

УДК 581.52:582.736/739

Е.В. Жмудь
Г.Р. НозироваE. Zhmud'
G. Nozirova**ОНТОГЕНЕЗ И ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ASTRAGALUS AUSTROSIBIRICUS SCHISCHK. В ГОРНОМ АЛТАЕ****ONTHOGENESIS, ECOLOGICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF
ASTRAGALUS AUSTROSIBIRICUS SCHISCHK. IN ALTAI MOUNTAINS**

Изучен онтогенез и возрастная структура ценопопуляций растений *Astragalus austrosibiricus* Schischk. (сем. *Fabaceae*) в Горном Алтае. Определены два типа возрастных спектров растений и их морфологические особенности в зависимости от экологической приуроченности.

Разработка научно обоснованных рекомендаций по рациональному использованию различных видов растений включает в себя исследование состояния их природных популяций в естественных условиях произрастания. Астрагал южносибирский – *Astragalus austrosibiricus* Schischk. является перспективным кормовым растением в Горном Алтае (Ларин и др., 1951). Отмечены его лекарственные свойства (Растительные ресурсы, 1984). Вид произрастает на открытых каменистых склонах, опушках лиственных лесов, в луговых степях, по галечникам Западной, Средней, Восточной Сибири. Ксерофит. Ареал вида сибирский (Флора Сибири, 1994).

Цель данной работы – изучить онтогенез растений Астрагала южносибирского, эколого-морфологические особенности и возрастную структуру популяций в различных условиях произрастания в Горном Алтае.

Исследования онтогенеза растений проводили на юго-западном склоне Курайского хребта в окрестностях села Курай в Кош-Агачском районе в 1999 году по методике, предложенной Т.А. Работновым (1950), дополненной и уточненной А.А. Урановым и его учениками (Ценопопуляции ..., 1976). В качестве критериев для их выделения приняты следующие признаки: наличие семядолей, строение листьев, их количество, начало образования каудекса, соотношение процессов нарастания и разрушения в каудексе, количество вегетативных и генеративных побегов. Проростки и ювенильные растения описаны в условиях культуры в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН. Семена были собраны в 1997 году в Горном Алтае, в окрестностях села Тюнгур Усть-Канского района и посеяны на коллекционном участке 20 мая 2000 года. Основные уходные работы заключались в проведении прополок несколько раз за вегетационный период.

Изучение возрастной структуры ценопопуляций и эколого-морфологических особенностей проводилось в Кош-Агачском и Улаганском районах Горного Алтая (табл. 1). Однократные учеты численности и возрастной структуры ценопопуляций проводили на трансектах, состоящих из площадок по 1 м², которые закладывали вдоль и поперек склона. На каждой такой площадке выкапывали все особи данного вида и определяли их онтогенетическое состояние (j; jm; v; g1-g3; ss; s). Была также исследована межпопуляционная изменчивость некоторых морфологических признаков растений (не менее 15 особей каждой популяции), находившихся в средневозрастном генеративном состоянии. Биометрические показатели обработаны с использованием параметров вариационной статистики Г.Н. Зайцева (1984).

В онтогенезе *Astragalus austrosibiricus* были выделены три периода: прегенеративный, генеративный, постгенеративный, и 6 возрастных состояний.

Латентный период. Возобновление астрагала южносибирского осуществляется только семенным путем. Семена осыпаются в непосредственной близости от материнского растения. Семенная кожура достаточно прочная и способствует длительному сохранению всхожес-

Таблица 1

Характеристика местообитаний растений *Astragalus austrosibiricus* в Горном Алтае в 1999–2002 годах

