

## Онтогенетическая структура и жизненность ценопопуляций *Oxytropis sulphurea* (Fisch. ex DC.) Ledeb. в различных эколого-ценотических условиях Рудного Алтая и хребта Саур

И. Ю. СЕЛЮТИНА, Е. Г. ЗИБЗЕЕВ

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101  
E-mail: selyutina.inessa@mail.ru

Статья поступила 17.04.15

Принята к печати 02.12.15

### АННОТАЦИЯ

В статье представлены результаты анализа онтогенетической и виталитетной структуры семи ценопопуляций *Oxytropis sulphurea* (Fisch. ex DC.) Ledeb. в условиях высокогорий Рудного Алтая (хребты Ивановский и Проходной) и хребте Саур. При изучении демографической структуры выявлено, что для большинства популяций из ненарушенных местообитаний характерны левосторонние спектры с максимумами на ювенильных или имматурных особях. Изменения в структуре изученных онтогенетических спектров этого вида зависят в основном от наличия антропогенного влияния. В условиях пастбищной нагрузки формируются правосторонние спектры с максимумом на г3 растениях. Виталитетный тип ценопопуляций *O. sulphurea* меняется от процветающего до депрессивного, преобладающими при этом являются депрессивный и равновесный. Интенсивное семенное размножение обеспечивает устойчивое существование *O. sulphurea* в условиях альпийского пояса высокогорий.

Результаты наших исследований показали, что *O. sulphurea* – альпийско-луговой вид, имеющий строгую эколого-ценотическую приуроченность к альпийским лугам с доминированием *Festuca kryloviana*, *Anthoxanthum alpinum*, *Schulzia crinita* и кустарничковым тундрам с *Dryas oxydonta*.

**Ключевые слова:** *Oxytropis sulphurea* (Fisch. ex DC.) Ledeb., ценопопуляция, онтогенетическая структура, жизненность, семенная продуктивность.

*Oxytropis sulphurea* (Fisch. ex DC.) Ledeb. – альпийско-луговой вид, эндемик Алтайской горной страны. В пределах своего ареала распространен крайне неравномерно. Исходя из анализа литературных данных, можно заключить, что *Oxytropis sulphurea* изредка встречается на Западном (Ивановский хребет) и в Южном Алтае (хр. Нарымский), а также на хребтах Цаган-Шибэту и Монгун-

Тайга в Тыве [Положий, Шауло, 2007; Редкие и исчезающие растения..., 1980]. По данным А. С. Ревушкина [1988], *O. sulphurea* отсутствует на Юго-Восточном Алтае, а местонахождения, указанные П. Н. Крыловым для этой территории, относятся к *O. recognita* и к *O. alpestris*. По данным сводок “Редкие и исчезающие растения Сибири” [1980] и “Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: био-

логия, охрана” [Семенова, 2007], *O. sulphurea* рекомендован для государственной охраны.

В ряду высотно-поясного распределения растительности *O. sulphurea* приурочен к горно-тундровому поясу, где произрастает на альпийских лугах и в горных тундрах [Зибзеев, 2012]. Как правило, предпочитает щебнистые альпийско-луговые и горно-тундровые почвы.

Высокогорные районы Рудного Алтая и хр. Саур используются местными жителями в качестве отгонных пастбищ. Растущее поголовье домашних животных (овец, коров и лошадей) в сочетании с их бессистемным выпасом оказывает существенное влияние на состояние растительного покрова. В результате, под угрозой исчезновения оказываются наиболее уязвимые виды растений, чей экологический и ценогический оптимумы лежат в узких пределах.

Для самоподдержания ценопопуляций наибольшее значение имеет именно онтогенетическая структура [Воронцова, Заугольнова, 1979]. Онтогенетические спектры являются важнейшей характеристикой каждой ценопопуляции, так как содержат и диагностику ее современного состояния, и оценку перспектив развития в будущем. Доля участия каждой онтогенетической группы в возрастном спектре определяет демографическую структуру, этап развития самой популяции в популяционном потоке, ее молодость или старость [Уранов, 1975]. Поскольку у ряда видов редких растений нормальный тип онтогенетической структуры сохраняется даже при крайне низкой численности особей в популяции, более надежную оценку устойчивости популяций, по мнению Ю. А. Злобина [1989а, 2011], дает анализ их виталитетной структуры. Важными критериями при оценке жизнеспособности являются показатели семенной продуктивности. Поддержание этой величины на достаточно стабильном и высоком уровне характеризует успешную адаптацию особей, популяций и видов к условиям эко-топа [Суходолец, 2004].

Цель исследования – оценка состояния природных популяций редкого вида *O. sulphurea* в условиях высокогорий Рудного Алтая и хребта Саур. Для достижения этой цели поставлены следующие задачи: выявить диапазон эколого-ценогических условий произ-

растания *O. sulphurea*; изучить онтогенетическую структуру его ценопопуляций, обитающих в разных условиях; дать характеристику жизнеспособности изученных популяций с помощью анализа их виталитетной структуры; проанализировать основные показатели семенной продуктивности изучаемого вида.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Хребты Ивановский и Проходной Белок расположены на Западе Рудного Алтая и представляют собой единое обширное горное образование с абсолютными высотами до 2775 м над ур. м. (г. Выше-Ивановский Белок). Средние высоты центральной части горного сооружения составляют 1800–1900 м. Хребты сложены сланцами и известняками, прорванными интрузиями гранита. Речная сеть густая, с их склонов берут начало многочисленные ручьи, питающие притоки Иртыша (реки Быструха, Кедровка, Ульба).

Для высокогорных районов Рудного Алтая характерен умеренно-влажный климат. В альпийском поясе хребта Проходной Белок годовое количество осадков в среднем составляет 1090 мм в год, в районе Мало-Ульбинского водохранилища и на северном склоне Ивановского хребта их количество увеличивается до 1516 мм [Климат..., 1959]. Растительность горно-тундрового пояса Ивановского и Проходного хребтов Рудного Алтая формируется в высотном диапазоне от 1830 до 2700 м над ур. м. Для более высокого Ивановского хребта с элементами альпийского рельефа нижняя граница горно-тундрового пояса является естественной, связана с изменением таких физико-географических параметров, как температура и количество осадков. Для более низкого Проходного хребта (на всем протяжении редко превышающего 1900 м над ур. м.) возникновение горно-тундрового пояса связано с перераспределением осадков. Здесь в летний период поступающая влага стекает с поверхностными и (или) подземными токами к низележащим поясам, зимой постоянные ветры сдувают снег с выровненной вершины Проходного хребта, эти процессы приводят к возникновению подходящих криоксерофильных условий для формирования альпийско-луговой и тундровой растительности.

