

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ЭНДЕМИЧНЫХ ВИДОВ РОДА *OXYTROPIS* СТЕПЕЙ ПРИОЛЬХОНЬЯ

И.Ю. Селютина¹, Д.В. Санданов²

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

²Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6, e-mail: sdenis1178@mail.ru

Проведена инвентаризация и дана оценка состояния популяций четырех редких видов рода *Oxytropis* на территории Приольхонья; предложены рекомендации по их охране. Большинство изученных популяций *O. triphylla* полночленные, нормальные, дефинитивные, с мономодальными или левосторонними онтогенетическими спектрами. Ценопопуляции *O. microphylla*, *O. popoviana* и *O. peschkovae* неполночленные, нормальные, дефинитивные. Характерной чертой онтогенетических спектров ценопопуляций изученных видов является значительное преобладание генеративной фракции. При чрезмерной пастбищной нагрузке онтогенетические спектры становятся правосторонними, неполночленными, плотность особей в ценопопуляциях снижается и популяции приобретают регрессивные черты.

Ключевые слова: охрана растений, редкие виды, эндемики, *Oxytropis triphylla*, *O. microphylla*, *O. popoviana*, *O. peschkovae*, демография, Приольхонье.

DEMOGRAPHIC STRUCTURE AND POPULATION SIZE OF RARE ENDEMIC *OXYTROPIS* SPECIES FROM PRIOL'KHONYE STEPPE

I.Yu. Selyutina¹, D.V. Sandanov²

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

²Institute of General and Experimental Biology, SB RAS,
670047, Ulan-Ude, Sakhyanovoi str., 6, e-mail: sdenis1178@mail.ru

Demography and condition of rare and endemic *Oxytropis* species in Priol'khonye steppes have been studied. Most of the studied populations are complete, definitive, normal, mature with monomodal or bimodal left-sided ontogenic spectra. The analysis of the cenopopulations state showed that moderate grazing does not affect them. Under overgrazing ontogenic spectrum is usually right-handed, cenopopulations become not complete, density of individuals decrease, and declining populations acquire other regressive features. It can be concluded that all studied *Oxytropis* species are vulnerable because of the small size of their populations. One of the main reasons, in addition to a sharp decline of population size due to demographic fluctuations and natural disasters, is the emergence of a number of genetic problems caused by the loss of genetic diversity, inbreeding and genetic drift. In this connection it is necessary to study the genetic diversity of rare endemic *Oxytropis* species and implement the regular monitoring of their populations.

Kew words: plant conservation, endangered species, endemic, *Oxytropis triphylla*, *O. microphylla*, *O. popoviana*, *O. peschkovae*, demography, Priol'khonye.

ВВЕДЕНИЕ

Приольхонье занимает особое место во всей Восточной Сибири благодаря обилию на данной территории эндемичных растений, высокой концентрации редких видов различного генезиса и наличию фитоценозов, сформированных группировками редких растений (Зарубин, Ляхова, 1999; Бардунов и др., 2006). Учитывая редкость и реликтовость степных сообществ на маломорском побережье Байкала, ранее отмечалась острая необходимость создания заказника или заповедника (Пеш-

кова, 1981, 1983). На сегодня все редкие степные комплексы включены в территорию Прибайкальского национального парка, но без изъятия их из сельскохозяйственного использования. В дальнейшем планировалось включить редкие степные фитоценозы в состав заповедной и охранной зон парка. Однако, по последним данным, большая часть уникальных степных участков будет использована для расширения населенных пунктов и создания рекреационной зоны (Рябцев, 2009). Следует отме-

Таблица 1

Сравнительная характеристика изученных видов рода *Oxytropis* DC.

Показатель, регион	<i>Oxytropis microphylla</i>	<i>Oxytropis peschkovae</i>	<i>Oxytropis poroviana</i>	<i>Oxytropis triphylla</i>
Категория и статус Иркутская область Республика Бурятия	2 (V) –	2 (V) 16 (EN)	2 (V) 3 (NT)	1 (E) 3 (NT)
Число местонахождений Иркутская область	9	14	19	19
Плотность популяций Иркутская область	Нет данных	0,7–1,3 ос./м ² (бухты Ая и Анга)	2,9 ос./м ² (мыс Зундук)	~8,2 ос./м ² (мысы Зундук, Хужир. Ото-Хушун и Хобой)
Наличие вида в списках охраны	КК Иркутской области (2010)	КК Иркутской области (2010), КК Республики Бурятия (2013)	КК Иркутской области (2010), КК Республики Бурятия (2013)	КК РФ (2008), КК Иркутской области (2010), КК Республики Бурятия (2013)
Наличие вида на особо охраняемых природных территориях	Прибайкальский национальный парк	Байкало-Ленский заповедник, Прибайкальский национальный парк, Забайкальский национальный парк	Прибайкальский национальный парк	Баргузинский заповедник, Прибайкальский национальный парк
Дополнительные комментарии	Реликт древнесредиземноморской (миоцен-плиоценовой) флоры ангаридской приуроченности (Пешкова, 1972а)	Миоцен-плиоценовый реликт среднеземноморской флоры ангаридской приуроченности (Пешкова, 1972б)	Эндемик Байкальской Сибири	Плиоценовый реликт (Пешкова, 1972а, 2001). Эндемик Байкальской Сибири

Примечание. Данные приведены согласно Красной книге Иркутской области (2010) и Красной книге Республики Бурятия (2013).

тить, что подобные меры на фоне возросшей рекреационной деятельности могут привести к сокращению численности или даже исчезновению уникальных редких и реликтовых степных видов и фитоценозов. Также на территории Приольхонья по обилию эндемиков выделяется семейство *Fabaceae*, на долю которого приходится 10 видов, что составляет 30 % от общего числа эндемичных видов на данной территории (Бардунов и др., 2006). В списке редких видов особо интересными для дальнейших исследований являются виды рода *Oxytropis* DC., для которых имеются лишь отрывочные сведения по их биологии и численности популяций.

