

Эколого-ценотический анализ ценопопуляций *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (Apiaceae) в Республике Бурятия

Т. В. ЕЛИСАФЕНКО¹, М. В. КАЗАКОВ^{1, 2}, Д. Г. ЧИМИТОВ³, В. В. ТАРАСКИН²

¹ФГБУН Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: tatvelisa@mail.ru

²ФГБУН Байкальский институт природопользования СО РАН
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6

³ФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047, Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6

Статья поступила 14.03.2024

После доработки 25.03.2024

Принята к печати 08.04.2024

АННОТАЦИЯ

Изучено семь ценопопуляций в Республике Бурятия, представлено описание фитоценозов, онтогенетических состояний *S. divaricata*, демографической характеристики ценопопуляций, определены экологические и биологические факторы, которые способствуют устойчивому состоянию данного вида. Доля участия в сообществах не превышает 2 % от общего проективного покрытия. Для большинства популяций характерна низкая плотность особей (5–48 особей/100 м²) в связи с уничтожением растений (добыча корней). Обнаружена одна устойчивая популяция без повреждений (плотность 209 особей/100 м²) и одна восстанавливающаяся (113 особей/100 м²). Высота генеративных растений значительно варьирует в зависимости от условий произрастания, от 35 до 100 см. Выявлены экологические факторы, отрицательно влияющие на устойчивость природных популяций *S. divaricata*: биотические (массовое повреждение семян беспозвоночными), антропогенные (сбор корней, выпас). Ряд биологических особенностей определяет стратегию вида в природе: вероятный низкий запас семян в почве и всплеск всходов при диссеминации; биологическая долговечность семян более 5 лет; ранняя контрактильность корней; спящие почки и почки возобновления в пазухах листьев прошлых лет защищены остатками влагалищ листьев; при повреждении верхушечной почки происходит смена моноподиального нарастания на симподиальное (чаще в начале виргинильного онтогенетического состояния); продолжительность прегенеративного периода 10–12 лет; монокарпичность, до 50 % генеративных особей в популяции образуют псевдомутовки, процент плодообразования в простом зонтике 50–100 %.

Ключевые слова: *Saposhnikovia divaricata*, фитоценотический анализ, ценопопуляция, онтогенез, Республика Бурятия.

ВВЕДЕНИЕ

Saposhnikovia divaricata (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (Сапожниковия растопыренная) – представитель монотипного рода семейства Apiaceae, подсемейства Apioideae (Drude) Thorne ex Royen, трибы Selineae. Вид относится к восточноазиатской хорологической и горно-степной поясно-зональной группам [Малышев, Пешкова, 1984], встречается в Монголии, Китае, на Корейском полуострове (как заносное) [Chang et al., 2014]. В России произрастает на юге Дальнего Востока (Хабаровский и Приморский край, Амурская область) и на юге Восточной Сибири (Республика Бурятия, Забайкальский край). Растет в луговых каменистых степях, на склонах и шлейфах сопок, террасах, в зарослях степных кустарников, иногда на залежах и по обочинам дорог [Пименов, Остроумова, 2012]. *S. divaricata* является ценным лекарственным видом, и спрос на ее растительное сырье (корни) очень высок на мировом уровне [Okuyama et al., 2001; Tai, Cheung, 2007; Khan, Kim, 2013; Sun et al., 2013; Cui, 2014; Li et al., 2020; Urbagaro-

va et al., 2020; Ni et al., 2022]. В связи с этим в странах Восточной Азии развивается промышленное плантационное воспроизводство этого вида, созданы сорта [Xu et al., 2016]. Несмотря на то что в настоящее время виднесен в перечень Красных книг Амурской области [Постановление..., 2022], Забайкальского края [Постановление, 2019], Республики Бурятия [2023] и Монголии [Mongolian Red Book, 2013], необходимо предпринимать самые активные меры по решению проблем дефицита качественного сырья *S. divaricata* и восстановлению природных популяций. В России проблеме сохранения и воспроизводства *S. divaricata* посвящено ограниченное количество работ. Так, например, отмечены массовые и неконтролируемые заготовки корней *S. divaricata* в Восточной Сибири и Амурской области [Корсун, 2018], изучен ресурсный потенциал в Забайкальском крае [Банщикова и др., 2020; Гилева и др., 2023], а также биологические особенности *S. divaricata ex situ*, способы размножения, фитохимический потенциал интродуцентов, разработаны методики культивирования *in vitro* [Елисафенко и др., 2021, 2023а, б; Урбагарова и др., 2021; Елисафенко, Югрина, 2023]. Однако сведений о возрастной структуре ценопопуляций и о биологических особенностях *S. divaricata in situ* нами не обнаружено.

Таким образом, цель настоящей работы – исследование возрастного состава ценопопуляций *S. divaricata* и биологических особенностей вида, которые способствуют устойчивому состоянию ценопопуляций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в августе 2023 г. Нами изучено семь ценопопуляций (ЦП) *S. divaricata* в трех районах Республики Бурятия (рис. 1, табл. 1). С помощью прибора ТКА-ПКМ измерены температура, атмосферная влажность и освещение, и так как исследования проводились в короткий промежуток времени, данные нами использованы для сравнительной микроэкологической характеристики. Площадь исследований ввиду разной численности особей составляла от 40 до 100 м².

В малочисленных популяциях (ЦП1–ЦП3) подсчитывали все особи на площади 100 м², в ЦП4 проведен детальный анализ возрастных

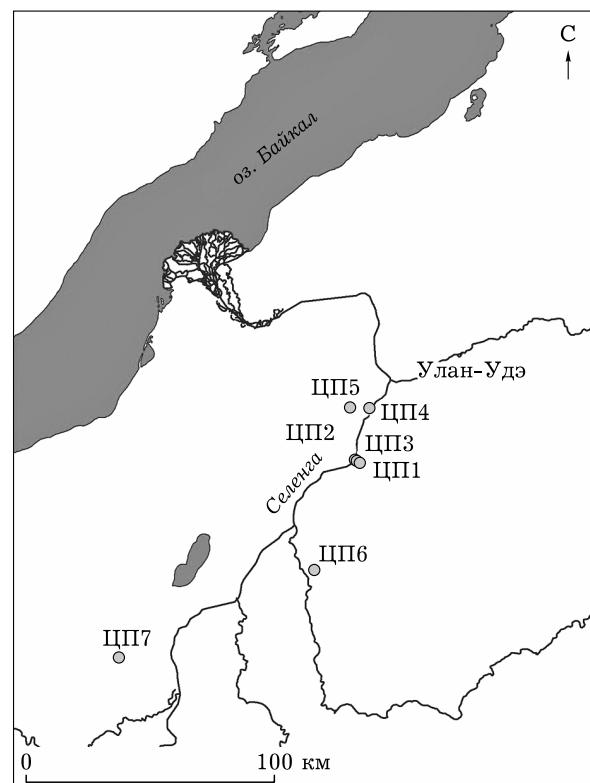


Рис. 1. Картосхема местоположения изученных природных ценопопуляций *Saposhnikovia divaricata* в Республике Бурятия

Таблица 1
Местонахождения изученных ценопопуляций *S. divaricata* (Республика Бурятия)

Ценопопуляция	Координаты	Географическое положение
ЦП1	51.53° с. ш., 107.38° в. д., 665 м над ур. м.	Тарбагатайский район, в 2400 м к востоку от горы “Спящий Лев”
ЦП2	51.54° с. ш., 107.36° в. д., 631 м над ур. м.	Тарбагатайский район, в 1260 м к северо-северо-востоку от горы “Спящий Лев”
ЦП3	51.54° с. ш., 107.36° в. д., 630 м. н. у. м.	Тарбагатайский район, в 1500 м к северо-северо-востоку от горы “Спящий Лев”
ЦП4	51.73° с. ш., 107.45° в. д., 560 м над ур. м.	Иволгинский район, в 70 м к югу от бурятского кладбища, в 3 км к северо-западу от с. Вознесеновка
ЦП5	51.73° с. ш., 107.34° в. д., 560 м над ур. м.	Иволгинский район, в 100 м к югу от Сада камней (Плато Тапхар), в 3 км к северо-северо-западу от с. Тапхар
ЦП6	51.15° с. ш., 107.10° в. д., 640 м над ур. м.	Тарбагатайский район, в 600 м к северо-западу от Меркитской Крепости, в 9,3 км к северо-северо-западу от с. Балта
ЦП7	50.85° с. ш., 105.97° в. д., 859 м над ур. м.	Селенгинский район, в 5 км к юго-западу от с. Сосновка

