

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *BUPLEURUM SCORZONERIFOLIUM* WILLD. В ЗАБАЙКАЛЬЕ

А.Ю. АСТАШЕНКОВ

ONTOGENETIC STRUCTURE AND ASSESSMENT OF COENOPULATION STATUS OF *BUPLEURUM SCORZONERIFOLIUM* WILLD. IN ZABAİKALYE

A.Yu. ASTASHENKOV

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

Изучен морфогенез особей, онтогенетическая структура ценопопуляций, по комплексу признаков дана оценка современного состояния ценопопуляций *Bupleurum scorzonerifolium* в Бурятии.

Ключевые слова: *Bupleurum scorzonerifolium*, ценопопуляции, онтогенетическая структура, оценка состояния ценопопуляций.

Individual morphogenesis and ontogenetic structure of coenopopulations were studied; current status of *Bupleurum scorzonerifolium* coenopopulations in Buryatia was assessed by a complex of characters.

Key words: *Bupleurum scorzonerifolium*, coenopopulations, ontogenetic structure, assessment of coenopopulation status.

Популяционно-онтогенетический метод, широко применяемый в современной биологии, позволяет изучить состояние природных ценопопуляций в различных эколого-фитоценологических условиях и прогнозировать дальнейшее их развитие под влиянием биотических и абиотических факторов. Наибольший интерес вызывает изучение ценологических популяций видов с лекарственными свойствами, имеющих достаточно большой ареал. Такие исследования дают возможность оценить популяционную жизнь вида на разных уровнях органи-

зации и вскрыть механизмы устойчивости вида в различных местообитаниях на протяжении всего ареала. С этой точки зрения интересен такой вид, как *Bupleurum scorzonerifolium*. Биология этого вида и онтогенетическая структура была ранее изучена в Восточном Забайкалье Н.А. Першиной (2005, 2006). Однако результатов, касающихся комплексной оценки состояния популяций в Забайкалье, практически отсутствуют. В связи с этим цель работы: по комплексу признаков дать оценку состояния ценопопуляций *B. scorzonerifolium* в Западном Забайкалье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Bupleurum scorzonerifolium (володушка козелецелистная) из семейства Ариáceе многолетнее поликарпическое стержнекорневое каудексообразующее, травянистое растение высотой до 70 см. А.В. Куминова (1960) относит *B. scorzonerifolium* к группе растений с азиатским (северо-азиатским) типом ареала. Вид распространен на Алтае в Туве (Куминова, 1960; Пешкова, 2001; Определитель..., 2007), а также в степных районах Красноярского

края (Растительный..., 1964), в Прибайкалье и Забайкалье, реже в Приморье и Приамурье (Пименов, 1996). Отдельные фрагменты ареала отмечены в Монголии и Китае (Грубов, 1982; Пименов, 1996). Произрастает на равнинах, склонах гор различной экспозиции, на террасах вдоль горных рек, иногда доходит до субальпийского пояса. *B. scorzonerifolium* в народной медицине применяется при заболеваниях печени и желчного пузыря,

наружно при заболеваниях глаз и кожи (Тюрина и др., 1976).

Исследования и сбор материала проводились в степных горных районах на территории Западного Забайкалья (Республика Бурятия) в 2007 г. Морфогенез вида описан в мелкодерновинно-злаковой нителистниковой степи. Развитие особей и онтогенетическая структура ценопопуляций *B. scorzonifolium* изучались с применением принятых в современной популяционной биологии растений методов и подходов, разработанных Т.А. Работновым (1950), А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Онтогенетическую структуру ценопопуляций (ЦП) определяли как соотношение разных онтогенетических групп в ценопопуляции. При характеристике ценопопуляции использовались классификации по абсолютному максимуму онтогенетической группы предложенные А.А. Урановым и О.В. Смирновой (1969), а также «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001). Показатели экологической плотности даны согласно Ю. Одуму (1986). Оценка состояния ценопопуляций проведена по методике Л.Б. Заугольной (1994). Выбор параметров был обусловлен их информативностью, диапазоном варьирования и силой их корреляционного взаимодействия (Злобин 1989; Заугольнова, 1994). Каждый признак разбивался на пять классов с одинаковым объемом по равномерной шкале; затем каждому классу присваивался балл: наименьший балл соответствовал наименьшим показателям. Положение каждой исследованной ЦП оценивалось в баллах соответственно величине каждого признака. Достоверность различий средних значений признаков, их корреляционное взаимодействие и диапазон их варьирования были рассчитаны нами ранее (Асташенков, 2008).

