

DOI 10.17516/1997-1389-0376

УДК 582.998.(571.15)

***Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae)
in the Altai Republic:
Assessment of the State of the Plant Affected
by Human Activities**

**Elena V. Zhmud^{*a},
Altynai A. Achimova^b, Irina N. Kuban^a,
Maksim B. Yamtirov^b and Olga V. Dorogina^a**
^a*Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Novosibirsk, Russian Federation*
^b*Gorno-Altai Botanical Garden
Kamlak, Russian Federation*

Received 26.11.2020, received in revised form 12.03.2022, accepted 14.03.2022

Abstract. *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin is a rhizome polycarpic plant with monocarpic generative shoots. This is a species of commercial importance. The aboveground and belowground parts of the plant are used as fodder, medicinal raw material, and material for cosmetic industry. The species is classified as rare throughout Russia, except for the Altai Republic. Irrational use leads to disruption of seed and vegetative propagation of plants. The literature data on this species mainly include resource estimates and practical applications. Variations of the morphometric characteristics of the species associated with human impact have not been sufficiently studied. The purpose of this work is a comparative analysis of the growth and development of *R. carthamoides* in various ecological and geographical conditions of the Altai Republic. The species was investigated in two undisturbed habitats (UH), near the village of Kaitanak and in Katun Nature Reserve (Ust-Koksinsky District), and in two sites affected by human activities, namely, livestock grazing (Seminsky Pass, Shebalinsky District) and the Shavla Protected Area (Ongudaysky District). Morphometric features of the vegetative and generative parts were studied in mature generative *R. carthamoides* plants. The study showed the presence of a very productive regeneration zone and a more developed system of rosette shoots with large leaves in the UH. In the sites affected by grazing, the power and productivity of *R. carthamoides* plants decreased, and the process of seed and vegetative propagation was disturbed. Significant correlations of

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: elenazhmu@gmail.com

ORCID: 0000-0001-5534-7691 (Zhmud E.); 0000-0002-1940-2224 (Achimova A.); 0000-0002-4305-9729 (Kuban I.); 0000-0001-9065-3811 (Yamtirov M.); 0000-0001-5729-3594 (Dorogina O.)

features were found in the UH. The diameter of the aboveground part of plants is related to the number of vegetative rosette shoots, the size of their leaves, and the height of generative shoots ($r = 0.75; 0.55; 0.63$). These parameters determine the stability of individuals of the species. Adaptation of the plants in the sites affected by human activities was accompanied by the disintegration of growth and development characteristics. We revealed a decrease in the photosynthetic surface area and a reduction in the capacity of the regeneration zone. This process can lead to an impairment in the function of the species in the ecosystem and even its disappearance from the grass stand.

Keywords: populations, adaptation, undisturbed habitats, human impact, morphometric characters, correlation analysis.

Acknowledgements. Field works in habitats No. 1, 2, 3 were supported by RFBR (project No. 20-44-040003, r_a); the work in habitat No. 4 was partially supported by a grant from the Katun Nature Reserve (agreement No. 2-20).

Citation: Zhmud E. V., Achimova A. A., Kuban I. N., Yamtirov M. B., Dorogina O. V. *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) in the Altai Republic: assessment of the state of the plant affected by human activities. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(1), 92–106. DOI: 10.17516/1997-1389-0376

Rhaponticum carthamoides (Asteraceae)

в Республике Алтай:

оценка состояния при антропогенном воздействии

Е. В. Жмуд^а, А. А. Ачимова^б,
И. Н. Кубан^а, М. Б. Ямгыров^б, О. В. Дорогина^а

^аЦентральный сибирский ботанический сад СО РАН
Российская Федерация, Новосибирск

^бАлтайский филиал Центрального Сибирского
ботанического сада СО РАН
«Горно-Алтайский ботанический сад»
Российская Федерация, Камлак

Аннотация. *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Ijij – корневищное поликарпическое растение с монокарпическими генеративными побегами, ресурсный вид комплексного типа использования, у которого надземная и подземная части используются в качестве кормового и лекарственного сырья и в косметической промышленности. Вид отнесен к редким на всей территории России, кроме Республики Алтай. Нерациональное использование приводит к нарушению семенного и вегетативного возобновления растений. Основные исследования, касающиеся данного вида, посвящены ресурсным оценкам и практическому применению. Изменчивость морфометрических характеристик вида при антропогенном воздействии изучена недостаточно. Цель работы –

сравнительный анализ особенностей роста и развития *R. carthamoides* в различных эколого-географических условиях Республики Алтай: в ненарушенных местообитаниях (НМ) (Усть-Коксинский район, окр. с. Кайтанак и Катунский заповедник) и в условиях антропогенного воздействия (АВ) (Шебалинский район, Семинский перевал и Онгудайский район, ООПТ «Шавлинский»). Изучение морфометрических признаков вегетативной и генеративной сферы проведено в ценопопуляциях у зрелых генеративных особей *R. carthamoides*. Обнаружено, что особи вида в НМ характеризовались мощной зоной возобновления с более развитой системой розеточных побегов и крупными листьями. В местах с наличием АВ у *R. carthamoides* выявлено снижение мощности и продуктивности особей, нарушен процесс семенного и вегетативного возобновления. Изучение корреляционных связей признаков показало, что к признакам, детерминирующим стабильность особей в НМ, относятся диаметр надземной части растений, связанное с ним число вегетативных розеточных побегов ($r=0,75$), размер их листьев ($r=0,55$) и длина генеративного побега (0,63). Адаптация у особей вида в условиях АВ сопровождалась дезинтеграцией параметров роста и развития, снижением фотосинтетической поверхности и уменьшением емкости зоны возобновления, что впоследствии может привести к нарушению ценотической роли вида вплоть до его выпадения из травостоя.

