

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
SAUSSUREA SALICIFOLIA (ASTERACEAE)
В КУЗНЕЦКОМ АЛАТАУ© М. Н. Шурупова,¹ *, **, И. И. Гуреева,* Н. А. Некратова**

Изучены особенности распространения, фитоценотическая приуроченность, биоморфология и онтогенез *Saussurea salicifolia*, а также проведена оценка состояния двух ценопопуляций этого вида на Кузнецком Алатау (окрестности с. Ефремино, Республика Хакасия).

S. salicifolia — длинностержнекорневой летнезеленый травянистый поликарпик с многоглавым каудексом, розеточными полициклическими вегетативными и полурозеточными полициклическими монокарпическими генеративными побегами. Изученные ценопопуляции *S. salicifolia* характеризуются низкой плотностью (2 ос./м²), являются нормальными, неполноценными; характеризуются накоплением генеративных (64—66 %), небольшим участием прегенеративных (6—17 %) и заметным присутствием постгенеративных (21—28 %) особей. По классификации «дельта—омега» одна из изученных ценопопуляций является переходной, другая — стареющей. В самоподдержании ценопопуляций *S. salicifolia* основную роль играет семенное возобновление. Показатели семенной продуктивности ценопопуляций невелики.

Ключевые слова: *Saussurea salicifolia*, онтогенез, структура ценопопуляций, семенная продуктивность, Кузнецкий Алатау.

Соссюрея иволистная (горькуша иволистная, голубушка) *Saussurea salicifolia* (L.) DC. — лекарственное растение, применяемое в практической медицине в качестве противоямблиозного и глистогонного средства. В клинике получены положительные результаты при лечении настойкой, полученной из травы *S. salicifolia*, лямблиоза у детей (Григорьева, 1961), лямблиозных гепатохолеститов и холестихолангитов (Федотова, 1959), а также энтероколитов (Саратиков, Федотова, 1962). Получены данные о перспективности использования экстракта этого вида в связи с содержащимися в нем фенольными соединениями и лигнаном арктигенином для лечения и профилактики рака (Kang et al., 2007; Chunsriimyataw et al., 2009). Препараты из *S. salicifolia* не входят в Государственный реестр лекарственных средств по состоянию на 13.05.2013 (Государственный..., 2013), однако в медицине применяется клинически апробированный комплексный препарат «Версулямбин» (выпускается под торговой маркой «Паразинол») в качестве противоямблиозного и глисто-

¹ E-mail: rita.shurupova@inbox.ru

гонного средства (Версулябин, 2013). В 2011 г. ООО «Нурофит» зарегистрировало патент на средство на основе растений рода *Saussurea* DC., в частности *S. salicifolia*, обладающее гепатопротекторным действием (Поиск., 2013). Наряду с этим *S. salicifolia* имеет богатую историю использования в традиционной медицине при эндокардите, острых инфекционных заболеваниях, интоксикациях, злокачественных новообразованиях, респираторных инфекциях, полиартрите, малярии, диарее и т. д. и широко используется в народной медицине в качестве БАД и фиточаев. В народной медицине используются не только надземные, но и подземные части этого растения (Растительные..., 1993).

По нашим сведениям, в пределах Кузнецкого Алатау вид встречается редко и запасы его незначительны, поэтому даже сбор сырья местным населением для личных нужд может привести к его исчезновению. Для разработки мер охраны, режима возможной заготовки и введения в культуру необходимы исследования эколого-биологических особенностей *S. salicifolia*.

Цель настоящего исследования — изучение распространения, фитоценотической приуроченности, биоморфологии, онтогенеза *S. salicifolia* и оценка состояния ее ценопопуляций на Кузнецком Алатау.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

S. salicifolia — азиатский горностепной вид, встречающийся в горных и равнинных степях, на каменистых и щебнистых склонах в горах Южной Сибири и сопредельных территориях Монголии и Китая (Серых, 1998). На территории Кузнецкого Алатау по коллекциям Гербариев и собственным исследованиям известны 2 изолированных местонахождения этого вида на восточном макросклоне в подтаежном поясе: в долине р. Улень у ручья Безымянный (Республика Хакасия, Усть-Абаканский р-н) (NS) и на правобережье р. Белый Июс в окрестностях с. Ефремино (Республика Хакасия, Ширинский р-н).