Изучена онтогенетическая структура ценопопуляций *B. scorzonifolium* в следующих сообществах: ЦП 1 — разнотравно-овсецовая степь (*Helictotrichon*

pubescens (Hudson) Dumort., *Pulsatilla turczaninowii* Krylov et Serg., *Aster alpinus* L., *B. scorzonifolium*); общее проективное покрытие (ОПП) 45–50 %, проективное покрытие вида (ПП) 8 %, северо-восточный макросклон хр. Малый Хамар-Дабан, вторая береговая терраса р. Удунга с песчаным субстратом покрытый мелкой галькой, Селенгинский район. ЦП 2 — мелкодерновинная степь (*Stipa krylovii* Roshev., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Potentilla bifurca* Willd. ex Schlecht, *Allium bidentatum* Fischer ex Prokh.); ОПП 45–50 %, ПП 2–3 %, восточный макросклон хр. Малый Хамар-Дабан, каменистый склон южной экспозиции, спускающийся к р. Иро, окр. пос. Ташир, Селенгинский район; ЦП 3 — нителистниково-мелкодерновинная степь (*Filifolium sibiricum* (L.) Kitam., *Koeleria cristata* (L.) Pers. s. str., *Festuca valesiaca* Gaudin. s. str.); ОПП 35–40 %, ПП 2–4 %, нижняя часть восточного макросклона Боргойского хребта, щебнисто-каменистый субстрат, окр. пос. Боргой, Селенгинский район; ЦП 4 — полынно-стоповидно-осоковая луговая каменистая степь (*Carex pediformis* C.A. Mey., *Artemisia gmelinii* Web. ex Stechm., *Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht., *Lespedeza juncea* (L. Fil.) Pers., *Galium verum* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, s. str., *Caragana pygmaea* (L.) DC. s. str.); ОПП 70–80 %, ПП 1–2 %, южный каменистый склон северного макросклона хр. Джидинский, правый берег р. Джиды, окр. пос. Желтура, Джидинский район.

Для оценки состояния ценопопуляций выбраны организменные (1 — репродуктивное усилие особи (P/U); 2 — потенциальная семенная продуктивность (ПСП); 3 — биомасса особи; 4 — биомасса соцветия; 5 — высота растения) и популяционные (6 — плотность особей *B. scorzonifolium* на 1м²; 7 — проективное покрытие *B. scorzonifolium* (ПП); 8 — доля молодой фракции растений (j — g1); 9 — доля генеративной фракции (g2 — g3); 10 — доля старой фракции (s — ss)) признаки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В онтогенезе *B. scorzonifolium*, изученного в Западном Забайкалье, нами описано 9 онтогенетических состояний: семена (мерикарпии), проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, зрелое генеративное, старое генеративное, субсенильное.

По данным Н.А. Першиной (2005), прорастание семян *B. scorzonifolium* может продолжаться на протяжении всего вегетативного сезона (вплоть до середины августа). Продолжительность латентного периода составляет от 7–11 до 20 месяцев.

Начиная с проростка и до первого цветения, особи находятся в фазе первичного побега (рис. 1). Проросток *B. scorzonifolium* представлен моноподиально нарастающим розеточным побегом. Терминальная почка прикрыта основаниями семядольных листьев и находится на уровне почвы. В год прорастания семян после отмирания семядольных листьев растения переходят в ювенильное состояние. Ювенильные особи, нарастая моноподиально, несут на главной укороченной оси 3–4 узколанцетных спирально расположенных листа. Главный