Номер популяции, год сбора, район исследований	Пояс растительности, высота над уровнем моря, экспозиция	Название фитоценоза, общее проективное покрытие растений, %
1-99; 1999 г.; Кош-Аганский район, окрестности села Курай	Степной; h = 1200 м; склон юго-западной экспозиции	Злаково-разнотравная каменистая степь, 80 %
1-01; 2001 г.; Улаганский район, долина реки Чулышман, окрестности села Коо	Степной; h = 600 м; левый берег реки	Топольно-берёзовое редколесье на каменистом берегу реки с караганой и кизильником, 5 %
2-01; 2001 г.; Улаганский район, берег реки Башкаус в устье реки Чулышман	Степной; h = 600 м; левый берег реки	Сосново-берёзовое редколесье на каменистом берегу реки, 10 %
5-01; 2001 г.; Улаганский район, долина реки Кубадру, подъём на Улаганский перевал в 12 км от Улагана	Лесной; h = 1500 м; склон южной экспозиции	Остепнённый луг на щебнистом склоне опушки лиственничного редколесья, 50 %
1-02; 2002 г.; Улаганский район, окрестности посёлка Язула Зимовье Язулинского лесничества в 8 км от кордона	Лесной; h = 1000 м; склон южной экспозиции	Разнотравный луг на поляне лиственничного редколесья с редкими валунами, 70 %
3-02; 2002 г.; Улаганский район, на 48 км по дороге из Язулы на Саратан, долина реки Йолду	Лесной; h = 1800 м; каменистый склон южной экспозиции	Остепнённый луг под пологом лиственничного редколесья с валунами, 60 %
4-02; 2002 г.; Улаганский район, зимовье Карасу в верховье реки Башкаус	Лесной; h = 2100 м; склон южной экспозиции	Остепнённый луг на поляне лиственничного леса, 60 %
6-02; 2002 г.; Улаганский район, окрестности с. Балыктуюль, первая терраса поймы речки на левом берегу	Степной; h = 1500 м	Разнотравно-злаковый луг на поляне лиственничного редколесья, 80 %
9-02; 2002 г.; Улаганский район, долина реки Кубадру, подъём на Улаганский перевал в 12 км от Улагана	Лесной; h = 1500 м; склон южной экспозиции	Злаково-разнотравный луг на опушке елово-лиственничного леса, 50 %

ти семян, по крайней мере в течение нескольких лет.

Прегенеративный период. Для астрагала южносибирского, как и для большинства представителей этого рода, характерно надземное прорастание семян. Проростки развиваются в течение 20 дней. Основная масса семян при интродукции проросла к началу июня. Семядоли округлые, довольно крупные. Первые настоящие листья простые, на длинном черешке. Всего развиваются от 1 до 4 простых листьев. В конце июня растение переходит в ювенильное (j) возрастное состояние. Признаком перехода в ювенильное состояние является появление тройчатых листьев. Семядоли сохраняются. В середине июля семядоли засыхают, на растении появляются сложные непарноперистые листья, что является признаком перехода растений в иматурное возрастное состояние (im). Растение представлено первичными побегами. Начинается развитие пазушных побегов. В природной популяции астрагала южносибирского имма-

турные особи имеют 2–3 побега, от 3 до 4 листьев на побеге. Этот период считается началом кушения. Формируется одноглавый каудекс, диаметр которого в среднем достигает 0,5 см.

В условиях интродукции к концу августа растения переходят в виргинильное состояние, признаком чего является формирование удлинённых побегов.

Виргинильные особи вида (v) в природной популяции имеют 5–6 удлинённых побегов с 4–6 сложными непарноперистыми листьями. Диаметр каудекса составляет 2–4 см. В данном состоянии максимальная высота побегов колеблется от 16 до 22 см. (табл. 2).

Генеративный период. С переходом в генеративное состояние верхушечная почка побега, нарастающего все предыдущее время моноподиально, разворачивается в генеративный монокарпический побег удлинённого типа. Большая часть монокарпического побега к концу вегетационного периода отмирает, а возобновление происходит за счет крупных почек, расположенных в подземной части побега. В средней части побега из пазушных почек формируются побеги обогащения, которые увеличивают семенную продуктивность и фотосинтетическую поверхность листьев растений.

Молодые генеративные растения (g1) астрагала южносибирского, описанные в природной популяции, имеют от 4 до 9 вегетативных побегов и от 1 до 3 генеративных побегов. Диаметр каудекса 0,8–1,8 см. Намечаются первые признаки будущей партикуляции – на месте отмерших побегов усиливаются процессы разрушения (табл. 2).

Средневозрастные генеративные особи (g2) характеризуются наибольшей мощностью. У растений этого возрастного состояния число побегов, размеры, биомасса, семенная продуктивность и другие показатели достигают максимума (табл. 2). Процесс нарастания и разрушения уравниваются. Уменьшается количество вегетативных побегов, а количество генеративных побегов увеличивается, диаметр каудекса и число его глав возрастает с 1 до 2.