Саур – горный хребет на границе Восточно-Казахстанской обл. Республики Казахстан и КНР, относится к горной системе Саур-Тарбагатай. Его протяженность – около 140 км. Климат хр. Саур аридный, континентальный. В январе средняя температура воздуха составляет  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ , в июле –  $+22\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Среднегодовое количество осадков – 350–500 мм [Климат..., 1959]. Снеговая линия в Сауре расположена на высоте 3300 м. Поэтому его вершины постоянно покрыты снегом. В горах Музтау имеются ледники (самый крупный – 4–5 км<sup>2</sup>). На равнине обычно сухо и жарко.

Реки небольшие, многие начинаются с гор. Реки – Жарма, Кайындысу, Кокпекты – когда-то впадали в Зайсан, теперь они не доходят до озера. Горные реки Карабулак, Жетыарал, Карабуга, Базар при выходе на равнину пересыхают.

В целом для горно-тундрового пояса характерны следующие особенности: снеговой покров менее 1 м, что приводит к значительному промерзанию почвы и появлению мерзлотных явлений в виде пятен, трещин, комков, иногда на склонах наблюдается солифлюкция; в вегетационный период часто возникают резкие суточные колебания температуры (достигающие  $50\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), в ночное время температура воздуха часто опускается ниже  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ , постоянны осадки в виде града и снега [Климат..., 1959].

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций *O. sulphurea* проводили с применением методов, разработанных Т. А. Работновым [1950], А. А. Урановым [1975] и его школой [Ценопопуляции..., 1976, 1988]. Онтогенетический спектр описывался на основе учета 25–50 площадок размером 0,25 м<sup>2</sup>, на трансектах, заложенных регулярным способом. Онтогенетическая структура ценопопуляций (ЦП) изучена в различных сообществах горно-тундрового пояса на хребтах Проходной и Рассыпной белок (Восточно-Казахстанская обл., Риддерский р-н) и на хр. Саур (Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н) в июле 2008 и 2011 гг. (рис. 1).

В качестве интегральных характеристик популяционной структуры взяты следующие демографические показатели: индекс возрастной  $\Delta$  [Уранов, 1975], индекс эффектив-

ности  $\omega$  [Животовский, 2001], индекс восстановления  $I_v$  и индекс старения  $I_{ст}$  [Глотов, 1998]. Экологическую плотность рассчитывали, исходя из численности особей на единицу обитаемого пространства [Одум, 1986]. Показатели семенной продуктивности определены по методикам И. В. Вайнагий [1974] и Р. Е. Левиной [1981].

Виталитетную структуру популяций изучали по методике Ю. А. Злобина [1984]. Оценку жизненного состояния популяции проводили с помощью индекса  $Q = 1/2 (a + b)$ , где  $a$  – встречаемость особей высшего класса,  $b$  – встречаемость особей среднего класса [Злобин, 1989а]. При вычислении показателя  $Q$  провели ранжировку 30 особей средневозрастного генеративного состояния из каждой ценопопуляции на три класса виталитета на основании их дифференциации по пяти морфометрическим параметрам: высота растения, число листьев на побег, число соцветий на побег, общее число побегов и диаметр каудекса, между которыми отмечены высокие положительные корреляции. Полученные данные обработаны статистически [Зайцев, 1990] при помощи пакета прикладных программ MS Excel 2007.

Геоботанические описания выполнялись по стандартной методике [Полевая геоботаника..., 1964]. Список сосудистых растений дан по С. К. Черепанову [1995], мхов – по М. Игнатову и О. Афонинной [Ignatov, Afonina, 1992], лишайников – по Н. В. Седельниковой [2001].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам проведенных полевых наблюдений и обзора литературных данных *O. sulphurea* охарактеризован как эндемик высокогорий Алтайской горной страны. В условиях южной части Западного Алтая (Проходной и Рассыпной хребты) и на Сауре вид обитает в различных сообществах альпийского пояса: в овсяницево-овсяницево-кобрезиевых (*Festuca kryloviana*), душистоколосково-овсяницево-кобрезиевых (*Carex ledebouriana* – *Festuca kryloviana*), кобрезиевых (*Kobresia myosuroides*, *K. simpliciuscula*, *K. sibirica*), разнотравно-осоковых (*Carex obtusata*, *Bistorta vivipara*, *Festuca sphagnicola*, *Dracocephalum grandiflorum*) и дриадовых тундрах с *Dryas oxyodonta* [Зибзеев, 2012]. Проек-

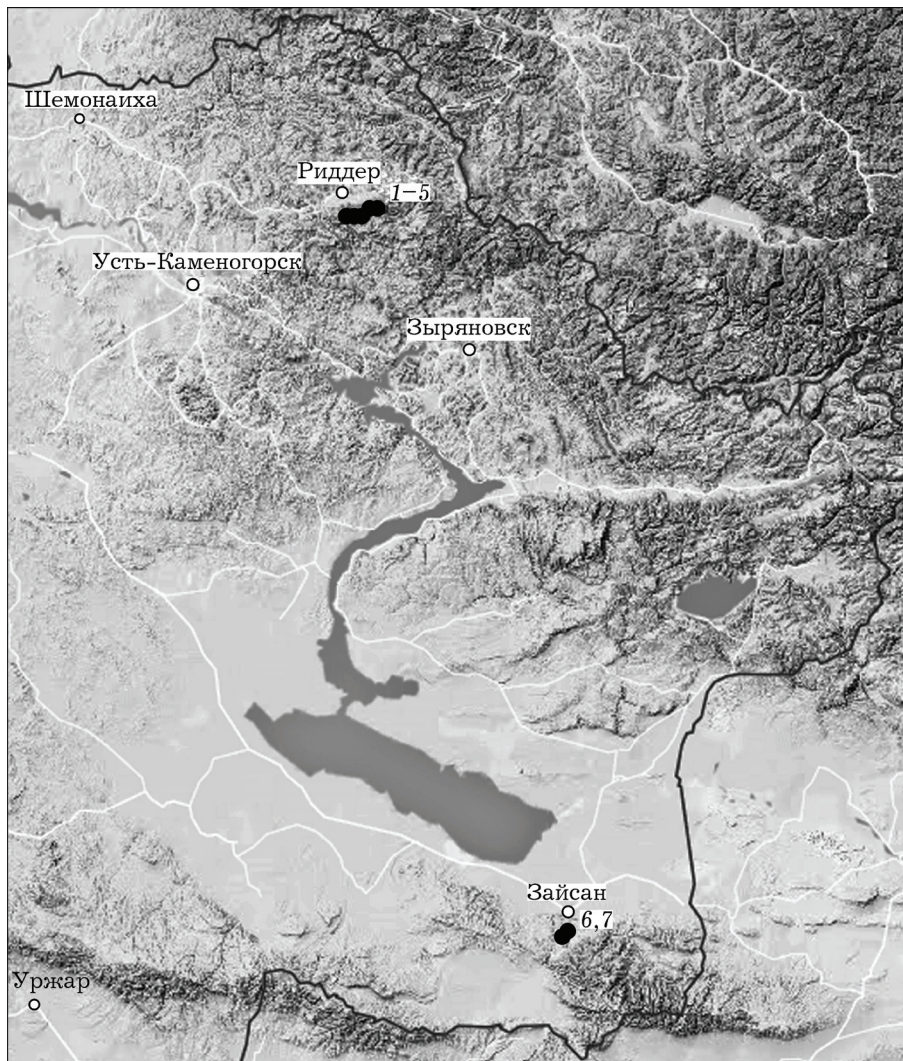


Рис. 1. Распространение *Oxytropis sulphurea* в высокогорьях Рудного Алтая (1–5 – изученные ценопопуляции на хребтах Ивановский и Проходной и 6, 7 – ценопопуляции на хребте Саур)

тивное покрытие *O. sulphurea* в изученных ценопопуляциях варьирует от 3 до 20 %, изредка вид может выступать в качестве субдоминанта с проективным покрытием до 30 %.

