

К экологии и биологии *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) на северной границе ареала (Республика Башкортостан)

Л. М. АБРАМОВА, О. А. КАРИМОВА, И. З. АНДРЕЕВА

Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН
450080, Уфа, ул. Менделеева, 195, корп. 3
E-mail: abramova.lm@mail.ru

АННОТАЦИЯ

Приводятся результаты изучения 20 природных ценопопуляций (ЦП) редкого вида Республики Башкортостан *Althaea officinalis* L., произрастающих на северной границе ареала. Изучены демографическая структура, морфометрические параметры и жизненное состояние особей, определены оптимумы существования. Большинство исследованных ценопопуляций *A. officinalis* отличается низкой плотностью (1–4 особи/м²) и неполночленным онтогенетическим спектром. Виталитетный тип ценопопуляций алтея лекарственного меняется от процветающего до депрессивного. Экологический и фитоценотический оптимумы у большинства ЦП не совпадают. Оптимальные условия для произрастания *A. officinalis* складываются в тростниковых прибрежных сообществах, по периферии зарослей *Phragmites australis*. В нарушенных выпасом сообществах наблюдается ухудшение жизненного состояния ЦП *A. officinalis*.

Ключевые слова: редкий вид, Красная книга Республики Башкортостан, *Althaea officinalis* L., ценопопуляция, демографическая структура, виталитет, оптимум существования.

Ценопопуляции лекарственных растений, заготовка которых в настоящее время ведется бесконтрольно, испытывают все возрастающие антропогенные воздействия, а в ряде экосистем находятся на грани исчезновения. В особенности это относится к ценопопуляциям, расположенным на границе ареала, которые нередко попадают в региональные Красные книги. Оценка их состояния с использованием популяционно-онтогенетического метода позволяет выявить причины редкости видов и обосновать мероприятия по их охране [1, 2].

Объект исследования – алтей лекарственный (*Althaea officinalis* L.) – ценное ресурсное растение семейства Malvaceae Juss. На Южном Урале вид находится на северной границе ареала. Включен в Красную книгу Республики Башкортостан [3], где отнесен к

категории III – редкий вид, также входит в Красные книги соседних регионов Поволжья – Республики Татарстан и Удмуртской Республики.

Цель исследования – изучение эколого-биологических особенностей *A. officinalis* на северной границе ареала, анализ современного состояния природных ценопопуляций и определение оптимумов существования вида в Республике Башкортостан (РБ).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Althaea officinalis – многолетнее травянистое растение с толстым многоглавым каудексом, поликарпик, гемикриптофит. Вид имеет неравномерный евроазиатский ареал. Он произрастает почти во всей Европе, за исключением северных регионов Скандинав-

ских стран и Шотландии. Встречается также в Северной Африке, Иране, Афганистане, Малой Азии, на северо-западе Китая и Монголии. Широко распространен на всей территории европейской части Российской Федерации, доходит до Северного Кавказа, встречается также на юге Западной Сибири, в Казахстане, в межгорных котловинах Алтая, в отдельных оазисах пустынь и непустынных районах Средней Азии [4, 5].

Северная граница ареала *A. officinalis* большей частью совпадает с границей лесостепной зоны: идет на восток от г. Владимира-Волынского, севернее г. Курска пересекает Среднерусскую возвышенность, а южнее г. Казани – р. Волгу, далее направляется на восток, где восточнее г. Уфы резко опускается к югу, огибая горы Южного Урала, достигает Актюбинскую и Целиноградскую области Республики Казахстан. Отсюда граница распространения алтея круто поворачивает на восток.

В лесостепной и степной зонах европейской части России алтей лекарственный предпочитает достаточно обеспеченные влагой местообитания: берега рек, стариц, арыков, озер и прудов, прибрежные заросли кустарников, сыроватые, преимущественно засоленные пойменные луга и залежи. Южная граница ареала на всем протяжении до Каспийского моря проходит в пределах степной зоны. В Западной Сибири и в Средней Азии алтей лекарственный произрастает в степных районах, в полупустынной зоне встречается лишь в заболоченных низинах среди песков и вдоль рек; в горных районах приурочен к долинам и ущельям [6–8].

В Башкортостане вид находится на северной границе ареала, поэтому встречается довольно редко, по преимуществу в степной зоне Предуралья. Образует небольшие группы, иногда изреженные заросли в поймах степных рек. Наибольшее распространение вид получил в пойме р. Дёмы, второй по величине реки Предуралья РБ.

В 2008–2010 гг. проведено обследование пойм рек степной зоны Предуралья РБ: Большая Куюргаза, Большой Юшатырь, Ашкадар, Сухайля, Дёма и оз. Аслыкуль на территории семи административных районов республики, в общей сложности на протяже-

нии свыше 300 км. В результате выявлены и изучены 20 ценопопуляций *A. officinalis*. Название ценопопуляции (ЦП) давалось по ближайшему к ней населенному пункту.

Для оценки фитоценотической приуроченности в каждой ценопопуляции с использованием традиционных геоботанических методов выполняли геоботаническое описание сообщества на площадках, ленточной или квадратной формы площадью 10–25 м². Затем провели синтаксономический анализ и определили положение сообществ с участием *A. officinalis* в системе единиц растительности Южного Урала [9].

Изучение биометрических параметров проводилось согласно методу В. Н. Голубева [10] на 25 генеративных растениях каждой из ЦП.

Для изучения демографической структуры и плотности ЦП в каждой из них на трансекте закладывали 25 пробных площадок размером 1 м². Порядок заложения (линейный или шахматный) и шаг трансекты (5 или 10 м) зависели от площади, занимаемой конкретной ценопопуляцией. Определяли ведущие популяционные характеристики, такие как плотность особей, возрастной и виталитетный состав.

Онтогенез *A. officinalis* в культуре описан Г. О. Османовой [11]. При определении возрастной структуры ЦП согласно стандартным критериям [12–15] учитывали следующие возрастные состояния: ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые генеративные (g_1), средние генеративные (g_2), старые генеративные (g_3), субсенильные (*ss*). На основании полученных данных построены онтогенетические (возрастные) спектры ЦП.

Для характеристики онтогенетической структуры ЦП применяли общепринятые демографические показатели: индекс восстановления [16], индекс старения [17]. Для оценки состояния ЦП применен критерий “дельта-омега” Л. А. Животовского [18], основанный на совместном использовании индексов возрастности (Δ) [13] и эффективности (ω) [18].