С возрастом у особей астрагала южносибирского усиливаются процессы отмирания. У старых генеративных особей происходит рассечение каудекса перещипами и увеличивается число глав каудекса до 3–5. Начинается уменьшение размера каудекса за счет частичного отмирания побегов. Уменьшается размер растений, биомасса и семенная продуктивность. Начина-

Таблица 2

Некоторые количественные показатели разных возрастных состояний растений
Astragalus austrosibiricus Schischk. (популяция 1–99)

Возрастное состояние	im	v	g1	g2	g3	ss
Количественные признаки	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m
Длина побега, см	-	-	24,7±0,8	25,3±0,5	23,8±0,6	18,0±4,0
Диаметр каудекса, см	1,4±0,1	3,6±0,5	3,4±0,3	5,9±0,4	5,7±0,3	3,9±0,3
Длина соцветия, см	-	-	3,2±0,2	3,8±0,1	3,1±0,2	-
Число побегов в особи	2,4±0,2	5,6±0,9	5,6±0,4	8,8±0,5	6,2±0,4	4,4±0,3
Число генеративных побегов	-	-	2,0±0,2	5,9±0,4	2,7±0,3	1,0±0,1
Число вегетативных побегов	2,5±0,2	5,6±0,9	3,9±0,4	3,4±0,3	4,0±0,4	4,4±0,3
Число листьев на побеге	4,9±0,4	3,9±0,2	4,2±0,2	5,0±0,7	4,0±0,2	5,0±1,0

ется отмирание глав каудекса и их разложение.

Постгенеративный период. Особи, утратившие способность цвести и плодоносить, переходит в субсенильное (ss) возрастное состояние. Субсенильные особи имеют от 2 до 8 розеточных вегетативных побегов. Диаметр каудекса до 3 см. Корневая система и каудекс сильно разрушены, живыми остаются отдельные главы каудекса.

Сенильные особи найдены не были.

В течение жизни у растений астрагала южносибирского сохраняется стержневой корень, поэтому растения можно отнести к группе стержнекорневых многоглавых травянистых бази-

симподиальных поликарпиков с монокарпическими побегами полурозеточного типа.

Возрастная структура ценопопуляции является одним из наиболее существенных ее признаков. Эта сторона структурной организации обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию в различных эколого-фитоценотических условиях и определяет ее устойчивость (Заугольнова, Смирнова, 1978).

Возрастная структура ценопопуляций астрагала южносибирского (рис.) описана на высоте 600–2100 м н. у. м. в Горном Алтае (см. табл. 1). Не описана возрастная структура популяций 1-01 и 2-01, произраставших на каменистых берегах рек и представленных только генеративными особями.

В спектрах популяций 1-99 и 5-01, находящихся на каменисто-щебнистых субстратах, наблюдаются два пика. Один приходится на долю прегенеративных особей (имматурных и виргинильных, соответственно), и второй, больший, пик приходится на долю субсенильных и старовозрастных особей. Эти ценопопуляции можно считать нормальными, неполночленными (Работнов, 1950) (рис.). Существенная доля молодых растений в этих популяциях (15–23 %) объясняется исключительно семенным возобновлением и медленными темпами развития растений в прегенеративном периоде (цветение наступает на 8–10 год). Второй пик приходится на особи, находящиеся в старовозрастном генеративном состоянии и постгенеративные. Это связано с партикуляцией в конце генеративного периода, связанной со старением и разделением отдельных глав каудекса в старом генеративном состоянии.

Для других ценопопуляций вида характерным является мономодальный спектр, пик которого приходится, в основном, на долю генеративных растений – средневозрастных или старовозрастных. Преобладанием или равным количеством средневозрастных особей характеризуются популяции 9-02 и 6-02, произрастающие в луговых фитоценозах. В первом случае они произрастали в окрестностях села на разнотравно-злаковом лугу, предназначенном для сенокоса. Во втором случае – в месте, небезопасном для выпаса скота, на краю высокого обрыва. Заметные следы выпаса были обнаружены в местах произрастания популяции 4-02 и 1-02, где обнаружены растения, выбитые копытами животных. Живые побеги в них расположены только по краям, центральная часть особи повреждена вытаптыванием. Растения этих местообитаний несут определенную пастбищную нагрузку. На долю генеративных растений во всех исследованных популяциях приходится 60–80 %. Спектр популяций неполночленный, так как левая часть либо полностью отсутствует, либо представлена растениями какого-либо одного возрастного состояния прегенеративного периода. Ценопопуляции астрагала южносибирского можно отнести к стареющим, так как преобладают старовозрастные генеративные растения и довольно существенна доля субсенильных особей. В ценопопуляциях с мономодальными спектрами имматурных и виргинильных особей мало либо их нет совсем. По-видимому, в луговых ценопопуляциях прегенеративный период непродолжителен, и растения в более благоприятных условиях достаточно быстро переходят в генеративное состояние. Кроме того, молодые растения наименее устойчивы к выпасу.

Растения исследованных популяций характеризовались определенной изменчивостью морфологических признаков в разных эколого-фитоценотических условиях (табл. 3).

