

**GUULDENSTAEDTIA MONOPHYLLA (FABACEAE) В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ:
РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЖИЗНЕННОСТЬ, ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ
И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ**

И.Ю. Селютина¹, Е.С. Кониченко¹, Д. Дариханд², Е.Г. Зибзеев¹

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: selyutina.inessa@mail.ru

²Ховдский университет, 213500, 16/4300, Ховд, Монголия

Представлены результаты анализа онтогенетической, виталитетной и пространственной структуры четырех ценологических популяций *G. monophylla* в условиях опустыненных степей Северо-Западной Монголии. Все изученные ценопопуляции вида являются неполноценными, дефинитивными, нормальными, зрелыми, имеют бимодальный онтогенетический спектр с максимумами на g_1 (v)- и g_3 -особях. Изменения в структуре онтогенетических спектров (повышение доли растений прегенеративного периода) зависят в основном от экологических условий и степени антропогенной нарушенности местообитаний – на каменистых склонах и при уменьшении пастбищной дигрессии создаются более благоприятные условия для выживания молодых особей. Виталитетный тип ценопопуляций меняется от процветающего до депрессивного. Пространственное размещение особей контагиозного типа. За счет длительного генеративного периода *G. monophylla* в течение продолжительного времени успешно возобновляется и устойчиво существует в экстремальных условиях опустыненных степей с высокой степенью пастбищной дигрессии.

Ключевые слова: *Gueldenstaedtia monophylla*, редкий вид, жизнённость, популяции, онтогенетическая структура, пространственная структура, охрана, Северо-Западная Монголия.

**GUULDENSTAEDTIA MONOPHYLLA (FABACEAE) IN NORTH-WESTERN MONGOLIA:
DISTRIBUTION, VITALITY, ONTOGENETIC
AND SPATIAL STRUCTURE OF POPULATIONS**

I.Yu. Selyutina¹, E.S. Konichenko¹, D. Darikhand², E.G. Zibzeev¹

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: selyutina.inessa@mail.ru

²Khovd University, 213500, 16/4300, Khovd, Mongolia

The article presents the results of the analysis of the developmental, vitality and spatial structure of four coenotic populations of *G. monophylla* in a desert steppes north-western Mongolia. All studied species coenopopulations are not complete and definitive, normal, mature, have a bimodal developmental spectrum with peaks at g_1 (v)- and g_3 -individuals. Changes in the structure of the ontogenetic spectrum (increasing the share of young plants) depend mainly on the environmental conditions and the degree of human disturbance of habitats – on the rocky slopes and with a decrease in pasture digression creates more favorable conditions for the survival of juveniles. Vitality type of the coenopopulations varies from prosperous to depressed. Spatial distribution of individuals is a contagious type. Due to the long period of generative *G. monophylla* in successfully renewed and there are stable for long periods in extreme conditions of desert steppes with high pasture digression.

Key words: *Gueldenstaedtia monophylla*, rare species, vitality, populations, ontogenetic structure, spatial structure, conservation, north-western Mongolia.

ВВЕДЕНИЕ

Gueldenstaedtia monophylla (гюльденштедтия однолистная) – редкий вид (рис. 1), встречается в горно-степном поясе в Центральном, реже в Юго-Восточном Алтае, а также в Туве и Монголии (Намзалов, 1986; Пяк, 2003; Zhu, 2004). Этот вид гюльденштедтии четко отграничен от близкородственных видов и обитает в юго-западной ча-

сти родового ареала (Яковлев, 1980; Пешкова, 2001). По мнению А.И. Пяка (2003), *G. monophylla* имеет специфичный алтае-монголо-северозападно-китайский ареал, охватывающий аридные низкогорья и среднегорья Центральной Азии и представленный изолированными, значительно удаленными друг от друга участками. Два наиболее



Рис. 1. *Gueldenstaedtia monophylla* – Гюльденштедтия однолистная.

крупных участка ареала расположены в Центральном Алтае и Северо-Западной Монголии. Вид с узкой экологической амплитудой, обитает на сухих каменистых и щебнистых склонах, на скалах и каменистых россыпях, выходах известняков, на маломощных песках и солонцеватых прибрежных галечниках (Яковлев, 1980; Растения Центральной Азии, 1988).

Гюльденштедтия однолистная внесена в Красную книгу РФ (2008) в статусе 3 (R) – редкий вид и в Красную книгу Монголии (Mongolian Red Book, 2013), категория редкости – B2ab (iii).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе экспедиционных работ летом 2015 г. изучены жизненность и структура ценопопуляций редкого вида *G. monophylla* на территории Северо-Западной Монголии, в окрестностях г. Ховд. Исследование онтогенетической структуры ценопопуляций 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 25–40 площадок размером 1 м², на трансектах, заложенных регулярным способом. В качестве интегральных характеристик популяционной структуры взяты следующие демографические показатели: Δ – индекс возрастности (Уранов, 1975), ω – индекс эффективности (Животовский, 2001). В качестве дополнительных критериев использовали плотность и эффективную плотность популяции (число генеративных особей на единицу площади) (Одум, 1986; Животовский, 2001). Показатели семенной продуктивности определены по методикам И.В. Вайнагий (1974) и Р.Е. Левиной (1981). Полученные данные обработаны статистически (Зайцев, 1990) при помощи пакета прикладных программ MS Excel 2007.

Процессы деградации видов, приближающие их к рубежу, за которым следует вымирание, протекают по разным сценариям, зависящим от экологической специфики вида и определяемым биологическими параметрами каждого конкретного вида. Чтобы понять дальнейшую судьбу редкого вида, нужно дать оценку таких его характеристик, как численность, структура ареала, степень биологической специализации, успешность размножения и величина смертности, половая и возрастная структура популяций, реакция на изменение местообитаний (Сохранение..., 2002). Популяционный подход в изучении и охране редких видов весьма информативен, но до сих пор слабо разработан. В первую очередь это связано с тем, что механизмы устойчивости популяций редких видов растений и пути их деградации всегда индивидуальны (Злобин, 2011).

