

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
ASTRAGALUS AUSTROSIBIRICUS (FABACEAE)
В ГОРНОМ АЛТАЕ И ХАКАСИИ

Н.А. КАРНАУХОВА¹, С.Я. СЫЕВА²

(¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
²Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий)

Изучена структура ценопопуляций многолетнего травянистого кормового растения *Astragalus austrosibiricus* Schischkin в разных эколого-фитоценологических условиях Республики Алтай и Хакасии. Проведены исследования состояния онтогенетической структуры ценопопуляций многолетнего стержнекорневого полурозеточного поликарпика астрагала южносибирского, встречающегося на деградированных пастбищах и участках после пожара. Выявлены центрированный и бимодальный типы возрастных онтогенетических спектров ценопопуляций на ненарушенных сообществах. Такие особенности биологии вида, как семенное размножение, быстрые темпы развития в начале и в конце онтогенеза, продолжительность зрелого генеративного состояния, определяют онтогенетическую структуру ценопопуляции вида. Кроме того, сказываются и условия произрастания (наличие антропогенной нагрузки, высота над уровнем моря и увлажненность местообитаний). Оценка состояния ценопопуляций *Astragalus austrosibiricus* в условиях Горного Алтая и Хакасии дана на основе изучения комплекса организменных и популяционных признаков. Определены значения совокупных баллов организменных (17–21 балл) и популяционных (23–35 баллов) признаков из ценопопуляций с условиями, наиболее благоприятными для обитания этого вида. На степных пастбищах в Горном Алтае с высокой пастбищной нагрузкой ценопопуляции *Astragalus austrosibiricus* находятся в пессимальном состоянии. Установлено, что они характеризуются наименьшими значениями большинства параметров вида, следовательно, набирают от 5 до 13 совокупных баллов. Комплексная оценка состояния ценопопуляций показала значительную изменчивость как морфологических признаков особей, так и популяционных параметров. В оптимальном состоянии находятся луговые ценопопуляции в ненарушенных местообитаниях Хакасии, где отмечены максимальные и средние значения организменных и популяционных признаков.

Ключевые слова: *Astragalus austrosibiricus* Schischkin, кормовая ценность, онтогенетическая структура ценопопуляций, балловая оценка организменных и популяционных параметров, Республика Алтай, Хакасия.

Введение

Бобовые травы считаются ценнейшим компонентом пастбищного корма ввиду высокого содержания кормового белка. Одно из таких растений – *Astragalus austrosibiricus* Schischkin. У него выявлены лекарственные и медоносные свойства [12]. Встречается астрагал южносибирский в луговых петрофитных степях, на солонцеватых лугах, открытых каменистых и щебнистых склонах, галечниках, берегах рек и ручьев, на щебнистых осыпях, обочинах дорог [10]. Географический ареал *Astragalus austrosibiricus* – «... Западная Сибирь: Кемеровская область, Алтайский край, Республика Алтай; Средняя Сибирь: Красноярский край, Республика Хакасия, Республика Тыва; Восточная Сибирь: Иркутская и Читинская области, Республика Бурятия; Казахстан, Северная Монголия ...» [15].

В связи с ежегодным отчуждением надземной массы хорошо поедаемых бобовых растений при «...высокой пастбищной нагрузке, которая приводит к сильной деградации естественной растительности, а иногда и к полному исчезновению отдельных ценопопуляций...» [8], нарушается возможность систематического самовозобновления кормовых видов.

Авторами в ранее опубликованной работе [8] указывалось, что «...степень антропогенного воздействия и суровые условия местообитаний способствуют появлению адаптаций, которые проявляются не только на организменном, но и на популяционном уровне организации. Следовательно, морфологическая поливариантность растений является основным механизмом адаптации на организменном уровне, а изменения плотности, структуры, темпов развития – на популяционном».

По мнению Л.Б. Заугольной [5], «...состояние ценопопуляций чаще зависит от всего комплекса условий конкретного местообитания, а не только положения вида внутри ареала. Организм более чувствителен к изменению экологической и климатической ситуации; на популяционном уровне такие реакции более неопределенны. Доминирующее положение вида достигается разными путями за счет различного сочетания организменных и популяционных параметров».

Огромное разнообразие ситуаций, которое создается в природной обстановке, приводит к тому, что в каждой конкретной ценопопуляции дилемма между поддержанием численности и созданием биомассы решается по-разному. Л.Б. Заугольнова рассматривает в качестве оптимального состояния увеличение обоих показателей. Пессимальное состояние характеризуется наименьшей величиной из всех наблюдаемых значений большинства параметров выбранного объекта. Критическое состояние биосистем определяется как «...состояние, в котором происходит качественная перестройка, затрагивающая системообразующие (специфические) свойства и связи данной биосистемы...» [5]. Поэтому оно рассматривается как процесс, протекающий во времени и пространстве, включающий в себя изменение плотности, онтогенетической структуры и других явлений.

Цель исследований – оценить состояние ценопопуляций *Astragalus austrosibiricus* и ответную реакцию на неблагоприятные воздействия внешних факторов, дать прогноз их устойчивости при помощи комплекса организменных и популяционных параметров.