Изучение биоморфы, морфогенеза, онтогенеза и структуры ценопопуляций (ЦП) *S. salicifolia* проводили в окрестностях с. Ефремино в 2012 г.

Для изучения онтогенеза, структуры и жизненности ценопопуляций *S. salicifolia* использовали методы, изложенные в трудах Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1975) и ряда коллективных монографий и методических разработок (Ценопопуляции..., 1976, 1988; Изучение..., 1986; Подходы..., 1987). Эффективную плотность и возрастность ценопопуляций определяли по Л. А. Животовскому (2001). Поскольку в Кузнецком Алатау растение является редким, для описания морфогенеза и онтогенеза *S. salicifolia* использовали методику работы с редкими видами (Программа..., 1986).

В качестве основных демографических параметров ценопопуляций были использованы онтогенетический спектр, плотность, возрастность и способ самоподдержания.

Ниже приведены описания сообществ, в которых проводили исследования ценопопуляций. Экологические показатели сообществ — увлажнение, засоление и богатство почв — оценивали по методу Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956).

ЦП-1 находится на осочково-мятликово-разнотравном остепненном лугу на восточном склоне (20—45°, 600 м над ур. моря). В нижней части склона полосой располагаются заросли кустарника *Cotoneaster melanocarpus*. В верхней части единично произрастают деревья *Larix sibirica*. От леса из *Larix sibirica* и

Betula pendula, растущего по хребту горы и за ним, луг отделен каменистыми известняковыми выходами и скалами с проективным покрытием 5—20 %. В травяном покрове луга преобладают *Hedysarum gmelinii*, *Carex macroura* subsp. *kirilovii*, *C. duriuscula*, *Galium verum*, *Poa attenuata* и *Pulsatilla multifida*. Малое обилие характерно для *Aconitum anthoroideum*, *Adenophora coronopifolia*, *Androsace dasyphylla* и др. Общее проективное покрытие луга составляет 60—70 %. *S. salicifolia* произрастает с низким проективным покрытием 0.3—0.5 %. По экологическим факторам увлажнения и богатства и засоления почв местообитание является остепненно-луговым мезоэвтрофным.

ЦП-2 находится на овсяницево-осочковом остепненном лугу на юго-западном склоне (25°, 750 м над ур. моря). По неглубоким ложбинам вдоль склона группами произрастают кустарники *Caragana arborescens* и *Cotoneaster melanocarpus*, встречаются единичные деревья *Larix sibirica* и *Betula pendula*. В травостое доминируют *Carex macroura* subsp. *kirilovii*, *C. duriuscula* и *Festuca valesiaca*, их проективное покрытие составляет 15—20 %. С меньшим обилием встречаются *Artemisia sericea*, *Thalictrum foetidum*, *Galatella altaica*, *Hedysarum gmelinii*. Единично произрастают *Bupleurum multinerve*, *Youngia tenuifolia*, *Allium clathratum*, *Gypsophila patrinii* и др. Поперек склона проходит тропа для туристов. *S. salicifolia* растет единично, иногда группами особей с проективным покрытием 0.5—1 % вдоль склона в стороне от кустарников. Местами вдоль тропы она образует локусы с проективным покрытием до 10 %. Небольшие участки с *S. salicifolia* подвержены интенсивному вытаптыванию. По факторам увлажнения и богатства и засоления почв местообитание является остепненно-луговым мезоэвтрофным.

Демографическую структуру ценопопуляций определяли как соотношение онтогенетических групп; данные представлены в виде гистограмм, в которых отражено относительное участие онтогенетических групп. Плотность и онтогенетическую структуру определяли на учетных площадках в 1 м², заложенных вдоль трансект регулярным способом. На площадках подсчитывали число особей разных онтогенетических групп для определения онтогенетических спектров, эффективной плотности и возрастной ценопопуляций. Всего заложили 35 учетных площадок в ЦП-1 и 25 — в ЦП-2. Часть особей выкапывали с подземными органами для определения жизненной формы и характеристики онтогенетических состояний. *S. salicifolia* в ценозе произрастает локусами, насчитывающими по 50—100 особей. Внутри локусов особи располагаются неравномерно. Были изучены морфологические признаки надземной и подземной частей особей и описаны онтогенетические состояния. Для них получены биометрические данные по числу вегетативных побегов и их мощности, для чего определяли число листьев, длину и ширину самого крупного листа. Все измерения проводили в середине вегетационного периода (начало—середина июля) в фазу бутонизации. Кроме непосредственного изучения в природных условиях собран морфологический гербарий в количестве 30 листов. Всего изучили около 150 особей. Количественные показатели статистически обработаны по общепринятым методикам с помощью программного пакета «Microsoft Office Excel 2003».