состояний растений по классической методике [Ценопопуляции..., 1976]. В ЦП5 и ЦП7 использовали случайно-регулярный метод изучения (40 площадок площадью 1 м² каждая), растения подсчитывали на четырех трансектах длиной 10 м и шириной 1 м, с интервалом между ними 2 м. Обилие видов приведено в процентах от общего проективного покрытия (ОПП), так как это более точно показывает вариации данного показателя для *S. divaricata*. К тому же, по последним данным, такая шкала дает результаты с меньшей ошибкой, чем использование порядковых шкал (Друде, Браун-Бланке и т. д.) [Dengler, Dembicz, 2023]. Популяционный анализ проводился с использованием сравнительно-морфологического метода и вычислением демографических показателей [Ценопопуляции..., 1976; Жукова, 1987; Животовский, 2001, 2023а, б]. Определены признаки для выделения возрастных состояний, экологическая и эффективная плотность, тип популяции по классификации “дельта-омега”, индекс восстановления (I_v) и индекс замещения (I_s) [Жукова, 1987], индекс молодости (I_v) и зрелости (I_g) [Животовский, Османова, 2019], показатель сходства r [Животовский, 1979]. Для сравнительно-морфологического и онтогенетического анализа использовали качественные признаки –

цвет корня, обилие боковых корней, наличие смены моноподиального нарастания скелетной оси побега, степень разрушения каудекса, целостность или рассеченность листовой пластинки; количественные метрические признаки – высота и диаметр растения, диаметр каудекса и каудикул, число листьев, длина наибольшего листа, число побегов разного порядка, число простых зонтиков в двойном зонтике, число плодов и цветков в простых зонтиках на побегах разного порядка; количественные аллометрические признаки – отношение длины листовой пластинки к длине листа (индекс листа – ИЛ), отношение ширины листовой пластинки к длине листовой пластинки (индекс листовой пластинки – ИЛП), процент плодообразования (отношение числа плодов к числу цветков, выраженное в процентах). По состоянию каудекса отмечена вероятная продолжительность возрастных состояний. Растения изученных нами популяций находились в фазе цветения – начала плодоношения, семена не успели сформироваться, поэтому семенную продуктивность определить было невозможно.

В зависимости от плотности популяции измеряли от 4 до 20 образцов. У генеративных растений и в малочисленных популяциях измерения проводились *in vivo*, непосредственно

на площадках. В ЦП4 растения прегенеративного периода выкапывали. В других популяциях для растений прегенеративного периода применяли смешанный способ исследования, выкапывали небольшое число растений. Кроме полевых исследований изучены гербарные образцы некоторых российских гербариев (IRK, LE, NSK, NS, TK) для выявления морфологических особенностей.

Результаты обрабатывали методами математической статистики. Определяли среднее арифметическое значение (M), его ошибку (m), коэффициент вариации (V). Данные обработаны с использованием методов вариационной статистики; значения коэффициента Стьюдента (t_{st}) вычисляли при доверительном уровне $P = 95\%$ [Зайцев, 1984, 1991]. Перед проведением статистического анализа данные тестировали на нормальность распределения по критерию Колмогорова – Смирнова.

РЕЗУЛЬТАТЫ Фитоценотический анализ

В результате полевых работ обследованы основные местообитания изучаемого вида в Республике Бурятия. На данной террито-

рии *S. divaricata* встречалась в различных сообществах (табл. 2) от залежей до сосновок при высоте от 560 до 859 м над уровнем моря. Наименьшая атмосферная влажность наблюдалась в леймусово-разнотравной залежной степи (42 %), наибольшая – в злаково-осоковой залежной степи (64 %). Проективное покрытие в сообществах варьировало значительно – от 18,5 до 60 %, во всех сообществах доля участия изучаемого вида незначительна (0,5–2 %), несмотря на разнообразие местообитаний (сосняки, залежи, степи), которые отличаются по освещенности и влажности. Местообитание ЦП1 представляло собой злаково-осоковую залежную степь, окраину редкостойного сосновка с кустарниками. Подрост из 7–10-летнего *Pinus sylvestris* L. составлял 1-й ярус, в составе 2-го яруса доминантой являлась *Spiraea aquilegifolia* Pall. (*S. hypercifolia* sp. *hypercifolia*), а в 3-м – *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. и *Bromis inermis* Leyss. Изученная ценопопуляция располагалась на склоне юго-юго-западной экспозиции с уклоном 10–15°.

Местообитание ЦП2 – относительно ровная застраивающая залежная степь, окрайна редкого сосновка с *Ulmus rutila* L. и доминирова-

Таблица 2
Характеристика ценопопуляций *S. divaricata*

Признак	Ценопопуляция						
	ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7
Характеристика сообщества	Окраина редкого сосновка у зарослей кустарника	Окраина редкого сосновка	Окраина редкого сосновка	Залежный участок на восточном склоне	Залежь у дороги	Окраина редкого сухого сосновка, возле залежей	Лесополоса у дороги, возле залежей
Освещенность, лк	1360	1730	–	27000	20700	–	66700
Относительная атмосферная влажность, %	63,8	58	–	51	42	–	46
Температура, °C	24,9	26,8	–	25,7	32,2	–	29,2
Название сообщества	Злаково-осоковая залежная степь	Люцерновая залежная степь	Люцерновая залежная степь	Разнотравно-злаковая степь	Леймусово-разнотравная залежная степь	Редкостойный сосновик с пологом из <i>Prunus sibirica</i>	Чиево-разнотравный остеиненный сосновик
Общее проективное покрытие, %	60	18,5	22,5	42	39,5	34,5	50,1
Доля участия <i>S. divaricata</i> , %	1	2	2	2	1	0,5	1

нием в травянистом покрове *Medicago falcata* L. Бедность флористического состава можно объяснить повышенной задернованностью участка (около 30 % ОПП, остатки злаков) и ранними этапами сукцессии.

ЦП3 находилась в фитоценозе с идентичными предыдущему сообществу доминантами – редкие *U. rumila* в 1-м ярусе и *M. falcata* во 2-м. Это окраина редкого сосновка, застраивающей залежи. Видовое разнообразие чуть выше, чем в ЦП2.

ЦП4 располагалась в сухой разнотравно-злаковой степи с достаточно большим числом низкорослых *U. rumila* в 1-м ярусе и преобладанием *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev и *Agropyron cristatum* во 2-м. Участок имел восточную экспозицию с уклоном 1–2°.

Местообитание ЦП5 находилось в застраивающей залежи с явными признаками почвенной эрозии, неподалеку от грунтовой дороги. Леймусово-разнотравный фитоценоз с небольшим количеством *U. rumila* в 1-м ярусе и доминированием *Leymus chinensis* L. во 2-м. Участок достаточно ровный, характеризовался высокой антропогенной нагрузкой и самым большим числом видов среди изученных сообществ (27).

ЦП6 располагалась на окраине застраивающей залежи в редкостойном сосновке (20–30-летние *Pinus sylvestris* L.) с пологом из *Prunus sibirica* L. Общий видовой состав бедный. Уклон 4–5°, юго-восточная экспозиция. Также в составе экотопа скальные обнажения 4–5 м в поперечнике.

ЦП7 была описана в составе лесополосы (чиево-разнотравный остепненный сосновка). Микрорельеф характеризовался небольшим понижением относительно дорожного полотна. В древостое наблюдалось преобладание *Pinus sylvestris* (возрастом около 40 лет) в 1-м ярусе и подростом этого же вида (5–7 лет) во 2-м. В травянистом ярусе доминируют *Achnatherum sibiricum* и *Agropyron cristatum*. Полный видовой состав изученных нами фитоценозов с участием *S. divaricata* приведен в табл. 3.

Онтогенетический анализ

Описание онтогенеза дикорастущих *S. divaricata* в литературе нами не обнаружено. Растение монокарпическое, стержнекорне-

вое, в прегенеративном периоде – розеточное, в генеративном периоде образует разветвленное соцветие (рис. 2). После плодоношения полностью отмирает.

Для данного вида нами выделены два периода – прегенеративный и генеративный, и восемь онтогенетических состояний: проростки (р), ювенильное (j), имматурное (im1 и im2), виргинильное (v1, v2, v3), генеративное (g). Детальный анализ онтогенетических состояний проведен только в ЦП4 с самой высокой численностью растений. Характеристика онтогенетических состояний представлена на (рис. 3, 4 и табл. 4).

Проростки. Отмечены только в ЦП4 единично. Растения длиной около 5 см и гипокотилем 0,8 см с двумя продолговатыми семядолями темно-зеленого цвета и одним трижды неглубоко надрезанным листом с тонким белым корнем. Семядольная пластинка составляла 2/3 от семядоли, ширина семядольной пластинки – 1/3 от ее длины. В нашем исследовании первый настоящий лист по длине меньше, чем семядольные листья, длина листовой пластинки равна черешку и ее ширине.



