

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ДВУХ ВИДОВ РОДА *ACONITUM* (*RANUNCULACEAE*) В СОСНОВОМ ЛЕСУ ГОРНОГО АЛТАЯ

Л.В. Волкова

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

Изучена структура ценопопуляций *Aconitum krylovii* Steinb. и *Aconitum septentrionale* Koell в сосновом лесу Горного Алтая. Ценопопуляции обоих видов нормальные, молодые, с онтогенетическими спектрами левостороннего типа. Плотность в локусах ценопопуляции *A. krylovii* варьирует от 5.1 до 9.4 взрослых особей на 1 м², увеличиваясь в средней части склона. Плотность проростков незначительна. Самоподдержание ценопопуляции осуществляется преимущественно вегетативно. Плотность в локусах ценопопуляции *A. septentrionale* низкая, 2.3–2.6 взрослых особей на 1 м², семенное размножение затруднено. Более благоприятны для вида условия обитания в нижней части склона.

Ключевые слова: *Aconitum krylovii*, *Aconitum septentrionale*, ценопопуляция, плотность, онтогенетический спектр, Горный Алтай.

COENOPULATIONS OF TWO SPECIES OF THE GENUS *ACONITUM* (*RANUNCULACEAE*) IN THE PINE FOREST IN THE ALTAI MOUNTAINS

L.V. Volkova

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

The populations structure of *Aconitum krylovii* Steinb. and *Aconitum septentrionale* Koell was studied in the pine forest in Altai mountains. Cenopopulations of both species is normal, young, with ontogenetic spectrum left-side type. Density in *A. krylovii* cenopopulations loci varies from 5.1 to 9.4 adults per 1 sq. m, increasing in the middle part of the slope. The sprouts density is insignificant. The self-maintenance of the cenopopulation is mainly vegetative. Density in *A. septentrionale* cenopopulations loci is low, 2.3–2.6 adults per 1 sq. m, the seedage is suppressed. The more favorable conditions for the species is at the bottom of the slope.

Key words: *Aconitum krylovii*, *Aconitum septentrionale*, cenopopulation, density, ontogenetic spectrum, Altai mountains.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящей работе приводятся результаты изучения ценопопуляций *Aconitum krylovii* Steinb. и *Aconitum septentrionale* Koell, произрастающих на Алтае. *A. krylovii* – редкий вид флоры Сибири, эндемик Горного Алтая. Основная часть ареала расположена в пределах Республики Алтай, Горно-Алтайский флористический район (Фризен, 1993). Единичные местонахождения зарегистрированы в Алтайском крае, Восточном Казахстане, в западной части Тувы (Щеголева, Эбель, 2005; Луферов, 2014). Произрастает в негустых горных лесах, на луговых склонах, на лесных лугах, редко поднимается выше границы лесного пояса (Штейнберг, 1937; Фризен, 1993). *A. septentrionale* – евросибирский вид с обширным ареалом, простирающимся от Скандинавии до Китая, повсеместно произрастает в лесной зоне Европы, на юге Сибири, в

горах Средней Азии. В горных регионах поднимается до субальпийского, реже альпийского поясов (Штейнберг, 1937). Оба вида сходны по экологии и на Алтае часто произрастают в одних и тех же фитоценозах.

Разносторонние исследования природных популяций *A. septentrionale* как ценного лекарственного растения проводились в Башкирии (Цицилин, Шретер, 1990; Федоров, Мартыанов, 1993), а также на юге Западной Сибири (Волкова, 2000, 2001). Данные о структуре и плотности ценопопуляций *A. krylovii* в литературе отсутствуют, так же как и сведения о структуре ценопопуляций *A. septentrionale* на алтайском участке ареала вида. Цель исследования заключалась в выявлении онтогенетического состава и плотности ценопопуляций этих двух видов в сосновом лесу в Горном Алтае.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в северо-западной части Республики Алтай в окрестностях с. Камлак Шибалинского района, в сосновом лесу, расположенном на северо-восточном склоне урочища "Чистый луг". Сосновый лес разреженный, разновозрастный, с единичными старыми березами, подлесок из кустарников не сомкнут. Травостой по составу папоротниково-осочково-вейниковый, высотой 80–100 см, сомкнутостью от 70 до 100 %. Распределение *A. krylovii* и *A. septentrionale* по площади фитоценоза неравномерное, оба вида образуют в травостое мозаику смешанных или одновидовых пятен, которые можно рассматривать как ценопопуляционные локусы. По профилю склона травяной ярус по составу неоднородный. В нижней части склона (крутизной 15°) доминируют крупные папоротники (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). В средней, относительно пологой части склона, в составе травостоя на фоне преобладания папоротников возрастает участие *Carex macroura* Meish. и *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth. Участие видов оценивалось по показателю проективного покрытия в процентах от общего проективного покрытия травостоя.

