

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 58.02:58.072(470.67)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ВРЕДНОСНОСТЬ ПОЛУПАРАЗИТА АРЦЕУТОБИУМА МОЖЖЕВЕЛЬНИКОВОГО (*ARCEUTHOBIMUM OXYCEDRI* (DC.) VIEB.) НА МОЖЖЕВЕЛЬНИКЕ ПРОДОЛГОВАТОМ (*JUNIPERUS* *OBLONGA* VIEB.) В ДАГЕСТАНЕ

З. М. Асадулаев, М. М. Маллалиев, Г. А. Садыкова

Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Приводятся результаты исследований по выявлению динамики развития полупаразитарного комплекса – арцеутобиум-можжевельник и демутационного процесса на деградированном склоне хребта Чакулабек Внутреннегорного Дагестана при массовом распространении растений *Pinus kochiana* как доминанта нового сукцессионного этапа. Установлено, что, в условиях Внутреннегорного Дагестана, постепенное поселение и массовое распространение полупаразита *Arceuthobium oxicedri* на *Juniperus oblonga* является следствием, а не причиной деградации популяций последнего. Выявлено, что сообщества с доминированием *J. oblonga* в аридных условиях Внутреннегорного Дагестана предшествуют вторичным сосновым лесам.

The article presents the results of the research on identifying the dynamics of the semiparasite complex *arceuthobium-juniperus* and the demutation process on the degraded slope of the ridge Chakulabek in the innermountain Daghestan at mass distribution of the *Pinus kochiana* plants as the dominant of the new successional stage. It was found that in the conditions of innermountain Daghestan gradual appearance and mass distribution of the semiparasite *Arceuthobium oxicedri* on *Juniperus oblonga* is the consequence and not the cause of degradation of the latter. It was determined that communities with the dominance of *J. oblonga* in the arid conditions of innermountain Daghestan precede the secondary pine forests.

Ключевые слова: *Juniperus oblonga*; *Arceuthobium oxicedri*; полупаразит; Внутреннегорный Дагестан; условия произрастания; экотоп.

Key words: *Juniperus oblonga*; *Arceuthobium oxicedri*; floorparasite; Innermountain Daghestan; growing conditions; ecotope.

В древесной флоре Дагестана *Arceuthobium oxicedri* паразитирует на растениях *Juniperus oblonga*, природные популяции которого встречаются в Дагестане во всей горной части [1, 2], а также изолированно в урочище «Сосновка» на юго-западе Терско-Кумской низменности [3]. Наибольшее распространение арцетобиум получил во Внутреннегорном Дагестане, в Южном и Северном Дагестане; в предгорьях и в высокогорьях он встречается реже [4].

Изучению распространения и вредоносности *A. oxicedri* уделено в литературе достаточно большое внимание. В работе Ciesla et al. [5] приводится обширная информация о географии этого вида. Показано, что *A. oxicedri*, в соответствии с принятой в настоящее время систематикой [6]), паразитирует на 17 видах можжевельника, пяти видах кипариса, плосковечнике и кипарисовике. Значительные зараженные площади этих видов встречаются в Северной Африке, Западной Европе, на Балканах, в России и других бывших советских республиках, на Ближнем Востоке, в Индии и Западном Китае (всего 31 страна), где арцетобиум признан потенциально опасным болезнетворным агентом.

Вредоносность *A. oxicedri* на видах *Juniperus* обстоятельно изучена в арчовниках бассейна р. Искандер в условиях Таджикистана (2008–2011 гг.) [7, 8], в заповедном природном комплексе Чилтер в Западном Крыму на мысе Мартьян и на Южном побережье Крыма [9].

В провинции Белуджистан Пакистана [10] проведено полномасштабное изучение биологии этого паразита для разработки лесозащитных мероприятий в арчевых лесах. Здесь же детально изучены вопросы его репродуктивной биологии [11].

