

УДК 581.48:57.042 (571.66)

БИОМОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН ПИОНЕРНЫХ ВИДОВ ВУЛКАНОВ КАМЧАТКИ

© 2008 г. Н. М. Воронкова, А. Б. Холина, В. П. Верхолат

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, 690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159

E-mail: Voronkova@biosoil.ru

Поступила в редакцию 25.06.2007 г.

Проведен анализ биоморфологии растений, морфометрических характеристик и особенностей прорастания семян 17 видов – пионеров зарастаний рыхлых материалов вулканических извержений (п-ов Камчатка). Обсуждается многообразие путей адаптации к стрессовым условиям обитания. Определена реакция семян на действие сверхнизких температур (-196°C) для выяснения возможности их криохранения.

Полуостров Камчатка – уникальный район Северо-Западной Пацифики, вулканы которого в 1996 г. получили статус всемирного природного наследия (Буторин, 2001). В исследованиях по влиянию вулканизма на растительность вопросы пионерного заселения вулканогенных субстратов Камчатки затрагиваются, в основном, с позиции изучения видового состава (Манько, Сидельников, 1989; Гришин, 1996). Вулканические территории характеризуются целым рядом факторов, лимитирующих оптимальное формирование растительного покрова, среди которых – климатогенные, эдафогенные, геоморфогенные, биогенные, вулканогенные, антропогенные (Гришин, 1996). Изучение видоспецифической биологии пионерных растений в районах активного вулканизма представляет интерес в плане выявления их адаптивных признаков, а изучение устойчивости семян к сверхнизким температурам, кроме того, открывает возможность для хранения семенного материала с максимальной гарантией, что жизненно важно для зон периодических экологических катастроф. Известно, что общепринятый температурный режим хранения семенного материала (5°C) не обеспечивает полную его сохранность, тогда как глубокое замораживание в жидком азоте при температуре -196°C практически полностью останавливает метаболизм, что позволяет использовать криоконсервацию при хранении генетических стандартов растительного материала (Roos, 1989).

Целью настоящих исследований было изучение биоморфологии растений и жизнеспособности семян пионерных видов трех вулканов п-ва Камчатка и определение реакции семян на действие сверхнизких температур (-196°C).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Семена для исследования были собраны на различных по высоте над уровнем моря участках первичного зарастания вулканогенных субстратов в районах вулканов Авачинская сопка (гора Козельская), Ключевская сопка (район сопки Подкова) и Толбачинская сопка (гора Высокая) в августе 2005 г. в ходе геоботанической экспедиции Биолого-почвенного института ДВО РАН. Объектами исследования служили семена 17 видов (19 мест сбора), принадлежащих к 11 семействам. Список видов и характеристика мест обитания представлены в табл. 1. Массу семян определяли взвешиванием 3 проб по 100 шт., размеры – измерением 25 шт. в каждом образце. Следуя общепринятым методам определения посевных качеств семян (Справочник ..., 1978), в таблице представлена масса 1000 семян, полученная путем прямого умножения, что допускается для образцов семян, отобранных от малых по массе партий. Мелкие семена измеряли под микроскопом с помощью окуляра с измерительной сеткой. Биоморфологическое описание растений проводили при обследовании растений в природе и после их извлечения из почвы, с помощью зарисовок и фотографий. Жизнеспособность семян оценивали по лабораторной всхожести. Проращивание семян проводили в чашках Петри в условиях естественного освещения (днем на свету, ночью в темноте) по 50 шт. в трехкратной повторности. Отсутствие сведений о покое и оптимальном режиме проращивания семян исследуемых видов вызвало необходимость последовать рекомендациям Николаевой с соавт. (1992) и первоначально проращивать семена всех видов при температуре не менее 18°C (в наших опытах $22-28^{\circ}\text{C}$). Если при таком режиме в течение месяца процент проросших семян не превышал 40, то оставшиеся не проросшими семена подвергали холодной стратификации.

