

УДК 581.522:582.736

Онтогенетическая структура ценопопуляций *Hedysarum theinum* (Fabaceae) в различных эколого-ценотических условиях Рудного Алтая

И.Ю. Селютина*, Е.Г. Зибзеев

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Россия 630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101¹

Received 4.06.2010, received in revised form 11.06.2010, accepted 18.06.2010

В статье представлены результаты анализа онтогенетической структуры 10 ценопопуляций *Hedysarum theinum* Krasnob. в условиях высокогорий Рудного Алтая. Выявлено, что ценотический оптимум *H. theinum* находится в высокотравных сообществах субальпийского пояса. Сравнительный анализ ценопопуляций (ЦП) *H. theinum* свидетельствует об их устойчивом состоянии в природных ценозах Ивановского и Проходного хребтов. Популяционного оптимума ЦП *H. theinum* могут достигать как в фитоценотическом оптимуме, так и в крайних условиях обитания (альпийские луга). Реальный организменный оптимум совпадает с ценотическим. Таким образом, в сообществах полидоминантного высокотравья особи *H. theinum* обладают наибольшей мощностью и высокой семенной продуктивностью.

Ключевые слова: *Hedysarum theinum*, ценопопуляция, онтогенетический спектр, оптимумы.

Введение

Копеечник чайный *Hedysarum theinum* (Семейство Fabaceae) является длинностержнекорневым, каудексовым, многоглавым, базисимподиальным травянистым поликарпиком с монокарпическими побегами удлиненного типа. Возобновление копеечника чайного осуществляется только семенным путем (Карнаухова, 2007). Этот вид широко известен под названием «красный корень». *H. theinum* – ценное пищевое и лекарственное растение флоры Алтая, его корни используются в народной медицине. Наиболее часто применяется чай из корня копеечника чайно-

го, который считается весьма эффективным тонизирующим и общеукрепляющим средством в Горном Алтае.

H. theinum – субальпийский высокотравно-луговой вид, произрастающий в условиях достаточного, но не застойного увлажнения (мезофит). Его ареал лежит в пределах гумидных высокогорий Русского, Казахстанского и Монгольского Алтая, а также Тарбагатай, Джунгарского Алатау и Тянь-Шаня (Красноборов и др., 1985; Флора Сибири, 1994).

Интенсивное использование территорий, занимаемых видом под пастбища, его медленное возобновление (товарная масса корня

* Corresponding author E-mail address: inessa1672@rambler.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

накапливается лишь к 30 годам) и большие объемы заготовок привели этот вид на грань исчезновения в пределах Республики Алтай (Карнаухова, 2007; Красная книга Республики Алтай, 2007). Но на территории Рудного Алтая этот вид местным населением практически не используется, сообщества с *H. theinum* подвержены слабой пастбищной дигрессии.

Известно, что воздействие совокупности экологических факторов на популяцию осуществляется через изменение параметров ценопопуляции (плотность, рождаемость, смертность, возрастная структура) и организма (мощность, темпы развития, половой статус, степень генеративности) (Ценопопуляции ..., 1988). В связи с изменением параметров организма и ценопопуляции в различной экологической обстановке необходимо оценить состояние вида в сообществе, для чего было разработано понятие оптимума (Шенников, 1942; Работнов, 1984; Заугольнова, 1985, 1994). Для самоподдержания ценопопуляций наибольшее значение имеет именно возрастная структура (Воронцова, Заугольнова, 1979). Вместе с тем, в настоящее время считается более точным вместо термина «возрастная структура» применять термин «онтогенетическая структура» (Работнов, 1989).

Для рационального использования и сохранения природных популяций *H. theinum* необходимо охарактеризовать их онтогенетическую структуру, которая определяет устойчивость ценопопуляций и их способность к самоподдержанию. Для того чтобы выявить наиболее устойчивые природные популяции данного вида в условиях высокогорий Рудного Алтая, нами были поставлены следующие задачи: определить оптимальные эколого-ценотические условия произрастания *H. theinum*, установить онтогенетическую структуру ценопопуляций, обитающих в этих условиях; сопоставить

популяционный оптимум данного вида с его организменным оптимумом.

Район работ, материалы и методы

Район работ

Хребты Ивановский и Проходной Белок (рис. 1) представляют собой единое обширное горное образование с абсолютными высотами до 2775 м над ур. м. (г. Выше-Ивановский Белок), средние высоты центральной части горного сооружения составляют 1800-1900 м. Хребты сложены сланцами и известняками, прорванными интрузиями. Речная сеть густая, со склонов хребтов берут начало многочисленные притоки, питающие Иртыш (реки Быструха, Громотуха, Ульба и др.).

Климат района континентальный, среднегодовая температура минус 4 °С. В высокогорной части Проходного Белка годовое количество осадков в среднем составляет 1090 мм в год, в районе Мало-Ульбинского водохранилища и на северном макросклоне Ивановского хребта количество осадков увеличивается до 1516 мм.

Согласно классификации высотной поясности Алтае-Саянской горной области В. П. Седельникова (1988) для данного района характерен гумидный горно-тундрово-субальпийско-темнохвойно-таежный тип поясности. В растительном покрове хребтов Ивановского и Проходной Белок четко выражено два пояса: лесной (от 1100 до 1600 м над ур. м.) и высокогорный (от 1600 и выше).

В структуре высокогорий хребтов Проходной Белок и Ивановский четко выражены два пояса: субальпийский и горно-тундровый. Субальпийский пояс представлен двумя ценотическими комплексами: высокотравно-лугово-лесным (1500-1700 м над ур. м) и кустарниково-луговым (1700-1800 м над ур. м).