Цель настоящего исследования – оценить современное состояние популяций редкого вида *G. monophylla* в Северо-Западной Монголии для выявления основных причин, угрожающих сохранности вида. Для достижения этой цели нами были поставлены следующие задачи: проведение обзора и анализа литературных данных и гербарных образцов для выявления структуры ареала *G. monophylla* в этом регионе, изучение жизненности, онтогенетической и пространственной структуры ценопопуляций этого вида, анализ параметров его семенной продуктивности.

Виталитетную структуру популяций изучали по методике Ю.А. Злобина (1984). Оценка жизненного состояния популяции проводили с помощью индекса $Q = 1/2(a + b)$, где a – встречаемость особей высшего класса; b – встречаемость особей среднего класса (Злобин, 1989). При вычислении показателя Q провели ранжировку 20 особей генеративного периода из каждой ценопопуляции на три класса виталитета на основании их дифференциации по трем морфометрическим параметрам: высоте растения, числу листьев на вегетативном побеге, числу генеративных побегов, между которыми отмечены высокие положительные корреляции ($r > 0.5$).

Для изучения пространственной структуры *G. monophylla* в пределах пробной площади исследуемого фитоценоза были заложены трансекты размером 1 × 100 м каждая. По всей протяженности трансекты картировались все особи этого вида и отмечались их онтогенетические состояния. Уровни агрегированности (I–III) выявлялись на последовательно расположенных участках площадью 0.25, 0.5 и 1 м². Для определения типа размещения особей по площади использовали коэф-

коэффициент дисперсии (K), который рассчитывают по формуле: $K = \sigma^2/x_{cp}$, где σ^2 – дисперсия случайной величины; x_{cp} – среднее значение признака. Для случайного распределения коэффициент дисперсии $K = 1$, $K > 1$ при групповом (контагиозном) и $K < 1$ при регулярном (равномерном) размещении особей (Грейг-Смит, 1967; Олейникова, 2014).

Дискретность скоплений оценивалась с помощью двух показателей: а) отграниченности скоплений друг от друга (D_M) и б) степени отдаленности скоплений (D_L) (Ценопопуляции..., 1977). Первый показатель выражает наличие связи между скоплениями в виде зон с малой плотностью особей или с полным их отсутствием:

$$D_M = (M_a - M_i)/M_a,$$

где M_i – плотность особей в промежутке между скоплениями; M_a – число особей на 0.25 м^2 .

Степень отдаленности скоплений D_L характеризует относительное расстояние между скоплениями:

$$D_L = L_i/(L_i + L_a),$$

где L_i – протяженность промежутков между скоплениями; L_a – протяженность скопления по трансекте.

Названия растений приведены в соответствии со сводкой И.А. Губанова (1996).

Ценогические популяции *G. monophylla* изучались в различных вариантах опустыненных степей, расположенных на высоте 1380–1440 м над ур. м. как на пологих участках, так и на склонах

южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций крутизной до 10–15°.

Ховд 1. Окрестности г. Ховд, близ бензоэлевачной станции. 11 VI 2015. 47°59'52.7" с.ш., 91°39'56.8" в.д., $h = 1397$ м над ур. м. Опустыненная трагакантовая песчаная степь с *Caragana pygmaea* (L.) DC. Общее проективное покрытие (ОПП) – 15 %, проективное покрытие (ПП) *Gueldenstaedtia monophylla* – <1 %.

Ховд 2. Окрестности г. Ховд, в СЗ направлении. 12 VI 2015. 48°00'46.6" с.ш., 91°40'22.9" в.д., $h = 1441$ м над ур. м. Опустыненная петрофитная карагановая степь на склоне юго-западной экспозиции крутизной до 15°. ОПП – 10 %, ПП *G. monophylla* – 2 %. Ценопопуляция представлена двумя локусами: локус Ховд 2_1 – в условиях равнинной песчаной степи, и локус Ховд 2_2 – на каменистом склоне крутизной до 15°.

Ховд 3. Окрестности г. Ховд, вдоль дороги на Улан-Батор. 13 VI 2015. 47°58'13.2" с.ш., 91°37'24.49" в.д., $h = 1433$ м над ур. м. Опустыненная петрофитная разнотравно-карагановая степь с высокой степенью пастбищной дигрессии. ОПП – 5–7 %, ПП *G. monophylla* – <1 %.

Ховд 4. Окрестности г. Ховд, в направлении р. Буянт-Гол. 15 VI 2015. 48°01'51.0" с.ш., 91°39'23.7" в.д., $h = 1380$ м над ур. м. Опустыненная петрофитная разнотравно-злаковая степь с *Caragana pygmaea* на каменистом склоне юго-восточной экспозиции крутизной до 10°. ОПП – 10 %, ПП *G. monophylla* – 2 %.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании редких видов одним из важных вопросов является описание структуры их ареалов. На основе изучения гербарных образцов, обзора литературных и электронных источников нами выполнено описание ареала *G. monophylla* в пределах Монголии.