Рис. 2. Общий вид *Saponshnikovia divaricata*, Республика Бурятия. Фото Д. Чимитова

Т а б л и ц а 3
Видовой состав сообществ с *Saposhnikovia divaricata*

Вид	Обилие вида, %						
	ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Achnatherum sibiricum</i> (L.) Keng ex Tzvelev				5	2		5
<i>Adenophora stenanthina</i> (Ledeb.) Kitag.	1						
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn.	4			6	2		3
<i>Allium bidentatum</i> Fisch. ex Prokh. & Ikonn.-Gal.				1			
<i>Allium ramosum</i> L.				0,5			
<i>Allium splendens</i> Willd. ex Schult. & Schult. f.	2				1		
<i>Artemisia dracunculus</i> L.	1			1			
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	1	1,5	1,5	3	3		
<i>Artemisia gmelinii</i> Weber ex Stechm.						1	1,5
<i>Artemisia pubescens</i> Ledeb. var. <i>pubescens</i>					1		
<i>Artemisia scoparia</i> Waldst. & Kit.	1	1	2				1
<i>Artemisia vulgaris</i> L.							3
<i>Aster altaicus</i> Willd.				1	1		
<i>Aster biennis</i> Ledeb.	1		1				1
<i>Astragalus melilotoides</i> Pall.	1			2	1		
<i>Bassia prostrata</i> (L.) Beck					1,5		
<i>Bromus inermis</i> Leyss.	4						
<i>Bupleurum scorzonerifolium</i> Willd.	1						1
<i>Cannabis sativa</i> L.					1		
<i>Carex korshinskyi</i> Kom.	7						
<i>Carum buriaticum</i> Turcz.	1						
<i>Clausia aprica</i> (Stephan ex Willd.) Korn.-Trotzky				0,5			
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng				2			
<i>Convolvulus arvensis</i> L.					1		
<i>Cotoneaster laxiflorus</i> J. Jacq. ex Lindl.							0,5
<i>Cynoglossum divaricatum</i> Stephan ex Lehm.					1		
<i>Delphinium grandiflorum</i> L.							0,5
<i>Dianthus chinensis</i> L.						1	
<i>Dontostemon integrifolius</i> (L.) Ledeb.				1			1
<i>Dracocephalum olchonense</i> Peschkova					1		
<i>Echinops davuricus</i> Fisch. ex Hornem.	1		1				1
<i>Filifolium sibiricum</i> (L.) Kitam.							1
<i>Galium verum</i> L.	1				1		1
<i>Goniolimon speciosum</i> (L.) Boiss.	0,5			1	1		
<i>Kitagawia baicalensis</i> (Redowsky ex Willd.) Pimenov							1
<i>Klasea centauroides</i> (L.) Cass. ex Kitag.				2	1		
<i>Koenigia divaricata</i> (L.) T. M. Schust. & Reveal	0,5						

О к о н ч а н и е т а б л . 3

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.					2		
<i>Leontopodium leontopodinum</i> (DC.) Hand.-Mazz.	0,5						
<i>Leymus chinensis</i> (Trin.) Tzvelev	3				3		
<i>Leymus</i> sp.						2	
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.				1			
<i>Medicago falcata</i> L.	2	7	7			2	
<i>Mesostemma dichotomum</i> (L.) Arabi, Rabeler & Zarre	1				1		
<i>Nepeta multifida</i> L.					1		
<i>Nonea pulla</i> (L.) DC. subsp. <i>pulla</i>	1						
<i>Orostachys malacophylla</i> (Pall.) Fisch.						0,3	
<i>Oxytropis myriophylla</i> (Pall.) DC.						2	
<i>Oxytropis turczaninovii</i> Jurtzev				1			
<i>Patrinia rupestris</i> (Pall.) Dufr.	0,5						
<i>Phedimus aizoon</i> (L.) 't Hart						1	
<i>Phlomoides tuberosa</i> (L.) Moench	0,5						
<i>Pinus sylvestris</i> L.	5				20	8	
<i>Plantago depressa</i> Willd.		1	1			1	
<i>Polygala tenuifolia</i> Willd.					1		
<i>Potentilla acaulis</i> L.	2			1	2	1	
<i>Potentilla longifolia</i> Willd. ex D. F. K. Schleidl.	2	2	2	2	1	1	2
<i>Prunus sibirica</i> L.						5	
<i>Pulsatilla turczaninovii</i> Krylov & Serg.	2					1	
<i>Ribes diacantha</i> Pall.	1						
<i>Rubia cordifolia</i> L.					1		
<i>Rumex acetosella</i> L.						0,5	
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.						2	
<i>Saposhnikovia divaricata</i> (Turcz. ex Ledeb.) Schischk.	1	2	2	2	1	0,5	1
<i>Scabiosa comosa</i> Fisch. ex Roem. & Schult.			1				1
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.					1		
<i>Sibbaldianthe bifurca</i> (L.) Kurto & T. Erikss.				1	2		
<i>Silene repens</i> Patrin	1	1	1		2		1
<i>Spiraea aquilegifolia</i> Pall. (<i>S. hypercifolia</i> sp. <i>hypercifolia</i>)	6					3	
<i>Stellera chamaejasme</i> L.						1,5	
<i>Thesium refractum</i> C. A. Mey.	1						
<i>Thymus baicalensis</i> Serg.			1	2			
<i>Trifolium lupinaster</i> L.						1	
<i>Ulmus pumila</i> L.	0,5	2	2	5	3		
<i>Veronica incana</i> L.	1,5	1	1			1	
<i>Vicia amoena</i> Fisch. ex Ser.	1,5						
<i>Viola gmeliniana</i> Schult.						0,3	
ОППІ	60	18,5	22,5	42	39,5	34,5	50,1



Рис. 3. Онтогенетические возрастные состояния *Saposhnikovia divaricata*. Республика Бурятия, 08.08.2023:
а – ювенильное; б, в – имматурное; г, д, е – виргинильное; ж – генеративное. Фото Т. Елисафенко

Ювенильные растения. Найдены в двух ценопопуляциях – ЦП4 и ЦП7. Растения 1–2-го года жизни, длиной 6,5–17,5 см ($10,2 \pm 1,23$ см), с 2–4 листьями. Корневая система составляла от 35 до 77 % растения ($V = 23,15\%$). Белый корень тонкий, толщиной 1,5–2 мм, с выраженной контрактиль-

ностью. У растений 1-го года присутствовали засохшие семядоли. Наблюдался листовой ряд от трехлопастной листовой пластинки до рассеченной на три сегмента. Второй лист уже длинночерешковый, длина листа достигает 8 см ($5,82 \pm 0,46$ см), а листовая пластинка составляла от 30 до 45 % длины листа. При

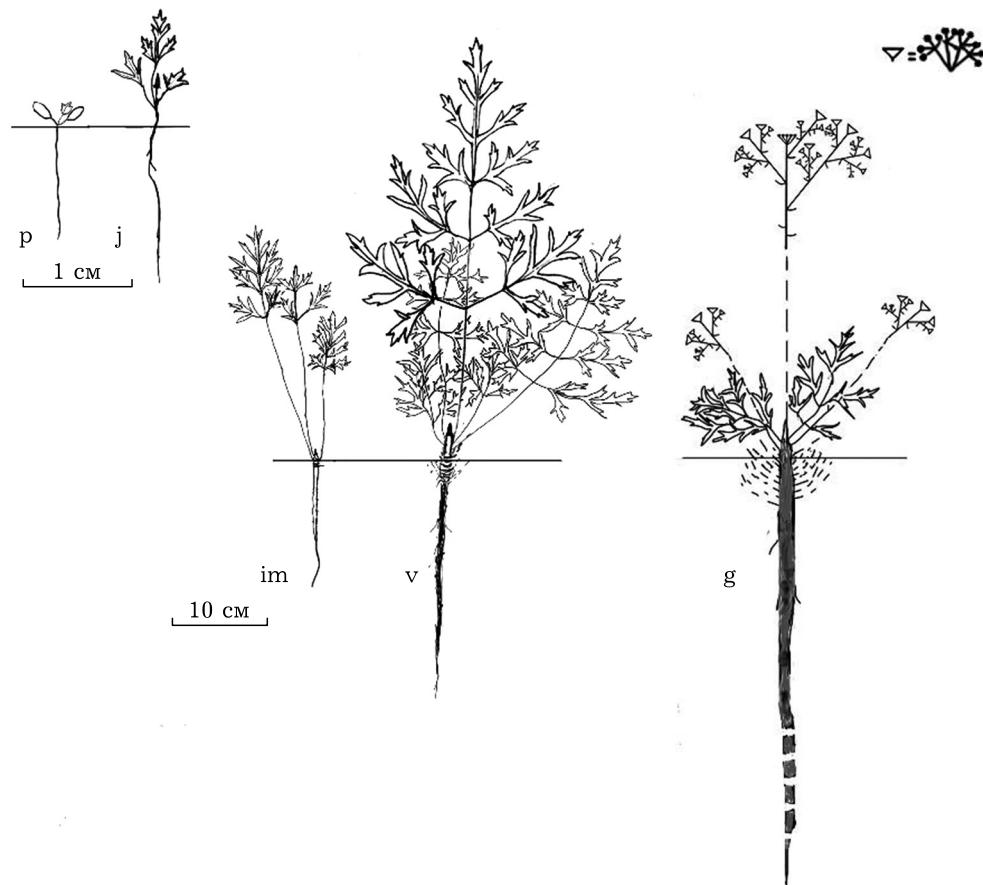


Рис. 4. Схема онтогенеза *Saponaria divaricata*

этом в очертании не треугольная, как первый лист, а широкотреугольная. Индекс листовой пластиинки $0,67-1,67 (1,06 \pm 0,07)$.