I ЦП (Ульбинская). Лишайниково-мохово-овсяницева тундра (описание № 303Е, 1.07.2008; Республика Казахстан, Восточно-казахстанская обл, Риддеровский р-н, хр. Рассыпной Белок, 50°09'411" с. ш., 83°47'131" в. д.).

Овсяницева тундры с доминированием *Festuca kryloviana* являются характерным элементом растительного покрова высокогорий Рудного Алтая. Они широко распространены в верхней части горно-тундрового пояса (1800–2080 м над ур. м.), где занимают выровненные вершины хребтов, широкие

террасы. Почвы горно-тундровые, дерново-перегнойные, щебнистые. Общее проективное покрытие сообщества составляет 95 %, до 5 % описываемой площади ценоза занимают каменистые россыпи. Видовая насыщенность – 36 видов на 100 м<sup>2</sup>. Вертикальная структура двухъярусная. Травянистый ярус 20–25 см высотой, занимает 75 % от общего проективного покрытия. Кроме *Festuca kryloviana*, основу травостоя создают высокогорные и арктовысокогорные виды (*Anemonestrum narcissiflorum*, *Carex sempervirens*, *Draacocephalum grandiflorum*, *Gentiana algida*, *Helictotrichon hookeri*, *Lloydia serotina*, *Luzula sibirica*, *Pedicularis oederi*, *Silene chamarensis*). Выражен мохово-лишайниковый ярус, его

проективное покрытие составляет 30 %, из них до 25 % приходится на моховой покров. Он представлен *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Rhytidium rugosum*. Наличие высокой доли участия мхов в структуре сообщества свидетельствует о периодически повышенном увлажнении. Проективное покрытие лишайников не превышает 5 %, постоянными видами являются *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. pyxidata*, *Flavocetraria cucullata*, *Thamnolia vermicularis*.

II ЦП (Проходной 1). Лишайниково-овсяницевая тундра (описание № 933Е, 20.07.2008; Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Риддеровский р-н, хр. Проходной Белок, 50°14'194" с. ш., 83°29'507" в. д.).

Описанное сообщество по составу и структуре похоже на вышеописанную лишайниково-мохово-овсяницевую тундру. Отличительной особенностью являются более холодные и сухие условия обитания. Сообщество расположено на вершине Проходного хребта, с уклоном на восток (угол наклона 8°). Общее проективное покрытие – 80 %, до 20 % занимают россыпи обломочного материала и щебень. Видовая насыщенность – 42 вида на 100 м<sup>2</sup>. Вертикальная структура представлена двумя ярусами. Травяно-кустарничковый ярус составлен из двух подъярусов. Первый из них (25–30 см высотой) образован *Festuca kryloviana* (до 45 %), также отмечены *Carex ledebouriana*, *Bistorta major*, *Dracosephalum grandiflorum*, *Galium verum*, *Schulzia crinita*, *Silene chamarensis*. Во втором подъярусе (7–15 см высотой) сосредоточена основная масса травостоя. Он образован такими видами, как *Gentiana grandiflora*, *Luzula sibirica*, *Minuartia arctica*, *Patrinia sibirica*, *Viola altaica* и др. В структуре данных сообществ большая ценогическая роль принадлежит *Oxytropis sulphurea*, его проективное покрытие достигает 8 %. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса 25 %, из них на представителей лишайнофлоры приходится до 20 % (содоминируют *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. pyxidata*, *C. uncialis*, *Thamnolia vermicularis*), на представителей бриофлоры – до 15 % (содоминируют *Polytrichum juniperinum* и *P. piliferum*).

III ЦП. Осоково-овсяницевый альпийский луг (описание № 1023Е, 20.07.2008; Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл.,

Риддеровский р-н, хр. Проходной Белок, 50°14'224" с. ш., 83°30'299" в. д.).

Осоково-овсяницевый альпийский луг описан на высоте 1818 м над ур. м. на северо-восточном склоне Проходного хребта с уклоном 14°. В отличие от вышеописанных ценозов, данное сообщество формируется в более влажных и теплых условиях, создающихся за счет более мощного снегового покрова, формирующегося в зимний период. Если в первых двух ценопопуляциях происходит постоянное сдувание снегового покрова, то в этих сообществах происходит его аккумуляция. За счет этого в зимнее время не происходит существенного промерзания почвы, а в первый период вегетации сообщество обеспечено большим количеством влаги.

Общее проективное покрытие 95 %. Насыщенность – 35 видов на 100 м<sup>2</sup>. Вертикальная структура двухъярусная. Травянистый ярус 20–30 см высотой представлен *Anthoxanthum alpinum*, *Carex sempervirens*, *Festuca kryloviana*, с высоким постоянством, но незначительным проективным покрытием отмечены *Aster alpinus*, *Bistorta major*, *Dracosephalum grandiflorum*, *Galium verum*, *Gentiana grandiflora*, *Luzula sibirica*, *Minuartia arctica*, *Patrinia sibirica*, *Schulzia crinita*, *Silene chamarensis*, *Viola altaica*. Проективное покрытие *Oxytropis sulphurea* составляет 30 %. Мохово-лишайниковый ярус занимает до 15 % от общего проективного покрытия. В моховой синузиде доминируют *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*. Проективное покрытие лишайников не превышает 10 % (*Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula s. mitis*, *C. arbuscula*, *Flavocetraria cucullata*).

IV ЦП. Овсяницевая тундра (описание № 1363Е, 23.07.2008; Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Риддеровский р-н, хр. Проходной Белок, 50°11'375" с. ш., 83°31'297" в. д.).

Описанное сообщество приурочено к вершине хребта Проходной Белок (1865 м над ур. м.), где занимает пологий склон восточной экспозиции крутизной до 3°. Рельеф относительно ровный. В отличие от вышеописанных ценозов на хр. Проходной Белок, данные сообщества формируются в более холодных и сухих условиях, что связано с влиянием постоянно дующих ветров. В зимний период происходит сдувание снега, в резуль-

тате чего почвенный горизонт промерзает, в летний период воздействие ветра приводит к ее иссушению.

