Koeleria cristata</i>) с <i>Potentilla acervata</i> , <i>Poa botryoides</i> и <i>O. spinosa</i>	тонконоговая (<i>Koeleria cristata</i>) с <i>Potentilla tanacetifolia</i> , <i>Poa botryoides</i> и <i>O. malacophylla</i>	
	мятликовая (<i>Poa botryoides</i>) с <i>Potentilla tanacetifolia</i> , <i>Pulsatilla turczaninowii</i> и <i>O. malacophylla</i>	
<i>Группа формаций – крупнодерновиннозлаковые степи</i>		
	крыловоковыльная (<i>Stipa krylovii</i>) с <i>Artemisia frigida</i> , <i>Koeleria cristata</i> и <i>O. malacophylla</i>	крыловоковыльная (<i>Stipa krylovii</i>) с <i>Allium anisopodium</i> и <i>O. fimbriata</i>
	полидоминантная злаковая (<i>Stipa krylovii</i> , <i>Agropyron cristatum</i> , <i>Poa botryoides</i> , <i>Puccinellia tenuiflora</i>) с <i>O. malacophylla</i>	
	чиевник (<i>Achnatherum splendens</i>) с <i>O. malacophylla</i>	
<i>Группа формаций – петрофитноразнотравные степи</i>		
	нителестниковая (<i>Filifolium sibiricum</i>) с <i>O. malacophylla</i>	
	петрофитноразнотравная (<i>Artemisia commutata</i> , <i>Potentilla semiglabra</i> , <i>Carex dariuscula</i>) с <i>O. malacophylla</i>	
<i>Группа формаций – корневищно-мелкодерновинноосоковые степи</i>		
	твердоватоосоковая (<i>Carex dariuscula</i>) с <i>O. malacophylla</i>	
<i>Группа формаций – кустарниковые степи</i>		
	карагановая (<i>Caragana stenophylla</i>) с <i>O. malacophylla</i>	
III подтип. Луговые степи		
<i>Группа формаций – корневищнозлаковые степи</i>		
	леймусовая или вострецовая степь (<i>Leymus chinensis</i>) с <i>O. malacophylla</i>	леймусовая или вострецовая степь (<i>Leymus chinensis</i>) с <i>Artemisia frigida</i> и <i>O. fimbriata</i>
	пырейная (<i>Elytrigia repens</i>) с <i>O. malacophylla</i>	
<i>Группа формаций – разнотравные степи</i>		
	разнотравная (<i>Artemisia gmelinii</i> , <i>Patrinia rupestris</i> , <i>Orostachys malacophylla</i>) степь	

В целом, фитоценозы с видами рода *Orostachys* Восточного Забайкалья, представлены в таблице 4. Наибольший процент описаний – 72% – это описания с *O. spinosa*, относящиеся к подтипу сухие низкотравные степи, что подтверждает значительную ксерофильность вида. Практически равномерное распределение сообществ с *O. malacophylla*, с преобладанием сообществ степей смешанного типа говорит о его широкой экологической амплитуде.

Таблица 4

Приуроченность видов рода *Orostachys* Восточного Забайкалья к фитоценозам различных типов

Подтип	Группа формаций	Вид					
		<i>O. spinosa</i>		<i>O. malacophylla</i>		<i>O. fimbriata</i>	
		в % от общего количества описаний с исследуемым видом					
1	2	3		4		5	
Сухие низкотравные степи	Полукустарничковые степи	29	72	18	38	42	47
	Низкотравные степи	43		20		5	
Степи смешанного типа	Мелкодерновиннозлаковые степи	14	28	16	60		42
	Петрофитноразнотравные степи			11			
	Крупнодерновиннозлаковые степи			11		42	
	Корневищно-мелкодерновинноосоковые степи	14		11			
	Кустарниковые степи	-		11			
Луговые степи	Корневищно-злаковая степь с <i>Leymus chinensis</i>	-		13	24	11	11
	Разнотравные степи	-		11			

O. spinosa, *O. malacophylla* и *O. fimbriata* могут играть в ценозах различную роль: от содоминанта до малообильного вида.

Виды, сопутствующие трем видам рода *Orostachys* Восточного Забайкалья в описаниях с наибольшим обилием последних, отражены в таблице 5.

Таким образом, 16% видов с постоянством выше 20% являются общими для фитоценозов с *Orostachys*. Это *Artemisia frigida*, *Carex duriuscula*, *Galium verum*, *Heteropappus altaicus* и др., т.е. те виды, которые являются типичными для степной растительности Восточного Забайкалья. Это объясняется тем, что, как и горноколосники, они получают конкурентное преимущество в наиболее ксерофильных местообитаниях с резкой и частой изменчивостью экологических режимов.

