

**ОНТОГЕНЕЗ *HEDYSARUM SETIGERUM* (FABACEAE)
И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЕГО ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
НА ЮГЕ СИБИРИ**

И.Ю. Селютина, Н.А. Карнаухова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,

630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: selyutina.inessa@mail.ru, karnaukhova-nina@rambler.ru

Приведены результаты исследований 10 ценопопуляций *Hedysarum setigerum* Turcz. ex Fisch. et C.A. Mey. на юге Сибири (Горный Алтай, Тува, Прибайкалье). Изучен онтогенез вида в природе и при интродукции, в ходе которого формируется стержнекорневая каудексовая жизненная форма. Выявлены три типа онтогенетических спектров ценопопуляций: центрированный – в ненарушенных ценозах, левосторонний – при умеренном выпасе и правосторонний – при сильной рекреационной и пастбищной нагрузке.

Ключевые слова: *Hedysarum setigerum*, стержнекорневая каудексовая жизненная форма, поликарпический розеточный побег, онтогенетический спектр ценопопуляции, интродукция, юг Сибири.

**ONTOGENESIS OF *HEDYSARUM SETIGERUM* (FABACEAE)
AND ONTOGENETIC STRUCTURE OF ITS COENOPULATIONS
ON THE SOUTH SIBERIA**

I.Yu. Selyutina, N.A. Karnaukhova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,

630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: selyutina.inessa@mail.ru; karnaukhova-nina@rambler.ru

In the work the results of studying 10 populations of *Hedysarum setigerum* Turcz. ex Fisch. et C.A. Mey. in the South of Siberia (Mountain Altai, Tuva, Baikal coast). Ontogenesis of this species in nature and in introduction experiment was studied, during which of the main root caudex life form was formed. Identified three types of ontogenetic spectra of populations: centered in a low-disturbed coenosis, left-hand spectrum under moderate pasture load, right-hand spectrum under strong pasture load and recreation pressure.

Key words: *Hedysarum setigerum*, the main root caudex life form, polycarpic rosette shoot, coenopopulation ontogenetic spectrum, introduction, South Siberia.

ВВЕДЕНИЕ

Hedysarum setigerum Turcz. ex Fisch. et C.A. Mey. (копеечник щетинистый) – вид интересный, как в таксономическом отношении, так и с точки зрения его практического применения.

Это растение так же, как и другие виды рода *Hedysarum*, служит кормовым, возможно его использование и в качестве лекарственного растения (Карнаухова, 2017). Копеечники широко применяются в народной медицине благодаря своим противобактериальным и противовирусным свойствам, что подтверждается современными данными по биологической активности соединений, выделенных из растений этого рода (Неретина, 2004). В надземной части *H. setigerum* найдены флавоноиды и их гликозиды, лигнаны и их гликозиды, фенолкарбоновые кислоты, алкалоиды и стеринны (Неретина, 2002а,б; Куприна, 2015). Семь

из двенадцати флавоноидов, идентифицированных в *H. setigerum*, проявляют противовирусную активность (Куприна, 2014).

По данным Л.И. Малышева и Г.А. Пешковой (1984) и на основе собственных данных (табл. 1), мы относим *H. setigerum* к узкоспециализированным ксеропетрофитам (рис. 1). Вид приурочен к петрофитным участкам разнотравно-злаковых и злаково-разнотравных степей на юге Сибири (Горный Алтай, Хакасия, Тува, Иркутская область, Бурятия) и в Северной Монголии (Федченко, 1948; Пешкова, 1972, 2001; Конспект..., 2012; Conspectus..., 2014).

Цель работы – изучить онтоморфогенез *H. setigerum* и структуры его ценопопуляций в естественных фитоценозах и в условиях интродукции Южной Сибири.

