

С.В. Бытотова

**ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ  
PARAVER CHAKASSICUM PESCHKOVA В КОЙБАЛЬСКОЙ СТЕПИ  
РЕСПУБЛИКИ ХАКАСИЯ**

**Аннотация.** Приводятся особенности экологии, фитоценотической приуроченности, биоморфологии, онтогенеза и демографической структуры ценопопуляций редкого эндемичного вида *Paraver chakassicum*.

**Ключевые слова:** *Paraver chakassicum*, эндемик, экология, биоморфология, онтогенез, демография, состояние ценопопуляций, Республика Хакасия.

*Paraver chakassicum* – алтае-приенисейский эндемик, редкий вид, внесенный в Красную книгу Республики Хакасия со статусом 3 (R) [1. С. 112].

Цель данного исследования – изучение распространения, фитоценотической приуроченности, биоморфологии, онтогенеза и структуры популяций *Paraver chakassicum*.

Флористическое обследование территории Республики Хакасия и Минусинской степи Красноярского края, анализ фондовых материалов Гербария им. П.Н. Крылова (г. Томск, ТК), Гербария ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск, NS), Гербария им. Сырейщикова (г. Москва, MW), Гербария БИН РАН им. В.Л. Комарова (г. Санкт-Петербург, LE) и литературных источников [2, 3], показали, что вид встречается в Республике Хакасия, Республике Тыва, на Алтае и юге Красноярского края. Основной ареал *P. chakassicum* расположен в Абаканской степи Республики Хакасия.

**Материалы и методы исследований**

Исследования проводились на территории Республики Хакасия в Койбальской степи (Бейский район, окрестности с. Бондарево и с. Табат) в 2004 г. Онтогенез и строение ценопопуляций (ЦП) *P. chakassicum* изучали в 2 растительных сообществах (описания 1, 2). При изучении онтогенеза и демографической структуры ценопопуляций использовали принятые в современной популяционной биологии растений принципы и методы, разработанные Т.А. Работновым, А.А. Урановым и их школами [4–7]. Поскольку *P. chakassicum* является эндемичным и редким видом, исследование его биоморфологии и популяционной биологии проводили на одних и тех же площадках с минимальным изъятием особей из популяции [8].

В качестве основных демографических параметров ценопопуляции были изучены: онтогенетический (возрастной) спектр, жизненность и способ самоподдержания.

Демографическую структуру определяли как соотношение разных онтогенетических (возрастных) групп. Онтогенетический спектр представлен в виде гистограмм, в которых отражено относительное участие возрастных групп (в процентах от общего числа особей). Для изучения плотности и онтогенетической структуры ценопопуляции *P. chakassicum* в сообществах закладывались трансекты, разделенные на площадки размером 0,25 м<sup>2</sup>. На площадках подсчитывалось общее число особей для определения плотности ценопопуляции и число особей разных возрастных групп для определения онтогенетических спектров. В качестве счетной единицы использовалась морфологически целостная особь. Тип ценопопуляций определялся по двум классификациям: А.А. Уранова, О.В. Смирновой (на основе критерия абсолютного максимума) [9] и «дельта-омега» ( $\Delta-\omega$ ) Л.А. Животовского [10]. Жизненность популяции определяли по мощности генеративных особей (молодых, средневозрастных и старых) с учетом плотности и полночленности. На основании анализа всех параметров определяли состояние ценопопуляций *P. chakassicum*.

Экологическая оценка местообитаний проводилась с использованием стандартных экологических шкал Л.Г. Раменского [11–13].

## Результаты и их обсуждение

### Экология *Papaver chakassicum*

*P. chakassicum* в Койбальской степи произрастает на высоте от 600 до 780 м над ур. м., занимая верхнюю треть или привершинную часть невысоких гор. На склонах вид встречается по выходам скал и на каменисто-щебнистых участках в составе злаково-разнотравных, альпийско-астрово-полынно-тонконоговых степей. Приведем краткую характеристику фитоценозов с участием *P. chakassicum*:

1. Злаково-разнотравная каменистая степь с выходами скал на вершине горы (окр. с. Бондарево, Бейский р-н). Травостой разреженный, представлен 17 видами цветковых растений; общее проективное покрытие травяного покрова составляет 10–15%, средняя высота травостоя – 25 см. Проективное покрытие 1–2% отмечено для *Papaver chakassicum*, *Oxytropis nuda* Basil., *Thymus sibiricus* (Serg.) Klokov et Shost., *Artemisia frigida* Willd., *Potentilla sericea* L., *Silene repens* Patrin, *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng и др. По выходам скал встречаются единичные особи *Woodsia calcarea* (Fomin) Schmakov, *Patrinia rupestris* (Pall.) Duf., *Alyssum obovatum* (С.А. Mey.) Turcz. и др.