В работе Л.И. Малышева (2006) отмечается, что род *Oxytropis* имеет модельное значение, поскольку выявленные хорологические центры изученных видов соответствуют схемам ботанико-географического районирования Северной и Центральной Азии. Общий анализ распространения видов и подвидов *Oxytropis* на территории Азиатской России показал большее число таксонов на территории Республики Бурятия (включая эндемичные и гемизндемичные виды). Распределение редких видов рода *Oxytropis* на территории Байкальской Сибири (по данным Красных книг) подтверждает наличие в Иркутской области 13 видов, Забайкальском крае – 8 видов, Республике Бурятия – 7 видов (табл. 1). Несмотря на малое число редких видов рода *Oxytropis* на территории Республики Бурятия, большая часть из них (4 вида) находится под федеральной охраной (Красная книга..., 2008). В список редких и исчезающих остролодочников на территории Иркутской области вошли байкало-саянские эндемики, такие как *Oxytropis adenophylla* Popov, *O. bargusinensis* Peschkova, *O. tomputdae* Popov, *O. oxyphylloides* Popov, которые, за исключением последнего, также отмечаются на территории Забайкалья. Кроме того, на территорию Иркутской области заходит северо-восточная часть ареала центрально-азиатского вида *Oxytropis tragacanthoides* Fisch. Интересен редкий статус вида *Oxytropis sylvatica* (Pall.) DC. в Иркутской области и Забайкальском крае, который довольно широко распространен на всей территории Республики Бурятия. Следует также отметить, что дизъюнктивные местонахождения альпийского вида *Oxytropis kodarensis* Jurtzev et Malyshev обнаружены лишь на северо-востоке Иркутской области и на севере Забайкальского края.

Наличие большого числа редких остролодочников на территории Иркутской области требует тщательной разработки охранных мероприятий на основе изучения особенностей их биологии и экологии. Поэтому целью настоящей работы является оценка состояния популяций редких видов рода *Oxytropis* на территории Приольхонья и разработка рекомендаций по их охране.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для настоящей работы в основном был собран на территории Ольхонского района Иркутской области (Тажеранская степь) в 2013 г., также использованы данные 2005, 2007 и 2017 гг. по результатам полевых работ на о. Ольхон и западном побережье Байкала от мыса Ото-Хушун до мыса Зундук. Были изучены следующие редкие эндемичные виды рода *Oxytropis*: *Oxytropis triphylla* (Pall.) Pers., *O. microphylla* (Pall.) DC., *O. popoviana* Peschkova и *O. peschkovae* Popov.

Oxytropis triphylla

Хобой. О. Ольхон, мыс Хобой. 23.07.05. Склон западной экспозиции крутизной до 10°. Каменистая разнотравно-овсяницево-селагинелловая степь. Общее проективное покрытие (ОПП) – 70 %, камни – 30 %, проективное покрытие (ПП) *Oxytropis triphylla* – 3 %.

Зундук 1. Мыс Зундук. 28.07.05. Остепненный каменисто-щебнистый плоский участок на вершине сопки. Дриадово-разнотравная степь. ОПП – 65 %, камни – 25 %, ПП *Oxytropis triphylla* – 2 %.

Зундук 2. Мыс Зундук. 09.07.07. Склон юго-восточной экспозиции крутизной до 10°. Разнотравно-ковыльная степь. ОПП – 70 %, камни – 10 %, ПП *Oxytropis triphylla* – менее 1 %.

Зундук 3. Мыс Зундук. 09.07.07. Склон южной экспозиции крутизной 5°. Разнотравно-осоково-злаковая степь. ОПП – 30 %, камни – 50 %, ПП *Oxytropis triphylla* – менее 1 %.

Хадарта. Мыс Хадарта. 14.07.07. Каменистый склон юго-западной экспозиции крутизной 10°. Селагинеллово-злаково-разнотравная степь. ОПП – 40 %, камни – 20 %, ПП *Oxytropis triphylla* – менее 1 %.

Ая-Рядовая. Вблизи пещеры Ая-Рядовая. 14.06.13. Пологая верхушка каменистого склона. Твердоватоосоково-дриадово-разнотравная степь. ОПП – 25 %, ПП *Oxytropis triphylla* – менее 1 %.

Бухта Ая. 14.06.13. Степной склон на северо-западе бухты Ая юго-восточной экспозиции крутизной 19°. Крыловоковыльно-твердоватоосоковая степь. ОПП – 55 %, ПП *Oxytropis triphylla* – 1 %.

Усть-Анга 1. Правый берег р. Анга. 15.06.13. Степной склон юго-восточной экспозиции крутизной 28°. Разнотравно-селагинелловая степь. ОПП – 75 %, ПП *Oxytropis triphylla* – менее 1 %.

Усть-Анга 2. Левый берег р. Анга. 16.06.13. Степной склон северо-западной экспозиции 9° крутизной. Дриадово-разнотравная степь. ОПП – 65 %, ПП *Oxytropis triphylla* – менее 1 %.

Улан-Нур. Мыс Улан-Нур. 18.06.13. Степной склон южной экспозиции крутизной 13°. Хамеродосово-разнотравно-селагинелловая степь. ОПП – 80 %, камни – 20 %, ПП *Oxytropis triphylla* – менее 1 %.

Плато Ая 1. Плато Ая. 19.06.13. Степной склон северо-западной экспозиции крутизной 7°. Стоповидноосоково-селагинелловая степь. ОПП – 50 %, камни и щебень – 50 %, ПП *Oxytropis triphylla* – менее 1 %.

Плато Ая 2. Плато Ая. 19.06.13. Степной склон крутизной 5°. Твердоватоосоково-овсяницева степь. ОПП – 60 %, ПП *Oxytropis triphylla* – менее 1 %.

Oxytropis microphylla

Гурби-Нур. Берег оз. Гурби-Нур. 17.06.13. Чиевая степь с термописом.

Улан-Нур 1. Мыс Улан-Нур. 18.06.13. Степной карбонатный склон южной экспозиции крутизной 12°. Разнотравно-полынно-остролодочниковая степь. ОПП – 30 %, ПП *Oxytropis microphylla* – 1 %. Ненарушенный участок.

