

**СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕДКОГО ВИДА
RHAPONTICUM CARTHAMOIDES (ASTERACEAE) В РЕСПУБЛИКЕ АЛТАЙ**

И.Н. Кубан, О.В. Дорогина, Е.В. Жмудь

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: irinakuban@gmail.com

Изучена изменчивость морфометрических признаков у особей из трех ценопопуляций редкого для Республики Алтай вида *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin. Выявлено, что недостаточное количество осадков в осенне-зимневесенний период, предшествующий цветению, является ограничивающим фактором для роста и развития растений этого вида. Изученные ценопопуляции на Семинском перевале и горе Красная относятся к нормальным дефинитивным, их особи характеризуются достаточно высокой семенной продуктивностью. Установлено, что в результате умеренной антропогенной нагрузки происходит омоложение популяции за счет увеличения доли виргинильных особей, развивающихся из фрагментов корневищ, оставшихся в почве при заготовке подземной части растений. По нашему мнению, интенсивная, неконтролируемая эксплуатация при сборе корневищ приводит к нарушению демографической структуры ценопопуляций. Рекомендуемая нами мера охраны – регламентирование антропогенной нагрузки в данных местообитаниях. Необходима дальнейшая организация контроля состояния ценопопуляций этого редкого ресурсного вида.

Ключевые слова: *Rhaponticum carthamoides*, редкий вид, ценопопуляции, изменчивость морфологических признаков.

**THE LOCAL POPULATIONS OF THE RARE SPECIES
RHAPONTICUM CARTHAMOIDES (ASTERACEAE) IN THE ALTAI REPUBLIC CONDITION**

I.N. Kuban, O.V. Dorogina, E.V. Zhmud

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: irinakuban@gmail.com

Variability of morphometric features in individuals from three cenopopulations of the species *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin, rare for the Altai Republic, has been studied. Insufficient precipitation in the period preceding flowering is a limiting factor for the growth and development of plants of this species. The studied cenopopulations on the Seminsky Pass and the Krasnaya Mountain are normal definitive, their individuals are characterized by a sufficiently high seed production. As a result of the moderate anthropogenic load from the fragments of rhizomes left in the soil during the harvesting of the underground part of plants, the adult generative plants become rejuvenated and the proportion of virgin individuals increases. In our opinion, intensive, uncontrolled exploitation in the collection of roots leads to a violation of the demographic structure of the cenopopulations. The recommended protection measure is the regulation of anthropogenic load in these habitats. It is necessary to further control the condition of the cenopopulations of this rare and resource species.

Key words: *Rhaponticum carthamoides*, rare species, cenopopulations, the variability of morphological features.

ВВЕДЕНИЕ

Усиление эксплуатации и бесконтрольное использование растительных ресурсов стали причиной того, что отдельные растительные сообщества и их компоненты подвергаются изменениям, а некоторые виды близки к исчезновению. Особенно уязвимыми оказываются редкие виды растений, обладающие ценными лекарственными и декоративными свойствами (Karimian, 2012; Meha et al., 2014; Ames et al., 2017; Akshay et al., 2018).

Мы считаем, что для сохранения этих видов необходимы мониторинговые исследования в при-

родных условиях. Многолетний цикл наблюдений позволяет получить более полные данные о состоянии ценопопуляций – динамике их численности, занимаемой ими территории, особенностях их обитания в разных растительных сообществах, что позволит выявить степень воздействия негативных факторов на ценопопуляции и продолжительность последствий негативного влияния.

К числу редких и находящихся под угрозой исчезновения видов относится *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin (= *Stemmacantha carthamoides*

(Willd.) M. Dittrich) – рапонтикум сафлоровидный (маралий корень).

Ареал *R. carthamoides* – среднеазиатско-южносибирский. Основная часть ареала охватывает горы Алтая, Кузнецкого Алатау, Западных Саян и западную часть Восточного Саяна (Положий, Суров, 1972). Численность природных популяций этого вида резко сокращается из-за использования его корневищ в качестве сырья. В настоящее время вид внесен в “Редкие и исчезающие растения Сибири” (1980), в “Красную книгу растений Алтайского края” (1994) и в “Красные книги Республики Алтай” (2007, 2017). Категория угрожаемого состояния 2(V) – уязвимое.

R. carthamoides – ресурсный вид. Это ценное лекарственное, кормовое и медоносное растение (Растительные ресурсы..., 2013). Поскольку данный вид интенсивно используется, а после эксплуатации численность популяций восстанавливается крайне медленно, необходима его охрана.

Для разработки стратегии сохранения редкого вида *R. carthamoides* необходимым этапом явля-

ется изучение его биологических особенностей. Широкое использование этого вида как источника биологически активных веществ послужило основой для исследования его морфологии и фитоценотической приуроченности. Ранее изучены аспекты его онтогенеза, сезонный ритм развития, способы размножения, биологическая продуктивность (Положий, Суров, 1972). Исследованы вопросы биохимического состава, жизненная форма и особенности демографической структуры в различных эколого-географических условиях, а также описаны возможности интродукции (Сосков, 1956; Положий, Некратова, 1986; Семенова, 2007). Тем не менее наиболее полные сведения о состоянии вида в локальных местообитаниях могут быть получены при мониторинговых исследованиях на постоянных площадках, расположенных в различных эколого-географических условиях.

Цель работы – исследовать изменчивость морфологических признаков и оценить состояние ценопопуляций *R. carthamoides*, произрастающего в Республике Алтай.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объектов для исследования изменчивости морфологических признаков были взяты представители из трех ценопопуляций (ЦП) *R. carthamoides*, произрастающих в Республике Алтай – в Шебалинском районе на Семинском перевале (51°03'93" с.ш., 85°39'43" в.д.) на высоте 1816 м над ур. м., в Усть-Коксинском районе на горе Красная, расположенной в окрестностях с. Кайтанак (50°05'12" с.ш., 85°12'52" в.д.) на высоте 2010 м над ур. м., и на севере Кош-Агачского района в окрестностях пос. Белый Бом на спуске в долину р. Шавла (50°16'22" с.ш., 86°57'05" в.д.) на высоте 1995 м над ур. м. Название ценопопуляций включает в себя первую букву названия местообитания (Семинский перевал – С, подножие горы Красная – К, долина р. Шавла – Ш) и (после дефиса) две цифры, обозначающие последние цифры года проведения исследований. Изучение особей в ЦП на Семинском перевале проводили на субальпийском лугу в кедровом редколесье в следующие сроки: 06.07.2008 г. (№ С-08), 24.06.2009 г. (№ С-09), 02.07.2010 г. (№ С-10), 26.06.2012 г. (№ С-12), 20.06.2013 г. (№ С-13), 03.07.2014 г. (№ С-14), 05.07.2015 г. (№ С-15), 20.07.2016 г. (№ С-16), 21.07.2017 г. (№ С-17). На горе Красная изучены особи на альпийских лугах в кедровом и кедрово-лиственничном редколесье: ЦП № К-10 (01.07.2010 г.), К-14 (01.07.2014 г.), К-17 (23.07.2017 г.). В долине р. Шавла – в ЦП № Ш-14 на субальпийском лугу на поляне редкостойного лиственничника (08.07.2014 г.). В изученные сроки наблюдений растения *R. carthamoides* находились в трех фазах развития – бутонизации (20.06–26.06),

цветения (01.07–08.07) и начала плодоношения (20.07–23.07).