Материал и методы исследований

Изучение *Astragalus austrosibiricus* проводилось в различных условиях произрастания в Горном Алтае (2016–2021 гг.) и Хакасии [8] (табл. 1). Исследованные нами ценопопуляции астрагала южносибирского встречались в интервале высот от 600 до 2150 м над уровнем моря по берегам рек, на полянах и опушках лиственных и смешанных лесов, на разнотравных и остепненных лугах, в каменистых степях, на склонах различных экспозиций. В Хакасии чаще всего местообитание *Astragalus austrosibiricus* находится на равнинных степных участках или склонах небольших сопков, на лугах по опушкам леса, по берегам рек и озер.

Исследования по определению стадий дигрессии на пастбищах проведены согласно общепринятым методикам А.А. Горшковой [1] и Э.А. Ершовой [2]. Стадии пастбищной дигрессии определяли по шкале: естественное состояние растительности при незначительном выпасе – I стадия; начальные стадии угнетения травостоя при постоянном выпасе – II стадия; угнетение травостоя при усиленном выпасе – III стадия; сбой (толока) – IV стадия. Запасы надземной массы учитывали укосным методом на площадке размером 0,25 м² в 10-кратной повторности. Видовой состав выявляли на площадках 100 м². Флористический состав определяли согласно содержанию книги «Определитель растений Республики Алтай» [10].

**Местообитание ценопопуляций *Astragalus austrosibiricus*
в условиях Горного Алтая и Хакасии**

№ ЦП	Местообитание, район	Экспозиция склона, ОПП ¹ , стадия ПД ²	Фитоценоз
Республика Алтай, Кош-Агачский район			
1	Долина р. Юстыд, по дороге в с. Кокоря, перед мостом	1804 м, ОПП = 40%, камни 60%. Выпас: I–II стадии ПД	Комплексная солонцеватая степь, касатиково-лапчатково-злаковое сообщество на каменистом гребне
2	Долина р. Юстыд, там же, по дороге после моста	1800 м, ПП = 2%. ОПП = от 10–35% до 80–85%. Выпас: II стадия ПД	Комплексная солонцеватая степь, бобово-колосняково-житняковое сообщество
3	Долина р. Кызылшин, окр. с. Кокоря, возле бывшего пионерлагеря	1830 м, ОПП = 30%, вдоль тропы к речке по склону южн. экспоз. Выпас: II–III стадии ПД	Ирисово-чиевая закустаренная степь
Республика Алтай, Улаганский район			
4	Урочище Пазырык, окр. с. Балыктуюль, АП ³ № 1	ОПП = 25–40%. Выпас: III–IV стадии ПД	Полынно-осоковое сообщество настоящей степи
5	Урочище Пазырык, окр. с. Балыктуюль, АП № 5	ОПП = 55–65%, II–III стадии ПД	Лапчатково-осоково-злаковое сообщество настоящей степи
6	Урочище Тужарбажы, дорога на Катунь-Ярык, окр. с. Балыктуюль	ОПП = 50–60 (75–85)%. Выпас: II стадия ПД	Тимьяново-злаково-бобовое сообщество луговой степи
Республика Хакасия, Ширинский район [8]			
7	Окрестности оз. Иткуль, восточный берег озера	ОПП = 50%. ПП = 20%. Песчано-галечная почва	Степная ирисово-астрагаловая ассоциация
8	Окрестности пос. Туим	ОПП = 90%. После пожара (3–5 лет назад)	Березово-лиственничный лес Злаково-разнотравный луг
9	Окрестности озера Аир	ОПП = 80%. Склон сопки западной экспозиции	Разнотравно-злаковый луг
10	Урочище Сохочул, Окрестности озера Шира	ОПП = 80%. Вдоль дороги	Опушка смешанного леса, астрагалово-разнотравно-злаковый луг
11	Окрестности пос. Кирпичный Завод	ОПП = 90%. Старые вырубki березового леса	Мелкодерновинная степь, злаково-астрагаловая ассоциация
12	Окрестности пос. Чалгыс-Таг	ОПП = 80%. В ложбинке между сопok, склон западной экспозиции	Опушка березового леса, разнотравно-злаковый остепненный луг

Примечание. ОПП¹ – общее проективное покрытие; ПД² – пастбищная дигрессия; АП³ – археологический памятник (курганы).

Онтогенез и онтогенетическую структуру ценопопуляций *Astragalus austrosibiricus* изучали с применением методов и подходов, принятых в популяционной биологии растений [11, 13, 16, 17]. Онтогенетическая структура ценопопуляций определялась согласно методике Л.Б. Заугольной [5] «...как соотношение разных онтогенетических групп в ценопопуляции. За счетную единицу в течение всего онтогенеза вида принималась особь. При характеристике популяционной структуры опирались на представления о характерном и базовом спектрах...».

Состояние ценопопуляций оценивалось по организменным (высота и зеленая биомасса средневозрастной особи, число генеративных и вегетативных побегов в кусте, длина сложного непарноперистого листа с черешком) и популяционным признакам [5]. Морфометрические показатели учитывались у 15–25 средневозрастных особей. Параметры популяции характеризовали по экологической плотности [8] (экземпляр на 1 м²), долям подроста (j, im, v) взрослых (g₁, g₂) и старых растений (g₃, ss, s), % (j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – средневозрастное генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное онтогенетические состояния). Индекс восстановления в популяции определен по Л.А. Жуковой [4]: по «...отношению числа особей прегенеративных онтогенетических состояний к числу особей генеративных онтогенетических состояний». Сбор материала осуществлялся в пределах одного участка ассоциации внутри ее контура в период цветения *Astragalus austrosibiricus*.

