

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *BUPLEURUM MULTINERVE* DC. В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ХАКАСИИ И АЛТАЯ

А.Ю. АСТАШЕНКОВ, В.А. ЧЕРЕМУШКИНА

STATUS OF COENOPOPULATIONS OF *BUPLEURUM MULTINERVE* DC. IN DIFFERENT CONDITIONS OF THE ALTAI AND KHAKASIYA

A.Yu. ASTASHENKOV, V.A. CHERYOMUSHKINA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090 Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7(383) 330–19–86; e-mail: astal@bk.ru, cher.51@mail.ru

Изучены онтоморфогенез и онтогенетическая структура 4 ценопопуляций *Bupleurum multinerve* в различных эколого-фитоценологических условиях Алтая и Хакасии. Выявлена ритмологическая поливариантность онтогенеза, выраженная в перерывах цветения особей. На основе организменно-популяционных признаков дана оценка современных состояний их ценопопуляций.

Ключевые слова: онтогенез, ценопопуляции, *Bupleurum multinerve*.

Ontomorphogenesis and ontogenetic structure of 4 coenopopulations of *Bupleurum multinerve* in different ecological-phytocoenotic conditions of the Altai and Khakasiya were studied. Rhythm polyvariation of ontogenesis expressed in terms of breaks of blossom of individuals was determined. Current status of the populations was assessed on the basis of organism-populational characters.

Key words: ontogenesis, coenopopulations, *Bupleurum multinerve*.

Bupleurum multinerve (володушка многожилчатая) из семейства *Ariaceae* — многолетнее поликарпическое стержнекорневое каудексовое травянистое растение, размножающееся семенным путем. Высота взрослых растений 30–35 см.

Ареал этого вида достаточно широкий, А.В. Куминова (1960) относит его к азиатской (североазиатской) группе ареалов, а Г.А. Пешкова (2001) к евроазиатскому типу. Вид заходит в горы Средней Азии, Казахстана, Монголии и Китая (Грубов, 1982; Пименов, 1996).

B. multinerve — горно-степной вид (Линчевский, 1950; Куминова, 1960), широко распространенный от низкогорий до высокогорий, преимущественно, на привершинных остепненных частях невысоких гор и открытых склонах южных экспозиций. Вид нередко проникает выше верхней границы леса, где встречается на каменистых склонах среди альпийских остепненных лугов и по мелкокаменистым более или менее закрепленным растительностью россыпям (Куминова, 1960; Израильсон,

1967; Растительный..., 1976; Тюрина и др., 1976; Нухимовский, 1978).

В народной медицине надземные части *B. multinerve* используются с лечебной целью как средство, повышающее выделение желчи и желудочного сока. В надземной части растения содержатся: сапонины, дубильные вещества, эфирные масла, витамин С, каротин, флавоноиды. В медицине применяется Р-витаминный препарат — буплерин, представляющий собой очищенную сумму флавоноидов, оказывающий укрепляющее действие на кровеносные сосуды (Минаева, 1970; Тюрина и др., 1976).

Вид обладает широкой экологической пластичностью и встречается в диапазоне увлажнения от 44-й до 72-й ступени (Методические указания..., 1974), что соответствует среднестепному, лугостепному и сухостепному увлажнению. *B. multinerve* распространена на почвах от небогатых до богатых (ступени 8–15), но наибольшее обилие отмечено на довольно богатых почвах с рН от слабо кислой до нейтральной (Цаценкин, 1967).

B. multinerve обычна в различных ассоциациях каменистых настоящих степей. Входит в состав растительности ковыльных, мелкотравных мятликовых степей, дает большое обилие в ассоциациях группы формаций разнотравно-злаковых, кустарниковых луговых степей (Куминова, 1960; Растительный..., 1964). Особи этого вида заходят под полог листовенных, кедрово-лиственничных, березово-ли-

ственничных и сосновых лесов (Нухимовский 1978; Ермаков, 2003).