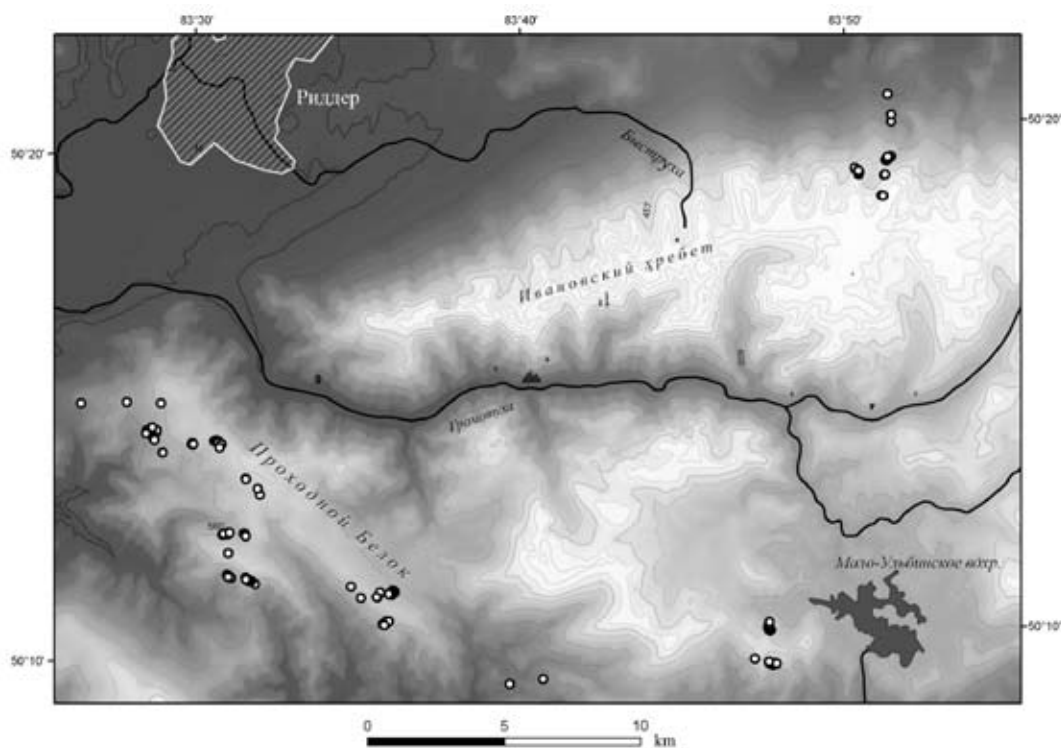


Рис. 1. Орографическая схема района исследования: (точками обозначены участки, на которых проводились конкретные геоботанические описания)

Особенности орографии и географического положения хребтов позволили сформироваться на довольно небольшой территории уникальному комплексу экологических условий и высокому уровню ценоотического разнообразия.

Методы изучения ценопопуляций

Выделение онтогенетических состояний (стадий онтогенеза) *H. theinum* проводилось нами согласно работе Н. А. Карнауковой (2007). Онтогенетическую структуру ценопопуляций *H. theinum* изучали с применением методов Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова (1975) и их школ (Ценопопуляции..., 1976, 1988). Исходя из особенностей онтогенеза *H. theinum* в качестве основного показателя популяционного оптимума нами был принят одновершинный и почти равносторонний онтогенетический спектр (Ценопопуляции...,

1976). Дополнительными критериями служили плотность популяции и эффективная плотность популяции (число генеративных особей на единицу площади), доля прегенеративных и доля генеративных растений (Горчаковский, Хохлова, 2001; Животовский, 2001). В прегенеративной фракции мы акцентируем внимание на доле виргинильных растений, так как они в основном и обеспечивают непрерывное пополнение генеративной фракции популяций (Горчаковский, Хохлова, 2001).

В данном исследовании мы придерживались определения реального оптимума организма (организменный оптимум), данного Л.Б. Заугольной (1985). Для оценки состояния организма в каждой ценопопуляции (ЦП) нами были изучены размерные показатели, определяющие мощность растения. Были определены морфологические параметры у 20 – 30 особей средневозраст-

ного генеративного состояния в каждой ценопопуляции. Семенную продуктивность изучали по общепринятой методике (Вайнагий, 1973, 1974; Методические... 1980). В исследуемом районе были выделены и изучены следующие ценопопуляции: Ульбинская II, III, V, VI, Проходной белок IV, VII, VIII, IX, X, Ивановская I.

Геоботанические описания выполняли по стандартной методике (Полевая геоботаника, 1964), данные по проективному покрытию (ПП) указаны в процентах от площади. Список сосудистых растений дан по С.К. Черепанову (1995), мхов по М.С. Игнатову и О.М. Афониной (1992), лишайников по Н.В. Седельниковой (2001).

Результаты и обсуждение

Сообщества альпийских лугов

Ульбинская II. Осоковый альпийский луг с доминированием *Carex aterrima* Норре (описание № 38.083ЕГ; 11.07.2008 г; 50°09'482" с.ш., 83°47'007" в.д.). Центральная часть Ивановского хребта (район Мало-Ульбинского вдхр.). Вершина горы, небольшой уклон на ССВ, 1950 м над ур. м. Почвы субальпийские горно-луговые, щербнистые. Общее проективное покрытие (ОПП) – 90 %, до 10 % от площади ценоза занимают россыпи щебня. Видовая насыщенность – 26 видов на 100 м². С высоким постоянством и обилием в данных сообществах присутствуют *Anthoxanthum alpinum* A. Love & D. Love, *Bistorta major* Gray, *Carex sempervirens* Vill., *Festuca kryloviana* Reverd. Проективное покрытие (ПП) *Hedysarum theinum* – 1-2 %. Вертикальная структура двухъярусная. Травяно-кустарничковый ярус представлен одним подъярусом 30-35 см высотой. Мохово-лишайниковый ярус занимает до 20 % от ОПП, образован синузией зеленых мхов (*Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwdgr., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.), проектив-

ное покрытие лишайников менее 1 % (*Flavocetraria cuculata* (Bellardi) Karnef. et Thell, *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb., *C. pyxidata* (L.) Hoffm.).

Ульбинская III. Душисто-колосковый альпийский луг (описание № 43.083ЕГ; 12.07.2008 г; 50°10'104" с.ш., 83°47'074" в.д.). Центральная часть Ивановского хребта, северо-западный склон горы крутизной 5°, высота 1831 м над ур. м. Почва альпийская луговая, щербнистая. На ее поверхности часто встречаются мерзлотные бугры вспучивания. Россыпи мелкообломочного материала занимают до 5 %. ОПП составляет 95 %. Видовая насыщенность – 26 видов на 100 м². Вертикальная структура двухъярусная. В травостое доминирует *Anthoxanthum alpinum* (ПП до 70 %), содоминантом является *Hedysarum theinum* (ПП 8-10 %). Травяно-кустарничковый ярус представлен двумя подъярусами, первый – 40-45 см высотой, образован *Aquilegia glandulosa* Fisch. ex Link, *Aconogonon alpinum* (All.) Schur, *Bistorta major*, *Doronicum altaicum* Pall., *Phlomoidea alpina* (Pall.) Adylov, Kamelin & Makhm., *Ranunculus propinquus* C.A. Mey., *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) Dittrich, второй подъярус до 20 см представлен доминантом сообщества с незначительным участием *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Omalotheca norvegica* Gunnerus, *Pachypleurum alpinum* Ledeb., *Pedicularis compacta* Stephan, *Parmica ledebourii* (Heimerl) Klokov & Krytzka. Моховой покров занимает до 15 % от ОПП (*Aulacomnium palustre*, *Pleurosium schreberi*), лишайники встречаются единично (*Flavocetraria cuculata*, *Cladonia arbuscula*, *C. macrophylla* (Schaer.) Stenh., *C. phyllophora* Hoffm.).