В 1,5–1,8 раза растения астрагала южносибирского отличались числом и размерами соцветий на побеге и цветков в соцветии, диаметром каудекса, числом листьев и междоузлий. В 2–2,5 раза – размерами побегов и долей листа, количеством боковых побегов, сформировавшихся на генеративном побеге. Более всего в разных фитоценотических условиях колебалось число побегов и соотношение числа генеративных и вегетативных побегов, которое является для бобовых сортовым признаком (Магомедмирзаев, 1990). Эти показатели колебались в разных условиях в 3,6–3,8 раза. Несколько большими линейными размерами по сравнению с растениями других популяций отличались растения популяции 1-01, произраставшие на берегу реки Чулышман. Вероятно, это связано с затенением растений, с одной стороны, кронами деревьев, с другой – крупными валунами, в тени которых произрастала основная часть растений. В этой

Таблица 3

Морфологическая характеристика *Astragalus austrosibiricus*, произрастающего в Горном Алтае, 1999–2002 г.

№ популяции	1-99	1-01	2-01	5-01	1-02	3-02	4-02	6-02	9-02
	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m	M±m
Длина побега, см	25,3±0,5	56,7±2,2	28,7±0,9	21,4±1,0	27,8±0,7	30,4±0,9	28,6±0,9	30,4±1,2	30,9±1,5
Диаметр каудекса, см	5,9±0,4	6,9±1,2	4,2±0,4	4,1±0,4	6,7±0,4	6,1±0,4	5,7±0,3	6,2±1,3	6,1±0,4
Длина листочка, см	1,3±0,1	3,0±0,1	1,9±0,1	1,4±0,1	1,4±0,1	1,6±0,1	1,6±0,1	1,6±0,1	1,9±0,1
Ширина листочка, см	0,4±0,1	0,7±0,1	0,6±0,1	0,5±0,1	0,5±0,1	0,6±0,1	0,6±0,1	0,5±0,1	0,6±0,1
Длина соцветия, см	3,8±0,1	5,9±0,4	3,7±0,2	3,4±0,2	3,9±0,2	4,7±0,3	3,5±0,2	4,3±0,3	4,8±0,2
Ширина соцветия, см	1,8±0,1	1,5±0,1	1,4±0,1	1,4±0,1	1,3±0,1	1,3±0,1	1,4±0,1	1,3±0,1	1,1±0,1
Число междоузлий	3,2±0,2	3,9±0,2	3,1±0,1	2,2±0,1	2,2±0,1	2,9±0,1	3,0±0,1	2,8±0,2	2,7±0,2
Число боковых побегов	1,2±0,2	1,3±0,2	0,8±0,1	0,5±0,1	0,5±0,1	0,8±0,1	0,6±0,1	1,1±0,2	0,7±0,1
Число листьев	5,0±0,7	4,7±0,2	3,5±0,1	2,8±0,1	3,4±0,1	3,7±0,1	3,8±0,2	4,0±0,3	3,4±0,3
Число побегов в особи	8,8±0,5	21,4±4,;	12,7±1,8	12,8±1,7	32,0±3,0	26,6±2,5	18,0±1,8	19,4±1,5	21,7±1,3
Число соцветий на побеге	1,5±0,1	1,7±0,1	1,7±0,1	1,3±0,1	1,6±0,1	1,7±0,1	1,7±0,1	2,2±0,1	1,6±0,1
Число цветков в соцветии *	36,1±2,7	26±2,8	-	-	27,1±1,1	36,7±2,1	39,1±2,1	39,6±3,6	40,4±2,9
Соотношение числа генеративных и вегетативных побегов	2,8±0,3	2,7±1,2	1,4±0,3	1,1±0,2	1,5±0,2	2,7±0,5	1,7±0,3	3,9±0,9	1,2±0,2

Примечание: прочерк означает отсутствие данных

же популяции число сформировавшихся цветков на генеративном побеге было наименьшим. Меньшими линейными размерами (длина побега, число побегов в особи) характеризовались растения популяции 5-01, 1-99, произраставшие на уплотненных щебнисто-каменистых грунтах южных склонов холмов. Они были более низкорослыми, с небольшими, относительно многочисленными соцветиями (см. табл. 3), что связано с условиями большей инсоляции и