Улан-Нур 2. Мыс Улан-Нур. 18.06.13. Степной карбонатный склон южной экспозиции крутизной 9°, конус выноса известняковых пород. Полынно-остролодочниковая степь. ОПП – 20 %, ПП *Oxytropis microphylla* – 10 %. Средненарушенный участок.

Улан-Нур 3. Мыс Улан-Нур. 18.06.13. Степной карбонатный склон южной экспозиции крутизной 2°. Овсяницево-остролодочниковая степь. ОПП – 15 %, ПП *Oxytropis microphylla* – 6 %. Сильнонарушенный участок.

Озёра. Окрестности с. Озёра. 20.06.13. Берег засоленного озера крутизной склона 4°. Осоково-остролодочниковая степь. ОПП – 50 %, ПП *Oxytropis microphylla* – 40 %.

Oxytropis popoviana

Зундук 1. Мыс Зундук. 28.07.05. Остепненный каменисто-щебнистый плоский участок на вершине сопки. Дриадово-разнотравная степь. ОПП – 65 %, камни – 25 %, ПП *Oxytropis popoviana* – 2 %.

Зундук 2. Мыс Зундук. 09.07.07. Склон юго-восточной экспозиции крутизной 7°. Разнотравно-ковыльная степь. ОПП – 70 %, камни – 10 %, ПП *Oxytropis popoviana* – 2 %.

Хохё-Нахойтуй. Мыс Хохё-Нахойтуй. 09.07.07. Склон южной экспозиции крутизной до 10°. Копеchnиково-дриадовая степь. ОПП – 30 %, камни – 50 %, ПП *Oxytropis popoviana* – 2 %.

Хужир. Мыс Хужир. 12.07.07. Южный склон до 5° крутизной. Селагинеллово-разнотравно-осоковая степь. ОПП – 60 %, камни – 10 %, ПП *Oxytropis popoviana* – 5 %.

Oxytropis peschkovae

Ая. Бухта Ая. 16.06.2013. Склон северо-западной экспозиции крутизной до 18°. Крыловоковыльно-осоково-вострецовая степь. ОПП – 90 %, ПП *Oxytropis peschkovae* – менее 1 %.

Гызги-Нур. Окр. оз. Гызги-Нур. 18.06.2017. Склон северной экспозиции крутизной 9°. Крыловоковыльно-китайсковостречовая степь. ОПП – 50 %, ПП *Oxytropis peschkovae* – менее 1 %.

Хужир. О. Ольхон, окр. с. Хужир. 21.06.2017. Склон северо-западной экспозиции крутизной 16°. Гмелиновопопынно-китайсковостречовая степь. ОПП – 20 %, ПП *Oxytropis peschkovae* – менее 1 %.

Тажеранская. Тажеранская степь. 3.5 км на восток от трассы Еланцы–Сахюртэ. 23.06.2017. Склон северо-западной экспозиции крутизной 10°. Алтайскохамеродосово-селагинелловая степь. ОПП – 25 %, ПП *Oxytropis peschkovae* – менее 1 %.

Намиш-Нур 1. Окр. оз. Намиш-Нур. 25.06.2017. Склон северо-западной экспозиции крутизной 6°. Стоповидноосоково-селагинелловая степь. ОПП – 60 %, ПП *Oxytropis peschkovae* – менее 1 %.

Намиш-Нур 2. Окр. оз. Намиш-Нур. 25.06.2017. Склон юго-восточной экспозиции крутизной 10°. Тимьяново-кистевидномятликовая степь. ОПП – 70 %, ПП *Oxytropis peschkovae* – 1 %.

Бегул. Окр. залива Бегул. 26.06.2017. Склон северо-западной экспозиции крутизной 7°. Чиевожитняковая степь. ОПП – 70 %, ПП *Oxytropis peschkovae* – менее 1 %.

Усть-Анга. Окр. с. Усть-Анга. 26.06.2017. Склон северной экспозиции крутизной 24°. Разнотравно-чиевая степь. ОПП – 75 %, ПП *Oxytropis peschkovae* – менее 1 %.

Описание онтогенетических состояний проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Ценопопуляции растений..., 1976, 1988). Онтогенетическую структуру ценопопуляций анализировали по критерию дельта-омега Л.А. Животовского (2001), а также с использованием таких демографических показателей, как индексы восстановления и старения (Глотов, 1998). Индекс эффективности (ω) рассчитывали по методике Л.А. Животовского (2001), индекс возрастности (Δ) – А.А. Уранова (1975). Была определена эффективная (Животовский, 2001) и экологическая плотность особей в ценопопуляциях (Одум, 1986). За счетную единицу принимали особь.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

С целью инвентаризации и оценки состояния редких видов рода *Oxytropis* летом в 2013 г. нами детально обследованы территории Тажеранской степи и побережья озера Байкал на участке от с. Озёра до мыса Улан-Нур. В итоге этой работы подтверждено существование ряда известных мес-

тообитаний, а также найдены новые местонахождения таких видов, как *O. triphylla*, *O. microphylla* и *O. peschkovae* (рис. 1), дана оценка численности ценопопуляций, в 29 из них изучена онтогенетическая структура. Уточнены данные, приведенные в Красной книге Иркутской области (2010):