Ключевые слова: ценопопуляции, адаптация, ненарушенные местообитания, антропогенное воздействие, морфометрические признаки, корреляционный анализ.

Благодарности. Работы в местообитаниях №№ 1, 2, 3 выполнены при поддержке РФФИ (проект № 20-44-040003, p_a); работа в местообитании № 4 проведена при частичной поддержке средств гранта Катунского государственного природного биосферного заповедника (договор № 2-20).

Цитирование: Жмудь, Е. В. *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) в Республике Алтай: оценка состояния при антропогенном воздействии / Е. В. Жмудь, А. А. Ачимова, И. Н. Кубан, М. Б. Ямгыров, О. В. Дорогина // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(1). С. 92–106. DOI: 10.17516/1997-1389-0376

Введение

Rhaponticum carthamoides (Willd.) Iljin (Asteraceae) – корневищное поликарпическое неявнополицентрическое растение с монокарпическими годичными и вегетативными розеточными побегами. Ареал вида расположен в пределах юга Западной и Восточной Сибири (Gorovoy, 2010). В Красной книге Республики Алтай отнесен к категории «уязвимый» (Красная книга Республики Алтай, 2017). Это ресурсный вид, у которого используются надземная и подземная части растений. В частности, листья *R. carthamoides* используются в лекарственном растениеводстве как один

из основных природных источников экидистероидов (Тимофеев, 2007; Карусевич и др., 2016), в том числе в косметологии (Колесникова, Компанцев, 2016). Препараты левзеи положительно влияли на умственную работоспособность у студентов (Симонова и др., 2019). Экстракт корневищ входил в состав напитка «Саяны». По литературным данным, это медоносное растение, с гектара посевов которого можно получить до 100 кг меда (Алябьева, Овсянникова, 2005). Основная причина для включения вида в сырьевой конвейер пчеловодства заключается в раннем цветении, когда очень ощущается недостаток нектароносных и перганосных рас-

тений. Кроме того, *R. carthamoides* – это источник одного из перспективных растительных стимуляторов, относящихся к группе фитоэстрогенов. Он может стать одним из главных видов растений в сельскохозяйственной структуре, выращиваемых в лечебно-кормовых целях. Большую ценность растение представляет для приготовления комбинированных и лечебных кормов в скотоводстве, свиноводстве, птицеводстве и других отраслях животноводства. Его можно использовать для введения в состав травосмесей на лугах и пастбищах (Алябьева, Овсянникова, 2005). Разрабатываются способы успешного культивирования вида за пределами его естественного ареала, в Витебской области (Карусевич и др., 2016).

В настоящее время в естественных условиях исследована фитоценотическая роль вида, возрастной состав ценопопуляций (ЦП) и дана ресурсная оценка *R. carthamoides* на территориях Кемеровской области и Казахстана (в том числе Восточного) (Кубентаев, Данилова, 2017; Мырзагалиева, Самарханов, 2018; Самбуу, 2019; Nekratova, Shurupova, 2016). В исследовании Nekratova et al. (2020) проводился подсчет числа генеративных побегов на единицу площади и создана модель, описывающая зависимость средней плотности популяций *R. carthamoides* от высоты над уровнем моря. Выявлено, что наиболее высокая плотность популяций сосредоточена в диапазоне 1300–1400 м над уровнем моря (Nekratova et al., 2020). Несмотря на почти полувековой интерес к изучению и использованию этого вида, его биологические особенности в различных эколого-географических условиях изучены недостаточно. Согласно литературным данным, редкие ресурсные виды имеют наиболее выраженную уязвимость (Akshay et al., 2014; Ames et al., 2017). Поэтому чрезвычайно важно использование адекватных методик оценки их состояния

в природных популяциях. Функциональные признаки растений, которые влияют на рост, воспроизводство и выживание, являются важными показателями для прогнозирования того, как растения реагируют и адаптируются к изменяющимся условиям окружающей среды на разных уровнях организации, то есть от органов до видов и экосистемы (Bruelheide et al., 2018). Такая оценка признаков в целом может способствовать прогнозированию распределения видов, показателей жизнедеятельности и реакции на изменение климата. Поскольку некоторые из них скоррелированы, именно такие взаимосвязи стали предметом пристального внимания в исследованиях адаптации растений и реакции на окружающую среду в течение последних нескольких десятилетий (He et al., 2020). Кроме того, увеличивающееся число фактов указывает на то, что включение внутривидовой изменчивости признаков может усилить сигнал о взаимосвязи признака и окружающей среды, а также дать представление об экоэволюционных стратегиях, которые позволяют видам укореняться и сохраняться в различных средах (Borowy, Swan, 2020).

Одним из эффективных способов оценки адаптации видов в различных эколого-географических условиях является метод определения корреляционных связей между морфометрическими признаками растений, разработанный Н.С. Ростовской (2002). Правильная трактовка корреляций признаков и взаимодействия между ведущими измерениями имеет фундаментальное значение для прогнозирования реакции растений на изменение окружающей среды (Kleyer et al., 2019).

Проведенный нами ранее мониторинг состояния ЦП *R. carthamoides* в Республике Алтай в течение 2008–2017 гг. показал, что при умеренной эксплуатации происходило изменение онтогенетической структуры ЦП

в сторону ее омоложения за счет особей, полученных путем вегетативного возобновления из сохранившихся в почве остатков корневищ. Семенная продуктивность особей *R. carthamoides* в изученных ЦП оказалась достаточно высокой и могла бы представлять собой хорошую альтернативу вегетативному возобновлению в условиях, благоприятных для прорастания семян и развития растений (Кубан и др., 2018). Однако состояние особей оценивалось нами без учета особенностей развития в ненарушенных местообитаниях и при антропогенном воздействии.

Цель данной работы заключается в сравнительном исследовании особенностей раз-

вития *R. carthamoides* в ненарушенных условиях и при антропогенном воздействии в Республике Алтай.

