

***PHLOMOIDES TUBEROSA (LAMIACEAE)* НА ЮГЕ СИБИРИ:
БИОЛОГИЯ И СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ**

Е.К. Комаревцева, А.Ю. Асташенков, Н.И. Гордеева, А.А. Гусева, Н.Ю. Курочкина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

Описан онтоморфогенез короткорневищной жизненной формы вида. Исследованы пять ценопопуляций *Phlomoidea tuberosa* (L.) Moench на юге Сибири (Горный Алтай, Хакасия, Тува). Выявлены три типа онтогенетических спектров ценопопуляций: левосторонний в условиях усиленного антропогенного воздействия, бимодальный при умеренной пастбищной нагрузке, центрированный в малонарушенном ценозе. Оптимального состояния ценопопуляции *P. tuberosa* достигают в открытых, достаточно увлажненных луговых и лугово-степных сообществах, испытывающих умеренное антропогенное воздействие. В этих условиях формируются развитые генеративные особи вида и обеспечивается регулярное семенное возобновление.

Ключевые слова: зопник клубненосный, короткорневищная жизненная форма, монокарпический побег, онтогенетический спектр ценопопуляции, юг Сибири.

***PHLOMOIDES TUBEROSA (LAMIACEAE)* IN THE SOUTH OF SIBERIA:
BIOLOGY AND THE STATE OF THE COENOPOPULATIONS**

E.K. Komarevtseva, A.Yu. Astashenkov, N.I. Gordeeva, A.A. Guseva, N.Yu. Kurochkina

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

Ontomorphogenesis of the short-rhizomed life form of the species is described. Five coenopopulations of *Phlomoidea tuberosa* (L.) Moench were studied in the south of Siberia (Mountain Altai, Khakassia, Tuva). Three types of ontogenetic spectrums of coenopopulations were identified: left-sided in conditions of enhanced anthropogenic impact, bimodal under moderate pasture load and centered in a low-disturbed cenosis. The optimum state of *P. tuberosa* coenopopulations is reached in open, fairly moistened meadow and meadow-steppe communities experiencing moderate anthropogenic impact. Under these conditions, developed generative individuals of *P. tuberosa* are formed and its regular seed renewal is ensured.

Key words: *Phlomoidea tuberosa*, short rhizome life form, monocarpic shoot, coenopopulation ontogenetic spectrum, south of Siberia.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальной проблемой современности является сохранение биоразнообразия. Вид невозможно сохранить без детального изучения его биологии и оценки состояния его ценопопуляций. *Phlomoidea tuberosa* (L.) Moench (зопник клубненосный) – короткорневищный травянистый поликарпик из семейства *Lamiaceae*. Это евроазиатский вид, на западе встречается в Средней Европе, Средиземноморье, на Кавказе, в Малой Азии. Далее южная граница ареала проходит через север Ирана до севера Китая (Кульджа) и Монголии. По Российской Федерации проходит северная граница (60–64° с.ш.) распространения вида через европейскую часть, Западную и Восточную Сибирь, доходя до Уссурийского края на Дальнем Востоке. *P. tuberosa* – лугово-степной вид, произрастающий

на остепненных лугах, луговых степях, в смешанных, разреженных лесах, на их опушках, изредка залежах (Крылов, 1937; Кнорринг, 1954; Доронькин, 1997). В Алтае-Саянской горной области *P. tuberosa* постоянный вид суходольных лугов, луговых и разнотравно-дерновиннозлаковых степей (Макунина, 2016).

Есть сведения о биологии вида в европейской части России. Так, И.Г. Серебряков (1959) указывает, что в полупустынях Заволжья у зопника клубненосного цикл развития монокарпического побега изменяется в пределах одного растения: он может развиваться по моно-, ди- и трициклическому типу. Также описано развитие вида в степных сообществах Северного Казахстана (Борисова, Попова, 1956) и на заливных лугах Калужской

области (Григорьева, 1994): онтогенез семенной особи проходит с партикуляцией в старом генеративном состоянии без омоложения. Основной тип генеративного побега – полурозеточный ди- и полициклический, отмечается возможность формирования и озимого моноциклического генеративного побега. Но, если у растений, обитающих на заливных лугах, этот тип побега встречается очень редко, то у особей в степях Северного Казахстана он развивается наравне с ди- и трициклическими побегами. Кроме основного типа онтогенеза, в Северном Казахстане в местообитаниях с рыхлой почвой (в посевах) происходит частичная специализированная дезинтеграция в молодом генеративном состоянии: образуются гипогенные корневища (2–15 см), верхушечные почки которых, прорастая, дают начало новым парциальным образованиям, омоложенным до виргинильного состояния. Со временем корневища отмирают, и

ценопопуляция пополняется слабо омоложенными особями. Активным вегетативным размножением генеративных особей *P. tuberosa* на рыхлой почве объясняется засоренность посевов этим видом.

Таким образом, *P. tuberosa* в западной части ареала характеризуется биоморфологической изменчивостью, проявляющейся в формировании неявно- и явнополицентрической биоморфы, а также изменчивостью цикличности монокарпического побега в пределах одного растения. Учитывая протяженность ареала, очевидна необходимость изучения особенностей развития *P. tuberosa* и анализа состояния его ценопопуляций в азиатской части ареала.

Цель работы – рассмотреть развитие вида на юге Сибири. В связи с этим поставлены следующие задачи: 1 – описать онтоморфогенез вида; 2 – изучить онтогенетическую структуру ценопопуляций; 3 – оценить состояние ценопопуляций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в конце июня–начале августа в пяти точках сибирской части ареала вида: три ценопопуляции (ЦП 1–3) в Горном Алтае (окр. с. Усть-Кокса), ЦП 4 в Хакасии (окр. с. Устиновка) и ЦП 5 в Туве (пос. Хадын в долине р. Арзак). Ценопопуляция 1 (ЦП 1) расположена на остепненном разнотравно-злаковом лугу на опушке лиственнично-березового леса. Общее проективное покрытие травостоя (ОПП) – 90 %, проективное покрытие (ПП) *P. tuberosa* – 10 %. Большое участие злаков (50 %) обуславливает задернованность фитоценоза: *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Avenula pubescens* (Huds.) Dumort., *Poa angustifolia* L. и *Festuca pratensis* Huds., *Carex pediformis* C.A. Mey. Разнотравье представлено *Aquilegia sibirica* Lam., *Centaurea scabiosa* L., *Agrimonia pilosa* L., *Galium verum* L., *Tragopogon orientalis* L., *Geranium pratense* L. s. l.