Имматурные растения. Особи 3–5 лет жизни с 2–7 листьями. Длину растения уже сложно установить, корень достаточно длинный и хрупкий, обламывался при извлечении, боковые корни, как и у ювенильных растений, слаборазвитые и в незначительном количестве. Высота растения определялась длиной максимально развитого листа. В этом состоянии хорошо выражены черешки прошлогодних листьев. Длина каудекса с остатками листьев достигала 1,5 см. Диаметр каудекса $0,6 \pm 0,1$ см. В ЦП4 выделили две группы имматурных растений по возрасту (который можно определить по листовым следам), утолщению корня и числу листьев.

im1: растения трех лет жизни с 1–3 листьями, листовая пластиинка самого крупного листа расчленена на 3–5 сегментов, верхний сегмент трижды надрезанный до трехлопаст-

ного, как и все последующие листья. Черешки листьев более темные с антоциановой окраской. Уже на этой стадии у растений 2-го года жизни может быть смена моноподиального нарастания на симподиальное при повреждении верхушечной почки на третий год жизни (1 % изученных растений). Отрастание происходит за счет пазушных почек прошлогодних листьев.

im2: особи 3–4 лет жизни, корень в 2 раза толще, чем у im1 (3,5–5,0 мм диаметром), число листьев увеличивается до 5.

Длина листьев очень сильно зависит от экологических условий. Так, в более засушливых местообитаниях (ЦП4) длина листа в 2,5–3,0 раза меньше, чем в более влажных (ЦП1–ЦП3).

Виргинильные растения. Это наиболее длительное онтогенетическое состояние. Растения 4–16 лет жизни. Отличительной особенностью от предыдущих состояний является изменение цвета корня до темно-серого, черешок листа часто изгибался до параллель-

Т а б л и ц а 4

Характеристика листьев разных онтогенетических состояний (генеральная совокупность)

Онтогенетическое состояние	Параметр	Число листьев	Наиболее развитый лист				
			Число сегментов	Длина, см		ИЛ	ИЛП
				листа	ЛП		
Проросток		1	1	1,1	0,55	0,5	0,55
Ювенильное	$M \pm m$	$3,24 \pm 0,18$	$1,71 \pm 0,27$	$5,82 \pm 0,46$	$2,09 \pm 0,15$	$0,37 \pm 0,01$	$1,06 \pm 0,07$
	$V, \%$	23,26	58,01	29,63	26,47	12,43	23,18
	lim	2–5	1–3	3–8,3	1–3,1	0,29–0,45	0,67–1,67
Имматурные	$M \pm m$	$3,87 \pm 0,21$	$5,81 \pm 0,29$	$18,17 \pm 1,59$	$9,6 \pm 0,98$	$0,51 \pm 0,02$	$0,99 \pm 0,05$
	$V, \%$	34,09	30,85	53,97	62,84	21,59	30,69
	lim	2–7	3–9	8,2–44,3	2,9–26,8	0,33–0,78	0,31–2,29
Виргинильные	$M \pm m$	$5,96 \pm 0,26$	$8,30 \pm 0,15$	$29,16 \pm 1,28$	$16,99 \pm 0,74$	$0,59 \pm 0,01$	$0,99 \pm 0,03$
	$V, \%$	41,12	17,01	40,49	40,23	14,75	32,08
	lim	2–14	5–11	8–56	5,3–30	0,28–0,80	0,31–2,76

П р и м е ч а н и е . M – среднее арифметическое значение; m – его ошибка; V – коэффициент вариации; lim – диапазон значений; ЛП – листовая пластинка; ИЛ – индекс листа; ИЛП – индекс листовой пластинки.

Т а б л и ц а 5

Характеристика виргинильных растений в ценопопуляции окрестностей с. Вознесеновка (ЦП4)

Онтогенетическое состояние	Параметр	Число листьев	Наиболее развитый лист				
			Число сегментов	Длина, см		ИЛ	ИЛП
				листа	ЛП		
v1	$M \pm m$	$4,90 \pm 0,67$	$8,11 \pm 0,48$	$20,32 \pm 1,96$	$12,3 \pm 1,46$	$0,60 \pm 0,03$	$0,87 \pm 0,11$
	$V, \%$	43,51	17,91	28,98	35,71	17,13	38,10
	lim	3–10	7–11	15,5–35,0	8,5–20,5	0,50–0,80	0,31–1,26
v2	$M \pm m$	$4,91 \pm 0,56$	$8,00 \pm 0,33$	$25,28 \pm 1,56$	$14,21 \pm 1,23$	$0,56 \pm 0,04$	$1,14 \pm 0,19$
	$V, \%$	38,06	13,18	19,46	27,32	19,94	52,04
	lim	3–9	7–9	17,5–32,0	6,80–20	0,28–0,66	0,68–2,76
v3	$M \pm m$	$7,30 \pm 0,70$	$8,40 \pm 0,52$	$19,28 \pm 1,32$	$11,75 \pm 1,04$	$0,61 \pm 0,03$	$1,03 \pm 0,15$
	$V, \%$	30,32	19,60	21,65	27,98	18,06	46,32
	lim	4–11	5–11	12,7–24,6	5,5–17,3	0,37–0,75	0,66–2,33

П р и м е ч а н и е . См. табл. 4.

ного положения листовой пластинки к уровню почвы. Диаметр каудекса увеличивался до 2,5 см, а длина участка с выраженным влагалищами листьями прошлых лет – до 5 см. В этот период часто наблюдалась смена моноподиального нарастания на симподиальный (40–50 % особей) (рис. 3, г), причем обычно развивалась одна, реже две почки, изредка больше, образуя удлиненные каудикулы.

Корневая система представлена мощным корнем диаметром до 1,4 см со слаборазвитыми боковыми корнями. Годовой прирост состоял в среднем из шести листьев. Можно выделить три группы виргинильных растений по комплексу признаков: размер каудекса, корня, развитие листьев (табл. 5).

v1: 2–6 лет жизни, диаметр корня 0,6–1,1 см ($0,79 \pm 0,05$), диаметр каудекса

$0,95 \pm 0,06$ см, длина участка с остатками влагалищ и черешков от листьев прошлых лет $1-3,5$ см ($2,12 \pm 0,21$). Вероятно, именно в этом возрастном состоянии и происходит смена нарастания. Наиболее развитый лист перисторассеченный до 7–11 сегментов.

v2: особи 6–12 лет жизни. Диаметр корня $0,8-1,2$ см ($0,98 \pm 0,04$), диаметр каудекса $1,09 \pm 0,05$ см, длина участка с остатками влагалищ и черешков от листьев прошлых лет $1,5-3,5$ см. Наиболее развитый лист – перисторассеченный на 7–9 сегментов. Из этого состояния растения переходят в генеративный период.

v3: растения 6–16 лет жизни с крупным корнем, который нередко со следами разрушения, также часто надземная часть незначительно развита по сравнению с v1 и v2. Диаметр корня $1-1,4$ см ($1,17 \pm 0,06$), диаметр каудекса $0,7-2$ см ($1,38 \pm 0,11$), длина участка с остатками влагалищ и черешков от листьев прошлых лет $2-5$ см ($2,89 \pm 0,31$). Наиболее развитый лист – перисторассеченный на 5–11 сегментов. Вероятно, особи этого состояния не переходят в генеративное состояние и отмирают.