Материалы и методы

Материал изучен в конце июля – начале августа 2020 г. в Республике Алтай в пределах четырех местообитаний при антропогенном воздействии (АВ) (участки (уч.) № 1 и № 3) и в труднодоступных ненарушенных местообитаниях (НМ) (уч. № 2 и № 4) на высотах 1800–2100 м над уровнем моря на субальпийских лугах (табл. 1). Сравнение особей *R. carthamoides* в различных условиях под влиянием антропогенного фактора и при его

Таблица 1. Характеристика местообитаний *Rhaponticum carthamoides* в Республике Алтай

Table 1. Characteristics of *Rhaponticum carthamoides* habitats in the Altai Republic

№ уч-ка	Название местонахождения	Абсолютная высота (над уровнем моря, м); экспозиция (эксп.) склона, координаты	Название фитоценоза; общее проективное покрытие (%); сопутствующие виды растений
1	Шебалинский район (р-н), перевал Семинский	1850 м; склон северной эксп., 51°13'51" N, 85°21'07" E	Редкостойный кедровый лес; 95–98 %; <i>Rhaponticum carthamoides</i> (Willd.) Iljin, <i>Geranium albiflorum</i> Ledeb., <i>Bupleurum aureum</i> Fisch. ex Hoffm., <i>Poa palustris</i> L., <i>Trollius altaicus</i> C.A. Mey., <i>Hedysarum neglectum</i> Ledeb.
2	Усть-Коксинский р-н, окр. с. Кайтанак, подножие горы Красная	1830 м; склон северной эксп., 50°10'32" N, 85°22'48" E	Субальпийский луг; 50–60 %; <i>R. carthamoides</i> , <i>Poa sibirica</i> Roshev., <i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Viola altaica</i> Ker-Gawl., <i>Polygonum bistorta</i> L., <i>Ranunculus grandifolius</i> C.A. Mey., <i>Trollius asiaticus</i> L., <i>Aquilegia glandulosa</i> Fisch. ex Link, <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Geranium albiflorum</i> , <i>G. sylvaticum</i> L., <i>Sanguisorba officinalis</i> L., <i>Bupleurum aureum</i>
3	Онгудайский р-н, окр. с. Белый Бом (ООПТ «Шавлинский»)	2100 м; склон южной эксп., 50°16'00" N, 87°12'31" E	Субальпийский луг; 80–90 %; <i>R. carthamoides</i> , <i>Aconitum altaicum</i> Steinb., <i>Geranium albiflorum</i> , <i>Poa sibirica</i> , <i>Polygonum bistorta</i> , <i>Trollius altaicus</i>
4	Катунский заповедник, Усть-Коксинский р-н, пережат из оз. Верх. Поперечное в оз. Поперечное	2056 м; склон северной эксп., 49°56'55" N, 86°06'05" E	Субальпийский луг на опушке кедрового леса; <i>Poa pratensis</i> L., <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh., <i>Rumex confertus</i> Willd., <i>Salix</i> sp., <i>Betula rotundifolia</i> Spach, <i>Sanguisorba alpina</i> Bunge, <i>Rhodiola rosea</i> L., <i>Hedysarum theinum</i> Krasnob., <i>Saussurea alpina</i> (L.) DC., <i>Aconitum anthoroideum</i> DC., <i>Pinus sibirica</i> Du Tour, <i>Vaccinium myrtillus</i> L.

отсутствии стало возможным благодаря проведению исследований в сжатые сроки в один и тот же вегетационный период, что исключает влияние на растения метеоусловий, которые могли бы повлиять на них в разные по погодным условиям годы. Согласно проведенным ранее исследованиям, недостаточное количество осадков в осенне-зимне-весенний период, предшествующий цветению, является ограничивающим фактором для роста и развития растений данного вида (Кубан и др., 2018).

По метеоданным за период первой половины 2020 г. (www.meteorf.ru), на юге Сибири в январе, феврале и марте отмечены абсолютные максимальные значения температуры и нередко наблюдались оттепели. Кроме того, в этот период отмечены многочисленные рекорды по осадкам на территории Сибири. При этом количество осадков, хотя и было рекордным, но не превышало 10 мм за сутки. В апреле 2020 г. на Алтае температура была выше климатической нормы на 6 °С. Неоднократно фиксировалась абсолютная максимальная температура. Осадков в апреле выпало около месячной нормы или больше. В мае 2020 г. в азиатской части России температура была в пределах нормы или выше. В Республике Алтай в мае наблюдался некоторый дефицит осадков (выпало только 30–70 % от среднего месячного количества) (<http://www.meteorf.ru> 'upload' 'iblock' 'Погодные рекорды в первом полугодии 2020 г.; дата обращения: 28 декабря 2020 г.). Таким образом, погодные условия 2020 г. были достаточно благоприятными для роста и развития растений *R. carthamoides*.

На уч. № 1 (перевал Семинский, Шибалинский район) отмечено воздействие на растения *R. carthamoides* в виде выпаса и фрагментарного выкапывания корневищ. В качестве контроля при изучении этого вида в ненарушенных экологических условиях,

согласно нашим предположениям, могло послужить изучение растений в пределах ООПТ «Шавлинский» (уч. № 3; Онгудайский район, окр. с. Белый Бом). Однако при проведении полевых работ мы выяснили, что в данном местообитании выпасают лошадей, отмечены нарушения почвенного покрова и повреждение подземных частей растений. Вследствие этого при АВ особи *R. carthamoides* изучены в местообитаниях на участках № 1 и № 3.

В НМ особи этого вида произрастали в труднодоступных условиях Усть-Коксинского района: у подножия горы Красная в окр. с. Кайтанак (уч. № 2) и на территории Катунского заповедника (уч. № 4). Для каждой ценопопуляции (ЦП) указаны сопутствующие в фитоценозе виды и проективное покрытие травостоя (см. табл. 1).