2. Альпийско-астрово-полынно-тонконоговая закустаренная луговая степь (окр. с. Табат, Бейский р-н) на западном склоне горы. Разреженный кустарниковый ярус представлен *Caragana arborescens* Lam. и *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. Проективное покрытие травостоя составляет 40%, средняя высота травяного покрова – 35 см. В фитоценозе преобладают *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Aster alpinus* L., *Artemisia commutata* Bess. В меньшем обилии (1–2%) отмечены: *Senecio erucifolius* L., *Veronica incana* L., *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz., *Aconopogon alpinum* (All.) Schur, *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Papaver chakassicum*, *Potentilla acaulis* L., *Galium verum* L. и др.

Расчеты по шкалам увлажнения, богатства и засоления почв и пастбищной дигрессии показали, что на довольно богатых и богатых почвах (ступени 13–14 по шкале богатства и засоления почвы) с лугово-степной (49) и сухолуговой (54) ступенями увлажнения, со слабым и умеренным (ступени 3 и 5 пастбищной дигрессии) влиянием выпаса фитоценотический оптимум *P. chakassicum* отмечен в злаково-разнотравной степи (окр. с. Бондарево, Республика Хакасия), расположенной по юго-западному склону на богатых почвах (ступень 14 богатства и засоленности почвы), с лугово-степной ступенью увлажнения (49) и умеренным влиянием выпаса (5), где он встречается с обилием *sr* в группах и проективным покрытием 1–2%, т.е. является эутрофом и мезоксерофитом [11–13].

Сообщества 1, 2 в момент исследования были в ненарушенном и слабонарушенном состоянии вследствие прогона и выпаса крупного и мелкого рогатого скота.

### Биоморфология

*Papaver chakassicum* – стержнекорневой травянистый поликарпик с многоглавым каудексом, вегетативными розеточными полициклическими и удлиненными пазушными монокарпическими генеративными надземными побегами; гемикриптофит.

Корневая система состоит из маловетвящегося стержневого корня. Корень гибкий, волокнистый, прочный на разрыв, снаружи покрыт светло-коричневой корой. В базальной его части выражены горизонтальные складки коры, свидетельствующие о контрактильной деятельности, в результате чего каудекс постоянно оказывается погруженным в почву. Каудекс ветвистый, несущий спящие почки и «пеньки» отмерших листьев. К концу жизни корень и каудексы скручиваются.

Побеговая система *P. chakassicum* состоит из надземных и подземных побегов. Надземные побеги розеточные вегетативные (главный и боковые) и пазушные удлиненные генеративные. Вегетативные розеточные побеги полициклические, с неопределенно долго функционирующей верхушечной почкой и моноподиальным нарастанием. Листья, густо опушенные жестковатыми волосками, состоят из черешка, переходящего в листовую пластинку. Листовая пластинка глубоко надрезана на узкие доли или рассечена на вытянутые сегменты.

Генеративные побеги (цветоносы) длинные, крепкие, безлистные, с крупными одиночными желтыми цветками. Цветоносы в 2,5–3 раза превышают по длине листья, покрыты жесткими отстоящими светлыми волосками. После плодоношения цветоносы сохраняются в течение некоторого времени.

Подземная побеговая система взрослых особей представлена многоглавым каудексом, формирующимся в результате неопределенно долгого моноподиального нарастания за счет деятельности меристемы верхушечной почки главного розеточного побега и/или в результате последовательной деятельности верхушечных почек боковых розеточных побегов, образующихся из спящих почек в случае отмирания верхушечной почки главного побега.

### Онтогенез

В онтогенезе *P. chakassicum* выделено 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный) и 9 возрастных (онтогенетических) состояний: проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, средневозрастное, старое генеративное, субсенильное и сенильное (рис. 1).