A. oxycedri признан опасным полупаразитическим растением можжевельника также в условиях севера Ирана, снижающим устойчивость последнего к неблагоприятным климатическим условиям. Оценено влияние гербицидов (раундап и базагран) на снижение пораженности можжевельников [12].

В охраняемой зоне регионального парка дель Альто Мансанарес (Мадрид) изучена степень заражения можжевельника колючего арцеутобиумом с целью отслеживания его распространения под воздействием лесных пожаров и деятельности человека [13].

Проведенный обзор показывает, что *A. oxicedri* считается основной причиной деградации популяций видов *Juniperus*, хотя прямых доказательств его вредности не приводится.

Наш интерес к изучению распространения и вредности *A. oxicedri* на дагестанских популяциях *J. oblonga* вызван выявленным нами ранее [14] угнетенным состоянием кустов можжевельника на фоне хорошего состояния растений абрикоса, шиповника, спиреи, вишни седой, кизильника и других древесных, кустарниковых и травянистых растений на оползневом известняковом склоне хребта Чакулабек Внутреннегорного Дагестана. Надо отметить, что в целом условия склона являются типичными для произрастания можжевельника. Поэтому первоначально было выдвинуто предположение о том, что причиной деградации популяции можжевельника на данном участке является массовое распространение здесь *A. oxicedri*. Однако сравнительные исследования, проведенные на других можжевельниковых массивах Горного Дагестана, показали, что состояние кустов можжевельника не зависит от пораженности *A. oxicedri*. При этом на исследованном склоне обращало на себя внимание массовое распространение сосны, отрицательное влияние которой, на наш взгляд, и могло привести к деградации целой популяции можжевельника. В связи с последним предположением и возникла идея изучить состояние растений можжевельника не только в зависимости от степени поражения их арцеутобиумом, но и от распространения на склоне растений сосны.

Таким образом, в настоящей работе представлены результаты изучения структуры популяции *J. oblonga* в зависимости от пораженности *A. oxycedri* и распространения *P. kochiana*, совместно произрастающих на эродированном известняковом склоне хребта Чакулабек. Такие исследования проведены впервые и актуальны, как показано выше, не только для Дагестана.

Методика исследований

Исследования проводились в 2013–2016 гг. на северо-восточном склоне хребта Чакулабек за с. Цудахар Внутреннегорного Дагестана на высотах от 1100 до 1400 м над уровнем моря на площади около 500 га.

Склон представляет собой оголенную известняковую плиту крутизной около 30–40°, с фрагментарной шибляково-фриганоидной растительностью и маломощным почвенным слоем в зависимости от условий экотопа. В последние десятилетия на этом участке наблюдается массовое расселение сосны Коха при одновременной деградации популяций можжевельника продолговатого. Почва здесь горно-долинная лугово-степная намытая среднесуглинистая на древнеаллювиальных карбонатных суглинках.

Исследованный склон имеет сложный микрорельеф. Для получения максимально объективной информации о состоянии популяции *A. oxycedri* на участке выделены следующие экотопы: оползневый участок, природниковый луг, оголенная известняковая плита, ложбина временного водостока, площадка террасы, шлейф из щебня, межложбинная выпуклость. Всего на склоне выделено семь экотопов, существенно различающихся по богатству почвы, влажности почвы, составу материнской породы, крутизне и деградированности.

При закладке пробных площадок и их описании руководствовались основными положениями, изложенными в работе [15]. Пробные площадки по 400 м² в количестве 20 шт. заложены на разных высотных уровнях склона: у основания, в середине и на вершине (в пределах 500 м) с учетом всего разнообразия экотопов и элементов рельефа.

Жизненность особей видов определена на основе подходов, изложенных в работах А.А. Уранова [16] и Ю.А. Злобина [17] по 5-балльной шкале на основе таких характеристик, как хлоротичность, сморщенность побегов, наличие сухих побегов, паразитов и вредителей, мощность развития, длина годичного прироста, высота и диаметр кустов, наличие шишек.

