

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ALYSSUM LENENSE* (BRASSICACEAE) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

© 2021 г. В. В. Семенова¹, *, Н. С. Данилова¹

¹Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Россия

*e-mail: vvsemenova-8@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.11.2020 г.

После доработки 03.02.2021 г.

Принята к публикации 31.05.2021 г.

Бурачок ленский *Alyssum lenense* Adams. (Brassicaceae) в Якутии распространен в долине р. Лены, начиная с верховьев до 70° с.ш.. Обычно произрастает в степях и по каменистым склонам, реже в сухих сосновых лесах. Изученные в Центральной Якутии ценопопуляции *Alyssum lenense* являются нормальными, неполноценными, молодыми. Ценопопуляции с левосторонним типом онтогенетического спектра формируются на сухих степных склонах коренного берега р. Лена, в основном на охраняемой территории, где отсутствует антропогенное воздействие и на надпойменной террасе в сосновом лесу в условиях затененности и относительной увлажненности. Центрированный тип онтогенетического спектра отмечается на степных участках на склоне коренного берега и надпойменной террасе, подвергающихся интенсивному выпасу, а также на искусственном откосе с осыпающейся почвой. Оценка состояния ценопопуляций *Alyssum lenense* по организменным и популяционным признакам показала, что наиболее благоприятные условия для ценопопуляций складываются на участках, свободных от выпаса, приуроченных к охраняемым местообитаниям. Воздействие выпаса негативно сказывается на плотности особей в ценопопуляции, а также на их организменных параметрах. При этом менее устойчивы к выпасу ценопопуляции, расположенные на сухих склонах коренного берега. Онтогенетическая стратегия выживания *A. lenense* определена как стрессовая.

Ключевые слова: *Alyssum lenense*, Центральная Якутия, ценопопуляции, онтогенетическая структура, состояние, условия местообитания

DOI: 10.31857/S0033994621030080

Бурачок ленский *Alyssum lenense* Adams. — ранццветущий вид из сем. Brassicaceae. Реликт плейстоценовых лесостепных ландшафтов, его местообитания приурочены к степным склонам коренных берегов рек, реже к сухим сосновым лесам и их опушкам. Встречается довольно широко в Центральной, Южной и Юго-Западной Якутии, а также на северо-востоке — в долинах рек Яны и Индигирки. Общий ареал вида охватывает Восточную Европу, Сибирь, Монголию и Северный Китай [1]. В западной части ареала *A. lenense* встречается реже, внесен в Красные книги 10 регионов России [2–4].

A. lenense известен как медонос [5], используется как декоративное растение, рекомендуется для каменистых садов весеннего направления [6].

Цель работы — изучение структуры и оценка состояния ценопопуляций *A. lenense* в Центральной Якутии.

Исследование включало: выявление и описание растительных сообществ с участием *A. lenense*; изучение онтогенетической структуры цено-

популяций *A. lenense* в Центральной Якутии; определение возрастности и характерного онтогенетического спектра ценопопуляций изучаемого вида; определение плотности ценопопуляций и продолжительности жизненного цикла особей в ценопопуляциях в зависимости от условий произрастания; оценку состояния ценопопуляций *A. lenense* по организменным и популяционным признакам; определение онтогенетической стратегии выживания *A. lenense*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение ценопопуляций *A. lenense* проводили в 2019 г. в пределах Центральной Якутии в окр. г. Якутска на природной территории Якутского ботанического сада (далее ЯБС, ЦП 1–5), в окр. с. Немюгюнцы (ЦП 6–7) и с. Улахан (ЦП 8–10) Хангаласского р-на. Описание растительных сообществ выполнены согласно общепринятым геоботаническим методам [7]. Краткая характеристика условий местообитания и растительных сообществ представлена в табл. 1.