ЦП 2 находится на лесном суходольном злаково-разнотравном лугу. ОПП травостоя составляет 100 %, ПП *P. tuberosa* – 5 %. Преобладают виды разнотравья: *Thalictrum foetidum* L., *Gentiana macrophylla* Pall., *Pulmonaria mollissima* A. Kern, *Veratrum nigrum* L., *Filipendula vulgaris* Moench. Из злаков присутствуют *Festuca pratense* Huds., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Avenula pubescens* (Huds.) Dumort., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Phleum pratense* L., в сумме составляющих 20–30 %. В ЦП 1 и 2 отмечается нерегулярный выпас.

ЦП 3 располагается на остепненном злаково-люцерновом лугу в средней части юго-восточного склона на выровненной площадке. ОПП луга – 100 %, ПП *P. tuberosa* – 8 %. Злаковую основу ценоза составляет *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilger и *Stipa pennata* L., из разнотравья преобладает *Medicago falcata* L. (70 %), присутствуют *Galium verum* L., *Plantago lanceolata* L., *Aconitum barbatum*

Pers. Высокое проективное покрытие *Medicago falcata* обусловлено, видимо, подсевом семян этого вида для улучшения качества травостоя: на соседних склонах этот вид имеет незначительное участие.

ЦП 4 описана в нижней части склона в ковыльно (тырсово)-овсецовой степи. ОПП травостоя высокое – 100 %, ПП *P. tuberosa* – около 10 %. Среди злаков преобладают *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevsk. (50 %) и *Stipa capillata* L. (10–20 %). *P. tuberosa* приурочен к косым участкам степи. Среди разнотравья трудно выделить доминанты: *Dracocephalum discolor* Bunge, *Thalictrum foetidum*, *Allium strictum* Schrad.

ЦП 5 находится на остепненном разнотравно-стоповидноосоковом лугу, ОПП – 95 %, злаковая основа луга – 50 %, ПП *P. tuberosa* – 2 %. Среди злаков преобладают *Carex pediformis*, *Helictotrichon pubescens*, *Phleum phleoides*, *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub. Из видов разнотравья присутствуют *Fragaria viridis* (Duchesne) Weston, *Geranium pratense*, *Tanacetum vulgare* L., *Dracocephalum ruyschiana* L., *Thalictrum minus* L., *Allium strictum*.

Онтогенез изучен по методике Т.А. Работнова (1950), с дополнениями А.А. Уранова (1967) и его учеников (Смирнова, 1976). Морфогенез побега описан согласно подходам Т.И. Серебряковой (1971). Для определения типа ценопопуляции использована классификация “дельта-омега” Л.А. Животовского (2001). Состояние ценопопуляций оценивалось по методике Л.Б. Заугольной (1994) с учетом организменных и популяционных параметров. В качестве популяционных параметров выбраны следующие пять показателей: плотность особей в ЦП (M), эффективная плотность ЦП (M_e), ее эффективность (ω), индекс возобнов-

ления ($I_{\text{воз}}$) и индекс генеративности ($I_{\text{ген}}$) ценопопуляций. Плотность ценопопуляции вычисляется как среднее число особей вида на 1 м^2 . Эффективность ценопопуляции (ω) характеризует собой скорость потребления энергетических ресурсов среды ценопопуляцией и зависит от онтогенетического состояния составляющих ее особей (Животовский, 2001). Такой показатель, как эффективная плотность, связывает плотность ЦП и ее эффективность, а значит, и онтогенетический состав ЦП. Индексы возобновления и генеративности, предложенные И.М. Коваленко (2005), показыва-

ют, какую долю составляют особи соответственно прегенеративного и генеративного периодов от общего числа особей ценопопуляции. Для характеристики организменного уровня выбраны следующие морфологические параметры: длина побега ($H_{\text{поб}}$), длина листовая пластинки ($L_{\text{пл}}$), число цветков в частном соцветии ($N_{\text{цв}}$), биомасса особи (Biom) и ее репродуктивное усилие (RU). По этим параметрам генеративные особи разных ЦП достоверно различаются между собой по t -критерию Стьюдента при 5%-м уровне значимости (Зайцев, 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наше исследование показало, что на юге Сибири *P. tuberosa* образует короткокорневищную жизненную форму, относящуюся к моноцентрическому типу биоморф, развитие явнополицентрической биоморфы, описанной в Северном Казахстане, не отмечено. Партикуляция происходит в старом генеративном состоянии без омоложения партикул. Самоподдержание ценопопуляций осуществляется только семенным способом. Семена прорастают в нарушенных локусах ценоза, и потому доля прегенеративных растений (j , im) находится в прямой зависимости от степени его нарушенности.

Прорастание семян надземное (рис. 1). Надземная часть **проростка** (р) представлена розеточным побегом с широкоовальными цельнокрайними семядолями на черешках до 1.5 см. Первый настоящий лист треугольной формы с крупногородчатым краем на черешке длиной до 3.5 см. В подземной части развивается главный корень длиной до 3 см. Начиная с 2–3-го листа, развиваются листья иной формы, семядоли отмирают. Растение переходит в ювенильное состояние. В пазухах зеленых листьев и семядолей закладываются почки.

В **ювенильном** (j) состоянии моноподиально нарастающий розеточный побег несет 1–2 длинночерешковых (до 6 см) продолговато-яйцевидных листа с городчатым краем длиной 0.4–1.9 см. Листорасположение очередное: в верхушечной почке побега 4 листовых зачатка имеют неравное развитие. Подземная часть растения длиной до 4.5 см представлена гипокотилем и главным корнем, ветвящимся до 2 порядка. Ниже гипокотилия, в средней части главного корня, формируется клубень диаметром до 0.3 см. С появлением на побеге листьев иной формы растение переходит в имматурное состояние в год прорастания или на следующий год. К концу вегетативного периода розеточные листья годичного прироста засыхают; за счет контрактильной деятельности главного корня происходит втягивание базальной части побега в почву. Начинается формирование эпигеогенного корневища.