Возрастные группы и их характеристики даны по Т.А. Работнову [18] с учетом биологических особенностей изучаемых видов. Статистическую обработку результатов проводили с помощью программы Statistica v. 5.5. Латинские названия растений даны по С.К. Черепанову [19].

Результаты и обсуждение

На основании данных, полученных со всей территории исследованного склона, проведена группировка кустов можжевельника по возрасту, полу и состоянию, определена доля каждой из этих групп у основания, в середине и в верхней части склона. Обнаружено, что с высотой по склону доля мужских кустов, кустов молодого возраста и здоровых кустов снижается при одновременном значительном возрастании доли ослабленных кустов, у которых пол не определяется, и сухих кустов. Пораженность арцеутобиумом можжевельника при этом по склону явно усиливается при значительном возрастании плотности произрастания и участия растений сосны в сообществе.

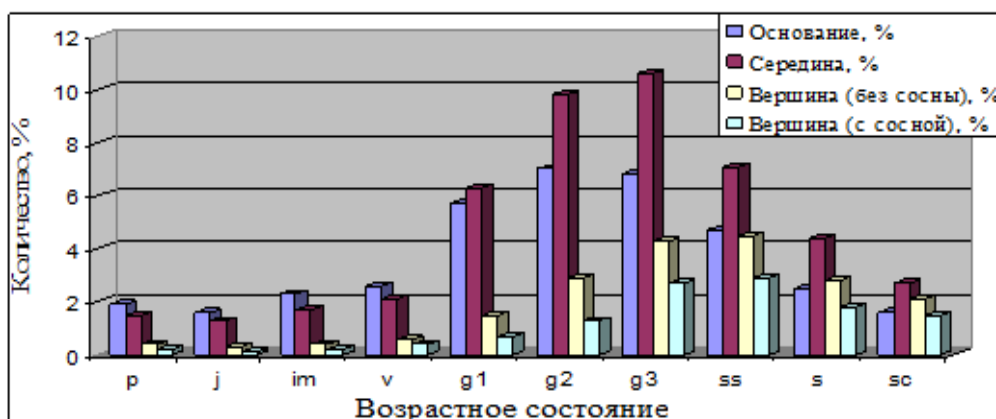


Рис. 1. Возрастной спектр популяции *J. oblonga* вдоль северо-восточного склона хребта Чакулабек (N – 648 шт.)

В целом на склоне преобладают особи *J. oblonga* генеративного состояния (52,9%) с существенным снижением доли молодых (v) особей в верхней части склона. При

этом на участках, где совместно с можжевельником произрастает сосна, молодые кусты первого имеют угнетенное состояние и встречаются лишь единично (0,9%), что наглядно отражено на гистограмме развернутого возрастного спектра исследованной популяции (рис. 1).

Независимо от места произрастания на склоне доля кустов можжевельника с меньшими размерами (от 80 до 119 см), пораженных арцеутобиумом, больше, чем доля пораженных кустов с крупными размерами (от 200 до 350 см) (рис. 2).