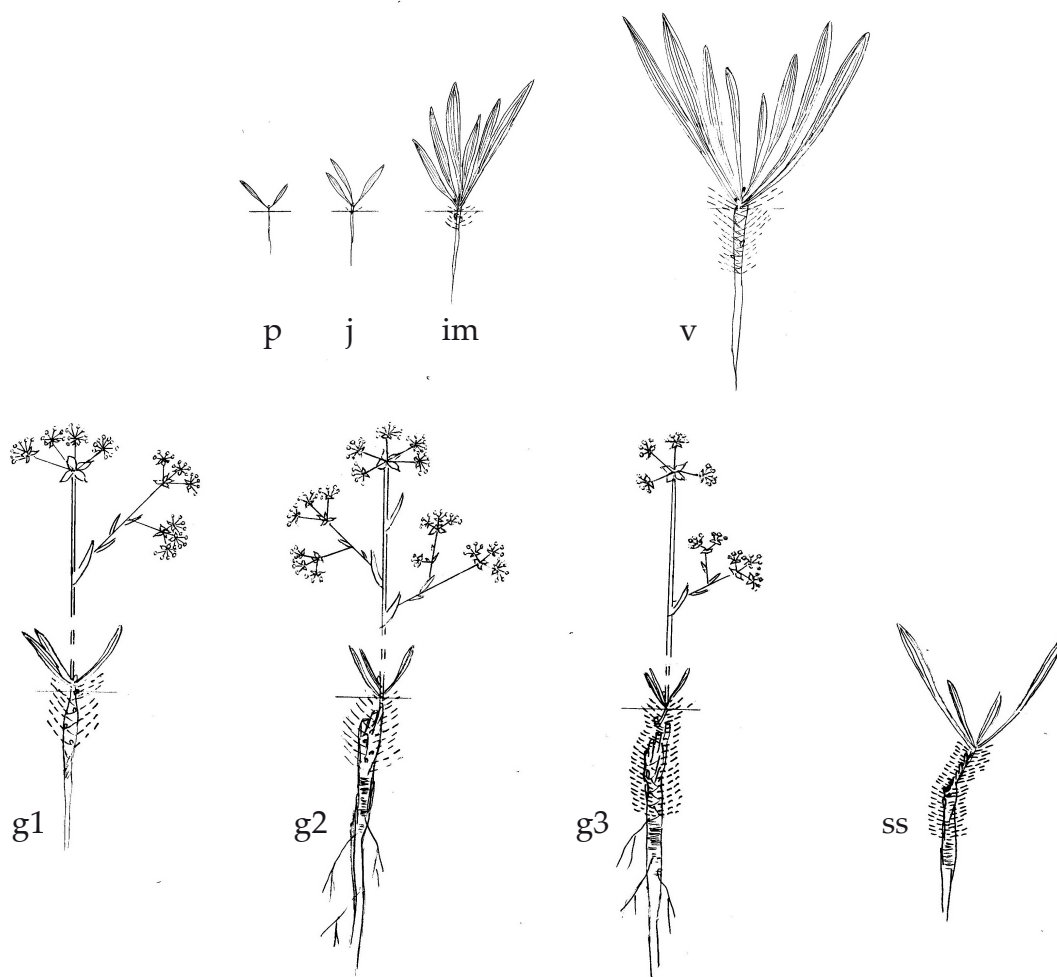


Рис. 1. Онтогенез *B. scorzonrifolium*

корень не ветвится. За счет контрактильной деятельности корня происходит втягивание осевой части розеточного побега в почву. Продолжая нарастать моноподиально, особи *B. scorzonrifolium* переходят в непродолжительное (не более года) имматурное состояние. На розеточном побеге разворачиваются 6–8 узколанцетных постепенно переходящих в черешок листьев с 3 жилками. В пазухах зеленых листьев розеточного побега почки отсутствуют. Верхняя часть гипокотилия утолщается, начинается формироваться каудекс. Каудекс состоит из остатков осевых частей годичных розеточных побегов. В виргинильном онтогенетическом состоянии особи продолжают нарастать моноподиально. На розеточном годичном побеге разворачивается 6–8 листьев узколанцетной формы с 5 жилками. На 4–5-й (иногда 3-й) год растения зацветают. Цветоносный побег заканчивается соцветием — двойным сложным зонтиком, образованным обоеполыми цветками, собранными в зонтики. Главное соцветие ветвится, образуя парциальные соцветия до II по-

рядка. Число цветков в соцветиях уменьшается с увеличением порядка ветвления. После отмирания надземной части главного полициклического полурозеточного побега растения нарастают симподиально и переходят в фазу «главной оси». Для особей *B. scorzonrifolium* характерно два типа побегов возобновления: 1) монокарпический полурозеточный моноциклический, 2) монокарпический полурозеточный озимый моноциклический. Формирование этих побегов зависит от условий вегетационного сезона. При благоприятных условиях осенью из почки возобновления разворачивается розеточная часть побега, а удлиненная образуется на следующий год. В засушливую осень побег возобновления формируется как моноциклический.