Популяционно-онтогенетическая структура ценопопуляций (ЦП) этого вида ранее не изучалась. Цель данной работы — описать основные этапы онтоморфогенеза, изучить онтогенетическую структуру и оценить состояние ценопопуляций *B. multinerve* в различных эколого-ценологических условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При изучении онтогенеза вида была принята концепция дискретного описания онтогенеза, впервые предложенная Т.А. Работновым (1950а), в дальнейшем уточненная и детально разработанная А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции..., 1976, 1988). Изучение структуры ценопопуляций проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950б; Ценопопуляции..., 1976, 1988). Ценопопуляции характеризовали по классификациям А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001). Оценку состояния ценопопуляций проводили с использованием организменных и популяционных признаков (Заугольнова, 1994). Для этого диапазон каждого признака разбивался на 5 классов с одинаковым объемом по равномерной шкале; затем каждому классу присваивался балл; наименьший балл соответствовал наименьшим показателям. Результаты оценок представлены в виде многоосевых диаграмм.

Характеристика местообитаний изученных ценопопуляций

Республика Хакасия: ЦП 1 — левый берег р. Белый Июс, вторая береговая терраса реки, южные отроги хр. Харатас, Ширинский р-н, разнотравно-осоково-овсецовая луговая степь, общее проективное покрытие (ОПП) 70–80 %, проективное покрытие (ПП) *B. multinerve* 3–5 %, (*Helictotrichon pubescens* (Hudson) Pilg, *H. hookeri* subsp. *schellianum* (Hackel)

Tzvelev, *Phleum phleoides* (L.) Karsten, *Festuca valesiaca* Gaudin, *Carex pediformis* C.A. May, *Poa urssulensis* Trin., *Cotoneaster melanocarpus* Fischer ex Blytt., *Aster alpinus* L., *Coluria geoides* (Pallas) Ledeb., *Thalictrum petaloideum* L., *Thalictrum foetidum* subsp. *acutibulum* (DC.) Friesen, *Artemisia tanacetifolia* (L.), *Veronica incana* (L.), *Orostachys spinosa* (L.) C.A. Mey., *Allium strictum* Schrader); ЦП 2 — окр. с. Табат, южный склон отрогов хр. Джайский, Бейский р-н, луговая закустаренная *Caragana pygmaea* subsp. *altaica* (L.) степь, ОПП 70–80 %, ПП 3–5 %, (*Caragana arborescens* Lam., *Artemisia gmelinii* Web., *Vicia cracca* L., *Phleum phleoides*, *Iris ruthenica* Ker-Gawler s. str., *Galium verum* L., *Thalictrum petaloideum* L., *Carex pediformis*).

Республика Горный Алтай: ЦП 3 — ущелье р. Тете, отроги хр. Северо-Чуйский, Кош-Агачский р-н, разнотравно-злаковая луговая каменистая степь, ОПП 60–70 %, ПП 5–10 %, (*Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *H. hookeri* subsp. *schellianum*, *Carex pediformis*, *Iris ruthenica*, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Schizonepeta multifida* (L.) Briq., *Thymus* sp., *Artemisia santolinifolia* Turcz. ex Bess.); ЦП 4 — Чулышманское нагорье, ложбина склона южной экспозиции, долина р. Башкаус, Улаганский р-н, овсецово-стоповидноосоковая ирисовая луговая степь, ОПП 80–85 %, ПП 70–75 %, (*Iris ruthenica*, *Carex pediformis*, *Helictotrichon hookeri* subsp. *schellianum*, *Phleum phleoides*, *Aster alpinus*, *Bupleurum multinerve*, *Veronica spicata* L., *Artemisia gmelinii*, *Coluria geoides*, *Potentilla fragaroides* L., *Achillea millefolium* L.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Онтогенез *B. multinerve* был ранее описан Е.Л. Нухимовским (1978, 1997) на территории Алтая. Автором по кратности плодоношения и направлению разрастания каудекса выявлены 3 биоморфы: моно-, олиго-, поликарпика с орто-, или плагиотропным каудексом. Некоторые из выделенных биоморф могут встречаться и в одной ценологической популяции. Согласно данным Е.М. Ну-

химовского (1978, 1997), особи проходят полный онтогенез во всех условиях, и его длительность находится в прямой зависимости от условий произрастания.

Изученный нами онтогенез в разнотравно-злаковой каменистой луговой степи на южном склоне отрогов Северо-Чуйских Альп Юго-Восточного Алтая простой, полный, с длительным генератив-

ным периодом. Продолжительность полного онтогенеза особей около 26–33 лет (Асташенков, 2008). Онтогенез особей *V. multinerve*, описанный нами, совпадает с описанием Е.Л. Нухимовского (1978) для особей, формирующую в онтогенезе поликарпическую биоморфу с ортотропным каудексом.