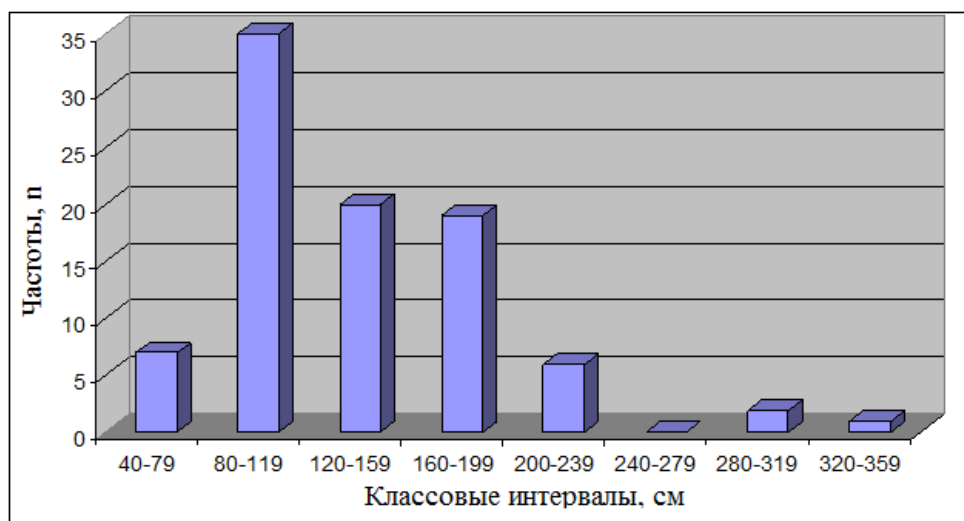


Рис. 2. Пораженность кустов *J. oblonga* арцеутобиумом в зависимости от их размеров на северо-восточном склоне хребта Чакулабек

Степень пораженности кустов можжевельника арцеутобиумом имеет линейную положительную зависимость от размеров кустов первого и не связана с условиями произрастания (рис. 3).

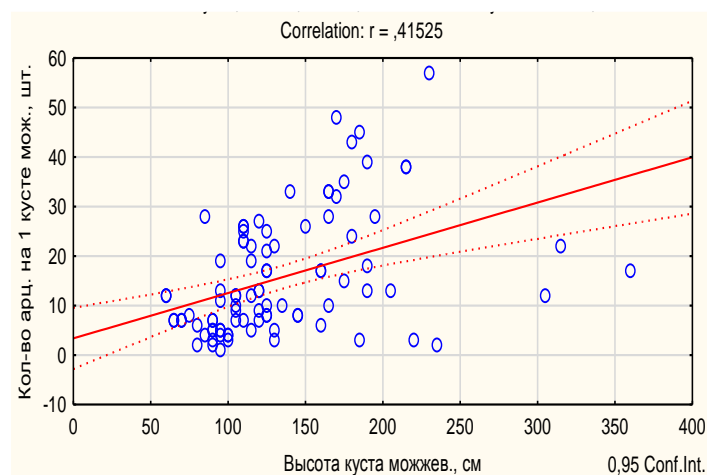


Рис. 3. Количественные показатели обилия растений арцеутобиума в зависимости от размеров кустов можжевельника

С высотой над уровнем моря по склону уменьшаются не только биометрические показатели кустов можжевельника, но и растений арцеутобиума, и эта тенденция подтверждена статистически (табл. 1). Кроме того, растения арцеутобиума слабее

развиты (6,3 см) на угнетенных (2,8 балла) кустах можжевельника, что объясняется полупаразитарным характером отношений между этими двумя видами. При этом различия между растениями арцеутобиума с разных высот меньше (h^2 , 6,0%), чем между растениями можжевельника с разных высот (h^2 , 19,6%). Это и понятно, потому что состояние кустов можжевельника определяет развитие арцеутобиума, а не наоборот.

Таблица 1. Биоморфологические, виталитетные и количественные показатели *J. oblonga* и *A. oxycedri* и их статистическая оценка на северо-восточном склоне хребта Чакулабек

Признаки	Местопрорастания по склону						Общее		F	h^2 , %	t-крит. (низ.-верх. склона)
	низ		середина		верх		X	CV, %			
	X	CV, %	X	CV, %	X	CV, %					
<i>A. oxycedri</i>											
Длина, см	7,5	35,8	6,7	21,9	6,3	20,1	6,8	28,5	2,9*	6,0	2,22*
Ширина, см	6,2	38,1	5,9	22,1	5,1	22,1	5,8	30,2	3,4*	7,3	2,29*
Состояние, балл	4,4	16,5	4,1	16,5	3,8	15,1	4,1	17,2	6,9**	16,5	3,66***
Количество на 1 куст, шт.	17,9	86,6	14,5	74,7	14,8	64,6	15,7	77,5	0,7	0,0	0,93
<i>J. oblonga</i>											
Высота куста, см	165,7	42,5	124,5	32,8	114,8	30,9	135,0	41,0	8,3**	19,6	3,54***
Состояние, балл	3,5	24,6	3,2	23,6	2,8	20,5	3,1	25,0	7,5**	17,8	3,68***