Подобную реакцию особей *B. scorzonrifolium* на условия обитания в Восточном Забайкалье отметила Н.А. Першина (2006). Кроме того, она выявила временную поливариантность особей в одной ценопопуляции по этому признаку. В изученных в Восточном Забайкалье ценопопуляциях встречаются

ся особи, у которых осенью образуется розетка листьев, на зиму она отмирает, а весной из верхушечной почки сразу развивается удлинённый генеративный побег. У других особей побег моноциклический. Встречаются особи, у которых розеточная часть монокарпического побега разворачивается осенью не полностью, в этом случае весной продолжают разворачиваться розеточные листья (в числе 1–3) и формируется удлинённая часть побега.

Ежегодно из пазушной почки, расположенной на уровне почвы, разворачивается 1 побег возобновления. Годичный вегетативный побег на своей укороченной оси несет 6–8 листьев узколанцетной формы. В пазухах нижних листьев закладываются две почки (одна из которых становится спящей). Каждый раз новый побег возобновления смещает в сторону остаток генеративной части предыдущего генеративного побега.

В фазе «главной оси» особи *B. scorzonerifolium* находятся 7–9 лет, проходя все последующие онтогенетические состояния (наиболее продолжительный период описан для средневозрастных особей (2–3-й год)) до полного отмирания всего растения в субсенильном состоянии (g1 — ss). Достигая 7–11-летнего возраста, особи перестают цвести и переходят в субсенильное состояние. Растения данного состояния представлены одиночным розеточным побегом с одностолбчатым каудексом и главным корнем. Полный онтогенез особей длится не более 12 лет.

Онтогенез *B. scorzonerifolium* на территории Восточного Забайкалья изучался Н.А. Першиной (2006). Она также выделила в онтогенезе 4 онтогенетических периода и 9 онтогенетических состояний. Автором не описаны особи имматурного состояния, но в отличие от приведенного нами онтогенеза, ею выделены особи сенильного состояния. Также отмечено, что в условиях Восточного Забайкалья у *B. scorzonerifolium* наблюдается выраженное изменение морфологических признаков надземных органов в широтном направлении — с севера на юг, т. е. с увеличением сухости климата размеры органов уменьшаются. По темпам развития особей прегенеративный и постгенеративный периоды достаточно динамичны, наиболее продолжительным оказался генеративный период. Автором отмечено, что продолжительность всего онтогенеза составляет 25–30 лет.

По особенностям биологии вида характерный онтогенетический спектр для *B. scorzonerifolium* должен быть центрированным. Такой тип спектра формируется за счет увеличения длительности жизни особей в зрелом генеративном состоянии и плохим прорастанием семян.

Наши результаты показали, что исследованные ценопопуляции *B. scorzonerifolium* в Западном Забайкалье в различных эколого-фитоценологических условиях нормальные, устойчивые, неполночленные (рис. 2) (отсутствуют особи сенильного