Краткая характеристика фитоценозов *Hedysarum setigerum*

| № ЦП | Сообщество | Место произрастания сообщества | ОПП/ПП, % | Доминирующий вид |
|--------------------------|--|---|-----------|---|
| Республика Алтай | | | | |
| 1 | Деградированная злаково-разнотравная петрофитная степь | Онгудайский р-н, окрестности с. Малый Яломан . Вторая надпойменная терраса левого берега р. Катунь. 850 м над уровнем моря. Выпас | 40/10 | <i>Artemisia frigida</i> Willd., <i>Potentilla acaulis</i> L., <i>Festuca pseudovina</i> Hack. ex Wiesb. |
| 2 | То же | Улаганский р-н, окрестности с. Чибит . Карбонатная полузакрепленная осыпь. Около 1000 м над уровнем моря. Склон юго-западной экспозиции крутизной до 30°. Выпас | 15/6 | <i>Potentilla astragalifolia</i> Bunge, <i>P. bifurca</i> L., <i>P. acaulis</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>A. santolinifolia</i> Turcz. ex Bess., <i>Orostachys spinosa</i> (L.) C.A. Mey., <i>H. setigerum</i> |
| Республика Тува | | | | |
| 3 | Кустарниковая разнотравно-злаковая петрофитная степь | Эрзинский р-н, правый берег р. Нарын в среднем течении. Высота 1760 м над уровнем моря. Карбонатный склон южной экспозиции крутизной до 20–30°. Гарь | 50/4 | <i>Berberis sibirica</i> Pall., <i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O. Schwarz., <i>Cotoneaster uniflorus</i> Bunge, <i>Helictotrichon mongolicum</i> (Roshev.) Henrard, <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers., <i>Potentilla sericea</i> L., <i>P. acaulis</i> , <i>Carex pediformis</i> C.A. Mey. |
| 4 | Злаковая петрофитная степь | Овюрский р-н, окрестности с. Хандагайты 1 . Склон юго-восточной экспозиции крутизной 10–15°. Незначительный выпас | 70/4 | <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>Helictotrichon schellianum</i> (Hack.) Kitag. |
| 5 | Разнотравно-злаковая петрофитная степь | Овюрский р-н, окрестности с. Хандагайты 2 . Склон юго-восточной экспозиции крутизной 10–15°. Незначительный выпас | 30/9 | <i>H. setigerum</i> , <i>Agropyron cristatum</i> , <i>Helictotrichon schellianum</i> , <i>Potentilla bifurca</i> , <i>Aster alpinus</i> L., <i>Papaver nudicaule</i> L., <i>Artemisia dolosa</i> Krasch. |
| Иркутская область | | | | |
| 6 | Разнотравная петрофитная степь | Все ценопопуляции изучены в Ольхонском р-не. Остров Ольхон 1 , около мыса Хобой, 600 м над уровнем моря. Крутой (40°) склон южной экспозиции. Карбонатные выходы | 45/5 | <i>Astragalus lupulinus</i> Pall., <i>Oxytropis turczaninovi</i> Jurtz., <i>O. popoviana</i> Peschkova, <i>O. peschkovae</i> M. Pop., <i>O. triphylla</i> (Pall.) Pers., <i>Thymus baicalensis</i> Serg. |
| 7 | Разнотравно-злаковая петрофитная степь | Остров Ольхон 2 , окрестности мыса Хобой, 630 м над уровнем моря. Выположенный участок высокого берега оз. Байкал. Рекреация, выпас | 60/12 | <i>Agropyron cristatum</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Festuca sibirica</i> Hack. ex Boiss., <i>H. setigerum</i> |
| 8 | Типчаково-разнотравная петрофитная степь | Западное побережье оз. Байкал. Мыс Отго-Хушун . Высота 516 м над уровнем моря. Мелкощербнистый оstepненный склон восточной экспозиции с уклоном 20° | 50/5 | <i>Festuca valesiaca</i> Gaudin, <i>Oxytropis coerulea</i> (Pall.) DC. |
| 9 | Разнотравно-бобово-злаковая петрофитная степь | Бухта Ая . Вершина горы над бухтой, 750 м над уровнем моря. Каменистый карбонатный склон 40°. Рекреация, выпас | 55/20 | <i>H. setigerum</i> , <i>Achnatherum sibiricum</i> (L.) Keng ex Tzvel., <i>Leontopodium leontopodioides</i> (Willd.) Beauverd, <i>Agropyron cristatum</i> , <i>Oxytropis turczaninovi</i> , <i>Cymbaria daurica</i> L. |
| 10 | Разнотравно-злаковая петрофитная степь | Окрестности с. Сарма . Около 800 м над уровнем моря. Пойма р. Сарма. Средняя степень пастбищной дигрессии | 40/15 | <i>Koeleria cristata</i> , <i>Achnatherum sibiricum</i> , <i>Cymbaria daurica</i> , <i>H. setigerum</i> |