Нами исследованы 10 морфометрических признаков генеративной и вегетативной сферы (длина генеративного побега, число вегетативных побегов (розеток), число генеративных побегов, число листьев на генеративном побеге, длина розеточного листа, ширина розеточного листа, длина листа на генеративном побеге, ширина листа на генеративном побеге, диаметр корзинки, диаметр надземной части особи; все размеры в см) у живых особей зрелого онтогенетического состояния (всего изучено 68 особей по всем популяциям). У каждой особи изучался, как правило, один наиболее развитый побег. Растения выбирали случайно, расстояние между ними было не менее чем 1,5–2,0 м. Статистическая обработка проведена с использованием пакета программ EXCEL; значимость отличий средних для популяции значений признаков оценивали по непараметрическому критерию Уилкоксона-Манна-Уитни (Mann, Whitney, 1947). В работе обсуждаются только признаки со значимо отличавшимися между участками средними для выборки значениями. Величину уровня

значимости p принимали равной 0,05, что соответствует критериям, принятым в медико-биологических исследованиях ($p < 0,05$). Визуализация данных проведена с использованием пакета программ StatSoft «Statistica».

Сила связей парных корреляций признаков Спирмена определена в соответствии со шкалой, разработанной Г.Н. Зайцевым (1984). Варьирование признаков оценивалось в соответствии с работой С.А. Мамаева (1970). По варьированию изученные признаки отнесены нами к двум вариантам: варьирование признака в среднем диапазоне или ниже (12–20 %) и от повышенного до очень высокого (от 21 % и выше). Для оценки развития особей в различных эколого-географических условиях нами использована методика определения степени корреляции (детерминация) и варьирования каждого из признаков с остальными в соответствии с разработками Н.С. Ростовской (1999: 54). Согласно данной методике, для каждого из изученных признаков вычислялась их детерминация, то есть среднее значение квадратов коэффициентов корреляции (Rch^2), по формуле

$$Rch^2 = (R_1^2) + (R_2^2) + \dots (R_n^2) / (n-1)$$

(Ростова, 1999).

Коэффициенты корреляции вычислялись в преобразованных матрицах после нормирования значений признаков (для снижения различий в их размерности). Это было проведено по формуле $(M_i - m)/y$, где M_i – значение признака, m – среднее значение признака, y – стандартное отклонение. В данной работе детерминированными считали признаки со средней степенью скоррелированности $Rch^2 \geq 0,1$. Признаки с более низкими значениями коэффициента детерминации ($Rch^2 < 0,1$) считали слабо связанными с другими признаками.

Согласно методу Н.С. Ростовской (2002: 272–274), метрические признаки растений по варьированию и степени взаимосвязанности (детерминированности), как правило, относятся к четырем группам:

1. Эколого-биологические системные индикаторы – сильно варьирующие признаки с высоким уровнем детерминированности, индикаторы системной адаптивной изменчивости организмов ($Cv \geq 21 \%$, $Rch^2 \geq 0,1$). Отражают согласованную изменчивость размеров особей в неоднородной среде.

2. Биологические индикаторы, для которых характерны высокая детерминированность и незначительное варьирование ($Cv < 21 \%$, $Rch^2 \geq 0,1$). Это «ключевые» признаки, изменения которых определяют общее состояние системы.

3. Генотипические (таксономические) индикаторы – характеристики, имеющие преимущественно таксономическое значение. У них низкое варьирование и невысокий уровень связей признаков, что соответствует повышению автономизированности их развития, во многих случаях более раннему завершению формирования соответствующих структур в онтогенезе ($Cv < 21 \%$, $Rch^2 < 0,1$).

4. Особое положение занимают экологические индикаторы. Они характеризуются сильным варьированием, которое слабо согласовано с изменениями других признаков ($Cv \geq 21 \%$, $Rch^2 < 0,1$). Их изменчивость определяется преимущественно влиянием внешних факторов, а изменения могут служить индикатором даже относительно слабых внешних воздействий.

Результаты и обсуждение

Анализ изменчивости морфометрических параметров у особей *R. carthamoides* показал наличие адаптивной пластичности в различных эколого-географических услови-

ях, которая характерна для различных структур побега и особи в целом. Как правило, у особи этого вида в течение вегетационного периода формируются 1–3 генеративных побега и от 1 до 19 розеточных вегетативных, представляющих собой основу для развития будущих генеративных структур. В 2020 г. зрелые генеративные особи *R. carthamoides* характеризовались значимыми отличиями параметров (числа и размеров) генеративной и вегетативной сферы в НМ и при АВ. Это длина побегов, число вегетативных побегов у особей, размеры (длина и ширина) вегетативных (розеточных) листьев, размеры (длина и ширина) листьев на генеративном побеге, диаметр надземной части особей и корзинки (рис. 1, табл. 2).

В местообитаниях на участках № 1 и № 3 визуальным образом отмечено более или менее фрагментарное выкапывание корневищ и выпас скота. При АВ были отмечены повреждения надземной части (обкусывание генеративных побегов скотом) и нарушения

целостности почвенного покрова. В этих местообитаниях *R. carthamoides* отличался низкорослостью и формированием минимального числа вегетативных побегов у особи (рис. 1, табл. 2). На уч. № 1 особи также характеризовались мелкими размерами розеточных листьев и корзинок (табл. 2). На уч. № 3 у особей отмечены минимальные значения числа розеток, размеров листьев на генеративных побегах, и диаметра надземной части (табл. 2). Таким образом, на уч. № 1 большая часть генеративных побегов у особей (60–80 %) была повреждена, а на уч. № 3 формировались особи с минимальной мощностью зоны возобновления.