Оценка состояния ценопопуляций проводилась по методике Л.Б. Заугольной [5], которая применялась и при оценке других видов [7]: «...для оценки состояния диапазон каждого признака разбивали на 5 классов с одинаковым объемом по равномерной шкале; затем каждому классу присваивали балл, где наименьший балл соответствовал наименьшим показателям. Положение каждой исследованной ценопопуляции оценивали в баллах соответственно величине каждого признака. Затем, суммируя величины каждого признака в баллах, оценивали состояние каждой исследованной ценопопуляции».

Статистическая обработка материала проводилась при помощи пакета программ Excel.

Результаты и их обсуждение

Astragalus austrosibiricus – многолетний травянистый стержнекорневой полурозеточный поликарпик. Он образует рыхлый куст с многоглавым каудексом и удлиненными прямостоячими или приподнимающимися побегами. Часто встречается на пастбищах и хорошо поедается домашними животными (овцы, козы, крупный рогатый скот, лошади) как при выпасе, так и в качестве сена.

Установлено, что в надземной фитомассе *Astragalus austrosibiricus* в условиях комплексной степи в Кош-Агачском районе Республики Алтай – ЦП 1 (табл. 1) – содержание белка находилось в пределах от 15,2 до 17,0%, содержание жира – 0,8%, содержание клетчатки – 21,8–24,4% в сухом веществе, а питательность 1 кг сена составляет 0,76 корм. ед. в воздушно-сухом веществе. По нашим данным [8], «...в условиях Хакасии у растений астрагала южносибирского содержание белка находилось на уровне 21,25–23,24%, жира – 1,61–2,27%, клетчатки – 21,25–25,15% в сухом веществе. Содержание аскорбиновой кислоты в фазе цветения составило 105–124 мг/100 г сырого вещества». Питательность 1 кг сена из Хакасии ниже, чем в условиях Горного Алтая (0,57–0,59 корм. ед. в воздушно-сухом веществе).

Интенсивный выпас сельскохозяйственных животных (овцы, козы, крупный рогатый скот, лошади) приводит к тому, что в большинстве степных сообществ

Республики Алтай выявляются черты пастбищной дигрессии, в связи с чем для травостоев характерны небольшая высота, невысокая продуктивность и часто неравномерное общее проективное покрытие (табл. 1). Доля бобового компонента в деградированных сообществах луговых степей включая *Astragalus austrosibiricus* в надземной фитомассе составляет 25–50%. Весовое участие бобовых в ценозах настоящих степей снижается до 28–7%. В структуре надземной фитомассы настоящих каменистых степей масса бобовых еще меньше (5–8%) [6].

При интенсивном выпасе происходит уменьшение всех биометрических показателей астрагала южносибирского, выбивается подземная часть с почками возобновления, уменьшается число побегов на особь, и в результате постоянного объедания резко снижаются число соцветий на побегах и другие параметры надземной части. Поскольку самоподдержание ценопопуляций *Astragalus austrosibiricus* возможно только семенным путем, чрезмерный выпас часто приводит к отсутствию проростков и ювенильных особей в их составе.

Онтогенез особей *Astragalus austrosibiricus* в Республике Алтай был исследован ранее [3]. По нашим наблюдениям, установлены некоторые отличия и дополнения. Проростки (р) в ненарушенных ценопопуляциях появляются в середине лета и характеризуются наличием двух семядолей, из средней части которых постепенно нарастают простые листочки на длинных черешках и формируется розеточный побег. Тройчатые листья у *Astragalus austrosibiricus* появляются в ювенильном состоянии (j), тогда и отмирают семядольные листья. Розеточный побег ювенильных особей состоит из гипокотыля и 3–5 простых и тройчатых листочков на укороченных метамерах. За счет втягивающей деятельности главного корня нижняя часть побега углубляется в почву. Стержневая корневая система представлена главным и боковыми корнями. Имматурное состояние (im) характеризуется нарастанием 2-парных непарноперистых и более сложных листьев, а из пазушных почек осевого розеточного побега начинают формироваться 1–2 розеточных вегетативных побега обогащения. Затем формируется первичный куст с каудексом. Виргинильными (v) мы считаем мощные нецветущие особи со сложными 4–6-парными непарноперистыми листьями, когда в ненарушенных местообитаниях увеличивается число розеточных побегов до 3–7 шт., а диаметр каудекса увеличивается до 1,5–4 см.

При переходе в генеративное состояние (g_1) верхушечная почка побега, нарастающая все время моноподиально, становится цветущим монокарпическим побегом удлиненного типа. Этот вегетативно-генеративный побег имеет сильно сближенные ассимилирующие листья в основании (розеточная часть), за которыми следует префлоральный участок с удлиненными междоузлиями и ассимилирующими листьями. На увеличение семенной продуктивности и фотосинтетической поверхности листьев растений влияют побеги обогащения, которые формируются в средней части побега из пазушных почек.

Возобновление монокарпического побега, у которого большая часть к концу вегетационного периода отмирает, происходит за счет крупных почек, расположенных в нижней (подземной) части побега. У молодых генеративных растений (g_1) в кусте имеются от 1 до 3 вегетативно-генеративных побегов, и от 4 до 9 – розеточных полициклических. У средневозрастных генеративных особей (g_2) число вегетативных побегов значительно меньше, чем цветущих (в среднем до 13 шт., максимум – 30.), при этом увеличиваются высота особи и биомасса. За счет разрастания глав каудекса диаметр его увеличивается до 6–10 см.