Имматурное (im) растение – однопобеговая особь. На моноподиальном розеточном побеге развивается 1–3 листа (длиной 1.5–9.5 см, шириной 2–6.6 см) широкояйцевидной формы с городчатым краем и сердцевидным основанием на длинных (до 22 см) черешках. В верхушечной почке побега сохраняется очередное расположение 4–5 (до 7) зачаточных листьев: 3–4 (до 6) чешуевидных с недоразвитой листовой пластинкой, служащие покровом для следующих 1–2 зачатков с хорошо развитой листовой пластинкой. Подземная часть представлена корневищем, покрытым чешуевидными листьями и остатками розеточных листьев, и главным корнем, рост которого к концу состояния прекращается. Корневище толщиной 0.2–0.4 см и длиной до 4 см состоит из годичных приростов первичного побега. На нем развиваются придаточные корни длиной до 7 см с клубнями в средней части. Имматурное состояние длится 2–4 года (редко до 7 лет). На 4–6-й год жизни в верхушечной почке побега расположение зачатков листьев меняется на перекрестно-супротивное (парное), развиваются листья взрослого типа. Особь переходит в следующее состояние.

В **виргинильном** (v) состоянии на полициклическом моноподиальном розеточном побеге образуется 1 пара длинночерешковых (до 36 см) листьев взрослого типа: листовая пластинка треугольной формы, с глубокосердцевидным основанием и городчатым краем, длиной и шириной до 13 см. Емкость верхушечной почки побега увеличивается до 5–8 пар листовых зачатков, из которых первые 2–3 пары не имеют развитой листовой пластинки (покровная функция), далее располагаются 2–3 пары зачатков листьев и 1–2 пары узких недифференцированных зачатков. Ежегодный прирост розеточного побега состоит из 4–5 метамеров с чешуевидными листьями и 1 (редко 2–3) метамера с зелеными розеточными листьями. В подземной части эпигеогенное корневище утолщается до 0.8 см и удлиняется до 5 см за счет роста первичного розеточного побега и ежегодного втягивания его годичных приростов. Придаточные

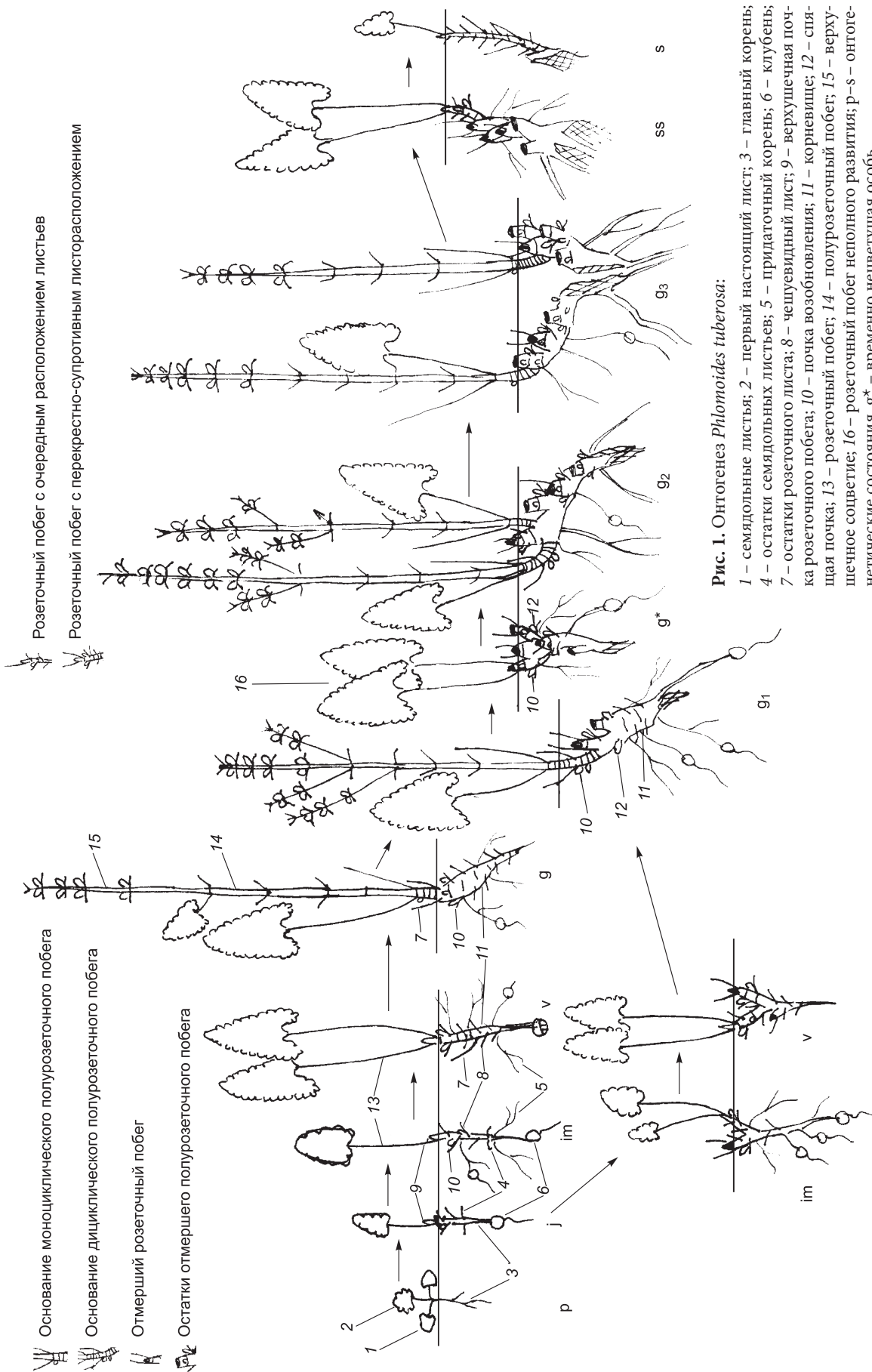


Рис. 1. Онтогенез *Phlomis tuberosa*:

1 – семядольные листья; 2 – первый настоящий лист; 3 – главный корень; 4 – остатки семядольных листьев; 5 – придаточный корень; 6 – клубень; 7 – остатки розеточного листа; 8 – чешуевидный лист; 9 – верхушечная почка розеточного побега; 10 – почка возобновления; 11 – корневище; 12 – спящая почка; 13 – розеточный побег; 14 – полурозеточный побег; 15 – верхушечное соцветие; 16 – розеточный побег неполного развития; 17 – онтогенетическое состояние; g* – временно нецветущая особь.