Генеративный период. У особей этого периода розеточные листья отсутствовали или развивалось 1–3 листа, аналогичные виргинийскому возрастному состоянию. Стеблевые листья (брактии) упрощенного строения – трехраздельные или цельные, почти сидячие, с упрощением листовой пластинки в акропetalном направлении. Обычно разветвленное соцветие развивается из верхушечной почки скелетного побега. Боковые побеги имели два происхождения: из пазушных почек листьев предыдущих лет (обычно 2) и из пазушных почек листьев (брактиев) генеративного побега

(см. рис. 4). Соцветие редко разветвлялось до 5-го порядка. Полное развитие цветков происходило на побегах 1–4-го порядка, а образование плодов в основном на побегах 1–3-го порядка. Наибольшее число побегов 3-го порядка $17-53$ ($36,93 \pm 2,62$), 2-го и 4-го в среднем имели близкие значения – $12,11 \pm 1,24$ и $13,29 \pm 5,38$ соответственно. Число метамеров главного побега $7-12$. Нами установлено, что для *S. divaricata* характерно однократное образование псевдомутовки на главном побеге в пределах 6–11 узлов, в результате развитие терминального зонтика может приостановиться, узлы сближаются и формируются два (редко три) равноценных побега 2-го порядка. Данное явление отмечалось во всех популяциях (до 50 % генеративных особей), также подобное нами отмечено у гербарных образцов. Образование псевдомутовки на побегах 2-го порядка наблюдалось очень редко.

Флоральная единица – двойной зонтик, но терминальный зонтик обычно простой. Генеративный побег развивался в высоту до 1 м ($54,09 \pm 5,36$) и 20–105 см в диаметре ($60,83 \pm 5,31$) (табл. 6). Высота растений зависела от типа местообитания. Так, в более увлажненных ЦП1 и ЦП3 особи достигали 1 м высотой, в засушливых ЦП4, ЦП7 – 30–60 см. Нами отмечено, что растения подвержены поеданию различными животными, включая беспозвоночных, особенно в засушливых местообитаниях, что значительно снижает семенную продуктивность. Число простых зонтиков в двойном зонтике варьировало в среднем от 4,43 в ЦП2 до 9,33 в ЦП3, в основном 8–10 простых зонтиков (табл. 7). Число цветков в простом зонтике – более стабильный показатель, в генеральной совокупности $8,08 \pm 0,07$, $V = 22,22\%$. В ЦП4 и ЦП5 про-

Таблица 6
Характеристика генеративных растений *S. divaricata*

Признак	Популяция						
	ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7
Плотность особей / 100 м^2	12	10	5	209	48	6	113
Генеративные особи, %	33	33	20	10	11	0	0
Генеративные растения:							
высота, см	65–94	–	87–90	30–52	28–45	–	20–40
диаметр, см	77–102	–	100–105	32–55	40–60	–	20–34
процент плодообразования, %	43–100	77–100	100	0–100	14–100	–	50–81

Таблица 7
Показатели плодообразования *S. divaricata*

Признак	Параметр	ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП7
простых зонтиков в двойном	$M \pm m$	7,3 ± 0,31	4,83 ± 0,31	9,33 ± 0,33	8,65 ± 0,31	6,39 ± 0,23	7–8
	V, %	23,08	57,95	6,19	14,71	15,32	—
	lim	4–11	0–13	9–10	5–10	5–8	—
Число цветков в простом зонтике	$M \pm m$	8,37 ± 0,19	9,09 ± 0,31	7,88 ± 0,22	8,00 ± 0,10	7,93 ± 0,17	10,5 ± 0,5
	V, %	23,22	11,49	11,24	22,14	23,01	6,73
	lim	3–13	8–11	6–9	2–13	3–16	10–11
плодов в простом зонтике	$M \pm m$	7,04 ± 0,33	8,73 ± 0,43	7,88 ± 0,22	5,5 ± 0,13	4,01 ± 0,25	7,0 ± 2,0
	V, %	34,03	16,28	11,24	42,96	65,54	40,41
	lim	2–12	7–11	6–9	0–11	0–10	5–9
Процент плодообразования	$M \pm m$	89,99 ± 2,13	95,71 ± 2,34	100 ± 0	68,12 ± 1,34	50,00 ± 2,79	65,91 ± 15,91
	V, %	17,40	8,12	0	35,63	59,93	34,14
	lim	42,86–100	77,48–100	100	0–100	0–100	50,00–81,82

П р и м е ч а н и е. M – среднее арифметическое значение; m – его ошибка; V – коэффициент вариации; lim – диапазон значений.

веден сравнительный анализ плодообразования в зависимости от расположения двойного зонтика на генеративном побеге (табл. 8). Чис-

ло цветков в простом зонтике не зависело от положения на соцветии (достоверные различия при $p = 0,95$ не выявлены), число пло-

Таблица 8
Сравнительный анализ плодообразования в ценопопуляциях окрестностей с. Вознесеновка (ЦП4) и с. Тапхар (ЦП5)

Ценопопуляция	Порядок побега	Параметр	Число		ПП
			цветков	плодов	
ЦП4	Главный	$M \pm m$	7,35 ± 0,39	5,04 ± 0,52	66,79 ± 5,63
		V, %	25,50	49,11	40,41
		lim	3–10	0–8	0–100
	2-й	$M \pm m$	7,80 ± 0,13	5,75 ± 0,18	73,24 ± 1,85
		V, %	21,96	40,93	32,32
		lim	2–12	0–11	0–100
	3-й	$M \pm m$	8,17 ± 0,16	5,19 ± 0,20	62,04 ± 1,97
		V, %	23,53	46,05	38,76
		lim	2–13	0–10	0–100
	t_{st} главный-2		1,09	1,29	1,08
	t_{st} главный-3		1,94	0,27	0,80
	t_{st} 2–3		1,79	2,08*	4,14*
ЦП5	2-й	$M \pm m$	8,18 ± 0,33	5,21 ± 0,46	63,72 ± 4,81
		V, %	25,53	54,73	47,12
		lim	3–12	0–10	0–100
	3-й	$M \pm m$	7,80 ± 0,19	3,39 ± 0,26	42,95 ± 3,16
		V, %	21,45	67,53	64,17
		lim	5–16	0–8	0–100
	t_{st} 2–3		0,98	3,43*	3,61*

П р и м е ч а н и е. M – среднее арифметическое значение; m – его ошибка; V – коэффициент вариации; lim – диапазон значений, ПП – процент плодообразования, * – данные достоверно различаются при $p = 0,95$; $t_{st} = 1,97$.

дов и процент плодообразования достоверно различались между зонтиками на побегах 2-го и 3-го порядка как в ЦП4, так и в ЦП5, причем на побегах 2-го порядка на 10–20 % отмечено большее плодообразование, чем на побегах 3-го порядка. По типу распространения семян данный вид относится к баллистам, диссеминация происходит за счет расщепления колонки плода, как у многих видов семейства Apiaceae. Семена разбрасываются не более чем на 1 м.

В конце плодоношения происходит разрушение каудекса и растение отмирает. Нами обнаружен единственный экземпляр в гербарии им. П. Н. Крылова Томского госуниверситета (ТК) с остатками прошлогоднего удлиненного побега. Таким образом, в естественных условиях *S. divaricata* – монокарпик. В связи с малочисленностью генеративных особей в популяции определить точно возраст без изъятия растений из популяции не представлялось возможным. Мы можем на данном этапе предполагать, что переход в генеративное состояние происходит на 10–16-м году жизни, что соответствует продолжительности онтогенеза.

Популяционный анализ

Исследование демографической структуры ценопопуляций растений в разных сообществах показало значительную вариацию по ряду признаков. Все ЦП имеют левосторонний онтогенетический спектр (рис. 5). Полночленный онтогенетический спектр выявлен только в ЦП4, в остальных популяциях спектр неполночленный, что связано в первую очередь с выкапыванием генеративных и, вероятно, виргинильных растений (v_2). ЦП6 и ЦП7 можно охарактеризовать как инвазионные популяции, но в ЦП7 нами обнаружены генеративные растения вне трансект, их плотность 1 особь/100 м². Для ЦП1 выявлен бимодальный спектр.

Экологическая плотность варьировала от 0,13 до 3,17 особи/1 м², эффективная – от 0,25 до 10,45. При анализе демографических индексов (табл. 9) установлено, что ЦП3 имеет иную характеристику, чем остальные популяции. Для большинства ценопопуляций установлена низкая эффективность (для ЦП3 – средняя), по классификации “дельта-омега” ценопопуляции являлись молодыми (ЦП3 – зреющей)

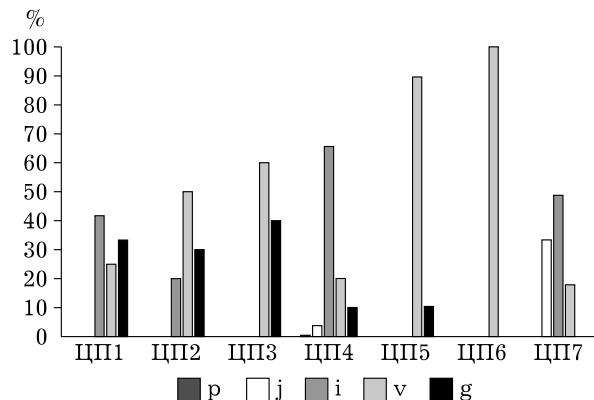


Рис. 5. Онтогенетические спектры природных популяций *S. divaricata*. Обозн. ЦП1–ЦП7 в табл. 1

(рис. 6), индекс молодости – высокий (у ЦП3 – средний), индекс зрелости – низкий (у ЦП3 – средний). Самоподдержание популяций определено как интенсивное для ЦП1, ЦП2, ЦП4, ЦП5 и умеренное – для ЦП3. Для ЦП6 и ЦП7 данный признак не установлен в связи с отсутствием генеративных растений на изучаемых площадках. Для всех ценопопуляций характерно интенсивное замещение, при этом индекс замещения определен в широком диапазоне – от 1,5 до 8,95.