Виды, сопутствующие видам рода *Orostachys* с постоянством выше 20%

Вид	Постоянство, %					
	<i>O. spinosa</i>		<i>O. malacophylla</i>		<i>O. fimbriata</i>	
	Данные автора	Данные Б.И. Дулеповой (1961-1981)	Данные автора	Данные Б.И. Дулеповой (1961-1981)	Данные автора	Данные Б.И. Дулеповой (1961-1981)
1	2	3	4	5	6	7
<i>Artemisia frigida</i>	85,71	100,00	59,09	7,89	84,21	-
<i>Carex duriuscula</i>	85,71	100,00	50,00	23,68	42,11	-
<i>Koeleria cristata</i>	50,00	93,33	40,91	81,58	-	-
<i>Heteropappus altaicus</i>	50,00		38,64		26,32	
<i>Artemisia commutata</i>	28,57		56,82		31,58	
<i>Galium verum</i>	21,43		54,55		47,37	
<i>Potentilla tanacetifolia</i>	21,43		34,09		57,89	
<i>O. malacophylla</i>	57,14		100			
<i>Koeleria cristata</i>	50,00		40,91			
<i>Cleistogenes squarrosa</i>	50,00		27,27			
<i>Pulsatilla turczaninovi</i>	50,00		29,55			
<i>Potentilla acervata</i>	42,86		31,82			
<i>Silene jensseensis</i>	35,71		31,82			
<i>Stellera chamaejasme</i>	35,71		27,27			
<i>Poa botryoides</i>	21,43		22,73			
<i>Agropyron cristatum</i>			25,00			
<i>Serratula centauroides</i>			22,73			
<i>Polygonum sibiricum</i>			20,45			
<i>Scabiosa comosa</i>			20,45			
<i>Stipa krylovii</i>			43,18		78,95	
<i>Potentilla semiglabra</i>			43,18		36,84	
<i>Allium anisopodium</i>			38,64		94,74	
<i>Atriplex fera</i>			31,82		63,16	
<i>Leymus chinensis</i>			31,82		52,63	
<i>Mellissitus ruthenicus</i>			29,55		52,63	
<i>Bupleurum bicaule</i>			25,00		42,11	

1	2	3	4	5	6	7
<i>Haplophilum dauricum</i>	35,71				52,63	
<i>Chenopodium album</i>	28,57				21,05	
<i>Chamaerhodos erecta</i>	21,43				26,32	
<i>Scorzonera austriaca</i>					78,95	
<i>Convolvulus ammannii</i>					63,16	
<i>Goniolimon speciosum</i>					57,89	
<i>Artemisia gmelinii</i>					47,37	
<i>Lilium pumilum</i>					47,37	
<i>Gentiana dahurica</i>					36,84	
<i>Cymbaria daurica</i>					26,32	
<i>Taraxacum printzii</i>					26,32	

2/3 видов фитоценозов с *O. malacophylla* является общей для ценозов с *O. spinosa* или *O. fimbriata*, что говорит о его широкой экологической амплитуде и повышенной конкурентоспособности. Виды, характерные для сообществ с *O. fimbriata* – это типичные представители дауро-монгольской флоры (табл. 5).

O. spinosa и *O. fimbriata* предпочитают сухие петрофитные степи и растительные сообщества с низким проективным покрытием травостоя, в то время как *O. malacophylla* встречается в местах более увлажненных и характерен для местообитаний с нарушенным почвенным покровом.

6.2. Практическое использование видов рода *Orostachys* Fisch. Восточного Забайкалья

Представители рода *Orostachys* имеют широкое практическое значение: являются ценными декоративными, медоносными, перганосными, пищевыми и лекарственными растениями (Телятьев, 1987; Атлас лекарственных растений СССР, 1962; Дулепова, 2000; Бялт, 2003). Пептические гидролизаты, полученные из измельченного сырья *O. spinosa*, обнаруживают сильный радиозащитный эффект (Огрызов и др., 1974; Бялт, 1999). Широко используются горноколосники и в грунтовом цветоводстве для озеленения каменистых горок, альпийских садов и рокариев.

ВЫВОДЫ

1. Адаптационные свойства видов рода *Orostachys* в условиях Восточного Забайкалья проявляются на разных уровнях. В анатомической структуре листа горноколосников мы отмечаем как характерную для большинства суккулентов структуру, так и развитие клеток коронарного типа в листе, что обеспечивает фотосинтез по C_4 - или САМ-типу при недостаточной влагообеспеченности. Кроме этого, высокие показатели оводненности тканей *O. spinosa*, *O. malacophylla* и *O. fimbriata* с преобладанием связанной воды, которая составляет более половины от общего запаса влаги в тканях, определяют устойчивость растений к неблагоприятным факторам. Адаптации в эколого-биохимическом аспекте связаны с накоплением растворимых сахаров в зимующих тканях. Последние характерны для *O. spinosa*, что играет большую роль в устойчивости вида и позволяет продлить вегетационный период.

2. По типу сезонного развития виды рода *Orostachys* Восточного Забайкалья относятся к длительновегетирующим, средне- позднелетнецветущим видам. Для горноколосников характерна поливариантность онтогенеза, когда вид проходит полный цикл от проростка до постгенеративного состояния или, когда неблагоприятные условия приводят к удлинению виргинильного состояния. Первый путь онтогенеза проходят особи с высоким уровнем жизненности, а второй – с низким.