Семенную продуктивность определяли в конце августа 2012 г. в ЦП-1 по методике И. В. Вайнагий (1973, 1974), используя общепринятые показатели: потенциальная семенная продуктивность простого соцветия и генеративного побега, реальная семенная продуктивность простого соцветия и генеративного побега, коэффициент семенификации. Массу семян определяли взвешиванием по 50 шт. в 3-кратной повторности. При помощи биологической лупы измеряли биометрические показатели 30 семян.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

S. salicifolia — длинностержнекорневой летне-зеленый травянистый поликарпик с многоглавым каудексом, розеточными полициклическими вегетативными и полурозеточными полициклическими монокарпическими генеративными побегами.

Корневая система представлена вертикальным или косо направленным маловетвящимся главным корнем. Снаружи корень покрыт одревесневшей корой, внутри имеет волокнистую структуру.

Побеговая система состоит из надземных и подземных побегов. Надземные побеги у взрослых особей двух типов: розеточные вегетативные и полурозеточные вегетативно-генеративные (цветоносные). Розеточные побеги полициклические с моноподиальным нарастанием за счет верхушечной почки. Полурозеточные побеги образуются из верхушечной почки розеточного побега на 2—3-й год его жизни, простые или разветвленные, паутинисто или войлочн-опушенные с многочисленными корзинками, собранными в плотные или рыхловатые щитки. Листья розеточных побегов линейные, сужены в короткий черешок, прикорневые листья полурозеточных побегов такой же формы, как у розеточных, стеблевые — сидячие, узколинейные.

Подземная побеговая система взрослых особей представлена многоглавым каудексом, который образуется в ходе онтогенеза эпигеогенно при втягивании в почву осей розеточных побегов. Ветви каудекса тонкие, несущие остатки отмерших листьев, в пазухах которых располагаются спящие почки. Ось каудекса начинает формироваться у молодого растения как результат деятельности верхушечной почки главного побега, ветви каудекса развиваются из покоящихся почек главного и в последующем — боковых побегов, заложившихся еще в пазухах розеточных листьев. Постепенно к взрослому состоянию образуется разветвленный каудекс. Боковые побеги образуются из спящих почек в случае окончания жизненного цикла главного полурозеточного генеративного побега, которое наступает после цветения, либо в случае гибели верхушечной почки главного побега до окончания его цикла по причине весеннего пала, неблагоприятных погодных условий в начале вегетационного периода, вытаптывания или повреждения при осыпании щебня на склоне. При отмирании верхушечной почки главного побега боковые побеги развиваются из 2—3 ближайших к поверхности субстрата почек и покоящихся почек, расположенных в средней части каудекса. Отмершие ветви каудекса в течение нескольких лет сохраняются на каудексе, затем постепенно разрушаются. Верхние ветви каудекса обычно тоньше, чем нижележащие.

Вегетативное размножение у особей *S. salicifolia* происходит в форме сенильной партикуляции, когда некроз главного корня и нижних частей каудекса приводит к распаду особи на слабожизнеспособные партикулы. Такое размножение, хотя и приводит к некоторому увеличению числа особей, не является эффективным и не играет роли в самоподдержании ценопопуляции, поскольку образовавшиеся особи не испытывают омоложения и неспособны к длительному существованию.

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

Признаками, маркирующими онтогенетические состояния, являются: наличие семядольных листьев; наличие и степень развития розеточных вегетативных и полурозеточных вегетативно-генеративных побегов; число, размеры