Проходной Белок IV. Душистоколосковый альпийский луг (описание № 51.083ЕГ; 12.07.2008 г; 50°10'184" с.ш., 83°47'044" в.д.). Центральная часть Ивановского хребта, склон

северной экспозиции, крутизной 3-4°, высота – 1746 м над ур. м. Почва субальпийская горно-луговая. Благодаря активной жизнедеятельности полевок почва рыхлая, хорошо аэрируемая. ОПП равен 95 %. Видовая насыщенность – 33 вида на 100 м².

Вертикальная структура одноярусная, мохово-лишайниковый покров не выражен. Травяно-кустарничковый ярус представлен двумя подъярусами, первый, 65-70 см, образован представителями лесного и субальпийского высокотравья (*Aconitum septentrionale* Koelle, *Hedysarum theinum* (ПП 8 %), *Veratrum lobelianum* Bernh., *Stemmacantha carthamoides*, *Saussurea latifolia* Ledeb., *Delphinium elatum* L.), второй подъярус (25-30 см) на 70 % образован доминантом сообщества *Anthoxanthum alpinum*, к которому с незначительным проективным покрытием (1-3 %) примешиваются *Aquilegia glandulosa*, *Bistorta major*, *Carex aterrima*, *Crepis lyrata* (L.) Froel. in DC., *Geranium albiflorum* Ledeb., *Omalothea norvegica*, *Rumex alpestris* Jacq., *Solidago dahurica* Kitag.

Проходной Белок VIII. Разнотравно-копеечниковый альпийский луг (описание № 131.083ЕГ; 23.07.2008 г; 50°11'026" с.ш., 83°34'534" в.д.). Хребет Проходной Белок (1804 м над ур. м.), экспозиция северо-северо-восточная, угол наклона 14°. Почва субальпийская горно-луговая. Участки оголенной почвы занимают до 5 %. ОПП составляет 95 %. Видовая насыщенность – 25 видов на 100 м². Травяно-кустарничковый ярус не дифференцирован на подъярусы, доминирует *Hedysarum theinum* (10 %), ПП остальных видов (*Anthoxanthum alpinum*, *Carex altaica* (Gorodkov) V.I. Krecz., *C. aterrima*, *Doronicum altaicum*, *Pedicularis compacta*, *Phleum alpinum* L., *Poa sibirica* Roshev., *Ranunculus grandifolius* С.А. Мей., *Stemmacantha carthamoides*) не превышает 2 %. Сообщество находится на стыке субальпийских и альпийских лугов.

Проходной Белок IX. Разнотравно-сибальдиевый альпийский луг (описание № 131.083ЕГ; 23.07.2008 г; 50°10'476" с.ш., 83°35'222" в.д.). Хребет Проходной Белок (1836 м над ур. м.), обширная выровненная терраса на склоне северной экспозиции. Почвы переходные от субальпийских к альпийским луговым. В первый период вегетации наблюдается избыточное подпочное увлажнение, уменьшающееся по мере таяния снежника. ОПП 70 %, 30 % составляют участки оголенной почвы и каменистые россыпи. Видовая насыщенность – 42 вида на 100 м². Абсолютным доминантом является *Sibbaldia procumbens* L. (ПП 60 %). Вертикальная структура двухъярусная. В травяно-кустарничковом ярусе четко выражено два подъяруса. Первый – 25-30 см высотой и ПП 35 % представлен *Antennaria dioica*, *Anthoxanthum alpinum*, *Aster alpinus* L., *Bistorta major*, *C. aterrima*, *Carex sempervirens*, *Festuca kryloviana*, *Hieracium krylovii* Nevski ex Schljakov, *Omalothea norvegica*, *Ptarmica ledebourii*, второй 3-5 см, представлен доминантом с незначительным участием *Gentiana grandiflora* Laxm., *Minuartia arctica* (Steven ex Ser.) Graebn. in Asch. & Gra, *M. biflora* (L.) Schinz & Thell., *Viola altaica* Ker Gawl. В сообществе с незначительным обилием представлены виды субальпийских лугов и высокотравья: *Aconogonon alpinum* (All.) Schur, *Bistorta major*, *Hedysarum theinum* (8 %), *Saussurea frolowii* Ledeb., *Stemmacantha carthamoides*. Мохово-лишайниковый покров составляет 10 %, постоянными видами являются *Abelia coreana* Nakai., *Pohlia drummondii* (C.Muell.) Andrews, *Polytrichum juniperinu* Hedw., *Cetraria islandica*, *Cladonia macrophyloides* Nyl., *C. squamosa* (Scop.) Hoffm.

Сообщества субальпийских лугов

Ивановская I. Гераниевый субальпийский луг (описание № 25.083ЕГ; 8.07.2008 г;

50°19'330" с.ш., 83°51'237" в.д.). Сообщество занимает склон северо-восточной экспозиции Ивановского хребта, крутизной 1-2°, 1770 м над ур. м. Почвы субальпийские луговые, автоморфные. ОПП ценоза 100 %. Видовая насыщенность – 34 вида на 100 м². В травостое доминирует *Geranium albiflorum* Ledeb. (до 50 % от ОПП), в качестве содоминанта выступает *Hedysarum theinum* (ПП – 10-12 %). С высоким постоянством и проективным покрытием 2-5 % участвуют: *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *Doronicum altaicum*, *Poa sibirica*, *Ranunculus grandifolius*, *Trollius altaicus* С.А. Мей. Травяно-кустарничковый ярус имеет два подъяруса. Первый подъярус высотой 140-150 см представлен видами субальпийского и лесного высокотравья (*Saussurea latifolia*, *Stemmacantha carthamoides*, *Veratrum lobelianum*), второй – 60-70 см, образован луговыми видами (*Aquilegia glandulosa*, *Anthoxanthum alpinum*, *Carex aterrima*).