Признаками, маркирующими возрастные состояния, являются: наличие семядольных листьев, степень развития розеточного побега: число, размеры и морфология листьев, степень развития и разветвленности каудекса, размеры стержневого корня, наличие и степень развития генеративных побегов.

**Латентный период** представлен семенами (se). Семена очень мелкие, 0,08 мм длиной и 0,04 мм шириной, изогнутые, кожистые, с сетчатой поверхностью, от коричневого до темно-коричневого цвета. Плод – многосемянная, вскрывающаяся порами прямостоячая продолговатая коробочка 12 мм длиной и 4 мм шириной. Поверхность коробочки имеет продольные борозды и покрыта светлыми жестковатыми шипиками.

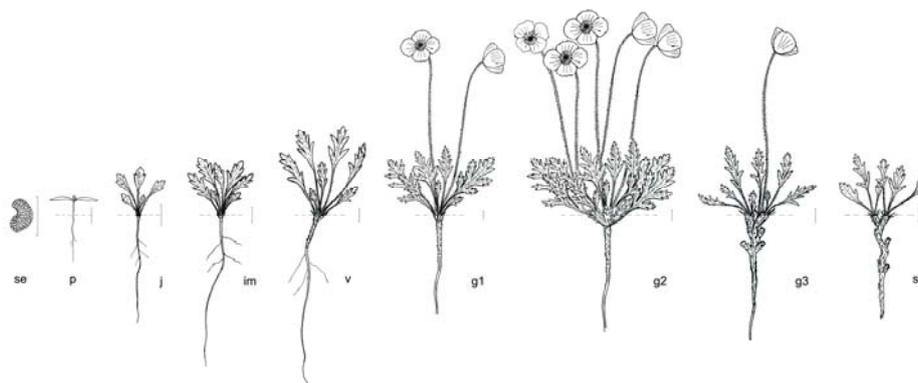


Рис. 1. Онтогенез *Papaver chakassicum*. Онтогенетические состояния: se – семя, p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное генеративное, g3 – стареющее генеративное, ss – субсенильное. Масштабная линейка для se–p равна 1 мм; для j–ss – 1 см

**Прегенеративный период** представлен проростками, ювенильными, имматурными и виргинильными растениями.

Проростки (p) имеют продолговатые семядольные листья, сросшиеся в основании, 1,5 мм длиной и 0,05 мм шириной, гипокотиль длиной 4 мм и главный корень длиной 5–6 мм. В лабораторных условиях проростки, кроме семядольных, имеют 1 настоящий простой цельный лист и отличаются более крупными размерами: семядольные листья до 2,5–3 мм длиной и 0,1 мм шириной; гипокотиль 4–8 мм длиной; главный корень 8–10 мм длиной. Первый настоящий лист появляется на 23-й день с момента прорастания, цельный, сизоватый, яйцевидной формы, сверху опушенный длинными прижатыми волосками (см. рис. 1).

Ювенильные (j) растения состоят из главного вегетативного розеточного побега, несущего 3–6 листьев длиной 7–17 мм (таблица). Листья продолговатояйцевидные цельные и/или в верхней трети с 1 парой лопастей (см. рис. 1). В конце ювенильного состояния начинается формирование каудекса. В лабораторных условиях на 30–35-й день, с появлением 2–3-го настоящих листьев, особи переходят в ювенильную стадию, на 48-й день розетка несет 5 листьев.