Методика оценки виталитетного состава основана на дифференциации растений одного онтогенетического состояния на классы виталитета. В качестве объектов виталитетного анализа использовали растения средне-

возрастного генеративного онтогенетического состояния, которое в наибольшей степени влияет на самоподдержание ценопопуляции. Предварительно проведены факторный и корреляционный анализы, которые позволили выделить среди биометрических показателей детерминирующий комплекс признаков. Для обработки полученных данных составили виталитетные спектры, отражающие соотношения растений высшего (а), промежуточного (b) и низшего (с) классов виталитета [19], а также определили индекс качества ценопопуляции и виталитетные типы: процветающие, равновесные, депрессивные.

Для оценки экологического и фитоценотического оптимумов проведен анализ комплекса признаков с учетом разработок Л. Б. Заугольной и др. [1] по 10-балльной системе [20].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Локализация изученных ЦП с *Althaea officinalis* приведена на рис. 1.

Эколого-фитоценотическая характеристика. Основные местообитания *A. officinalis* представлены по преимуществу прибрежно-водными тростниковыми (с *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) и осоковыми сообществами (с *Carex acuta* L., *C. atherodes*

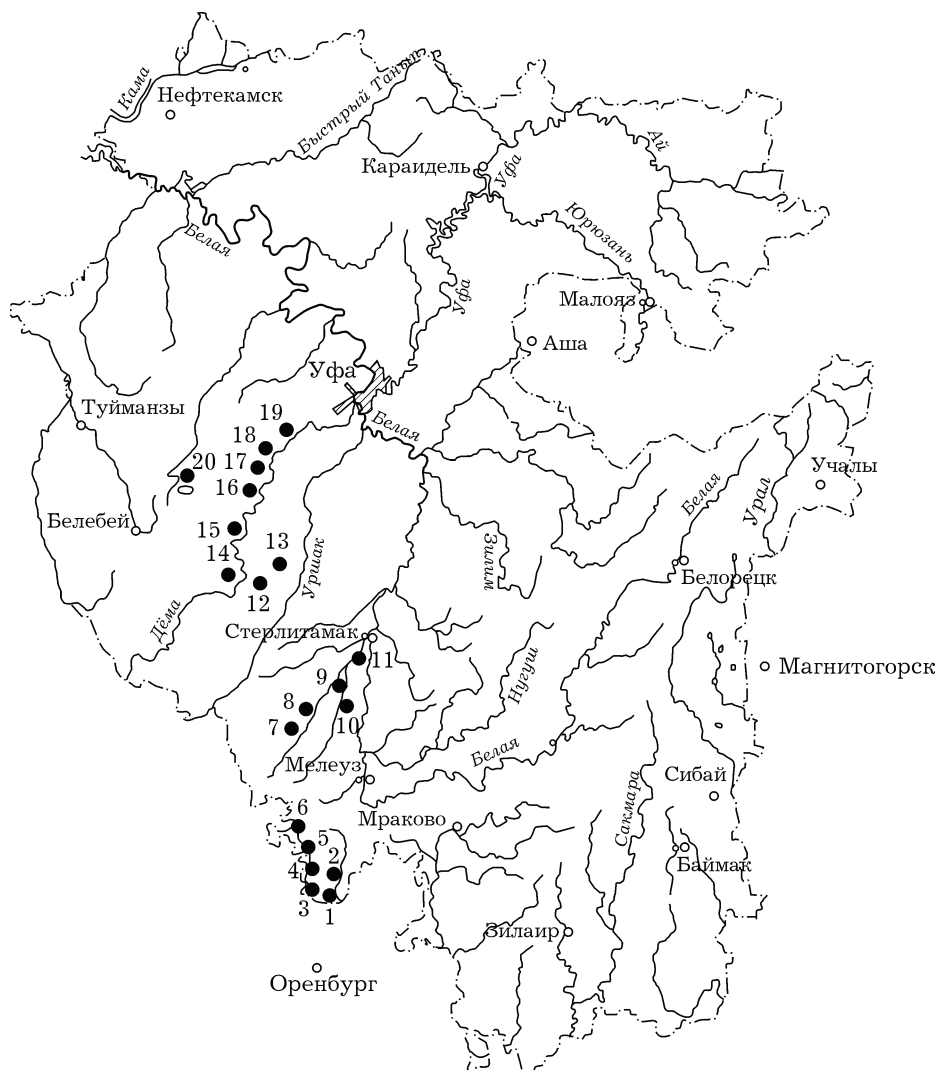


Рис. 1. Схема расположения ценопопуляций *Althaea officinalis* на территории РБ

Краткая характеристика изученных ценопопуляций *Althaea officinalis*

№ ЦП	Ценопопуляция	Местообитание, нарушенность	Плотность, экз./м ²	ОПП травостоя, %	Фитоценогический статус
1	Кызыл Маяк	Берег старицы р. Б. Юшатырь, сбитое пастбище	1,3	95	Сообщество <i>Althaea officinalis</i> [<i>Potentillion anserinae</i>]
2	Мурапталово	Низина у дороги в пойме р. Б. Юшатырь, не используется	1,6	100	Ассоциация <i>Rumici crispi-Agrostietum stoloniferae</i> Moor 1958
3	Нижнее Бабаларово	Берег старицы р. Б. Куюргаза, сбитое пастбище	2,5	80	Сообщество <i>Althaea officinalis</i> [<i>Potentillion anserinae</i>]
4	Куюргаза	Пойма р. Б. Куюргаза, сенокос	2,5	90	Ассоциация <i>Caricetum rigariae</i> Soo 1928
5	Якшимбетово	Там же, засоленный луг, сенокос	1,4	90	Ассоциация <i>Caricetum atherodis</i> (Prokoriev 1990) Taran 1995
6	Второе Тюканово	Пойма р. Куюргаза, сбитое пастбище	1,8	85	Ассоциация <i>Rumici crispi-Agrostietum stoloniferae</i> Moor 1958
7	Верхний Аллагуват	Пойма р. Ашкадар, засоленный луг, сбитое пастбище	4,0	90	Ассоциация <i>Junco gerardii-Agrostietum stoloniferae</i> Kargov et al. 2006
8	Мустафино	Берег старицы р. Ашкадар, сбитое пастбище	2,8	80	Ассоциация <i>Caricetum acutiformis</i> Sauer 1937
9	Даниловка	Старица р. Ашкадар, прибрежный луг, пастбище	2,4	90	Сообщество <i>Althaea officinalis</i> [<i>Potentillion anserinae</i>]
10	Сухаревка	Берег старицы р. Сухайля, пастбище	1,7	95	Ассоциация <i>Caricetum acutiformis</i> Sauer 1937
11	Покровка	Пойма р. Ашкадар, заболоченная низина, сбитое пастбище	4,7	95	Ассоциация <i>Caricetum acutiformis</i> Sauer 1937
12	Кипчак-Аскароро	Пойма р. Дёма, заболоченная низина у дороги, не используется	19,5	100	Ассоциация <i>Phragmitetum communis</i> (Gams 1927) Schmale 1939
13	Новый Кипчак	Там же, заболоченная низина, сенокос	3,8	100	Ассоциация <i>Phragmitetum communis</i> (Gams 1927) Schmale 1939
14	Кармышево	Там же, берег старицы, пастбище	0,7	100	Ассоциация <i>Phragmitetum communis</i> (Gams 1927) Schmale 1939
15	Давлеканово	Там же, заболоченная низина, пастбище	1,4	95	Ассоциация <i>Caricetum acutiformis</i> Sauer 1937
16	Исмагилово	Там же, сенокос	4,2	95	Ассоциация <i>Poa angustifoliae-Bromorsetum inermis</i> Mirkin in Denisova et al. 1986
17	Новояптарово	Там же, сырой засоленный луг, сенокос	5,6	100	Ассоциация <i>Junco gerardii-Agrostietum stoloniferae</i> Kargov et al. 2006
18	Шинчак-куль	Там же, заболоченная низина, не используется	3,7	95	Ассоциация <i>Phragmitetum communis</i> (Gams 1927) Schmale 1939