В онтогенезе особи сменяются следующие фазы морфогенеза: *первичный побег* → *первичный куст*. В прегенеративном периоде главный побег розеточный, полициклический. Начиная с ювенильного и до виргинильного состояний, особи представлены первичным розеточным побегом. Ежегодно на розеточном побеге из верхушечной почки развиваются последовательно от 3–6 спирально расположенных зеленых листьев. Листья линейно-ланцетные, с 3–5 дуговыми жилками. Длина листьев 2–7 см. В пазухе нижних листьев годовичного розеточного побега закладываются почки, которые становятся спящими. В подземной части у ювенильных особей происходит утолщение верхней части гипокотыля. Осевая часть розеточного побега за счет контрактильной деятельности корня втягивается в почву, начинается процесс формирования каудекса. Длительность прегенеративного периода составляет 8–10 лет. Молодые генеративные особи *V. multinerve* имеют одиночный годовичный ортотропный полурозеточный генеративный побег 20–25 см длиной, который развертывается из верхушечной почки главного побега. После плодоношения надземная часть первого монокарпического побега отмирает, а базальная втягивается в почву и входит в состав каудекса. Растение переходит к симподиальному нарастанию. Возобновление идет за счет пазушных почек, заложенных в предыдущий год, которые развертываются в августе или сентябре. Особь впервые ветвится в молодом генеративном состоянии. Первичный куст состоит из моно-, ди-, трициклических монокарпических побегов. Годовичный розеточный побег несет 7–9 листьев, в пазухах нижних листьев закладываются 3 почки. Поскольку, как правило, возобновление идет за счет почек, заложенных за год до цветения, для особей этого вида характерны перерывы в цветении. На 13–17-й год растения переходят в средневозрастное генеративное состояние. Надземная сфера особей зрелого генеративного состояния представлена кустом, состоящим из 1–2 генеративных и 5–7 розеточных вегетативных побегов. Циклическость монокарпических побегов сокращается с возрастом особи. Каудекс разветвленный, он образован резидами, на которых долго сохраняются спящие почки. Старые генеративные растения имеют 20–27-летний возраст. Возобновление побегов у особей происходит за счет почек возобновления и спящих почек, расположенных на резидях

разных лет. В период цветения у особей *V. multinerve* развиваются 1, реже 2, ди- и трициклических генеративных побега. Наиболее продолжительным оказывается генеративный период, максимальная продолжительность приходится на средневозрастное генеративное состояние. После потери способности к цветению особи *V. multinerve* переходят в субсенильное и сенильное состояние. Особи постгенеративного периода представлены одним, реже двумя вегетативными розеточными годовичными побегами с 3–5 листьями, разрушенным каудексом и отмирающим с проксимального конца главным корнем.

Исходя из биологических особенностей вида (продолжительный генеративный период, семенное размножение), характерный онтогенетический спектр ценопопуляций *V. multinerve* централизованный.

Все исследованные ценопопуляции *V. multinerve* имеют полночленный одновершинный онтогенетический спектр, с абсолютным максимумом на средневозрастных генеративных особях (рис. 1). Онтогенетический спектр конкретных ценопопуляций совпадает с характерным и усредненным спектрами. Наиболее устойчива группа генеративных растений. Накопление зрелых генеративных особей в популяциях, во-первых, связано с длительностью нахождения растений в этом онтогенетическом состоянии, что отражает биологию стержнекорневых растений в целом, и, во-вторых, с ритмологической поливариантностью, выраженной пропусками в цветении, что тем самым увеличивает время пребывания особей в зрелом генеративном состоянии. Пропуски в цветении особей *V. multinerve* могут быть биологическим механизмом адаптации к неблагоприятным условиям произрастания. По мнению Л.А. Жуковой (1995), фенологическая неоднородность особей внутри ценопопуляции у некоторых видов является стабилизирующим фактором в самоподдержании ценопопуляции при неблагоприятных воздействиях.