Примечание: $n = 90$; здесь и далее уровни значимости – *– $P < 0,05$; **– $P < 0,01$; ***– $P < 0,001$

Исходя из приведенных данных, можно предположить, что степень угнетенности можжевельниковых кустов не зависит напрямую от пораженности арцеутобиумом, а является следствием других причин, предварительно приведших к ослаблению растений можжевельника. Если состояние кустов можжевельника напрямую определяется степенью поражения арцеутобиумом, то угнетенность первых должна быть выше при более сильном развитии и массовости арцеутобиума. Однако этого не наблюдается. Например, наиболее благополучные кусты можжевельника у основания склона (состояние 3,5 балла и высота 165,7 см) сильнее поражены (17,9 шт. на 1 куст) арцеутобиумом. Кроме того, при увеличении плотности растений арцеутобиума на куст их жизненное состояние внутри кустов можжевельника снижается (рис. 4).

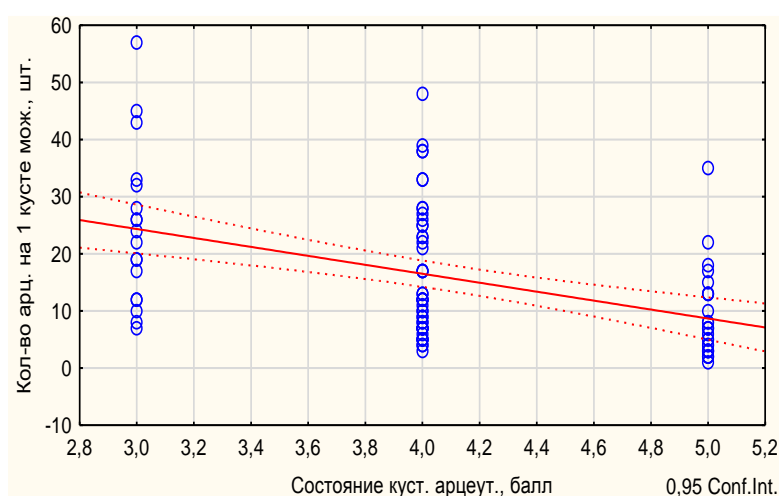


Рис. 4. Зависимость состояния растений арцеутобиума от плотности их размещения на кустах можжевельника

Что касается коэффициентов вариации биометрических показателей признаков, то эти значения у обоих видов с высотой по склону снижаются, что связано с ухудшением условий произрастания и общим снижением амплитуды показателей признаков можжевельника и арцетобиума.

Как было отмечено выше, исследованный склон имеет не только высотный градиент условий в пределах 500 м, но и сложный микрорельеф с экотопами, различающимися по мощности почвы, растительности, влажности. Признаки можжевельника и арцетобиума показывают достаточно высокую зависимость их изменчивости (r^2 от 13,3 до 29,8%) от условий экотопов, кроме признака «количество растений арцетобиума на 1 куст». Последнее, как было отмечено выше, зависит от размеров кустов можжевельника, а не от условий их произрастания (табл. 2).

Таблица 2. Биоморфологические, виталитетные и количественные показатели *A. oxycedri* и *J. oblonga* в зависимости от условий экотопов вдоль северо-восточного склона хребта Чакулабек

Экотопы	<i>A. oxycedri</i>				<i>J. oblonga</i>	
	Высота, см	Ширина, см	Состояние, балл	Кол-во на 1 кусте, шт.	Высота, см	Состояние, балл
Природниковый луг (n = 11)	9,5	7,7	4,5	24,2	235,9	3,7
Площадка террасы (n = 26)	6,6	5,6	4,6	12,3	133,5	3,7
Межложбинная выпуклость (n = 11)	7,6	6,5	3,9	12,9	123,2	2,9
Оползневый участок (n = 17)	6,2	5,4	3,9	14,6	125,0	2,9
Известняковая плита (n = 10)	6,4	5,5	3,7	21,9	122,0	2,7
Ложбина водостока (n = 8)	5,9	5,0	3,3	16,0	97,5	2,3
Шлейф из щебня (n = 7)	5,3	4,6	3,9	13,0	86,4	2,9
F -критерий	7,8***	4,5***	8,5***	1,9	15,7***	8,4***
h^2 , %	35,5***	22,3***	37,6***	7,1	54,4***	37,3***
r^2 , %	19,2***	13,3***	28,0***	0,1	29,8*	27,6*