В качестве единицы измерения нами использована особь данного вида. Для оценки внутри- и межпопуляционной изменчивости по морфологическим признакам в каждой ЦП изучали от 5 до 20 особей зрелого генеративного состояния в фазе цветения по количественным показателям вегетативной и генеративной сферы. Изучены морфометрические характеристики у отдельных живых особей, отстоящих друг от друга на расстояние не менее 5 м. Исследовали 10 морфометрических признаков: высоту надземной части, число розеточных вегетативных и число генеративных побегов, число стеблевых листьев (на генеративном побеге), размеры (длину и ширину) розеточного и стеблевого листьев, диаметр корзинки. Размеры листовых пластинок на генеративных побегах (стеблевых листьев) изучены в средней их части, розеточных листьев вегетативного побега – в средней части розетки. В качестве размера надземной части растений использован диаметр особи на уровне почвы. 20–25 августа 2010 г. у особей из ЦП на горе Красная и с Семинского перевала изучена семенная продуктивность (по 20 генеративных побегов из каждой ЦП). Статистическую обработку полученных результатов, регрессионный анализ и построение диаграмм проводили в соответствии с методами вариационной статистики с использованием пакета программ StatSoft Statistica и MS Excel. Для каждого значения определяли среднее арифметическое (M), его ошибку (m), минимальное ($\min$) и максимальное ($\max$) значения признака и

коэффициент вариации (V , %). Корреляционный анализ выполнен для общей выборки ($n = 135$). Обсуждаются результаты только статистически значимых отличий средних значений признаков в выборках. Их оценка проведена по двум критериям: непараметрическому U -критерию Вилкоксона–Манна–Уитни (U -критерий..., 2017) и по критерию Стьюдента (t_{st}) при $p < 0.05$. Уровни изменчивости оценивали по величине коэффициента вариации (Зайцев, 1984); корреляции подсчитаны в преобразованных матрицах, что исключает влияние размерности признаков на изучение их сопряженной изменчивости, по формуле $(M_i - M)/\sigma$, где M_i – значение признака; σ – стандартное отклонение. Обсуждение результатов проведено в соответствии с различными уровнями их сопряженной изменчивости (Лакин, 1973). Обилие вида

в фитоценозе оценивали по шкале Друде (Полевая геоботаника, 1964). Ценопопуляции *R. carthamoides* изучали по методикам, рекомендованным для редких видов (Заугольнова, 1982; Программа..., 1986). Онтогенетический спектр описывали на основе учета 10 площадок размером 1 м^2 каждая, на трансектах, заложенных регулярным способом. Онтогенетическая структура изучена у представителей из двух ЦП: на перевале Семинский и на горе Красная в 2010 г. Она определена как соотношение числа особей разных онтогенетических групп. Для детальной характеристики ЦП использовали следующие демографические показатели: экологическую плотность (Одум, 1986), эффективную плотность (Животовский, 2001), индекс восстановления (Жукова, 1995), индекс старения (Глотов, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По литературным источникам, в пределах ареала основные ценопопуляции *R. carthamoides* сосредоточены на субальпийских и частично альпийских лугах и тундре (Постников, 1995). По нашим данным, в условиях субальпийского пояса *R. carthamoides* как истинно высокогорный луговой вид отличается наибольшей мощностью и жизненностью особей. Благодаря малой задернованности почвы злаками, маралий корень образует сплошные заросли. Примерами субальпийских лугов с участием марального корня могут служить высокотравные луга на Семинском перевале и в долине р. Шавла, где он является основным доминантом и образует плотную популяцию. На Семинском перевале вид произрастает в редкостойном кедровом лесу. На участке произрастания *R. carthamoides* общее проективное покрытие травостоя составило 95–98 %; в нем преобладали *R. carthamoides* (cop2–cop3), *Geranium albiflorum* (cop1), *Bupleurum aureum* (sp), *Poa palustris* (cop-sp), *Trollius altaicus* (cop1), *Hedysarum neglectum* (sp). В долине р. Шавла вид приурочен к опушке редкостойного лиственничника. Проективное покрытие травостоя с преобладанием *R. carthamoides* (cop2–cop3) здесь 90–95 %. В травостое также встречались *Aconitum altaicum* (cop1), *Geranium albiflorum* (cop1), *Poa sibirica* (cop1–sp), *Polygonum bistorta* (sol), *Trollius altaicus* (cop1).

Согласно Ю.Д. Соскову (1959: 507), “выше, в альпийском поясе, задернованность почвы злаками увеличивается, препятствуя семенному размножению. Поэтому вид образует разреженные ценопопуляции и произрастает на незначительных площадях”. Примером такого альпийского луга может служить разнотравный луг на горе Красная. Проективное покрытие травостоя на изучаемой территории составило около 50–60 %, с преобладанием *R. carthamoides* (cop1–cop2), *Poa sibirica* (cop1), *Alo-*

pecurus pratensis (sp), *Viola altaica* (cop1–sp), *Polygonum bistorta* (sp), *Ranunculus grandifolius* (cop1), *Trollius asiaticus* (sp–cop1), *Aguilegia glandulosa* (sp), *Dactylis glomerata* (sp), *Geranium pratense* (sp), *G. sylvaticum* (cop1), *Sanguisorba officinalis* (sp–cop1), *Bupleurum aureum* (sp).