Таблица 1. Характеристики ценопопуляций *Alyssum lenense*
Table 1. Characteristics of *Alyssum lenense* coenopopulations

№ ЦП СР	Местонахождение ЦП CP location	Сообщество/доминирующие виды Community/dominant species	Тип почвы, характер субстрата Soil type, nature of substrate	ОПП/ПП % TRC/PC %	Антропогенная нагрузка Anthropogenic load
1	Центральная Якутия, окр. г. Якутска, склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (40°), на высоте 15–20 м. N 62°1'6.6", E 129°36'7.1" Central Yakutia, suburbs of Yakutsk, the slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (40°), at a height of 15–20 m. N 62°1'6.6", E 129°36'7.1"	Верониково-типчаково-ковыльная степь/Veronica-Festuca-Stipa steppe: <i>Stipa capillata</i> L. (cop ₁), <i>Festuca lenensis</i> Drob. (cop ₁), <i>Veronica incana</i> , L. (cop ₁), <i>Alyssum lenense</i> (cop ₁)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности уплотненная Permafrost meadow-chernozem soil, compacted at the surface	30/5	Нет антропогенной нагрузки No anthropogenic load
2	Центральная Якутия, окр. г. Якутска, склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (60°), на высоте 15–20 м. N 62°1'8.6", E 129°36'6.9" Central Yakutia, suburbs of Yakutsk, the slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (60°), at a height of 15–20 m. N 62°1'8.6", E 129°36'6.9"	Житняковая степь/Agropyron steppe: <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv. (cop ₁), <i>Alyssum lenense</i> (cop ₁)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности уплотненная Permafrost meadow-chernozem soil, compacted at the surface	60/12–15	Нет антропогенной нагрузки No anthropogenic load
3	Центральная Якутия, окр. г. Якутска, склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (25°), на высоте 5 м. N 62°1'8.6", E 129°36'8.7" Central Yakutia, suburbs of Yakutsk, the slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (25°), at a height of 5 m. N 62°1'8.6", E 129°36'8.7"	Простреловая степь/Pulsatilla steppe: <i>Pulsatilla multifida</i> (G. Pritz.) Juz. (cop ₃), <i>Potentilla nivea</i> L. (sp), <i>Festuca lenensis</i> (sp), <i>Alyssum lenense</i> (sp)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности уплотненная Permafrost meadow-chernozem soil, compacted at the surface	50/1–2	Ежегодные весенние палы Annual spring grass fires
4	Центральная Якутия, окр. г. Якутска, склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (60°), на высоте 80–85 м. N 62°1'6.8", E 129°36'5.4" Central Yakutia, suburbs of Yakutsk, the slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (60°), at a height of 80–85 m. N 62°1'6.8", E 129°36'5.4"	Типчаково-простреловая степь/Festuca-Pulsatilla steppe: <i>Festuca lenensis</i> (cop ₁), <i>Pulsatilla multifida</i> (cop ₂), <i>Alyssum lenense</i> (cop ₁), <i>Agropyron cristatum</i> (cop ₁)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности рыхлая, осыпаящаяся Permafrost meadow-chernozem soil, loose at the surface, sloughing	30/10–15	Нет антропогенной нагрузки No anthropogenic load
5	Центральная Якутия, окр. г. Якутска, склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (40°), на высоте 15–20 м. N 62°1'7.1", E 129°36'7.4" Central Yakutia, suburbs of Yakutsk, the slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (40°), at a height of 15–20 m. N 62°1'7.1", E 129°36'7.4"	Замещающепопынная степь/Artemisia commutata steppe: <i>Artemisia commutata</i> (cop ₁), <i>Artemisia frigida</i> Willd. (cop ₁), <i>Alyssum lenense</i> (cop ₁)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности рыхлая, осыпаящаяся Permafrost meadow-chernozem soil, loose at the surface sloughing	30–40/7–10	Нет антропогенной нагрузки No anthropogenic load