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в конце июня–начале августа в 1999–2007 гг. на территории Горного Алтая, Тувы и Иркутской области (см. табл. 1). Начальные этапы онтогенеза изучены в интродукционном эксперименте. Периодизация онтогенеза проведена по методике, предложенной Т.А. Работновым (1950), уточненной и дополненной А.А. Урановым (1975) и учениками его школы (Ценопопуляции...

1976, 1988). В качестве критериев выделения онтогенетических состояний приняты следующие признаки: наличие семядолей, строение листьев, их количество, начало образования каудекса, соотношение процессов нарастания и разрушения в каудексе, число вегетативных и генеративных побегов. Возраст особей каждого онтогенетического состояния определяли путем подсчета листовых

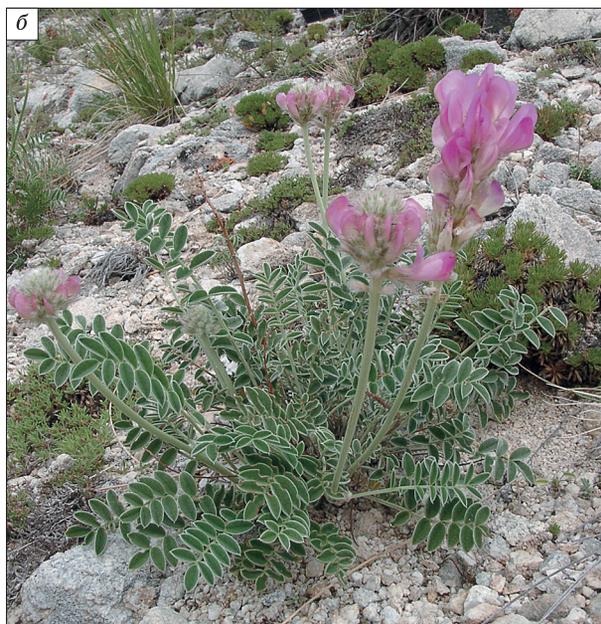


Рис. 1. *Hedysarum setigerum*:

а – в Республике Тыва; б – в Иркутской области (западное побережье оз. Байкал).

остатков, которые хорошо сохраняются на многолетних частях побегов и неразрушенных участках каудекса. Биометрические показатели растения и отдельных его органов определяли у 15–25 средневозрастных генеративных особей. Структуру ценопопуляций (ЦП) изучали путем закладки тран-

сект вдоль склонов по 15–40 площадок размером 1 м². При анализе онтогенетической структуры ценопопуляций в качестве фитоценотической счетной единицы использовали особь. Все полученные данные статистически обработаны в пакете программ Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В изученных фитоценозах *H. setigerum* формирует стержнекорневую каудексовую жизненную форму, относящуюся к моноцентрическому типу биоморф. Частичная партикуляция происходит в постгенеративном состоянии без омоложения партикул. Самоподдержание ценопопуляций осуществляется только семенным способом.

Латентный период (se) – семена копеечника щетинистого округло-почковидные, коричневого цвета, длиной 2–3 мм, шириной 1.5–2 мм. Для вида характерен надземный тип прорастания семян.

Проростки (р) в природных условиях появляются к середине июня. Надземная часть проростка с широкоовальными, довольно крупными семядолями, 0.4–0.8 см в длину и 0.2–0.5 см в ширину (размеры проростков и растений прегенеративного периода указаны для природных и интродукционных растений). Эпикотиль не выражен. Длина гипокотилиа около 0.5–0.9 см. В подземной части развивается главный корень длиной до 4 см. Через 7–14 дней появляется первый настоящий лист – простой, овально-эллиптической формы, на черешке до 0.3 см с листовой пластинкой 0.5–0.7 см длиной, 0.3–0.5 см шириной. В июле–августе семядоли засыхают, и растение переходит в ювенильное онтогенетическое состояние.

