

УДК 574.3:582.675.1(571.14)

Л.В. Волкова

L. Volkova

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *ACONITUM SEPTENTRIONALE* KOELLE
В ЧЕРНЕВЫХ ЛЕСАХ САЛАЙРСКОГО КРЯЖА

COENOPOPULATIONS OF *ACONITUM SEPTENTRIONALE* KOELLE
AT TALL-HERBACEOUS FORESTS OF THE SALAIR RIDGE

В подпоясе черневых осиново-пихтовых лесов Салайрского кряжа (юг Западной Сибири) на протяжении ряда лет проводится изучение популяций наиболее характерных травянистых многолетников. В настоящей работе рассматривается структура ценопопуляций (ЦП) одного из таких видов – борца северного (*Aconitum septentrionale* Koelle).

A. septentrionale – представитель семейства Лютиковых, имеет обширный ареал, который охватывает территории лесных и лесотундровых районов Скандинавии, европейской части России и Западной Сибири (на восток до Красноярского края включительно) (Штейнберг, 1937). Встречается по лесам, их опушкам, высокотравным и лесным лугам, уремам, оврагам, берегам рек; в горах поднимается до предела лесного пояса, встречается на субальпийских, реже на альпийских лугах. Типичный мезофит по экологии. Теневынослив.

На Салаире *A. septentrionale* распространен повсеместно, наиболее обилен в крупнотравных фитоценозах черневого подпояса. Здесь вид является постоянным содоминантом травостоев лесных лугов, а в травяном ярусе осиновых и пихтово-осиновых лесов нередко доминирует. Изучение популяционной биологии *A. septentrionale*, в том числе выяснение структуры его ЦП, важно для понимания закономерностей организации и функционирования травяного яруса в черневых лесах.

В настоящее время установлена ценность *A. septentrionale* как сырья для производства антиаритмического средства, для чего используются подземные органы растений (Цицилин, Шретер, 1990). В связи с этим изучение естественных популяций вида представляет практический интерес. Потенциальные запасы лекарственного сырья и структура ЦП *A. septentrionale* Koelle изучены на территории Башкирии, в широколиственных лесах Башкирского Предуралья и Южного Урала (Федоров, Мартянов, 1993). В Сибири таких исследований не проводилось.

Материал для выяснения структуры ЦП *A. septentrionale* собран в лесных и луговых фитоценозах подпояса черневых лесов Салаира. Всего обследовано семь ЦП вида. Учет особей проводили на площадках размером 1 м², расположенных регулярно, через 1 м, по трансекте в пределах ценоза. Общая площадь обследования в каждом ценозе составила не менее 20 м². Оценка возрастного состояния особей проведена на основании признаков онтогенетического развития *A. septentrionale*, описанных в работах, Т.И. Серебряковой и Н.А. Польшинцевой (1974), Р.П. Барыкиной с коллегами (1976) и других исследователей (Михайловская, 1976; Федоров, Мартянов, 1993). При расчете возрастных спектров всходы не учитывались (рассматриваются отдельно); ювенильные и имматурные особи как близкие по ценотической роли, объединялись в одну возрастную группу – молодых прегенеративных особей. Для характеристики особенностей семенного размножения на одном из участков лесного луга определена полевая всхожесть семян *A. septentrionale* и устойчивость проростков на протяжении вегетационного сезона.

A. septentrionale – многолетний короткокорневищный травянистый поликарпик с ди-тетрациклическими полурозеточными побегами и своеобразным сетчатым геофильным органом – “стеблекорнем” (Серебрякова, Польшинцева, 1974). Специализированных органов вегетативного размножения растения не имеют. Старческая партикуляция стеблекорня не сопровождается омоложением партикул и не играет роли в самоподдержании ЦП (Михайловская, 1976). В обследованных ЦП вида на Салаире полное обособление партикул стареющих особей, то есть

вегетативное размножение, наблюдается редко. Единственный способ самоподдержания ЦП *A. septentrionale* в ценозах – семенным путем.