19	Нижнехозятово	Там же, заболоченная низина, сенокос	2,8	95	Ассоциация <i>Alopecuro pratensis-Caricetum caespitosae</i> Muchamedjarova 1988
20	Чапаево	Нижний берег оз. Аслыкуль, сырой засоленный луг, сенокос	8,2	100	Сообщество <i>Althaea officinalis</i> [<i>Phragmito-Magnocaricetea/Scorzonero-Junsetea gerardii</i>]

Spreng., *C. acutiformis* Ehrh., *C. riparia* Curt., *C. juncella* (Fries) Th. Fries, *C. cespitosa* L., *C. disticha* Huds.), сбитыми пойменными пастбищами с *Potentilla anserina* L., *Agrostis stolonifera* L., изредка пойменными лугами с *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub или засоленными лугами с *Juncus gerardii* Loisel (табл. 1). Следует заметить, что в поймах небольших рек степной зоны засоление в большинстве случаев присутствует в той или иной степени практически во всех местообитаниях, что выражается в появлении в сообществах таких видов, как *Amoria fragifera* L., *Melilotus dentatus* (Waldst. & Kit.) Pers., *Plantago maxima* Juss. ex Jacq., *Cirsium esculentum* (Siev.) C. A. Mey., *Ononis arvensis* L., *Chartolepis integrifolia* Boiss., *Hordeum nevskianum* Bowden, *Glaux maritima* L. и др. В ряде сбитых пастбищных сообществ (ЦП 1, 3, 9) отмечено высокое участие сорных растений (*Arctium tomentosum* Mill., *Urtica dioica* L., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz, *Convolvulus arvensis* L., и др.), в этом случае ассоциации не выделяли.

Кроме того, своеобразием отличаются местообитания *Althaea officinalis* на берегу оз. Аслыкуль, где на фоне доминирования *Phragmites australis* присутствует большое число видов засоленных лугов, поэтому выделено сообщество *Althaea officinalis* [*Phragmito-Magnocaricetea/Scorzonero-Juncetea gerardii*].

Степень антропогенного воздействия на местообитания *A. officinalis* различна: от ненарушенных сенокосных угодий до сильно сбитых пастбищ. Наиболее сохранились сообщества, находящиеся в пойме р. Дёмы и на берегу оз. Аслыкуль, поймы небольших степных рек, расположенных южнее, почти всегда используются для выпаса различной интенсивности.

Плотность большинства ценопопуляций довольно низкая (1–4 особи/1 м²), в ЦП 11, 17, 20 – средняя (5–8 особей/1 м²), в ЦП 12 – высокая (около 20 особей/1 м²), в этом случае большинство особей вида не достигли генеративного состояния.

Морфометрическая изменчивость. При изучении состояния ценопопуляций ресурсных видов важное значение имеет анализ изменчивости качественных и количествен-

ных признаков [21, 22]. Характеристика морфометрических параметров представлена в табл. 2.

Наши исследования показали, что наибольшей изменчивостью обладают параметры: число генеративных побегов (36,3–110,7 %) и надземная фитомасса (43,2–117,4 %). Наименьшее варьирование наблюдается у параметров: диаметр цветка (6,3–19,1 %) и высота генеративного побега (6,7–33,7 %). Большая часть признаков имеет низкую и среднюю изменчивость (7,7–56,5 %). Сравнение отдельных ЦП по вариабельности признаков показывает, что в большинстве случаев S_v выше в ЦП 14. Возможно, это связано с антропогенным воздействием (выпас скота) и малочисленностью ЦП. Минимальная изменчивость по многим признакам наблюдается в крупной ЦП 20, расположенной в окрестностях озера Аслыкуль.

По шкале изменчивости коэффициента вариации [23] можно видеть, что некоторые признаки обладают очень большой степенью варьирования: это число генеративных побегов в ЦП 13, 14, 15, 17 (от 89,6 до 103,9 %), масса надземной части растений в ЦП 4, 10, 13, 14. Аномальная степень варьирования отмечена для числа генеративных побегов в ЦП 15 (110,7 %) и для надземной фитомассы в ЦП 2, 11, 15 (106,5–117,4 %).

Более мощные (по габитусу) особи встречаются в ЦП, расположенных в пойме р. Дёмы и по берегу оз. Аслыкуль. Максимальная высота растений, число цветков, длина соцветия наблюдаются в ЦП 17. Число генеративных побегов максимально в ЦП 19. Наиболее крупные листья имеют ЦП 5, 9, 17.