корни достигают в длину 20 см, на них образуются клубни до 1.3 см в диаметре. Продолжительность состояния 2–6 лет. В 6–12-летнем возрасте из верхушечной почки полициклического розеточного побега развивается полурозеточный побег, и особь переходит в молодое генеративное состояние.

Молодая генеративная (g_1) особь в надземной части представлена одним полурозеточным моноциклическим побегом длиной 27–67 см и диаметром его основания 0.2–0.6 см. Подземная часть в 1-й год цветения представлена коротким (до 5 см) моноподиальным корневищем диаметром до 0.5 см. Весной развивается розеточная часть побега, состоящая из 3–4 укороченных метамеров с чешуевидными листьями и 1 укороченного метамера с парой длинночерешковых розеточных листьев взрослого типа. В середине июня вытягиваются 2–4 удлинённых метамера с короткочерешковыми зелеными листьями (стеблевыми) и 2–5 верхних метамера с сидячими верховыми листьями, в пазухах которых развиваются по 7–27 цветков. Пазушные цветки образуют частное соцветие – многочленный дихазий. Совокупность дихазиев составляет верхушечное соцветие – колосовидный открытый тирс, первый нижний метамер которого самый длинный, по направлению к верхушке побега длина последующих метамеров последовательно уменьшается. На 1–2 метамерах, под верхушечным соцветием, из пазух листьев возможно развитие 1–4 паракладий длиной 7.5–32 см, состоящих из 2–4 метамеров с пазушными цветками. Совокупность верхушечного и боковых соцветий образуют синфлоресценцию – открытую кисть из тирсов.

Удлинённая часть побега в конце вегетации отмирает, его розеточная часть с чешуевидными листьями, в пазухах которых располагаются почки, втягивается в почву и входит в состав корневища. Эти пазушные почки развиты неодинаково: на верхних 2–3 метамерах почки более крупные и состоят из 5–7 пар листовых зачатков, расположенные ниже почки мельче с 3–4 парами зачатков. Крупные почки представляют собой почки возобновления, одна из которых прорастает на следующий год с развитием нового полурозеточного побега. Моноподиальное нарастание особи сменяется на симподиальное. Оставшиеся нереализованные почки не отмирают в течение 2–3 лет и переходят в разряд спящих почек, из которых также возможно развитие новых побегов.

Особенностью всего генеративного периода *P. tuberosa* в изученных местообитаниях являются перерывы в цветении от 1 до 3 лет, когда развивается только розеточный побег неполного развития по определению И.Г. Серебрякова (1959). Он состоит из 3–6 укороченных метамеров с чешуевидными листьями и верхней 1–2 парой длинночерешковых (розеточных) листьев. Его верхушечная

почка из 8 пар листовых зачатков отмирает в августе. На метамерах в пазухах чешуевидных листьев развиваются почки, из которых верхние 2–4 более крупные (почки возобновления), впоследствии дающие начало новым побегам. В изученных ценопопуляциях доля временно нецветущих особей (g^*) в каждом генеративном состоянии составляет в среднем около половины от всех генеративных растений в каждой группе (рис. 2). Исключением является ЦП 4, в которой среди генеративных растений временно нецветущие особи преобладают.

Но симподиальное корневище чаще формируется уже в прегенеративном периоде. Молодые особи ($im - v$) с моноподиальным побегом встречаются редко. Уже в иматурном состоянии в результате выпаса и сенокосения повреждается верхушка первичного побега. Из ближайшей пазушной почки возобновления, расположенной на прошлогоднем приросте, формируется побег II порядка. Если не происходит повторного повреждения, то побег нарастает моноподиально. Но чаще повреждения повторяются, и уже в прегенеративном периоде формируется симподиальное корневище, состоящее из годичных приростов первичного и побегов n -го порядка. К концу молодого генеративного состояния (g_1) симподиальное корневище длиной до 6 см и диаметром до 1.6 см состоит из базальных частей розеточных и полурозеточных побегов, последовательно сменяющих друг друга, покрыто длинными придаточными корнями, на концах некоторых из них развиваются клубни до 2 см в диаметре. Дистальная часть корневища (участок первичного побега) начинает разрушаться. Молодое генеративное состояние длится 3–7 лет. В 9–15-летнем возрасте формируется куст за счет развития двух и более побегов из почек возобновления и(или) спящих почек на побегах предыдущих порядков. Растение переходит в зрелое генеративное состояние.

Зрелая генеративная (g_2) особь – куст из 1–2 полурозеточных длиной до 134 см и 1–2 розеточных моноциклических побегов. Структура полурозеточного побега в основном не меняется, происходит увеличение числа укороченных метамеров с чешуевидными листьями до 7–10, удлинённых метамеров до 5, верхних с цветками до 6 метамеров. Увеличение числа базальных укороченных метамеров связано с развитием побегов главным образом из спящих почек, нарастающих 2–3 года и имеющих в своем составе до 15 пар зачатков. Из-за одновременного развития нескольких побегов в подземной части происходит разветвление корневища. Оно разрастается в длину до 11 см и диаметре до 2 см. Корневище продолжает разрушаться с дистального конца, поэтому определение абсолютного возраста растения невозможно. Но тем не менее большая часть корне-