Ювенильная (j) особь представлена моноподиально нарастающим розеточным побегом, на котором развивается от 1 до 4 простых листьев (рис. 2). Листорасположение очередное, простая листовая пластинка яйцевидной формы (длиной от 0.4 до 1.1 см и шириной от 0.3 до 0.6 см) на черешках длиной до 1.6 см. Главный корень длиной до 5 см ветвится до II порядка. В конце вегетационного сезона листья отмирают, верхушечная почка побега сохраняется. За счет контрактильной деятельности главного корня верхушечная почка оказывается на уровне почвы. По мере дальнейшего роста на розеточном побеге развиваются листья иной формы (тройчатые и перистосложные), и особь переходит в имматурное состояние. Это происходит на 2-й год.

У **имматурной** (im) особи на розеточном побеге развиваются 2–4 листочка простого типа и 1–2 тройчатых. В пазухах всех листьев закладываются пазушные почки. С 7–8-го года жизни развиваются только тройчатые листья (до 1.4 см в длину). Возможно появление в этот момент и более сложных – непарноперистых с 2–3 парами листочков (от 5.2 до 9 см длиной). Начиная с 4-летнего возраста, 1–2 пазушные почки на приростах 1–2 года первичного побега трогаются в рост и об-

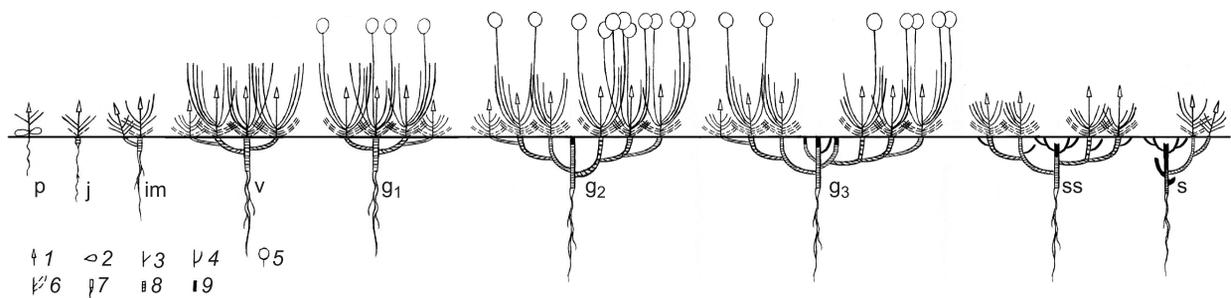


Рис. 2. Схема онтогенеза *Hedysarum setigerum*:

р – проросток, j – ювенильная особь, im – имматурная, v – виргинильная, g_1 – молодая генеративная, g_2 – средневозрастная генеративная, g_3 – старая генеративная, ss – субсенильная, s – сенильная.

1 – верхушечная почка; 2–4 – лист: 2 – семядольный, 3 – простой, 4 – непарноперистосложный; 5 – соцветие; 6 – отмершие листья; 7 – отмерший вегетативно-генеративный побег; 8 – корень живой; 9 – приросты годичные.

разуются моноподиально развивающиеся розеточные побеги II порядка. В конце вегетационного сезона листья отмирают, базальная часть побегов втягивается в почву вследствие контрактивной деятельности главного корня. Из базальных частей побегов начинает формироваться каудекс. Главный корень удлиняется до 6–8 см и ветвится до III порядка (см. рис. 2). Это онтогенетическое состояние длится 5–7 лет. С дальнейшим усложнением листовой пластинки растение переходит в виргинильное состояние.

Виргинильное (v) растение – куст, состоящий из первичного побега и 1–2 (до 6) розеточных побегов I и II порядков с листьями виргинильного типа: сложными 2–8-парными непарноперистыми, достигающими 8–14 см в длину (см. рис. 2). Подземные многолетние базальные части первичного и боковых побегов, несущие почки возобновления и спящие, значительно утолщаются, образуя подземную скелетную основу куста. Каудекс увеличивается до 1.0–2.5 см в диаметре и находится в поверхностном слое почвы. На главном корне появляются немногочисленные боковые корни, приближающиеся по длине к главному. Виргинильные особи находятся в возрасте от 10 до 15 (редко до 18) лет, и, следовательно, продолжительность виргинильного состояния составляет 5 лет, редко до 8 лет. Новые побеги развиваются из почек, расположенных на базальных частях побегов прошлых лет. С появлением первых пазушных цветоносов в 15–16-летнем возрасте (реже позже) растение переходит в молодое генеративное состояние.