Различия между участками, видимо, обусловлены, прежде всего, почвенными условиями, так как в табл. 2 экотопы склона ранжированы нами именно по этому показателю. Кусты можжевельника, произрастающие на природниковых участках, в три раза выше кустов, произрастающих на щебнистых (беспочвенных) участках. Такая же, хотя и менее значительная разница, наблюдается и в развитии арцетобиума на тех же участках. Эти различия еще раз подтверждают зависимость развития арцетобиума от развития кустов можжевельника, но не наоборот. Растения можжевельника, произрастающие в более благоприятных условиях (например, природниковый луг), имеют хорошее состояние и высокие биометрические показатели, несмотря на пораженность арцетобиумом. С ухудшением состояния кустов можжевельника (от 3,7 до 2,9 баллов) ухудшается и состояние растений арцетобиума (от 4,5 до 3,9 баллов), и эта зависимость также статистически доказана. То есть, определяющей является такая ситуация, когда не разросшиеся кусты арцетобиума под своим негативным воздействием приводят в последующем в угнетенное состояние кусты можжевельника, а, напротив, когда на предварительно угнетенных кустах можжевельника поселяются кусты арцетобиума, развитие которых напрямую определяется первоначальным состоянием (до поражения) и размерами кустов можжевельника.

Что касается корреляционной взаимосвязи и взаимообусловленности признаков арцеутобиума и можжевельника, то, прежде всего, отметим функциональную зависимость ($r = 0,93$) биометрических показателей (высоты и ширины) самого арцеутобиума (табл. 3). Это и понятно, так как растения арцеутобиума имеют почти шарообразную форму, при которой любые биометрические изменения происходят синхронно. Кроме того, на высоком уровне значимости подтверждена корреляционная зависимость между признаками арцеутобиума и можжевельника.

Таблица 3. Корреляционные взаимосвязи признаков *A. oxycedri* и *J. oblonga*, произрастающих на разных экотопах северо-восточного склона хребта Чакулабек

	<i>A. oxycedri</i>			<i>J. oblonga</i>	
	Длина, см	Ширина, см	Кол-во на 1 кусте, шт.	Высота куста, см	Состояние куста, балл
Ширина арцеутобиума, см	0,93***				
Количество арцеутобиума на 1 кусте, шт.	0,38***	0,33**			
Высота куста можжевельника, см	0,65***	0,65***	0,42***		
Состояние куста можжевельника, балл	-0,03	0,00	-0,47***	0,18	
Состояние куста арцеутобиума, балл	0,04	0,07	-0,45***	0,17	0,97***

Примечание: $n = 90$.

Положительную зависимость биометрических показателей арцеутобиума с таковыми можжевельника мы объясняем поражением кустов последнего в раннем возрасте. В силу этого рост и развитие арцеутобиума происходят одновременно с ростом и развитием кроны можжевельника. Единовременное и массовое поражение еще молодых кустов можжевельника, как было отмечено и выше, можно объяснить, на наш взгляд, их угнетенным состоянием, общим снижением защитных механизмов, в т.ч. слабым развитием покровных тканей или наличием микротрещин на коре и т.д. И, наконец, увеличение числа растений арцеутобиума на кустах можжевельника приводит как к дополнительному ослаблению последних ($r_{xy} = -0,47$; $-0,45$ соответственно), так и к общему снижению виталитета полупаразитарного комплекса *A. oxycedri* – *J. oblonga*.