Таблица 1. Места сбора и морфометрическая характеристика семян пионерных растений

Вид, семейство	Место сбора семян, высота над ур. м., м	Длина и ширина, мм	Масса 1000 семян, г
Вулкан Авачинская сопка (район горы Козельская)			
<i>Artemisia glomerata</i> (Asteraceae)	Шлаковое поле юго-восточного склона, сухие участки сыпучей тефры, 1000	2.69 ± 0.07 0.87 ± 0.02	0.63 ± 0.01
<i>Ermania parryoides-1</i> (Brassicaceae)	Сухой участок сыпучих шлаков на пологом восточном склоне, 1040	1.97 ± 0.04 1.00 ± 0.03	0.76 ± 0.01
<i>Pennellianthus frutescens</i> (Scrophulariaceae)	Сухая перевеваемая тефра на шлаковом поле юго-восточного склона, 1000	1.57 ± 0.06 0.97 ± 0.03	0.25 ± 0.01
<i>Saxifraga merkii</i> (Saxifragaceae)	Шлаковое поле на крутом участке юго-восточного склона, сыпучий вулканический материал, 1040	0.60 ± 0.015 0.41 ± 0.01	0.046 ± 0.006
Вулкан Толбачинская сопка (район горы Высокая)			
<i>Eritrichium sericeum</i> (Boraginaceae)	Старая лава, на уплотненных шлаках, 550	2.12 ± 0.05 1.62 ± 0.03	1.44 ± 0.1
<i>Ermania parryoides-2</i> (Brassicaceae)	Шлаковое поле, сухой участок вулканических материалов, 500	1.93 ± 0.03 0.96 ± 0.02	0.75 ± 0.03
<i>Oxytropis revoluta-1</i> (Fabaceae)	Плоские участки на шлаковом поле, 550	1.79 ± 0.03 1.54 ± 0.02	1.33 ± 0.01
<i>Papaver microcarpum</i> (Papaveraceae)	Шлаковое поле, сыпучие, сухие, перевеваемые материалы извержения, 550	0.80 ± 0.006 0.47 ± 0.01	0.067 ± 0.007
<i>Polemonium boreale</i> (Polemoniaceae)	Слегка уплотненный свежий участок на шлаковом поле, 550	2.65 ± 0.05 0.99 ± 0.03	1.06 ± 0.03
<i>Saxifraga cherlerioides</i> (Saxifragaceae)	Шлаковое поле, рыхлые материалы вулканического извержения, 550	0.60 ± 0.005 0.30 ± 0.003	0.027 ± 0.006
<i>Saxifraga funstonii</i> (Saxifragaceae)	Микропонижения в вулканических материалах на шлаковом поле, 550	0.60 ± 0.006 0.30 ± 0.004	0.023 ± 0.003
<i>Stellaria eschscholziana</i> (Caryophyllaceae)	Мелкие свежие западинки на шлаковом поле, 500	1.15 ± 0.02 0.96 ± 0.02	0.15 ± 0.007
Вулкан Ключевская сопка (район сопки Подкова)			
<i>Campanula lasiocarpa</i> (Campanulaceae)	Шлаковые поля на восточном пологом участке склона, 1080	0.63 ± 0.01 0.29 ± 0.01	менее 0.02
<i>Mertensia pubescens</i> (Boraginaceae)	Шлаковое поле у окончания лавы, рыхлый шлак, 1000	3.00 ± 0.06 1.65 ± 0.05	1.77 ± 0.05
<i>Minuartia macrocarpa</i> (Caryophyllaceae)	Шлаковое поле у подножья лавы, сухой подвижный участок тефры, 1080	1.49 ± 0.03 1.33 ± 0.03	0.26 ± 0.01
<i>Oxyria digyna</i> (Polygonaceae)	Лавовый поток, сырые участки под нависающими глыбами. Микропонижения с повышенным увлажнением, 970	1.68 ± 0.06 0.85 ± 0.03	0.37 ± 0.01
<i>Oxytropis kamtschatica</i> (Fabaceae)	Шлаковое поле на плоском участке восточного склона, грунт сухой, 1050	2.26 ± 0.02 2.00 ± 0.03	2.45 ± 0.05
<i>Oxytropis ochotensis</i> (Fabaceae)	Свежие участки тефры под скалами и нависающими глыбами древней лавы, 1080	1.98 ± 0.03 1.70 ± 0.03	1.98 ± 0.02
<i>Oxytropis revoluta-2</i> (Fabaceae)	Свежие участки тефры между глыбами древней лавы, 1000	1.81 ± 0.03 1.49 ± 0.02	1.30 ± 0.02

Примечание. Цифры рядом с видовым названием – разные места сбора одного и того же вида (для табл. 1–3).