В гербарных коллекциях Института ботаники Монгольской академии наук (г. Улан-Батор, акроним [UB]) хранятся следующие образцы *G. monophylla*: Монгольский Алтай, г. Кобдо, возле бензоэлевачной станции, на открытом суглинистом грунте, 29 VI 1971, В.И. Грубов, Н. Улзийхутаг; аймак Увс, сомон Ховд, в 37 км к юго-востоку от брода Ховд, тырсово-житняковая степь с ковыльком, 1 VIII 1977, Ч. Санчир, З.В. Карамышева; аймак Ховд, сомон Буянт, к северу от р. Буянт, пески, 12 VIII 1968, коллектор неизвестен; там же, к западу и северо-западу от оз. Хар Ус, берег озера, чиевник на песке, 27 VI 1964, Даваажамц, Санчир; аймак Ховд, недалеко от г. Ховд, караганово-травяная степь, 16 VII 1964, Даваажамц, Санчир; аймак Баян-Улгий, сомон Бугат, 20 км на восток от излучины р. Ховд, песчаные засушливые местообитания, 29 VII 1964, Даваажамц, Санчир.

Н. Улзийхутаг в работе 2003 года показал, что ареал *G. monophylla* простирается от Северо-Западной Монголии до крайнего юга страны. Автором указаны такие местобитания, помимо известных популяций в низовьях Буянта, как долина р. Улан-Эргийн-гол у Муст сомона (Монгольский Алтай), известняковый массив Их-Шар-Хийд близ оз. Тэнгэр и гора Агуй-Ула на восточной окраине Галбын-Гоби (Восточная Гоби), Бордзон Гоби (Алашаньская Гоби). *G. monophylla* зарегистрирована в Северо-Западном Китае в провинции Синьцзян на границе с Монголией и Казахстаном (Zhu, 2004), тем не менее в издании “Флора Китая” (Flora of China, 2010) она не отмечена.

Также гербарные сборы гюльденштедтии однолистной из Монголии приведены в книге “Растения Центральной Азии” (1988): горы у озера Шара-Нур, окр. г. Кобдо, 8 VIII 1898, Е.М. Клеменц; 40 км к северу от г. Кобдо по дороге на Цаган-Нур, 7 VIII 1945, А.А. Юнатов; в 74 км к северу от г. Кобдо, цокольная равнина, 4 VIII 1977, З.В. Карамышева, Ч. Санчир и др.; северный берег оз. Баян-Нур, 25 VII 1979, З.В. Карамышева, У. Беккет; в 60 км к северо-западу от г. Кобдо, гора Хагийн-



Рис. 2. *G. monophylla* в опустыненной трагакантовой песчаной степи в окрестностях г. Ховд.

Хуш, 30 VII 1979, З.В. Карамышева, У. Беккет и др.; долина Улан-Эргийн-Гола, гранитная сопка Му-Улан-Толгой, 12 VIII 1979, В.И. Грубов, Л. Мулдашев, Ш. Дарийма.

Сборы последних лет представлены в виртуальной коллекции гербарных образцов “Virtual Guide to the Flora of Mongolia” (<http://greif.uni-greifswald.de/floragreif>): аймак Ховд, сомон Буянт, дельта р. Ховд при пересечении с дорогой Ховд–Мянгад E 91.807474 N 48.186114, $h = 1232$ м, 13 VI 2002, А. Земмрих, Д. Оюнчимег; аймак Ховд, сомон Эрдэнбурен, вдоль дороги Ховд–Ульгий, северный склон около реки Хонго-Гол, E 91.191614 N 48.389962, $h = 1549$ м, 13 VI 2002, караганово-змеювковская пустынная степь, А. Земмрих, Д. Оюнчимег; аймак Ховд, сомон Ховд, Чату Чутул, E 91.607 N 48.071, 16 VIII 1976, полупустыня, В. Хилбиг, З. Жамсаран; аймак Ховд, сомон Ховд, E 91.553 N 48.28, 08 VI 1974, кустарниковая полупустыня на песке (*Caragana pygmaea*, *Amygdalus pedunculatus*), В. Хилбиг, З. Жамсаран; аймак Ховд, сомон Ховд, берег р. Ховд, E 91.843 N 48.002, 07 VI 1974, гравийная пустыня, В. Хилбиг, З. Жамсаран.

Важным фактором сохраняемости редких видов растений является характер ценотической сре-

ды их обитания (Злобин, 2011). В связи с этим необходимо выполнить описание всего диапазона эколого-ценологических условий обитания изучаемого редкого вида. Так, по данным Х. Буян-Орших (1999), на территории Северо-Западной Монголии *G. monophylla* распространена на южных склонах невысоких гор и сопок в петрофитных разнотравно-пырейных сообществах. В этих фитоценозах она может выступать в качестве доминанта вместе с *Zygophyllum rosovii* Bunge, *Lagochilus ilicifolius* Bunge, *Stellaria dichotoma* L., *Anabasis brevifolia* C.A. Mey, *Asterothamnus heteropappoides* Novopokr. и *Caragana pygmaea* (L.) DC. На мелкосопочных равнинах *G. monophylla* встречается в полукустарничково-ковыльковых пустынных степях с *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., *Asterothamnus heteropappoides*, *Chenopodium frutescens* C.A. Mey, *Gypsophyla desertorum* (Bunge) Fenzl., изредка с участием *Caragana pygmaea*, *C. bungei* Ledeb., *Elytrigia nevskii* (Ivanova ex Grub.) Ulzj. и *A. cristatum* (L.) Beauv. Также изучаемый вид обитает в трагакантовых (с *O. kossinskyi* B. Fedtsch. et Basil.) петрофитных злаково-полынно-разнотравных опустыненных степях. По нашим данным, в окрестностях г. Ховд *G. monophylla* произрастает в опустыненных степях: трагакантовой песчаной степи с *Caragana pygmaea* (рис. 2), петрофитной карагановой степи, петрофитной разнотравной карагановой степи и петрофитной разнотравно-злаковой степи с *Caragana pygmaea*.