**Морфометрическая характеристика *Papaver chakassicum***

| Признак                        | Онтогенетические состояния     |                               |                               |                              |                                  |
|--------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|------------------------------|----------------------------------|
|                                | j                              | im                            | v                             | g1                           | g2                               |
| Число розеток                  | 1                              | 1                             | $\frac{1,3 \pm 0,2}{1-3}$     | $\frac{1,8 \pm 0,1}{1-2}$    | $\frac{14,5 \pm 1,5}{6-24}$      |
| Число листьев в розетке        | $\frac{5 \pm 0,3}{3-6}$        | $\frac{7,1 \pm 0,4}{4-11}$    | $\frac{7,2 \pm 0,5}{4-10}$    | $\frac{9,7 \pm 0,6}{6-13}$   | $\frac{8,7 \pm 0,4}{7-11}$       |
| Число листьев на особи         | $\frac{5 \pm 0,3}{3-6}$        | $\frac{7,1 \pm 0,4}{4-11}$    | $\frac{9,0 \pm 1,0}{4-18}$    | $\frac{16,2 \pm 1,1}{10-24}$ | $\frac{110,9 \pm 11,6}{48-170}$  |
| Число генеративных побегов     | –                              | –                             | –                             | $\frac{1,8 \pm 0,3}{1-4}$    | $\frac{43,8 \pm 6,4}{18-80}$     |
| Длина генеративного побега, см | –                              | –                             | –                             | $\frac{12,7 \pm 0,4}{10-16}$ | $\frac{20,0 \pm 0,5}{1,2-28}$    |
| Длина листа, см                | $\frac{1,0 \pm 0,2}{0,1-1,7}$  | $\frac{2,2 \pm 0,4}{1,2-3,7}$ | $\frac{5,7 \pm 0,3}{4,7-8,9}$ | $\frac{7,5 \pm 1,8}{3,8-9}$  | $\frac{13,0 \pm 0,4}{11,5-16,0}$ |
| Длина каудекса, см             | $\frac{0,26 \pm 0,0}{0,1-0,4}$ | $\frac{0,4 \pm 0,0}{0,2-1,0}$ | $\frac{1,0 \pm 0,0}{0,5-1,3}$ | $\frac{1,7 \pm 0,2}{1-4}$    | $\frac{3,7 \pm 0,3}{2,5-5}$      |
| Длина главного корня, см       | $\frac{2,5 \pm 0,2}{1,5-3,6}$  | $\frac{3,8 \pm 0,2}{2-6}$     | $\frac{6,8 \pm 0,4}{5-11}$    | $\frac{19,8 \pm 0,7}{14-24}$ | $\frac{32,2 \pm 0,9}{27-38}$     |

*Примечание.* Прочерк – отсутствие признака у особей в данном возрастном состоянии. В числителе приведено среднее значение с доверительным интервалом, в знаменателе – пределы изменения признака.

Имматурные (im) особи однопобеговые, состоят из главного вегетативного розеточного побега с 5–11 листьями. Листья с двух сторон густо опушены длинными светлыми волосками, листовая пластинка особей неглубоко надрезана на 1–3 пары лопастей (см. рис. 1). В лабораторных условиях растения переходят в имматурную стадию через 65 дней с момента прорастания семян, их листья по размерам в 2–3 раза превышают таковые особей, произрастающих в природных популяциях, и имеют более редкое и мягкое опушение (а не густое и жесткое).

У виргинильных (v) растений начинается формирование многоглавого каудекса в результате развития боковых розеточных побегов из спящих почек: особи, как правило, состоят из главного и 1–2 боковых розеточных побегов 1-го порядка, главный побег может отмирать. Каждая розетка несет от 4 до 10 листьев (см. таблицу). Листовая пластинка более глубоко надрезана на узкие доли или рассечена на вытянутые сегменты (см. рис. 1). В лабораторных условиях особи вступают в виргинильную стадию на 87-й день. Растения

состоят из 1 главного розеточного побега с 11–13 листьями, из них 3–4 листа более глубоко рассечены на узкие доли и по внешнему виду уже напоминают листья взрослых растений. У особей, высаженных в открытый грунт, к концу вегетационного сезона число листьев в розетке достигает 18.

**Генеративный период** представлен молодыми, средневозрастными и стареющими генеративными растениями (см. рис. 1).

Молодые генеративные (g1) растения имеют главный и боковые розеточные побеги 1-го порядка или только боковые; на некоторых розеточных побегах формируется по 1 генеративному побегу; в целом молодые генеративные особи образуют до 4 генеративных побегов. В условиях культуры появление первого цветоноса отмечено через 7 месяцев с момента прорастания (первые стадии развития растений проходили в лаборатории, затем растения были высажены в грунт).

В средневозрастном (g2) состоянии онтогенеза особи образуют максимальное число генеративных и розеточных побегов 1-го, 2-го и последующих порядков, у них увеличивается длина листьев, каудекса и главного корня (см. таблицу).