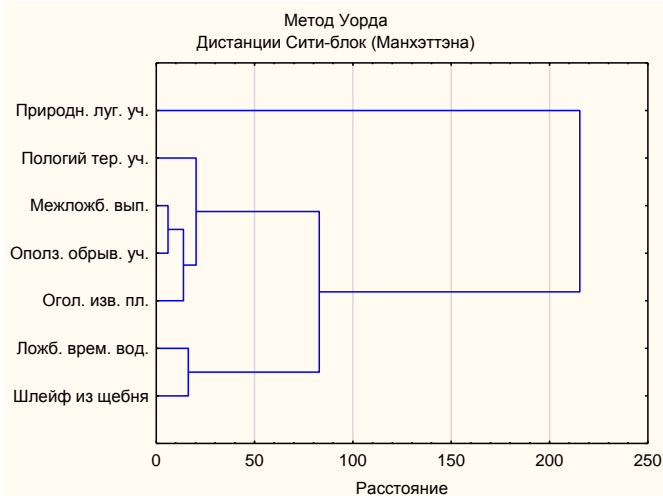


Рис. 5. Дендрограмма близости экотопов северо-восточного склона хребта Чакулабек по совокупности признаков растений арцеутобиума и можжевельника

Для оценки зависимости показателей арцеутобиума и можжевельника от условий произрастания проведен кластерный анализ (рис. 5). Участки на дендрограмме сгруппировались по близости почвенных условий, т.е. участки с более благоприятными и участки с менее неблагоприятными условиями разместились на противоположных сторонах. При этом природниковый луговой участок дистанцируется не только на кластерной схеме, но и в пространстве факторных координат (рис. 6), и это дистанцирование обусловлено, на наш взгляд, не только богатством почвы (фактор 1), но и условиями увлажнения (фактор 2). Основой такой интерпретации являются способность щебнистого грунта сохранять влагу и явно большее количество влаги, которую получают растения можжевельника, произрастающие в условиях временного водостока. Межложбинные выпуклости и оползневые обрывистые участки, составляющие один кластер, одинаково засушливы, хотя по составу грунта между участками разница значительная.

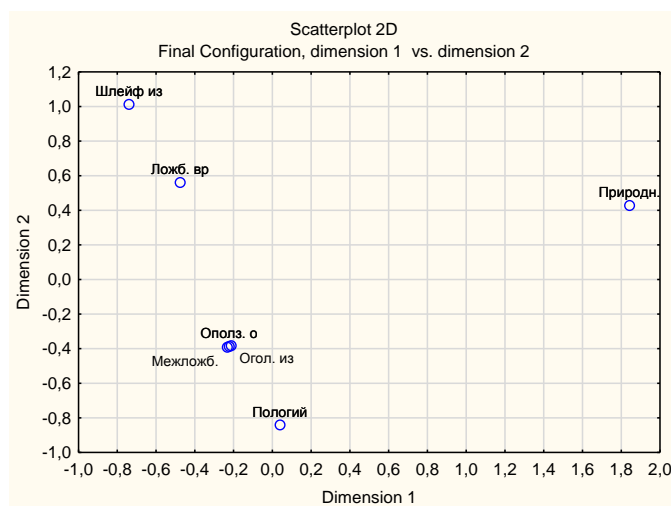


Рис. 6. Точечное представление факторного распределения экотопов южного склона хребта Чонкатау по совокупности показателей можжевельника и арцеутобиума

Выводы

На хребте Чакулабек выявлено явное изменение жизненного состояния, численности и типа возрастного спектра популяции можжевельника продолговатого в негативную сторону. Первоначальное снижение жизненности кустов можжевельника мы связываем с массовым внедрением в существующую растительную систему нового доминанта – сосны Коха. Затем на ослабленных под влиянием сосны растениях можжевельника поселяется и распространяется полупаразит арцеутобиум, увеличение плотности которого приводит к уменьшению скорости роста и снижению численности первого. В конечном счете, снижение жизненного состояния приводит к значительному смещению возрастного спектра популяции можжевельника, ослаблению его влияния на ценоз и к смене растительного сообщества – можжевеловых редколесий сосновыми лесами. Такова, на наш взгляд, динамика развития демулационного процесса под влиянием полупаразита арцеутобиума на растениях можжевельника на деградированном склоне хребта Чакулабек Внутреннегорного Дагестана при массовом распространении растений сосны как доминанта нового сукцессионного этапа.