Общее проективное покрытие составляет 90 %, до 10 % занимают каменистые россыпи. Общая видовая насыщенность – 25 видов на 100 м<sup>2</sup>. Вертикальная структура одноярусная. Травяно-кустарничковый ярус представлен двумя подъярусами. Первый, высотой до 30 см, образован *Festuca kryloviana* (30 %) и *Helictotrichon schellianum* (5 %), проективное покрытие остальных видов не превышает 10 % (*Anemone crinita*, *Aster alpinus*, *Carex ledebouriana*, *Galium verum*, *Silene chamarensis*). Во втором подъярусе высотой 5–12 см преобладает *Oxytropis sulphurea*, он занимает до 10 % от описываемой площади ценоза, также отмечены *Gentiana grandiflora*, *Minuartia arctica*, *M. biflora*, *Patrinia sibirica*, *Potentilla gelida*, *Thymus altaicus*. Мохово-лишайниковый ярус не выражен.

V ЦП. Душистоколосковый альпийский луг (описание № 1513Е, 24.07.2008; Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Риддеровский р-н, хр. Проходной, 50°11'529" с. ш., 83°30'472" в. д.).

Сообщество сформировано на высоте 1889 м над ур. м., занимает склон южной экспозиции (уклон 2–3°). Почвы альпийско-луговые. Общее проективное покрытие 90 %, до 6 % занимают выходы материнских пород, и 4 % – каменистые россыпи. Выходы коренных пород способствуют задержанию снега и защищают сообщества от воздействия постоянно дующих ветров. Насыщенность – 34 вида на 100 м<sup>2</sup>. Вертикальная структура сообществ двухъярусная. Травяно-кустарничковый ярус представлен двумя подъярусами. Первый подъярус высотой 20–25 см образован *Anthoxanthum alpinum* (55 %) с незначительным участием *Aster alpinus*, *Bistorta major*, *Carex tristis*, *Dracosephalum grandiflorum*, *Festuca kryloviana*, *Schulzia crinite* и др. Второй подъярус высотой 10–15 см представлен *Oxytropis sulphurea*, на его долю приходится до 20 % от общего проективного покрытия, для остальных видов этот показатель не превышает 10 % (*Gentiana grandiflora*, *Luzula sibirica*, *Minuartia arctica*, *M. biflora*, *Patrinia sibirica*, *Potentilla gelida*, *Viola altaica*). Из кустарников единично встречается *Juniperus sibirica*. Мохово-лишайниковый ярус занима-

ет до 20 %, из них проективное покрытие мхов составляет 15 %, лишайников – 10 %. Их видовой состав аналогичен с сообществами, описанными выше.

VI ЦП. Злаково-осоковый альпийский луг (описание № 23Е, 04.07.2011; Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, хр. Саур, 47°16'361" с. ш., 83°05'531" в. д.). Сообщество занимает южный каменистый склон горы Тас (угол наклона 35°) на высоте 2164 м над ур. м. Рельеф кочковатый, увлажнение умеренное. Общее проективное покрытие 60 %, каменистые выходы и россыпи крупнообломочного материала составляют до 40 %. Насыщенность 25 видов на 100 м<sup>2</sup>. Вертикальная структура одноярусная, травостой не дифференцирован на подъярусы (максимальная высота 40 см, средняя – 15 см, минимальная – 5 см). В травостое доминирует *Carex pediformis* (проективное покрытие до 40 %), из осок также отмечены *C. ledebouriana* и *C. tristis*. Также значительное проективное покрытие имеет *Poa alpina* (до 10 %) и *Oxytropis sulphurea* (8 %). Проективное покрытие остальных видов не превышает 10 %, это *Aster alpinus*, *Dracosephalum grandiflorum*, *D. fragile*, *Geranium pseudosibiricum*, *Galium verum*, *Gentiana grandiflora*, *G. uniflora*, *G. macrophylla*, *Kobresia myosuroides*, *K. sibirica*, *Potentilla nivea*, *Ptilagrostis mongholica*, *Silene chamarensis* и др. Мохово-лишайниковый ярус не выражен.

VII ЦП. Разнотравный альпийский луг (описание № 043Е, 03.07.2011; Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, хр. Саур, 47°18'058" с. ш., 83°07'176" в. д.).

Сообщество описано на южном склоне горы Тас хр. Саур на высоте 2108 м над ур. м., крутизна склона 30°. Рельеф кочковатый, увлажнение умеренное. Общее проективное покрытие 97 %, до 3 % от общей площади ценоза занимают выходы коренных пород. Общая насыщенность – 40 видов на 100 м<sup>2</sup>. Вертикальная структура одноярусная. Травяно-кустарничковый ярус высотой 15–30 см занимает до 95 % описываемой площади. В структуре травостоя в равной степени представлены *Aconogonon alpinum*, *Aster alpinus*, *G. grandiflora*, *Gentiana algida*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Hedysarum gmelinii* subsp. *setigerum*, *Kobresia myosuroides*, *K. sibirica*, *Ligularia glauca*, *Myosotis suaveolens*, *Poa alpina*, *Potentilla*

*nivea*, *Ptilagrostis mongholica*. Проективное покрытие *Oxytropis sulphurea* составляет 5 %. Мохово-лишайниковый ярус не выражен.

*O. sulphurea* – стержнекорневой поликарпический травянистый гемикриптофит с маловетвистым погруженным каудексом, вегетативными розеточными полициклическими и удлинненными пазушными монокарпическими генеративными побегами. Стержнекорневые многоглавые травянистые многолетники с поликарпическими побегами розеточного типа являются биоморфами моноцентрического типа, не способными к вегетативному размножению [Лебедев, 1998; Карнаухова, 2015]. Размножение осуществляется только семенным путем. Онтогенез особей *O. sulphurea* простой, полный, включает в себя четыре периода (латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный) и представлен всеми онтогенетическими состояниями.

Начальные этапы онтогенеза (ювенильный, имматурный и виргинильный) особи *O. sulphurea* проходят в фазе первичного розеточного побега. В ювенильном состоянии базальная часть побега втягивается в почву за счет контрактильной деятельности главного корня, начинает формироваться каудекс. Корневая система стержневая. В виргинильном онтогенетическом состоянии растения начинают ветвиться и формируют куст из 1–5 розеточных побегов. В молодом генеративном состоянии происходит формирование куста из 1–8 вегетативных розеточных побегов, на каждом из которых может образовываться 1–2 пазушных генеративных побега (до 4–5 генеративных побегов на растение). В средневозрастном генеративном состоянии образуется куст с ветвистым каудексом, состоящий из 3–40 розеточных вегетативных побегов, на каждом из которых формируется один, чаще два пазушных генеративных побега. Старые генеративные особи представлены 1–20 вегетативными побегами, на 1–13 из которых образуется один пазушный генеративный побег. В этом возрастном состоянии может происходить частичная сенильная партикуляция особи. Она наблюдается у субсенильных особей, из спящих почек разворачивается один, крайне редко два розеточных побега с 12–14 парами листьев виргинильного типа. Каудекс и корень темные, с полостями и разру-

шенными участками. Сенильные особи представлены одним вегетативным розеточным побегом с листьями имматурного типа, который разворачивается из малочисленных оставшихся спящих почек на главах каудекса.