В труднодоступных НМ (уч. № 2 и № 4) подобные нарушения отсутствовали. На этих участках особи вида характеризовались большей мощностью (рис. 1b, 1c). По сравнению с особями на участках с АВ в данных местообитаниях формировались в среднем в 1,2–1,7 раза более высокие генеративные побеги, а у особей насчитывалось



Рис. 1. Общий вид *Rhaponticum carthamoides* в Республике Алтай в 2020 г.: а – на участке № 1 (Семинский перевал); б – на участке № 2 (гора Красная); с – на участке № 4 (Катунский заповедник); длина линеек 20 см

Fig. 1. General view of *Rhaponticum carthamoides* in the Altai Republic, 2020: а – at site No. 1 (Seminsky pass); б – at site No. 2 (Krasnaya Mountain); с – at site No. 4 (Katunsky Nature Reserve); ruler length 20 cm

Таблица 2. Средние значения морфометрических характеристик растений *Rhaponticum carthamoides* в Республике Алтай, 2020 г.Table 2. Average values of morphometric characteristics of *Rhaponticum carthamoides* in the Altai Republic, 2020

Признаки	Характеристики	Антропогенно нарушенные		Ненарушенные		
		уч. № 1 n=16	уч. № 3 n=27	уч. № 2 n=10	уч. № 4 n=15	
1	Длина генеративного побега, см	M±m	70,2 ^a ±5,5	79,3 ^a ±2,2	120,0 ^b ±13,6	88,8 ^a ±4,0
		C _v ,%	31,2	14,2	35,8	17,5
		min-max	8,0–100,0	57,0–106,0	79,0–233,0	68,0–120,0
2	Число вегетативных побегов (розеток)	M±m	3,4 ^{ab} ±0,2	2,6 ^a ±0,3	5,7 ^b ±0,7	8,3 ^b ±1,5
		C _v ,%	18,3	53,8	39,7	69,2
		min-max	3,0–5,0	1,0–6,0	2,0–9,0	1,0–19,0
3	Число генеративных побегов	M±m	1,4 ^a ±0,2	1,3 ^a ±0,1	1,4 ^a ±0,2	1,1 ^a ±0,1
		C _v ,%	45,0	41,7	49,9	45,6
		min-max	1,0–3,0	1,0–3,0	1,0–3,0	1,0–3,0
4	Число листьев на генеративном побеге	M±m	20,4 ^a ±2,3	17,9 ^a ±1,5	19,8 ^a ±3,4	24,1 ^a ±1,9
		C _v ,%	45,8	42,4	54,7	31,2
		min-max	9,0–40,0	7,0–32,0	8,0–48,0	15,0–43,0
5	Длина розеточного листа, см	M±m	28,6 ^a ±0,8	30,3 ^a ±1,8	41,7 ^b ±2,3	41,3 ^b ±2,1
		C _v ,%	11,1	31,0	17,3	19,4
		min-max	23,0–35,0	9,0–46,0	30,0–51,0	28,0–55,5
6	Ширина розеточного листа, см	M±m	12,9 ^a ±0,6	13,6 ^{ab} ±0,8	19,2 ^b ±1,8	16,7 ^{ab} ±0,8
		C _v ,%	20,1	29,6	30,2	19,6
		min-max	8,0–18,0	3,0–23,0	10,0–28,0	10,0–21,0
7	Длина листа на генеративном побеге, см	M±m	13,2 ^{ab} ±0,7	11,3 ^a ±0,6	13,5 ^{ab} ±1,0	15,4 ^b ±0,7
		C _v ,%	22,0	27,6	23,7	18,4
		min-max	10,0–18,0	7,0–19,0	10,0–20,0	11,0–21,0
8	Ширина листа на генеративном побеге, см	M±m	5,5 ^{ab} ±0,4	4,5 ^a ±0,3	6,9 ^b ±0,8	7,1 ^b ±0,4
		C _v ,%	32,5	31,8	36,4	22,0
		min-max	3,0–8,0	3,0–8,0	4,0–11,0	4,0–10,0
9	Диаметр корзинки, см	M±m	3,4 ^a ±0,3	4,1 ^{ab} ±0,2	4,9 ^b ±0,2	4,8 ^b ±0,1
		C _v ,%	30,4	18,3	15,1	11,1
		min-max	1,0–5,0	3,0–5,0	4,0–6,0	4,0–6,0
10	Диаметр надземной части особи, см	M±m	27,1 ^a ±2,0	17,0 ^b ±1,1	27,1 ^a ±2,2	27,8 ^a ±4,2
		C _v ,%	30,2	32,5	25,6	58,5
		min-max	14,0–44,0	9,0–30,0	15,0–39,0	9,5–60,0

Обозначения: M – среднее значение; m – ошибка среднего; C_v,% – коэффициент вариации; min – минимальное, max – максимальное значение. Средние значения, отмеченные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Уилкоксона-Манна-Уитни.

в среднем вдвое большее число вегетативных побегов (табл. 2). У особей на уч. № 4 также была отмечена наиболее высокая средняя облиственность генеративных побегов; розеточные листья и листья на генеративных побегах отличались в среднем более крупными размерами листовых пластинок, а размер

корзинок значимо превышал этот показатель у особей из местообитаний с АВ (табл. 2).

Процессы роста и развития растений в значительной степени находят отражение в корреляционных связях морфометрических признаков (Ростова, 2002). При оценке особенностей развития в качестве контроля мы

использовали корреляционные связи в выборке у растений *R. carthamoides*, произрастающих в НМ, так как в НМ у особей этого вида формировались более крупные генеративные побеги и соцветия, развивалась мощная зона возобновления, образованная вегетативными розеточными побегами с крупными листьями. Координация между чертами габитуса часто выражается положительными и отрицательными корреляциями, представляющими компромиссы и аллометрии, основанные на биомеханических и физиологических требованиях в ответ на условия окружающей среды (Kleyer et al., 2019). Проведенный нами парный корреляционный анализ показал, что в обеих выборках (из НМ и мест с АВ) у *R. carthamoides* тесно взаимосвязаны параметры листовой пластинки вегетативного розеточного листа (длина и ширина) ($r=0,7$).