Молодое генеративное растение (g_1) – это куст, состоящий из первичного побега и от 1 до 7 боковых вегетативных розеточных побегов I и ($n + 1$)-го порядка, на которых развивается 1–7 генеративных побегов. Розеточный побег состоит из 3–5 метамеров с листьями взрослого типа (4–6-парные непарноперистые) длиной до 5–15 см. Из пазушных почек 3–4 метамеров развивается

по 1–2 пазушных генеративных побега длиной до 16.5 см с 13–16 цветками, собранными в головчатое соцветие (см. рис. 2). Цветение *H. setigerum* начинается в июне, созревание семян происходит в июле–августе.

Следовательно, по классификации Т.А. Серебряковой (1977) *H. setigerum* относится к многолетним травам с побегами, резко дифференцированными на два типа: к первому типу относятся побеги строго вегетативные, открытые, длительно нарастающие моноподиально и никогда не образующие верхушечных соцветий, полициклические; ко второму – строго генеративные в виде стрелок, исключительно пазушные, моноциклические, отмирающие после цветения целиком.

В подземной сфере, постепенно разрастаясь и утолщаясь за счет работы камбия, каудекс переходит в долгоживущий и тоже утолщающийся многолетний главный корень, который сохраняется на протяжении всей жизни особи. Наряду с главным корнем большое развитие получают и боковые, образующие вместе с главным скелет подземной сферы растения. Диаметр каудекса 2–4 см. Возобновление происходит за счет пазушных почек, которые располагаются на нижних метамерах разновозрастных розеточных побегов.

Продолжительность молодого генеративного состояния около 5 лет, к 15–20 годам жизни растение достигает максимальных размеров надземной и подземной частей и переходит в следующее онтогенетическое состояние.

Средневозрастная генеративная особь (g_2) *H. setigerum* представлена развитым кустом из многочисленных генеративных и вегетативных побегов – от 7 до 30 вегетативных и 8–50 генеративных (см. рис. 2). Число пазушных генеративных побегов (цветоносов) на розеточном побеге возрастает до 2–3, почти на всех розеточных побегах формируются генеративные пазушные побеги длиной 17–28 см. Листья взрослого типа, 5–7-парные непарноперистые длиной 6–17 см.

В течение нескольких лет куст разрастается в периферийной части за счет новых побегов ($n + 1$)-го порядка. Первичный побег и несколько побегов I порядка, занимающих центральную часть куста, отмирают. Вслед за некрозом покровных и внутренних тканей этих побегов начинает разрушаться центральная часть каудекса. Его диаметр составляет 4–8 см. Продолжительность средневозрастного онтогенетического состояния *H. setigerum* около 10 лет. Наибольшей мощностью характеризуются особи старше 20 лет: число и размеры вегетативных и генеративных побегов разных порядков и другие показатели достигают максимума.

Старая генеративная особь (g_3) – рыхлый куст с 5–16 вегетативными розеточными побегами и 10–18 пазушными генеративными (см. рис. 2). Третья часть куста представлена отмершими розеточными побегами. Деграция каудекса усиливается. В центре каудекса образуется полость, увеличение которой приводит к разделению его на отдельные участки, сохраняющие связь с главным корнем. Происходит разрушение центральной части главного корня. В связи с этим определение абсолютного возраста особи, а также длительности этого и последующих онтогенетических состояний невозможно, поэтому далее продолжительность состояний приводится приблизительно. Частичная партикуляция начинается в этом состоянии или позже – в постгенеративном периоде. С прекращением цветения особи *H. setigerum* переходят в постгенеративный период.

В **субсенильном** онтогенетическом состоянии (ss) особь – рыхлый куст с 5–10 вегетативными побегами с тремя-четырьмя 3–4-парными листьями длиной 6–9 см и с полуразрушенным главным корнем (см. рис. 2). Судя по сохранившимся остаткам листьев, продолжительность состояния около 2–3 лет.