R. carthamoides – многолетнее травянистое поликарпическое растение, неяснопольцентрической жизненной формы, вегетирующее в течение всего теплого периода года, с полициклическими монокарпическими побегами, заканчивающимися одиночной корзинкой (рис. 1). Подземный орган – мощное горизонтальное ветвящееся корневище с многочисленными придаточными корнями. Согласно Б.А. Постникову (1995: 73), “стебель характеризуется интеркалярным ростом. Развитие каждого монокарпического побега складывается из двух циклов развития годичных побегов, следующих друг за другом, – вегетативного и цветоносного. Вегетативные побеги розеточные. Весенний рост вегетативного побега сопровождается формированием его верхушечной и боковых пазушных почек. Во второй половине лета в верхушечной почке формируется соцветие будущего года. Листья разной степени рассеченности. Соцветие – корзинка, в которой сосредоточено от 200 до 400 цветков, а затем и семян четырехгранной формы”. Нами установлено, что у зрелых генеративных особей *R. carthamoides* насчитывается от 1 до 7 генеративных и от 1–2 до 22 вегетативных розеточных побегов (табл. 1). Вегетативные побеги характеризуются формированием укороченных междоузлий и представляют собой мощный резерв для образования генеративных побегов, так как нами отмечено, что число вегетативных побегов в особи преобладает над числом генеративных (см. табл. 1). Размах значений соотношения числа вегетативных и числа генеративных побегов со-



Рис. 1. Общий вид *Rhaponticum carthamoides* на перевале Семинский (РА, Шебалинский район, 2010 г.).

ставил от 0.7 до 7.5 раза и изменялся у особей в различных эколого-географических условиях. Так, наблюдения, проведенные на Семинском перевале, показали, что в относительно благоприятных условиях у особей в ЦП С-10 было сформировано в 7.5 раза больше вегетативных побегов по сравнению с числом генеративных. Через два года у особей из этой ЦП (С-12) нами зафиксировано приблизительно равное соотношение числа вегетативных и генеративных побегов, а на следующий год наблюдений (ЦП С-13) нами отмечено уже преобладание числа генеративных побегов у зрелых генеративных особей, что почти в 1.5 раза больше. Однако по нашим наблюдениям, у зрелых генеративных представителей вида наиболее часто преобладают вегетативные побеги – в среднем от 2 до 5 раз (см. табл. 1). Исследование показало, что у зрелых генеративных особей *R. carthamoides*, как правило, крупные размеры, их генеративные побеги достигают в высоту в среднем более 1 м; амплитуда значений этого признака изменяется по годам в различных эколого-географических условиях в 2.7 раза. У зрелых особей *R. carthamoides* формируется в среднем вдвое меньше генеративных побегов, чем вегетативных, что составляет 2.3 ± 0.4 и 5.6 ± 0.9 соответственно. Диаметр надземной части особи в различных эколого-географических условиях изменяется в 2.2 раза и составляет в среднем 23.5 ± 1.3 см. Размеры стеблевых листьев достигают в длину 22.3 ± 1.6 см, в шири-

ну – 9.7 ± 0.5 см. Розеточные листья в 1.8 раза длиннее и в 1.7 раза шире стеблевых, что составляет соответственно 39.8 ± 4.4 см в длину и 16.1 ± 1.3 см в ширину (см. табл. 1).

Ранее отмечалось отсутствие корреляций морфологических признаков у представителей вида, изученных по гербарным образцам (Положий, Некратова, 1986). Однако наши исследования, проведенные для общей выборки из популяций, показали наличие в ней из всех изученных ЦП (135 особей) три пары признаков со значительной степенью корреляции ($0.5 \leq r \leq 0.7$). Так, по результатам корреляционного анализа, размеры стеблевых листьев (длина и ширина) пропорционально изменяются у особи в процессе роста и развития ($r = 0.66$), у розеточных листьев этот показатель составляет 0.73. Корзинки достигают большего диаметра у более высокорослых особей ($r = 0.54$).

По результатам наблюдений, проведенных в разные сроки и разные фазы сезонного развития растений, некоторые морфометрические показатели статистически достоверно зависели от срока их проведения. Регрессионный анализ показал, что значения некоторых изученных морфологических показателей сформированы у особей к фазе бутонизации и не претерпевали статистически достоверных изменений к фазе плодоношения. Это такие признаки, как число побегов у особи (вегетативных и генеративных), число листьев и размеры

Таблица 1

Значения морфологических признаков у особей *Rhaponticum carthamoides* в Республике Алтай в различных эколого-географических условиях (2008–2017 гг.)