В выборке у особей из НМ все скоррелированные признаки обладали положительной сопряженной изменчивостью. Так, длина генеративных побегов в значительной степени скоррелирована с числом вегетативных розеточных побегов ($r=0,5$) и размерами их листьев ($r=0,5$). Число вегетативных побегов определялось емкостью зоны возобновления растений ($r=0,8$), которая выражена в величине диаметра надземной части. Также диаметр надземной части растений тесно связан с длиной генеративного побега ($r=0,6$) и размерами вегетативных листьев ($r=0,5$). Это согласуется с данными Conner et al. (2014), по которым вегетативные признаки у растений имеют сходные средние корреляции, составляющие около 0,5.

Структура взаимосвязей морфометрических признаков у особей вида в выборке из условий с АВ отличалась. Здесь значительные связи признаков характеризовались отрицательными значениями. Так, у высоких генеративных побегов отмечены более корот-

кие листовые пластинки ($r=-0,5$), а у особей с большим числом листьев на генеративном побеге также развивались более короткие листовые пластинки ($r=-0,5$). Таким образом, в условиях АВ у *R. carthamoides* нами отмечена дезинтеграция связей между определенными морфоструктурами, а наличие отрицательных связей между признаками продуктивности может свидетельствовать о недостаточности ресурсов для формирования полноценных структур растения.

Согласно работе Н.С. Ростовской (2002), анализ изменения силы и структуры связей между морфометрическими признаками позволяет определить тенденции изменения всей системы взаимосвязей растения в различных условиях среды. В результате сравнительного анализа варьирования признаков и их сопряженной изменчивости обнаружено, что растения разных выборок неодинаково адаптировались к различным условиям (табл. 3). Проведенный нами анализ средней скоррелированности (детерминации) и варьирования показал, что часть признаков у особей *R. carthamoides* из обеих выборок в изученных местообитаниях зависела в основном от влияния внешних условий (группа 4). Это число генеративных побегов, их облиственность и размеры листьев на генеративных побегах. Эти признаки варьировали в высокой степени и не были скоррелированы с развитием других структур надземной части особей (табл. 3).

В выборке у особей из НМ нами выявлена более высокая детерминированность в развитии растений по сравнению с особенностями развития особей этого вида в местах с АВ. Эти процессы нашли отражение в признаках, которые в условиях НМ и АВ имели неодинаковое функциональное значение. Так, в НМ длина побегов, число вегетативных побегов, ширина вегетативных листьев и размер над-

Таблица 3. Детерминированность морфометрических признаков *Rhaponticum carthamoides* в Республике Алтай, 2020 г.Table 3. Determinacy of *Rhaponticum carthamoides* morphometric characters in the Altai Republic, 2020

№	Признаки	участки № 1 и № 3			участки № 2 и № 4		
		Rch ²	Cv, %	ИГ	Rch ²	Cv, %	ИГ
1	Длина генеративного побега, см	0,08	21,7	4	0,17	32,4	1
2	Число вегетативных побегов (розеток)	0,03	42,3	4	0,11	65,9	1
3	Число генеративных побегов	0,04	42,8	4	0,04	48,2	4
4	Число листьев на генеративном побеге	0,04	43,9	4	0,02	40,4	4
5	Длина розеточного листа, см	0,07	25,8	4	0,13	18,2	2
6	Ширина розеточного листа, см	0,09	26,6	4	0,13	25,5	1
7	Длина листа на генеративном побеге, см	0,05	26,1	4	0,07	21,0	4
8	Ширина листа на генеративном побеге, см	0,02	33,5	4	0,08	27,8	4
9	Диаметр корзинки, см	0,03	24,7	4	0,08	12,6	3
10	Диаметр надземной части особи, см	0,04	39,4	4	0,17	47,7	1

Обозначения: Rch² – коэффициент детерминации; Cv,% – коэффициент вариации; индикаторная группа признаков (ИГ): 1 – эколого-биологические системные индикаторы (Cv ≥ 21 %, Rch² ≥ 0,1); 2 – биологические индикаторы (Cv < 21 %, Rch² ≥ 0,1); 3 – генотипические (таксономические) индикаторы (Cv < 21 %, Rch² < 0,1); 4 – экологические индикаторы (Cv ≥ 21 %, Rch² < 0,1).

земной части зоны возобновления определяли системную адаптивную изменчивость у растений этого вида и изменялись согласованно с другими изученными признаками (1-я группа индикаторов) (табл. 3). Действительно, длина побега – признак, коррелирующий с большинством других характеристик растения (Kleuger et al., 2019). Ключевым индикатором развития растений в этих условиях (2-я группа индикаторов) являлась длина листа с вегетативного побега, которая определяла площадь фотосинтетической поверхности особи. Признак «размер корзинки», имеющий в основном таксономическое значение, у особей в данной выборке варьировал незначительно и вошел в 3-ю группу индикаторов (табл. 3). Таким образом, в выборке из НМ развитие особей было гармоничным, так как в процессе роста и развития изученные параметры их продуктивности изменялись согласованно и все связи были положительными.

В выборке особей из местообитаний с АВ отмечена дезинтеграция развития.

Адаптация особей в условиях нарушения их целостности приводила к перенаправлению ресурсов в первую очередь для развития генеративных органов. В связи с этим число генеративных побегов и их облиственность у особей *R. carthamoides* были стабильными в различных местообитаниях. Это приоритетное направление в развитии ЦП и в конечном счете вида, которое обеспечивает генетическое разнообразие. В этих условиях у особей вида наблюдалась меньшая емкость зоны возобновления, снижение фотосинтетической поверхности листьев, а развитие характеризовалось несогласованностью. Развитие генеративной сферы для осуществления семенного размножения – это приоритетное развитие ценопопуляции, которое в данном случае происходило, возможно, в ущерб сохранению ценотической роли вида.