У **сенильных** особей (s) живой остается только часть первичного куста с 1–4 слабыми розеточными побегами, несущими 1–3 листа (см. рис. 2). Листья с 2–3 парами листочков, часто тройчатые или даже простые (имматурного и ювенильного типа). В целом продолжительность постгенеративного периода составляет около 5 лет.

При интродукции *H. setigerum* в лесостепную зону Западной Сибири (интродукционный участок ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск) происходит заметное ускорение его темпов развития. В первый вегетационный период развитие особи *H. setigerum* сходно с таковым в естественных местообитаниях: особь проходит стадию проростка и ювенильное онтогенетическое состояние. Растение представлено моноподиально нарастающим первичным побегом.

В условиях интродукции первую зиму переживают только около 5 % особей *H. setigerum*.

На второй год жизни пазушные почки на базальной части первичного побега трогаются в рост и растение переходит в имматурное состояние. Быстрое развитие новых розеточных побегов, со сложными непарноперистыми листьями и увеличение мощности растений приводят к переходу его в виргинильное онтогенетическое состояние в этом же вегетационном сезоне. Перезимовку выдерживает только треть из прошлогодних особей. На третий год оставшиеся растения переходят в генеративный период. Они зацветают в середине июня, но цветы опадают и семена не завязываются. На четвертый год отрастания побегов не происходит, все особи отмирают. Следовательно, в условиях интродукции происходит массовая гибель прегенеративных растений вида, а также ускорение темпов развития выживших особей *H. setigerum*. Так, продолжительность прегенеративного периода сокращается с 10–18 лет в естественных условиях обитания до 2 лет в интродукционном эксперименте.

Таким образом, в естественных условиях произрастания и в условиях интродукции *H. setigerum* формирует стержнекорневую каудексовую жизненную форму в ходе простого онтогенеза. Но если в условиях петрофитных степей особь проходит полный онтогенез, по классификации Л.А. Жуковой (1995) относящийся к Б-типу, то в условиях интродукции онтогенез особей *H. setigerum* неполный – до молодого генеративного состояния. Для него характерны ускоренный темп развития в прегенеративный период (всего 2 года) и крайне низкая выживаемость особей.

При анализе онтогенетической структуры ценопопуляций *H. setigerum* установлено, что все изученные ценопопуляции нормальные: ЦП 1, 2, 7–9 – полночленные и ЦП 3–6, 8 – неполночленные, в спектре последних отсутствуют ювенильные и сенильные особи. В ценопопуляциях выявлены три типа онтогенетических спектров: центрированный (ЦП 6, 8), левосторонний (ЦП 3–5, 10) и правосторонний (ЦП 1, 2, 7, 9).

Центрированный спектр ценопопуляции формируется в ненарушенных местообитаниях в условиях осыпающихся крутых склонов, где полностью отсутствует антропогенная нагрузка. Максимум в спектре образуют средневозрастные генеративные растения (30.5 и 22.6 %), в целом спектр характеризуется высокой долей генеративных особей (75.0 и 54.8 %), значительной долей особей прегенеративного периода (16.7 и 32.3 %) и невысокой долей постгенеративного – 8.3 и 12.9 % (табл. 2).

При слабом антропогенном воздействии (выпасе и рекреации) формируются левосторонние онтогенетические спектры, что связано с вытеснением доминирующих видов в ценозе и появлением свободных мест для прорастания семян и