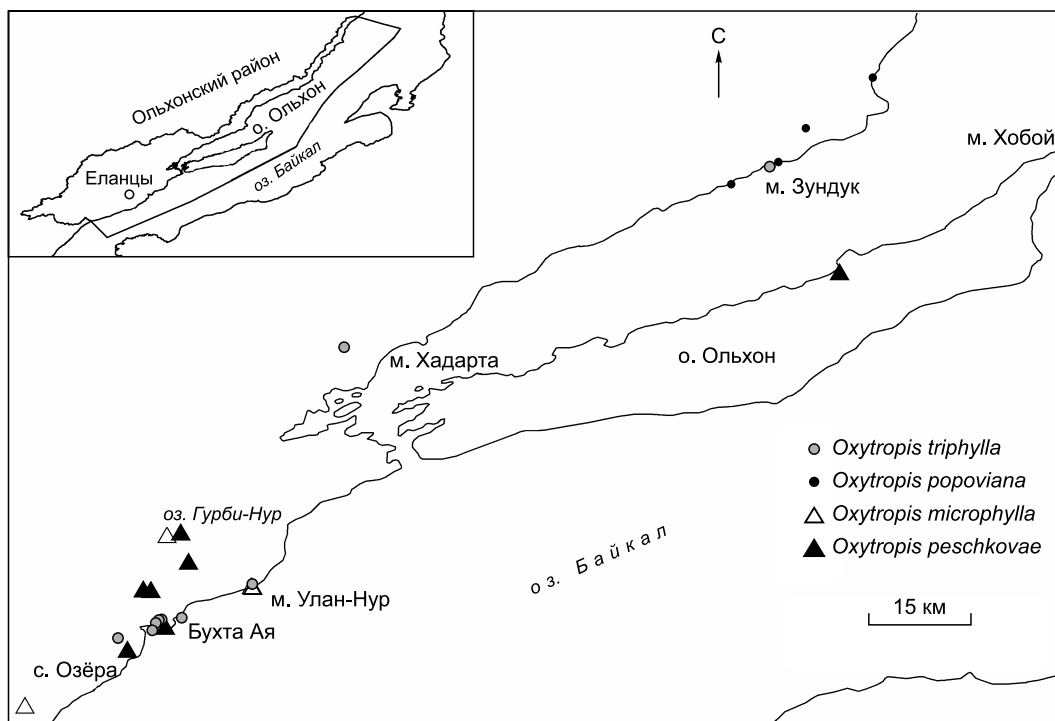


Рис. 1. Изученные ценопопуляции видов рода *Oxytropis*. Обозначения ценопопуляций – см. в тексте.

O. triphylla в окрестностях бухт Анга и Ая, с. Озёра и оз. Холбо-Нур; *O. microphylla* в окрестностях с. Озёра, озер Гурби-Нур, Цаган-Тырма, Холбо-Нур и на мысе Улан-Нур; *O. peschkovae* в бухте Ая

и окрестностях с. Усть-Анга. Обнаружены новые местонахождения: *O. triphylla* – на мысе Улан-Нур, вблизи озер Шадор-Нур и Намиш-Нур; *O. microphylla* и *O. peschkovae* – вблизи озер Гызги-Нур и



Фото 1. *Oxytropis triphylla*:

а – цветущие экземпляры, *б* – плодоносящие. Здесь и далее (кроме фото 3) фото авторов.



Фото 2. *Oxytropis microphylla*.



Фото 3. *Oxytropis popoviana*. Фото С.Г. Казановского.



Фото 4. *Oxytropis peschkovae*:

а – цветущие экземпляры, *б* – плодоносящие.

Намиш-Нур. Местонахождение *O. microphylla* на берегу бухты Ая можно считать утерянным вследствие высокой рекреационной нагрузки. Тщательное обследование территории не привело к обнаружению вида.

В результате оценки численности *O. triphylla* установлено, что популяция у с. Озёра представлена 194 особями на площади 300 м², популяция на мысе Улан-Нур – 300 особями, а в маленьких популяциях в окрестностях озёр Шадор-Нур и Намиш-Нур насчитывается 50 и 88 особей соответственно. На плато Ая нами обнаружено еще 6 небольших популяций этого вида с плотностью растений 0.06–0.4 ос./м² и общей численностью 210 особей. Популяция *O. microphylla* на берегу оз. Гызги-Нур насчитывала 30 особей, а численность растений на восточном побережье оз. Намиш-Нур составила около 500 особей (плотность – 1.3 шт./м²). Для *O. peschkovae* найдены новые местообитания в окрестностях озёр Гызги-Нур, Намиш-Нур и залива Бегул. Единичные растения или

их группы от 2 до 10 растений спорадически встречаются на территории плато Ая и в Тажеранской степи.

По нашим данным, на западном побережье Байкала *O. triphylla* (фото 1) обитает в каменистых разнотравно-осоково-злаковых, разнотравно-бобово-злаковых, голубоостролодочниково-овсяницево-разнотравных и овсяницево-разнотравно-селагинелловых степях, с общим проективным покрытием от 30 до 70 % в различных фитоценозах. При этом проективное покрытие *O. triphylla* невелико и составляет 1–5 %. Экологическая плотность в большей части изученных ЦП варьирует от 0.9 до 6.1 ос./м² (рис. 2), эффективная плотность составляет 0.5–3.4 ос./м². В наиболее благоприятных условиях обитания (ЦП Улан-Нур) экологическая плотность может достигать 10.6 ос./м², а эффективная – 7.4 ос./м². Наиболее высокие показатели плотности отмечены в петрофитных вариантах степей – ЦП Хобой, Улан-Нур, плато Ая (см. рис. 2). Однако при высоком обилии таких видов,