Минимальные значения по всем параметрам отмечены в ЦП 7, сильно нарушенной выпасом скота.

Возрастная структура представляет собой один из существенных признаков популяции, обеспечивающий способность популяционной системы к самоподдержанию и определяющий ее устойчивость [24].

Для вида *A. officinalis* возможна четкая идентификация различных возрастных состояний при маршрутных исследованиях. Распределение особей по онтогенетическим группам и демографические показатели в ценопопуляциях представлены в табл. 3.

Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических признаков *Althaea officinalis* в РБ

№ ЦП	Средние значения морфометрических параметров													
	Число ге- неративных побегов на одно рас- тение, шт.	Высота генератив- ного побега, см	Толщина побега, см	Число листьев на одном гене- ративном побеге, шт.	Длина лис- та с че- решком, см	Длина лис- товой пластинки, см	Ширина листовой пластин- ки, см	Число цветков на один по- бег, см	Длина соцвете- ния, см	Диаметр цветка, см	Масса над- земной части рас- тений, г			
ЦП 1	2,7 ± 0,24	90,8 ± 3,54	0,6 ± 0,02	35,4 ± 2,05	11,4 ± 0,31	7,6 ± 0,23	7,0 ± 0,23	55,4 ± 5,05	37,3 ± 1,81	2,0 ± 0,04	54,0 ± 6,83			
C _v , %	45,3	19,5	16,4	29,0	13,6	14,9	16,6	45,6	24,3	9,3	63,3			
ЦП 2	6,6 ± 1,07	92,5 ± 2,30	0,6 ± 0,02	27,0 ± 0,88	12,2 ± 0,31	8,8 ± 0,22	8,3 ± 0,30	44,7 ± 3,99	26,7 ± 2,03	2,0 ± 0,04	112,0 ± 23,95			
C _v , %	81,9	12,4	17,7	16,4	12,7	12,5	17,9	44,7	38,0	9,1	106,9			
ЦП 3	3,9 ± 0,44	86,5 ± 2,33	0,7 ± 0,02	49,5 ± 2,95	12,1 ± 0,33	8,1 ± 0,27	8,8 ± 0,23	71,3 ± 5,32	45,8 ± 2,89	2,6 ± 0,07	125,6 ± 16,73			
C _v , %	57,3	13,4	17,5	29,8	13,5	16,8	13,0	37,3	31,6	13,1	66,6			
ЦП 4	2,5 ± 0,30	74,8 ± 2,42	0,6 ± 0,03	30,5 ± 1,98	11,8 ± 0,48	8,2 ± 0,36	8,1 ± 0,34	36,7 ± 2,41	25,3 ± 2,31	2,2 ± 0,05	53,0 ± 10,05			
C _v , %	59,5	16,2	26,2	32,5	20,5	21,8	21,2	32,9	45,7	10,2	94,8			
ЦП 5	7,4 ± 1,39	90,1 ± 2,06	0,7 ± 0,02	32,8 ± 2,18	13,5 ± 0,42	9,3 ± 0,24	10,4 ± 0,35	50,0 ± 4,89	29,3 ± 2,14	2,5 ± 0,03	138,2 ± 21,52			
C _v , %	94,1	11,5	12,7	33,2	15,4	12,8	16,8	48,9	36,5	6,3	77,8			
ЦП 7	3,2 ± 0,34	56,7 ± 1,63	0,5 ± 0,02	22,4 ± 0,77	9,5 ± 0,23	7,0 ± 0,20	6,6 ± 0,16	28,0 ± 1,81	15,8 ± 0,79	2,0 ± 0,04	38,8 ± 5,25			
C _v , %	52,2	14,4	16,8	17,1	11,9	14,2	11,9	32,3	25,2	9,5	67,6			
ЦП 8	1,7 ± 0,28	62,2 ± 2,94	0,6 ± 0,02	22,1 ± 0,81	9,6 ± 0,33	6,8 ± 0,21	7,1 ± 0,26	42,2 ± 4,77	18,7 ± 2,07	2,2 ± 0,04	50,5 ± 4,56			
C _v , %	81,9	23,7	17,9	18,3	17,0	15,5	17,9	56,5	55,3	9,2	45,2			
ЦП 9	6,3 ± 0,75	91,2 ± 3,16	0,7 ± 0,02	32,2 ± 2,02	13,3 ± 0,32	9,6 ± 0,24	9,4 ± 0,32	75,8 ± 6,58	37,1 ± 2,04	2,4 ± 0,04	177,8 ± 23,88			
C _v , %	60,0	17,3	17,1	31,3	11,9	12,2	16,9	43,4	27,5	9,0	67,2			
ЦП 10	7,0 ± 1,16	94,0 ± 3,15	0,7 ± 0,02	26,7 ± 1,32	12,0 ± 0,30	8,1 ± 0,26	8,4 ± 0,31	103,9 ± 9,89	40,1 ± 3,17	2,1 ± 0,05	271,4 ± 50,58			
C _v , %	82,1	16,8	14,0	24,8	12,5	16,3	18,7	47,6	39,6	13,1	93,2			
ЦП 11	7,8 ± 0,80	86,7 ± 1,88	0,6 ± 0,02	25,0 ± 0,51	11,2 ± 0,25	7,4 ± 0,198	7,9 ± 0,20	84,2 ± 6,33	42,3 ± 2,58	2,1 ± 0,05	131,4 ± 42,21			
C _v , %	46,3	10,9	14,3	10,2	11,0	13,4	12,8	37,6	30,5	10,9	106,5			
ЦП 12	7,8 ± 0,60	82,5 ± 2,87	0,5 ± 0,02	21,0 ± 0,55	10,3 ± 0,26	7,1 ± 0,13	6,7 ± 0,15	60,6 ± 5,71	30,1 ± 2,53	2,4 ± 0,05	110,0 ± 19,02			
C _v , %	44,9	17,4	14,9	13,1	12,8	9,3	11,1	47,1	42,0	9,9	51,9			
ЦП 13	7,2 ± 1,35	90,8 ± 2,07	0,7 ± 0,02	25,6 ± 0,76	12,3 ± 0,36	8,9 ± 0,27	8,0 ± 0,18	114,3 ± 11,97	38,9 ± 2,63	2,8 ± 0,11	224,5 ± 49,51			
C _v , %	94,0	11,4	16,2	14,9	14,8	15,3	11,4	52,3	33,8	19,4	86,7			
ЦП 14	7,1 ± 1,47	85,4 ± 5,75	0,7 ± 0,04	25,1 ± 0,96	12,2 ± 0,49	8,4 ± 0,37	8,3 ± 0,38	101,1 ± 10,99	42,8 ± 2,86	2,7 ± 0,05	286,2 ± 93,31			
C _v , %	103,9	33,7	24,3	19,1	20,1	22,0	22,7	54,4	33,5	9,6	103,1			