Ульбинская VI. Разнотравно-манжетковый субальпийский луг (описание № 171.083ЕГ; 26.07.2008 г; 50°14'480" с.ш., 83°28'288" в.д.). Хребет Проходной Белок, склон северо-западной экспозиции, крутизна 2°, высота 1665 м над ур. м. Почвы субальпийские горно-луговые. ОПП составляет 100 %. Видовая насыщенность – 31 вид на 100 м². Ранее территория исследуемого района активно использовалась под отгонные пастбища, о чем свидетельствует доминирование в травостое *Alchemilla vulgaris* L. s.l. (ПП 35 %). После снижения пастбищной нагрузки фитоценоз находится на стадии восстановления. Травяно-кустарничковый ярус представлен двумя подъярусами. Первый подъярус (40-45 см высотой и ПП 25-30 %) образован *Doronicum altaicum*, *Euphorbia pilosa* L., *Geranium albiflorum*, *Hedysarum theinum* (10 %), *Saussurea latifolia*, *Veratrum lobelianum*, второй – 20-25 см высотой, занимает до 65 % общей пло-

щади ценоза, образован *Alchemilla vulgaris* s.l., *Anthoxanthum alpinum*, *Solidago dahurica*, *Omalotheca norvegica*, *Rumex alpestris*, *Trollius altaicus*.

Проходной Белок VII. Субальпийский разнотравный луг (описание № 130.083ЕГ; 23.07.2008 г; 50°11'031" с.ш., 83°35'021" в.д.). Хребет Проходной Белок (1787 м над ур. м.), склон северной экспозиции, крутизной 20°. Почва субальпийская горно-луговая. В настоящее время большое влияние на структуру и механический состав почвы оказывают пищухи. Из-за большого количества подземных ходов почва рыхлая, постоянно происходит перемешивание верхнего горизонта. ОПП 98 %. Видовая насыщенность – 27 видов на 100 м². Сообщество представляет собой стадию восстановления субальпийского луга после выпаса крупнорогатого скота. Вертикальная структура одноярусная. Содоминантами сообщества являются *Anthoxanthum alpinum*, *Hedysarum theinum* (ПП 10 %), *Solidago dahurica*, Травянисто-кустарничковый ярус представлен тремя подъярусами. Первый подъярус (80-85 см высотой, ПП 15-20 %) содержит *Stemmacantha carthamoides*, *Hedysarum theinum*, *Poa sibirica*, *Ranunculus grandifolius*, второй 50-55 см высотой и ПП 25-30 % сформирован *Aquilegia glandulosa*, *Bistorta major*, *Doronicum altaicum*, *Solidago dahurica*, *Trollius altaicus*, третий подъярус (18-20 см высотой) образован *Anthoxanthum alpinum*, *Dichodon cerastoides* (L.) Rchb., *Omalotheca norvegica*, *Rumex alpestris*, *Viola disjuncta* W. Becker.

*Сообщества субальпийского
высокотравья*

Ульбинская V. Субальпийское полидоминантное высокотравье (описание № 71.083ЕГ; 18.07.2008 г; 50°14'480" с.ш., 83°28'288" в.д.). Ценопопуляция описана на западном склоне Ивановского хребта в су-

бальпийском поясе на высоте 1635 м над ур. м., крутизна склона 2°. Почва субальпийская горно-луговая, из-за пороев пицху рыхлая. Рельеф кочковатый. ОПП 100 %. Видовая насыщенность – 43 вида на 100 м². В травостое содоминируют *Hedysarum theinum* (6 %), *Lathyrus gmelinii* Fritsch, *Saussurea latifolia*, *Stemmacantha carthamoides*. Травянистый ярус представлен двумя подъярусами. Первый подъярус (110-120 см высотой), помимо доминантов, имеет *Vupleurum longifolium* L., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Heracleum dissectum* Ledeb., *Thalictrum minus* L. и *Veratrum lobelianum*, ПП этого яруса 60 %. Второй подъярус (30-40 см высотой и ПП 30 %) образован *Aquilegia glandulosa*, *Bistorta major*, *Carex aterrima*, *Crepis lyrata*, *Geranium albiflorum*, *Omalothea norvegica*, *Rumex alpestris*, *Solidago dahurica*, *Tanacetum boreale* Fisch. ex DC. и *Trollius altaicus*.

Проходной Белок X. Левзеевое субальпийское высокоотравье (описание № 155.083ЕГ; 25.07.2008 г; 50°12'374" с.ш., 83°30'502" в.д.). Хребет Проходной Белок, склон юго-юго-западной экспозиции, крутизна 15°, высота 1749 м над ур. м. Почвы субальпийские луговые. ОПП 100 %. Видовая насыщенность – 37 видов на 100 м². Вертикальная структура одноярусная. Основу травостоя составляют *Aconitum septentrionale*, *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Dactylis glomerata* L., *Geranium albiflorum*, *Hedysarum theinum* (5 %), *Veratrum lobelianum*, *Stemmacantha carthamoides*, *Saussurea latifolia*, *Delphinium elatum*, они образуют ярус высотой 70-80 см. Мохово-лишайниковый покров занимает до 20 %, образован синузией зеленых мхов (*Aulacomnium palustre*, *Pleurosium schreberi*), ПП лишайников менее 1 % (*Flavocetraria cuculata*, *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. pyxidata*).

По результатам 150 геоботанических описаний, выполненных в субальпийском и

альпийском поясах, установлено, что экологический и ценогический оптимумы *H. theinum* находятся в пределах луговых и высокоотравных сообществ субальпийского пояса, а также в парковых кедрово-лиственничных и лиственничных редколесьях. В этих условиях показатели мощности растений достигают максимальных значений (табл. 2). Иногда в отечественной литературе *H. theinum* указывается для лесных сообществ (Красноборов и др., 1985). Мы считаем необходимым уточнить, что в пределах лесного пояса этот вид встречается исключительно в луговых ценозах.

Анализ литературных данных и результаты наших исследований показывают, что сведения, приведенные О.В. Агафоновой и С.Б. Володарской (2000) о широком распространении *H. theinum* в степных фитоценозах, ошибочны.