Сравнение онтоморфогенеза особей *O. sulphurea* в разных условиях произрастания Рудного Алтая и Саура показало, что он однотипен.

Все популяции *O. sulphurea* нормальные, в большинстве полночленные. Только в популяции Саур 1 не найдены особи j- и im-состояний, а в ЦП Проходной 4 отсутствуют сенильные растения (табл. 1, рис. 2).

В ценопопуляциях 1–5, обитающих на Проходном хребте и Рассыпном белке, преобладает группа прегенеративных особей, доля которых составила от 57,1 до 88,6 %. В этих ЦП основной максимум приходится на ювенильные (18,2–50,0 %) или имматурные особи (19,5–31,5 %). Кроме того, в условиях ненарушенных местообитаний создается благоприятная обстановка для прорастания семян, и при хорошем семенном возобновлении, характерном для данного вида, ежегодно в популяциях можно наблюдать достаточно высокий процент проростков – 6,8–15,4 % от общего числа особей.

В ценопопуляциях Саура фракция растений прегенеративного периода невелика (всего 5,0–13,4 %) и представлена в основном виргинильными особями (4,8–5,3 %). Отсутствие ювенильных и имматурных растений в популяции Саур 1 связано главным образом с пастбищной нагрузкой, в условиях которой j- и im-особи как наименее жизнеспособные выпадают. Проростки в данных популяциях не найдены.

Генеративные особи преобладают в ЦП Саур 1 и 2, здесь их доля велика и составляет 61,3–78,6 %. У этих популяций одновершинный спектр с максимумом на старых генеративных растениях, доля g3 растений составляет 40,0–33,3 %. Процент особей молодого генеративного и зрелого генеративного состояний примерно одинаков – 10,7–19,1 и 10,7–26,2 %. Доля генеративных особей в остальных ценопопуляциях (ЦП 1–5) всего 9,8–20,8 %. Однако, если исключить из расчетов фракцию ювенильных растений, подверженную сильным колебаниям в разные

Некоторые демографические показатели ценопопуляций *Oxytropis sulphurea*

№ ЦП	Плотность		Макс. онтогенетическая структура (%), группа	g1 – g3	ss, s	Δ	ω	I <sub>в</sub>	I <sub>ст</sub>	Тип ЦП
	экз. на м <sup>2</sup>	эффektivная								
I	12,8	5,0	им, в, ss	20,8	22,1	0,34	0,39	0,72	0,22	Молодая
II	35,2	9,2	ж, ss	18,2	7,6	0,15	0,26	0,80	0,08	То же
III	49,1	9,8	ж, s	9,8	11,6	0,08	0,20	0,90	0,02	»
IV	44,6	12,5	ж, им, g3	16,6	10,3	0,20	0,28	0,82	0,10	»
V	46,4	10,7	ж, g3	14,7	1,7	0,11	0,23	0,85	0,02	»
VI	20	13,2	g3	61,3	33,3	0,68	0,66	0,10	0,33	Стареющая
VII	5,6	4,1	g3	78,6	7,1	0,50	0,73	0,15	0,07	Зрелая

годы из-за погодных условий вегетационного сезона, то генеративные растения в ЦП 1–5 составляют 19,5–29,3 %. Максимум среди группы генеративных растений приходится либо на молодые генеративные растения, доля которых составляет 4,6–10,6 %, либо на растения старого генеративного состояния (9,1–9,8 %). Доля особей постгенеративного периода колеблется от 1,7 до 33,3 %.

Оценки возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) показали, что большинство ценопопуляций *O. sulphurea* относится к молодым (ЦП 1–5), одна ЦП (Саур 2) – зрелая и одна ЦП (Саур 1) – стареющая (см. табл. 1). Важными популяционными параметрами, характеризующими интенсивность самоподдержания популяций и степень их старения, являются индексы возобновления и старения. В молодых ценопопуляциях наиболее высокий индекс восстановления (от 0,72 до 0,9), а индекс старения может варьировать от 0,02 до 0,22; в зрелой ЦП (Саур 2) индекс восстановления составляет 0,15, старения – 0,07, в стареющей ЦП (Саур 1)  $I_{в} = 0,1$ ,  $I_{ст} = 0,33$ . Достаточно большие различия в величине индекса старения в популяциях свидетельствуют о том, что процессы старения особей в разных ценопопуляциях протекают с неодинаковой скоростью и связаны с экологическими условиями местообитания и степенью антропогенного воздействия.

Показатель экологической плотности ценопопуляций колеблется достаточно сильно (от 5,6 до 49,1 ос. на 1 м<sup>2</sup>). Это связано с различиями в эколого-ценотических условиях обитания в ненарушенных ЦП и негативными последствиями выпаса в нарушенных (местообитаниях) популяциях. Показатель эффективной плотности популяции варьирует в меньших пределах: от 4,1 до 13,2 ос. на 1 м<sup>2</sup>, это свидетельствует о наличии во всех изученных ценопопуляциях стабильной генеративной фракции.

Виталитетная структура популяций быстрее реагирует на изменение условий среды, чем онтогенетическая [Шманова, 1995]. Виталитетная структура отражает гетерогенность особей в пределах определенной возрастной группы и в комплексе с оценкой демографической структуры дает полное представление о состоянии вида в диапазоне эко-