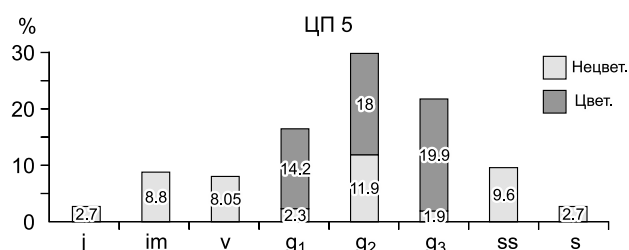
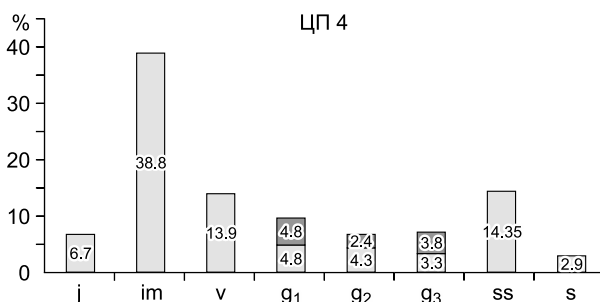
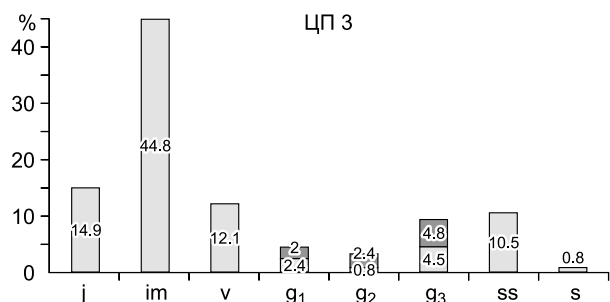
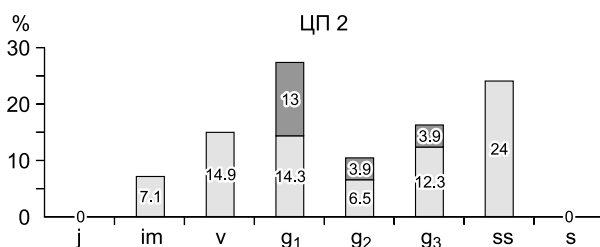
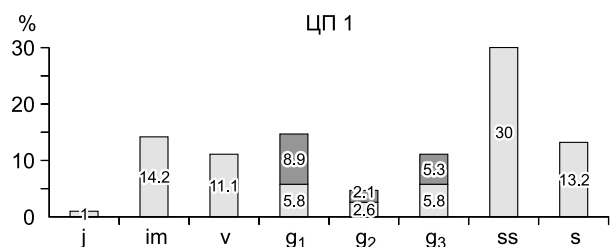


Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций *P. tuberosa*.

По оси X – онтогенетические состояния; по оси Y – процентное содержание особей.

вища в хорошем состоянии, оно покрыто многочисленными длинными придаточными корнями с клубнями до 3 см в диаметре. На остатках побегов последних 2–3-х лет располагаются множество крупных спящих почек. Судя по числу остатков побегов, состояние длится не менее 5–9 лет. Диаметр куста составляет 1.5–4 см. Из-за усиливающихся процессов отмирания в центре корневища образуется полость, и особь распадается на 2–3 партикулы. Образуется плотный клон.

Особь **старого генеративного** (g_3) состояния – клон, состоящий из партикул. В надземной части партикула представлена 1 полурозеточным побегом. По длине и структуре генеративного побега особи сходны со средневозрастными растениями. На корневище длиной 3–9.5 см и диаметром до 2 см находятся 3–4 крупные почки на остатках побегов 2–3-х последних лет. Точное определение длительности состояния невозможно из-за разрушенности корневища, но можно предположить, что не более 2–4 лет. Прекращение цветения особи означает переход в субсенильное состояние.

Субсенильная (ss) особь – партикула с 1 (редко 2) розеточным побегом (5–6 метамеров с чешуевидными и 1–3 метамера с розеточными листьями), в верхушечной почке которого насчитывается 5–8 пар зачаточных листьев, как и у виргинильной особи. Нарастание корневища симподиальное, но возможен и моноподиальный рост розеточного побега в течение 2–3-х лет. Основная часть корне-

вища разрушена, отмечается не более 1–2 живых почек. Длительность состояния 2–4 года. На завершающем этапе онтогенеза у особи происходит окончательный возврат к моноподиальному росту и очередному листорасположению на побеге. Растение переходит в сенильное состояние.

Сенильная (s) особь – партикула с 1 розеточным побегом, состоящим из 4–5 метамеров с чешуевидными и 1–2 листьями имматурного типа. Побег развивается из почки на остатке корневища, моноподиальный рост его продолжается 1–3 года и особь отмирает.

В результате изучения развития *P. tuberosa* на юге Сибири, выявлено, что для особи характерно образование в основном моноциклического полурозеточного побега. Формирование дициклических побегов возможно, но появляются они только у 15–30 % особей от общего числа генеративных особей в ЦП; одна особь может одновременно развивать оба типа побегов. Единично было отмечено появление полициклических полурозеточных побегов, когда розеточная часть побега моноподиально нарастает в течение 2–3-х лет, и только на 3–4 год развивается его удлиненная часть. В случае дициклического побега перерывы в цветении связаны с циклическостью развития: в 1-й год появляется розеточный побег, состоящий из 4–6 метамеров с чешуевидными и 1–2 метамеров с розеточными листьями, а на 2-й год – удлиненная часть побега с верхушечным соцветием. В случае с моно-

циклическими побегами перерывы в цветении у *P. tuberosa* связаны с развитием розеточного побега неполного цикла, что обусловлено, видимо, особенностями закладки генеративной сферы побега. Анализ собранного нами гербария показал, что в изученных ЦП формирования соцветий в почках летом не происходит. Следовательно, закладка бутонов происходит весной и зависит как от погодных условий в этот период, так и от жизнеспособности особи. При неблагоприятных условиях из почки разворачивается розеточный побег, у которого осенью верхушечная почка может отмереть (побег неполного развития) или сохраниться до следующего года и сформировать генеративную сферу будущего полурозеточного побега (дициклический полурозеточный побег). Наши данные согласуются с работой Н.М. Григорьевой (1994), в которой сообщается о закладке генеративной сферы дициклического побега в апреле–мае.