Популяции долгоживущих растений, к которым относится *H. theinum*, остаются неизменными в течение длительных промежутков времени, составляя устойчивую основу фитоценоза (Уранов, Смирнова, 1969), поэтому даже кратковременный (в течение одного вегетационного сезона) срез состояния ЦП может дать достаточно полную информацию для их оценки и прогноза дальнейшего существования этих ценопопуляций.

Все изученные нами ценопопуляции *H. theinum* являлись нормальными (не зависящими от притока зачатков извне), из них 8 неполночленные и 2 полночленные (рис. 2). В неполночленных популяциях обычно отсутствуют особи прегенеративного и постгенеративного периодов. Чаще всего в популяциях отсутствуют сенильные особи, они не были найдены в восьми из десяти изученных популяций. В одной из популяций, а именно в Проходном Белке VII, не были найдены субсенильные растения. Это связано со вто-

Таблица 1. Ценотическая характеристика и демографические параметры ценопопуляций *H. theinum*

№ ЦП	Название ЦП	Название фитоценоза	ОПП, %	ПП <i>H. theinum</i> (%)	Плотность ЦП (число особей на кв. м)	Эффективная плотность ЦП (число особей на кв.м.)	Доля прегенеративных растений от общего числа особей (%)	Доля виргинильных растений от общего числа особей (%)	Доля генеративных растений от общего числа особей (%)
Ценопопуляции альпийских лугов									
1	Ульбинская II	Осоковый альпийский луг	90	1	1,4	0,8	29,6	11,1	59,3
2	Ульбинская III	Душистокопосковый альпийский луг	95	10	1,6	0,9	34,4	26,2	54,2
3	Проходной Белок IV	Душистокопосковый альпийский луг	95	8	1,6	0,8	42,0	28,0	52,0
4	Проходной Белок VIII	Разнотравно-копеечниковый альпийский луг	95	5	1,0	0,5	35,1	10,8	56,8
5	Проходной Белок IX	Разнотравно-сибальдиевый альпийский луг	70	8	1,7	1,0	21,4	11,9	59,5
Ценопопуляции субальпийских лугов									
6	Ивановская I	Гераниевый субальпийский луг	100	10	2,8	1,0	55,5	11,1	41,7
7	Ульбинская VI	Субальпийский луг душистокопосково-манжетковый	100	15	3,7	0,7	79,6	13,0	18,5
8	Проходной Белок VII	Субальпийский разнотравный луг	98	8	2,5	0,7	69,2	0	30,8
Ценопопуляции субальпийского высокоотравья									
9	Ульбинская V	Субальпийское полидоминантное высокоотравье	100	6	1,2	0,9	25,0	12,5	70,8
10	Проходной Белок X	Левзеевое субальпийское высокоотравье	100	5	1,2	0,7	34,5	10,3	62,1

Примечание: ОПП – общее проективное покрытие, ПП- проективное покрытие.

Таблица 2. Морфологические параметры особей *H. theitum* средневозрастного состояния в изученных популяциях

№ ЦП	Название ЦП	Диаметр каулекса, см	Высота растения, см	Длина листа с черешком, см	Длина листочка, см	Ширина листочка, см	Число междоузлий	Число листьев на побег	Число генеративных побегов	Число генеративных побегов	Число вегетативных побегов
Ценопопуляции альпийских лугов											
1	Ульбинская II	12,6±1,0	62,8±2,5	12,3±0,2	3,1±0,1	0,9±0,03	7,6±0,3	8,7±0,3	7,7±0,7	4,9±0,8	4,9±0,8
2	Ульбинская III	11,0±0,8	61,4±2,2	10,8±0,2	3,1±0,1	0,8±0,04	8,4±0,4	9,7±0,2	5,1±0,6	2,5±0,4	2,5±0,4
3	Проходной Белок IV	12,6±0,9	70,4±3,4	11,8±0,2	3,3±0,1	0,9±0,03	8,7±0,3	9,7±0,4	13,3±2,3	5,3±1,0	5,3±1,0
4	Проходной Белок VIII	15,1±0,8	68,2±1,8	12,5±0,2	3,6±0,1	1,0±0,03	8,9±0,4	10,5±0,5	13,7±1,5	4,8±0,7	4,8±0,7
5	Проходной Белок IX	15,4±0,8	62,0±1,6	10,4±0,2	3,0±0,1	0,9±0,02	9,6±0,6	10,8±0,5	16,2±1,9	5,1±0,7	5,1±0,7
Ценопопуляции субальпийских лугов											
6	Ивановская I	11,7±0,9	90,3±2,7	15,6±0,4	4,4±0,1	1,1±0,05	9,7±0,5	10,9±0,4	11,3±1,3	3,6±0,7	3,6±0,7
7	Ульбинская VI	16,2±0,5	100,7±2,4	14,5±0,3	4,0±0,1	1,0±0,03	13,0±0,3	13,4±0,3	16,1±1,1	4,1±1,0	4,1±1,0
8	Проходной Белок VII	16,2±0,9	83,5±1,9	12,8±0,3	3,7±0,1	1,0±0,02	9,9±0,5	11,4±0,4	19,9±2,4	5,8±0,9	5,8±0,9
Ценопопуляции субальпийского высокоотравья											
9	Ульбинская V	16,4±0,8	99,5±2,5	14,3±0,4	3,7±0,1	1,0±0,02	11,7±0,5	12,8±0,5	13,3±1,3	2,7±0,5	2,7±0,5
10	Проходной Белок X	15,6±0,6	87,2±3,5	13,3±0,3	3,8±0,1	1,1±0,03	11,1±0,5	12,9±0,4	20,2±2,0	4,9±0,8	4,9±0,8

Примечание: во всех изученных популяциях выборка представлена 20 особями, указана ошибка средней.