В онтогенетической структуре ценопопуляций *V. multinerve*, как правило, превалирует фракция зрелых генеративных нецветущих особей. В ценопопуляциях (ЦП 1, 2), изученных на территории Хакасии, цветущих особей в 2–7 раз меньше, чем в ценопопуляциях (ЦП 3, 4) исследованных на Алтае. В ЦП 3 и 4 доля цветущих растений от всех генеративных особей равна доле нецветущих, что говорит о регулярном заложении генеративных органов у растений. Доля цветущих особей в ЦП 2 составляет всего 3.6 % и приходится она исключительно на средневозрастные генеративные растения, в ЦП 1 цветущих особей в 1.5–2 раза больше. Вероятно, это реакция на погодные условия Хакасии, кото-

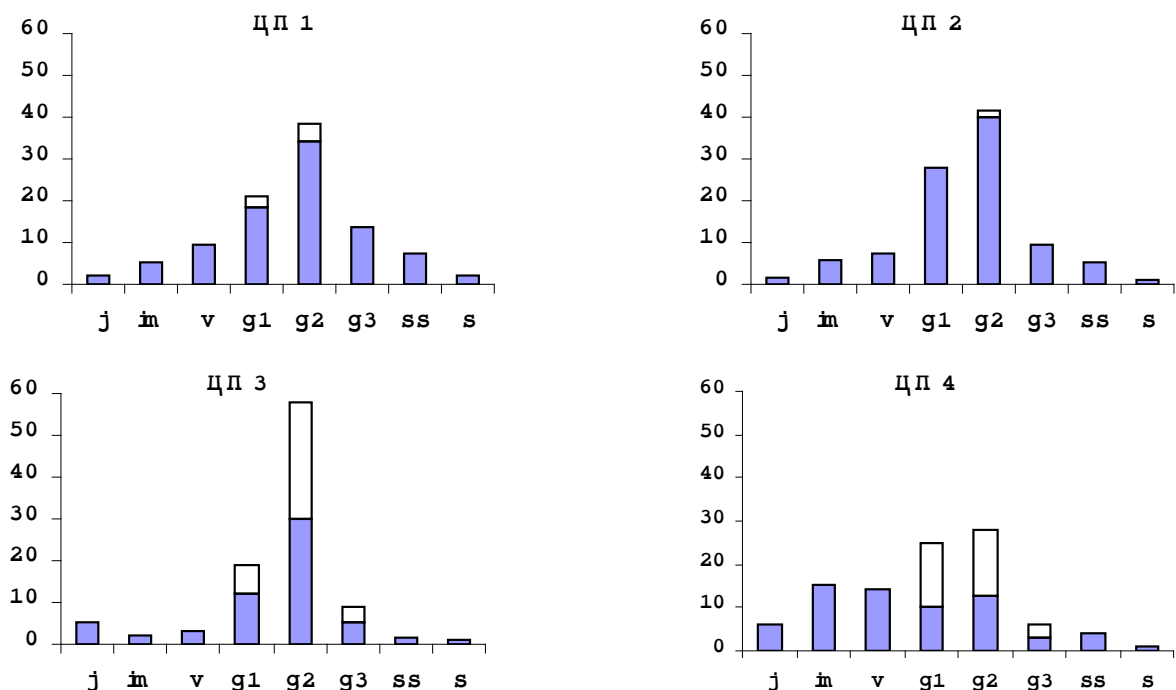


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Vipleurum multinerve*.

Условные обозначения: прозрачной заливкой отмечена фракция цветущих особей; по оси x — онтогенетические состояния; по оси y — процентное содержание; ЦП — номер ценопопуляции

рые сложились осенью предыдущего года, в момент заложения генеративных органов. Осень (по данным Летописи природы гос. прир. заповедника «Хакасский») была сухой и непродолжительной.

Плотность особей *V. multinerve* во всех ценопопуляциях, кроме ЦП 4, колеблется незначительно. В условиях Хакасии в ЦП 1 плотность составила 9.7 шт./м², а в ЦП 2 немного больше — 12.9, в условиях Юго-Восточного Алтая в ЦП 3 — 17.4 шт./м². В ЦП 4 отмечена наибольшая плотность особей (193.2 шт./м²), что связано с произрастанием растений в более влажных условиях (ложбина на склоне). По классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001) ЦП 4 с высокой плотностью особей — зреющая ($\Delta = 0.32$, $\omega = 0.63$), остальные ЦП (1–3) — зрелые ($\Delta = 0.42$ – 0.45 , $\omega = 0.74$ – 0.83) (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика ценопопуляций *Vipleurum multinerve*

№ ЦП	Δ	ω	Плотность, шт./м ²	Тип ЦП
1	0.42	0.78	9.7	зрелая
2	0.45	0.74	12.9	зрелая
3	0.44	0.83	17.4	зрелая
4	0.32	0.63	193.2	зреющая

Примечание: Δ — индекс возрастности; ω — индекс эффективности.