Некоторые демографические показатели ценопопуляций *Hedysarum setigerum*

| № ЦП | Ценопопуляция | Плотность | | Мах: абсолютный, локальный | Онтогенетическая структура (%), группа | | | Δ | ω | I_v | I_c | Тип ЦП |
|------|---------------|-----------------------------|------------------|-----------------------------------|---|--------------------------------|-------|----------|----------|-------|-------|------------|
| | | экз. на 1 м ² | эффе- ктивная | | j, im, v | g ₁ -g ₃ | ss, s | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | |
| 1 | Малый Яломан | 22.4 | 13.7 | g ₃ /v, g ₁ | 15.5 | 63.1 | 21.4 | 0.61 | 0.63 | 0.20 | 0.21 | Стареющая |
| 2 | Чибит | 12.3 | 7.9 | g ₃ | 17.5 | 60.0 | 22.5 | 0.64 | 0.56 | 0.23 | 0.23 | То же |
| 3 | Нарын | 2.5 | 1.7 | g ₁ , ss | 22.9 | 57.1 | 20.0 | 0.63 | 0.43 | 0.29 | 0.20 | Переходная |
| 4 | Хандагайты 1 | 9.3 | 5.7 | g ₃ /g ₁ | 31.0 | 57.1 | 11.9 | 0.61 | 0.44 | 0.35 | 0.12 | То же |
| 5 | Хандагайты 2 | 12.6 | 7.1 | im/g ₃ | 36.6 | 46.3 | 17.1 | 0.57 | 0.45 | 0.44 | 0.17 | » |
| 6 | Ольхон 1 | 4.4 | 3.3 | g ₂ | 16.7 | 75.0 | 8.3 | 0.75 | 0.49 | 0.18 | 0.08 | Зрелая |
| 7 | Ольхон 2 | 17.6 | 7.7 | g ₃ /v | 21.2 | 51.5 | 27.3 | 0.44 | 0.44 | 0.29 | 0.27 | Переходная |
| 8 | Отто-Хушун | 3.1 | 1.8 | g ₂ | 32.3 | 54.8 | 12.9 | 0.59 | 0.40 | 0.37 | 0.13 | То же |
| 9 | Бухта Ая | 28.4 | 16.2 | g ₃ /v | 28.6 | 50.7 | 20.7 | 0.58 | 0.48 | 0.36 | 0.21 | » |
| 10 | Сарма | 9.6 | 4.8 | v, ss | 43.7 | 31.3 | 25.0 | 0.50 | 0.38 | 0.58 | 0.25 | » |

Примечание. Δ – индекс возрастности; ω – индекс эффективности; I_v – индекс восстановления; I_c – индекс старения.

развития проростков. В то же время воздействие выпаса не настолько сильно, чтобы радикально препятствовать развитию особей прегенеративного периода. В таких спектрах абсолютный максимум приходится на молодые генеративные (19–39%), виргинильные или имматурные особи (доля особей прегенеративного периода составляет от 22.9 до 43.7%), локальный – на старые генеративные или субсенильные растения (доля особей постгенеративного периода – 11.9–25.0%).

Значительное увеличение пастбищной нагрузки приводит к смещению спектра в правую сторону. Так, в ЦП 1, 2, 7 и 9 максимум приходится на старые генеративные растения (26.0–53.6%) и велика доля особей постгенеративного периода (20.7–27.3%).

Для всех изученных ЦП характерна значительная доля генеративных растений (31.3–63.1%)

в онтогенетических спектрах. Но при этом во всех ЦП имеется достаточное количество растений прегенеративного периода – 15.5–43.7%, из них 7.1–21.2% виргинильных особей, обеспечивающих непрерывное пополнение генеративной фракции. Индекс восстановления в ценопопуляциях колеблется от 0.18 до 0.58. Экологическая плотность растений в большей части изученных ЦП варьирует от 2.5 до 28.4 особей на 1 м² (см. табл. 2), эффективная – от 1.7 до 16.2 особей на 1 м². Невысокая экологическая плотность (2.5–9.6 особей/м²) отмечается в ценозах с высокой каменистостью субстрата при наличии выпаса.

В совокупности эти факты свидетельствуют об устойчивом существовании вида в данных сообществах и благоприятных условиях для его возобновления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в петрофитных степях Южной Сибири *H. setigerum* представляет собой стержнекорневой каудексовый многоглавый базисимподиальный травянистый многолетник с поликарпическими моноподиальными розеточными побегам. Основная структурная единица генеративной особи – полициклический поликарпический моноподиальный розеточный побег. Вид развивается в ходе простого полного онтогенеза, по классификации Л.А. Жуковой (1995) относящегося к Б-типу. Частичная (сенильная) партикуляция особи происходит в конце генеративного или в постгенеративном периоде и не сопровождается омоложением. Способ возобновления исключительно семенной.