Заключение

Проведенное исследование показало, что основной интегральной характери-

стикой, определяющей состояние особей *R. carthamoides* в ЦП, явились показатели состояния вегетативной сферы растений. Именно потенциал развития зоны возобновления *R. carthamoides* определяет фитоценологическую устойчивость вида. Тем не менее, согласно литературным данным, сама по себе устойчивость не означает, что популяция экологически восстановлена и ее можно использовать или ограничивать очень маленьким размером (Charpon, López-Bao, 2020). Мы считаем, что необходимо сохранение всех параметров продуктивности вида, что в данном случае зависит не только от генеративной сферы растений, но и от мощности зоны возобновления и площади фотосинтетической поверхности розеточных листьев вегетативных побегов. Число и размер вегетативных структур являются определяющими для выживания *R. carthamoides* в фитоценозах. При антропогенном воздействии именно эти структуры особей наиболее уязвимы, и в конечном счете нарушение вегетативного, а затем и семенного размножения может привести к сокращению генетического разнообразия популяций. Уничтожение при проведении выпаса большей части генеративных побе-

гов в популяции и выкопка корневищ у каждого второго растения являются чрезмерной нагрузкой на популяцию, что препятствует процессам естественного возобновления особей этого вида. При проведении заготовок возможно выкапывать корневища не больше чем у 25 % растений и только в осенний период времени, после окончания вегетации и семеношения. Выпас необходимо исключить полностью. Как правило, *R. carthamoides* полностью исчезает в местах, где проводится выпас скота и ведется промышленный сбор урожая (Nekratova et al., 2020). Чтобы предотвратить катастрофическую утрату биоразнообразия, необходимо найти экологически более устойчивую альтернативу использования редких ресурсных видов (Ripple et al., 2017). Взаимодействие между людьми и дикой природой, приводящее к негативным последствиям, является одной из самых серьезных проблем сохранения биоразнообразия во всем мире (Bernardo et al., 2020; Salerno et al., 2020). По нашему мнению, территории заповедников и труднодоступные регионы вскоре могут стать единственными рефугиумами поддержания экологических функций растений и сохранения биоразнообразия.

Список литературы / References

- Алябьева Г. Н., Овсянникова С. В. (2005) Охрана и рациональное использование эндемичных растений Кузнецко-Салаирского нагорья. *Современные наукоемкие технологии*, 5: 51–53 [Alyabieva G. N., Ovsyannikova S. V. (2005) Endemic plant conservation on Kuznetsk – Salair plateau. *Modern High Technologies* [Sovremennye naukoemkie tekhnologii], 5: 51–53 (in Russian)]
- Зайцев Г. Н. (1984) *Математическая статистика в экспериментальной ботанике*. М., Наука, 424 с. [Zaitsev G. N. (1984) *Mathematical statistics in experimental botany*. Moscow, Nauka, 424 p. (in Russian)]
- Карусевич А. А., Осочук С. С., Бузук Г. Н. (2016) Разработка методики культивирования и изучение особенностей развития Левзеи сафлоровидной в Витебской области. *Вестник фармацевтики*, 4: 38–44 [Karusevich A. A., Osouchuk S. S., Buzuk G. N. (2016) Working out of the technique of cultivation and studying of features of development of *Leuzea carthamoides* D.C. in the Vitebsk Region. *News of Pharmacy* [Vestnik farmatsii], 4: 38–44 (in Russian)]

Колесникова А. А., Компанцев Д. В. (2016) Изучение структурно-механических свойств олеогеля с экстрактом Левзеи сафлоровидной. *Дальневосточный медицинский журнал*, 4: 67–69 [Kolesnikova A. A., Kompantsev D. V. (2016) The study of the structural and mechanical properties of oleogel with extract of *Rhaponticum carthamoides*. *Far Eastern Medical Journal* [Dal'nevostochnyi medicinskii zhurnal], 4: 67–69 (in Russian)]

Красная книга Республики Алтай (растения). (2017) Горно-Алтайск, 267 с. [*Red Book of the Altai Republic (plants)* (2017) Gorno-Altaysk, 267 p. (in Russian)]

Кубан И. Н., Дорогина О. В., Жмудь Е. В. (2018) Состояние ценопопуляций редкого вида *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) в Республике Алтай. *Растительный мир Азиатской России*, 3: 66–76 [Kuban I. N., Dorogina O. V., Zhmud E. V. (2018) The local populations of the rare species *Rhaponticum carthamoides* (Asteraceae) in the Altai Republic condition. *Flora and Vegetation of Asian Russia* [Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii], 3: 66–76 (in Russian)]

Кубентаев С. А., Данилова А. Н. (2017) Оценка эколого-биологических особенностей *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и его ресурсные показатели на хребте Ивановский (Восточный Казахстан). *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 37: 31–46 [Kubentaev S. A., Danilova A. N. (2017) Evaluation of ecological and biological characteristics of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and its resource indicators on the Ridge of Ivanovo (Eastern Kazakhstan). *Tomsk State University Journal of Biology* [Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya], 37: 31–46 (in Russian)]

Мамаев С. А. (1970) Некоторые вопросы формирования популяционной структуры вида древесных растений. *Экология*, 1: 39–49 [Mamaev S. A. (1970) Some issues of the formation of the population structure of the species of woody plants. *Ecology* [Ekologiya], 1: 39–49 (in Russian)]