При анализе онтогенетического сходства (табл. 10) выявлено, что ЦП7 (восстанавливающаяся популяция) имела наиболее высокое сходство с неповрежденной ценопопуляцией (ЦП4) – $r = 0,87$. У близко расположенных ЦП (1–3) сходство достаточно высокое несмотря на различные микроэкологические условия ($r = 0,75–0,96$). Неповрежденная ЦП4 высокое сходство имеет с ЦП1, ЦП2 и ЦП7.

Во всех ценопопуляциях отсутствовали особи 1-го года за исключением ЦП4, где при высокой плотности обнаружен единственный проросток на 100 м², но и особи 2-го года также были представлены в малом числе ЦП4 – 3,8 %. Только в ЦП7 обнаружено 33,38 % ювенильных растений. Это самая южная точка района исследования.

ОБСУЖДЕНИЕ

Доля участия вида в сообществах не превышает 2 % от общего проектного покрытия, что указывает на достаточно слабую его конкурентоспособность и неспособность образовывать обширные сплошные заросли. Сравнительно-видовой состав сообществ пред-

Таблица 9
Демографическая характеристика природных популяций *S. divaricata*

Признак	Популяция						
	ЦП1	ЦП2	ЦП3	ЦП4	ЦП5	ЦП6	ЦП7
Экологическая плотность	1,2	0,5	0,25	10,45	2,38	0,31	5,63
Эффективная плотность	0,62	0,27	0,16	3,17	1,14	0,13	0,92
Индекс возрастности дельта Δ	0,22	0,22	0,27	0,11	0,16	0,12	0,05
Возрастность	Низкая	Низкая	Средняя	Низкая	Низкая	Низкая	Низкая
Индекс эффективности омега ω	0,51	0,55	0,65	0,31	0,48	0,42	0,19
Эффективность	Средняя	Средняя	Средняя	Средняя	Средняя	Средняя	Низкая
Тип популяции по классификации "дельта-омега"	Молодая	Молодая	Зреющая	Молодая	Молодая	Молодая	Молодая
Индекс восстановления I_v	2	2,33	1,5	8,95	8,5	—	—
Восстановление (самоподдержание)	Интенсивное	Интенсивное	Умеренное	Интенсивное	Интенсивное	—	—
Индекс замещения I_z	2	2,33	1,5	8,95	8,5	—	—
Замещение	Интенсивное	Интенсивное	Интенсивное	Интенсивное	Интенсивное	—	—
Индекс молодости I_v	0,67 высокий	0,70 высокий	0,60 средний	0,90 высокий	0,90 высокий	1,0 высокий	1,0 высокий
Индекс зрелости I_g	0,33 низкий	0,30 низкий	0,40 средний	0,10 низкий	0,11 низкий	0 низкий	0 низкий
Тип онтогенетического спектра	Бинарный тип нормальной популяции L-im	Бинарный тип нормальной популяции L-v	Бинарный тип нормальной популяции L-v	Бинарный тип нормальной популяции L-im	Бинарный тип нормальной популяции L-v	Бинарный тип нормальной популяции L-v	Бинарный тип нормальной популяции L-im
Тип ЦП	Нормальная	Нормальная	Нормальная	Нормальная	Нормальная	Инвазионная	Инвазионная

Примечание. “—” – отсутствуют растения g.

полагает широкую экологическую амплитуду *S. divaricata*. Несмотря на то что в некоторых случаях *S. divaricata* может входить в состав сорных растений (в агроценозах, по обочинам дорог), так как предпочитает более-менее рыхлую почву, в основном вид занимает либо зарастающие залежные ценозы, либо дикие луговые каменистые степи, склоны и шлейфы сопок, террасы, заросли степных кустарников.

Согласно изученным сообществам, интродукционный прогноз для *S. divaricata* благо-

приятный при выращивании на остеиненном, лучше залежном участке, исключая излишнюю конкуренцию со стороны других видов и пастбищную нагрузку.

В результате онтогенетического анализа нами установлено, что продолжительность жизни особи предположительно составляет 10–16 лет, прегенеративный период длится 9–15 лет. Определен листовой ряд в онтогенезе растений: проросток – трехлопастный лист, ювенильные растения – раздельный на

три доли, имматурные растения – перисторассеченный на 3–7 сегментов, виргинильные растения – перисторассеченный на 7–11 сегментов. У генеративных растений розеточные листья отсутствуют или развивается 1–3 листа. Корневая система в течение всей жизни представлена стержневым корнем, который у виргинильных растений изменяет цвет от светлого (у имматурных растений) до темносерого. Боковые корни слаборазвитые, и количество их незначительное. Большая часть растений природной популяции имела одноглавый каудекс, но встречалась смена нарастания при повреждении верхушечной почки (45 % особи), в результате образовался двуглавый каудекс, в исключительных случаях – многоглавый (до пяти каудикул). Смена нарастания происходила в основном в начале виргинильного состояния. Не все растения из виргинильного состояния переходят в генеративное. Высота генеративных растений значительно варьировала в зависимости от условий произрастания – от 35 до 100 см. Синфлоресценция – кисть из зонтиков. Флоральная единица – двойной зонтик. Разветвление генеративного побега в естественных условиях происходит до 4-го, редко 5-го порядка. Число метамеров главного побега – 7–12. Для генеративных растений характерно образование псевдомутовок (до 50 % генеративных особей в популяции). На генеративном побеге наибольшее число побегов 3-го порядка – 17–53 (2-го – 7–33, 4-го – 0–59). Процент плодообразования наиболее высокий у зонтиков побегов 2-го порядка – 63–74 %.

Выявлено, что кроме уничтожения генеративных растений для сбора растительного

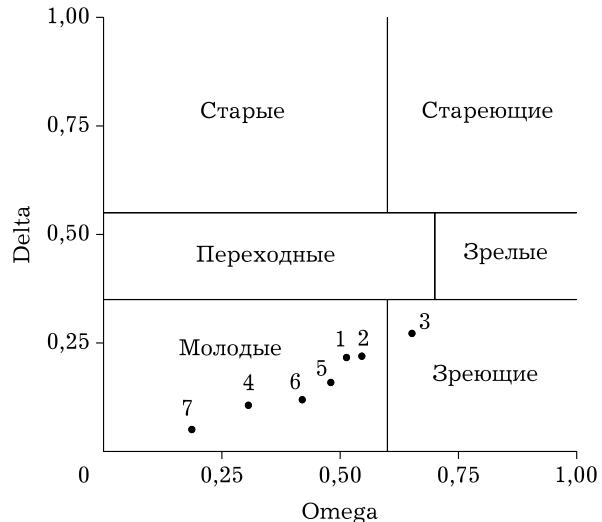


Рис. 6. Распределение ценопопуляций по классификации “дельта-омега”

сырья (корни) до плодоношения особи повреждаются животными при поедании растений, а также в некоторых популяциях наблюдалось массовое повреждение семян при плодоношении беспозвоночными.

Для большинства популяций характерна низкая плотность особей (5–48 особей/100 м²) в связи с уничтожением растений (добыча корней). Нами обнаружена одна устойчивая популяция без повреждений – ЦП4, плотность 209 особей/100 м², вероятно, связана с местонахождением, недалеко от кладбища. В лесополосе плотность популяции ЦП7 также высокая – 113 особей/100 м². Это свидетельствует о восстановлении популяции *S. divaricata*, так как в предыдущие годы в этом районе нами наблюдалось выкапывание корней.

Таблица 10
Матрица онтогенетического сходства между популяциями

	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5	ЦП 6	ЦП 7
ЦП 1		0,9584	0,7522	0,9300	0,6592	0,4998*	0,6622
ЦП 2	0,03393		0,8941	0,8526	0,8460	0,7071	0,6113
ЦП 3	0,00000	0,00000		0,5475	0,9372	0,7746	0,3277*
ЦП 4	0,00047	0,00000	0,00000		0,5262	0,4479*	0,8675
ЦП 5	0,00000	0,00000	0,00148	0,00000		0,9466	0,4004*
ЦП 6	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00622		0,4230*
ЦП 7	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	

Примечание. Показатель сходства (r) – над диагональю, уровень значимости – под диагональю.