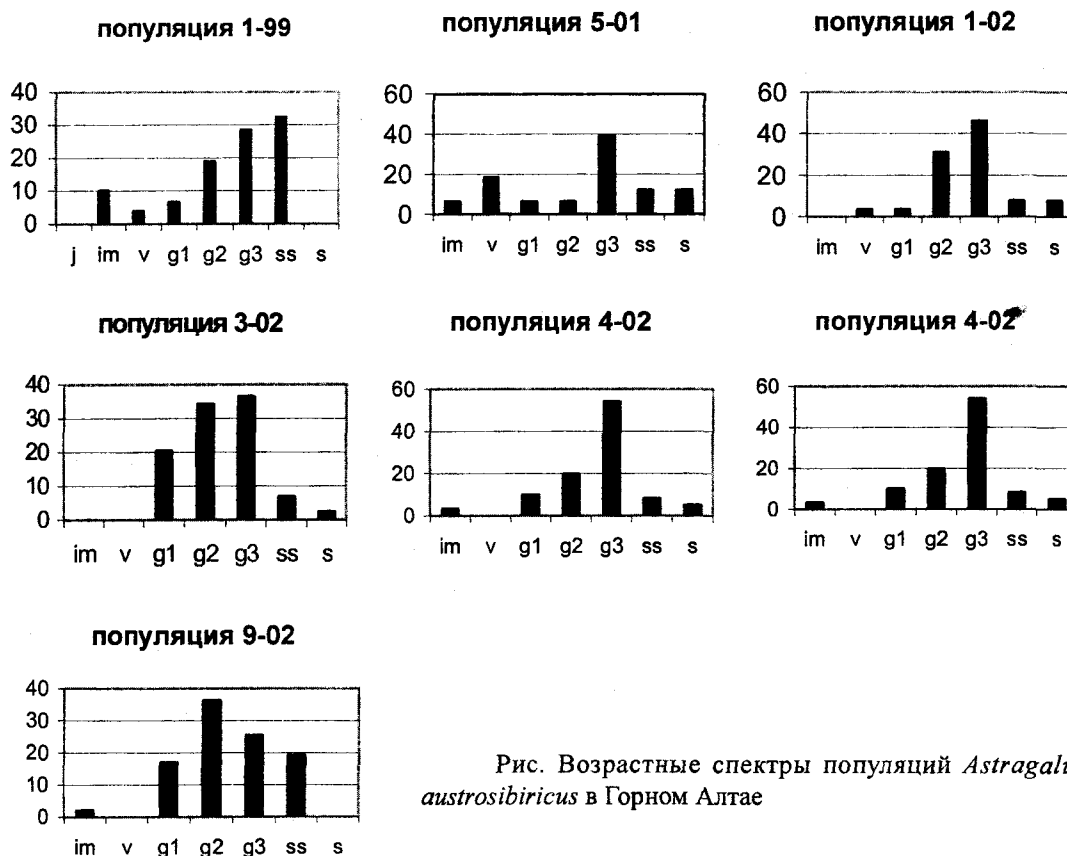


Рис. Возрастные спектры популяций *Astragalus austrosibiricus* в Горном Алтае

недостаточным увлажнением на уплотненных каменисто-щебнистых грунтах.

В результате изучения онтогенеза, возрастной структуры ценопопуляций и биометрических показателей средневозрастных генеративных растений астрагала южносибирского (*Astragalus austrosibiricus* Schischk.) в различных условиях произрастания в Горном Алтае выяснилось, что:

- астрагал южносибирский имеет онтогенез, включающий четыре периода и шесть возрастных состояний;
- его жизненная форма относится к типу моноцентрических каудексообразующих биоморф;
- возрастные спектры вида разделяются на две группы в зависимости от условий произрастания: бимодальные – на щебнисто-каменистых грунтах и мономодальные – в луговых фитоценозах;
- наиболее крупными размерами отличались растения, произрастающие на затененном каменистом берегу реки Чулышман под пологом леса, мелкими – особи, произраставшие на щебнисто-каменистых уплотненных грунтах южных склонов.

ЛИТЕРАТУРА

- Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура), 1976. – С. 81–92.
- Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений // Журн. общ. биол., 1978. – Т. 39, № 6. – С. 849–858.
- Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984.
- Ларин И.В. и др. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. – М.-Л., 1951. – Т. 2.
- Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. – М., 1990.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, 1950. – Вып. 6. – С. 74–79.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства *Hydrangeaceae* – *Haloragaceae*. – Л., 1987.
- Флора Сибири Т. 9. *Fabaceae* (Leguminosae). – Новосибирск: Наука, 1994. – 277 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М., 1976.

SUMMARY

The onthogenesis and age structure of *Astragalus austrosibiricus* Schischk. (*Fabaceae*) in Altai Mountains was studied. As a result age structure of mountain steppe and meadow coenopopulations and morphological features of flowering plants were determined.