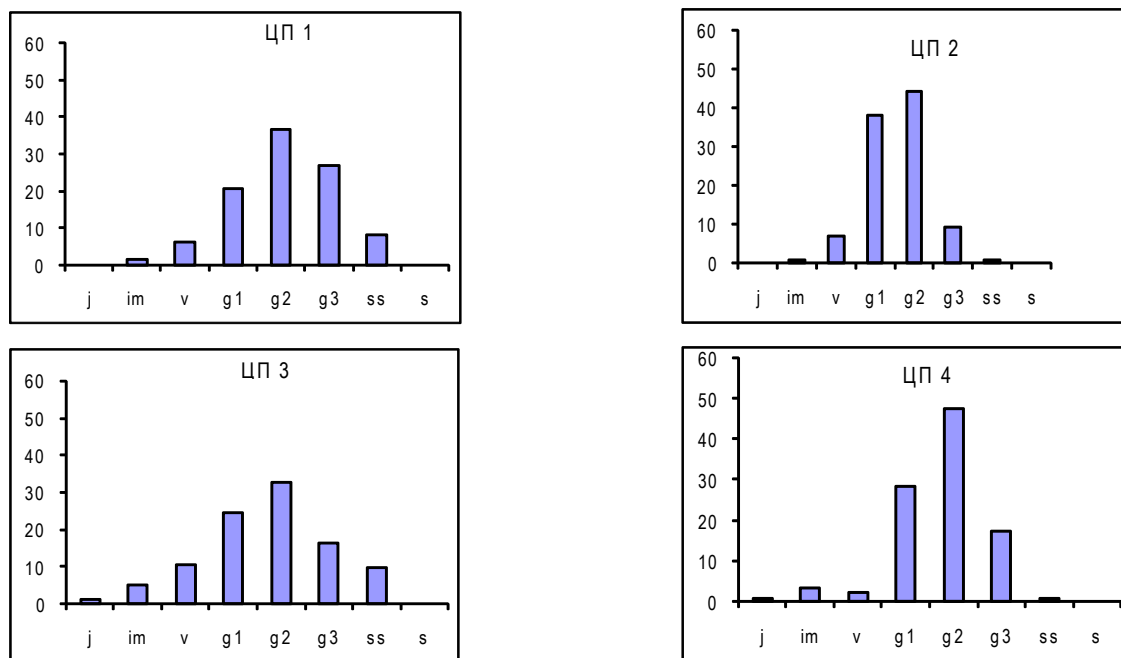


Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Bupleurum scorzonerifolium*.

По оси X — онтогенетические состояния; по оси Y — процентное содержание особей разных онтогенетических групп в ЦП, %

онтогенетического состояния во всех ценопопуляциях и ювенильные особи в ЦП 1 и 2). Отсутствие особей сенильного состояния связано с особенностями онтогенеза. Растение полностью отмирает в субсенильном состоянии. Отсутствие проростков и ювенильных особей, а также небольшая доля прегенеративной фракции в ценопопуляциях могут быть связаны с плохим семенным возобновлением в год исследования, а также ускоренными темпами развития растений в прегенеративном периоде.

Онтогенетические спектры, во всех изученных ценопопуляциях также центрированные. Различия наблюдаются только в количественном соотношении особей прегенеративной фракции. Отличаются ценопопуляции только по плотности. В ЦП 1 в разнотравно-овсцово-луговой степи плотность достигала в среднем 48.3 особей/м². В остальных ценопопуляциях она была значительно ниже и не превышала 4.3 особей/м² (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика ценопопуляций *B. scorzoniferifolium*

№ ЦП	Δ	ω	Плотность, шт./м ²	Тип ЦП
1	0.51	0.80	48.3 ± 4.8	зрелая
2	0.41	0.85	6.5 ± 0.2	зрелая
3	0.45	0.74	7.3 ± 0.3	зрелая
4	0.45	0.85	4.3 ± 0.3	зрелая

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

Резкое снижение плотности связано с произрастанием на щебнисто-каменистой почве с недостаточным увлажнением (ЦП 3) и в сообществах с высоким ОПП травостоя (ЦП 4) и задернованностью субстрата (ЦП 2). По классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001) все изученные ценопопуляции *B. scorzoniferifolium* являются зрелыми, (Δ = 0.41–0.51), (ω = 0.74–0.85) (табл. 1).

Подобная онтогенетическая структура описана в Восточном Забайкалье Н.А. Першиной (2006). Ценопопуляции *B. scorzoniferifolium* изученные на данной территории оказались нормальными, большинство зрелыми, что, по мнению автора, свидетельствует об экологической устойчивости этих ценопопуляций. Доля ювенильных особей была незначительна, что связано с эпизодическим семенным возобновлением. Базовый спектр ценопопуляций в условиях Восточного Забайкалья центрированный.

Оценка состояния ценопопуляций *B. scorzoniferifolium* показала, что максимальные значения всех организменных признаков (5 баллов) (табл. 2) имеют особи, растущие в полынно-стоповидно-осоковой луговой степи на каменистом склоне береговой террасы реки (ЦП 4). Максимальные значения организменных признаков в данной ценопопуляции связаны с большой высотой травостоя и высоким ОПП. В этом сообществе особи *B. scorzoniferifolium* достигают наибольшей высоты, что приводит к максимальным значениям остальных признаков организма. В генеративной сфере развиваются параклади III–IV порядков. Биомасса особи в основном достигается за счет массы генеративного побега, за счет этого в этих условиях, установлены наибольшие значения показателей репродуктивного усилия и потенциальной семенной продуктивности.