Таблица 1. Продолжение

№ ЦП СР	Местонахождение ЦП CP location	Сообщество/доминирующие виды Community/dominant species	Тип почвы, характер субстрата Soil type, nature of substrate	ОПП/ПП % TPC/PC %	Антропогенная нагрузка Anthropogenic load
6	Центральная Якутия, окр. с. Немытогонцы, Хангаласского р., склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (25°–30°), на высоте 5–25 м. N 61°35'40", E 129°8'31" Central Yakutia, Khangalassky district, village Nemytogonsy outskirts, slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (25°–30°), at a height of 5–25 m. N 61°35'40", E 129°8'31"	Холоднополюнная степь/Artemisida frigida steppe: <i>Artemisia frigida</i> (cop ₁), <i>Potentilla bifurca</i> L. (cop ₁), <i>Astragalus lenensis</i> Shemetova, Schaulo et Lomon (cop ₁)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с выходами каменных пород Permafrost meadow-chernozem soil with rocky outcrops	15/2	Выпас лошадей, крупного рогатого скота Horse and cattle grazing
7	Центральная Якутия, окр. с. Немытогонцы, Хангаласского р., склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (38°), на высоте 15–25 м. N 61°35'45", E 129°8'49" Central Yakutia, Khangalassky district, village Nemytogonsy outskirts, slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (38°), at a height of 15–25 m. N 61°35'45", E 129°8'49"	Тересконовая степь/Krascheninnikovia steppe: <i>Artemisia frigida</i> (cop ₁), <i>Alyssum lenense</i> (cop ₁), <i>Krascheninnikovia lenensis</i> (cop ₁)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с выходами каменных пород Permafrost meadow-chernozem soil with rocky outcrops	30/5–7	Запыление от грунтовой дороги Dust burden from dirt road
8	Центральная Якутия, окр. с. Улахан, Хангаласского р., 2-я надпойменная терраса р. Лена. N 61°37'44", E 129°14'53" Central Yakutia, Khangalassky district, village Ulakhan outskirts, second terrace of the Lena River. N 61°37'44", E 129°14'53"	Сосняк разнотравный со степными видами/Forbs pine forest with steppe species: <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Carex duriscula</i> C.A. Mey. (sp), <i>Alyssum lenense</i> (sp), <i>Veronica incana</i> (sp)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности уплотненная Permafrost meadow-chernozem soil, compacted at the surface	20/1–2	Загрязнение от автомобильной трассы. Рекреация. Выпас крупного рогатого скота Motorway pollution. Recreation. Cattle grazing
9	Центральная Якутия, окр. с. Улахан, Хангаласского р., 2-я надпойменная терраса р. Лена, склон к берегу озера (10°), N 61°37'41", E 129°14'52" Central Yakutia, Khangalassky district, village Ulakhan outskirts, second terrace of the Lena River, slope towards the lake shore (10°). N 61°37'41", E 129°14'52"	Опушка соснового леса/The edge of a pine forest: <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Thymus sibiricus</i> (Serg.) Klok. et Shost. (cop ₁), <i>Carex duriscula</i> C.A. Mey. (cop ₁), <i>Alyssum lenense</i> (cop ₁)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности уплотненная Permafrost meadow-chernozem soil, compacted at the surface	40/10	Загрязнение от автомобильной трассы. Рекреация. Выпас лошадей, крупного рогатого скота Pollution from the motorway. Recreation. Horse and cattle grazing
10	Центральная Якутия, окр. с. Улахан, Хангаласского р., 2-я надпойменная терраса р. Лена, на искусственном откосе высотой 2.5–3.0 м, северная экспозиция (45°), N 61°37'39", E 129°14'46" Central Yakutia, Khangalassky district, village Ulakhan outskirts, second terrace of the Lena River, artificial slope 2.5–3.0 m high, northern exposure (45°). N 61°37'39", E 129°14'46"	Искусственный песчаный откос в начальной стадии зарастания/Artificial sandy slope in the initial stage of overgrowing: <i>Ephedra monosperma</i> C.A. Mey (cop ₁), <i>Alyssum lenense</i> (cop ₁)	Почва супесчаная, рыхлая, осыпавшаяся Sandy loam soil, sloughing	10/8	Загрязнение от автомобильной трассы. Рекреация Motorway pollution. Recreation

Примечание: ОПП – общее проективное покрытие, ПП – проективное покрытие *A. lenense*.
Note: TPC – the total projective cover, PC – the projective cover of *A. lenense*.

Климат Центральной Якутии характеризуется резкой континентальностью. Размах абсолютных минимальных и максимальных температур составляет 102 °С, от –64 °С в январе, до 38 °С в июле. По количеству выпадающих осадков (140–180 мм) регион приближен к степным и полупустынным районам Средней Азии [8].

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций *A. lenense* проводили по общепринятым методикам [9, 10]. В изученных ценопопуляциях закладывались от 12 до 124 площадок размером 0.25 м². Для выявления возрастной популяций использована классификация “дельта–омега” [11, 12]. Л.А. Животовским [11] была предложена система подразделения популяций на шесть категорий на основе соотношения индекса возрастной популяции (Δ) [12] и индекса эффективности (ω) [11]:

- молодые популяции $\Delta < 0.35$, $\omega < 0.60$;
- переходные популяции $\Delta 0.35–0.54$, $\omega < 0.70$;
- зреющие популяции $\Delta < 0.35$, $\omega > 0.60$;
- зрелые популяции $\Delta 0.35–0.54$, $\omega > 0.70$;
- стареющие популяции $\Delta > 0.55$, $\omega > 0.60$;
- старые популяции $\Delta > 0.55$, $\omega < 0.60$.