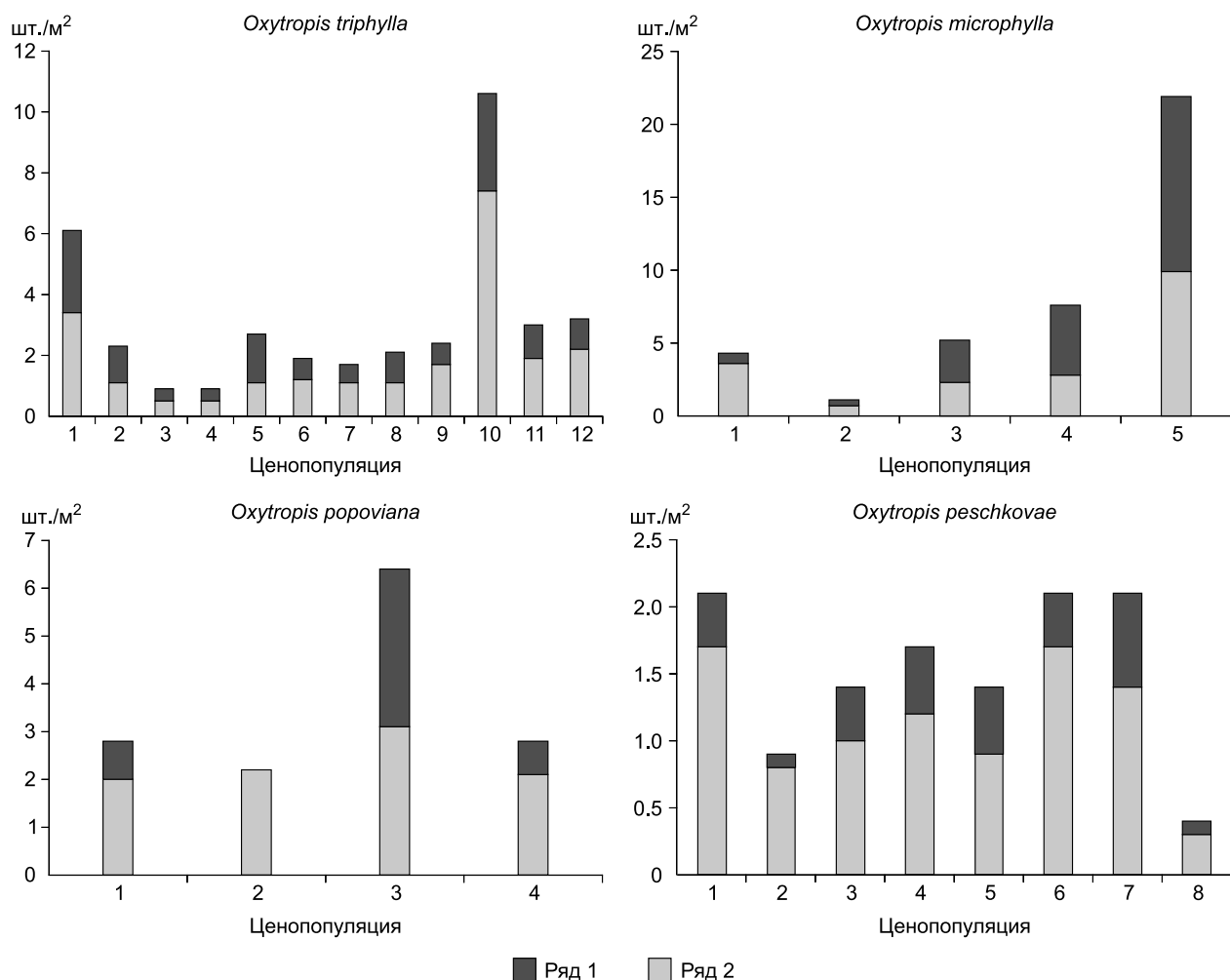


Рис. 2. Плотность особей в различных ЦП четырех видов рода *Oxytropis*.

Весь столбец – экологическая плотность (плотность всех особей на 1 м²); нижняя часть столбца – эффективная плотность (плотность генеративных особей на 1 м²). Обозначения ценопопуляций – см. табл. 2.

как *Selaginella sanquinolenta* и *Chamaerhodos altaica*, наблюдается угнетение растений *O. triphylla*, снижение до критического минимума возможности прорастания семян и выживания проростков. Это послужило причиной невысокой плотности особей данного вида в ЦП Усть-Анга 1. Еще более низкие показатели плотности характерны для ценопопуляций, обитающих в крупно- и мелкодерновиннозлаковых степях в условиях высокой задернованности (Зундук 2).

Изучение онтогенетической структуры 12 ЦП *O. triphylla* показало, что большинство из них являются нормальными, полночленными. В тех случаях, когда ЦП неполночленные, в них могут отсутствовать ювенильные, имматурные, среднегенератив-

ные и сенильные особи (табл. 2). Онтогенетические спектры большинства ЦП правосторонние, три – левосторонние. Абсолютный максимум в правосторонних спектрах чаще всего приходится на старые генеративные растения, в субоптимальных условиях обитания (Усть-Анга 1 и Зундук 1) наблюдается сдвиг абсолютного максимума на субсенильные особи. Локальные максимумы – на виргинильные и молодые генеративные растения.

Для левосторонних спектров характерен абсолютный максимум на имматурных (Хадарта), виргинильных (Хобой) и генеративных молодых (Улан-Нур) возрастных состояниях, локальный – на старых генеративных и субсенильных. Левосторонние спектры свойственны популяциям, обита-