Изучение структуры фитопопуляций как целостных биологических систем в последние годы является одной из актуальных проблем популяционной ботаники и открывает перспективы для широкомасштабного мониторинга состояния популяций редких и исчезающих растений (Злобин и др., 2013). Ценопопуляции (ЦП) *G. monophylla* отличаются низким проективным покрытием <1–2 % и невысокой плотностью особей на учетных площадках (табл. 1). В популяциях равнинных степей, наиболее подверженных пастбищной дигрессии

Таблица 1

Характеристики жизненности и особенностей онтогенетической структуры исследованных ценопопуляций (ЦП) *G. monophylla*

| Ценопопуляция | Плотность | | Мак: абсолютный, локальный | Онтогенетическая структура (%), группа | | | Δ | ω | Тип ЦП | Доля особей по классам виталитета | | | Q | Виталитетный тип |
|---------------|------------------------|-------------|-------------------------------------|--|--------------------------------|-------|----------|----------|------------|-----------------------------------|------|------|------|------------------|
| | экз. на м ² | эффективная | | j, im, v | g ₁ -g ₃ | ss, s | | | | a | b | c | | |
| Ховд 1 | 0.3 | 0.2 | g ₁ , g ₃ | 9.1 | 89.1 | 1.8 | 0.48 | 0.80 | Зрелая | 0.36 | 0.54 | 0.10 | 0.45 | Процветающая |
| Ховд 2 | 1.4 | 0.8 | v, g ₃ | 48.2 | 50.4 | 1.4 | 0.30 | 0.57 | Молодая | 0.26 | 0.69 | 0.05 | 0.47 | » |
| Ховд 2_1 | 0.7 | 0.5 | g ₁ , g ₃ | 16.0 | 84.0 | 0 | 0.44 | 0.76 | Зрелая | - | - | - | - | - |
| Ховд 2_2 | 3.2 | 1.4 | v, g ₃ | 66.7 | 31.0 | 2.3 | 0.21 | 0.45 | Молодая | - | - | - | - | - |
| Ховд 3 | 0.6 | 0.4 | g ₁ , g ₃ , s | 18.2 | 68.8 | 13.0 | 0.45 | 0.65 | Переходная | 0.02 | 0.28 | 0.70 | 0.15 | Депрессивная |
| Ховд 4 | 1.7 | 1.1 | g ₁ | 37.0 | 63.0 | 0 | 0.35 | 0.63 | » | 0.21 | 0.44 | 0.35 | 0.32 | Равновесная |

Примечание. Пояснения см. в тексте.

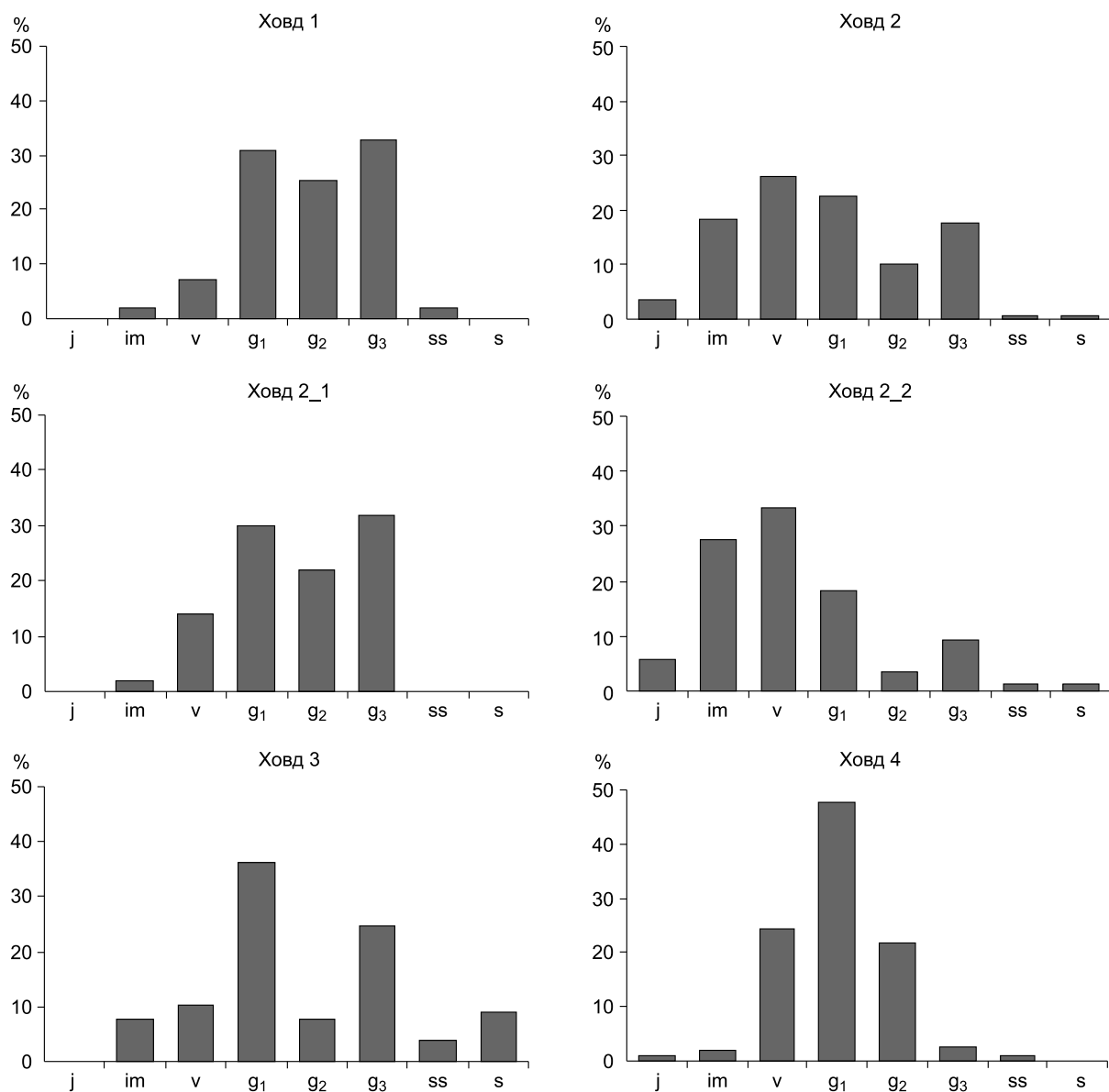


Рис. 3. Онтогенетические спектры *G. monophylla* в Монголии.