Средняя и нижняя части склона различаются по отдельным экологическим и ценогенетическим параметрам, таким как режим увлажнения почвы и задернованность верхнего слоя почвы, что может иметь значение для изучавшихся видов. Поэтому на каждом из этих участков закладывались одинаковые по площади трансекты размером 1 × 20 м, где производился подсчет особей *A. krylovii* и *A. septentrionale*. Совокупности особей каждого вида аконита в пределах этих трансект рассматривались как популяционные локусы единой ценопопуляции вида в сосновом лесу.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ценопопуляции *A. krylovii* плотность проростков и взрослых особей составила 0.75 и 7.25 шт./м² соответственно (см. таблицу). При этом в средней части склона (локус 2) плотность взрослых особей почти вдвое выше, чем в нижней части (локус 1), плотность проростков также выше в средней части склона. Онтогенетический спектр ценопопуляции левосторонний, отражает доминирование прегенеративных особей, среди них наиболее представлены виргинильные (см. рисунок).

Популяционные локусы, расположенные в нижней и средней частях склона, оказались различными и по составу (см. таблицу, рисунок). В локусе 1 генеративные особи формируют около 30 % состава, в локусе 2 генеративная фракция представлена только одной группой – молодыми генеративными особями, доля их участия состави-

Выявление онтогенетического состава и плотности ценопопуляций проведено по стандартной методике (Ценопопуляции..., 1976). В качестве особи как элемента ЦП рассматривалась фитоценотическая счетная единица (Смирнова, 1976), объем которой связан с жизненной формой видов. *A. septentrionale* – стержнекорневое каудексообразующее растение, на протяжении всего онтогенеза существует как отдельная моноцентрическая особь. Старческая партикуляция подземных органов особи не приводит к вегетативному размножению (Михайловская, 1976). Фитоценотической счетной единицей является морфологически целостная особь. *A. krylovii* – длиннокорневищное растение, способное к вегетативному размножению (Волкова, 2016). В качестве фитоценотической единицы у этого вида на начальных этапах онтогенеза выступает особь, у взрослых растений – обособленный парциальный куст или побег, или отделившаяся партикула.

Оба изученных вида относятся к одной секции рода *Aconitum*, секции *Lycostonum* DC., объединяющей корневищные акониты. Многие исследователи отмечают, что начальные этапы онтогенеза у видов этой секции сходны (Барыкина и др., 1976; Зиман, 1985; Семёнова, 2007). Это создает трудности при изучении онтогенетического состава популяций совместно произрастающих видов корневищных аконитов. В предыдущей работе автора рассмотрены признаки, позволяющие различать проростки и молодые растения *A. krylovii* и *A. septentrionale* при их совместном произрастании в фитоценозах (Волкова, 2016).

Названия видов приводятся по сводке С.К. Черепанова (1995).