С возрастом в каудексе начинаются процессы разрушения: происходит частичное отмирание побегов и разрыхление куста. У старых генеративных особей (g_3) процессы отмирания усиливаются (отмерших тканей больше 50%). Диаметр каудекса уменьшается за счет отмирания отдельных побегов по периферии куста, или в центре

куста появляется «проплешина». Уменьшаются высота растений, биомасса, число генеративных побегов. Особи большую часть жизни находятся в генеративном состоянии. При значительном разрушении каудекса растения утрачивают способность образовывать генеративные побеги, и наступает постгенеративный период. В начале у субсенильных особей (ss) сохраняется несколько (в среднем до 5) нецветущих розеточных побегов, но остатки каудекса и корня быстро разрушаются (отрастают лишь 1–2 слабых вегетативных побега), и наступает сенильное состояние (s). Постгенеративный период обычно является непродолжительным.

По данным в раннее опубликованной нашей работе [8], «...изучение биолого-морфологических показателей *Astragalus austrosibiricus* в 12 ценопопуляциях показало, что средневозрастные генеративные особи в различных эколого-фитоценологических условиях характеризуются достаточно широкой амплитудой изменчивости. Так, надземная биомасса астрагала южносибирского колеблется в среднем от 2,2 до 48,6 г, высота растений – от 6,8 до 36,1 см...», число побегов в кусте – от 1,3 до 29,4, число соцветий на особь – от 1,4 до 54,8 (табл. 2).

Таблица 2

Параметры морфометрических показателей *Astragalus austrosibiricus* в условиях Горного Алтая и Хакасии (показатель/балл)

№ ЦП	Зеленая биомасса особи, г	Высота особи, см	Длина листа, см	Число побегов, шт.	Число соцветий на особь, шт.	Сумма баллов
1	48,6/5	21,6/3	6,9/3	29,4/5	54,8/5	21
2	14,3/2	19,4/3	6,1/2	22,8/4	22,7/2	13
3	3,0/1	6,8/1	3,0/1	1,3/1	1,4/1	5
4	2,2/1	8,8/1	3,0/1	6,1/1	3,5/2	6
5	9,4/1	19,2/3	6,4/3	24,8/5	6,0/1	13
6	16,1/2	18,1/2	11,3/5	27,6/5	1,7/1	15
7	6,6/1	20,9/3	5,5/2	11,9/2	9,2/1	9
8	19,9/2	30,9/5	8,4/4	16,7/3	24,5/3	17
9	18,5/2	36,1/5	11,3/5	14,6/3	12,5/2	17
10	27,3/3	27,1/4	8,7/4	25,9/5	28,5/3	19
11	3,7/1	15,5/2	5,5/2	13,4/3	7,4/1	9
12	16,2/2	26,7/4	8,0/3	3,1/1	5,5/1	11

«...Жизненность растений в различных условиях произрастания лучше всего характеризует показатель накопления общей биомассы особи. Он отражает оптимальные условия произрастания под действием биотических и абиотических факторов окружающей среды и из организменных признаков несет наиболее важную информацию...» [5]. Более высокие показатели биомассы надземной части растений *Astragalus austrosibiricus* характерны для луговых ценопопуляций. В Хакасии

на ненарушенном участке (ЦП 10, опушка березового леса) максимальная биомасса составила 27,3 г, на участке после лесного пожара (ЦП 8) – 19,9 г, на разнотравно-злаковых лугах (ЦП 9 и 12) – 18,5 и 16,2 г на особь в среднем (табл. 2). В этих, более благоприятных по увлажненности условиях, выше и другие организменные показатели средневозрастных особей *Astragalus austrosibiricus*: высота побегов, длина листа, число соцветий и др. В Республике Алтай максимальные значения организменных показателей и баллов оказались на каменистых участках с дренажом в комплексной солонцеватой степи (ЦП 1, 2), где весной после таяния снега и летом после дождей наблюдается застой влаги, а также в лугово-степных сообществах (ЦП 6).

Для хакасских популяций минимальные показатели (9 баллов) оказались в степных сообществах с рекреационной и пастбищной нагрузкой (ЦП 7) и на участке, образовавшемся на месте вырубленного березового леса (ЦП 11). В Горном Алтае минимальные значения организменных показателей (5–6 баллов) характерны для степных сообществ с весьма высокой пастбищной и рекреационной нагрузкой (ЦП 3, 4).

Таким образом, прослеживается зависимость величин организменных параметров *Astragalus austrosibiricus* от экологических и антропогенных факторов. Происходит уменьшение показателей в ряду влагообеспеченности местообитаний от луговых к лугово-степным и сухим степным местообитаниям. Особенно заметное влияние на организменные показатели оказывает антропогенное воздействие – степень пастбищной нагрузки, вырубка леса: уменьшаются общее число побегов и генеративных с соцветиями, а также все размеры особей вплоть до минимальных (табл. 2).

Ранее нами указывалось, что при антропогенной нагрузке на пастбища уменьшаются не только все морфологические, то есть организменные, но и популяционные показатели [8]. Так, в условиях Республики Алтай плотность особей в местообитаниях с пастбищной дигрессией уменьшается до 0,3–1,4 особей на 1 м² в комплексной солонцеватой степи (ЦП 1, 2), до 1,5–3,3 особей в настоящей степи (ЦП 4, 5). В условиях Хакасии этот показатель уменьшается до 3,3 особи на участке вдоль проселочной дороги (ЦП 10), до 4 особей на участке после пожара (ЦП 8). Во всех перечисленных местообитаниях *Astragalus austrosibiricus* оценка экологической плотности соответствует 1–2 баллам (табл. 3).