(Ховд 1 и 3), отмечена крайне низкая плотность особей – 0.3–0.6 шт./м² (при варьировании от 0 до 14 особей на учетную площадку 1 м²). В ценопопуляциях, обитающих на каменистых склонах (Ховд 2 и 4), средняя плотность особей выше – 1.4–1.7 шт./м², при таком же размахе варьирования – от 0 до 15 растений на площадке.

Все изученные ЦП дефинитивные, неполночленные, с бимодальным типом спектра. В онтогенетическом спектре обычно отсутствуют наиболее уязвимые ювенильные растения (ЦП Ховд 1, 3 и 4), а также субсенильные (ЦП Ховд 4) и сенильные особи (ЦП Ховд 1 и 4). Как показали наши исследования в Центральном Алтае (Селютина и др., 2008), характерной чертой онтогенетических спектров ценопопуляций *G. monophylla* является преобладание в них группы генеративных особей. Монгольские ценопопуляции этого вида также ха-

рактеризуются высокой долей генеративных растений – 50–89 % от общего числа особей (см. табл. 1, рис. 3). При этом доля g₂-особей (наиболее мощных и продуктивных) в ховдских ЦП низка (2–14 %), исключение составляет ЦП 1, где доля среднегенеративных растений высока – 25 %. Во всех ценопопуляциях более всего подвержено изменению число особей прегенеративного периода, оно колеблется от 9 % (ЦП 1) до 48 % (ЦП 2). В ЦП Ховд 2 можно выделить два четко отличимых популяционных локуса (в зависимости от структуры субстрата и угла наклона местности): в условиях равнинной песчаной степи – локус Ховд 2_1, и на каменистом склоне крутизной до 15° – локус Ховд 2_2 (см. табл. 1, рис. 3). Можно отметить, что онтогенетический спектр локуса в равнинной части отличается от такового на каменистом склоне значительным преобладанием генера-

тивной фракции (84 % против 31 %), меньшей долей прегенеративных растений (16 % против 66.7 %) и отсутствием особей постгенеративного периода, в то время как в спектре склонового локуса имеется 2.3 % постгенеративных растений. Полученные данные свидетельствуют о том, что в условиях каменистых склонов складываются более благоприятные условия для выживания молодых особей: это происходит благодаря формированию более щадящих экологических микроусловий и практически полному отсутствию пастбищного воздействия на крутом каменистом склоне.

Среди особей прегенеративного периода наблюдается явное преобладание виргинильных (7–26 %) над ювенильными (2–8 %) и имматурными (4–18 %). На наш взгляд, низкая доля ювенильных и имматурных особей связана с их низкой жизнеспособностью в условиях избыточного выпаса. Виргинильные растения обладают достаточной мощностью для того, чтобы противостоять резким изменениям окружающей среды. Они достаточно конкурентоспособны и вследствие этого их доля в 2 раза и более превышает долю особей остальных возрастных состояний прегенеративного периода. Особи молодого генеративного состояния (g_1) преобладают в онтогенетических спектрах ЦП Ховд 2–4, только в ЦП Ховд 1 имеется незначительное превышение доли старых генеративных растений над долей g_1 -особей. В условиях интенсивного выпаса (ЦП 3) число субсенильных и сенильных особей в среднем в 7 раз больше, чем при более умеренном пастбищном использовании в ЦП 1, 2, 4 (13 % против 1.4–1.8 %). По небольшому проценту постгенеративных особей в

большой части ЦП можно судить о том, что особи данного вида обычно длительно пребывают в g_3 -состоянии.

Виталитетная структура популяций быстрее реагирует на изменение условий среды, чем онтогенетическая (Шманова, Кричфалуший, 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 эколого-ценотических условий. Проведение корреляционного анализа позволило выделить среди биометрических показателей группы признаков (высоту растения, число листьев на вегетативном побеге, число генеративных побегов).

Распределение особей *G. monophylla* по классам виталитета приведено в табл. 1. Изученные ЦП неоднородны по виталитетной структуре, тип их меняется от процветающего к депрессивному (см. табл. 1, рис. 4). Две ценопопуляции относятся к процветающему типу (Ховд 1 и 2) и по одной популяции – к равновесному (Ховд 4) и депрессивному (Ховд 3). Процветающие популяции Ховд 1 и 2 ($Q = 0.45$ и 0.47 ; доля растений высокого класса жизнеспособности – 0.36 и 0.26 соответственно) обитают в трагакантовой и петрофитной карагановой степи. Популяция Ховд 4 равновесная, показатель качества популяции Q составляет от 0.32 при наличии доли растений со средним уровнем жизнеспособности до 0.44 в сочетании с высокой долей особей класса “с” – 0.35 . Популяция приурочена к петрофитной разнотравно-злаковой степи с *Caragana rugosa*. В популяции Ховд 3 низкое значение критерия Q – 0.15 ($Q < “с”$), большая доля растений с