Номер ЦП	Параметр	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
С-08	<i>M</i>	117.6	7.9	3.2	31.6	32.6	15.9	22.3	9.5	5.3	28.5
	<i>m</i>	3.0	1.6	0.4	2.1	1.9	1.2	0.9	0.5	0.2	3.3
	<i>V</i> , %	9.8	78.6	53.1	25.5	22.7	30.0	16.0	21.7	13.4	44.3
С-09	<i>M</i>	63.0	5.7	1.1	22.6	22.7	9.4	20.5	9.2	–	21.7
	<i>m</i>	2.1	0.6	0.1	0.9	1.4	0.7	0.7	0.5	–	1.8
	<i>V</i> , %	13.1	41.9	24.2	15.0	23.7	29.5	13.0	20.2	–	32.8
С-10	<i>M</i>	122.9	11.0	2.3	35.2	69.7	20.6	20.2	9.5	6.1	13.9
	<i>m</i>	5.4	1.5	0.2	2.4	4.1	1.4	1.3	0.7	0.3	0.9
	<i>V</i> , %	13.8	42.4	30.3	21.4	18.8	20.9	19.6	22.9	14.4	20.8
С-12	<i>M</i>	93.7	3.2	2.8	36.6	31.3	16.2	18.0	7.9	3.7	31.2
	<i>m</i>	2.1	0.4	0.4	2.1	1.5	0.9	0.8	0.5	0.1	1.6
	<i>V</i> , %	10.1	62.2	63.4	25.9	21.1	23.7	19.5	25.9	15.4	22.8
С-13	<i>M</i>	61.3	4.3	6.1	41.9	28.5	11.8	18.9	8.2	3.1	27.5
	<i>m</i>	2.0	0.5	0.8	3.0	1.9	1.0	0.8	0.5	0.1	0.6
	<i>V</i> , %	12.5	42.4	51.1	27.4	26.0	34.2	15.6	24.5	16.5	8.9
С-14	<i>M</i>	125.8	2.8	1.8	19.2	37.2	13.2	21.4	9.0	4.2	24.4
	<i>m</i>	8.6	0.9	0.4	0.6	2.5	1.4	0.4	0.6	0.2	1.7
	<i>V</i> , %	15.3	68.7	46.5	6.8	14.9	24.2	4.2	15.7	10.6	15.8
С-15	<i>M</i>	99.8	2.0	1.4	16.4	35.8	15.0	24.0	12.4	3.6	22.6
	<i>m</i>	2.9	0.3	0.2	1.5	3.3	1.4	1.0	0.8	0.2	3.0
	<i>V</i> , %	6.4	35.4	39.1	20.9	20.4	21.1	9.8	14.6	15.2	30.1
С-16	<i>M</i>	119	10.8	2.6	34.2	70.4	20.4	20	10.2	5.3	17.2
	<i>m</i>	7.4	1.2	0.2	2.5	3.9	1.4	1.2	0.8	0.3	2.6
	<i>V</i> , %	19.6	35.7	26.9	22.7	17.3	21.2	19.6	24.8	20.0	47.1
С-17	<i>M</i>	114.0	5.7	1.3	20.7	51.5	23.7	20.0	7.9	5.2	21.8
	<i>m</i>	7.5	0.7	0.2	3.0	4.9	1.8	1.8	0.8	0.2	2.2
	<i>V</i> , %	20.9	37.9	37.2	45.3	30.1	23.6	28.4	34.0	15.2	32.6
К-10	<i>M</i>	125.8	8.0	2.8	29.0	24.4	14.8	39.2	9.1	3.9	19.2
	<i>m</i>	8.6	1.4	0.4	3.1	1.7	2.4	3.3	0.8	0.1	0.6
	<i>V</i> , %	15.3	39.5	29.9	23.8	15.8	35.6	18.9	19.2	5.7	6.8
К-14	<i>M</i>	111.2	1.8	1.2	41.2	30.8	8.8	27.2	13.8	4.0	24.6
	<i>m</i>	7.5	0.2	0.2	4.2	1.8	0.4	1.1	1.4	0.3	1.9
	<i>V</i> , %	15.1	24.8	37.3	22.9	12.9	9.5	9.2	22.0	17.7	17.2
К-17	<i>M</i>	163.1	6.4	1.4	22.6	48.7	23.1	21.0	10.8	5.4	26.9
	<i>m</i>	5.6	0.8	0.2	2.1	4.2	2.7	1.5	0.9	0.3	2.2
	<i>V</i> , %	10.9	41.1	49.9	29.0	27.4	37.2	22.1	26.1	15.6	26.1
Ш-14	<i>M</i>	83.7	2.7	1.1	27.7	33.2	16.1	17.5	8.2	3.1	25.9
	<i>m</i>	3.2	0.4	0.1	2.4	1.2	1.0	0.5	0.3	0.1	0.6
	<i>V</i> , %	12.0	46.4	28.7	27.5	11.8	19.1	9.4	11.2	10.2	7.4

Примечание. 1 – длина генеративного побега, см; 2 – число вегетативных побегов; 3 – число генеративных побегов; 4 – число листьев на генеративном побеге; 5 – длина розеточного листа, см; 6 – ширина розеточного листа, см; 7 – длина листа на генеративном побеге, см; 8 – ширина листа на генеративном побеге, см; 9 – диаметр корзинки, см; 10 – диаметр растения, см.

M – среднее арифметическое значение; *m* – ошибка среднего значения; *V* – коэффициент вариации; прочерк означает отсутствие данных.

Полужирным шрифтом выделены максимальные средние значения признаков.

(длина и ширина) срединного листа на генеративном побеге, а также диаметр особи. Число побегов определяется емкостью зоны возобновления, которая формируется, вероятно, осенью в год, предшествующий цветению.

Нами выявлены морфологические характеристики особей, значения которых статистически

достоверно изменялись у особей вида по мере их роста и развития. В результате регрессионного анализа выявлено, что во время развития генеративных органов продолжается интеркалярный рост побега, который продолжает удлиняться вплоть до начала плодоношения ($R^2 = 0.51$). Кроме того, по нашим данным, статистически достоверно

увеличивались размеры (длина и ширина) листьев вегетативных розеточных побегов ($R^2 = 0.38$ и $R^2 = 0.30$ соответственно). Также отмечено закономерное увеличение диаметра корзинок по мере их созревания ($R^2 = 0.38$) (рис. 2). У особей *R. carthamoides* к наступлению фазы бутонизации заканчивается формирование диаметра надземной части, что выражается в дифференциации числа вегетативных и генеративных побегов, и замедляется рост листьев на генеративном побеге. В фазах цветения и начала плодоношения продолжается интеркалярный рост генеративного побега, увеличиваются размеры листовых пластинок розеточного вегетативного побега, что является дополнительным источником повышения фотосинтетической поверхности особей, а также по мере развития увеличивается диаметр соцветий.

Все исследованные морфологические признаки *R. carthamoides* варьировали в пределах от нормальных до очень больших значений. В этих пределах изменялись численные показатели – число генеративных и вегетативных побегов, число стеблевых листьев (см. табл. 1). В пределах от нормального до большого значения варьировало число листьев на генеративном побеге. В очень большой степени изменялось число вегетативных розеточных побегов у особей в популяции С-08. Линейные показатели (высота надземной части, длина и ширина листа) в общей выборке у особей вида в исследуемые вегетационные периоды изменялись в меньшей степени, что укладывалось в рамки от нормального до большого (см. табл. 1). Коэффициенты вариации для этих признаков увеличивались в 2.6–3.7 раза в разные годы проведения исследований. Для коэффициентов вариации, вычислен-

ных для числа листьев, длины генеративного листа и диаметра надземной части особей, разница значений по годам была выше и составила 6.7–6.9 раза (см. табл. 1).