Семена *A. septentrionale* нуждаются в длительном периоде покоя и в естественных условиях прорастают только после перезимовывания (Михайловская, 1976; Николаева и др., 1985). В полевом эксперименте прорастание семян завершилось к началу июля, всхожесть их составила 53%. В условиях лесного луга устойчивость всходов оказалась значительной – отпад проростков к концу вегетационного сезона не превышал 26%.

В изученных ценозах максимальная плотность всходов *A. septentrionale* регистрируется на лесных лугах (табл. 1). В лесных сообществах ухудшение режима освещенности отрицательно сказывается на репродуктивных функциях растений, ограничивая возможности семенного воспроизводства. Плотность всходов снижается – в меньшей степени под пологом осиновых лесов, более существенно в пихтовых лесах. В последних генеративные растения крайне малочисленны и всходы не всегда обнаруживаются (табл. 1: ЦП № 7). Существование ЦП *A. septentrionale* в пихтовых лесах, по-видимому, поддерживается за счет инвазии семян из окружающих сообществ. В этом случае плотность ЦП, их структура и устойчивость очевидно зависят от успешности и периодичности таких инвазий. Распространителями семян могут быть бурундуки, которые охотно кормятся на растениях *A. septentrionale*.

Общая плотность ЦП в целом коррелирует с плотностью всходов – максимальна на лесных лугах, минимальна в пихтовых лесах. Общая плотность ЦП в осиновых и пихтово-осиновых лесах несколько ниже, чем на лесных лугах. Однако, если рассматривать возрастные группы ценотически наиболее значимых особей – виргинильных и генеративных, – то их суммарная плотность на лесных лугах (ЦП №№ 1, 2) и в осиновых лесах (№№ 3–5) примерно одинакова (2.05–2.45 шт/м²). При этом на лесных лугах *A. septentrionale* обычно выступает в качестве содоминанта, а в травяном ярусе осиновых лесов устойчиво доминирует, успешно конкурируя с более светолюбивыми видами крупнотравья.

Таблица 1

Плотность и возрастной состав ценопопуляций *Aconitum septentrionale* Koelle в сообществах подпооя черневых лесов Салаирского края

Тип фитоценоза	№ ЦП		Плотность, шт/м ²		в том числе по возрастным состояниям						
			Всходов	Взрослых	j+im	vir	gl	g2	g3	ss	s
Лесные крупнотравные луга	1	шт/м ²	4.05	11.3	7.95	0.95	0.35	0.40	0.75	0.60	0.25
		%			71.0	8.4	3.1	3.6	6.7	5.3	2.2
	2	шт/м ²	5.05	15.3	12.55	0.85	0.35	0.40	0.55	0.30	0.25
		%			82.0	5.6	2.3	2.6	3.6	2.0	1.6
Осиновые, пихтово-осиновые леса	3	шт/м ²	1.35	10.2	5.65	1.80	0.25	0.10	0.30	1.50	0.60
		%			55.0	18.0	2.5	1.0	2.9	15.0	5.9
	4	шт/м ²	1.95	8.3	3.45	0.70	0.60	0.10	0.65	2.30	0.50
		%			42.0	8.4	7.2	1.2	7.8	28.0	6.0
	5	шт/м ²	0.45	5.7	1.70	1.40	0.20	0.35	0.50	1.20	0.35
		%			30.0	25.0	3.5	6.1	8.8	21.0	6.1
Пихтовые леса	6	шт/м ²	0.25	3.8	1.60	0.55	0.40	0.10	0.45	0.50	0.20
		%			42.0	14.0	11.0	2.6	12.0	13.0	5.3
	7	шт/м ²	0.00	1.5	0.45	0.40	0.10	0.00	0.05	0.35	0.10
		%			31.0	28.0	6.9	0.0	3.4	24.0	6.9

Примечания. Индексы возрастных состояний: j – ювенильное, m – имматурное, vir – виргинильное; g₁, g₂, g₃ – молодое, средневозрастное и старое генеративные; ss – субсенильное, s – сенильное

Древесный ярус в крупнотравных осинниках не оказывает существенного влияния на плотность взрослых растений *A. septentrionale*. Это одно из отражений конкурентной мощности вида и проявление относительной автономности травяного яруса в черневых лесах, которую отмечают исследователи и которая обусловлена слабой эдификаторной ролью осины (Ронгинская, 1988; Лашинский 1989).