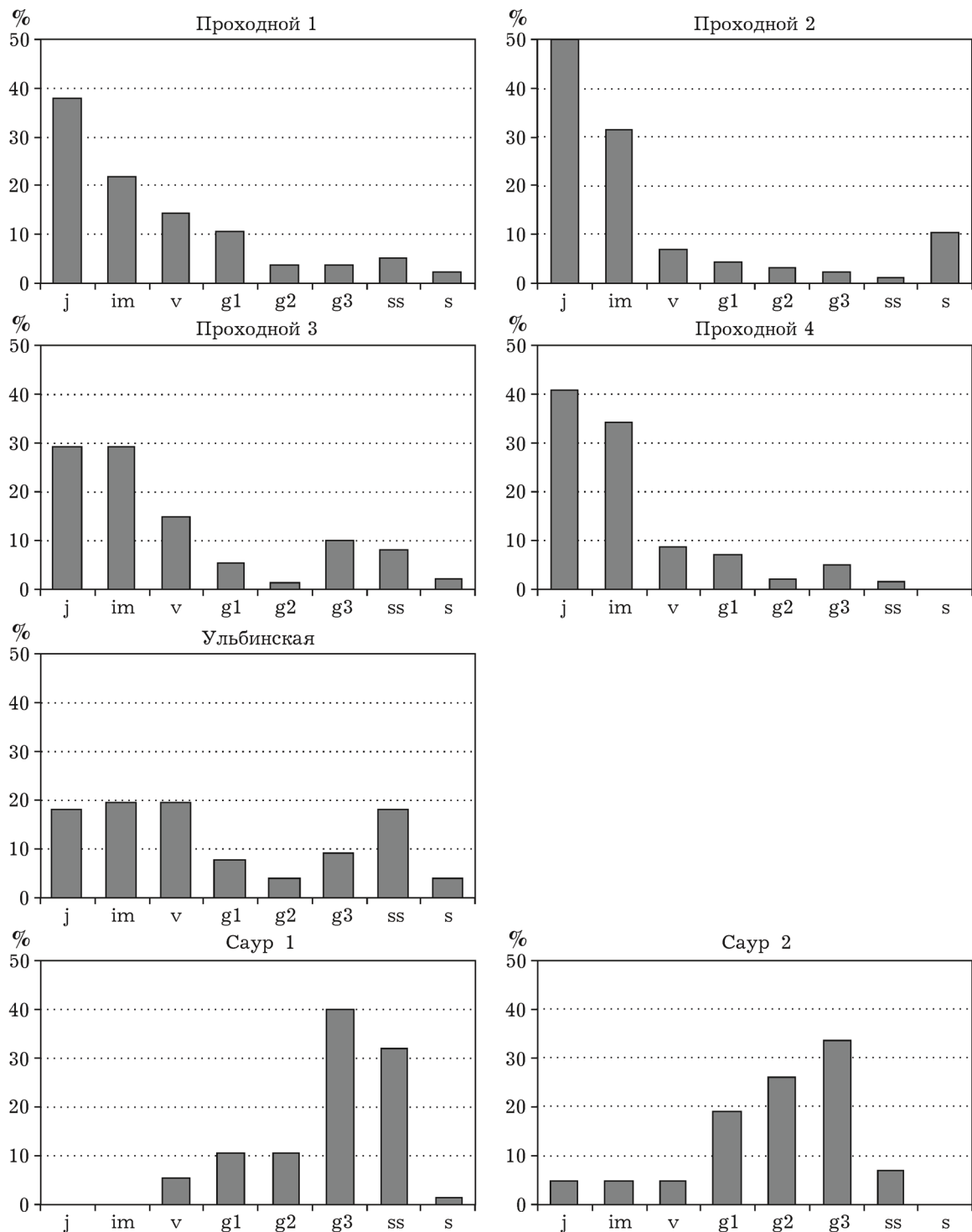


Рис. 2. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Oxytropis sulphurea*

лого-ценотических условий. В качестве объектов виталитетного анализа использовали растения среднего возраста генеративного онтогенетического состояния, которое в наибольшей степени влияет на самоподдержание ценопопуляций (табл. 2). Проведение корре-

ляционного анализа позволило выделить среди биометрических показателей определяющий комплекс признаков (высота растения, число листьев на побег, число соцветий на побег, общее число побегов и диаметр каудекса). Между этими параметрами отмечены

## Морфологические параметры средневозрастных генеративных (g2) растений в разных ЦП

Морфологические признаки	Ценопопуляция						
	Ульбинская	Проходной 1	Проходной 2	Проходной 3	Проходной 4	Саур 1	Саур 2
Высота растения, см	13,15 ± 1,54	21,5 ± 0,73	20,18 ± 0,69	20,26 ± 0,58	20,41 ± 1,13	14,13 ± 0,49	23,13 ± 0,78
Диаметр каудекса, см	2,63 ± 0,19	10,71 ± 0,61	13,37 ± 0,50	9,33 ± 0,51	10,33 ± 0,42	9,9 ± 0,37	13,07 ± 0,43
Число генеративных побегов	4 ± 0,58	8,21 ± 1,03	12 ± 0,96	9,2 ± 0,78	12,8 ± 0,96	9,13 ± 0,69	14,86 ± 0,85
Число вегетативных побегов	1,50 ± 0,43	5,71 ± 0,81	6,27 ± 1,11	6,87 ± 0,74	5,93 ± 0,73	6,33 ± 0,40	12,93 ± 0,79
Число листьев	4,59 ± 0,21	4,2 ± 0,34	5,12 ± 0,30	5 ± 0,38	4,67 ± 0,32	4,05 ± 0,19	4,25 ± 0,22
Длина листа, см	7,65 ± 0,27	12,21 ± 0,34	11,33 ± 0,26	11,53 ± 0,31	12,61 ± 0,26	8,97 ± 0,25	14,09 ± 0,32
Длина листочка, см	0,91 ± 0,04	1,39 ± 0,06	1,47 ± 0,05	1,43 ± 0,05	1,41 ± 0,03	0,99 ± 0,02	1,34 ± 0,04
Ширина листочка, см	0,31 ± 0,02	0,52 ± 0,02	0,55 ± 0,02	0,61 ± 0,02	0,53 ± 0,01	0,41 ± 0,01	0,49 ± 0,01
Число пар листочков	19,81 ± 0,33	17,31 ± 0,36	16,89 ± 0,24	15,72 ± 0,32	17,14 ± 0,37	14,38 ± 0,33	14,53 ± 0,30

высокие положительные корреляции ( $r > 0,5$ ). Распределение особей *O. sulphurea* по классам виталитета приведено в табл. 3.

Изученные ЦП неоднородны по виталитетной структуре, тип их меняется от процветающего к депрессивному (рис. 3). Одна ценопопуляция относится к процветающему типу (Саур 2), три – к равновесному (Проходной 2, 3 и 4) и три – к депрессивному (Ульбинская, Проходной 1 и Саур 1).

Процветающая популяция одна – Саур 2 ( $Q = 0,41$ , доля растений высокого класса жизнеспособности –  $0,47$ ), обитает на разнотравном альпийском лугу на хр. Саур. Эти условия можно считать оптимальными для развития особей *O. sulphurea*.

Популяции Проходной 2, 3 и 4 – равновесные, показатель качества популяции  $Q$  составляет от  $0,34$  до  $0,39$  при наличии доли растений со средним уровнем жизнеспособности от  $0,48$  до  $0,57$  в сочетании с высоким процентом особей класса “в” –  $0,23-0,31$ . Популяции приурочены к близким к оптимальным для данного вида экотопам: душистоколосковым и осоково-овсяницевым лугам, а также овсяницевой тундре (Проходной 3).