ЦП 15	6,8 ± 1,51	82,1 ± 1,55	0,6 ± 0,02	22,7 ± 0,65	11,6 ± 0,31	7,8 ± 0,22	7,6 ± 0,20	66,4 ± 6,69	25,2 ± 2,20	2,4 ± 0,05	263,8 ± 61,94
C _v , %	110,7	9,4	12,7	14,4	13,6	14,3	12,9	50,4	43,7	11,07	117,4
ЦП 16	5,5 ± 0,62	96,1 ± 2,34	0,7 ± 0,02	23,0 ± 0,52	11,7 ± 0,39	8,0 ± 0,26	8,0 ± 0,34	42,1 ± 3,99	18,9 ± 1,89	3,0 ± 0,08	184,8 ± 17,17
C _v , %	56,1	12,2	12,5	11,2	16,7	14,7	20,9	47,4	50,0	13,0	46,4
ЦП 17	7,6 ± 1,37	126,2 ± 1,88	0,9 ± 0,02	23,6 ± 0,48	13,0 ± 0,34	9,3 ± 0,27	9,8 ± 0,25	131,8 ± 11,91	55,9 ± 3,06	2,9 ± 0,04	306,2 ± 49,85
C _v , %	89,6	7,4	10,0	10,2	13,0	13,6	12,5	45,2	27,3	7,5	81,4
ЦП 18	5,8 ± 0,46	101,0 ± 1,36	0,7 ± 0,02	23,0 ± 0,36	12,5 ± 0,32	8,9 ± 0,26	8,2 ± 0,17	87,8 ± 5,54	38,5 ± 2,35	3,1 ± 0,05	193,0 ± 25,25
C _v , %	40,2	6,7	13,4	7,7	12,6	14,4	10,6	31,5	30,5	8,5	49,2
ЦП 19	14,2 ± 1,26	98,7 ± 1,43	0,7 ± 0,02	22,8 ± 0,48	12,7 ± 0,27	8,7 ± 0,19	8,7 ± 0,18	103,6 ± 6,67	47,1 ± 1,66	3,5 ± 0,07	526,8 ± 46,79
C _v , %	44,2	7,3	12,8	10,5	10,7	11,0	10,3	32,2	17,6	9,9	44,4
ЦП 20	3,4 ± 0,24	109,9 ± 1,77	0,6 ± 0,02	22,9 ± 0,44	11,8 ± 0,24	8,7 ± 0,22	7,9 ± 0,23	67,2 ± 4,80	34,9 ± 1,95	3,4 ± 0,06	176,1 ± 28,38
C _v , %	36,3	8,1	13,9	9,5	10,0	11,6	14,7	35,8	27,9	9,1	43,2

Усредненный онтогенетический спектр *A. officinalis* (рис. 2) центрированный, с максимумом на средневозрастных генеративных особях; в нем представлены растения почти всех возрастных состояний, кроме сенильного. Такой тип спектра характерен, когда возобновительный процесс слабо выражен, а период пребывания особей в субсенильном состоянии короткий.

Онтогенетическая структура ЦП *A. officinalis* имеет три типа спектра: левосторонний, центрированный, бимодальный. Каждая конкретная ценопопуляция имеет возрастной спектр, в различной степени отличающийся от усредненного. Это зависит от экологических условий обитания (характера и влажности субстрата, засоления почвы), степени антропогенной нагрузки и колебаний погодных условий, которые влияют на особенности прорастания семян и темпы развития особей в том или ином онтогенетическом состоянии.

Полный перечень возрастных состояний (кроме сенильного) представлен в ЦП 11, 13. В остальных случаях наблюдаются различные отклонения от полночленного возрастного спектра. Наиболее типичным является отсутствие в спектре ювенильных, имматурных и сенильных особей, которые первыми подвергаются воздействию неблагоприятных условий. У большинства ЦП пик приходится на среднегенеративные особи, так как эта стадия онтогенеза наиболее длительная, эту возрастную группу составляют растения с разным календарным возрастом, которые в наименьшей степени подвергаются элиминации под воздействием неблагоприятных условий. Доля постгенеративных растений максимальна в ЦП 11, 16.

Левосторонний одновершинный спектр формируется в ЦП 12, где абсолютный максимум приходится на ювенильные особи (78,5%), что отражает наличие благоприятных условий для прорастания семян. Это может быть связано с неравномерным семенным размножением, особенностями экотопа, а также разногодичными изменениями антропогенной нагрузки.

Центрированный спектр формируется почти во всех ценопопуляциях в условиях умеренных и постоянных нарушений (выпас ско-

Распределение особей по онтогенетическим группам и демографические показатели в ценопопуляциях *Althaea officinalis*