Таблица 2

Некоторые демографические показатели ценопопуляций *Oxytropis*

Номер ЦП	Ценопопуляция	Онтогенетический состав ценопопуляций, %								Δ	ω	I _в	I _{ст}	Тип ЦП
		j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s					
<i>Oxytropis triphylla</i>														
1	Хобой	2.7	11.7	22.5	18.9	11.7	<u>14.4</u>	12.6	5.41	0.41	0.56	0.45	0.18	Переходная
2	Зундук 1	2.2	6.7	<u>11.1</u>	<u>11.1</u>	8.9	11.1	26.7	22.2	0.62	0.48	0.39	0.49	Старая
3	Зундук 2	5.0	10.0	<u>15.0</u>	7.5	12.5	30.0	10.0	10.0	0.51	0.57	0.38	0.20	Переходная
4	Зундук 3	–	7.7	<u>18.0</u>	2.6	–	33.3	25.6	12.8	0.62	0.50	0.42	0.39	Старая
5	Хадарты	11.3	26.4	20.8	7.5	5.7	11.3	<u>16.9</u>	–	0.32	0.42	0.71	0.17	Молодая
6	Ая-Рядовая	1.69	6.78	10.17	<u>28.81</u>	3.39	32.2	15.25	1.69	0.50	0.64	0.22	0.17	Переходная
7	Бухта Ая	3.03	6.06	18.18	<u>21.21</u>	9.09	33.33	6.06	3.03	0.45	0.64	0.30	0.09	»
8	Усть-Анга 1	–	1.45	<u>18.84</u>	2.9	–	14.5	42.03	20.29	0.70	0.43	0.54	0.62	Старая
9	Усть-Анга 2	–	–	10.26	10.26	5.13	55.12	16.67	2.56	0.64	0.68	0.13	0.19	Стареющая
10	Улан-Нур	0.94	0.94	14.15	31.13	13.2	<u>27.35</u>	10.38	1.89	0.48	0.70	0.18	0.12	Зрелая
11	Плато Ая 1	1.11	13.33	21.11	37.78	12.22	8.89	4.44	1.11	0.31	0.32	0.38	0.06	Зреющая
12	Плато Ая 2	2.08	1.04	10.42	<u>31.25</u>	9.38	33.33	9.38	3.12	0.50	0.69	0.16	0.13	Зрелая
<i>Oxytropis microphylla</i>														
1	Гурби-Нур	–	–	–	67.44	25.58	6.98	–	–	0.36	0.84	–	–	Зрелая
2	Улан-Нур 1	4.88	9.76	9.76	<u>21.95</u>	12.19	36.58	4.88	–	0.45	0.67	0.26	0.05	Переходная
3	Улан-Нур 2	23.66	27.96	13.98	2.15	<u>18.28</u>	13.97	–	–	0.23	0.44	0.66	–	Молодая
4	Улан-Нур 3	20.59	27.94	30.88	13.97	4.41	1.47	0.74	–	0.13	0.36	0.8	0.01	Та же
5	Озёра	10.94	29.78	23.1	<u>16.72</u>	8.21	8.51	2.74	–	0.22	0.45	0.66	0.03	»
<i>Oxytropis popoviana</i>														
1	Зундук 1	<u>11.1</u>	–	5.6	11.1	27.8	33.3	11.1	–	0.52	0.71	0.19	0.11	Зрелая
2	Зундук 2	–	–	10.7	35.7	25.0	<u>28.6</u>	–	–	0.44	0.81	0.11	–	»
3	Хохё-Нахойтуй	6.3	3.1	<u>18.8</u>	12.5	6.2	12.5	28.1	12.5	0.55	0.49	0.47	0.41	Переходная
4	Хужир	–	5.0	15.0	30.0	25.0	20.0	5.0	–	0.42	0.73	0.21	0.05	Зрелая
<i>Oxytropis peschkovae</i>														
1	Ая	–	–	2.41	43.37	20.48	<u>26.51</u>	6.02	1.2	0.48	0.79	0.03	0.07	Зрелая
2	Гызги-Нур	–	1.37	4.11	10.96	17.81	61.64	4.11	–	0.40	0.84	0.07	0.04	Та же
3	Хужир	–	3.75	7.5	11.25	13.75	40.0	20.0	3.75	0.43	0.74	0.15	0.24	»
4	Тажеранская	–	–	2.5	35.0	29.17	<u>32.5</u>	0.83	–	0.29	0.71	0.03	0.01	Зреющая
5	Намиш-Нур 1	–	0.72	2.18	52.17	7.97	<u>34.78</u>	2.18	–	0.28	0.64	0.03	0.02	»
6	Намиш-Нур 2	–	–	–	19.7	21.21	57.57	1.52	–	0.39	0.83	0	0.02	Зрелая
7	Бегул	–	–	1.14	46.59	12.5	<u>35.23</u>	4.54	–	0.30	0.68	0.01	0.05	Зреющая
8	Усть-Анга	–	–	3.06	<u>23.48</u>	10.2	58.16	4.08	1.02	0.39	0.80	0.03	0.05	Зрелая

Примечание. Полужирным шрифтом выделена онтогенетическая группа растений, на которую приходится абсолютный максимум; подчеркнуты значения локального максимума.

ющим в условиях разнотравно-сфагинелловых, разнотравно-злаково-сфагинелловых и сфагинеллово-злаково-разнотравных степей. Мономодальные спектры отмечаются в ценопопуляциях Усть-Анга 2 с максимумом на генеративных старых особях и плато Ая 1, где максимум приходится на генеративные молодые растения.

Во всех онтогенетических спектрах изученных ценопопуляций отмечена большая фракция генеративных растений (24.5–74.0 %), состоящая преимущественно из молодых и старых генеративных особей. Исключением служит ЦП Усть-Анга 1, где доля особей генеративного периода 17.4 %. Во всех ЦП *O. triphylla* имеется достаточное количество растений прегенеративного периода – 10.3–58.5 %, из них 10.2–22.5 % виргинильных особей, обеспечивающих непрерывное пополнение генеративной фракции. Это свидетельствует об устойчивом существовании вида в данных сообществах и благоприятных условиях для его возобновления (индекс восстановления составляет 0.13–0.71).

По классификации дельта–омега ценопопуляции *O. triphylla* относятся ко всем возможным типам (см. табл. 2). Значительные различия в величине индекса старения (0.06–0.62) свидетельствуют о том, что процессы старения особей в разных ценопопуляциях протекают с неодинаковой скоростью.

Это связано с различиями в эколого-ценотических условиях местообитаний и в большей степени с различной степенью антропогенного воздействия на популяции *O. triphylla*. Во всех изученных фитоценозах вид проявляет пациентную жизненную стратегию и демонстрирует способность выживать в неблагоприятных условиях.

O. microphylla (фото 2) обитает по берегам засоленных озер, в солонцеватых степях и на карбонатных склонах, где чаще всего встречается в чиевых, разнотравно-полынно-остролодочниковых и овсяницево-остролодочниковых сообществах. Показатели экологической плотности ценопопуляций варьируют от 1.1 ос./м² в ненарушенных местообитаниях до 7.5 ос./м² в сильнонарушенных на карбонатных склонах, еще более значительны различия в плотности у ЦП, обитающих по побережьям озер – от 4.3 до 21.9 ос./м² (см. фото 2). Показатель эффективной плотности популяции также значительно колеблется – от 0.7 до 9.9 ос./м².