Изменяется и онтогенетическая структура ценопопуляций. Все изученные ценопопуляции *Astragalus austrosibiricus* по классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой [13] – нормальные. Структура ценопопуляции *Astragalus austrosibiricus* на начальных стадиях пастбищной дигрессии в луговых и настоящих степях – полночленная. По нашим данным [8], «...для ненарушенных местообитаний характерен центрированный тип спектра...». На рис. 1 А приведен характерный усредненный спектр.

Как указывалось [8], «...это определяется биологией вида – семенной способ размножения, быстрые темпы развития в начале и в конце онтогенеза, продолжительность зрелого генеративного состояния. В местообитаниях с антропогенной нагрузкой тип спектра меняется на бимодальный с основным пиком на старых особях...» (рис. 1 Б). При увеличении пастбищной дигрессии до III–IV стадий у *Astragalus austrosibiricus* особи быстро стареют, находятся в угнетенном состоянии, страдают как организменные, так и популяционные показатели. Как описывалось выше, все морфометрические характеристики достигают минимальных значений, а онтогенетическая структура ценопопуляции сдвигается в правую сторону. Основной пик численности этого вида приходится на старые генеративные или даже на субсенильные особи.

При усилении выпаса овцами, козами, крупным рогатым скотом и лошадьми онтогенетический спектр ценопопуляций также часто становится неполночленным по причине затрудненного прорастания семян и отсутствия подроста. Так, нами указано [8], что «...в местообитании в Горном Алтае, где отмечен сбой

растительности (ЦП 3 Кокоря), 51,3% особей составляют субсенильные и сенильные растения. Ценопопуляция неполноценная (отсутствуют ювенильные и иматурные особи), бимодальная с доминированием старых особей...» (рис. 1 В).

Таблица 3

**Популяционные параметры *Astragalus austrosibiricus*
в условиях Горного Алтая и Хакасии (показатель/балл)**

№ ЦП	Физическая плотность, экз. на м ²	Доля j-v особей, %	Доля g ₁ -g ₂ особей, %	Доля g ₃ -s особей, %	Индекс восстановления	Сумма баллов популяционных показателей	Общая сумма баллов
1	0,3/1	0	61,7/5	38,3/4	0	8 + 21	29
2	1,4/1	33,4/4	25,0/3	41,6/4	0,57/1	13 + 13	26
3	7,4/4	35,1/4	5,4/1	59,4/3	2,6/5	17 + 5	22
4	3,3/2	16,0/2	4,0/1	80,0/1	0,4/1	7 + 6	13
5	1,5/1	9,1/1	18,2/2	72,8/2	0,14/1	7 + 13	20
6	3,4/2	41,7/5	27,8/3	30,5/5	0,88/2	17 + 15	32
7	10,5/5	32,9/4	31,6/3	35,5/4	0,7/2	18 + 9	27
8	4,0/2	10/1	2,5/1	87,5/1	0,12/1	6 + 17	23
9	5,3/3	33,3/4	45,0/4	21,7/5	0,67/2	18 + 17	35
10	3,3/2	20,0/2	40,0/4	40,0/4	0,33/1	13 + 19	32
11	9,2/5	32,6/4	32,6/3	34,8/4	0,75/2	18 + 9	27
12	6,0/3	22,2/3	44,4/4	33,4/5	0,4/1	16 + 10	26

Неполноценность исследованных ценопопуляций обусловлена не только пастбищной нагрузкой (выпас), но и последствиями пожара в лесу (рис. 1 Г). Так, по нашим данным [8], «...в окрестностях села Туим (ЦП 8) после лесного пожара из почек возобновления формируются довольно мощные средневозрастные генеративные особи биомассой 19,9 г, у которых отрастает 13–20 побегов высотой 30,9 см в среднем (табл. 2). Но большая часть пострадавших от пожара генеративных растений имеет признаки старых особей: небольшое число и вегетативных, и генеративных побегов, меньшую их величину, массу, число листьев, больший процент отмерших (часто очень обгоревших) участков каудекса и корня. На долю таких растений приходится 82,5% от всего состава ценопопуляций...» (рис. 1 Г). Сильно обгоревшие прегенеративные особи и молодые генеративные, по-видимому, не выжили. Ювенильные особи и проростки не обнаружены, но есть по 5% иматурных и виргинильных особей, что говорит о постепенном восстановлении этой ценопопуляции.

В более влагообеспеченных луговых местообитаниях (ЦП 6, 9, 10) наблюдаются довольно высокие значения как основных биолого-морфологических характеристик, так и популяционных показателей, и максимальная общая балловая оценка составляет свыше 30 баллов (табл. 2, 3). При этом общая сумма баллов по всем

показателям снижается до 20–23 у ценопопуляций, где есть небольшая пастбищная или другая антропогенная нагрузка (ЦП 3, 5, 8). Минимальное число баллов (13) осталось в сообществах с IV стадией пастбищной дигрессии (ЦП 4).