В течение наиболее продолжительного периода времени (9 лет) нами проведены регулярные морфометрические исследования особей из ценопопуляции на перевале Семинский. По результатам анализа средних значений морфологических признаков у средневозрастных особей из данной ЦП в разные годы выявлено наличие определенной годичной изменчивости у цветущих и плодоносящих особей (ЦП С-08, С-10, С-14, С-15, С-16, С-17). Наиболее крупных размеров достигали особи вида в данном местообитании в 2010 и 2016 гг. В этот период наблюдений (фаза цветения–начала плодоношения) особи были высокорослыми, их генеративные побеги достигали более 1 м в высоту и у них развивались в среднем 11 вегетативных розеточных побегов (разброс значений составил 4.7 раза). Розеточные листья у особей в эти периоды наблюдений достигали максимального размера (см. табл. 1). Диаметр соцветий также был максимальным. Вероятно, мощность особей в определенной степени была обусловлена более поздними сроками проведения наблюдений в данные вегетационные периоды (начало–конец июля). Кроме того, мощность особей может объясняться благоприятными погодными условиями в течение этих вегетационных периодов и предшествующих им осенних, зимних и весенних. Так, например, зафиксировано более высокое число дней с осадками в течение месяца осенью и в начале зимы (в октябре и декабре 2009 г.). Зима в 2010 г была многоснежной по сравнению со среднемноголетними

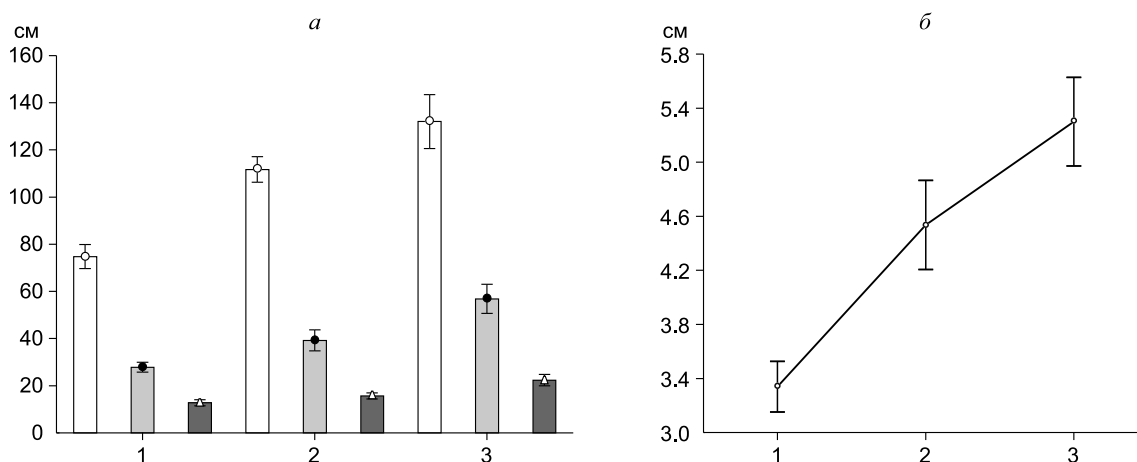


Рис. 2. Изменчивость показателей *Rhaponticum carthamoides* в зависимости от даты проведения исследований:

а – высота генеративного побега, см; длина вегетативного листа, см; ширина вегетативного листа, см; б – диаметр корзинок, см.

Даты наблюдений: 1 – фаза бутонизации (20.06–26.06; ЦП № С-09, С-12, С-13); 2 – цветение (02.07–08.07; ЦП № С-08, С-09, С-14, С-15, Ш-14, К-10, К-14); 3 – начало плодоношения (20.07–23.07; ЦП № С-16, С-17, К-17). На графике представлены средние значения признаков с 95%-м доверительным интервалом.

данными. Такие же погодные условия были характерны для января, марта и мая 2010 г. (<https://world-weather.ru/archive/russia/shebalino/>). Зима 2015–2016 гг. была также “многоснежная, с большими температурными перепадами. Рано наступившая весна 2016 г. носила затяжной характер и сопровождалась обильными осадками. Лето оказалось жарким и дождливым” (Доклад..., 2017: 44). Условия теплого и влажного лета, наступившего после многолетней зимы, могли положительно повлиять на ростовые характеристики особей вида, что мы зафиксировали в течение вегетационных периодов в 2010 и 2016 гг.

Согласно Ю.Д. Соскову (1956), в природных условиях у растений *R. carthamoides* генеративные побеги развиваются не каждый год, что особенно характерно для растений альпийского и верхней части субальпийского пояса. Начало вегетации вида в природных условиях определяется сроками таяния снежного покрова, которые колеблются по годам, отражая метеорологические особенности данного и предыдущего года – конец мая–начало июня (Положий, Некратова, 1986). За время проведения исследований цветения у особей вида мы не наблюдали только в 2009 г. на перевале Семинский, хотя в данном местообитании в 2012 и 2013 гг. особи изучались также в фазе бутонизации. В ЦП С-09 у особей развивался только один генеративный побег. Соцветие было сформировано, но практически у всех особей, изученных в этот срок, дальнейшего развития не наблюдалось, что выражалось в отсутствии цветков, в отличие от наблюдений, сделанных в 2012 и 2013 гг. Можно предположить, что, вероятно, в течение данного периода вегетации большинство особей не зацвели либо цветение наступило в более поздние сроки. Корзинки у особей в данной ЦП в период наблюдений характеризовались минимальными размерами. Этот вероятный перерыв в плодоношении, возможно, обусловлен неблагоприятными для развития генеративного побега погодными условиями предшествовавшего цветению вегетационного периода, так как условия текущего вегетационного периода (2009 г.) были приближены к среднегодовым показателям. Однако осенний период 2008 г. характеризовался низким количеством дней с осадками (в 2–3 раза меньше, чем по среднегодовым нормам), что могло сказаться на развитии генеративной сферы растений (<https://world-weather.ru/archive/russia/shebalino/>).

Сравнительное исследование морфологических признаков у особей, проведенное в один и тот же период времени (фаза цветения, 2010 г.) в различных эколого-географических условиях, позво-

ляет отметить, что в пределах двух местообитаний (С-10 и К-10) особи были высокорослыми, достигая более 1 м в высоту. У особей с горы Красная в данный вегетационный период были развиты максимально длинные пластинки листьев на генеративных побегах. У особей, произрастающих на Семинском перевале, в этот вегетационный период развивалось большее число вегетативных побегов, листья на которых имели максимальные размеры. Кроме того, на них были развиты более крупные корзинки. Однако в этот год у них отмечен минимальный за все годы наблюдений диаметр надземной части.

Нами выявлено, что определенными отличиями характеризовались особи вида, изученные в 2014 г. в трех различных эколого-географических условиях в фазе цветения. Особи из ЦП К-14 характеризовались минимальным числом побегов – генеративных и вегетативных. У особей из ЦП Ш-14 отмечено минимальное число сформированных генеративных побегов, короткие стеблевые листья. Максимально развитые генеративные побеги этих особей не достигали 1 м в длину. Соответственно у особей сформированы и минимальные по размеру соцветия. Особи с Семинского перевала (ЦП С-14) в данный вегетационный период имели средние параметры развития генеративной и вегетативной сферы. Вероятно, погодные условия 2014 г. были не вполне благоприятными для развития особей вида в целом. Они характеризовались более теплой зимой с оттепелями (по сравнению со среднегодовыми данными) и, вместе с тем, недобором осадков, который особенно проявился в декабре 2013 г. и феврале 2014 г. Таким образом, зима была малоснежной и в начале весеннего периода, наблюдался недобор осадков по сравнению со среднегодовыми данными. В летний период 2014 г. на большей части территории Республики Алтай был недобор осадков на 10–20 % по сравнению со среднегодовыми данными (Доклад..., 2015).