Изучение онтогенетической структуры ЦП этого вида в местообитаниях различной степени нарушенности показало, что на участках, не затронутых выпасом и рекреацией, формируются нормальные полночленные ЦП (рис. 3). При сильных нарушениях происходит смена центрированного онтогенетического спектра на левосторонний (при

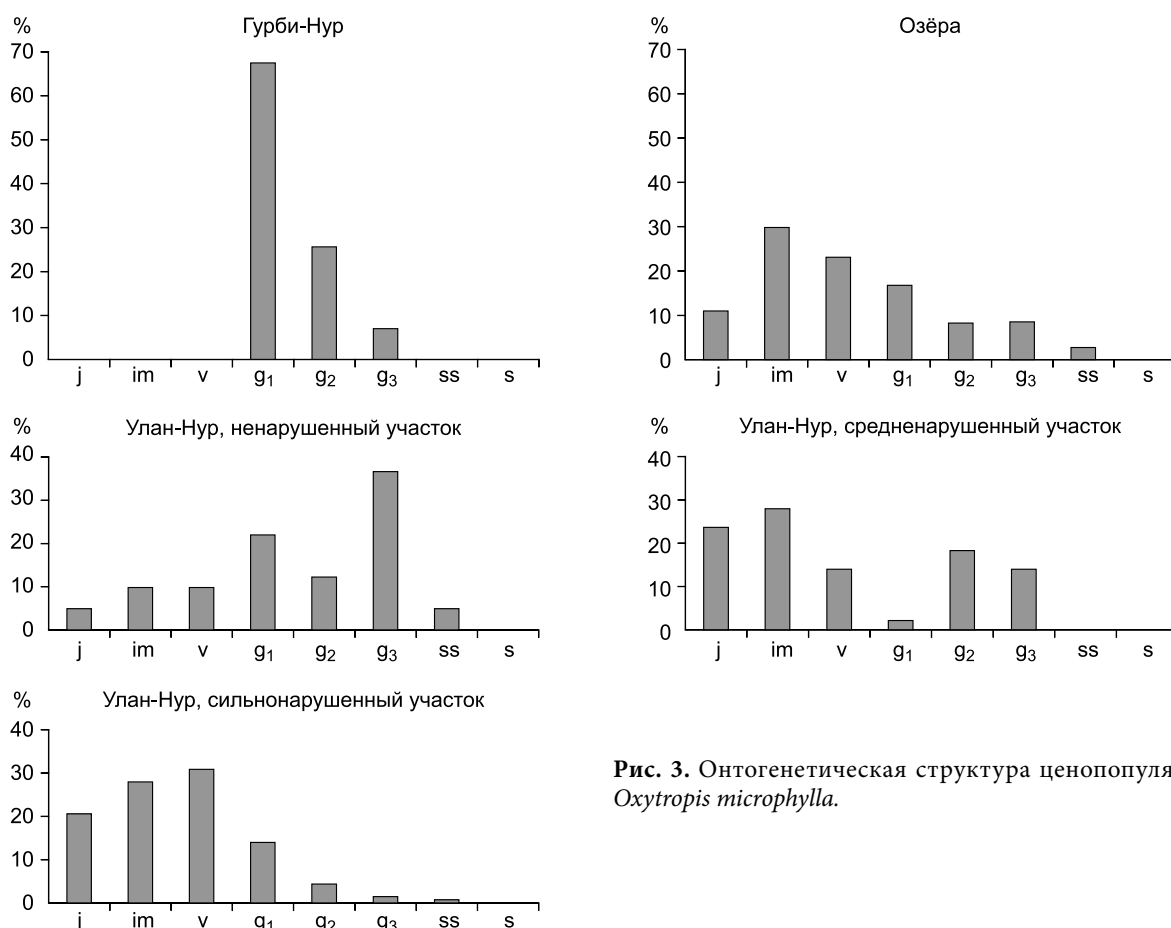


Рис. 3. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Oxytropis microphylla*.

этом увеличивается доля особей прегенеративного периода). Одновременно с этим в значительной степени снижается численность особей генеративного и сенильного периодов вплоть до полного выпадения особей постгенеративной фракции. По-видимому, нарушенность растительного покрова создает условия для прорастания большего числа семян этого вида, а отсутствие конкуренции с другими видами благоприятствует дальнейшему развитию молодых особей. Оценка онтогенетических индексов показала, что в молодых ЦП наблюдается наиболее высокий индекс восстановления (от 0.66 до 0.8), а индекс старения варьирует от 0 до 0.03; в зрелой ЦП индексы восстановления и старения равны нулю, в переходной ЦП индекс восстановления – 0.26, индекс старения – 0.05.

Можно заключить, что *O. microphylla* обладает пациенто-эксплерентной стратегией, и в обычных условиях он выступает как пациент, формируя малочисленные популяции. При нарушениях растительного покрова вследствие различных причин вид проявляет способность активно захватывать свободное пространство, реализуя свои возможности эксплорента.

O. popoviana (фото 3) в Приольхонье обитает в дриадово-разнотравных, разнотравно-ковыльных, копеечниково-дриадовых и селлагинеллово-разнотравно-осоковых степях, приуроченных к пологим склонам. Экологическая плотность в популяциях этого вида невысока и составляет в среднем 3.7 ос./м² (от 2.8 до 6.4), эффективная плотность – от 2 до 3.1 ос./м² (см. рис. 2). Большинство изученных ЦП *O. popoviana* – неполночленные, отсутствуют особи наименее конкурентоспособных онтогенетических состояний: ювенильного, имматурного, субсенильного и сенильного. Наличие особей всех онтогенетических состояний было отмечено лишь в ЦП Хохё-Нахойтуй (см. табл. 2). Онтогенетические спектры главным образом бимодальные, основной максимум приходится на генеративные молодые, генеративные старые и субсенильные особи, локальный – на ювенильные, виргинильные и генеративные старые особи. Большая часть ЦП относится к зрелым, где индекс восстановления варьирует от 0.11 до 0.21, а индекс

старения – от 0 до 0.11. При этом доля генеративных растений стабильно высока и составляет 71.4–89.3 %.