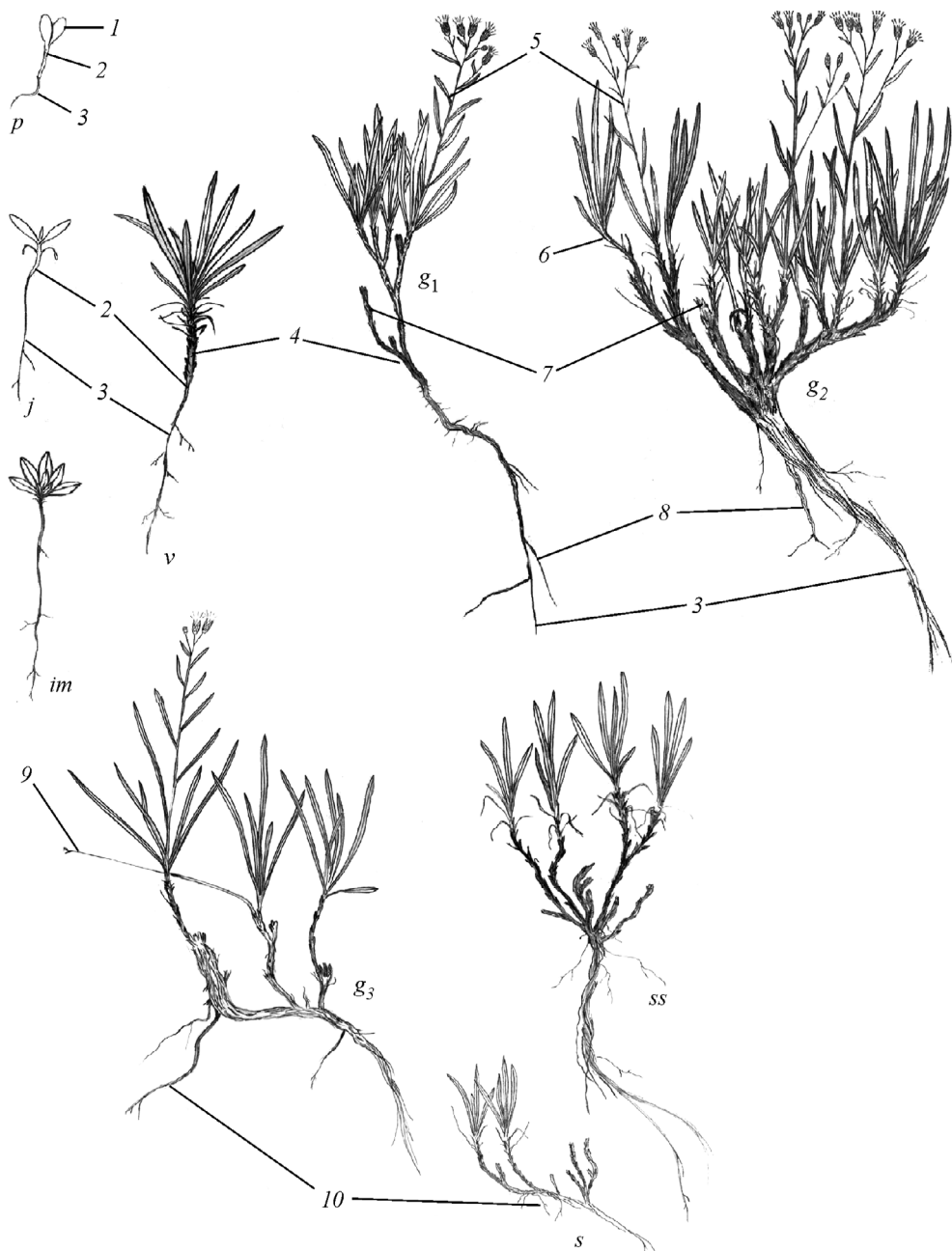


Рис. 1. Онтогенез *Saussurea salicifolia*.

p — проросток, *j* — ювенильное растение, *im* — имматурное растение, *v* — виргинильное растение, *g₁* — молодое генеративное растение, *g₂* — зрелое генеративное растение (число генеративных и вегетативных побегов уменьшено), *g₃* — старое генеративное растение, *ss* — субсенильное растение, *s* — сенильное растение. 1 — семядоли, 2 — гипокотиль, 3 — главный корень, 4 — каудекс, 5 — полурозеточный генеративный побег, 6 — розеточный вегетативный побег, 7 — отмершая ветвь каудекса, 8 — боковой корень, 9 — отмерший генеративный побег, 10 — придаточный корень.

и форма листьев, степень развития и разветвленности каудекса, размеры и состояние стержневого корня, наличие придаточных корней на каудексе, степень некроза главного корня и каудекса, рыхлое или плотное расположение побегов особи.