Анализ хода онтогенеза в различных местообитаниях показал, что быстрее развиваются растения в составе лесного суходольного разнотравно-злакового луга (ЦП 2): первое цветение наблюдается в 6–8-летнем возрасте особи. Чуть позже (в 7–9-летнем возрасте) оно наступает в условиях остепненного разнотравно-злакового луга на опушке смешанного леса (ЦП 1). В остальных местообитаниях (ЦП 3, 4, 5) переход в генеративное состояние более растянутый и происходит в 6–12-летнем возрасте. Особи постгенеративного периода представлены во всех ценопопуляциях, кроме ЦП 2, где отсутствуют сенильные растения.

Таким образом, в условиях Горного Алтая, в Хакасии и Туве *P. tuberosa* образует короткокорневищную жизненную форму в процессе полного сложного онтогенеза В-типа (Жукова, 1995). В 6–12 лет растение зацветает, и моноподиальный тип нарастания сменяется на симподиальный. Для генеративного периода характерны перерывы в цветении (1–3 года), когда развиваются моноциклические розеточные побеги неполного цикла. Генеративный период с учетом перерывов в цветении длится не менее 10–20 лет, из которых половина срока приходится на зрелое генеративное состояние. На юге Сибири основная структурная единица цветущей особи – монокарпический полурозеточный моноциклический побег в отличие от западной части ареала (Калужская область, Северный Казахстан), где особь чаще развивает ди- и трициклические побеги. Партикуляция происходит в конце генеративного периода: компактные клоны состоят из старых цветущих и нецветущих партикул. Постгенеративный период длится 3–7 лет. Общая продолжительность онтогенеза 20–40 лет. Способ возобновления семенной, вегетативного разрастания с образованием явнополицентрических особей не наблюдалось.

При анализе онтогенетической структуры ценопопуляций *P. tuberosa* в качестве фитоценотической счетной единицы использовалась особь до ее распада ($j-g_2$) или партикула (g_3, ss, s). Изученные ценопопуляции нормальные: ЦП 1, 3, 4, 5 полночленные; ЦП 2 неполночленная, в спектре отсутствуют ювенильные и сенильные особи. В ценопопуляциях выявлены три типа онтогенетических спектров: левосторонний (ЦП 3, 4), центрированный (ЦП 5) и бимодальный (ЦП 1, 2) (см. рис. 2).

Левосторонний спектр развивается на остепненном злаково-люцерновом лугу (ЦП 3) и в ковыльно-овсецовой степи (ЦП 4) в условиях значительного антропогенного воздействия. Обе ценопопуляции располагаются на склонах: ЦП 3 на середине склона, ЦП 4 в нижней его части. Особенности остепненного злаково-люцернового луга (ЦП 3) является высокое проективное покрытие *Medicago falcata* (70 %), что объясняется подсевом семян этого вида для улучшения качества травостоя. Особи ЦП 4 произрастают на косом участке степи в нижней части склона. В результате посевных мероприятий и ежегодных сенокосов происходит нарушение дерновины *Helictotrichon desertorum* и *Stipa capillata*, что способствует увеличению прегенеративных особей в составе ценопопуляций и формированию пика на группе имматурных особей: в ЦП 3 – 44.8 %, в ЦП 4 – 38.8 %.

Бимодальный спектр формируется на остепненном разнотравно-злаковом лугу на опушке леса (ЦП 1) и лесном суходольном злаково-разнотравном лугу (ЦП 2). Этот тип спектра отражает волнообразно-сукцессионный характер развития ценопопуляций. На лугах происходит умеренный выпас, способствующий незначительному выбиванию травостоя, что обеспечивает успешное семенное возобновление. В результате в левой части спектра формируется пик на молодых генеративных особях (особи новой генерации) в ЦП 1 (14.8 %) и ЦП 2 (27.3 %). Второй пик приходится на группу субсенильных особей (особи предыдущей генерации): 30 % в ЦП 1 и 24 % в ЦП 2. При этом левые части спектров различаются: в ЦП 1 отмечается многовершинность, а в ЦП 2 численность онтогенетических групп плавно повышается до молодого генеративного состояния. Это свидетельствует о более выровненных условиях на лесном лугу по сравнению с опушкой леса. Отсутствие сенильных растений в ЦП 2 связано с быстрыми темпами старения генеративных особей в условиях затенения и хорошего увлажнения почвы и с быстрым выпадением из ценоза сенильных особей.

Центрированный спектр ценопопуляции формируется на остепненном разнотравно-стоповидно-осоковом лугу (ЦП 5), который длительное

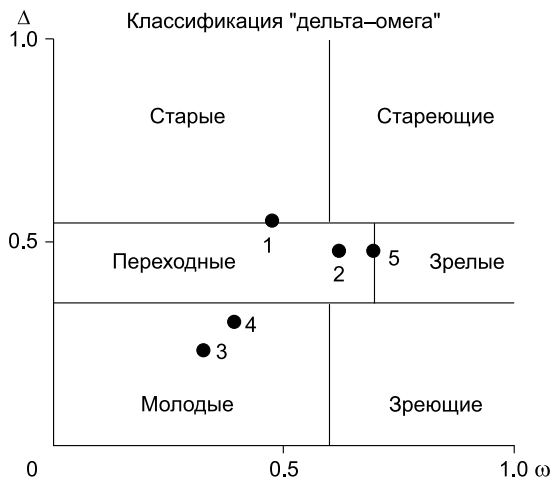


Рис. 3. Распределение ценопопуляций зопника в координатах "дельта-омега".

Δ – индекс возрастности; ω – индекс эффективности; 1 – ЦП 1; 2 – ЦП 2; 3 – ЦП 3; 4 – ЦП 4; 5 – ЦП 5.

время не используется под сенокос. Максимум в спектре образуют средневозрастные генеративные растения (29.9 %). В этих условиях увеличивается доля корневищных и плотнoderновинных злаков, а также происходит развитие мощного травостоя. В результате прорастание семян *P. tuberosa* затруднено. С повышением жизненности взрослеющих особей происходит постепенное накопление генеративных особей, достигая максимума на зрелых генеративных растениях.