ции при температуре 2°C в течение 1–4 мес с последующим проращиванием при температуре 22–24°C. Семена ряда видов сразу подвергали стратификации при температуре 2°C, затем проращивали при температуре 22–24°C. Семена исследуемых видов *Oxytropis* подвергали обработке серной кислотой (20 мин) с последующей промывкой в проточной воде. Глубокое замораживание проводили путем погружения завернутых в алюминиевую фольгу семян в жидкий азот (–196°C) на 1 мес с последующим 2-часовым размораживанием при комнатной температуре и высадкой в чашки Петри. Подсчет проросших семян вели ежедневно. Латинские названия растений приводятся по (Сосудистые растения ..., 1987–1989, 1991, 1992, 1995, 1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для вулканических территорий п-ва Камчатка характерно необыкновенно большое разнообразие экологических ниш с множественными почвенными и микроклиматическими вариациями, что предполагает формирование у растений видоспецифичных адаптивных особенностей, в то же время не исключая и общих. Пионерные растения поселяются в местах с отсутствием почвенного покрова или на участках с начальными процессами первичного почвообразования, фрагментарно выраженными на лаве. К неблагоприятным факторам следует отнести химическую агрессивность вулканогенных субстратов, напряженный водный режим, в том числе нарушение механизмов удержания атмосферной влаги в приповерхностном слое, наличие сильных ветров.

Особенности биоморфологии растений. Исследованные пионерные растения представляют собой своеобразную экологическую группу, характеризующуюся определенным морфологическим строением и некоторыми особенностями физиологических процессов. Все виды являются многолетними, от 5 до 30 см высотой, по типу корневой системы встречаются растения стержнекорневые (12 видов) и корневищные (5 видов). Среди стержнекорневых выделяются 2 типа растений по плотности расположения надземных побегов. У первого типа (8 видов) надземные побеги расположены очень плотно, создавая “подушку”. Среди них единственный полукустарничек – *Artemisia glomerata* Ledeb., густоопушенный, до 15 см высотой, остальные виды – травянистые: *Eritrichium sericeum* (Lehm.) A. DC. – опушенное растение с сильно ветвистым каудексом, одетым остатками отмерших листьев; *Ermania parryoides* Cham. ex Botsch. – опушенное растение с многоглавым каудексом; *Minuartia macrocarpa* (Purch) Ostenf. – опушенное растение со стелющимися побегами, образующее густые дерновинки; *Papaver microcarpum* DC. – опушенное растение, образующее

довольно плотные дерновинки; 3 вида рода *Saxifraga*: *S. cherlerioides* D. Don. – растение со стелющимися вегетативными слабоопушенными побегами, образующее плотные дерновинки; *S. funstonii* (Small) Fedde – растение, образующее крупные дерновинки; *S. merkii* Fisch. ex Sternb. – опушенное растение, образующее плотную “подушку”. У второго типа (4 вида) стержнекорневых растений надземные побеги расположены скученно, но более рыхло, чем у предыдущих, не образуют “подушку”. В эту группу входят 3 вида рода *Oxytropis* – травянистые растения от 5 до 15 см высотой: *O. kamtschatica* Hult. – обильноопушенное рыхлодернистое растение со стелющимися, покрытыми остатками старых черешков и цветоносов веточками каудекса; *O. ochotensis* Bunge – негусто волосистое дерновинное растение с разветвленным каудексом; *O. revoluta* Ledeb. – почти голое растение, образующее обширные низкие куртины; а также *Oxyria digyna* (L.) Hill – травянистое неопушенное растение от 5 до 30 см высотой с многоглавым каудексом. Известно, что на Дальнем Востоке существуют 2 биоморфы *Oxyria digyna* – стержнекорневая и тонко-длиннокорневищная (Безделев, Безделева, 2006), но в ходе исследования нами была обнаружена только стержнекорневая форма данного вида.