Латентный период представлен покоящимися семенами. Плод односеменной — семянка узкояйцевидной формы, четырехгранная, ребристая или гладкая, 3.5—4.5 мм дл. и 1.1—1.8 мм в диам. Семянка снабжена летучкой с двойным хохолком, наружные простые щетинки которого до 4.5 мм дл. остаются на плоде, внутренние перистые, около 1—1.1 см дл., обычно опадают. Семянки в числе 7—18 шт. в корзинке, рассеиваются в конце вегетационного периода. Размеры и форма летучки не способствуют разлету плодов на большие расстояния. Влияние на распространение семян оказывает характер местообитания: лучше всего семянки рассеиваются на открытых ветру крутых склонах.

Прегенеративный период представлен проростками (*p*), ювенильным (*j*), имматурным (*im*) и виргинильным (*v*) онтогенетическими состояниями. Проростки и ювенильное состояние описывались в лабораторных условиях. Особи всех остальных онтогенетических состояний описаны из природных популяций.

Проростки (*p*) — маленькие растения до 1 см высоты, на ранних стадиях развития имеют 2 супротивные эллиптические семядоли до 10 мм дл. и 5 мм шир., хорошо развитый густо опушенный гипокотиль до 1.5 см дл. и 2.5 мм шир. и длинный неутолщенный главный корень.

Ювенильные (*j*) особи имеют главный вегетативный побег розеточного типа, несущий 3—4 широколанцетных листа, среди которых 2—3 крупных до 13 мм дл., 4—6 мм шир. и 1—2 мелких. В начале стадии видны засохшие семядоли. Гипокотиль утолщен по сравнению с главным корнем, достигающим 7 см дл. В апикальной и средней частях главного корня появляются единичные боковые корни. По мере деятельности верхушечной почки розеточного побега образуется ось побега, первым участком которой становится гипокотиль. Побег постепенно втягивается в почву и становится каудексом.

У имматурных (*im*) растений число листьев увеличивается до 6—8, среди которых 4—5 крупных до 13—15 мм дл., 6—8 мм шир. и 2—3 мелких. Они приобретают эллиптическую форму. Главный корень достигает 10 см дл. Увеличивается число боковых корней.

Виргинильные (*v*) особи, как правило, имеют главный вегетативный розеточный побег с 13—17 линейными листьями, 10—17 см дл. и 4—6 мм шир.; у наиболее развитых появляются розеточные побеги второго порядка. Каудекс хорошо заметен, достигает 3 см дл. и 5 мм в диам., неветвистый или начинает ветвиться в результате развития спящих почек. Длина главного корня составляет 15—20 см, диаметр его в верхней части 2—3 мм. Боковые корни немногочисленные, тонкие, короткие, ветвистые. В виргинильном состоянии растения обычно пребывают до тех пор, пока из главной почки не начинает развиваться удлинённый генеративный побег.

В генеративном периоде выделяются молодые (g_1), средневозрастные (g_2) и стареющие генеративные (g_3) особи.

Побеговая система молодых генеративных (g_1) растений может быть представлена одним полурозеточным генеративным побегом, однако в популяциях гораздо чаще встречаются особи, в состав которых входят 3—10 розеточных вегетативных и 1—3 полурозеточных генеративных побега. Каудекс чаще ветвистый, у основания до 1—1.3 см в диам. Молодые ветви его достаточно мощные (5—7 мм в диам.); покоящиеся почки, заложившиеся еще в пазухах розеточных листьев, хорошо заметные, по 3—6 на ветви. Процессы отмирания у

особей выражены слабо, в составе особей имеются единичные отмершие ветви каудекса. Придаточные корни отсутствуют. Главный корень плотный и прочный, до 40 см дл., вертикальный или косо направленный. Слабые простые и ветвистые боковые корни располагаются ближе к середине. Листья в розетках многочисленны, крупные, линейные.

Средневозрастные генеративные (g_2) особи наиболее развитые и крупные, имеют большое число побегов: 20—58 розеточных вегетативных и 2—9 полурозеточных генеративных. Листья в розетках крупные, хорошо развитые. Вегетативные и генеративные побеги расположены довольно плотно, особь может занимать площадь до 0.1 м². Каудекс разветвленный, в его составе увеличивается число отмерших ветвей. Молодые ветви каудекса различаются по степени развития; среди них есть слабые, тонкие, 2—4 мм в диам. и более развитые, до 6—13 мм в диам., несущие почки возобновления. Диаметр каудекса в самой старой части (у основания корня) составляет 1.5—2.5 см. В ряде случаев в нижней части каудекса появляются тонкие простые и ветвистые придаточные корни. Главный корень имеет признаки некроза, первыми разрушаются покровные ткани.