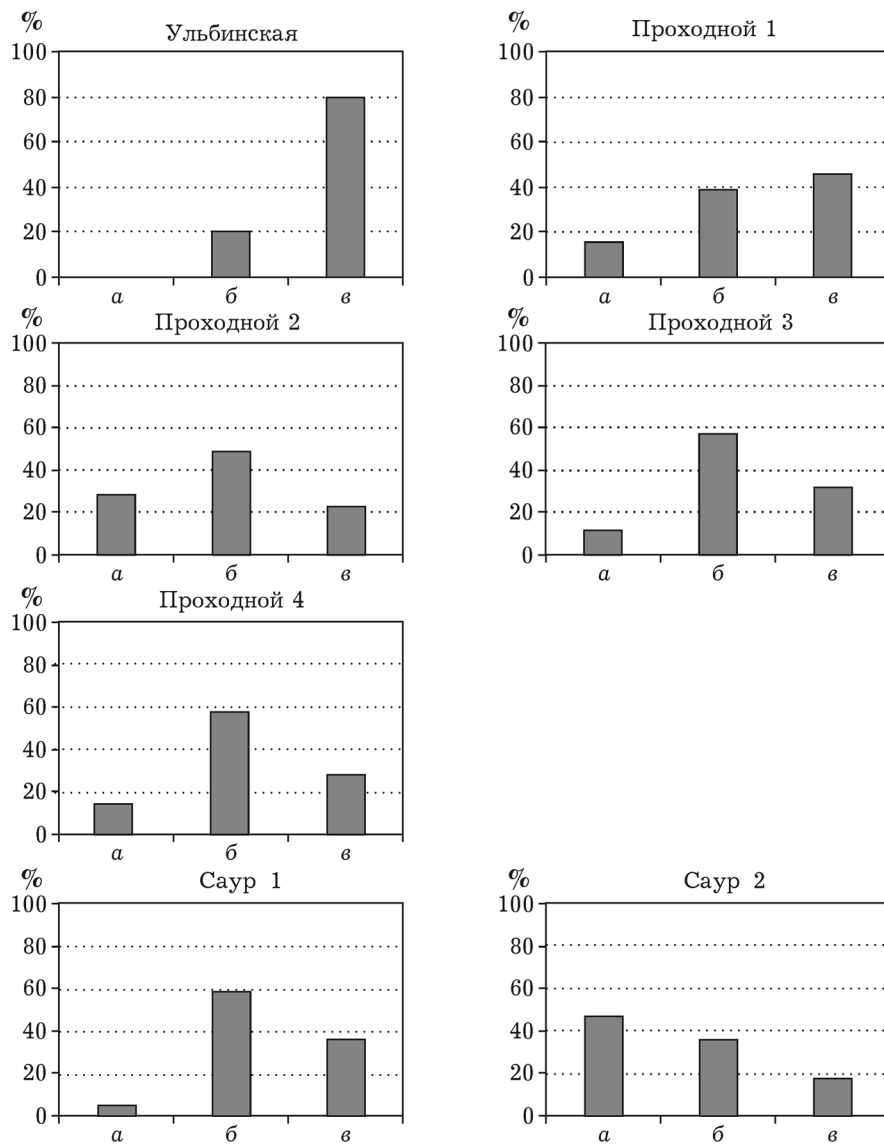
В популяциях Ульбинская, Проходной 1 и Саур 1 низкие значения критерия,  $Q = 0,1-0,32$  ( $Q < “в”$ ), и большая доля растений с низким уровнем жизнеспособности ( $0,8; 0,46; 0,36$ ) свидетельствуют об их депрессивном состоянии. В популяции Ульбинская, кроме того, полностью отсутствуют особи с высоким виталитетом. Низкая жизнеспособность растений в этих популяциях связана с субоптимальными условиями их обитания. ЦП Ульбинская и Проходной 1 обитают в наиболее суровых экологических условиях в ряду изученных – в лишайниково-мохово-овсяницевых и лишайниково-овсяницевых тундрах, расположенных в верхней части горно-тундрового пояса на высоте  $1885-1993$  м над ур. м. Популяция Саур 1 обитает в условиях злаково-осокового альпийского луга на высоте  $2164$  м – практически на верхней границе обитания этого вида на хр. Саур.

Анализ семенной продуктивности *O. sulphurea* показал, что в изученных популяциях потенциальная семенная продуктивность (ПСП) варьирует от  $1128,3$  до  $5384,3$  семян на растение (табл. 4). Реальная семенная продуктивность (РСП) при этом состав-

Т а б л и ц а 3

Распределение особей *O. sulphurea* по классам виталитета

Ценопопуляция	Относительная частота размерных классов			Качество популяции Q	Виталитетный тип ЦП
	а	б	в		
Ульбинская	0	0,20	0,80	0,10	Депрессивная
Проходной 1	0,15	0,39	0,46	0,27	То же
Проходной 2	0,29	0,48	0,23	0,39	Равновесная
Проходной 3	0,12	0,57	0,31	0,34	То же
Проходной 4	0,15	0,57	0,28	0,36	»
Саур 1	0,05	0,59	0,36	0,32	Депрессивная
Саур 2	0,47	0,36	0,17	0,41	Процветающая

Рис. 3. Виталитетная структура ценопопуляций *Oxytropis sulphurea*

Семенная продуктивность *O. sulphurea*

Параметры семенной продуктивности	Ценопопуляция						
	Ульбинская	Проходной 1	Проходной 2	Проходной 3	Проходной 4	Саур 1	Саур 2
Число генеративных побегов на особь	5,56 ± 1,1	10,21 ± 1,9	16,87 ± 2,5	12,6 ± 1,9	16,8 ± 2,6	11,75 ± 1,5	22,64 ± 2,7
Число цветков в соцветии	15,78 ± 1,8	20,94 ± 0,8	21,45 ± 1,1	17,67 ± 1,7	19,39 ± 0,7	11,47 ± 0,6	16,15 ± 0,8
Число бобов в соцветии	6,78 ± 0,9	9,59 ± 1,7	13,77 ± 1,1	13,5 ± 1,6	10,44 ± 0,7	7,46 ± 0,4	10,14 ± 0,7
Процент завязавшихся бобов ( $Z_{пл}$ ), %	43,4 ± 5,5	44,5 ± 6,9	64,3 ± 3,8	38,1 ± 1,9	47,7 ± 5,1	57,7 ± 7,5	47,7 ± 7,5
Число семязачатков на боб	13,75 ± 1,7	11,08 ± 0,5	14,23 ± 0,4	6	10,5 ± 0,6	14,29 ± 1,1	11,35 ± 0,7
Число семян на боб	7 ± 1,3	4,89 ± 0,5	6,28 ± 0,5	—	5,88 ± 0,5	9 ± 0,9	7,43 ± 0,6
ПСП	1128,3	2285,8	5384,3	1385,1	3361,8	1960,4	3677,2
РСП	246,8	462,1	1525,4	—	1013,6	803	1511,4
ПС, %	21,87	20,21	28,33	—	30,15	40,96	41,1

ляет 246,8–1525,4 семян на особь. Наивысшие показатели РСП у растений из оптимальных и близких к ним условий обитания (Саур 2 – 1511,4 семян на особь; Проходной 2 – 1525,4; Проходной 4 – 1013,6). Особи *O. sulphurea* во всех изученных ценопопуляциях характеризовались невысоким процентом семенификации 20,2–41,1, что свидетельствует о неблагоприятных условиях для формирования полноценных семян. Это может быть связано как с низкой фертильностью растений, так и с экстремальными погодными условиями альпийского пояса (заморозки в период цветения и плодоношения).