Остальные 5 видов корневищных растений являются травянистыми, от 10 до 30 см высотой, развивающими длинные, сильно разветвленные корневища: *Campanula lasiocarpa* Cham. – растение с тонкими ветвящимися корневищами, на концах которых формируются рыхлые дерновинки; *Mertensia pubescens* (Roem. et Schult.) DC. – опушенное растение со шнуровидным корневищем и многочисленными рыхло расположенными или слегка полегающими побегами; *Pennellianthus frutescens* (Lamb.) Crosswhite – растение с разветвленным древеснеющим корневищем многочисленными голыми прямостоячими побегами; *Polemonium boreale* Adams – опушенное растение с многочисленными скученными надземными побегами; *Stellaria eschscholziiana* Fenzl. – опушенное разветленно-кустистое растение с тонкими ползучими корневищами, лежащими или приподнимающимися стеблями.

В целом, исследованная нами группа пионерных растений представляет низкорослые виды (5–20, реже до 30 см), в большинстве подушковидные или дерновинные, характеризующиеся тесным расположением побегов, многие опушенные, некоторые с длинными корневищами, что, несомненно, характеризует их приспособительные особенности. Известно, что в районах с крайне неблагоприятными почвенными условиями, на освещенных и открытых местообитаниях, таких как тундры, пустыни, скалы, щебнистые склоны высокогорий, обычно формируются подушковидные растения. Считается, что такие формы

растений более устойчивы к сильным ветрам, несущим твердые частички снега, песка и т.д. (Кирпотин, 2005). Кроме того, внутри подушки уменьшается транспирация, нивелируются резкие колебания температуры дня и ночи, накапливается влага, т.е. создается более благоприятный микроклимат, а также идет формирование благоприятных локальных почвенно-грунтовых условий (Горчаковский, Степанова, 1995) для поселения других более конкурентоспособных растений – представителей более поздних стадий зарастания. Опушение растений, создавая эффект микрозатенения, снижает испарение и способствует термостабильности. Возможно, это является одной из причин приуроченности неопушенного вида *Oxuria digyna* к сырým участкам под нависающими глыбами и микропонижениям с повышенным увлажнением. При обследовании районов с постепенно зарастающими участками лавы было отмечено, что по мере зарастания вулканогенных субстратов пионерные виды постепенно вытесняются другими видами, т.е. они обладают довольно низкой конкурентной способностью.

Такие особенности пионерных растений как быстрое заселение обнаженных субстратов, способность к обитанию в местах с нарушенным почвенным покровом и водным режимом, в условиях резкого колебания температуры и иссушающего воздействия сильных ветров, низкая конкурентная способность и вытеснение их со временем другими более конкурентоспособными видами, позволяют отнести данные виды по их жизненной стратегии к эксплерентам (Раменский, 1971) или R-стратегам (Grime, 1979) с чертами пациентов или стресс-толерантов.

Морфометрическая характеристика и прорастание семян. Результаты, представленные в табл. 1, показывают, что у 15 из 17 исследованных видов семена имеют массу 1000 шт. менее 2 г. Такие семена, согласно Пленник (1976), относятся к категории мелких семян. Только 2 вида *Oxytropis* - *O. kamtschatica* и *O. ochotensis* имеют семена, соответствующие средней категории (масса 1000 семян от 2 до 3 г). Семена *Ermania parryoides* и *Oxytropis revoluta* были представлены из мест с различной высотностью (табл. 1). Отмечено, что разница по высоте местообитаний над уровнем моря около 500 м не оказала существенного влияния на размерные и весовые характеристики семян.