Сравнительное исследование морфологических признаков особей из ЦП К-17 и С-17, изученных в фазу начала плодоношения, показало, что на горе Красная особи имели большую длину генеративного побега, у них были сформированы более крупные соцветия, чем у особей на Семинском перевале (см. табл. 1). Тем не менее ширина розеточного листа у особей из данной ЦП была минимальной за все годы проведения наблюдений, несмотря на то, что исследование выполнено в фазу начала плодоношения (см. табл. 1). Это можно объяснить более благоприятными микроэкологическими условиями, сложившимися в условиях

* Здесь и далее дата обращения: 09.2017.

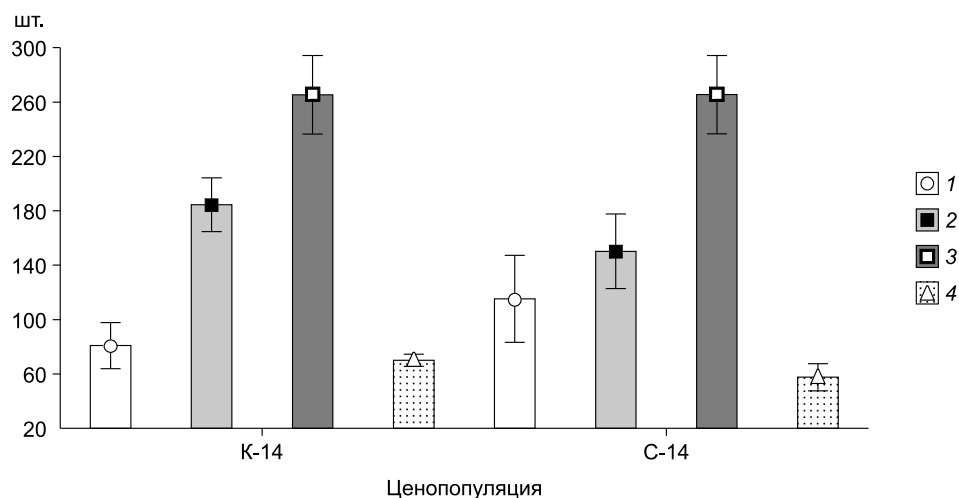


Рис. 3. Показатели семенной продуктивности у особей в ЦП на горе Красная (РА, Усть-Коксинский район, окр. с. Кайтанак) и Семинском перевале (РА, Шебалинский район):

1 – невыполненные семена; 2 – реальная семенная продуктивность; 3 – потенциальная семенная продуктивность; 4 – доля семенификации, %.

горы Красная в течение данного вегетационного периода и предшествующих осенне-зимних месяцев. В течение осенних и зимних месяцев (с сентября 2016 г. по февраль 2017 г.) в этом районе наблюдалось достаточно большое число дней с осадками, по 6–9 дней в каждом месяце. Нехватка дней с осадками в марте и апреле (2 дня), вероятно, была компенсирована их избыточным количеством, выпавшим в мае (9 дней) и июне (15 дней) (Архив погоды в Кайтанаке, 2018). На Семинском перевале при большем числе дней с осадками в эти же сроки (от 4 до 23 дней в течение каждого месяца) преобладала более холодная погода. Раньше начиналось наступление осенних холодов и позже заканчивались весенние заморозки (Архив погоды на перевале Семинском, 2018). Выявлено, что в изученных местообитаниях особи *R. carthamoides* отзывчивы к благоприятным гидротермическим условиям в префлоральный период времени и в течение вегетационного сезона, что положительно сказывается на их габитуальных характеристиках. К адаптивным особенностям вида можно отнести достаточно большую емкость зоны возобновления, что позволяет растениям в благоприятных условиях более полно реализовать ее меристематический потенциал, определенную пластичность феноритмов, а также наличие широкого диапазона изменчивости морфологических признаков надземной части побега и невысокую их скоррелированность. Данные приспособительные показатели позволяют растениям сохранять жизнеспособность и реализовать потенциал генеративной сферы в различных эколого-географических условиях горных территорий.

В условиях Кузнецкого Алатау реальная семенная продуктивность составляла 61–97 % (По-

ложий, Некратова, 1986). Нами выявлено, что показатели потенциальной семенной продуктивности у особей вида в пределах двух изученных нами ЦП на горе Красная и Семинском перевале достоверно не различались (рис. 3). Так, потенциальные ее показатели в обеих ЦП были одинаковыми и соответствовали 178–383 семязачаткам (265.5 ± 5.0) на одно соцветие. Реальная семенная продуктивность у особей из двух изучаемых ЦП составила 58–70 % (185.5 ± 5.1 и 150.2 ± 8.7 шт.) на одно соцветие, что согласуется с литературными данными, полученными ранее в Горном Алтае (Сосков, 1959). Эти показатели в двух популяциях различались по критерию Стьюдента ($t_{St} = 2.06$) и статистически не различаются по непараметрическому критерию ($p < 0.05$). Таким образом, существенных различий по реальной семенной продуктивности у особей этих двух ЦП нами не обнаружено, но в ЦП на горе Красная сформировалось несколько большее число семян по сравнению с этим показателем на Семинском перевале.