В результате сравнения онтогенеза *H. setigerum* в различных условиях произрастания Южной

Сибири и при интродукции в лесостепную зону Западной Сибири установлено следующее. В естественных условиях вид проходит простой полный онтогенез, однотипный во всех исследованных местообитаниях, который длится до 50–60 лет. При интродукции происходит массовая гибель прегенеративных особей, онтогенез вида неполный (до молодого генеративного состояния) и ускоренный (завершается за 3 года).

Онтогенетический спектр ценопопуляций *H. setigerum* зависит от степени антропогенного воздействия на ценоз. При отсутствии антропогенной нагрузки у ЦП *H. setigerum* развивается центрированный спектр с максимумом на средневозрастных генеративных растениях. При умеренном антропогенном воздействии формируется левосторонний спектр, а усиление пастбищной на-

грузки приводит к смещению максимума в правую часть спектра.

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического

сада СО РАН, № АААА-А17-117012610052-2 и АААА-А17-117012610051-5, а также с использованием материалов Биоресурсной научной “Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте”, № USU 440534.

ЛИТЕРАТУРА

- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений / Л.А. Жукова. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Карнаухова Н.А.** Копеечники Южной Сибири / Н.А. Карнаухова, С.Я. Сыева. Барнаул, 2017. 500 с.
- Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения** / Л.И. Малышев [и др.]; под ред. К.С. Байкова. Новосибирск, 2012. 640 с.
- Куприна О.В.** Вторичные метаболиты надземной части *Hedysarum setigerum*: состав, строение, хемотаксономия, биологическая активность (ч. 1) / О.В. Куприна, В.И. Луцкий // Изв. вузов. Прикладная биохимия и микробиология. 2014. № 6 (11). С. 59–68.
- Куприна О.В.** Вторичные метаболиты надземной части *Hedysarum setigerum*: состав, строение, хемотаксономия, биологическая активность (ч. 2) / О.В. Куприна, В.И. Луцкий // Изв. вузов. Прикладная биохимия и микробиология. 2015. № 1 (12). С. 22–30.
- Малышев Л.И.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье) / Л.И. Малышев, Г.А. Пешкова. Новосибирск, 1984. 265 с.
- Неретина О.В.** Флавоноиды *Hedysarum setigerum* / О.В. Неретина, С.В. Федоров, А.С. Громова [и др.] // Химия природ. соединений. 2002а. № 2. С. 161.
- Неретина О.В.** Гликозиды метоксилированных флавонов надземной части *Hedysarum setigerum* Turcz. ex Fisch. et Mey. / О.В. Неретина, А.С. Громова, В.И. Луцкий, А.А. Семенов // Раст. ресурсы. 2002б. Т. 36, вып. 1. С. 82–85.
- Неретина О.В.** Компонентный состав видов рода *Hedysarum* / О.В. Неретина, А.С. Громова, В.И. Луцкий, А.А. Семенов // Раст. ресурсы. 2004. Т. 40, вып. 4. С. 111–139.
- Пешкова Г.А.** Степная флора Байкальской Сибири / Г.А. Пешкова. М., 1972. 207 с.
- Пешкова Г.А.** Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири / Г.А. Пешкова. Новосибирск, 2001. 192 с.
- Работнов Т.А.** Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии / Т.А. Работнов // Проблемы ботаники. М., 1950. Т. 1. С. 465–483.
- Серебрякова Т.А.** Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования / Т.А. Серебрякова // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, № 5. С. 112–127.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
- Федченко Б.А.** Копеечник – *Hedysarum* L. / Б.А. Федченко // Флора СССР. М., 1948. Т. XIII. С. 259–319.
- Ценопопуляции растений** (основные понятия и структура) / под ред. А.А. Уранова, Т.И. Серебряковой. М., 1976. 215 с.
- Ценопопуляции растений** (очерки популяционной биологии) / под ред. Т.И. Серебряковой, Т.Г. Соколовой. М., 1988. 182 с.
- Conspectus of the Vascular Plants of Mongolia** / Eds. by: Ch. Sanchir, Ts. Jamsran. UlaanBaatar, 2014. P. 334.

Поступила в редакцию 12.07.2019 г.,
после доработки – 24.07.2019 г.,
принята к публикации 20.02.2020 г.