Для оценки состояния ценопопуляции в качестве организменных были выбраны следующие признаки: репродуктивное усилие особи (Р/У); потенциальная семенная продуктивность (ПСП); биомасса особи; высота растения; длина соцветия. В качестве популяционных признаков взяты — плотность особей на 1 м²; доля всех цветущих особей; доля особей молодой фракции (j–g1); доля особей генеративной фракции (g2–g3); доля особей старой фракции (s–ss) (табл. 2). Выбранный признак «доля цветущих особей» имеет большое биологическое значение для вида, т.к. он отражает адаптацию вида к стрессовым условиям. Во-первых, пропуски в цветении являются механизмом, продлевающим онтогенез, во-вторых, нерегулярное образование генеративных побегов сказывается на пополнении ценопопуляции семенами. Низкая относительная доля цветущих особей от числа генеративных растений в ценопопуляциях, по нашему мнению, является показателем неблагоприятных эколого-фитоценологических условий. Наилучшее развитие особей по всем или большинству параметров отмечено на Алтае в разнотравно-злаковой каменистой луговой степи (ЦП 3) и в овсецово-стоповидноосоковой ирисовой луговой степи (ЦП 4) (рис. 2). Ниже среднего и минимальные значения всех организменных признаков установлены в Хакасии. В разнотравно-осоково-

Балловые оценки величины признаков *V. multinerve*

№	Признаки	Баллы				
		I	II	III	IV	V
1	Репродуктивное усилие, %	2.25–4.0	4.1–5.75	5.76–7.5	7.51–9.25	9.26–11.0
2	Потенциальная семенная продуктивность, шт./особь	< 220	221–275	276–330	331–385	386–440
3	Биомасса особи, г	0.26–0.49	0.5–0.72	0.73–0.95	0.96–1.18	1.19–1.41
4	Высота растения, см	< 26.0	26.1–27.5	27.6–29.0	29.1–30.5	30.6–32.0
5	Длина соцветия, см	1.4–1.9	2.0–2.4	2.5–2.9	3.0–3.4	3.5–3.9
6	Плотность вида, шт./м ²	< 40	41–80	81–120	121–160	> 160
7	Доля j—g1, %*	22.5–30.0	30.1–37.5	37.6–45.0	45.1–52.5	52.6–60.0
8	Доля g2—g3, %	25.5–34.0	34.1–42.5	42.6–51.0	51.1–59.5	59.6–68.0
9	Доля ss—s, %*	1.3–2.8	2.9–4.3	4.4–5.8	5.9–7.3	7.4–8.8
10	Доля всех цветущих особей, %*	< 10.0	10.1–21.5	21.6–33.1	33.2–44.6	44.7–56.1

Примечание: * — доля цветущих особей от общего числа всех генеративных растений определенной группы в ценопопуляции.

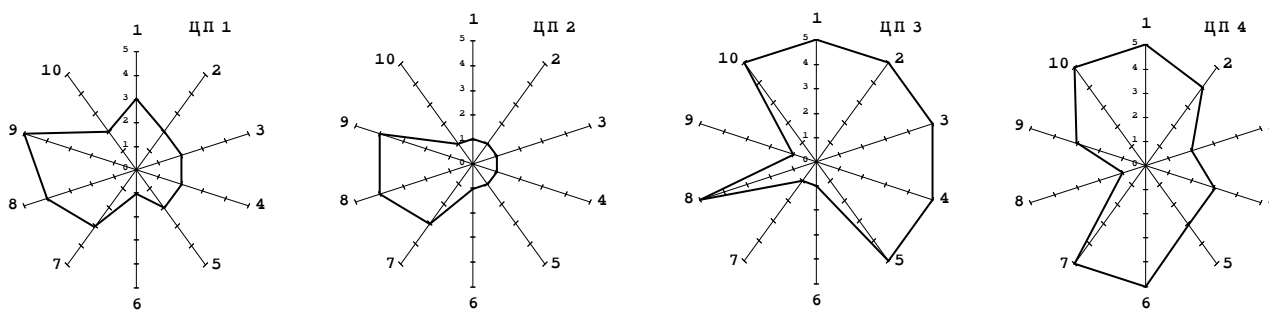


Рис. 2. Оценка состояния ценопопуляций *Vupleurum multinerve* (в баллах).