3. Исследованные виды относятся к разным группам жизненных форм. *O. malacophylla* и *O. fimbriata* являются одно- или двулетними травянистыми суккулентными растениями, *O. spinosa* – дву- или многолетник. Изучаемые виды являются монокарпикарпическими травянистыми суккулентными растениями со стержневой корневой системой. По характеру жизненных форм *O. malacophylla* относится к моноцентрическому, *O. spinosa* и *O. fimbriata* – неявнополицентрическому типу биоморф.

4. По фитоценотической приуроченности *O. spinosa* и *O. fimbriata* предпочитают сухие петрофитные степи и растительные сообщества с низким проективным покрытием травостоя. *O. malacophylla* – места с достаточным увлажнением и с более высоким обилием видов в фитоценозах, характерен для экотопов с антропогенной нарушенностью местообитаний; нередко отмечается в мезофитных лугово-степных сообществах.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

В рекомендованных ВАК изданиях:

1. Каюкова С.Н. Анатомо-морфологические адаптации *Orostachys spinosa* (L.) С.А. Meyer) (*Crassulaceae* DC.) в условиях Восточного Забайкалья / С.Н. Каюкова // *Естественные и технические науки*, Москва, 2008. – С. 114-120.

В других изданиях:

2. Каюкова С.Н. Биоморфологические и экологические особенности суккулентов Восточного Забайкалья на примере рода *Orostachys* Fisch. / С.Н. Каюкова // СУККУЛЕНТЫ/SUCCULENTS bilingual (ISSN 0236-4700). – М., 2005. – С. 5–6.

3. Каюкова С.Н. Эколого-фитоценотические особенности *Orostachys spinosa* (L.) С.А. Meyer (Crassulaceae) в Восточном Забайкалье / С.Н. Каюкова // СУККУЛЕНТЫ/SUCCULENTS bilingual (номер международной регистрации периодических изданий ISSN 0236-4700). – М., 2005. – С. 6–8.

4. Каюкова С.Н. Практическое использование суккулентов Восточного Забайкалья (на примере рода *Orostachys* Fisch.) / С.Н. Каюкова // Молодая наука Забайкалья: аспирантский сборник / Заб. гос. гум.-пед. ун-т. – Чита, 2006. – Ч.1. – С. 211–214.

5. Каюкова С.Н. К вопросу об экологии Горноколосника бахромчатого (*O. fimbriata* (Turcz.) Berger) на территории международного российско-китайско-монгольского заповедника «Даурский» / С.Н. Каюкова // История, этнография, антропология, социология трансграничья. Экология, природа, география, охрана окружающей среды трансграничья: материалы международной научно-практической конференции «Трансграничье в изменяющемся мире: Россия-Китай-Монголия» (18–20 окт. 2006 г.). – Чита, 2006. – С. 262–264.

6. Каюкова С.Н. Фитоценотическая приуроченность видов рода *Orostachys* Fisch. в Восточном Забайкалье / С.Н. Каюкова // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Вып. 10 / отв. ред. В.В. Аюшин. – Абакан: Изд-во Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова, 2006. – Т. 1. – С. 19–20.

7. Каюкова С.Н. Некоторые особенности водного режима *Orostachys spinosa* (L.) С.А. Meyer в условиях Восточного Забайкалья / С.Н. Каюкова // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий. Вып. 11 / отв. ред. В.В. Аюшин. – Абакан: Изд-во Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова, 2007. – Т.2. – С. 24–25.

8. Каюкова С.Н. К экологии водного режима *Orostachys fimbriata* (Turcz.) Berger в Восточном Забайкалье / С.Н. Каюкова // Экология в современном мире: взгляд современной молодежи: материалы Всероссийской конференции молодых ученых, Улан-Удэ (Россия), 24–27 апреля 2007 г. – Улан-Удэ: Изд-во ГУЗ РЦМП МЗ РБ, 2007. – С. 170–171.

9. Каюкова С.Н. Состояние популяции *Orostachys fimbriata* (Turcz.) Berger на территории государственного природного биосферного заповедника «Даурский» / С.Н. Каюкова // Природоохранное сотрудничество Читинской области (Российская Федерация) и автономного района Внутренняя Монголия (КНР) в трансграничных экологических регионах: материалы конференции / ЗабГГПУ. – Чита, 2007. – С. 160–163.

10. Каюкова С.Н. Содержание запасных веществ в зимующих тканях *Orostachys spinosa* (L.) С.А. Meyer (Crassulaceae DC.) в условиях Восточного Забайкалья / С.Н. Каюкова // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы VII международной практической конференции (21–24 октября 2008 г., Барнаул). – Барнаул, 2008. – С. 130–133.

Подписано в печать 24.02.09. Формат 60×90/16. Бумага офсетная.
Способ печати оперативная. Усл. печ. л. 1,2. Уч.-изд. л. 1,2.
Заказ № 02909. Тираж 100 экз.

Забайкальский государственный гуманитарно-педагогический
университет им. Н.Г. Чернышевского
672007, г. Чита, ул. Бабушкина, 129