В неплохом состоянии находятся особи, исследованные на береговой террасе реки в разнотравно-овсцово-луговой степи (ЦП 1) (12 баллов) и на каменистом склоне южной экспозиции в мелкодерновинной степи (ЦП 2) (10 баллов). Наименьшие значения параметров установлены у особей *B. scorzoniferifolium*, растущие в нителистниково-мелкодерновинной степи на Боргойском хребте (ЦП 3) (5 баллов).

Таблица 2

Балловые оценки величины признаков *B. scorzoniferifolium*

№	Признаки	Баллы				
		I	II	III	IV	V
1	Р/У, %	5.0–14.0	14.1–28.0	28.1–42.0	42.1–56.0	56.1–70.0
2	ПСП/особь	< 0.5	0.5–1.0	1.1–1.5	1.6–2.0	2.1–2.5
3	Биомасса особи, г	0–0.6	0.7–1.2	1.3–1.8	1.9–3.4	2.5–3.0
4	Биомасса соцветия, г	0–0.44	0.45–0.88	0.89–1.32	1.33–1.76	1.77–1.8
5	Высота растения, см	6.8–17.4	17.5–28.0	28.1–38.6	38.7–49.2	49.3–59.8
6	Плотность особей, шт./м ²	0–11.0	12.0–22.0	23.0–33.0	34.0–44.0	45.0–55.0
7	ПП вида, %	0.6–2.0	2.1–3.4	3.5–4.8	4.9–6.2	6.3–7.6
8	Доля j — g1, %	24.0–28.4	28.5–32.9	33.0–37.3	37.4–41.7	41.8–46.1
9	Доля g2 — g3, %	45.0–50.0	51.0–54.0	55.0–58.0	59.0–62.0	63.0–66.0
10	Доля ss — s, %	0.6–2.1	2.2–4.2	4.3–6.3	6.4–8.4	8.5–10.6

Примечание: 1–5 — организменные признаки, 6–10 — популяционные признаки.

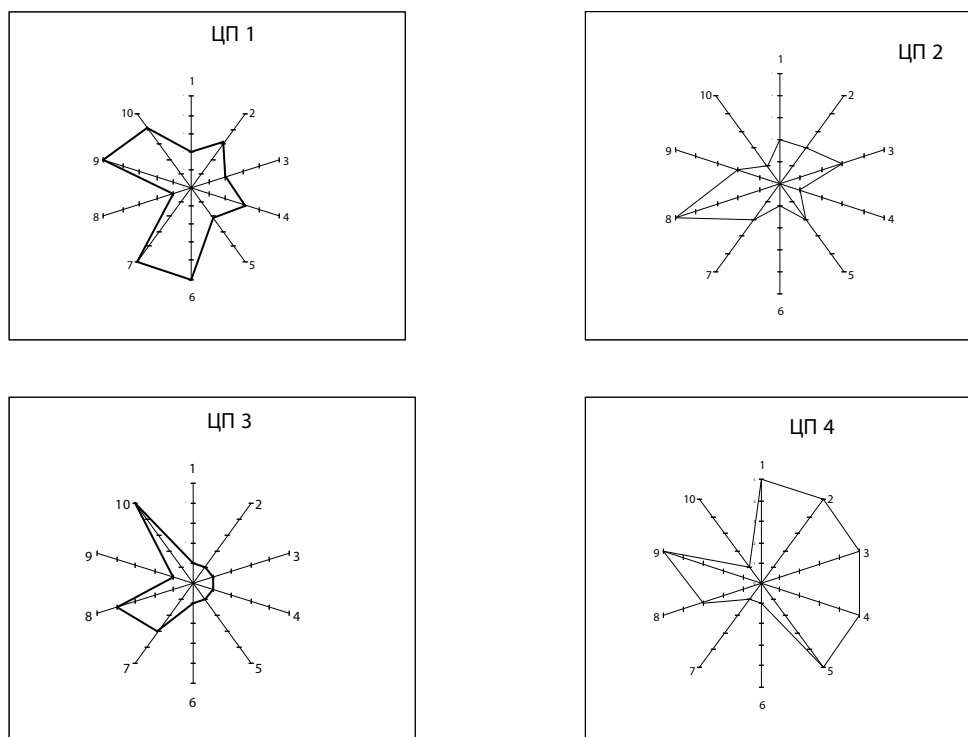


Рис. 3. Оценка состояния ценопопуляции *Bupleurum scorzoniferolium* (в баллах).