Считается, что величина семян связана с происхождением и экологией вида. В горных условиях, в местообитаниях с бедными скелетными почвами, но достаточной влагообеспеченностью в течение всего вегетационного периода, обитают виды с самыми крупными семенами, а в местах с наиболее напряженным водным режимом – виды с самыми мелкими семенами (Пленник, 1976). Од-

нако пионерное заселение мелкосемянными видами вулканогенных субстратов связано не только с водным режимом. По сравнению с крупными семенами, мелкие и легкие семена при многосемянности растений являются более эффективной единицей распространения на значительные расстояния, что является одним из адаптивных признаков. Кроме того, проростки видов с мелкими семенами характеризуются более интенсивным ростом в начальный период онтогенеза, связанным с активной мобилизацией запасных питательных веществ семядолей в процессе прорастания (Серпокрылова, 1972, цит. по Пленник, 1976; Zhang, 1993), что очень важно для пионерных растений, поселяющихся в местах с наиболее крайними неблагоприятными условиями существования. Более интенсивный рост в начальные периоды развития приводит в конечном результате к более раннему зацветанию и плодоношению. Известно, что в районах с коротким вегетационным периодом идет отбор видов, в почках возобновления которых к осени происходит дифференциация генеративного побега (Серебряков, 1952), что является одной из основных адаптаций, обеспечивающих выживание этих видов в суровых условиях существования. Виды, способные сокращать до минимума период от весеннего отрастания до зрелых семян, наиболее адаптированы, особенно это касается видов с узким ареалом (Пленник, 1976).

Проращивание семян дикорастущих растений по сравнению с культурными представляет определенные трудности. Многие дикорастущие виды обладают глубоким покоем и требуют длительной стратификации при низкой положительной температуре или же других воздействий для его нарушения (Николаева и др., 1985). Первоначальное проращивание семян исследуемых видов в тепле показало (табл. 2, 3), что более половины видов имели достаточно высокий процент всхожести семян без соответствующей предпосевной подготовки, т.е. обладали неглубоким покоем. Семена 10 видов из 17 имели всхожесть более 60% с высокой энергией прорастания (табл. 2, 3). У видов, имеющих всхожесть менее 40% и низкую энергию прорастания при первоначальном проращивании в тепле, стратификация (табл. 2) и скарификация (табл. 3) семян в большинстве случаев оказала положительное влияние. В опытах с первоначальным проращиванием в тепле последующая стратификация семян значительно увеличила всхожесть и энергию прорастания у *Pennellianthus frutescens* и *Stellaria eschscholziана*. Семена *Mertensia pubescens* и *Minuartia macrocarpa* имели примерно одинаковый процент всхожести как до, так и после стратификации, но после стратификации семена имели более высокую энергию прорастания. Всхожесть семян *Saxifraga merkii* и *Campanula lasiocarpa* в этих опытах оста-

Таблица 2. Прорастание семян пионерных растений до и после стратификации

Вид	До стратификации		После стратификации	
	всхожесть, %	динамика прорастания: всхожесть на 3, 5, 10-е сут, %	всхожесть, %	динамика прорастания: всхожесть на 3, 5, 10-е сут, %
<i>Artemisia glomerata</i>	93.3 ± 1.3 (2)	79, 88, 92	**	**
<i>Campanula lasiocarpa</i>	4.7 ± 2.7 (6)	1, 3, 4	5.3 ± 3.5 (3)	2, 2, 3
	–	–	6.0 ± 2 (3)	3, 3, 3
<i>Eritrichium sericeum</i>	92.7 ± 2.4 (3)	61, 77, 85	**	**
<i>Ermania parryoides-1</i>	62.7 ± 0.7 (5)	3, 3, 8	**	**
	–	–	65.3 ± 5.9 (3)	33, 46, 53
<i>Ermania parryoides-2</i>	64.0 ± 3.1 (3)	1, 1, 6	**	**
	–	–	66.0 ± 3.1 (3)	33, 37, 52
<i>Mertensia pubescens</i>	22.7 ± 4.4 (3)	6, 11, 15	28.0 ± 10.6 (1)	23, 25, 25
	–	–	45.6 ± 7.7 (1)	36, 37, 38
<i>Minuartia macrocarpa</i>	38.0 ± 6.1 (1)	2, 5, 26	36.7 ± 4.7 (3)	20, 27, 31
<i>Oxyria digyna</i>	81.3 ± 1.8 (1)	75, 81, 81	**	**
<i>Papaver microcarpum</i>	60.0 ± 7.2 (5)	27, 38, 54	**	**
<i>Pennellianthus frutescens</i>	9.3 ± 2.7 (6)	6, 7, 9	80.7 ± 2.4 (3)	67, 77, 80
<i>Polemonium boreale</i>	62.7 ± 7.7 (3)	23, 39, 53	**	**
<i>Saxifraga cherlerioides</i>	92.0 ± 2.0 (3)	74, 87, 91	**	**
<i>Saxifraga funstonii</i>	84.0 ± 3.1 (3)	69, 79, 84	**	**
<i>Saxifraga merkii</i>	11.3 ± 1.8 (6)	5, 5, 9	2.7 ± 0.7 (8)	2, 2, 2
	–	–	65.5 ± 4.0 (2)	40, 46, 58
<i>Stellaria eschscholziana</i>	12.7 ± 0.7 (14)	1, 1, 1	41.3 ± 7.7 (3)	19, 25, 27
	–	–	47.3 ± 2.4 (3)	28, 29, 29