Характерным онтогенетическим спектром для *S. divaricata* является полночленный, левосторонний с преобладанием виргинильных (как наиболее продолжительного возрастного состояния) растений. Базовый спектр является инвазионным в связи с уничтожением генеративных растений.

В последние десятилетия культивирование *S. divaricata* стало актуальным в связи со значительным уничтожением растений в природных популяциях. В условиях культуры отмечен ряд повреждений при выращивании *S. divaricata*: пятнистость листьев, вызванная *Botrytis cinerea* [Hao et al., 2015], *Pseudomonas viridiflava* [Wang et al., 2015], сепальная гниль [Ma et al., 2015], фитофтороз, вызванный *Diaporthe angelicae* [Li et al., 2017]. При этом отмечается, что причинами появления подобных заболеваний являются плохая вентиляция, дренаж почвы, большая густота посадки [Yao et al., 2000]. В последнее время установлено, что *S. divaricata* может выделять летучие соединения – а-пинен, β-пинен, камфорен против личинок *Papilio machaon* C. Felder и R. Felder в ответ на а-лимолено- вую кислоту, а также гермакрен D, α-гумулен и транс-кариофиллен в ответ на отложение яиц этим вредителем [Nishidono et al., 2018]. Репеллент, содержащий данные агенты, снижал количество отложенных яиц на растениях до 40 % [Morino et al., 2018]. В России интродукция *S. divaricata* проводится с 2016 г., включающая изучение латентного периода. Установлено, что семена имеют неглубокий покой. В лабораторных условиях они начинали прорастать в течение 6–10 дней. Период прорастания составил в среднем 30 дней. В течение недели прорастало около 50 % семян [Елисафенко и др., 2023а], интенсивность энергии прорастания составила более 50 %, на конец опыта целых семян не оставалось, что предполагает низкий запас семян в почве, длительное сохранение жизнеспособных семян в засушливые годы (биологическая долговечность семян при хранении +23 °С более 5 лет). Основная диссеминация происходит в конце августа – сентябре. Таким образом, можно предположить, что интенсивное прорастание семян не ежегодное, а при влажной погоде прорастают почти все семена. При сухой осени возможно сохранение семян до следующего года и массовое их прорастание

при благоприятных условиях в течение сезона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе изученных семи ценопопуляций *S. divaricata* в Республике Бурятия установлена широкая экологическая амплитуда вида – способность произрастать как под пологом редкостойных сосняков, так и в степи. Общим для всех обнаруженных ценопопуляций является их принадлежность либо близость к залежным ценозам и низкая доля участия *S. divaricata* в сообществах. Для большинства популяций характерна низкая плотность особей ($5\text{--}48$ особей/ 100 м^2) в связи с уничтожением растений (добыча корней); обнаружена одна устойчивая популяция без повреждений (плотность 209 особей/ 100 м^2) и одна восстанавливающаяся популяция (113 особей/ 100 м^2). Доля участия вида в сообществах не превышает 2 % от общего проектного покрытия, что указывает на достаточно слабую его конкурентоспособность, но и относительную устойчивость в составах фитоценозов.

Выявлены биологические особенности растений в природных популяциях: монокарпичность, продолжительность прегенеративного периода 10–12 лет, контрактильность корней, почки возобновления в пазухах листьев, смена моноподиального нарастания при повреждении верхушечной почки на симподиальное за счет пазушных почек возобновления прошлых лет (в начале виргинильного онтогенетического состояния). Почки возобновления защищены остатками влагалищ листьев прошлых лет. Листовой ряд в онтогенезе растений представляет собой последовательное усложнение листовой пластинки от трехлопастной (у проростков) до глубоко перисторассеченной до 11 сегментов (у виргинильных растений).

Высота генеративных растений значительно варьирует в зависимости от условий произрастания от 35 до 100 см. Разветвление генеративного побега в естественных условиях происходит до 4-го, редко до 5-го порядка. Число метамеров главного побега 7–12, характерно образование псевдомутовки в 6–11-м узле (до 50 % генеративных особей в популяции). В простом зонтике образуется обычно восемь цветков, процент плодообразования в простом зонтике 50–100 % и зависит от положения двойного зонтика на соцветии.

Выявлены биологические особенности вида и факторы, отрицательно влияющие на устойчивость природных популяций *S. divaricata*: монокарпичность, длительный прегенеративный период (10–12 лет), уничтожение генеративных растений для сбора корней, выпас, массовое повреждение семян беспозвоночными. Ряд биологических особенностей определяет стратегию вида в природе: низкий запас семян в почве (так как установлены неглубокий покой семян, отсутствие целых семян при проращивании в комнатных условиях), вероятный всплеск всходов при повышенной влажности при диссеминации (август – сентябрь), длительное сохранение жизнеспособных семян в засушливые годы (биологическая долговечность семян более 5 лет), ранняя контрактильность корней (обеспечивает сохранение верхушечной почки), рост спящих почек при повреждении верхушечной почки, способность выделять летучие соединения против вредителей. Экологическими факторами, влияющими на существование популяций, являются: антропогенные – сбор сырья и выпас; биотические – повреждается верхушечная почка растений прегенеративного периода животными при поедании растений и вытаптывании, а также в некоторых популяциях наблюдалось массовое повреждение семян при плодоношении беспозвоночными; абиотические – умеренная влажность. Согласно изученным сообществам, интродукционный прогноз для *S. divaricata* благоприятный при выращивании на степном либо залежном участке, исключая излишнюю конкуренцию со стороны других видов и пастищную нагрузку.

Благодарности

Благодарим к. б. н. Алымбаеву Жаргалму Баторовну (лаборатория геоэкологии БИП СО РАН) за помощь в создании картосхемы.

Вклад авторов

Все авторы внесли эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Финансирование

Работа выполнена при поддержке гранта Российской научного фонда № 23-24-00445.

Соблюдение этических стандартов

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликтов интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Банщикова Е. А., Вахнина И. Л., Желибо Т. В. *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. в степях юго-восточного Забайкалья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2020. № 1. С. 87–92.
- Гилева М. В., Попова О. А., Ткачук Т. Е., Чашина Н. А., Лесков А. П., Никифорова Ю. В., Лаевская М. В. Оценка ресурсного потенциала *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. в Борзинском районе Забайкальского края // Ботаника и ботаники в меняющемся мире: тр. междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию кафедры ботаники и 145-летию Томского гос. ун-та (г. Томск, 14–16 ноября 2023 г.). Томск, 2023. С. 337–339.
- Елисафенко Т. В., Югринова П. Н. Некоторые особенности латентного периода *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. (Apiaceae) // Российская ботаника в меняющемся мире: тез. докл. (Санкт-Петербург, 10–13 сентября 2023 г.). СПб.: Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова РАН, 2023. С. 30–32.
- Елисафенко Т. В., Железниченко Т. В., Югринова П. Н., Жигмитцыренова Б. М., Казаков М. В., Тараксин В. В. Особенности прорастания семян и введение в культуру *in vitro Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. // Изв. вузов. Прикладная химия и биотехнология. 2023а. Т. 13, № 4. С. 552–560.
- Елисафенко Т. В., Королюк Е. А., Югринова П. Н., Урбагарова Б. М., Тараксин В. В. Результаты первичной интродукции *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН // Раスト. мир Азиат. России. 2021. № 4. С. 293–302.
- Елисафенко Т. В., Югринова П. Н., Жигмитцыренова Б. М., Казаков М. В., Тараксин В. В. Особенности семенного размножения *Saposhnikovia divaricata* (Apiaceae) // Раств. ресурсы. 2023б. Т. 59, № 4. С. 424–438.
- Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. 1979. № 4. С. 587–602.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Животовский Л. А. О типизации ценопопуляций растений по онтогенетическим спектрам // Сиб. экол. журн. 2023а. Т. 30, № 3. С. 227–237. [Zhivotovsky L. A. Typification of plant populations on the basis of their ontogenetic spectra // Contemporary Problems of Ecology. 2023. Vol. 16, N 3. P. 265–273.]
- Животовский Л. А. ExOS: Excel-пакет для анализа онтогенетических спектров популяций растений // Сиб. экол. журн. 2023. Т. 30, № 6. С. 788–794. [Zhivotovsky L. A. ExOS: Excel package for the analysis of ontogenetic spectra of plant populations // Contemporary Problems of Ecology. 2023a. Vol. 16, N 6. P. 720–725.]
- Животовский Л. А., Османова Г. О. Популяционная биогеография растений. Иошкар-Ола: Типография “Вертикаль”, 2019. 128 с.
- Жукова Л. А. Динамика популяций луговых растений: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1987. 32 с.

- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Зайцев Г. Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 184 с.
- Корсун О. В. Трансграничный спрос создает угрозу растениям даурских степей // Степной бюл. 2018. № 51-52. С. 49–51.
- Красная книга Республики Бурятия: Растения и грибы / отв. ред. О. А. Аненхонов. Белгород: КОНСТАНТА, 2023. 342 с.
- Малышев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1984. 264 с.
- Пименов М. Г., Остроумова Т. А. Зонтичные (Umbelliferae) России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 477 с.
- Постановление Правительства Амурской области от 30.11.2022 № 1163 “О внесении изменений в постановление Правительства Амурской области от 16 октября 2008 г. № 233”. № 8. Сапожниковия растопыренная – *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk.
- Постановление Правительства Забайкальского края от 28 августа 2019 года № 350 “О внесении изменений в раздел 1 “Отдел Покрытосеменные – Angiosperma” Перечня объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Забайкальского края, утвержденного постановлением Правительства Забайкальского края от 16 февраля 2010 года № 52 [Электронный ресурс]. URL: <https://docs.cntd.ru/document/550188977?marker> (дата обращения: 07.09.2023).
- Урбагарова Б. М., Тараккин В. В., Елисафенко Т. В., Шульц Э. Э., Королюк Е. А., Раднаева Л. Д. Содержание основных действующих веществ в корнях природного и интродуцированного растения *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. // Химия раст. сырья. 2021. № 3. С. 143–151.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / под ред. А. А. Уранова, Т. И. Серебряковой. М.: Наука, 1976. 216 с.
- Chang C.-S., Kim H., Chang K. S. Provisional Checklist of Vascular Plants for the Korea Peninsula Flora (KPF), Version 1.0. De-signpost: Korea, 2014. 660 p.
- Cui Z. The use of traditional Chinese medicinal materials for Fangfeng and the application of its cultivation and planting technology // Heilongjiang Med. J. 2014. Vol. 27, N 4. P. 817–821.
- Dengler J., Dembicz I. Should we estimate plant cover in percent or on ordinal scales? // Vegetation Classification and Survey. 2023. Is. 4. P. 131–138.
- Hao N., Yuan Y., Zhou R., Piao Z., Li H. First Report of Botryllosis Leaf Blight on *Saposhnikovia divaricata* Caused by *Botrytis cinerea* in China // Plant Disease. 2015. Vol. 99, N 9. P. 1277–1277.
- Khan S., Kim Y. Sh. Molecular Mechanism of Inflammatory Signaling and Predominant Role of *Saposhnikovia divaricata* as Anti-inflammatory Potential // Nat. Product Sci. 2013. Vol. 19, N 2. P. 120–126.
- Li H. Y., Bai Q. R., Wei C. Y., Li H. B., Liu L. L., Cai Y. First Report of *Saposhnikovia divaricata* Blight Caused by *Diaporthe angelicae* in China // Plant Disease. 2017. Vol. 101, N 1. P. 246–246.
- Li L., Geng M., Li Y., Xu Z., Xu M., Li M. Characterization of the complete plastome of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk // Mitochondrial DNA. Part B. 2020. Vol. 5, N 1. P. 786–787.
- Ma J. J., Lu B. H., Wang X., Gao J. First Report of Gray Mold of *Saposhnikovia divaricata* Caused by *Botrytis cinerea* in Jilin Province, China // Plant Disease. 2015. Vol. 99, N 11. P. 1644–1645.
- Mongolian Red Book. Ulaanbaatar: Admon print, 2013. 454 p.
- Morino C., Morita Y., Minami K., Nishidono Y., Nakashima Y., Ozawa R., Takabayashi J., Ono N., Kanaya S., Tamura T., Tezuka Y., Tanaka K. Oviposition inhibitor in umbelliferous medicinal plants for the common yellow swallowtail (*Papilio machaon*) // J. Nat. Med. 2018. Vol. 72, N 1. P. 161–165.
- Ni Y., Li J., Chen1 H., Yue J., Chen P., Liu C. Comparative analysis of the chloroplast and mitochondrial genomes of *Saposhnikovia divaricata* revealed the possible transfer of plastome repeat regions into the mitogenome // BMC Genom. 2022. Vol. 23, N 1. <https://doi.org/10.1186/s12864-022-08821-0>
- Nishidono Y., Niwa K., Kitajima A., Watanabe S., Tezuka Y., Arita M., Takabayashi J., Tanaka K. Alpha-Linolenic acid in *Papilio machaon* larvae regurgitant induces a defensive response in Apiaceae // Phytochemistry. 2021. Vol. 188, N 7. P. 112796.
- Okuyama E., Hasegawa T., Matsushita T., Fujimoto H., Ishibashi M., Yamazaki M. Analgesic Components of *Saposhnikovia* Root (*Saposhnikovia divaricata*) // Chem. Pharmaceut. Bull. 2001. Vol. 49, N 2. P. 154–160.
- Sun J. B., Gao Y. G., Zang P., Yang H., Zhang L. X. Mineral Elements in Root of Wild *Saposhnikovia divaricata* and Its Rhizosphere Soil // Biol. Trace Elem. Res. 2013. Vol. 153, N 1–3. P. 363–370.
- Tai J., Cheung S. Anti-proliferative and antioxidant activities of *Saposhnikovia divaricata* // Oncol. Rep. 2007. Vol. 18, N 1. P. 227–234.
- Urbagarova B. M., Shults E. E., Taraskin V. V., Radnaeva L. D., Petrova T. N., Rybalova T. V., Frolova T. S., Pokrovskii A. G., Ganbaatar J. Chromones and coumarins from *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. Growing in Buryatia and Mongolia and their cytotoxicity // J. Ethnopharmacol. 2020. Vol. 261, N 1. doi: 10.1016/j.jep.2019.112517
- Wang Y., Zeng C. Y., Chen X. R., Yang C. D. First Report of Leaf Blight on *Saposhnikovia divaricata* by *Pseudomonas viridis* in Gansu, China // Plant Disease. 2015. Vol. 99, N 2. P. 281–282.
- Xu Y. H., Huang Z. J., Liu S. L., Yang H., Wang C. A new *Saposhnikovia divaricata* cultivar “Guanfangfeng 1” // Acta Hortic. Sin. 2016. Vol. 43, N 6. P. 1221–1222.
- Yao G., Yuezheng S., Shenkuau C. Diagnosis of Blight and Fusarium Wilt // Inner Mongolia Grassland Industry. 2000. N 2. P. 8–9.

Ecological and cenotic analysis of the cenopopulations of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. (Apiaceae) in the Republic of Buryatia

T. V. ELISAFENKO¹, M. V. KAZAKOV^{1, 2}, D. G. CHIMITOV³, V. V. TARASKIN²

¹*Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Science
101, Zolotodolinskaya st., Novosibirsk, 630090, Russia*

²*Baikal Institute of Nature Management, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
6, Sakh'yanovoy st., Ulan-Ude, 670047, Russia*

³*Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch
of the Russian Academy of Sciences
6, Sakh'yanovoy st., Ulan-Ude, 670047, Russia*

Natural populations of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz. ex Ledeb.) Schischk. has recently been subjected to severe anthropogenic impact due to biologically active substances with a wide spectrum of action detected in plants. The purpose of the study is to determine the state of natural populations of *S. divaricata*, to identify the biological features of the species that contribute to their stable status. 7 cenopopulations in the Republic of Buryatia have been studied, a description of phytocenoses and ontogenetic states of *S. divaricata*, demographic characteristics of cenopopulations, environmental and biological factors affecting the existence of this species have been identified. *S. divaricata* has a wide ecological amplitude, grows from tree communities to steppes and deposits. The share of participation in communities does not exceed 2 % of the total projective coverage. Most populations are characterized by a low density of individuals (5–48 individuals/100 m²) due to the destruction of plants (root extraction). One stable population without damage was found (density 209 individuals/100 m²) and one recovering population (113 individuals/100 m²). The height of generative plants varies significantly depending on the growing conditions from 35 to 100 cm. Environmental factors that negatively affect the stability of natural populations of *S. divaricata* have been identified: biotic (massive damage to seeds by invertebrates), anthropogenic (root harvesting, grazing). A number of biological features determine the strategy of the species in nature: a likely low stock of seeds in the soil and a spike in seedlings during dissemination; biological longevity of seeds for more than 5 years; early contractility of roots; dormant buds and renewal buds in the leaf axils of previous years are protected by remnants of leaf sheaths; when the apical bud is damaged, monopodial growth changes to sympodial (more often at the beginning of the virginal ontogenetic state); duration of the pregenerative period 10–12 years; monocarpicity, up to 50 % of generative individuals in the population they form pseudomutches, the percentage of fruit formation in a simple umbrella is 50–100 %.

Key words: *Saposhnikovia divaricata*, phytocenotic analysis, coenopopulation, ontogenes, Republic of Buryatia.