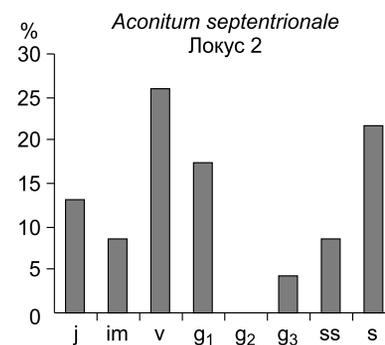
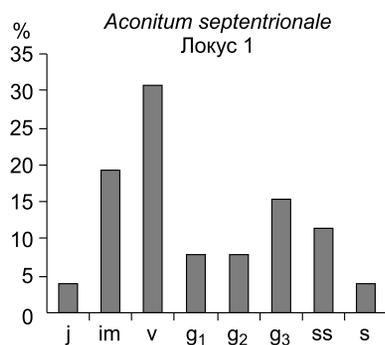
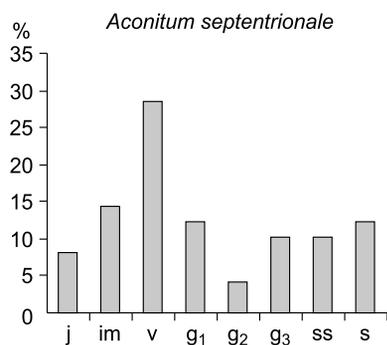
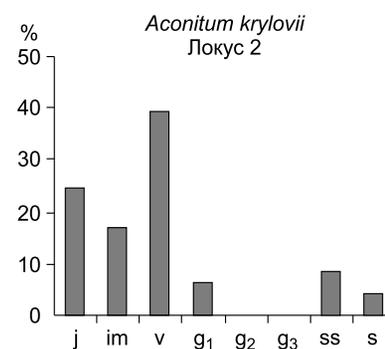
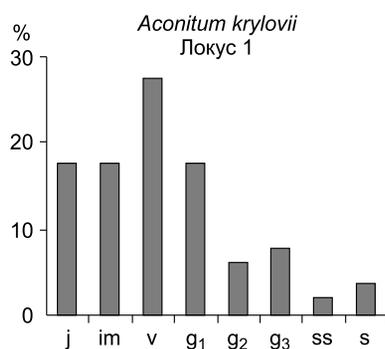
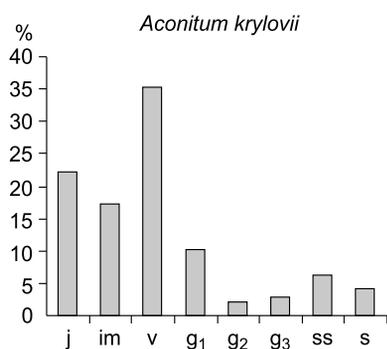
ла 6.4 %. В локусе 2 заметно выше участие постгенеративных особей (см. таблицу).

Проективное покрытие каждого из видов для данного соснового леса в среднем составило около 20 % от общего проективного покрытия травяного яруса (см. таблицу), но различается в рассматриваемых локусах. Для *A. krylovii* в средней части склона этот показатель равен 20–30 %, в нижней части склона не превышает 5–10 %.

Таким образом, ценопопуляция вида нормального типа, молодая по возрастности, представлена полночленными и неполночленными локусами с разным соотношением онтогенетических групп и различной плотностью. При этом в обоих локусах сохраняется левосторонний тип онтогенетического спектра. Ценогенетическая значимость вида выше в травяном ярусе средней части склона.

**Некоторые популяционные показатели ценопопуляций и популяционных локусов
Aconitum krylovii и *A. septentrionale* в горном сосновом лесу Алтая**

Популяционный показатель	<i>Aconitum krylovii</i>	<i>Aconitum septentrionale</i>
Проективное покрытие, %	20	20
Плотность, шт./м ² :		
проростки	0.75	0.05
взрослые особи	7.25	2.45
Участие особей по периодам, %:		
прегенеративные	74.5	51.1
генеративные	15.2	26.5
постгенеративные	10.3	22.4
<i>Локус № 1, нижняя часть склона</i>		
Проективное покрытие, %	5–10	20–30
Плотность, шт./м ² :		
проростки	0.1	0.1
взрослые особи	5.1	2.6
Участие особей по периодам, %:		
прегенеративные	62.7	53.9
генеративные	31.4	30.8
постгенеративные	5.9	15.3
<i>Локус № 2, средняя часть склона</i>		
Проективное покрытие, %	20–30	10–20
Плотность, шт./м ² :		
проростки	1.4	0
взрослые особи	9.4	2.3
Участие особей по периодам, %:		
прегенеративные	80.8	47.8
генеративные	6.4	21.7
постгенеративные	12.8	30.5



Онтогенетические спектры ценопопуляций и популяционных локусов *Aconitum krylovii* и *A. septentrionale* в горном сосновом лесу Алтая.