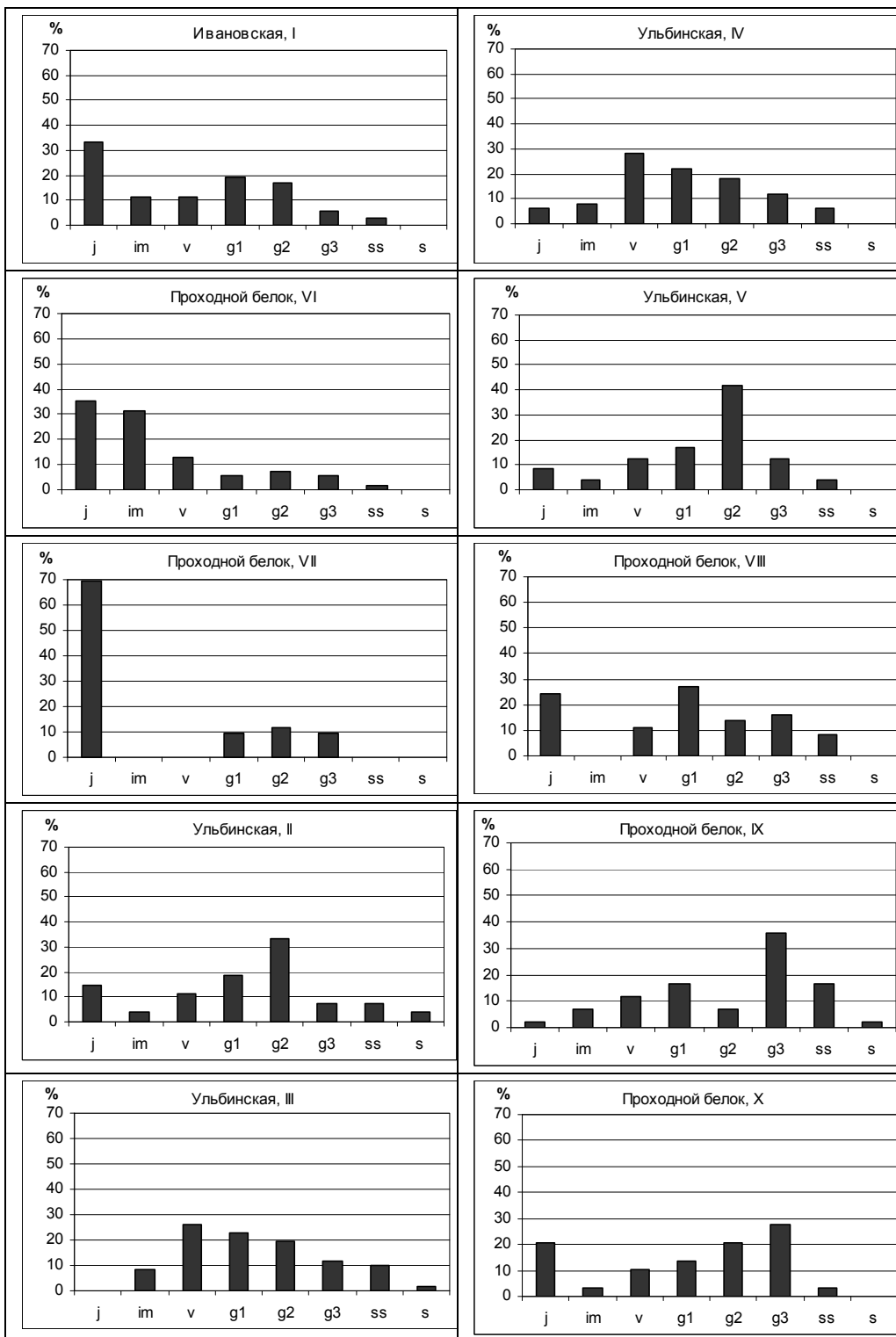


Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций *H. theinum* Рудного Алтая. По оси абсцисс показаны возрастные состояния – j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – среднее генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; по оси ординат – доля особей определенного возрастного состояния

ричной, так называемой старческой (Уранов, 1975) элиминацией особей постгенеративного периода.

Ювенильные растения отсутствовали в ценопопуляции Ульбинская III, что может быть обусловлено несколькими причинами: нерегулярным прорастанием семян в неблагоприятные годы, невысокой конкурентной способностью растений этого онтогенетического состояния и их значительной элиминацией из-за низкой жизнеспособности. Эти же причины в течение последних нескольких лет, вероятно, и послужили тому, что в ценопопуляциях Проходной Белок VII и Проходной Белок VIII нет фракции имматурных растений, так же как и виргинильных особей в популяции VII.

Только две популяции из исследованных были полночленными (Ульбинская II и Проходной Белок IX), обе приурочены к альпийским лугам.

Анализируя онтогенетическую структуру изученных популяций, мы заметили, что в большинстве из них достаточно велика доля прегенеративных особей (табл. 1), что свидетельствует о высокой интенсивности семенного возобновления и достаточно высокой приживаемости проростков и ювенильных растений. Значительное участие виргинильных особей связано с регулярным возобновлением и хорошей приживаемостью ювенильных и имматурных растений. Достаточно высокая доля виргинильных особей (табл. 1) – от 10,3 до 28 % – в изученных популяциях копеечника чайного обеспечивает непрерывное пополнение генеративной фракции. Преобладание особей генеративного состояния (табл. 1, рис. 2) в большинстве популяций связано с наибольшей продолжительностью жизни этого онтогенетического состояния, по данным Н.А. Карнауховой (2007) – до 100 лет, и наименьшей элиминацией растений этой возрастной группы. Небольшая доля растений

постгенеративной фракции (рис. 2) зависит от значительной продолжительности жизни растений генеративного состояния и невысокой жизнеспособности сенильных растений.

В целом, все изученные ЦП можно разделить на две группы. В первую группу вошли ЦП субальпийских лугов (рис. 2) – Ивановская I, Проходной Белок VI и Проходной Белок VII. В этой группе наблюдается преобладание доли особей прегенеративного периода (в среднем 68 %), по сравнению с генеративными особями (30 %), и крайне мало постгенеративных особей – 2 %. Среди молодых особей преобладают ювенильные – 33,3 – 69 % – и имматурные – 11,1-31,5 %. Высокий процент ювенильных особей (а в ЦП Проходной Белок VI и имматурных растений) свидетельствует о массовом появлении молодых особей. Это связано с тем, что в перечисленных ценопопуляциях, обитающих на субальпийских лугах в условиях повышенного увлажнения и богатства почвы, складываются благоприятные условия для прорастания семян, развития проростков и выживания особей ювенильного и имматурного онтогенетических состояний (табл. 1, рис. 2). При этом на субальпийских лугах снижается ценотическая роль высокотравья, что приводит к ослаблению конкуренции между высокотравными видами и *H. theinum*, а также незначительное участие злаков и осок в составе сообществ субальпийских лугов позволяет активно расти и развиваться молодым особям *H. theinum*.