1–5 — организменные признаки, 6–10 — популяционные признаки согласно номерам признаков, приведенным в табл. 2

овсецовой луговой степи (ЦП 1) значения признаков варьирует от 1 до 3 баллов, в луговой степи, закустаренной *Caragana pygmaea* subsp. *altaica* (ЦП 2), они составляют по 1 баллу. По всей видимости, эколого-фитоценоотические условия, складывающиеся в Хакасии, отрицательно влияют на развитие особей этого вида. Более благоприятные условия для организма оказались на Алтае.

По популяционным показателям в благоприятном состоянии находятся все исследованные ценопопуляции с некоторыми отличиями. В наилучшем положении с наибольшими значениями популяционных признаков оказалась ЦП 4 (19 баллов) в ней установлена наибольшая плотность особей, ко-

торая достигается в основном за счет большого числа особей прегенеративной и генеративной групп, и высока доля цветущих особей. Минимальное значение по сумме баллов отмечено в ЦП 3 (13 баллов). Однако высокие значения признаков — доля генеративной фракции, доля цветущих особей и низкие значения — доли постгенеративной фракции, характеризует эту ценопопуляцию, как находящуюся в удовлетворительном состоянии. Сумма баллов популяционных признаков в ней ниже организменных. В остальных ценопопуляциях (ЦП 1, 2, 4) значения признаков находятся в обратной зависимости. В этих ценопопуляциях сумма баллов популяционных признаков выше организменных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, особи *V. multinerve*, исследованные в различных эколого-фитоценоотических условиях Алтая и Хакасии, проходят свое развитие по варианту онтоморфогенеза *первичный побег* → *пер-*

вичный куст. Все изученные ценопопуляции нормальные, полночленные устойчивые. Их онтогенетические спектры — центрированные, с пиком на зрелых генеративных особях, они совпадают с ха-

рактерным онтогенетическим спектром. Можно предположить, что и базовый спектр ценопопуляций будет такой же. Анализ состояния ценопопуляций *V. multinerve* по комплексу признаков показал, что наилучшие показатели для организма установлены на Алтае в разнотравно-злаковой каменистой луговой степи ЦП 3, для популяции — на Алтае в разнотравно-осоково-овсецовой луго-

вой степи (ЦП 4). Наименьшие значения организменных и популяционных признаков установлены в Хакасии. Наибольшее совпадение значений организменных и популяционных параметров отмечено на территории Алтая в овсецово-стоповидно-осоковой ирисовой луговой степи (ЦП 4).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 08-04-98008.

ЛИТЕРАТУРА

- Асташенков А.Ю. Структура и стратегия ценопопуляций стержнекорневых каудексовых степных поликарпиков юга Сибири: дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2008. 280 с.
- Ермаков Н.Б. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск, 2003. 232 с.
- Грубов В.И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 443 с.
- Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Израильсон В.Ф. К изучению морфологических особенностей видов володушки в связи с условиями обитания // Полезные растения природной флоры Сибири. Новосибирск, 1967. С. 100–108.
- Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 449 с.
- Линчевский И.А. Род *Vupleurum* L. // Флора СССР. М.-Л., 1950. Т. XVI. С. 257–349.
- Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М., 1974. 246 с.
- Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. Новосибирск, 1970. 272 с.
- Нухимовский Е.Л. Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях из произрастания на примере *Vupleurum multinerve* DC. // Раст. ресурсы. 1978. Т. 14. Вып. 1. С. 37–46.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М., 1997. 630 с.
- Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.
- Пименов М.Г. *Ariaceae*, или *Umbelliferae* — Сельдерейные, или Зонтичные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 123–194.
- Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 423 с.
- Растительный покров Красноярского края. Новосибирск, 1964. Вып. 1. 225 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.-Л., 1950а. 176 с.
- Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. М.-Л., 1950б. Т. 1. С. 465–483.
- Тюрина Е.В., Гуськова И.Н., Валуцкая А.Г. Зонтичные южной Сибири как материал для интродукции. Новосибирск, 1976. 252 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. Вып. 2. С. 119–134.
- Цаценкин И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе, 1967. 226 с.
- Ценопопуляции растений: (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.
- Ценопопуляции растений: (очерки популяционной биологии). М., 1988. 182 с.