Примечание. Цифры в скобках – сутки начала прорастания; “–” – семена до стратификации не прорастали; ** – семена не подвергались стратификации.

Таблица 3. Всхожесть семян *Oxytropis* при различных способах нарушения покоя

Способ обработки семян и динамика прорастания, %	<i>O. kamtschatica</i>	<i>O. ochotensis</i>	<i>O. revoluta-1</i>	<i>O. revoluta-2</i>
Контроль (без обработки)	68.0 ± 1.2	36.0 ± 1.2	42.0 ± 2.0	49.3 ± 4.8
Прорастание на 3, 5, 10-е сут*	20, 25, 33	16, 17, 21	4, 7, 10	9, 13, 20
Обработка серной кислотой	93.6 ± 4.2	87.3 ± 5.2	79.3 ± 1.9	79.2 ± 3.0
Прорастание на 3, 5, 10-е сут*	89, 92, 94	83, 85, 87	67, 79, 79	73, 78, 79
Обработка жидким азотом	89.3 ± 4.8	62.0 ± 3.1	84.7 ± 7.1	80.7 ± 2.7
Прорастание на 3, 5, 10-е сут*	23, 35, 49	17, 25, 33	19, 40, 58	12, 33, 55

* Всхожесть семян на 3, 5, и 10-е сут подсчитывали со дня появления первого проростка.

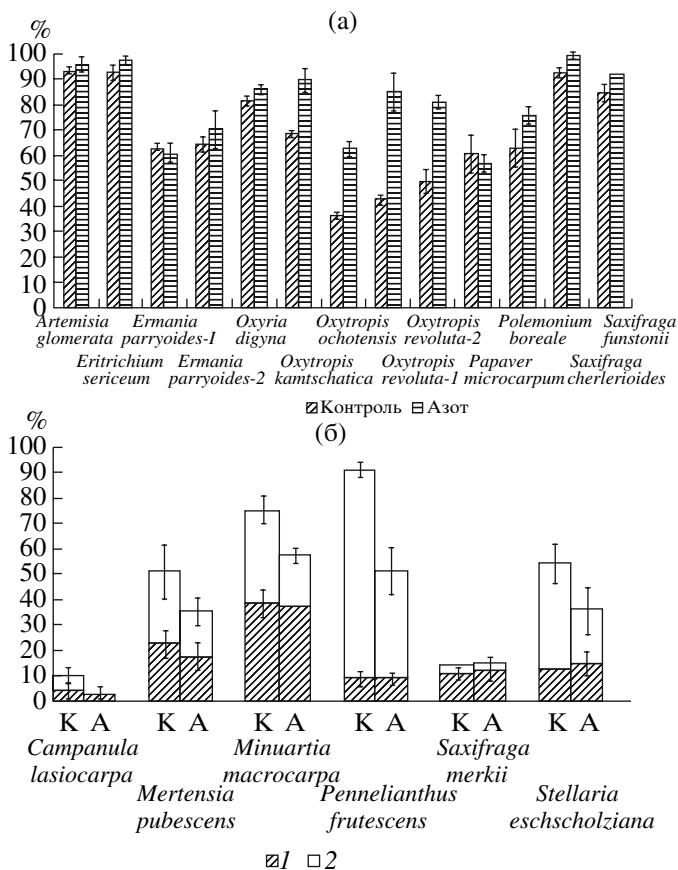
валась низкой. Однако в опытах без предварительного проращивания в тепле, стратификация значительно ускорила прорастание семян *Saxifraga merkii*, и только *Campanula lasiocarpa*, с самыми мелкими и легкими семенами, имела очень низкую всхожесть в обоих опытах. Ненадежность генеративного возобновления у последнего вида,