O. peschkovae (фото 4) на территории Приольхонья произрастает в злаковых, разнотравно-злаковых и разнотравно-злаково-селлагинелловых степях. В этих сообществах ценопопуляции *O. peschkovae* характеризуются невысокой плотностью (0.4–2.1 ос./м²), неполночленностью (отсутствуют ювенильные, имматурные, виргинильные и сенильные особи), преобладанием фракции генеративных растений (65–98.5 %). Эффективная плотность незначительно меньше экологической и составляет 0.3–1.7 ос./м². Наблюдаются онтогенетические спектры двух типов: мономодальные с пиком на старых генеративных особях и левосторонние, в большинстве случаев с абсолютным максимумом на молодых генеративных особях, и с локальным – на группе старых генеративных растений. По классификации “дельта-омега” ценопопуляции вида относятся к зрелым и зреющим. Индекс восстановления низкий и варьирует от 0 до 0.15, что свидетельствует о слабом возобновлении в ЦП *O. peschkovae*, индекс старения тоже невысокий – от 0.01 до 0.24 (см. табл. 2). Так же как *O. triphylla* и *O. popoviana*, *O. peschkovae* реализует в изученных сообществах пациентную стратегию.

В результате исследований установлено, что степень пастбищной нагрузки оказывает значительное влияние на состояние ценопопуляций изученных видов. Умеренный выпас им не вредит и даже создает благоприятные условия для прорастания семян и выживания проростков, ювенильных особей. При чрезмерной пастбищной нагрузке онтогенетические спектры становятся правосторонними, неполночленными, плотность особей в ценопопуляциях снижается и популяции приобретают регрессивные черты. Такой же характер влияния степени пастбищной дигрессии на существование ценопопуляций отмечается и для других редких степных видов рода *Oxytropis*, таких как *O. reverdattoi*, *O. nuda* и *O. spicata* (Гуреева, Бытотова, 2001; Бытотова, Гуреева, 2006; Ильина, 2014).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изученные виды рода *Oxytropis* являются биоморфами моноцентрического типа, не способными к вегетативному размножению, которое осуществляется исключительно семенным путем. Онтогенетическая структура большинства изученных ценопопуляций всех видов рода *Oxytropis* характеризуется высокой долей генеративных растений, что в сочетании с длительным генеративным периодом создает возможность регулярного возобновления и устойчивого существования этих

популяций. Наличие в большинстве популяций стабильной фракции растений прегенеративного периода также свидетельствует о достаточно благополучном состоянии изученных видов. Этим видам свойственна пациентная жизненная стратегия, *O. microphylla* также обладает эксплерентностью, которая реализуется в нарушенных фитоценозах. Анализ состояния ценопопуляций показал, что умеренная пастбищная дигрессия не наносит им вреда. В случае сильного выпаса или перевыпаса в

ценопопуляциях наблюдается элиминация наиболее уязвимых ювенильных и имматурных растений, снижение доли генеративных особей, резко возрастает доля сенильных растений.

В настоящее время все изученные виды рода *Oxytropis* уязвимы из-за малого размера их популяций, которые находятся в пределах узкого ареала (как географического, так и экологического). Существует несколько основных причин, которые приводят малые популяции к быстрому падению численности и локальному исчезновению. Одной из главных причин, помимо резкого снижения численности популяций из-за демографических колебаний и природных катастроф, является возникновение ряда генетических проблем, обусловленных потерей генетического разнообразия, род-

ственным скрещиванием и дрейфом генов. В связи с этим необходимо изучение генетического разнообразия редких эндемичных видов рода *Oxytropis*, а также осуществление регулярного мониторинга состояния их популяций.

Благодарности. Авторы благодарят с.н.с., к.б.н. С.Г. Казановского за предоставленную фотографию *O. pporoviana*.

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках гранта Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 16-04-01399. Исследования Д.В. Санданова частично проводились по проекту № АААА-А17-117011810036-3 и ФАНО № 0337-2016-0001.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардунов Л.В., Макрый Т.В., Киселёва А.А., Казановский С.Г. Особенности флоры и растительности Приольхонья (западное побережье Байкала) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 1. С. 23–33.
- Бытотова С.В., Гуреева И.И. Эколого-демографический анализ ценопопуляций эндемика островных приенисейских степей – *Oxytropis nuda* (Fabaceae) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 5. С. 744–754.
- Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149.
- Гуреева И.И., Бытотова С.В. Эколого-демографические исследования *Oxytropis reverdattoi* Jurtz. (Fabaceae) // Krylovia. 2001. Т. 3, № 2. С. 99–105.
- Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Зарубин А.М., Ляхова И.Г. Уникальность степной флоры острова Ольхон // Разнообразие растительного покрова Байкальского региона: материалы Междунар. науч. конф. Улан-Удэ, 1999. С. 16–17.
- Ильина В.Н. Особенности онтогенетической структуры ценопопуляций остроолодочника колосистого (*Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch., Fabaceae) в Самарской области // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2014. Т. 16, № 5 (5). С. 1637–1643.
- Красная книга Иркутской области. Иркутск, 2010. 480 с.
- Красная книга Республики Бурятия. Улан-Удэ, 2013. 688 с.
- Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). М., 2008. 854 с.
- Малышев Л.И. Модельное значение рода *Oxytropis* (Fabaceae) для ботанико-географического районирования Северной и Центральной Азии // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 8. С. 1145–1156.
- Одум Ю. Экология / Ю. Одум. М., 1986. Т. 2. 209 с.
- Пешкова Г.А. Степная флора Байкальской Сибири / Г.А. Пешкова. М., 1972а. 207 с.
- Пешкова Г.А. Третичные реликты в степной флоре Байкальской Сибири // Научные чтения памяти М.Г. Попова. Иркутск, 1972б. 12- и 13-е чтения. С. 25–58.
- Пешкова Г.А. Особенности степной флоры Приольхонья (оз. Байкал) и задача ее охраны // Охрана растительного мира Сибири. Новосибирск, 1981. С. 40–47.
- Пешкова Г.А. Работа по составлению сводки о редких и исчезающих растениях Центральной Сибири и перспективы организации их охраны // Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск, 1983. С. 49–54.
- Пешкова Г.А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск, 2001. 192 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.
- Рябцев В.В. Степям Прибайкалья грозит уничтожение // Степной бюл. 2009. № 26. С. 43–46.
- 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 (очерки популяционной биологии). М., 1988. 182 с.