Комплексную оценку состояния ценопопуляций осуществляли по организменным и популяционным признакам [13]. В качестве организменных признаков выбраны высота зрелых генеративных растений, число генеративных побегов в растении, число цветков на растении; в качестве популяционных признаков – плотность особей на 0.25 м², доля прегенеративных особей ($j-v$), доля генеративных особей (g_1-g_3). Объем выборки для изучения организменных признаков составил 30 средневозрастных особей в каждой ценопопуляции. Диапазон каждого признака разбивался на пять классов с одинаковым объемом по равномерной шкале; затем каждому классу присваивался соответствующий балл; наибольший балл соответствовал наибольшему показателям. Результаты отображены в виде полигональных диаграмм.

Онтогенетическую стратегию выживания вида определяли по характеру изменения морфологической целостности растений, оцениваемой по коэффициенту детерминации признаков (среднему значению квадратов коэффициентов попарной корреляции признаков – R_m^2) на экоклин индекса виталитета (IVC) ценопопуляций. Характер изменения морфологической целостности растений в условиях нарастания стресса позволяет выделить 4 типа онтогенетических стратегий растений [14]:

1. Защитная онтогенетическая стратегия – с усилением стресса происходит усиление коорди-

нации развития растений (повышается морфологическая целостность растения).

2. Стрессовая онтогенетическая стратегия – с усилением стресса ослабляется координация развития (снижается морфологическая целостность растения).

3. Защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия – при нарастании стресса происходит сначала усиление, а затем ослабление координации развития растений (чередование защитной и стрессовой компонент).

4. Стрессово-защитная онтогенетическая стратегия – при нарастании стресса сначала происходит ослабление, а затем усиление скоординированности развития (чередование стрессовой и защитной компонент).

При сравнении онтогенетических спектров ценопопуляций *A. lenense* использовали однофакторный дисперсионный анализ с оценкой достоверности различий по критерию F Фишера (при уровне значимости $\alpha = 0.05$) [15].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

A. lenense – стержнекорневое растение, полукустарничек, размножается семенным путем. Продолжительность его онтогенеза 7–11 лет, что соотносится с данными Л.Б. Заугольной [12], которая также отмечает небольшую длительность жизни *A. lenense* (7–9 лет). Нами не выделено имматурного онтогенетического состояния, особи из ювенильного состояния сразу переходят в виргинильное. Жизненный цикл завершается в старом генеративном онтогенетическом состоянии, редко достигая субсенильного.

Все изученные ценопопуляции *A. lenense* в Центральной Якутии нормальные, неполночленные. Во всех ценопопуляциях отсутствуют особи сенильного и в некоторых – старого генеративного и субсенильного состояний (табл. 2). Онтогенетические спектры левосторонние и центрированные, по классификации “дельта–омега” все ценопопуляции относятся к молодым. Характерный онтогенетический спектр у *A. lenense* как и у стержнекорневых монокарпических видов с простым онтогенезом – левосторонний или центрированный с невыраженным или коротким периодом старения, у большинства ценопопуляций онтогенетический спектр *A. lenense* также левосторонний, но базовый спектр центрированный.

По данным Л.Б. Заугольной [12] онтогенетические спектры *A. lenense* левосторонние с максимумом на ювенильной группе, в спектре представлены особи от ювенильного до старого генеративного состояния. Интенсивность возобновления резко варьирует по годам, подъемы связаны с благоприятными по увлажнению годами. Вид реаги-

Таблица 2. Онтогенетический спектр нормальных ценопопуляций *Alyssum lenense*
Table 2. Ontogenetic spectrum of normal coenopopulations of *Alyssum lenense*