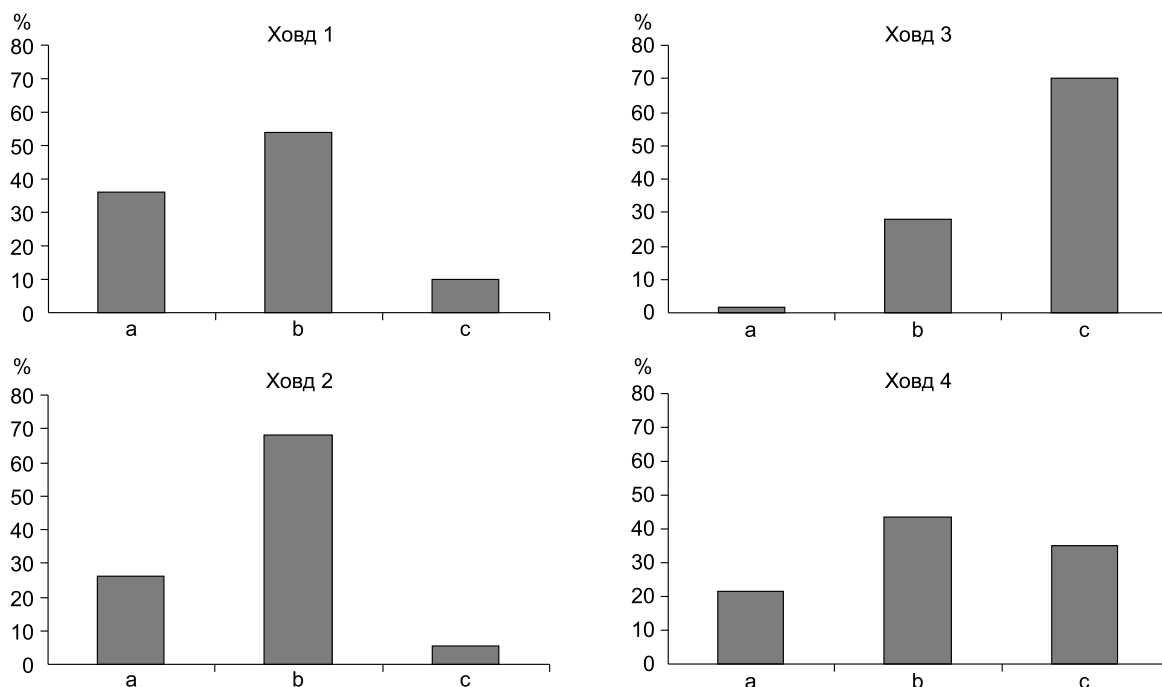


Рис. 4. Виталитетная структура ценопопуляций *G. monophylla* (a, b, c – классы виталитета).

низким уровнем жизненности (0.7) и ничтожно малая доля особей с высоким виталитетом (0.02) свидетельствуют о ее депрессивном состоянии (рис. 5). Низкая жизненность растений в этой ЦП связана с тем, то они обитают в условиях чрезмерной пастбищной дигрессии.

Изучение процессов воспроизведения и размножения у редких растений является ключевой проблемой при оценке самоподдержания и устойчивости их популяций. Только за счет этих процессов обеспечивается сменяемость поколений, которая необходима для устойчивого существования популяций растений (Злобин и др., 2013). Семенная продуктивность – один из важнейших показателей жизненности вида в различных условиях существования.

G. monophylla – перекрестноопыляемый вид, цветет в мае–июне, плодоносит в июне–июле. Одним из важных показателей семенной продуктивности служит число завязавшихся плодов, его можно рассматривать как первое производное от ПСП (Левина, 1981). Процент завязавшихся плодов мы рассматриваем как критерий достаточности опыления. Для растений из разных популяций число цветков в соцветии варьирует незначительно – от 2.8 ± 0.1 до 3.8 ± 0.1 , при этом 47–71 % из них формируют бобы.

Анализ семенной продуктивности в четырех ЦП (табл. 2) показал, что такие параметры, как количество семязачатков и семян на плод, незначительно различаются в разных местообитаниях (14–19 семязачатков на боб), чуть больше различается количество семян на один плод – 7–13 семян на боб. При этом потенциальная семенная продуктивность (ПСП) составила в среднем 195, от 116 (ЦП Ховд 3) до 308 (Ховд 2) семязачатков на особь. Реальная семенная продуктивность (РСП) в среднем составила 51 семя на особь. Максимальные показатели РСП отмечены в ЦП Ховд 2, где растения наиболее мощные и завязывают 74 семени на особь, а самые низкие (36 шт. на 1 растение) – в ценопопуляции Ховд 4. Процент семенификации (ПС) – 17.3–50 %. Невысокие значения этого параметра могут быть обусловлены низкой фертильностью растений, недостаточным опылением (обу-



Рис. 5. *G. monophylla* в опустыненной петрофитной разнотравно-карагановой степи с высокой степенью пастбищной дигрессии.

словленным как недостатком опылителей, так и низкой плотностью репродуктивных растений), а также воздействием вредителей.

Невысокие значения коэффициента семенификации (ПС), небольшое количество семян, образующихся на одной особи (низкая РСП), и крайне низкая выживаемость проростков и *j*-особей делают семенное размножение *G. monophylla* затрудненным. Тем не менее достаточно регулярное плодоношение в сочетании с длительным генеративным периодом дает возможность устойчивого существования этого редкого вида в экстремальных условиях опустыненных степей, подвергающихся к тому же сильному выпасу.