Под пологом пихтовых лесов травостой значительно изреживается, равномерность распределения *A. septentrionale* по площади ценоза, характерная для лесных лугов и осинников, нарушается. Общая плотность ЦП снижается (№№ 6, 7). В то же время, экологическая плотность ЦП (на единицу занятого пространства, по: Миркин, Розенберг, 1983) может сохраняться достаточно высокой, как это отмечено для ЦП № 6. На этом участке пихтового леса при общей плотности ЦП 3.8 шт/м² экологическая плотность *A. septentrionale* достигает 7–10 шт/м², то есть сравнима с общей плотностью ЦП вида в осиновых лесах и на лугах. Это свидетельствует о высокой толерантности растений к условиям затенения. Плотность ЦП *A. septentrionale* в пихтовых лесах определяется исключительно интенсивностью инвазии семян.

Возрастные спектры луговых ЦП *A. septentrionale* строго левосторонние, одновершинные, с максимумом на группе молодых прегенеративных особей (см. табл. 1). Это характерно для видов с преимущественно семенным способом самоподдержания. В составе лесных ЦП *A. septentrionale* доля участия прегенеративных особей несколько ниже, а в постгенеративной области возрастного спектра появляется отчетливый максимум на группе субсенильных растений. В пихтовых лесах возможна неполноценность возрастной структуры ЦП в генеративной области спектра (ЦП № 7). Последнее может быть обусловлено нерегулярностью инвазий.

По характеру возрастной структуры большинство изученных ЦП *A. septentrionale* относятся к типу нормальных полноценных, молодых или стареющих (в лесных ценозах) и способны к самостоятельному самоподдержанию. ЦП *A. septentrionale* в пихтовых лесах следует рассматривать как инвазионные по происхождению (зоогенная инвазия).

Увеличение содержания стареющих особей в лесных ЦП вида связано со способностью растений переходить в квазисенильное состояние, что ранее для *A. septentrionale* никем не отмечалось. Явление квазисенильности связывают, в первую очередь, с реакцией на неблагоприятные условия освещенности, в меньшей степени с конкуренцией за элементы минерального питания (Смирнова и др., 1984). При благоприятном изменении условий обитания квазисенильные особи способны претерпевать “обратное развитие”, возврат в предыдущие онтогенетические состояния.

Квазисенильные особи *A. septentrionale* обнаружены в лесных ЦП вида и при расчете возрастных спектров относились в группу субсенильных растений. По характеру и мощности развития подземных органов они сходны с генеративными, но производят только вегетативные, розеточные побеги. Иногда у таких растений появляются удлиненные полурозеточные побеги, как у нормальных генеративных особей, но эти побеги маломощные, несут всего 1–2 стеблевых листа и не развивают соцветий.

За счет постоянного появления квазисенильных растений и происходит появление дополнительного максимума в возрастных спектрах лесных ЦП вида. Переход молодых генеративных (а, возможно, и виргинильных) особей в квазисенильное состояние — одна из причин формирования неполноценных возрастных спектров ЦП в пихтовых лесах.

В пихтовых лесах переход растений *A. septentrionale* в квазисенильное состояние определенно обусловлен недостатком света. В осиновых лесах, где *A. septentrionale*, как правило, доминирует в травостое и плотность ЦП значительна, вероятно, сказывается также и внутривидовая конкуренция за питательные вещества. Группа квазисенильных растений позволяет удерживать занятую видом территорию в ценозе, а также играет роль потенциального резерва для повышения жизнеспособности ЦП при изменении условий обитания.

Согласно представлениям А.В. Ронгинской, Н.Н. Лашинского (1987), черневые леса

Салаирского кряжа представляют собой комплекс пихтовых, осиново-пихтовых, осиновых насаждений и крупнотравных полянных сообществ (лесных крупнотравных лугов), которые развиваются на участках естественного распада древостоев. Многолетняя динамика черневого леса происходит в результате циклической смены элементов этого комплекса, при которой "лесная" стадия неизбежно сменяется "полянкой". При образовании поляны и формировании на ней лесного луга квазисенильные особи *A. septentrionale*, омолаживаясь, способствуют увеличению плотности генеративной фракции ЦП, что приводит к повышению общей плотности ЦП за счет активизации семенного размножения растений. Квазисенильность у *A. septentrionale* на Салаире следует рассматривать как адаптацию к своеобразной, циклической динамике сообществ.