Номер ЦП	Онтогенетическое состояние, %							Демографические показатели				
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>	Δ	ω	Тип ЦП	<i>I</i> _в	<i>I</i> _{ст}
ЦП 12	78,5	4,1	3,1	4,9	7,0	2,4	0	0,09	0,20	Молодая	6,01	0
ЦП 13	13,5	6,4	27,8	13,5	20,6	16,7	1,6	0,31	0,57	»	0,91	1,22
ЦП 4	4,0	0	16,0	43,0	32,0	4,0	1,0	0,33	0,76	Зреющая	0,25	0,02
ЦП 3	0	0	0	38,5	38,5	23,0	0	0,46	0,87	Зрелая	0	0
ЦП 1	0	0	0	23,0	77,0	0	0	0,45	0,95	»	0	0
ЦП 2	5,9	0	11,8	23,5	35,3	23,5	0	0,43	0,78	»	0,22	0
ЦП 6	0	0	5,5	16,7	55,6	22,2	0	0,49	0,89	»	0,06	0
ЦП 7	0	0	4,9	36,6	46,3	12,2	0	0,43	0,87	»	0,05	0
ЦП 8	0	0	0,9	42,5	53,2	3,4	0	0,41	0,90	»	0,01	0
ЦП 9	0	0	0	25,0	33,3	41,7	0	0,54	0,86	»	0	0
ЦП 11	0,7	3,5	9,4	32,8	34,1	15,3	4,4	0,42	0,76	»	0,16	0,06
ЦП 10	0	0	16,7	14,8	35,2	29,6	3,7	0,48	0,77	»	0,20	0,24
ЦП 15	0	0	5,0	12,5	42,5	40,0	0	0,54	0,86	»	0,05	0,06
ЦП 20	0	0	9,8	28,3	44,4	17,6	0	0,44	0,85	»	0,11	0,16
ЦП 16	0	0	4,7	27,4	40,6	22,6	4,7	0,49	0,82	»	0,05	0,07
ЦП 17	0	0	22,9	13,6	20,0	43,6	0	0,48	0,75	»	0,30	0,36
ЦП 18	0	0	3,2	10,8	41,9	44,1	0	0,56	0,86	Стареющая	0,03	0,04
ЦП 20	0	0	4,3	11,6	24,6	56,5	2,9	0,60	0,80	»	0,05	0,05
ЦП 5	0	0	0	14,3	50	35,7	0	0,55	0,89	»	0	0

та, сенокос). Абсолютный максимум приходится на средневозрастные генеративные особи (20–77 %). Очень мало ювенильных особей (только в трех ценопопуляциях – 0,7–5,9 %). Вероятно, это связано с пересыханием почвы в условиях засухи 2009–2010 гг., что отрицательно повлияло на прорастание семян и усилило элиминацию проростков и ювенильных особей. Представленность виргинильных особей несколько выше – до 22,9 %.

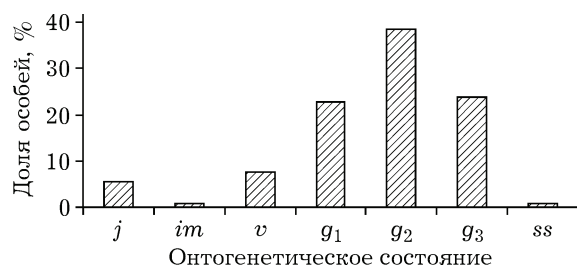


Рис. 2. Усредненный онтогенетический спектр *Althaea officinalis*

Бимодальный спектр наблюдается в ЦП 13, где максимум приходится на виргинильные и старовозрастные особи (замедление темпов развития особей в генеративном периоде).

Оценка возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) показала, что большинство ЦП относится к зрелым ($\Delta = 0,41–0,54$; $\omega = 0,75–0,95$). В составе зрелых ЦП доля средневозрастных генеративных особей велика, а прегенеративных – мала. Эти ЦП относительно устойчивы, плотность особей в них варьирует от 1,3 до 8,2 экз./м². В основном они встречаются в нарушенных сообществах (выпас, сенокос) на тростниковых или осоковых лугах. Молодыми являются ЦП 12, 13 ($\Delta = 0,09–0,31$; $\omega = 0,20–0,57$), где больше всего ювенильных и виргинильных особей, плотность их достигает 19,5 и 3,8 экз./м² (соответственно). Они встречаются на заболоченных низинах по краю тростниковых зарос-

лей в ненарушенных местообитаниях. В зрелой ЦП 4 ($\Delta = 0,33$; $\omega = 0,76$) доминируют молодые генеративные особи, что свидетельствует о более быстром переходе вегетативных особей в молодое генеративное состояние. К стареющим относятся ЦП 17, 18, 19 ($\Delta = 0,48-0,60$; $\omega = 0,75-0,86$) с преобладанием старых генеративных особей, местообитание данных популяций – сенокосные сырые луга с плотным травостоем, который мешает семенному возобновлению вида.

Проведено также сравнение индексов восстановления ($I_{\text{в}}$) и старения ($I_{\text{ст}}$), отражающих динамические процессы ЦП. Индекс восстановления равен нулю в ЦП 1, 3, 5, 9, что говорит о плохом пополнении молодыми особями, а в ЦП 12 – 6,01, в данном случае наблюдается значительный всплеск числа ювенильных особей с небольшой представленностью генеративных, что объясняет динамичность этой ЦП, произрастающей в низине по обочине дороги. Индекс старения во всех ЦП равен нулю или близок к нему, по-

скольку большая часть особей отмирает в старом генеративном или субсенильном состоянии.

На основе полученных данных можно предположить, что оптимальными условиями обитания *A. officinalis* являются те, в которых онтогенетические спектры ЦП близки к усредненному или базовому спектру. В данном случае это ЦП 11, расположенная в низовьях р. Ашкадар и подверженная слабому выпасу.

Таким образом, при отсутствии нарушений в сообществах с плотным травостоем наблюдается старение популяций *A. officinalis* вследствие слабого возобновления, а небольшие нарушения местообитаний создают более оптимальные условия для вида. Сильные антропогенные нарушения (в основном выпас скота) приводят к снижению численности популяций и формированию неполночленных возрастных спектров из-за уплотнения почвы и объедания побегов алтея, что приводит к снижению семенной продуктив-

Т а б л и ц а 4

Распределение особей *Althaea officinalis* по классам виталитета

Номер ЦП	Относительная частота размерных классов			Качество популяции Q	Виталитетный тип ЦП
	c	b	a		
ЦП 17	0	0	1	0,5	Процветающая
ЦП 20	0	0,04	0,96	0,5	»
ЦП 18	0,08	0,2	0,75	0,48	»
ЦП 19	0,28	0,08	0,64	0,36	»
ЦП 9	0,32	0,16	0,52	0,34	»
ЦП 16	0,4	0,04	0,56	0,3	Депрессивная
ЦП 1	0,48	0,12	0,4	0,26	»
ЦП 13	0,56	0,04	0,4	0,22	»
ЦП 2	0,44	0,04	0,52	0,24	»
ЦП 5	0,56	0,12	0,32	0,22	»
ЦП 10	0,64	0,04	0,32	0,18	»
ЦП 11	0,68	0,08	0,24	0,16	»
ЦП 12	0,72	0,12	0,16	0,14	»
ЦП 14	0,76	0,08	0,16	0,12	»
ЦП 15	0,76	0,16	0,08	0,12	»
ЦП 3	0,75	0,04	0,2	0,12	»
ЦП 4	0,88	0,04	0,08	0,06	»
ЦП 8	0,92	0,04	0,04	0,04	»
ЦП 7	1,0	0	0	0	»