Пространственное размещение вида в сообществе является важным показателем его жизненности, направленности внутривидовой и межвидовой конкуренции (Ценопопуляции..., 1977). По результатам картирования, при котором учитывался характер расположения особей в ценопопуляциях и возрастное состояние особей, построены графики, отображающие плотность размещения особей. В исследованных популяциях *G. monophylla* выявлено три уровня агрегированности, так как плотность особей внутри скоплений и в промежутках между скоплениями различается в не-

Таблица 2

Семенная продуктивность особей *G. monophylla*

| Ценопопуляция | Число генеративных побегов | Число цветков в соцветии | Число бобов в соцветии | Доля завязавшихся бобов, % | Число семязачатков в цветке | Число семян на боб | ПСП | РСП | ПС, % |
|---------------|----------------------------|--------------------------|------------------------|----------------------------|-----------------------------|--------------------|-------|------|-------|
| Ховд 1 | 4.2 ± 0.3 | 3.7 ± 0.2 | 1.3 ± 0.2 | 71 | 13.9 ± 1.5 | 7.2 ± 0.9 | 216.2 | 37.4 | 17.3 |
| Ховд 2 | 4.2 ± 0.3 | 3.8 ± 0.1 | 1.3 ± 0.3 | 49 | 19.1 ± 0.9 | 13.2 ± 1.0 | 308.6 | 74.5 | 24.2 |
| Ховд 3 | 2.4 ± 0.2 | 2.8 ± 0.1 | 2 | 47 | 16.9 ± 1.4 | 12.0 ± 1.2 | 116.5 | 58.1 | 50 |
| Ховд 4 | 2.3 ± 0.4 | 3.6 ± 0.2 | 1.8 ± 0.4 | 47 | 16.8 ± 2.1 | 8.6 ± 1.3 | 140.9 | 36.1 | 25.6 |

Примечание. ПСП – потенциальная, РСП – реальная семенная продуктивность; ПС – процент семенификации.

Основные параметры пространственной структуры особей *G. monophylla* в ценопопуляциях

| Ценопопуляция | Уровень агрегированности | Размер площадок, м ² | Плотность особей на 1 м ² в скоплениях | Плотность особей на 1 м ² между скоплениями | Протяженность скопления, м | Коэффициент агрегации | D_M | D_L |
|---------------|--------------------------|---------------------------------|---|--|----------------------------|-----------------------|-------|-------|
| Ховд 1 | I | 0.25 | 2.8 ± 0.1 | 0.1 ± 0.01 | 0.2 ± 0.03 | 3.21 | 0.98 | 0.99 |
| | II | 0.5 | 3.6 ± 0.1 | 0.1 ± 0.03 | 0.2 ± 0.04 | 2.25 | 0.96 | 0.99 |
| | III | 1 | 3.7 ± 0.2 | 0.2 ± 0.03 | 0.2 ± 0.05 | 2.65 | 0.95 | 0.99 |
| Ховд 2_1 | I | 0.25 | 2.5 ± 0.2 | 0.1 ± 0.04 | 0.1 ± 0.03 | 2.17 | 0.94 | 0.99 |
| | II | 0.5 | 3.0 ± 0.3 | 0.2 ± 0.04 | 0.4 ± 0.04 | 2.00 | 0.94 | 0.97 |
| | III | 1 | 3.7 ± 0.2 | 0.3 ± 0.06 | 0.5 ± 0.08 | 1.90 | 0.92 | 0.97 |
| Ховд 2_2 | I | 0.25 | 3.5 ± 0.2 | 0.3 ± 0.09 | 0.2 ± 0.03 | 5.85 | 0.93 | 0.94 |
| | II | 0.5 | 4.4 ± 0.4 | 0.5 ± 0.07 | 0.2 ± 0.03 | 4.26 | 0.88 | 0.92 |
| | III | 1 | 5.0 ± 0.2 | 0.8 ± 0.06 | 0.3 ± 0.05 | 3.36 | 0.85 | 0.89 |
| Ховд 3 | I | 0.25 | 3.5 ± 0.3 | 0.1 ± 0.01 | 0.2 ± 0.02 | 9.43 | 0.97 | 0.98 |
| | II | 0.5 | 5.1 ± 0.3 | 0.1 ± 0.04 | 0.3 ± 0.03 | 6.94 | 0.97 | 0.98 |
| | III | 1 | 5.6 ± 0.3 | 0.2 ± 0.06 | 0.3 ± 0.03 | 3.99 | 0.95 | 0.89 |

Примечание. D_M – отграниченность скоплений друг от друга; D_L – степень отдаленности скоплений.

сколько раз (табл. 3). Плотность особей максимальна в скоплениях III порядка и составляет 5.1–3.7 особей. Скопления более высокого уровня (III) часто включают скопления более низких уровней (I и II) и, соответственно, относятся к полицентрическому типу. В пространственном размещении особей *G. monophylla* четко выражены локусы с высокой плотностью особей, на графиках кривые численности различных порядков имеют четко обособленные вершины. Протяженность локусов по трансекте составляет от 0.1 до 0.7 м.

Самая низкая плотность растений в скоплениях обнаружена в ЦП Ховд 1 – 3.7 особи на 0.25 м², для данной популяции также характерна наименьшая средняя протяженность скоплений (0.22 м). Расстояние между локусами в этой популяции составило от 7 до 70 м. Максимальная протяженность (размер) скоплений отмечена в ЦП Ховд 2_1, в среднем 0.46 м. Расстояние между локусами в этой популяции составило от 1 до 20 м, плотность – 3.7 ос./м². В ЦП Ховд 2_2 растения образуют большее число скоплений, и скопления находятся на меньшем расстоянии друг от друга. Средняя протяженность (размер) скоплений 0.29 м. Расстояние между локусами в этой популяции от 0.8 до 4 м, плотность особей – в среднем 5 растений на 0.25 м². В ЦП 3 наблюдается наименьшее число скоплений и большая их пространственная изоляция друг от друга. Расстояние между локусами в этой популяции составляет от 4 до 70 м. Для этой популяции также характерны наибольшая плотность растений в скоплениях, в среднем 5.6 особей, и самый маленький размер локусов – 0.28 м, т. е. число локусов меньше, но численность особей в них больше.