Мырзагалиева А. Б., Самарханов Т. Н. (2018) Фитоценотическая и ресурсная характеристика левзеи сафлоровидной (*Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin) в Казахском Алтае. *Вестник Евразийского национального университета им. Л. Н. Гумилева. Серия Биологические науки*, 3: 55–65 [Myrzagaliev A. B., Samarkhanov T. N. (2018) Phytocenotic and resource characteristic of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin in Kazakhstan Altai. *Bulletin of L. N. Gumilyov Eurasian National University. Bioscience Series* [Vestnik Evrazijskogo nacional'nogo universiteta im. L. N. Gumileva. Seriya Biologicheskie nauki], 3: 55–65 (in Russian)]

Ростова Н. С. (1999) Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae). *Ботанический журнал*, 11: 50–66 [Rostova N. S. (1999) The variability of the system of correlations between the morphological characters. 1. Natural populations of *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae). *Journal of Botany* [Botanicheskii zhurnal], 11: 50–66 (in Russian)]

Ростова Н. С. (2002) *Корреляции: структура и изменчивость*. СПб., Изд-во СПбГУ, 308 с. [Rostova N. S. (2002) *Correlations: structure and variability*. St Petersburg, St Petersburg State University, 308 p. (in Russian)]

Самбуу А. Д. (2019) Лекарственные растения Республики Тыва и их значение. *Научное обозрение. Биологические науки*, 3: 52–56 [Sambuu A. D. (2019) Medicinal plants of the Republic of Tuva and their meaning. *Scientific Review. Biological Sciences* [Nauchnoe obozrenie. Biologicheskie nauki], 3: 52–56 (in Russian)]

Симонова Н. В., Доровских В. А., Анохина Р. А., Штарберг М. А., Браш Н. Г., Будник В. В. (2019) Результаты клинического исследования ноотропной и антиоксидантной активности левзеи сафлоровидной. *Бюллетень физиологии и патологии дыхания*, 73: 62–68 [Simonova N. V., Dorovskikh V. A., Anokhina R. A., Shtarberg M. A., Brash N. G., Budnik V. V. (2019) Results of clinical study of nootropic and antioxidant activity of *Leuzea carthamoides*. *Bulletin of Physiology and Pathology of Respiration* [Byulleten' fiziologii i patologii dykhaniya], 73: 62–68 (in Russian)]

Тимофеев Н. П. (2007) Достижения и проблемы в изучении биологии лекарственных растений *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin и *Serratula coronata* L. (обзор). *Сельскохозяйственная биология*, 42(3): 3–17 [Timofeev N. P. (2007) Achievements and problems in investigation of biology in medicinal plants of *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin and *Serratula coronata* L. (review). *Agricultural Biology* [Sel'skokhozyaistvennaya biologiya], 42(3): 3–17 (in Russian)]

Akshay K. R., Sudharani N., Anjali K. B., Deepak T. M. (2014) Biodiversity and strategies for conservation of rare, endangered and threatened medicinal plants. *Research & Reviews: Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 2(3): 12–20

Ames G. M., Wall W. A., Hohmann M. G., Wright J. P. (2017) Trait space of rare plants in a fire-dependent ecosystem. *Conservation Biology*, 31(4): 903–911

Bernardo H. L., Goad R., Vitt P., Knight T. M. (2020) Nonadditive effects among threats on rare plant species. *Conservation Biology*, 34(4): 1029–1034

Borowy D., Swan C. M. (2020) A multi-trait comparison of an urban plant species pool reveals the importance of intraspecific trait variation and its influence on distinct functional responses to soil quality. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8: 68

Bruelheide H., Dengler J., Purschke O. et al. (2018) Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 2(12): 1906–1917

Chapron G., López-Bao J.V. (2020) The place of nature in conservation conflicts. *Conservation Biology*, 34(4): 795–802

Conner J. K., Cooper I. A., La Rosa R. J., Pérez S. G., Royer A. M. (2014) Patterns of phenotypic correlations among morphological traits across plants and animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1649): 20130246

Gorovoy P. G. (2010) The genus *Rhaponticum* Vail. (Asteraceae: Cardueae – Centaureinae) in Siberia and Far East. *Turczaninowia*, 13(4): 68–73

Kleyer M., Trinogga J., Cebrián-Piqueras M. A., Trenkamp A., Fløjgaard C., Ejrnæs R., Bouma T. J., Minden V., Maier M., Mantilla-Contreras J., Albach D. C., Blasius B. (2019) Trait correlation network analysis identifies biomass allocation traits and stem specific length as hub traits in herbaceous perennial plants. *Journal of Ecology*, 107(2): 829–842

Mann H. B., Whitney D. R. (1947) On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics*, 18(1): 50–60

Nekratova N., Shurupova M. (2016) Natural resources of medicinal plants: Estimation of reserves on example of *Rhaponticum carthamoides*. *Key Engineering Materials*, 683: 433–439

Nekratova N. A., Kurovskiy A. V., Shurupova M. N. (2020) Impact of elevation and slope exposure on abundance of rare medicinal plant *Rhaponticum carthamoides* (Maral root). *Ukrainian Journal of Ecology*, 10(4): 210–217

He N., Li Y., Liu C., Xu L., Li M., Zhang J., He J., Tang Z., Han X., Ye Q., Xiao C., Yu Q., Liu S., Sun W., Niu S., Li S., Sack L., Yu G. (2020) Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(10): 908–918

Ripple W.J., Wolf C., Newsome T.M., Galetti M., Alamgir M., Crist E., Mahmoud M.I., Laurance W.F. (2017) World scientists' warning to humanity: a second notice. *BioScience*, 67(12): 1026–1028

Salerno J., Bailey K., Gaughan A. E., Stevens F. R., Hilton T., Cassidy L., Drake M. D., Pricope N. G., Hartter J. (2020) Wildlife impacts and vulnerable livelihoods in a transfrontier conservation landscape. *Conservation Biology*, 34(4): 891–902