Организменные признаки: 1 — репродуктивное усилие особи (P/Y); 2 — потенциальная семенная продуктивность (ПСП); 3 — биомасса особи; 4 — биомасса соцветия; 5 — высота растения; популяционные признаки: 6 — плотность особей *B. scorzoniferolium* на 1 м²; 7 — проективное покрытие *B. scorzoniferolium* (ПП); 8 — доля молодой фракции растений (j — g1); 9 — доля генеративной фракции (g2 — g3); 10 — доля старой фракции (s — ss)

По совокупности организменных признаков максимальные значения *B. scorzoniferolium* установлены в полынно-стоповидноосоковой каменистой луговой степи (ЦП 4) (25 баллов) (рис. 3).

По совокупности популяционных признаков установлено, что в разнотравно-овсецовой степи (ЦП 1) сумма баллов составляет 20. В ценопопуляции отмечено большая доля генеративных особей и высокая плотность популяции, однако показатели низкого значения молодой фракции растений говорят о плохом семенном возобновлении.

Минимальные значения по сумме баллов оказались в ЦП 2, 4 (11 баллов соответственно). В этих двух ценопопуляциях, при относительно одина-

ковой плотности особей, значения групп по онтогенетическим состояниям различны. В ЦП 2 преобладает доля молодой фракции растений, а в ЦП 4 преобладает доля генеративной фракции. И в том и в другом случае в ценопопуляции присутствует большая доля молодых генеративных растений, что позволяет говорить об устойчивости ценопопуляций. Промежуточное положение занимает ЦП 3. В ней, по сравнению с остальными популяциями, высоки доли молодой и старой фракций, а доля генеративной имеет низкое значение. Такое распределение популяционных признаков указывает на менее благоприятное состояние этой ценопопуляции по сравнению с другими.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, онтогенез особей *B. scorzoniferolium* в условиях Западного Забайкалья простой, неполный (отсутствуют особи сенильного состояния), длительностью не более 12 лет. Онтогенез идет по варианту морфогенеза: первичный побег → «главная ось». Ценопопуляции этого вида нормальные,

зрелые. Как в условиях Западного Забайкалья, так и Восточного Забайкалья онтогенетические спектры конкретных ценопопуляций совпадают с базовым и характерным спектрами. Незначительные колебания наблюдаются только в количественном соотношении одних и тех же онтогенетических

групп. Наиболее благоприятное состояние особей *B. scorzoniferifolium* оказалось в богаторазнотравно-полынно-стоповидноосоковой каменистой луговой степи (ЦП 4) с высоким травостоем и ОПП. На основе учета популяционных показателей наилучшее

состояние популяций отмечено в местообитаниях, связанных с береговыми террасами рек (ЦП 1, 2, 4). Для них характерно высокая доля генеративной и молодой фракции растений.

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

ЛИТЕРАТУРА

- Асташенков А.Ю. Структура и стратегия ценопопуляций стержнекорневых каудесковых степных поликарпиков юга Сибири: дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2008. 280 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.
- Заугольнова Л.Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 70 с.
- Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 1. 2. 209 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценопопуляций растений. Казань, 1989. 146 с.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2007. Т. 5. 372 с.
- Першина Н.А. Биоморфологические и фитоценотические особенности *Vupleurum scorzoniferifolium* Willd. (Apiaceae) в Восточном Забайкалье // Флора, растительность, растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных территорий / Матер. региональной научно-практической конфер. Чита, 2005. 225 с.
- Першина Н.А. Фитоценотические и биоморфологические особенности *Vupleurum scorzoniferifolium* Willd и *Vupleurum sibiricum* Vest. (Apiaceae) в восточном Забайкалье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2006. 14 с.
- Кумина А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 449 с.
- Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.
- Пименов М.Г. *Apiaceae*, или *Umbelliferae* — Сельдереиные, или Зонтичные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 123–194.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950а. 176 с.
- Растительный покров Красноярского края. Новосибирск, 1964. Вып. 1. 225 с.
- 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.
- Ценопопуляции растений: (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.
- Ценопопуляции растений: (очерки популяционной биологии). М., 1988. 182 с.