К концу генеративного периода у стареющих генеративных (g_3) растений надземная часть состоит из небольшого числа вегетативных (3—10) и нескольких генеративных (1—3) побегов. Листья в розетках по 7—15, более мелкие, чем у молодых особей. Надземные побеги расположены рыхло. Каудекс разветвленный, большая часть ветвей отмирает. Ветви каудекса последнего порядка в большинстве своем слабые, 2—4 мм в диам., несут единичные почки. Небольшое число покоящихся почек находится в старых частях ветвей каудекса. На каудексе образуется большое число слабых простых и ветвистых придаточных корней. Иногда наблюдаются единичные развитые придаточные корни до 15 см дл. и 2 мм в диам. Главный корень значительно некротизирован, часто до основания распадается на отдельные тяжи проводящей ткани («волокна»), в базальной его части имеются немногочисленные боковые корни.

В течение всего генеративного периода возможны перерывы в цветении, когда надземная часть растения представлена только розеточными вегетативными побегами. В этом случае у их основания, как правило, видны высохшие остатки прошлогодних генеративных побегов.

Постгенеративный период у особей *S. salicifolia* характеризуется максимальной выраженностью признаков старения (увеличение числа отмерших частей и отсутствие генеративных побегов). Субсенильные (*ss*) и сенильные (*s*) особи состоят только из розеточных вегетативных побегов с мелкими линейными листьями. В составе каудекса преобладают отмершие ветви; живые ветви тонкие, слабые, с единичными почками. У субсенильных растений главный корень только физически связывает части особи, но свою функцию не выполняет вследствие его распада на «волокна». У сенильных растений главный корень и наиболее старая часть каудекса полностью отмирают, вследствие чего особь распадается на отдельные одно- или малоосные партикулы. Партикулы состоят из 1—3 вегетативных розеточных побегов, существование которых поддерживается за счет появления немногочисленных придаточных корней на живых участках каудекса. Поскольку с момента отмирания нижних частей и отделения от главного корня питание партикул осуществляется только немногочисленными слабыми придаточными корнями, они нежизнеспособны — недолговечны и быстро погибают.

Таким образом, в течение жизни особи проходят 4 фазы морфогенеза: 1) фаза одноосного розеточного моноподиально нарастающего побега ($j-im$),

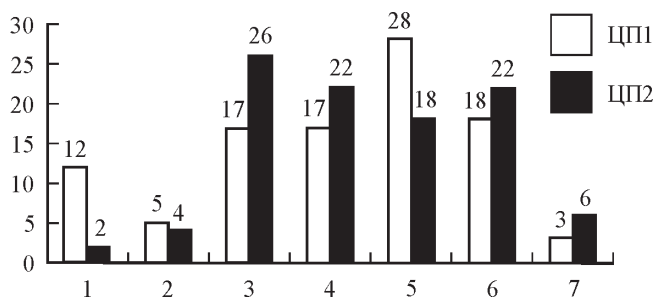


Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Saussurea salicifolia*.

По горизонтали — онтогенетические состояния: 1 — имматурное, 2 — виргинильное, 3 — молодое генеративное, 4 — средневозрастное генеративное, 5 — старое генеративное, 6 — субсенильное, 7 — сенильное. По вертикали — доля особей определенного онтогенетического состояния, %.

2) фаза многоосного растения с розеточными вегетативными побегами (v), 3) фаза многоосного растения с розеточными вегетативными и полурозеточными вегетативно-генеративными побегами ($g_1—g_3$), 4) фаза вторично малоили одноосных партикул с розеточными побегами ($ss—s$). Такое развитие особи не обеспечивает эффективного вегетативного размножения и разрастания, поэтому самоподдержание ценопопуляции осуществляется только семенным путем.