Онтогенез растений *R. carthamoides* и возрастные спектры ценопопуляций ранее были подробно изучены и описаны в природных популяциях на территории Кузнецкого Алатау (Положий, Некратова, 1986). В условиях интродукции онтогенез *R. carthamoides* был подробно исследован Е.А. Анищенко (1977). В результате выявлено, что в двух изученных ценопопуляциях из разных местообитаний отмечены определенные различия по характеру онтогенетических спектров (рис. 4). Кроме того, показано, что в обеих изучаемых ЦП численный максимум приходится на зрелые генеративные особи. Согласно проведенным ранее исследованиям, такой тип спектра можно считать базовым для ЦП из ненарушенных ценозов (Положий,

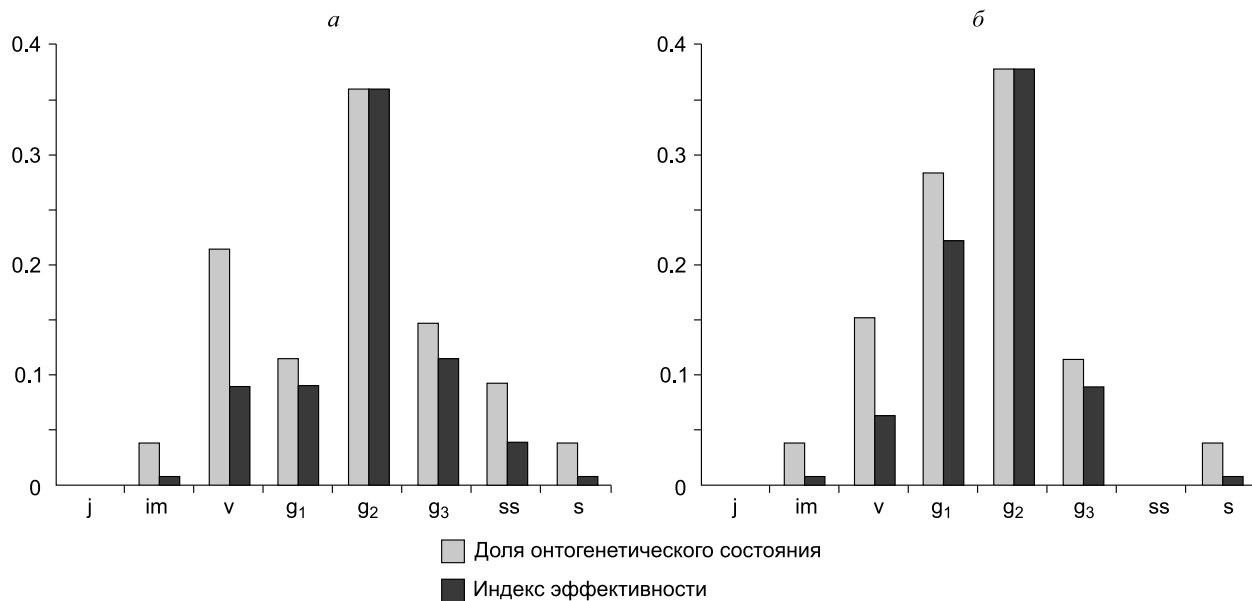


Рис. 4. Возрастной спектр популяции *Rhaponticum carthamoides* в Республике Алтай, 2010 г.:

а – на Семинском перевале (Шебалинский район, ЦП С-10); б – на горе Красная (Усть-Коксинский район, ЦП К-10).

Некратова, 1986). В изученных нами ЦП на горе Красная и Семинском перевале ювенильные особи не обнаружены; найдено небольшое число особей имматурного состояния (около 3 и 4 % соответственно). В ЦП на Семинском перевале в левой части спектра отмечено более высокое число виргинильных особей. На Семинском перевале ведутся заготовки сырья растений этого вида, что может приводить к появлению интенсивного вегетативного возобновления из оставшихся в почве участков корневищ и, соответственно, развитию омоложенного вегетативного потомства, что ранее отмечалось на Кузнецком Алатау (Положий, Некратова, 1986). Нами выявлено, что в ЦП С-10 доля субсенильных растений составляла 4 % (см. рис. 4, а), а в ЦП К-10 они отсутствовали (см. рис. 4, б). В обеих ЦП нами обнаружены особи сенильного онтогенетического состояния (см. рис. 4).

Неполноценность ЦП *R. carthamoides* в ряде случаев обусловлена, вероятно, слабой конкурентной способностью молодых ювенильных особей в ценозах, в которых преобладают взрослые растения этого вида с мощными подземными органами. В природных ценопопуляциях вида большое значение имеет вегетативное размножение, с появлением омоложенного потомства имматурного и виргинильного онтогенетических состояний. К имматурным относятся особи с 2 до 12 лет (Положий, Некратова, 1986). Для особей семенного происхождения характерна розетка из двух-трех слабо перисторассеченных или цельных листьев. У таких особей вегетативного происхождения иногда встречаются два-три надземных побега.

В виргинильном состоянии особи находятся с 4–6 до 9–10 лет. Они имеют обычно одну розетку из двух-трех глубоко перисторассеченных листьев с тремя-пятью листовыми долями (Положий, Некратова, 1986). Преобладание вегетативного размножения у растений вида в природных популяциях отмечено ранее рядом авторов (Сосков, 1959; Соколов и др., 1965; Положий, Некратова, 1986). По классификации “дельта-омега” (Животовский, 2001), ЦП на горе Красная является “зрелой”; на Семинском перевале – “переходной” от зрелой к молодой. Важными популяционными параметрами являются индексы восстановления (Жукова, 1995) и старения (Глотов, 1998). Индекс восстановления служит для оценки интенсивности и отражает долю подростка. Индекс старения – участие состарившейся фракции в общей выборке. Индекс восстановления был более высоким в ЦП с Семинского перевала. Данная ЦП характеризовалась несколько меньшим показателем реальной семенной продуктивности (РСП) и меньшей долей генеративных особей. Вероятно, восстановление этой популяции происходит в определенной степени за счет вегетативного возобновления. Соответственно в ЦП с горы Красная индекс восстановления был ниже. Несколько более высокие значения РСП и доля генеративных особей по сравнению с этими показателями на Семинском перевале указывают на большее значение семенного размножения в возобновлении и самоподдержании особей в данной ЦП. Основное влияние на межпопуляционную разницу по показателям семенной продуктивности и долю генеративных особей, по нашему мнению, оказывает антропогенное воздействие.

Таблица 2

Характеристика демографических показателей популяций *Rhaponticum carthamoides* в Республике Алтай на перевале Семинский (Шебалинский район) и у подножия горы Красная (Усть-Коксинский район, окр. с. Кайтанак) в 2014 г.

Демографический показатель	Семинский перевал	Гора Красная
Экологическая плотность, особь/м ²	6.55	2.65
Эффективная плотность, особь/м ²	4.62	2.03
Дельта	0.46	0.40
Омега	0.70	0.77
Тип популяции по классификации “дельта–омега”	Переходная	Зрелая
Индекс восстановления (Жукова)	0.41	0.24
Индекс старения (Готов)	0.13	0.04
Доля генеративных особей, %	61.83	77.36

Данные ЦП характеризуются высокой плотностью генеративных особей (табл. 2). Сравнение индексов восстановления (Iв) и старения (Iс) (Жукова,

1995; Готов, 1998) позволяет говорить о хорошем пополнении ценопопуляций, что способствует их устойчивости.