Вторая группа включает в себя большинство исследованных ценопопуляций (табл. 1, рис. 2), в них особей генеративного периода (59 %) почти в два раза больше, чем прегенеративных особей (32 %); по сравнению с первой группой здесь более значительна фракция постгенеративных растений (в среднем 9 %). Среди растений генеративного периода (рис. 2) максимум может при-

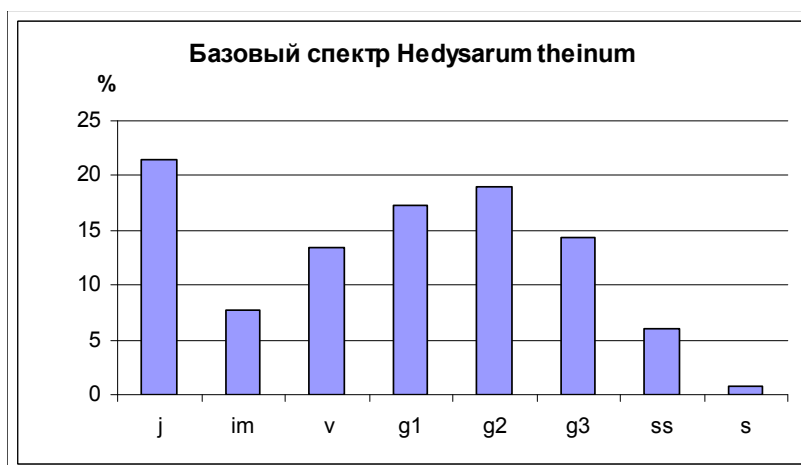


Рис. 3. Базовый онтогенетический спектр *H. theinum*. Обозначения, как на рис. 2.

ходиться на g1-растения (Ульбинская III; Ульбинская IV; Проходной Белок VIII), g2 (Ульбинская II и V) и на g3-особи (Проходной Белок IX и X). Исходя из особенностей онтогенеза *H. theinum*, его жизненной формы и способа размножения в качестве основного показателя популяционного оптимума нами был принят одновершинный и почти равно-сторонний онтогенетический спектр. Поскольку одновершинный и почти равно-сторонний возрастной спектр свидетельствует о достаточно устойчивом положении вида в данном местообитании (Ценопопуляции..., 1976), можно считать, что популяционный оптимум наблюдается в ЦП Ульбинская II и V. ЦП Ульбинская V находится в условиях фитоценотического оптимума. Популяция II обитает на верхней границе существования этого вида в Рудном Алтае, на высоте 1950 м над ур. м., и ее онтогенетический спектр свидетельствует о возможности успешной адаптации ЦП *H. theinum* к суровым условиям альпийского высокогорья. Плотность растений (1,4 – 1,2 особи на кв.м) и эффективная плотность (0,8 – 0,85 особей на 1 кв.м) в этих популяциях имеют средние значения. Базовый спектр *H. theinum* полночленный, бимодальный с преобладанием ювенильных

и средневозрастных генеративных растений (рис. 3).

Основными показателями, характеризующими мощьность растений *H. theinum*, служат диаметр каудекса, высота растений, число генеративных и вегетативных побегов. Анализируя морфологические параметры (табл. 2), мы установили, что наиболее оптимальные условия для существования растений *H. theinum* сложились в сообществах субальпийского пояса. Так, наиболее мощными были средневозрастные генеративные растения в ЦП Ульбинская V; Проходной Белок VI и X: диаметр каудекса у них составил в среднем (15,6±0,6 – 16,4±0,8) см; высота растений достигала (87,2±3,5 – 100,7±2,4) см; число генеративных побегов колебалось от 16,1±1,1 до 20,2±1,1, вегетативных – от 4,9±0,8 до 5,8±0,9. Также у растений из этих популяций были максимально облиственные побеги – (12,8±0,5 – 13,4±0,4) листьев на побег. Наименьшая величина морфологических признаков была у растений из ЦП Ульбинская II и III, обитающих на альпийских лугах на высоте 1950 – 1831 м над ур. м.

Самые высокие показатели как потенциальной (12759,1-20308,3), так и реальной семенной продуктивности (6709,1- 10068,2),

Таблица 3. Семенная продуктивность особей *H. glaberrimis* среднего генеративного состояния в различных ЦП

№ ЦП	Название ЦП	Число генеративных побегов	Число соцветий на побег	Число цветков в соцветии	Число бобов в соцветии	Число семязачатков в бобе	ПСП	РСП	ПС
1	Ульбинская II	7,7±0,7	2,4±0,2	37,2±1,9	24,1±2,2	4,0±0,3	2706,2	1556,6	57,5
2	Ульбинская III	5,1±0,6	2,7±0,2	45,5±2,5	31,6±3,0	4,5±0,13	2849,0	1897,6	66,6
3	Проходной Белок IV	13,3±2,3	2,9±0,15	40,4±2,2	21,3±1,1	4,5±0,3	7025,1	3091,1	44,0
4	Проходной Белок VIII	13,7±1,5	3,7±0,4	61,7±2,3	35,1±3,2	4,1±0,1	12759,3	6709,1	52,6
5	Проходной Белок IX	16,2±1,9	3,4±0,2	41,9±2,1	25,5±2,1	4,3±0,2	9882,7	5274,1	53,4
6	Ивановская I	11,3±1,3	3,8±0,3	59,3±2,6	24,3±2,3	3,8±0,2	9453,0	3794,2	40,1
7	Ульбинская VI	16,1±1,1	4,9±0,3	55,8±2,3	30,6±2,2	4,7±0,1	20308,1	9216,6	45,4
8	Проходной Белок VII	19,9±2,4	3,6±0,3	62,5±3,6	39,3±4,4	4,2±0,2	18598,2	10068,2	54,1
9	Ульбинская V	13,3±1,3	3,9±0,2	50,0±2,1	28,3±2,7	4,1±0,1	10654,6	5083,7	47,7
10	Проходной Белок X	20,2±2,0	3,9±0,2	56,3±2,6	31,9±1,5	3,3±0,2	14630,4	5638,5	38,5

Примечание: ПСП – потенциальная семенная продуктивность, РСП – реальная семенная продуктивность, ПС – процент семенификации; ± - ошибка средней. Во всех изученных популяциях выборка представлена 20 особями.