ЦП *A. septentrionale*, изученные Н.И. Федоровым и Н.А. Мартыновым в Башкирии (1993), оказались однотипными по возрастной структуре как в лесных, так и в луговых фитоценозах. Они имели сходные возрастные спектры – строго левосторонние, четко одновершинные, с абсолютным максимумом на группе виргинильных особей. Максимальная плотность башкирских ЦП *A. septentrionale*, как и на Салаире, регистрируется на полянах, которые образуются в результате усыхания древостоя. Кроме того, отмечено, что в естественных ценозах семенное размножение растений затруднено, а умеренная антропогенная нагрузка способствует прорастанию семян и формированию зарослей *A. septentrionale*. На основании своих исследований авторы заключили, что в широколиственных лесах Башкирии *A. septentrionale* – типичный вид лесовосстановительной сукцессии.

Согласно нашим исследованиям, на западносибирском участке своего ареала *A. septentrionale* является характерным представителем коренных фитоценозов черневого подпояса, хорошо адаптированным к произрастанию в этих сообществах. Значительная конкурентная мощь, высокая теневыносливость и способность растений при ухудшении условий обитания переходить в квазисенильное состояние обеспечивают виду устойчивую доминирующую роль в сложении травяного яруса черневых лесов.

Явление квазисенильности ранее описано и для других характерных обитателей подпояса черневых лесов Салаира, как травянистых, так и кустарниковых видов (Лещинский и др., 1991) и, по-видимому, является специфическим для черневых лесов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 98-04-49637

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р.П., Гулянян Т.А., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секции *Lycostictum* DC. в онтогенезе // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1976. – Т. 81. – Вып. 1. – С. 99–116.
- Лещинский Н.Н. мл. Структура и экология осиновых лесов Салаира // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Новосибирск, 1989. – 16 с.
- Лещинский Н.Н. мл., Ревякина М.П., Волкова Л.В. Стратегия жизни видов растений в разнообразии растительного покрова. – Новосибирск, 1991. – 67 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. – М., 1983. – 133 с.
- Михайловская И.С. Особенности анатомической структуры геофильного органа борца высокого *Aconitum excelsum* Reichenb. // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1976. – Т. 81. – Вып. 6. – С. 95–111.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. – Л.: Наука, 1985. – 347 с.
- Ронгинская А.В. Динамические процессы в луговых фитоценозах Салаира. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. – 159 с.
- Ронгинская А.В., Лещинский Н.Н. Сукцессионная и антропогенная динамика крупнотравных полянных сообществ Салаира // Геобот. исслед. в Западной и Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1987. – С. 104–111.

Серебрякова Т.И., Польшева Н.А. Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974. – Т. 79. – Вып. 6. – С. 78–97.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биол., 1984. – Т. 45. – № 2. – С. 216–225.

Федоров Н.И., Мартыанов Н.А. Особенности распространения и динамики ценопопуляций *Aconitum septentrionale* Koelle в растительных сообществах Башкирии // Раст. ресурсы, 1993. – Т. 29. – Вып. 3. – С. 29–34.

Цицилин А.Н., Шретер А.И. Прогноз природных ресурсов *Aconitum septentrionale* Koelle в Башкирской АССР // Раст. ресурсы, 1990. – Т. 26. – Вып. 4. – С. 513–518.

Штейнберг Е.И. Акони́т, или борец – *Aconitum* L. – Флора СССР. – М.-Л., 1937. – Т. 7. – С. 183–236.

SUMMARY

The population density and age-structure of *Aconitum septentrionale* Koelle in the Salair ridge was studied.

The significant and stable role of *A. septentrionale* at Salair's tall-herbaceous forests is caused by great competitive potency of this species, tolerance to light exposure and ability of plants to pass in quasisenile state in unfavourable conditions.