по-видимому, в большей мере компенсируется вегетативным размножением. У этого вида в природных условиях наблюдается активное разрастание с помощью длинных, тонких, ветвящихся корневищ, на концах которых формируются рыхлые дерновинки. Всхожесть семян *Ermania parryoides*, эндемика северо-восточной части Дальнего

Востока, после стратификации и без нее была примерно одинаковой. Однако семена без стратификации проросли медленно и растянуто во времени, а после стратификации энергия прорастания была значительно выше. Активное прорастание и появление массовых всходов при благоприятных условиях является одной из возможностей выдерживать конкуренцию в борьбе за существование, тогда как наличие семян с растущим во времени прорастанием является резервным механизмом для сохранения вида в неблагоприятных условиях при утрате массовых всходов. В определенной мере этой особенностью обладало более половины исследованных пионерных видов (табл. 2, 3).

Для представителей сем. Fabaceae характерно наличие твердосемянности, которое обеспечивает физический тип покоя, и объясняется водонепроницаемостью кожуры (Николаева и др., 1985). Семена таких растений обладают высокой стойкостью к неблагоприятным факторам среды (Пленник, 1976). Исследованные виды *Oxytropis* сформировали семена с различной степенью твердосемянности (табл. 3, контроль). Самой низкой твердосемянностью обладали семена эндемичного вида *Oxytropis kamtschatica*, самой высокой – *Oxytropis ochotensis*, представителя с наиболее обширным северным ареалом. Поскольку семена были собраны в одно и то же время, практически на одной высоте и прорастивались одновременно, то различную степень твердосемянности можно считать видоспецифической особенностью. Нарушение проницаемости кожуры при обработке серной кислотой привело к активному прорастанию семян (табл. 3), что указывает на присутствие только физического типа покоя. Обработка семян жидким азотом также повышала количество проросших семян, однако энергия прорастания была значительно ниже, что, безусловно, связано с различной степенью нарушения целостности семенной кожуры. В природных условиях семена приобретают способность прорастать под воздействием определенных факторов внешней среды и, прежде всего, вследствие разрушения кожуры почвенной микрофлорой. В условиях первичного заселения вулканических территорий, при наличии твердых субстратов и сильных ветров основная роль в выведении семян из физического покоя, вероятно, принадлежит механическому нарушению семенной кожуры.

Изучение воздействия сверхнизких температур на жизнеспособность семян показало, что для большинства пионерных видов (11 видов из 17 изученных) всхожесть семян после экспозиции их в жидком азоте оставалась на уровне контроля или превышала его. В эту группу вошли виды, семена которых не требовали стратификации (рис. а, табл. 3). Семена остальных видов имели при первоначальном проращивании в тепле низ-



Влияние сверхнизких температур на прорастание семян пионерных растений: а – всхожесть семян, не требующих стратификации, в контроле (контроль) и после замораживания в жидком азоте (-196°C) в течение 1 мес (азот); б – всхожесть семян до (1) и после (2) стратификации; К – контроль без предпосевной обработки, А – азот (предпосевное замораживание семян в жидком азоте). По оси ординат – всхожесть, %.