отмечаются в популяциях Проходной Белок VI, VII и VIII (табл. 3), достаточно высоки они и в ЦП Проходной Белок X. Самая низкая семенная продуктивность отмечена в ЦП Ульбинская II и III: показатель потенциальной семенной продуктивности – 2706,2 и 2849; показатель реальной семенной продуктивности – 1556,6 и 1897,6. В целом, показатели потенциальной семенной продуктивности *H. theinum* в условиях субальпийских лугов и высокотравья выше, чем у растений на альпийских лугах: реальная семенная продуктивность высокая у растений субальпийских лугов, несколько ниже она в условиях высокотравья, еще ниже у растений, обитающих на альпийских лугах. Исключение составляет ЦП Проходной Белок VIII, формирующаяся в переходных условиях от субальпийских к альпийским лугам. Таким образом, значения семенной продуктивности очень варьируют в популяциях: показатели потенциальной семенной продуктивности в 7,5 раза, показатели реальной семенной продуктивности в 6,5 раз. Процент семенификации (Вайнагий, 1973, 1974) в исследованных популяциях составляет от 38,5 до 66,6 %. При оценке семенной продуктивности видов, обитающих в экстремальных условиях высокогорий, не следует забывать о большой степени зависимо-

сти показателей семенной продуктивности от метеоусловий.

Заключение

H. theinum – неотъемлемый элемент сообществ субальпийского пояса гумидных высокогорий Центрального и Западного Алтая, играет высокую фитоценотическую роль в исследованных сообществах. Учитывая максимальные проявления морфологических признаков, можно заключить, что местообитания субальпийского высокотравья оптимальны для развития особей копеечника чайного. Ценопопуляции *H. theinum* могут достигать популяционного оптимума как в условиях фитоценотического оптимума (субальпийское высокотравье), так и в крайних условиях обитания (альпийские луга). На альпийских лугах адаптация ЦП к крайним условиям существования осуществляется через снижение мощности и семенной продуктивности растений. Реальный организменный оптимум совпадает с ценотическим. В сообществах полидоминантного высокотравья особи *H. theinum* обладают наибольшей мощностью и высокой семенной продуктивностью. Сравнительный анализ ценопопуляций *H. theinum* свидетельствует об их устойчивом состоянии в природных ценозах хребтов Ивановский и Проходной Белок.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 07-04-00364 и 10-04-01025). Авторы искренне благодарят к.б.н., с.н.с. Н.А. Карнаухову за ценные советы и замечания.

Список литературы

- Агафонова О.В., Володарская С.В. (2000) Продуктивность и содержание катехинов у *Hedysarum theinum* Krasnob. в Центральном и Юго-Западном Алтае. Раст. ресурсы. 4: 47-52.
- Вайнагий И.В. (1973) Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. Раст. ресурсы. 9: 287-296
- Вайнагий И.В. (1974) О методике изучения семенной продуктивности растений. Ботан. журн. 59: 826-831.

Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. (1979) О подходах к изучению ценопопуляций растений. Бот. журн. 64: 1296-1311.

Горчаковский П.Л., Хохлова М.Г. (2001) Сравнительная оценка состояния популяций уральского эндемика *Lagotis uralensis* Schischk. в градиенте высотной поясности. Экология. 5: 323-330.

Животовский Л.А. (2001) Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. Экология. 1: 3-7.

Полевая геоботаника (1964). М.-Л.: Наука, 3: 530 с.

Заугольнова Л.Б. (1985). Понятие оптимумов у растений. Журн. общ. биол. XLXI: 444-452.

Заугольнова Л.Б. (1994) Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. 70 с.

Карнаухова Н.А. (2007) Особенности развития *Hedysarum theinum* (Fabaceae) в природных условиях и при интродукции в Центральный сибирский ботанический сад (г. Новосибирск). Раст. ресурсы. 3: 14-25.

Красная книга Республики Алтай (2007). Горно-Алтайск. 271 с.

Красноборов И.М., Азовцева Г.Р., Орлов В.П. (1985) Новый вид рода *Hedysarum* (Fabaceae) из Южной Сибири. Бот. журн. 70: 968-973.

Методические указания по семеноведению интродуцентов (1980). М.: Наука, С. 64.

Работнов Т.А. (1950) Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып.6. М.; Л. С.7-204.

Работнов Т.А. (1969) Некоторые вопросы изучения ценоценозов. Бюлл. МОИП. 74: 141-149.

Работнов Т.А. (1984) Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 384 с.

Работнов Т.А. (1989) О некоторых терминах, используемых при изучении фитоценологических ценопопуляций. Бюлл. МОИП. 94: 91-94.

Седельников В. П. (1988) Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Наука, 223 с.

Седельникова Н. В. (2001) Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 190 с.

Уранов А.А. (1975) Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. Биол. науки. 2: 7-33.

Уранов А.А., Смирнова О.В. (1969) Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. Бюлл. МОИП. 74: 119-134.

Флора Сибири. (1994) Новосибирск, 9. 280 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) (1988). М.: Наука, 184 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). (1976). М. Наука, 215 с.

Черепанов С. К. (1995) Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 992 с.

Шенников А.П. (1942) Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении. Журн. общ. биол. 3: 331-361.

**Ontogenetic Structure of the Coenopopulations
Hedysarum Theinum (Fabaceae)
in the Different Ecological and Coenotic Conditions
of the Rudny Altai**

Inessa Yu. Selyutina and Evgeny G. Zibzeev
Central Siberian Botanical Garden SB RAS
101 Zolotodolinskaya st., Novosibirsk, 630090 Russia

H. theinum – is the integral element of communities of a subalpine belt humid high mountains of the Central and Western Altai. The coenotical optimum *H. theinum* is in conditions toll-forbs communities of a subalpine belt. The comparative analysis coenopopulations *H. theinum* testifies to their steady condition in natural communities the Ivanovsky and Prohodnoy ridges. Populations an optimum of *H. theinum* can achieve both in conditions coenotical an optimum, and in extreme conditions of the alpine meadows. Real organismic the optimum coincides with coenotical optimum. Here, in communities polydominant toll-forbs individuals *H. theinum* possess the greatest capacity and high seed efficiency.

Keywords: Hedysarum theinum, coenopopulation, ontogenetic spectrum, optimums.