ВЫВОДЫ

Таким образом, исследованные нами ЦП *R. carthamoides* способны к самоподдержанию. Семенная продуктивность особей этого вида в изученных ЦП достаточно высока и могла бы представлять собой хорошую альтернативу вегетативному возобновлению в благоприятных условиях для прорастания семян и развития растений. Лимитирующим фактором для роста и развития побегов могут служить условия недостаточного увлажнения в период, предшествующий вегетации, – низкое количество осадков в осенний, зимний или весенний периоды. При умеренной эксплуатации возможно изменение онтогенетической структуры ЦП в сторону ее омоложения за счет особей, полученных путем вегетативного возобновления из со-

хранившихся в почве остатков корневищ. Однако, по нашему мнению, интенсивная, неконтролируемая эксплуатация при сборе корневищ приводит к нарушению демографической структуры ценопопуляций. Поэтому рекомендуемая мера охраны – регламентирование антропогенной нагрузки в данных местообитаниях. Необходима организация контроля за состоянием ценопопуляций этого редкого ресурсного вида.

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, № АААА-А17-117012610051-5 по проекту “Оценка морфогенетического потенциала популяций растений Северной Азии экспериментальными методами”.

ЛИТЕРАТУРА

- Анищенко Е.А.** Морфогенез *Rhaponticum carthamoides* (Willd) Iljin. // Раст. ресурсы. 1977. Т. XIII, вып. 3. С. 485–490.
- Архив** погоды в Кайтанак. – URL: <https://kaytanak.niropogoda.ru/> (дата обращения: 04.06.2018).
- Архив** погоды на перевале Семинском. – URL: <https://pereval-seminskiy.niropogoda.ru/> (дата обращения: 04.06.2018).
- Готов Н.В.** Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
- Доклад** о состоянии и об охране окружающей среды Республики Алтай в 2014 году. Климатические особенности года. Горно-Алтайск, 2015. С. 41–44. – URL: http://mpr-ra.ru/docs/123/Doklad_2014.pdf (дата обращения: 05.06.18).
- Доклад** о состоянии и об охране окружающей среды Республики Алтай в 2016 году. С. 43–46. Горно-Алтайск, 2017 г. – URL: <http://ekologia-ra.ru/publikaczi-doklady/> (дата обращения: 05.06.18)
- Животовский А.А.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. Йошкар-Ола, 1995. 223 с.
- Зайцев Г.Н.** Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г.Н. Зайцев. М., 1984. 424 с.
- Заугольнова Л.Б.** Методика изучения ценопопуляций редких видов растений с целью оценки их состояния // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем: Материалы 1 Всесоюз. конф. по охране редких растительных сообществ. М., 1982. С. 74–76.
- Красная книга** растений Алтайского края. Барнаул, 1994. 120 с.

- Красная книга Республики Алтай (растения).** Горно-Алтайск, 2007. 272 с.
- Красная книга Республики Алтай (растения).** 3-е изд., перераб. и доп. Горно-Алтайск, 2017. 267 с.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия / Г.Ф. Лакин: Учеб. пособие. М., 1973. 343 с.
- Одум Ю.** Экология: в 2-х томах. Т. 2 / пер. с англ. М., 1986. 376 с.
- Полевая геоботаника** / под ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко. М.; Л., 1964. Т. 3. 530 с.
- Положий А.В., Некратова Н.А.** Рапонтик сафлоровидный – *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin. Номенклатура, систематическое положение, внутривидовая систематика, категория угрожаемого состояния // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 198–226.
- Положий А.В., Суров Ю.П.** Ареалы, фитоценоотическая приуроченность и прогнозы запасов левзеи сафлоровидной и родиолы розовой в Южной Сибири // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. М., 1972. С. 113–116.
- Постников Б.А.** Маралий корень и основы введения его в культуру / Б.А. Постников. Новосибирск, 1995. 276 с.
- Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР.** М., 1986. 34 с.
- Растительные ресурсы России.** Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность / под ред. А. Буданцева. СПб.; М., 2013. Т. 5, ч. 2. 314 с.
- Редкие и исчезающие растения Сибири.** Новосибирск, 1980. 223 с.
- Семенова Г.П.** Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана / Г.П. Семенова. Новосибирск, 2007. 408 с.
- Соколов В.С., Никитин А.А., Федоров А.А.** Большеголовник сафлоровидный (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin) – ценное лекарственное растение // Лекарственное сырье. 1965. Сер. 5, вып. 9. С. 347–363.
- Сосков Ю.Д.** Маралий корень (его систематическое положение и биология) / Ю.Д. Сосков: автореф. дис.... канд. биол. наук. Л., 1956. 17 с.
- Сосков Ю.Д.** Некоторые биологические особенности *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin. // Бот. журн. 1959. Т. 44, № 4. С. 507–513.
- Akshay K.R., Sudharani N., Anjali K.B., Deepak T.M.** Biodiversity and strategies for conservation of rare, endangered and threatened medicinal plants // Research & Reviews: Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry. – URL: <http://www.rroij.com/open-access/biodiversity-and-strategies-for-conservation-of-rare-endangered-and-threatened-medicinal-plants-.php?aid=34256> (дата обращения: 06.02.2018).
- Ames G.M., Wall W.A., Hohmann M.G., Wright J.P.** Trait space of rare plants in a fire-dependent ecosystem // Conserv. Biol. 2017. V. 31, Iss. 4. P. 903–911.
- Karimian A.A.** Rare plant species of the Protected Area of Kalmand-Bahadoran, Yazd Province, Iran // Intern. Conf. on Applied Life Sciences (ICALS2012) Turkey, September 10–12, 2012. P. 211–215.
- Meha J., Flynn D., Prager C.M., Hart G.M., DeVan C.M., Ahrestani F.S., Palmer M.I., Bunker D.E., Knops J., Jouseau C.F., Naeem S.** The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies // Ecol. Evol. 2014 Jan; 4 (1). P. 104–112. DOI: 10.1002/ece3.915.
- U-Критерий** Вилкоксона–Манна–Уитни. – URL: <http://medstatistic.ru/theory/mann.html> (дата обращения: 03.03.2017).
- U-Критерий** Вилкоксона–Манна–Уитни. – URL: <http://statistica.ru/local-portals/medicine/u-kriteriy-manna-uitni/> (дата обращения: 29.05.2018).