Во всех популяциях наблюдается значительная отграниченность локусов друг от друга, рас-

стояние между локусами составляет от 0.5 до 70 м. Коэффициент отграниченности скоплений (D_M) высокий и незначительно варьирует в изученных популяциях – от 0.85 до 0.98. Это свидетельствует о слабой связи между скоплениями (наличие зон с малой плотностью особей или с их полным отсутствием). Коэффициент отдаленности скоплений (D_L) также высок и мало изменяется от популяции к популяции – от 0.89 до 0.99.

В пространственном расположении особей *G. monophylla* присутствуют участки с очень низкой плотностью особей и участки, где особи данного вида отсутствуют. На основе полученных результатов (высокой степени отграниченности и отдаленности скоплений) пространственное размещение особей *G. monophylla* можно отнести к контактичному типу. Это объясняется следующими биологическими особенностями вида: размножением только семенами, невысокой семенной продуктивностью и опадением семян в непосредственной близости от материнского растения (в склоновых местообитаниях перенос семян на значительное расстояние посредством смыва осадками), низкой всхожестью семян и низкой выживаемостью проростков и ювенильных растений (Селютина и др., 2008). Формирование локусов с высокой плотностью особей связано с небольшим радиусом рассеивания семян и продолжительным генеративным периодом.

По результатам выполненных работ можно заключить, что изученные ценопопуляции *G. monophylla* в Монголии дефинитивные, неполночленные, с бимодальным типом спектра. Они характеризуются высокой долей генеративных растений – 50–89 % от общего числа особей, при этом доля g_2 -особей в большинстве популяций невысокая – 2–14 %. Более всего подвержено изменениям число

особей прегенеративного периода, среди которых преобладают виргинильные. Ценопопуляции неоднородны по виталитетной структуре, тип их меняется от процветающего к депрессивному. Длительный генеративный период создает возможности для реализации семенного размножения и устойчивого существования этого редкого вида в экстремальных условиях опустыненных степей с высокой степенью пастбищной дигрессии. На основе изучения пространственной структуры популяций установлена высокая степень отграниченности и отдаленности скоплений особей, про-

странственное размещение особей *G. monophylla* отнесено к контагиозному типу.

Благодарности. Авторы благодарят проректора по экономическому развитию Ховдского университета к.г.н. Баярхуу Баку за всестороннюю помощь, а также с.н.с., к.б.н. Д.В. Санданова за помощь в переводе гербарных этикеток с монгольского языка.

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках гранта Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 17-04-00076.

ЛИТЕРАТУРА

- Буян-Орших Х.** О формациях с доминированием *Chenopodium frutescens* С.А. Meyer в Северо-Западной Монголии // Krylovia. 1999. Т. 1, № 1. С. 26–36.
- Вайнагий И.В.** О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, вып. 6. С. 826–831.
- Грейг-Смит П.** Количественная экология растений. М., 1967. 359 с.
- Губанов И.А.** Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.
- 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.
- Злобин Ю.А.** Ценопопуляционный анализ в фитоценологии. Владивосток, 1984. 60 с.
- Злобин Ю.А.** Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 769–780.
- Злобин Ю.А.** Редкие виды растений: флористический, фитоценологический и популяционный подход // Журн. общ. биологии. 2011. Т. 72, № 6. С. 422–435.
- Злобин Ю.А., Склад В.Г., Клименко А.А.** Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы, 2013. 439 с.
- Красная книга Российской Федерации.** Растения и грибы. М., 2008. 855 с.
- Левина Р.Е.** Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М., 1981. 96 с.
- Намзалов Б.Б.** Пюльденштедтия однолистная – *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 77–83.
- Одум Ю.** Экология. М., 1986. Т. 2. 209 с.
- Олейникова Е.М.** Особенности пространственной организации ценопопуляций стержнекорневых трав // Вестн. КГУ им. Н.А. Некрасова. 2014. № 5. С. 17–20.
- Пешкова Г.А.** Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 с.
- Пяк А.И.** Петрофиты Русского Алтая. Томск, 2003. 200 с.
- 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.
- Растения Центральной Азии /** Под ред. В.И. Грубова. Л., 1988. Вып. 8а. 124 с.
- Селютина И.Ю., Черкасова Е.С., Карнаухова Н.А.** Биологические особенности редкого вида *Gueldenstaedtia monophylla* (Fabaceae) в Центральном Алтае // Бот. журн. 2008. № 9. С. 1414–1423.
- Сохранение и восстановление биоразнообразия.** М., 2002. 156 с.
- Улзийхутаг Н.** Бобовые Монголии (таксономия, экология, география, филогения и хозяйственное значение). Улаанбаатар, 2003. 588 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.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура).** М., 1976. 215 с.
- Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношение).** М., 1977. 131 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии).** М., 1988. 182 с.
- Шманова И.В., Кричфалуший В.В.** Биоморфологическая и эколого-ценотическая характеристика *Allium ursinum* L. в Карпатах // Раст. ресурсы. 1995. Т. 31, вып. 3. С. 1–18.
- Яковлев Г.П.** О роде *Gueldenstaedtia* Fisch. (Fabaceae) // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 1. С. 104–108.
- Flora of China /** Eds. Z.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong. Beijing, 2010. V. 10 (Fabaceae). 642 p.
- Mongolian Red Book /** Ed. by Ts. Shirevdamba. Ulaanbaatar, 2013. 535 p.
- Zhu X-Y.** A revision of the genus *Gueldenstaedtia* (Fabaceae) // Ann. Bot. Fennici. 2004. V. 41. P. 283–291.