Оценка в баллах экологического и фитоценологического оптимума *Althaea officinalis* в РБ

ЦП	Экологический оптимум										Фитоценологический оптимум				
	Высота генеративно-побега	Число генеративных побегов	Число листьев на одном генеративном побеге	Длина соцветия	Число цветков на 1 побеге	Надземная фитомасса с 1 растения	Сумма баллов	Плотность	Число подроста	Число генеративных особей	Надземная фитомасса с 1 растения	Сумма баллов			
ЦП 1	7,19	1,90	7,15	6,67	4,20	1,03	28,15	0,67	0,00	0,75	0,22	1,64			
ЦП 2	9,16	4,65	5,45	4,78	3,39	2,13	29,55	0,82	0,75	0,5	0,30	2,38			
ЦП 3	8,76	2,75	10	8,19	5,41	2,38	37,50	1,28	0,00	1,5	1,02	3,80			
ЦП 4	7,41	1,76	6,16	4,53	2,78	1,01	23,64	1,28	0,51	1	0,29	3,08			
ЦП 5	7,14	5,21	6,63	5,24	3,79	2,62	30,64	0,72	0,00	1,5	1,12	3,34			
ЦП 7	5,74	2,25	4,53	2,83	2,12	0,74	18,21	2,05	0,00	2,5	0,52	5,08			
ЦП 8	4,93	1,20	4,46	3,35	3,20	0,96	18,10	1,28	0,00	1	0,27	2,56			
ЦП 9	9,03	4,44	6,51	6,64	5,75	3,38	35,73	1,23	0,00	1,25	1,20	3,68			
ЦП 10	7,45	4,93	5,39	7,17	7,88	5,15	37,98	0,87	0,00	0,5	0,73	2,11			
ЦП 11	8,78	5,49	5,05	7,57	6,39	2,49	35,77	2,41	0,09	0,75	0,53	3,78			
ЦП 12	6,54	5,49	4,24	5,38	4,60	2,09	28,34	10	10	5	2,98	27,98			
ЦП 13	7,19	5,07	5,17	6,96	8,67	4,26	37,33	1,95	1,72	0,5	0,61	4,78			
ЦП 14	6,77	5,00	5,07	7,66	7,67	5,43	37,60	0,36	0,00	0,25	0,39	1,00			
ЦП 15	6,51	4,79	4,59	4,51	5,04	5,01	30,43	0,72	0,00	0,25	0,36	1,32			
ЦП 16	7,61	3,87	4,65	3,38	3,19	3,51	26,22	2,15	0,00	10	10,00	22,15			
ЦП 17	10,00	5,35	4,77	10,00	10	5,81	45,93	2,87	0,00	5	8,28	16,16			
ЦП 18	8,00	4,08	4,65	6,89	6,66	3,66	33,95	1,90	0,00	0,5	0,52	2,92			
ЦП 19	7,82	10	4,61	8,43	7,86	10	48,71	1,44	0,00	1	2,85	5,29			
ЦП 20	8,71	2,39	4,63	6,24	5,10	3,34	30,41	4,21	0,00	7,5	7,15	18,85			

ности и ухудшению условий прорастания семян.

Виталитет – важный показатель для оценки состояний ценопопуляций, характеристика жизненного состояния особей растений, выполняемая с опорой на морфометрические параметры, оценивающие рост и продукцию растений [1]. Виталитетная структура отражает гетерогенность жизненности особей в пределах определенной возрастной группы и в комплексе с оценкой демографической структуры является показателем напряженности конкуренции и степени адаптированности растений к условиям среды.

Проведенные факторный и корреляционный анализы позволили выделить среди биометрических показателей детерминирующий комплекс признаков: высоту генеративного побега и длину соцветия, которые в дальнейшем использованы для оценки виталитетного спектра ценопопуляций.

Распределение особей *Althaea officinalis* по классам виталитета приведены в табл. 4. Жизненное состояние ЦП алтея лекарственного меняется в разных экотопах. В ЦП 9, 17, 18, 19, 20 отмечено преобладание особей высшего класса, и они отнесены к категории процветающих. Индекс качества ЦП здесь максимален и составляет 0,34–0,5. Это популяции, расположенные в среднем течении крупной р. Дёмы, в пойме которой формируются условия произрастания, характеризующиеся устойчивым уровнем увлажнения. В условиях достаточного увлажнения и при наличии умеренных нарушений в ЦП сохраняется высокий уровень жизненности отдельных особей. В этих же сообществах находится экологический оптимум вида – здесь зарегистрированы максимальные значения размерных параметров растений. Большинство исследованных ЦП отнесены к депрессивным, качество популяции составляет от 0 до 0,3. Наиболее велика доля растений с низким виталитетом в ЦП 4, 8 (0,88 и 0,92). Это, как правило, местообитания в поймах более мелких речек Южного Предуралья, где в течение сезона отмечается переменный уровень увлажнения, либо это сбитые пастбищные сообщества. В ЦП 7 отмечено полное отсутствие особей с высоким виталитетом. По-видимому, на фоне общего

эколого-ценотического стресса, обусловленного недостаточным увлажнением, засолением и сильной пастбищной нагрузкой, процессы роста особей алтея лекарственного значительно подавляются.

Таким образом, виталитетный анализ алтея лекарственного показал, что изученные ЦП неоднородны по своему составу. Виталитетный тип их изменялся от процветающего до депрессивного. Соотношение в популяции особей разного уровня виталитета является важной самостоятельной характеристикой, которая дает оценку уровня жизнеспособности популяции в конкретных условиях обитания и служит индикатором качества экотопов.

Оптимальности существования оценивают отношение растений на уровне организма или популяции к условиям существования при различном характере и напряженности фитоценотических взаимодействий [25]. Оценка экологического и фитоценотического оптимумов по 10-балльной шкале приведена в табл. 5.