кую всхожесть, практически одинаковую в контрольном и опытном варианте (рис. б). Не проросшие семена этих видов, подвергнутые стратификации, и в дальнейшем проращиваемые в тепле, показали снижение всхожести в варианте с обработкой жидким азотом. Однако известно, что семена, прошедшие криообработку, но сразу поставленные на стратификацию, при дальнейшем проращивании в тепле в большинстве не теряют всхожести (Pence, 1991).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Большинство изученных видов пионерных растений вулканических субстратов низкорослые, имеют подушковидную или дерновинную форму, опушенные, что свойственно растениям открытых участков. Они характеризуются мелкосемянностью, что, в совокупности с многосемянностью этих видов, обеспечивает их способ-

ность к распространению на большие расстояния. Активное прорастание семян с одновременным присутствием медленно прорастающих семян, а также наличие корневища у ряда видов создает надежность размножения пионерных растений, обеспечивая их расселение, как семенами, так и подземными побегами с образованием клонов. Изучение реакции семян на действие сверхнизких температур показало, что при проращивании семян всех изученных видов без стратификации обработка жидким азотом не оказывает отрицательного влияния на жизнеспособность семян. Вопросы видоспецифичных режимов проращивания при мониторинге лабораторной всхожести во время криохранения требуют углубленного изучения.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 06-05-65106а, грантов ДВО РАН (№ 43 и № 06-III-A-06-144) и программы Президиума РАН “Научные основы сохранения биоразнообразия России” (№ 04-1-П12-033).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
- Буторин А.А. Обязательства по сохранению и преимуществам, предоставляемые Статусом объекта всемирного наследия. Объект всемирного наследия “Вулканы Камчатки” // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Сб. матер. 2-й науч. конф. Петропавловск-Камчатский, Камчат, 2001. С. 199–202.
- Горчаковский П.Л., Степанова А.В. Формирование морфологической структуры высокогорного подушковидного полукустарничка *Gypsophila uralensis* Less. в ходе онтогенеза // Экология. 1995. № 6. С. 424–427.
- Гришин С.Ю. Растительность субальпийского пояса Ключевской группы вулканов. Владивосток: Дальнаука, 1996. 153 с.
- Кирпотин С.Н. Жизненные формы организмов как паттерны организации и пространственные экологические факторы // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66. № 3. С. 239–250.
- Манько Ю.И., Сидельников А.Н. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток: ДВО РАН СССР, 1989. 163 с.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 348 с.
- Николаева М.Г., Тихонова В.Л., Далецкая Т.В. Долговременное хранение семян дикорастущих видов растений. Биологические свойства семян. Пушкино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1992. 37 с.
- Пленник Р.Я. Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая (на примере родовых комплексов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC.). Новосибирск: Наука, 1976. 216 с.
- Раменский Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с. СПб.: Наука, 1991. Т. 5. 390 с.; 1992. Т. 6. 428 с.; 1995. Т. 7. 395 с.; 1996. Т. 8. 383 с.
- Справочник по лесосеменному делу. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 336 с.
- Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester; New York; Brisbane; Toronto: J. Wiley Sons, 1979. 371 p.
- Pence V.C. Cryopreservation of seeds of Ohio native plants and related species // Seed Sci. Technol. 1991. V. 19. № 2. P. 235–251.
- Roos E. Long-term seed storage // The national plant germplasm system of the United States. Plant Breeding Rev. 1989. V. 7. P. 129–158.
- Zhang J. Seed dimorphism in relation to germination and growth of *Cakile edentula* // Can. J. Bot. 1993. V. 71. P. 1231–1235.

Plant Biomorphology and Seed Germination of Pioneer Species of the Kamchatka Volcanoes

N. M. Voronkova, A. B. Kholina, V. P. Verkholat

Biological Soil Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, pr. Stoletia, 159, Vladovostok 690038 Russia

E-mail: Voronkova@biosoil.ru

Abstract—Biomorphology, quantitative characters and seed germination of 17 pioneer plant species friable materials of volcanic eruptions (Kamchatka Peninsula) were studied. Adaptive trends in survival stress conditions are discussed. To evaluate a possibility of the cryogenic seed storage, their response to ultra low temperatures (–196°C) was determine.