Локус 1, локус 2 – пояснения см. в тексте. j, im, v, g₁, g₂, g₃, ss, s – онтогенетические состояния: ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое, средневозрастное и старое генеративные, субсенильное, сенильное.

Как уже отмечалось, в травяном ярусе средней части склона по сравнению с его нижней частью участие таких видов, как *Carex macroura* и *Calamagrostis arundinaceae*, возрастает. Проективное покрытие этих видов в нижней части склона не превышает 10 %, в средней части составляет от 30 до 60 %, т. е. задернованность верхних горизонтов почвы в средней части склона выше.

Самоподдержание ценопопуляций *A. krylovii* происходит смешанным путем при доминировании вегетативного способа размножения над семенным (Волкова, 2016). Подземные плагиотропные побеги особей, посредством которых осуществляется вегетативное размножение, проникают в почву на глубину до 20 см. Задернованность верхних горизонтов почвы может ограничивать активность семенного размножения растений, но не препятствует их вегетативному размножению.

О.В. Смирнова (1974) считает, что в ценопопуляциях длиннокорневищных видов динамические процессы осуществляются на уровне популяционных локусов. Наблюдаемые различия в онтогенетическом составе локусов *A. krylovii*, вероятно, связаны с их индивидуальной динамикой, а колебания плотности между локусами являются флуктуационными, обратимыми.

Плотность ценопопуляции *A. septentrionale* оказалась ниже, чем плотность ценопопуляции *A. krylovii*, и мало отличается в разных локусах. Проростки отмечены только в нижней части склона. Проективное покрытие вида выше в травяном ярусе нижней части склона и превышает среднее для вида в фитоценозе (см. таблицу).

По соотношению особей основных онтогенетических периодов ценопопуляция *A. septentrionale* молодая, с левосторонним онтогенетическим спектром. Онтогенетический спектр локуса 2, как и у *A. krylovii*, неполночленный в генеративной области, а доля участия постгенеративных особей вдвое выше, чем в локусе нижней части склона. Онтогенетический спектр популяционного локуса 2 близок по типу к бимодальному, за счет высо-

кой доли участия постгенеративных особей (см. рисунок, таблицу).

Единственный способ самоподдержания ценопопуляций *A. septentrionale* – размножение семенами. В условиях горно-алтайского соснового леса семенное размножение особей, по-видимому, затруднено, особенно на участках с повышенным задернованием почвы. В нижней части склона благоприятными для вида факторами могут быть меньшая задернованность и более высокая влажность почвы. Влажность почвы по профилю склонов, как правило, увеличивается в нижней их части (Кульгиасов, 1982).

Ранее нами изучены ценопопуляции *A. septentrionale* в различных растительных сообществах подпооя черневых лесов Салаирского кряжа, который представляет собой наиболее северный отрог Алтае-Саянской горной страны (Новосибирская область, Тогучинский район). По плотности и онтогенетической структуре ценопопуляция из алтайского соснового леса близка к ценопопуляциям *A. septentrionale* в осиново-пихтовых и пихтовых лесах черневой тайги Салаира (Волкова, 2001). В этих фитоценозах на Салаире ценопопуляции вида существуют в угнетенном состоянии, семенное размножение вида нерегулярное. При произрастании *A. septentrionale* под пологом лесных ценозов черневого подпооя Салаира наблюдается переход взрослых особей в квазисенильное состояние, что способствует увеличению продолжительности онтогенеза особей и сохранению вида в травостоях в неблагоприятных условиях обитания (Волкова, 2000, 2001).