Ценопопуляции *S. salicifolia* занимают на склонах относительно большие площади (100—200 м дл. и 30—50 м шир.) и характеризуются низкой плотностью, низким проективным покрытием и контактиозным распределением особей по площади ценоза. Плотность особей в обеих изученных ценопопуляциях составила 2 экз./м² при варьировании числа особей на учетных площадках от 0 до 7, эффективная плотность 1 экз./м². Проективное покрытие невелико и составляет от 0.3—0.5 % в ЦП-1 до 0.5—1 % в ЦП-2. Особи располагаются небольшими разновозрастными скоплениями (локусами).

Изученные ценопопуляции *S. salicifolia* нормальные, неполночленные. Онтогенетические спектры (рис. 2) характеризуются преобладанием генеративных особей, которые составляют 64—66 %, небольшим участием прегенеративных растений (6—17 %) при заметном присутствии особей старой части спектра (21—28 %). Спектры обеих ценопопуляций бимодальные, однако абсолютный и локальный максимумы приходятся на разные онтогенетические группы: в ЦП-1 наблюдается абсолютный максимум участия стареющих генеративных растений (28 %) и локальный максимум имматурных растений (12 %). В ЦП-2 абсолютно преобладают молодые генеративные (26 %) растения, локальный максимум приходится на субсенильные (22 %) растения. По классификации «дельта—омега» (Животовский, 2001) ЦП-1 является переходной ($\Delta = 0.53$, $\omega = 0.65$), а ЦП-2 — стареющей ($\Delta = 0.63$, $\omega = 0.69$). Спектры и характер возрастности ценопопуляций свидетельствуют о том, что в них наблюдаются волны возобновления, которые связаны с семенным размножением, причем такое возобновление происходит эпизодически. Для того чтобы в ценопопуляции появились молодые особи, необходимо следующее: наличие генеративных особей, благоприятные условия для созревания семян (погодные условия, отсутствие вредителей), наличие свободных мест для прорастания семян, отсутствие сильного вытаптывания, препятствующего приживанию проростков и закреплению молодых особей.

Поскольку семенное возобновление играет основную роль в самоподдержании ценопопуляций, были произведены подсчеты показателей семенной продуктивности *S. salicifolia* на примере ЦП-1. Основными показателями семенной продуктивности являются число генеративных побегов на 1 м²; число корзинок на побеге; число завязей, характеризующее потенциальную семенную продуктивность; число сформировавшихся семян, характеризующее реальную семенную продуктивность. У *S. salicifolia* все показатели невелики: плотность генеративных побегов составляет в среднем 1.9 ± 0.6 экз./м², на побеге образуется 1—14 корзинок, в среднем 5.4 ± 0.7 , которые содержат 4—17 завязей, в среднем 11.7 ± 0.7 , из которых созревают 0—16 семян, в среднем 8.4 ± 0.8 . На одном побеге может сформироваться около 40 семян, при колебаниях от 0 до 224. Нередко генеративные побеги несут одну недоразвитую корзинку или 1—2 корзинки в соцветии не развиваются и не содержат цветков.

ВЫВОДЫ

Исследования онтоморфогенеза и структуры 2 ценопопуляций соссуреи иволистной *Saussurea salicifolia* (L.) DC. на Кузнецком Алатау позволили сделать следующие выводы.

1. По характеру биоморфы *S. salicifolia* является вегетативно неподвижным видом, поскольку распад (партикуляция) особи происходит в постгенеративном периоде, образовавшиеся партикулы не омоложены, слабожизнеспособны и не играют роли в самоподдержании ценопопуляции.

2. Изученные ценопопуляции *S. salicifolia* характеризуются низкой плотностью (2 экз./м²) и низким проективным покрытием (0.3—1 %), являются нормальными, неполночленными; характеризуются накоплением генеративных (64—66 %), небольшим участием прегенеративных (6—17 %) и заметным присутствием постгенеративных (21—28 %) особей. В ЦП-1 наблюдается абсолютный максимум участия стареющих генеративных растений (28 %) и локальный максимум имматурных растений (12 %), популяция является переходной; в ЦП-2 абсолютно преобладают молодые генеративные (26 %) растения, но локальный максимум приходится на субсенильные (22 %) растения и популяция является стареющей (по классификации «дельта—омега» Л. И. Животовского).

3. Семенное возобновление играет основную роль в самоподдержании ценопопуляций. Показатели семенной продуктивности ценопопуляций невелики: плотность генеративных побегов составляет около 2 экз./м², на побеге образуется 1—14 корзинок, в которых созревают до 16 семян.