Таким образом, онтогенетический спектр ценопопуляций *P. tuberosa* зависит от степени антропогенного воздействия на ценоз. При умеренном воздействии развивается бимодальный спектр, отражающий волнообразно-сукцессионные изменения состава ЦП. Усиление антропогенного влияния на ценоз (сенокосы, агротехнические мероприятия) способствует улучшению условий для прорастания семян и развития молодых особей прегенеративного периода и формированию левостороннего спектра ЦП. При отсутствии антропогенного фактора в течение нескольких лет у ЦП развивается центрированный спектр с максимумом на средневозрастных генеративных растениях.

По классификации "дельта-омега" Л.А. Животовского (2001) ценопопуляции распределились следующим образом (рис. 3). Ценопопуляции с левосторонним спектром (ЦП 3 и 4) относятся к молодым. Из ценопопуляций с бимодальным спектром (ЦП 1 и 2) ЦП 2 переходная, а ЦП 1 находится на границе и фактически перешла в группу старых. ЦП 5 с центрированным спектром также имеет пограничное положение, ее можно отнести к зрелой.

Оценка состояния ЦП проводилась по методике Л.Б. Заугольной (1994) по комплексу организменных и популяционных параметров. Пессимальное состояние ЦП соответствует наименьшим значениям как популяционных, так и организменных параметров. В определении оптимального состояния ЦП существует два подхода: 1 – оптимального состояния ЦП достигает при наибольших значениях всех параметров; 2 – оптимум ЦП возможен при средних значениях популяционных и организменных параметров. В связи с тем, что *P. tuberosa* – вид с небольшим проективным покрытием, имеющий подчиненное положение в ценозе, более корректен второй подход. Результаты оценки состояний ценопопуляций представлены на лепестковых диаграммах (рис. 4).

Комплексная оценка ценопопуляций (табл. 1, 2) показала, что к оптимальному состоянию приближается ЦП 1 (остепненный разнотравно-злаковый луг), которая в условиях умеренного выпаса имеет наибольшие среди изученных ЦП популяционные параметры (17 баллов) и при достаточной влажности почвы (опушка леса) цветущие особи вида достигают среднего уровня развития (15 баллов). ЦП 2 и 4 характеризуются высокими показателями организменного уровня и низкими значениями популяционных параметров. Влажные и богатые почвы на лесном суходольном лугу (ЦП 2) и в ковыльно-овсецовой степи (ЦП 4), расположенной в нижней части склона, способствуют развитию мощных взрослых особей. В результате организменный уровень ЦП 2 оценивается в 21 балл, а ЦП 4 – в 18 баллов. Но в то же время затенение в лесу снижает плотностные характеристики ЦП 2, и в итоге популяционные параметры составляют в совокупности 14 баллов. В ЦП 4 нарушенность ценоза способствует увеличению числа прегенеративных растений, за счет чего увеличивается плотность ЦП. Однако уменьшение доли генеративных растений вызывает снижение эффективности (ω) ЦП. В конечном счете суммарная оценка популяционных параметров ЦП 4 снижается до 13 баллов. На злаково-люцерновом лугу (ЦП 3) из-за значительной нарушенности ценоза ценопопуляция хорошо возобновляется и имеет средние популяционные показатели (в сумме 15 баллов), но из-за расположения на склоне почвенное увлажнение недостаточно, что отрицательно сказывается на параметрах цветущих особей (12 баллов).

На остепненном разнотравно-стоповидно-осоковом лугу (ЦП 5) при отсутствии пастбищного воздействия развиваются высокий травостой (до 120 см) и плотная дерновина злаков. Задернованность ценоза препятствует прорастанию