У стареющих генеративных (g3) растений начинают отмирать боковые розетки, число генеративных побегов сокращается до 1–3, размеры листьев уменьшаются до 48 мм (см. таблицу).

**Постгенеративный период** представлен субсенильными и сенильными растениями (см. рис. 1).

Субсенильные (ss) растения имеют до 4 вегетативных розеточных побегов с 3–4 листьями длиной до 55 мм, внешне похожими на листья ювенильных и имматурных растений. У особей резко выражены процессы отмирания побегов и корневой системы. На этой стадии онтогенеза начинается распад особи на партикулы в результате отмирания или расщепления главного корня.

Сенильные (s) растения имеют 1–2 живых розеточных побега с 7 листьями. Листья упрощаются и напоминают листья ювенильных растений. Каудекс длиной 40 мм, несет множество отмерших остатков побегов. У особей в данном возрастном состоянии еще более выражены процессы отмирания надземных побегов, каудекса и корневой системы.

### ***Демографическая структура и состояние ценопопуляций *P. chakassicum****

Ценопопуляции *P. chakassicum* характеризуются невысокой плотностью и контагиозным распределением особей по площади ценоза. Контагиозное распределение связано с недалеким рассеиванием семян от производящих их особей, в связи с чем недалеко от генеративных особей располагаются группы проростков и подроста.

Строение и состояние ценопопуляций изучено в 2 ценозах: ЦП 1 в злаково-разнотравном каменистом степном ценозе с умеренным влиянием выпаса и ЦП 2 в альпийско-астрово-полынно-тонконоговой луговой степи со слабым влиянием выпаса (рис. 2).

В обеих ценопопуляциях преобладают прегенеративные особи от проростков до виргинильных, что свидетельствует об эффективном семенном раз-

множении. В ЦП 1 максимум отмечался для ювенильных особей, в ЦП 2 преобладали виргинильные. Отсутствие проростков в ЦП 2 связано с большой их элиминацией и задернованностью почвы злаками, препятствующей прорастанию семян и выживанию менее конкурентоспособных (по сравнению со злаками) проростков. По классификациям А.А. Уранова, О.В. Смирновой [9] и Л.А. Животовского [10] обе ценопопуляции являются молодыми, нормальными, неполночленными. Всхожесть семян, взятых из ЦП 2, составила всего 5%.