4. Отсутствие эффективного вегетативного размножения и низкая семенная продуктивность делают вид уязвимым для любого воздействия. Заготовка лекарственного сырья, предполагающая выкапывание подземных или сбор надземных частей, в том числе генеративных побегов, может привести к постепенной деградации популяций и выпадению их из состава ценозов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вайнагий И. В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности на примере *Potentilla aurea* L. // Раст. ресурсы. 1973. Т. 9, вып. 2. С. 287—296.

- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826—831.
- Версулямбин [Электронный ресурс] / «ВЕРСУЛЯМБИН»; www.versulyambin.ru. 10 февраля 2013.
- Государственный реестр лекарственных средств [Электронный ресурс]; www.grls.rosmizdrav.ru. 13 мая 2013.
- Григорьева Т. П. О применении в детской клинической практике спиртовых экстрактов пижмы и голубушки // Материалы 2-го совещ. по исследованию лекарственных растений Сибири и Дальнего Востока. Томск, 1961. С. 33—34.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3—7.
- Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. М., 1986.
- Поиск патентов и изобретений. Владельцы. Авторы патентов [Электронный ресурс]; www.findpatent.ru/patent/246/2464036. 13 мая 2013.
- Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР / Л. В. Денисова, С. В. Никитина, Л. Б. Заугольнова. М., 1986. 34 с.
- Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. М., 1987. 78 с.
- Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Т. 1. С. 465—483.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейство Asteraceae (Compositae). СПб., 1993. 352 с.
- Саратиков А. С., Федотова В. Е. Экстракт голубушки как противолямблиозное средство // Аптечное дело. 1962. № 3. С. 26—28.
- Серых Г. И. Род *Saussurea* DC. — Соссюрея, Горькуша // Флора Сибири. Asteraceae (Compositae). Новосибирск, 1997. Т. 13. С. 180—209.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.
- Федотова В. Е. Препараты из голубушки как противолямблиозное средство // Новые лекарственные растения Сибири, их лечебные препараты и применение. Томск, 1959. Вып. 5. С. 151—154.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др. М., 1988.
- Chunsriimyatav G., Hoza I., Valášek P., Skrovanková S., Banzragch D., Tsevegsuren N. Determination of phenolic compounds in *Saussurea salicifolia* (L.) DC. by HPLC // Czech. J. Food Sci. 2009. Vol. 27. S. 259—261.
- Kang K., Lee H. J., Kim C. Y., Tunsag J., Batsuren D., Nho C. W. The chemopreventive effects of *Saussurea salicifolia* through induction of apoptosis and phase II detoxification enzyme // Biol. Pharm. Bull. 2007. Vol. 30, N 12. P. 2352—2359.

* Национальный исследовательский Томский
государственный университет

Поступило 5 V 2013

** Научно-исследовательский институт
биологии и биофизики

Томского государственного университета

ONTOGENESIS AND CENOPOPULATION STRUCTURE
OF *SAUSSUREA SALICIFOLIA* (ASTERACEAE)
ON THE KUZNETSKY ALATAU MOUNTAINS

M. N. Shurupova, I. I. Gureyeva, N. A. Nekratova

SUMMARY

Peculiarities of distribution, phytocenotic confinement, biomorphology and ontogeny of *Saussurea salicifolia* (L.) DC., and an assessment of the status of two cenopopulations of this species were studied in the Kuznetsk Alatau mountains (close to Efremkino village, the Republic of Khakassia).

S. salicifolia is deciduous summer herbaceous polycarpic plant with a long tap-root and branched caudex, rosette polycyclic vegetative and generative semi-rossete polycyclic monocarpic shoots. Cenopopulations of *S. salicifolia* were characterized by low density (2 ind./m²), are normal, uncomplete by ontogenetic groups. Cenopopulations were characterized by the accumulation of generative (64—66 %), small participation of pre-generative (6—17 %) and substantial presence of post-generative (21—28 %) individuals. According to the «delta—omega» classification, one of the coenopopulations was transitional, the other was the aging one. Seed regeneration played a major role in self-sustaining of *S. salicifolia* cenopopulations. Parameters of seed production of cenopopulations were low.

Key words: *Saussurea salicifolia*, ontogenesis, cenopopulation structure, seed production, Kuznetsky Alatau mountains.