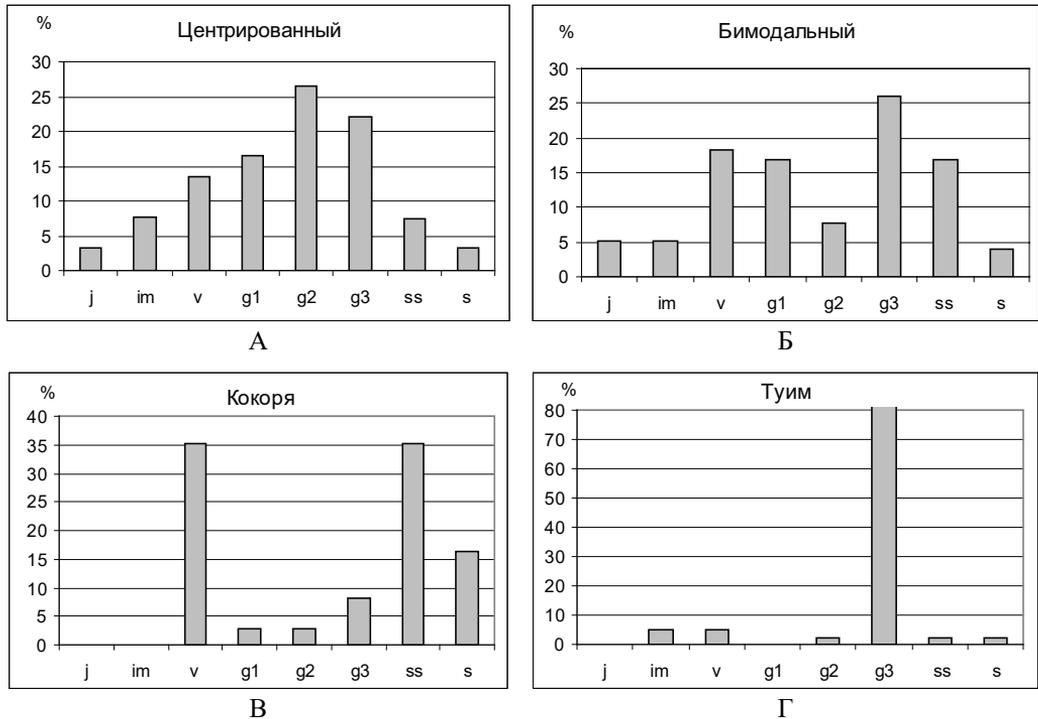


Рис. 1. Онтогенетические спектры *Astragalus austrosibiricus* [8]:
 А – в ненарушенных (центрированный); Б – бимодальный при выпасе;
 В – воздействие антропогенной нагрузки:
 Кокоря ЦП 3 – пастбище, сбой, Туим ЦП 10 – после пожара

По-видимому, внутрипопуляционная регуляция у каудексового многолетника *Astragalus austrosibiricus*, как и у других бобовых, изученных нами [7], «...при возникновении стрессовых воздействий при выпасе осуществляется за счет снижения потребления ресурсов среды (уменьшения биомассы, числа побегов и соцветий, размеров и других показателей). При этом в онтогенетической структуре ценопопуляций сохраняются генеративные особи с пониженным уровнем жизнеспособности...». Они более адаптированы к регулярно повторяющимся стрессовым воздействиям и после их прекращения способны к быстрому восстановлению из почек возобновления, сохраняющихся на каудексе.

Таким образом, комплексное изучение организменных и популяционных параметров ценопопуляций *Astragalus austrosibiricus* позволяет сделать выводы о процессах деградации, происходящих при антропогенном воздействии, и указывает на достаточную устойчивость и способность их к самовосстановлению после прекращения или частичного снятия антропогенного воздействия.

Выводы

1. *Astragalus austrosibiricus* – хорошее кормовое растение с высоким содержанием протеина (15,2–23,2%), жира (0,8–2,2%), клетчатки (21,8–25,1%) в сухом веществе и питательностью сена (0,57–0,76 корм. ед. в 1 кг воздушно-сухого вещества).

В свежем виде это еще и витаминный корм с высоким содержанием аскорбиновой кислоты.

2. Биолого-морфологические и продуктивные показатели *Astragalus austrosibiricus* сильно варьируют в зависимости от природно-климатических условий местообитания и нагрузки на пастбищах. Происходит уменьшение показателей в ряду влагообеспеченности местообитаний от луговых к лугово-степным и сухим степным местообитаниям. Большое влияние на организменные и популяционные показатели оказывает антропогенное воздействие: выпас, вырубка леса. При чрезмерном выпасе и увеличении пастбищной дигрессии до III–IV стадий особи быстро стареют и находятся в угнетенном состоянии по организменным и популяционным показателям. Следовательно, все морфометрические характеристики достигают минимальных значений.

3. Для ценопопуляций *Astragalus austrosibiricus* характерны нормальные структуры онтогенетических спектров с центрированным и бимодальными типами. При антропогенных воздействиях онтогенетическая структура ценопопуляций *Astragalus austrosibiricus* становится неполночленной: выпадают молодые особи и наблюдается накопление старых.

4. При нарастании антропогенных воздействий внутривидовая регуляция численности особей *Astragalus austrosibiricus* может происходить за счет уменьшения биомассы, числа побегов, семенной продуктивности и других показателей, то есть снижения потребления ресурсов среды. Установлено, что генеративные особи *Astragalus austrosibiricus* с пониженным уровнем жизнеспособности сохраняются в онтогенетической структуре ценопопуляций как наиболее приспособленные к постоянно повторяющимся стрессовым воздействиям.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ и Республики Алтай по проекту № 20–44–040002 p_a; в рамках Государственных заданий ФГБУН ЦСБС СО РАН по проекту АААА-А21–121011290025–2 и ФГБНУ ФАНЦА № НИОКТР 121112600046–2.