Одним из важных показателей семенной продуктивности служит число завязавшихся плодов ( $Z_{пл}$ , %). Его можно рассматривать как первое производное от ПСП [Левина, 1981]. Хотя далеко не все завязавшиеся плоды вызревают, процент  $Z_{пл}$  является важным показателем как критерий достаточности опыления. Для растений из разных популяций число цветков в соцветии варьирует от 11,5 ± 0,6 до 21,5 ± 1,1, при этом 38–64 % из них формируют бобы, что для суровых условий высокогорий является хорошим результатом.

Высокая потенциальная и достаточно высокая реальная семенная продуктивность особей формируется за счет большого числа генеративных побегов на растениях (до 22,6 ± 2,7) и образования достаточно большого количества бобов на генеративном побеге (до 13,8 ± 1,1). Наличие большого числа проростков и молодых особей в большинстве ЦП (18,2–73,2 %) свидетельствует о регулярном семенном возобновлении в популяциях (см. табл. 1). Интенсивное семенное размножение обеспечивает устойчивое существование *O. sulphurea* в условиях альпийского пояса высокогорий.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

*O. sulphurea* – альпийско-луговой вид, имеющий строгую эколого-ценотическую приуроченность. На исследованной территории южной части Западного Алтая (Проходной и Россыпной хребты) он встречается в овсяницево-душистоколосково-овсяницево-лугах в высотном диапазоне 1800–

2000 м над ур. м. В этих сообществах его проективное покрытие варьирует от 3 до 30 %. На хр. Саур пояс альпийско-луговой растительности лежит в более широком диапазоне высот — 2100–2450 м над ур. м. В свою очередь, на данной территории *O. sulphurea* встречается только в нижней части альпийского пояса в разнотравно-осоковых и разнотравно-овсяницевых альпийских лугах (на высотах 2100–2200 м).

Для большинства исследованных ЦП *O. sulphurea* в ненарушенных фитоценозах характерны бимодальные левосторонние спектры с максимумами на ювенильных или имматурных особях. Изменения в структуре изученных онтогенетических спектров этого вида зависят в основном от наличия антропогенного влияния. В условиях ненарушенных местообитаний создается благоприятная обстановка для накопления молодых особей в большинстве ЦП (в среднем их доля составляет 75,3 %). Интенсивный выпас скота приводит к элиминации особей прегенеративного периода онтогенеза — их доля снижается до 5,0–14,3 %. Анализ онтогенетических спектров совместно с показателями эффективной плотности популяций свидетельствует о наличии во всех изученных ценопопуляциях стабильной генеративной фракции. Наличие большей доли генеративных растений и интенсивное семенное размножение обеспечивают устойчивое существование *O. sulphurea* в исследованных фитоценозах в условиях альпийского пояса высокогорий. Большинство изученных ценопопуляций относится к процветающему и равновесному виталитетным типам. Полученные данные свидетельствуют о достаточно благополучном состоянии ценопопуляций *O. sulphurea* в Рудном Алтае и на хребте Саур.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 13-04-00399 и РНФ, проект №14-14-00453.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б. О подходах к изучению ценопопуляций растений // Там же. 1979. Т. 64, № 9. С. 1296–1311.
- Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990. 296 с.
- Зибзеев Е. Г. Классификация растительности горно-тундрового пояса Ивановского и Проходного хребтов (Рудный Алтай) // Вестн. Новосиб. гос. ун-та. Сер.: Биология, клиническая медицина. 2012. Т. 10, вып. 2. С. 31–40.
- Злобин Ю. А. Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Владивосток, 1984. 60 с.
- Злобин Ю. А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. 1989а. Т. 74, № 6. С. 769–780.
- Злобин Ю. А. Редкие виды растений: флористический, фитоценотический и популяционный подход // Журн. общ. биологии. 2011. Т. 72, № 6. С. 422–435.
- Карнаухова Н. А. Онтогенез и жизненные формы видов рода *Hedysarum* L. Южной Сибири // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 5. С. 743–755. [Karnaukhova N. A. Ontogenesis and Life-Forms of *Hedysarum* L. (Fabaceae) in South Siberia // Contemporary Problems of Ecology. Т. 22, N 5].
- Климат Казахстана. Л., 1959. 368 с.
- Лебедев Е. А. Виды родов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC (семейство *Fabaceae*) во флоре Хакасии и вопросы охраны редких видов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1998. 16 с.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М.: Наука, 1981. 96 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир. 1986. Т. 2. 209 с.
- Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. 530 с.
- Положий А. В., Шауло Д. Н. Род *Oxytropis* DC. — Остролодочник // Определитель растений Республики Тывы. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. С. 316–330.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 74–79.
- Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Т., 1988. 320 с.
- Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 223 с.
- Седельникова Н. В. Лишайники Западного Саяна. Новосибирск, 2001. 190 с.
- Семенова Г. П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск, 2007. 408 с.
- Суходолец В. В. Генетическая теория вертикальной эволюции. М.: ГосНИИгенетика, 2004. 152 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 182 с.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шманова И. В., Кричфалуший В. В. Биоморфологическая и эколого-ценотическая характеристика *Allium*

*ursinum* L. в Карпатах // Растительные ресурсы, 1995. Т. 31, вып. 3. С. 1–18.

Ignatov M. C., Afonina O. M. Check-list of mosses of the former USSR // *Arctoa*. 1992. Vol. 1. N 1–2. P. 1–85.

## Ontogenetic Structure and Vitality of the Cenopopulations of *Oxytropis sulphurea* (Fisch. ex DC.) Ledeb. in Different Ecocenotic Conditions of the Rudny Altai and the Saur Ridge

I. Yu. SELYUTINA, E. G. ZIBZEEV

Central Siberian Botanical Garden  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101  
E-mail: selyutina.inessa@mail.ru

The article presents the results of the analysis of ontogenetic and vitality structure of 7 cenopopulations of *Oxytropis sulphurea* (Fisch. ex DC.) Ledeb. in the high-altitude conditions of the Rudny Altai (Ivanovsky and Prohodnoi ridges) and the Saur ridge. In the study of the demographic structure it was determined that most of the populations from undisturbed habitats were characterized by left-side spectrums with maximums on juvenile or immature individuals. The changes in the structure of the studied ontogenetic spectrums of this species depended largely on the presence of anthropogenic influence. Grazing pressure led to formation of the spectrums with a maximum on  $g_3$ -plants. The vitality type of the *O. sulphurea* populations varied from exuberant to depressed; the depressed and balanced types of vitality prevailed. Intensive seed propagation provides stable existence of *O. sulphurea* in the high mountain alpine zone. The results of our study showed that *O. sulphurea* is an alpine-meadow species, which has strict ecological and cenotic propensity for alpine meadows with the prevalence of *Festuca kryloviana*, *Anthoxanthum alpinum*, *Schulzia crinita* and shrub tundras with *Dryas oxyodonta*.

**Key words:** *Oxytropis sulphurea* (Fisch. ex DC.) Ledeb., cenopopulation, ontogenetic structure, vitality, seed productivity.