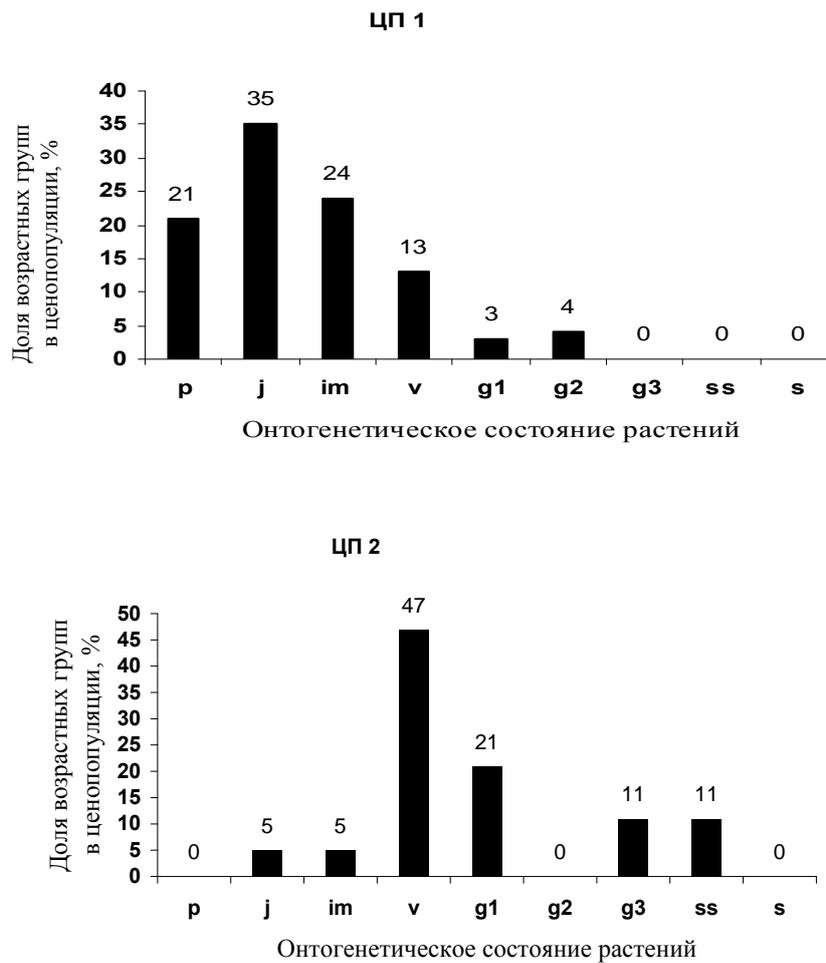


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций *Papaver chakassicum*:  
 ЦП 1 – злаково-разнотравная степь;  
 ЦП 2 – альпийско-астрово-полынно-тонконоговая степь

Преобладание в ценопопуляциях прегенеративных особей, несмотря на низкую всхожесть (5%) семян, обусловлено тем, что генеративные особи,

особенно средневозрастные, содержат большое число (до 80) генеративных побегов, продуцирующих огромное количество семян. Невысокое содержание или отсутствие особей генеративной и старой части спектра, вероятно, связано с невысокой продолжительностью жизни на этих стадиях онтогенеза. Умеренный выпас скота не сказывается отрицательно на состоянии ЦП, т.к. приводит к появлению свободных мест, необходимых для прорастания семян и приживания проростков.

Самоподдержание ценопопуляций осуществляется исключительно семенным путем. Вегетативное размножение, происходящее в форме сенильного распада особи с образованием слабожизнеспособных партикул, не является эффективным и не играет роли в самоподдержании популяций *P. chakassicum*. Устойчивость ценопопуляций *P. chakassicum* обеспечивается значительной продолжительностью генеративного периода.

Исследование показало, что ценопопуляции *P. chakassicum*, находящиеся в Койбальской степи Республики Хакасия, характеризуются как молодые, нормальные, неполночленные. Самоподдержание их осуществляется только семенным путем, т.к. сенильный распад особей не является эффективным вегетативным размножением.

Умеренный выпас скота не сказывается отрицательно на существовании ценопопуляции, поскольку снижает ее конкуренцию со злаками и приводит к образованию свободных мест, пригодных для прорастания семян и приживания проростков. Интенсивный выпас может иметь негативное влияние, поскольку приводит к повреждению и гибели розеточных побегов, уничтожению генеративных побегов, из-за чего значительно уменьшается образование семян, вытаптываются проростки и слабый в конкурентном отношении (по сравнению со взрослыми особями) подрост.

Основными лимитирующими факторами *P. chakassicum* являются чрезмерный выпас скота, пожары, высокая задернованность ценозов. Необходимо проводить регулярные наблюдения за состоянием ценопопуляций этого вида.

Местообитание (окр. с. Бондарево, Бейский район) *P. chakassicum* с совместным произрастанием ряда редких и исчезающих видов (*Allium tuvinicum* (Friesen) Friesen, *Oxytropis nuda*, *O. macrosema* Bunge) на территории Республики Хакасия может быть рекомендовано для местной охраны. В настоящее время оно используется под выпас скота и подвергается весенним поджогам.

### Литература

1. Красная книга Республики Хакасия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов / И.М. Красноборов, Е.С. Анкипович, И.И. Вишневецкий и др. Новосибирск: Наука, 2002. 264 с.
2. Пешкова Г.А. *Papaver chakassicum* // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1994. Т. 7. С. 18.
3. Флора островных приенисейских степей: Сосудистые растения. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2002. 156 с.
4. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. Геоботаника. Вып. 6. С. 7–204.
5. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–14.

6. *Ценопопуляции растений* (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.
7. *Ценопопуляции растений* (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
8. *Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов Красной книги СССР*. М.: Наука, 1986. 33 с.
9. *Уранов А.А., Смирнова О.В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. 1969. Т. 74, № 1. С. 119–134.
10. *Животовский Л.А.* Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2002. № 1. С. 3–7.
11. *Раменский Л.Г. и др.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
12. *Цаценкин И.А.* Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе: Дониш, 1967. 223 с.
13. *Цаценкин И.А.* Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М.: ВНИИК им. В.Р. Вильямса, 1974. 246 с.