Установлено, что экологический и фитоценотический оптимум у большинства ЦП не совпадают, поскольку одно и то же сочетание абиотических и биотических условий неодинаково сказывается на габитусе отдельных растений, с одной стороны, и на их численности – с другой. Только в ЦП 12 оптимумы близки по значениям. Максимум баллов (48,71) по экологическому оптимуму имеет ЦП 19, но при этом у нее низкий фитоценотический оптимум, она развивается в условиях дерновинно-осокового сообщества на сырых лугах поймы р. Дёмы. Наибольшее число баллов (27,98) по фитоценотическому оптимуму имеет ЦП 12, расположенная также в пойме Дёмы, на сыром лугу, по окраине тростниковых зарослей. Наименьшие значения по экологическому оптимуму у ЦП 7,8; фитоценотическому – у ЦП 14, в пастбищных сообществах.

ВЫВОДЫ

Таким образом, основные местообитания *A. officinalis* в РБ представлены прибрежно-водными тростниковыми или осоковыми сообществами, реже более сухими поймен-

ными или засоленными лугами или пастбищами. Степень антропогенной нагрузки на местообитания алтея различна: от ненарушенных сенокосов до сбитых пастбищ. Наиболее мощные по габитусу растения отмечены в пойме р. Дёмы и по берегу оз. Аслыкуль.

Большинство из 20 исследованных ЦП *A. officinalis* отличаются низкой плотностью и неполночленным онтогенетическим спектром. При отсутствии нарушений в сообществах с плотным травостоем наблюдается старение популяций вследствие слабого возобновления, а небольшие нарушения местообитаний создают более оптимальные условия для вида. Сильные антропогенные нарушения (в основном выпас скота) приводят к снижению численности популяций и формированию неполночленных возрастных спектров из-за уплотнения почвы и объедания побегов алтея, что приводит к снижению семенной продуктивности и ухудшению условий прорастания семян. По классификации “дельта-омега” большинство ЦП зрелые, 2 ЦП – молодые, 1 – зреющая, 3 – стареющие. По жизненному состоянию выделено два типа ЦП: большинство депрессивные, и только 5 ЦП, расположенных в пойме р. Дёмы, процветающие. Максимум баллов по экологическому оптимуму имеет ЦП Нижнехозятово, по фитоценологическому – ЦП Кипчак-Аскарково. Оптимальные условия для произрастания алтея лекарственного по результатам исследований складываются в тростниковых прибрежных сообществах, по периферии зарослей *Phragmites australis*, что связано с более благоприятными условиями увлажнения. В нарушенных выпасом сообществах наблюдается ухудшение жизненного состояния ЦП *A. officinalis*.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Программы Президиума РАН “Биологическое разнообразие”.

ЛИТЕРАТУРА

1. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С. и др. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 181 с.
2. Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. 240 с.
3. Красная книга Республики Башкортостан / под ред. Е.В. Кучерова. Уфа, 2001. 280 с.
4. Флора Восточной Европы. Т. IX / отв. ред. и ред. тома Н. Н. Цвелев. СПб., 1995. 456 с.
5. Зузук Б. М., Куцик Р. В., Кищук В. М., Крель Е. М. Алтей лекарственный. Аналитический обзор // Провизор. 2005. Вып. 20. С. 14–18.
6. Гаммерман А. Ф., Шасс Е. Ю. Схематические карты распространения важнейших лекарственных растений. М.; Л., 1954. 58 с.
7. Васильева А. Н. Мальвовые – Malvaceae Juss. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1963. Т. 6. 315 с.
8. Лекарственные растения Украины / под ред. Д. С. Ивашина, З. Ф. Катинной, И. З. Рыбачук и др. Киев, 1974. 359 с.
9. Ямалов С. М., Мартыненко В. Б., Голуб В. Б. и др. Продокус растительных сообществ Республики Башкортостан / под ред. Б. М. Миркина. Уфа: Гилем, 2004. 64 с.
10. Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Тр. Центрально-черноземного заповедника им. В. В. Алехина. Воронеж, 1962. Вып. 7. 602 с.
11. Османова Г. О. Онтогенез алтея лекарственного *Althaea officinalis* L. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2004. Т. IV. С. 64–70.
12. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
13. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
14. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, И. М. Ермакова и др. М., 1976. С. 14–43.
15. Наумова Л. Г., Злобин Ю. А. Основы популяционной экологии растений / под ред. Б. М. Миркина. Уфа, 2009. 88 с.
16. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
17. Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
18. Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
19. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань, 1989. 145 с.
20. Шманова И. В., Кричфалуший В. В. Биоморфологическая и эколого-ценологическая характеристика *Allium ursinum* L. в Карпатах // Раст. ресурсы. 1995. Т. 31, вып. 3. С. 1–18.
21. Синская Е. Н. Проблемы популяций. Л., 1963. Вып. 2. 525 с.
22. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1973. 283 с.

23. Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной биологии. М., 1990. 296 с.
24. Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // Журн. общей биологии. 1978. Т. 39, № 6. С. 849–858.
25. Заугольнова Л. Б. Понятие оптимумов у растений // Там же. 1985. № 4. С. 444–452.

On Ecology and Biology of *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) at the Northern Boundary of the Range (Republic of Bashkortostan)

L. M. ABRAMOVA, O. A. KARIMOVA, I. Z. ANDREEVA

*Botanical Garden Institute, Ufa Scientific Center, RAS
450080, Ufa, Mendeleev str., 195, build. 3
E-mail: abramova.km@mail.ru*

Results of the studies of 20 natural cenopopulations (CP) of the rare species *Althaea officinalis* L. in the Republic of Bashkortostan, growing at the northern boundary of the range, are reported. The demographic structure, morphometric parameters and the vital state of individuals were studied, the optimal conditions of existence were determined. The majority of the studied cenopopulations *A. officinalis* are distinguished by the low density (1–4 individuals/m²) and incomplete ontogenetic spectrum. The vitality type of the cenopopulations of *A. officinalis* changes from prosperous to depressive. The ecological and phytocenotic optimums do not coincide for the majority of CP. The optimal growing conditions for *A. officinalis* occur in reed near-bank communities, along the periphery of *Phragmites australis* stand. Worsening of the vital state of *A. officinalis* CP is observed in the communities perturbed by depasturage.

Key words: rare species, the Red Book of the Republic of Bashkortostan, *Althaea officinalis* L., cenopopulation, demographic structure, vitality, existence optimum.