Библиографический список

1. Горшкова А.А. Основные черты пастбищной дигрессии в степных сообществах Сибири // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 1983. – № 4. – С. 51–54.
2. Ершова Э.А. Антропогенная динамика растительности юга Средней Сибири. – Новосибирск, 1995. – 53 с.
3. Жмудь Е.В. Онтогенез и эколого-морфологические особенности *Astragalus austrosibiricus* Schischkin в Горном Алтае / Е.В. Жмудь, Г.Р. Нозирова // Флора и растительность Алтая. – 2002. – № 7 (1). – С. 117–122.
4. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 224 с.
5. Заугольнова Л.Б. Принципы и методы оценки состояния популяций / Л.Б. Заугольнова, Л.В. Денисова, С.В. Никитина // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1993. – Т. 98. – Вып. 5. – С. 100–106.
6. Зверева Г.К. Оценка состояния растительности на природных кормовых угодьях Горного Алтая / Г.К. Зверева, С.Я. Сыева, Н.А. Карнаухова // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета. – 2019. – № 1, Т. 50. – С. 116–125.
7. Карнаухова Н.А. Оценка состояния ценопопуляций *Hedysarum austrosibiricum* (Fabaceae) // Растительный мир Азиатской России. – 2018. – № 1 (29) – С. 9–13.
8. Карнаухова Н.А. Кормовая ценность *Astragalus austrosibiricus* (Fabaceae) и оценка состояния его ценопопуляций в Горном Алтае и Хакасии / Н.А. Карнаухова,

С.Я. Сыева // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2019. – № 9 (179) – С. 78–85.

9. *Одум Ю.* Экология. – М.: Мир. – 1986. – Т. 2. – 209 с.

10. Определитель растений Республики Алтай / И.М. Красноборов и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. – 701 с.

11. *Работнов Т.А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. – 1950. – Вып. 1 – С. 465–483.

12. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Hydrangeaceae-Haloragaceae*. – Л.: Наука, 1987. – 326 с.

13. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.

14. *Уранов А.А.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А.А. Уранов, О.В. Смирнова // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1969. – Т. 74. – Вып. 2. – С. 119–134.

15. Флора Сибири. Т. 9. *Fabaceae (Leguminosae)* / Сост. А.В. Положий, С.Н. Выдрин, В.И. Курбатский, О.Д. Никифорова. – Новосибирск: Наука, 1994. – 280 с.

16. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 215 с.

17. Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

STATUS OF CENOPOPULATIONS OF *ASTRAGALUS AUSTROSIBIRICUS* (FABACEAE) IN THE ALTAI MOUNTAINS AND KHAKASSIA

N.A. KARNAUKHOVA¹, S.YA. SYEVA²

(¹ Central Siberian Botanical Garden SB RAS,

² Federal Altai Research Center for Agrobiotechnology)

The structure of cenopopulations of the herbaceous fodder plant Astragalus austrosibiricus Schischkin in different ecological and phytocenotic conditions of the Republic of Altai and Khakassia was studied. Studies were conducted on the state of the ontogenetic structure of the cenopopulations of the perennial taproot semi-rossette polycarpic Astragalus austrosibiricus, found on the degraded pastures and areas after a fire. Centered and bimodal types of age ontogenetic spectra of cenopopulations on undisturbed communities are revealed. Such features of the biology of the species as seed reproduction, rapid rates of development at the beginning and end of ontogenesis, the duration of the mature generative state, determine the ontogenetic structure of the cenopopulation of the species. In addition, the growing conditions (the presence of anthropogenic load, altitude above sea level and habitat moisture) also have the effect. Assessment of the state of cenopopulations of Astragalus austrosibiricus in the conditions of the Altai Mountains and Khakassia is based on the study of a complex of organismic and population traits. The values of the total points of organismal (17–21 points) and population (23–35 points) signs from cenopopulations with conditions most favorable for the habitat of this species are determined. On steppe pastures in the Altai Mountains with a high pasture load, the cenopopulations of Astragalus austrosibiricus are in a pessimal state. It is established that they are characterized by the lowest values of most of the parameters of the species, therefore, they gain from 5 to 13 aggregate points. A comprehensive assessment of the state of cenopopulations showed a significant variability in the morphological features of individuals and population parameters. Meadow cenopopulations

are in optimal condition in the undisturbed habitats of a Khakassia, where the maximum and average values of organismal and population traits are noted.

Key words: *Astragalus austrosibiricus* Schischkin, feed value, ontogenetic structure of cenopopulations, score assessment of organismal and population parameters, Altai Republic, Khakassia.