ЛИТЕРАТУРА

1. Львов П.Л. Фрагменты арчевого редколесья в предгорьях Дагестана // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1963. № 1. С. 120–124.
2. Львов П.Л. Сохраним Талгинские редколесья // Первая Дагестанская республиканская конференция по охране природы. Махачкала, 1968. С. 14–16.
3. Асадулаев З.М., Залибеков М.Д. Некоторые подходы к анализу структурных особенностей популяции *Juniperus oblonga* на территории памятника природа Дагестана «Сосновка» // Вестн. Даг. науч. центра. 2011. № 41. С. 30–40.
4. Асадулаев З.М., Садыкова Г.А. Структурная и ресурсная оценка природных популяций *Juniperus oblonga* Vieb. в Дагестане. Махачкала, 2011. 216 с.
5. Ciesla W.M., Geils B.W., Adams R.P. Hosts and Geographic Distribution of *Arceuthobium oxycedri*. 2002. PMPC-RN-11WWW: http://www.fs.fed.us/rm/pubs/rmrs_rn11/ (дата обращения: 20.09.2016).
6. Adams R.P. Systematics of multi seeded eastern hemisphere *Juniperus* based on leaf essential oils and RAPD DNA fingerprinting // Biochem Syst Ecol. 1999. Vol. 27. P. 709–725.
7. Садилов Х.Х., Дарвозиев М. О распространении *Arceuthobium oxycedri* (ДС). М.В. в бассейне реки Искандер // Вестн. Тадж. нац. ун-та. 2011. Вып. 2(66). С. 37–40.
8. Садилов Х.Х. Арчевники бассейна реки Искандер : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2012. 16 с.
9. Сухарева А.О., Оскольская О.И. Экологическое состояние и перспективы заповедования природного комплекса Чилтер (западный Крым) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2009. Вып. 20. С. 212–223.
10. New spread of dwarf mistletoe (*Arceuthobium oxycedri*) in Juniper forests, ziarat, balochistan, Pakistan / A.M. Sarangzai, N. Khan, M. Wahab, A. Kakar // Pak. J. Bot. 2010. 42(6). P. 3709–3714.
11. Wahid H.A., Barosai M.Y.K., Din M. Dwarf mistletoe *Arceuthobium oxycedri* and damage caused by dwarf mistletoe to family *Cupressaceae* // Pure Appl. Bio. 2015. 4 (1). P. 15–23.
12. Kavosi M.R., Faridi F., Hajizaden G. Effects of foliar application herbicides to control semi-parasitic plant *Arceuthobium oxycedri* // Bioscience. 2012. Vol. 4, N 2. P. 76–80.
13. Zavala I., Zavala M.A. Global Positioning System as a tool for ecosystem studies at the landscape level: an application in the Spanish Mediterranean // Landscape and Urban Planning. 1993. Vol. 24, Issues 1–4. P. 95–104.
14. Садыкова Г.А. Структурная и ресурсная оценка природных популяций можжевельника продолговатого (*Juniperus oblonga* Vieb.) в Дагестане : дис. ... канд. биол. наук. Махачкала, 2010. 187 с.
15. Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИ химии СПбГУ, 2002. 240 с.
16. Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. 1960. Т. 65, № 3. С. 77–91.
17. Злобин Ю.А. Ценопопуляционная диагностика экотопа // Экология. 1980. № 2. С. 22–30.
18. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяции для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483.
19. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Поступила в редакцию 14.09.2016 г.
Принята к печати 30.09.2016 г.