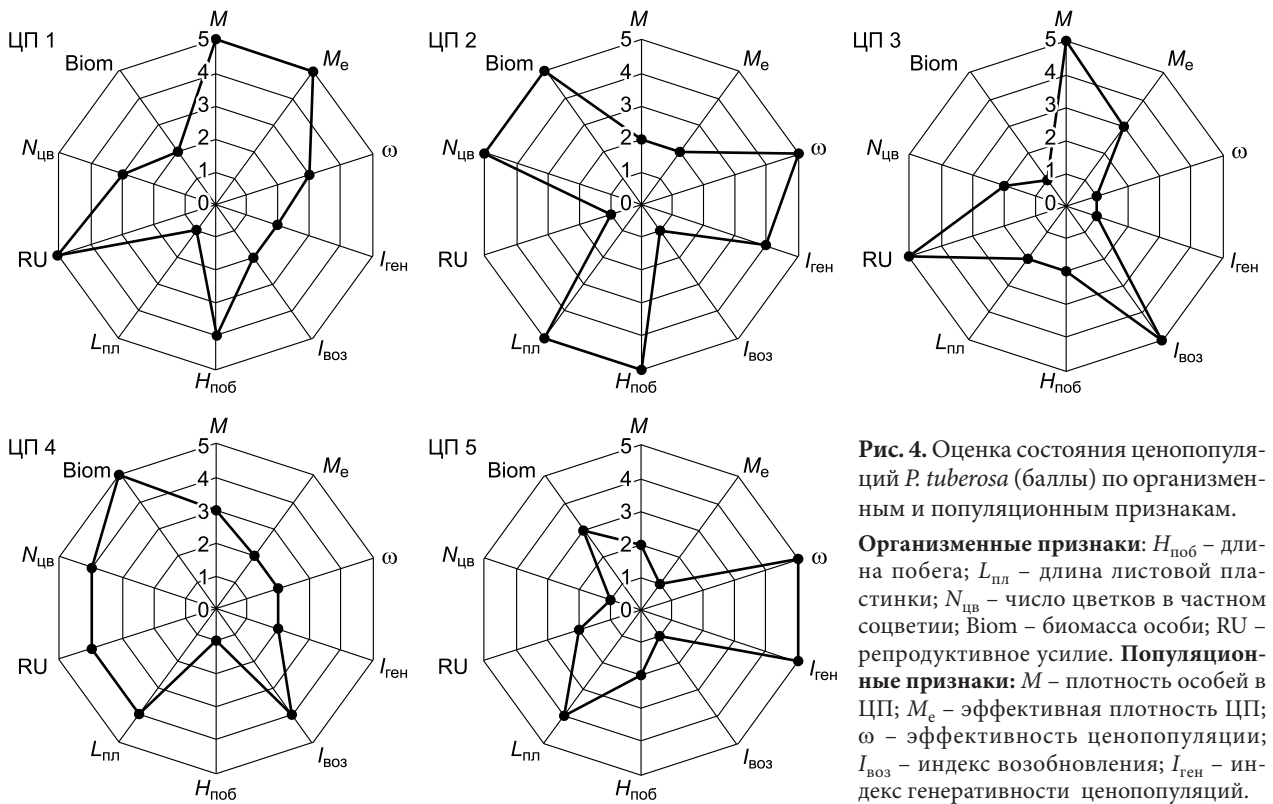


Рис. 4. Оценка состояния ценопопуляций *P. tuberosa* (баллы) по организменным и популяционным признакам.

Организменные признаки: $H_{\text{поб}}$ – длина побега; $L_{\text{пл}}$ – длина листовой пластинки; $N_{\text{цвет}}$ – число цветков в частном соцветии; Biom – биомасса особи; RU – репродуктивное усилие. **Популяционные признаки:** M – плотность особей в ЦП; M_e – эффективная плотность ЦП; ω – эффективность ценопопуляции; $I_{\text{воз}}$ – индекс возобновления; $I_{\text{ген}}$ – индекс генеративности ценопопуляций.

семян, что негативно влияет на возобновление и на плотностные характеристики (M и M_e). Виды разнотравья успешно конкурируют с *P. tuberosa* за почвенные ресурсы, в результате чего его цветущие особи не достигают больших размеров. Преобладание временно нецветущих особей среди ге-

неративных растений подтверждает низкий организменный уровень ЦП. В результате ЦП 5 характеризуется низкими значениями популяционных (14 баллов) и организменных (12 баллов) параметров и находится в пессимальном состоянии.

Таблица 1

Организменные параметры генеративных растений *P. tuberosa* (среднеарифметические значения)

Номер ЦП	Длина побега, см	Длина листовой пластинки, см	Число цветков в частном соцветии, шт.	Биомасса особи, г	Репродуктивное усилие	Суммарная оценка параметров ЦП, баллы
1	67.6	6.4	14.4	5.6	0.26	15
2	77.8	10.3	19.9	8.8	0.15	21
3	45.7	6.7	17.8	4.8	0.28	12
4	41.5	8.6	17.1	8.7	0.24	18
5	51.1	9.2	12	6.7	0.18	12

Таблица 2

Популяционные параметры ценопопуляций *P. tuberosa* (среднеарифметические значения)

Номер ЦП	Плотность особей в ЦП, шт./м ²	Эффективная плотность ЦП	Эффективность ценопопуляции	Индекс возобновления	Индекс генеративности	Суммарная оценка параметров ЦП, баллы
1	11.8	5.5	0.47	0.26	0.31	17
2	4.95	3.1	0.62	0.22	0.54	14
3	12.3	4.1	0.33	0.72	0.17	15
4	8	3.2	0.4	0.59	0.23	13
5	4.2	2.9	0.7	0.2	0.68	14

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На юге Сибири в степных сообществах и остепненных лугах *P. tuberosa* в ходе сложного онтогенеза В-типа (Жукова, 1995) образует короткокорневищную жизненную форму, относящуюся к моноцентрическому типу биоморф. Формирование явнополицентрических особей, описанных в Северном Казахстане, не происходит. В 6–12 лет растение зацветает. Генеративный период длится 10–20 лет и характеризуется перерывами в цветении. Основная структурная единица генеративной особи – моноциклический монокарпический полурозеточный побег. Появление ди- и полициклических побегов отмечается у небольшого числа генеративных особей. Общая продолжительность онтогенеза 20–40 лет. Способ возобновления семенной. В зависимости от нарушенности ценоза у ценопопуляции *P. tuberosa* формируется три типа онтогенетических спектров. Значительная нару-

шенность ценозов способствует развитию молодых особей и формированию левостороннего спектра. В условиях умеренного выпаса ценопопуляции имеют бимодальный спектр с пиками на молодых и старых нецветущих растениях. В малонарушенном сообществе у ценопопуляции образуется центрированный спектр с пиком на зрелых генеративных особях. Оптимального состояния ценопопуляции вида достигают в умеренно нарушенных, хорошо освещенных и достаточно увлажненных местобитаниях. Этим условиям соответствуют остепненные долинныя луга со средней пастбищной нагрузкой.

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проекту № АААА-А17-117012610053-9.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисова И.В., Попова Т.А.** К биологии североказахстанских зопников (*Phlomis* L.) // Бот. журн. 1956. Т. 41, № 9. С. 1352–1355.
- Григорьева Н.М.** Структура особи и онтогенез *Phlomis tuberosa* L. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки: Сб. науч. тр. М., 1994. С. 85–86.
- Доронькин В.М.** *Phlomis* L. – Зопник // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. С. 186–188.
- Животовский Л.А.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Зайцев Г.Н.** Математический анализ биологических данных. М., 1991. 184 с.
- Заугольнова Л.Б.** Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Л.Б. Заугольнова. СПб., 1994. 70 с.
- Кнорринг О.Э.** Род зопник *Phlomis* L. // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 21. С. 99–101.
- Коваленко И.М.** Структура популяций доминатив трав'яно-чагарничкового яруса в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного парку. I. Онтогенетична структура // Український бот. журн. 2005. Т. 62, № 6. С. 455–461.
- Крылов П.Н.** Флора Западной Сибири / П.Н. Крылов. Томск, 1937. Вып. 9. С. 2339.
- Макунина Н.И.** Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области / Н.И. Макунина. Новосибирск, 2016. 183 с.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Серебряков И.Г.** Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Учен. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина. Вопросы биологии растений. М., 1959. Т. 100, вып. 5. С. 3–37.
- Серебрякова Т.И.** Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.
- Смирнова О.В.** Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений разных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 72–80.
- Уранов А.А.** Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3–8.