References

1. Gorshkova A.A. Osnovnye cherty pastbishchnoy digressii v stepnykh soobshchestvakh Sibiri [The main features of pasture regression in the steppe communities of Siberia]. Sibirskiy vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki. 1983; 4: 51–54. (In Rus.)
2. Ershova E.A. Antropogennaya dinamika rastitel'nosti yuga Sredney Sibiri [Anthropogenic dynamics of vegetation in the south of Central Siberia]. Novosibirsk. 1995: 53. (In Rus.)
3. Zhmud' E.V., Nozirova G.R. Ontogenez i ekologo-morfologicheskie osobennosti *Astragalus austrosibiricus* Schischkin v Gornom Altae [Ontogenesis and ecological and morphological features of *Astragalus austrosibiricus* Schischkin in the Altai Mountains]. Flora i rastitel'nost' Altaya. 2002; 7(1): 117–122. (In Rus.)
4. Zhukova L.A. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola: RIIK "Lanar". 1995: 224. (In Rus.)
5. Zaugol'nova L.B., Denisova L.V., Nikitina S.V. Printsipy i metody otsenki sostoyaniya populyatsiy [Principles and methods for assessing the state of populations]. Byulleten' MOIP, otd. Biologiya. 1993; 98; 5: 100–106. (In Rus.)
6. Zvereva G.K., Syeva S.Ya., Karnaukhova N.A. Otsenka sostoyaniya rastitel'nosti na prirodnykh kormovykh ugod'yakh Gornogo Altaya [Estimation of vegetation on the forage lands of Gorniy Altai]. Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2019; 1; 50: 116–125. (In Rus.)
7. Karnaukhova N.A. Otsenka sostoyaniya tsenopopulyatsiy *Hedysarum austrosibiricum* (*Fabaceae*) [Assessment of the status of populations of *Hedysarum austrosibiricum* (*Fabaceae*)]. Rastitel'niy mir Aziatskoy Rossii. 2018; 1(29): 9–13. (In Rus.)
8. Karnaukhova N.A., Syeva S.Ya. Kormovaya tsennost' *Astragalus austrosibiricus* (*Fabaceae*) i otsenka sostoyaniya ego tsenopopulyatsiy v Gornom Altae i Khakasii [Feed value of *Astragalus austrosibiricus* (*Fabaceae*) and assessment of the state of its cenopopulations in the Mountainous Altai and Khakassia]. Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2019; 9 (179): 78–85. (In Rus.)
9. Odum Yu. Ekologiya. [Ecology]. Moscow: Mir. 1986; 2: 209. (In Rus.)
10. Krasnoborov I.M. et al. Opredelitel' rasteniy Respubliki Altay [Plant Determinant of the Altai Republic]. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN. 2012: 701. (In Rus.)
11. Rabotnov T.A. Voprosy izucheniya sostava populyatsiy dlya tseley fitotsenologii [Issues of studying the composition of populations for the purposes of phytocenology]. Problemy botaniki. 1950; 1: 465–483. (In Rus.)
12. Rastitel'nye resursy SSSR: Tsvetkovye rasteniya, ikh khimicheskii sostav, ispol'zovanie. Semeystva *Hydrangeaceae* – *Haloragaceae* [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, use. Families *Hydrangeaceae* – *Haloragaceae*]. L.: Nauka. 1987: 326. (In Rus.)
13. Uranov A.A. Vozrastnoy spektr fitotsenopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energy wave processes]. Biologicheskie nauki. 1975; 2: 7–34. (In Rus.)
14. Uranov A.A., Smirnova O.V. Klassifikatsiya i osnovnye cherty razvitiya populyatsiy mnogoletnykh rasteniy [Classification and main features of the development of populations of perennial plants]. Byulleten' MOIP. Otd. biol. 1969; 74; 2: 119–134. (In Rus.)

15. *Polozhiy A.V., Vydrina S.N., Kurbatskiy V.I., Nikiforova O.D.* Flora Sibiri. T.9: *Fabaceae* (Leguminosae) [Flora of Siberia. Vol. 9: *Fabaceae* (Leguminosae)]. Novosibirsk. Nauka. 1994: 280. (In Rus.)

16. Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura) [Plant cenopopulation (basic concepts and structure)]. M.: Nauka. 1976: 215. (In Rus.)

17. Tsenopopulyatsii rasteniy (ocherki populyatsionnoy biologii) [Plant cenopopulation (essays on population biology)]. M.: Nauka. 1988: 184. (In Rus.)

Карнаухова Нина Андреевна, канд. биол. наук, старший научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук» (630090, Российская Федерация, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101; тел.: (383) 339–97–90 (раб.), (960) 789–01–02; e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru).

Сыева Серафима Яковлевна, канд. биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный Алтайский научный центр агробιοтехнологий» (ФГБНУ ФАНЦА), руководитель Горно-Алтайского НИИСХ – филиала ФГБНУ ФАНЦА (656910, Российская Федерация, Алтайский край, г. Барнаул, Научный городок, 35; адрес подразделения: 649100, Российская Федерация, Республика Алтай, с. Майма, ул. Катунская, 2; тел.: (38844) 2–11–84 (раб.); (913) 993–04–88 (моб.); e-mail: serafima-altai@mail.ru).

Nina A. Karnaukhova, PhD (Bio), Senior Research Associate, Central Siberian Botanical Garden, SB RAS (101 Zolotodolinskaya str., Novosibirsk, 630090, Russian Federation; phones: (383) 339–97–90; (960) 789–01–02; E-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru).

Serafima Ya. Syeva, PhD (Bio), Associate Professor, Leading Research Associate, Federal Altai Research Center for Agrobiotechnology, Gorno-Altayskiy Research Institute of Agriculture (Branch of FASCA) (35, Nauchniy gorodok, Barnaul, Altai region, 656910, Russian Federation; phones: (38844) 2–11–84; (913) 993–04–88; E-mail: serafima-altai@mail.ru).