Повышенная доля участия постгенеративных особей в алтайской ценопопуляции *A. septentrionale*, как и отсутствие генеративных особей в структуре отдельных локусов, может быть следствием квазисенильности в онтогенезе особей. Для выяснения причин угнетенного состояния алтайской ценопопуляции *A. septentrionale* имеющихся материалов недостаточно, требуются дополнительные исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В сосновом лесу Горного Алтая ценопопуляции *A. krylovii*, *A. septentrionale* нормальные, молодые, с онтогенетическими спектрами левостороннего типа, состоят из мозаики полночленных и неполночленных локусов, различных по плотности и онтогенетическому составу.

Плотность в локусах ценопопуляции *A. krylovii* варьирует от 5.1 до 9.4 взрослых особей на 1 м², увеличиваясь в средней части склона. Плотность проростков незначительна. Самоподдержание ценопопуляции осуществляется преимущественно вегетативно. Неполночленность локуса в средней

части склона может быть следствием индивидуальной его динамики. Более высокая плотность и ценотическая роль вида в сложении травостоя отмечены в локусе, расположенном в средней части склона.

Плотность в локусах ценопопуляции *A. septentrionale* низкая, 2.3–2.6 взрослых особей на 1 м², семенное размножение затруднено. Полночленная структура локуса и более высокая ценотическая роль вида наблюдаются в нижней части склона, где благоприятными для вида являются более высокая влажность и меньшая задернованность почвы, чем в средней части склона.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В.** Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секции *Lycostopum* DC. в онтогенезе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 1. С. 99–116.
- Волкова Л.В.** Ценопопуляции *Aconitum septentrionale* Koell в черневых лесах Салаирского кряжа // Флора и растительность Алтая. 2000. Т. 5, вып. 1. С. 47–52.
- Волкова Л.В.** Возрастная структура и продуктивность ценопопуляций *Aconitum septentrionale* Koell в черневых лесах Салаирского кряжа (Западная Сибирь) // Раст. ресурсы. 2001. Т. 37, вып. 3. С. 34–40.
- Волкова Л.В.** Онтогенез и жизненная форма *Aconitum krylovii* (*Ranunculaceae*) – эндемика Горного Алтая // Раст. мир Азиатской России. 2016. № 4 (23). С. 10–21.
- Зиман С.Н.** Морфология и филогения семейства лютиковых / С.Н. Зиман. Киев, 1985. 247 с.
- Культиасов И.М.** Экология растений / И.М. Культиасов. М., 1982. 384 с.
- Луферов А.Н.** О некоторых находках видов семейства *Ranunculaceae* в Азиатской России // Turczaninowia. 2014. Вып. 17. С. 69–71.
- Михайловская И.С.** Особенности анатомической структуры геофильного органа борца высокого *Aconitum excelsum* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 95–111.
- Семёнова Г.П.** Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана / Г.П. Семёнова. Новосибирск, 2007. 281 с.
- Смирнова О.В.** Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяций // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., 1974. С. 168–195.
- Смирнова О.В.** Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А.А. Уранова. М., 1976. С. 72–81.
- Федоров Н.И., Мартыанов Н.А.** Особенности распространения и динамики ценопопуляций *Aconitum septentrionale* Koell в растительных сообществах Башкирии // Раст. ресурсы. 1993. Т. 29, вып. 3. С. 29–34.
- Фризен Н.В.** Сем. *Ranunculaceae* – Лютиковые // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 129–140.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Под ред. А.А. Уранова. М., 1976. 217 с.**
- Цицилин А.Н., Шретер А.И.** Прогноз природных ресурсов *Aconitum septentrionale* Koell в Башкирской АССР // Раст. ресурсы. 1990. Т. 26, вып. 4. С. 513–518.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств / С.К. Черепанов. СПб., 1995. 990 с.
- Штейнберг Е.И.** *Aconitum* // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 183–236.
- Щеголева Н.В., Эбель А.Л.** О видах лютиковых (*Ranunculaceae*) – эндемиках Алтае-Саянской флористической провинции // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы IV Международ. науч.-практ. конф. (12–14 дек. 2005 г., Барнаул). Барнаул, 2005. С. 93–94.