ЦП СР	Доля участия, % Proportion, %							M	ω	Δ	IVC
	j	ν	g ₁	g ₂		g ₃	ss				
				*	**						
1	20.3	30.5	23.2	15.9	10.1	0	0	1.3	0.37	0.12	1.21
2	39.3	22.0	20.7	15.9	2.1	0	0	2.3	0.29	0.9	1.45
3	25.0	11.1	41.7	22.2	0	0	0	0.7	0.39	0.12	0.89
4	4.9	35.2	35.8	24.1	0	0	0	5.8	0.41	0.12	1.66
5	8.0	12.9	53.4	25.1	0	0.6	0	3.7	0.46	0.14	1.58
6	28.6	16.0	15.1	39.4	0	0.9	0	1.8	0.43	0.14	0.62
7	23.0	34.0	11.0	30.4	0	0.5	1.1	3.0	0.38	0.12	0.58
8	15.1	48.3	14.5	22.1	0	0	0	3.9	0.33	0.1	0.66
9	32.7	15.5	9.4	41.6	0	0.8	0	20.4	0.43	0.14	0.6
10	22.0	12.3	3.8	11.9	50.0	0	0	39.8	0.54	0.18	0.75
Среднее Mean	21.9	23.8	22.8	24.9	6.2	0.3	0.1	—	—	—	—

Примечание. Онтогенетические группы особей: j — ювенильная, v — виргинильная, g₁ — молодая генеративная, g₂ — зрелая генеративная, g₃ — старая генеративная, ss — субсенильная; M — средняя плотность особей, экз./0.25 м²; ω — индекс эффективности; Δ — индекс возрастности; IVC — индекс виталитета; * — цветущие; ** — временно не цветущие. Прочерк означает, что параметр не определялся.

Note. Ontogenetic groups of individuals: j — juvenile, v — virginal, g₁ — young generative, g₂ — mature generative, g₃ — old generative, ss — subsenile; M — average density of individuals, ind./m²; ω — efficiency index, Δ — age index; IVC — vitality index; * — blooming; ** — temporarily not blooming. A dash means that the parameter was not defined.

рует на экстремальные условия резким снижением численности, автор отмечает в неблагоприятные годы высокую вероятность отмирания особей — за 10 лет практически обновляется вся ценопопуляция. Наоборот, на сильно нарушенных участках участие вида резко возрастает, плотность его достигает 5 экз./0.25 м², в то время как на типовых степных участках плотность особей вида невысока (1–3 особи).

В условиях Центральной Якутии плотность особей *A. lenense* является более высокой, на типичных степных участках, в среднем, она достигает 6 экз./0.25 м², а на нарушенном участке отмечается взрывное ее возрастание до 40 экз./0.25 м². Влияние условий произрастания на плотность особей существенно ($P < 0.05$).

Левосторонний тип онтогенетического спектра установлен у 7 ценопопуляций (ЦП 1–5, 7 и 8, табл. 2). Соотношение онтогенетических групп в этих ценопопуляциях динамично, максимумы в онтогенетическом спектре могут находиться на группах ювенильных (ЦП 2), виргинильных (ЦП 1, 7–8) или молодых генеративных особей (ЦП 3–5).

Центрированный тип онтогенетического спектра выявлен в ЦП 6, 9 и 10. Максимумы при-

ходятся на группу зрелых генеративных особей (39–62%). В ценопопуляциях наблюдается также достаточно высокая доля ювенильных особей (22–33%).

Динамичность соотношений онтогенетических групп в ценопопуляциях связана с особенностями условий произрастания, влиянием цено- тических и антропогенных факторов.

Ценопопуляции 1, 2 и 3 произрастают на охраняемой территории Якутского ботанического сада (в отсутствии антропогенного воздействия), в степных сообществах на склонах коренного берега южной экспозиции, в условиях избытка солнечной радиации и дефицита влаги, на плотных супесчаных субстратах. В этих условиях наблюдается низкая плотность особей (0.7–2.3 экз./0.25 м²). Ценопопуляции 1 и 2 расположены на крутых склонах (40°–60°) на высоте 15–20 м, плотная почва способствует закреплению молодых растений, в связи с чем максимумы в онтогенетических спектрах локализованы на ювенильных и виргинильных особях. У части зрелых генеративных особей в этих ценопопуляциях (соответственно 10 и 2%) крайние условия произрастания вызывают переход во временно нецветущее состояние. Ценопо-

пуляция 3 обитает на менее крутом склоне (25°) на высоте 5 м, и проводимый здесь ежегодный весенний пал способствует увеличению доли молодых генеративных особей в ее составе ($\sim 42\%$).

На крутых склонах (40° и 60°) коренного берега южной экспозиции на рыхлых, осыпающихся супесчаных субстратах, на участках с невысоким проективным покрытием травостоя (30%) произрастают ЦП 4 и 5. В их онтогенетических спектрах преобладает группа молодых генеративных особей (соответственно ~ 36 и 53%) и зафиксировано самое низкое участие ювенильной фракции (~ 5 и 8%). Вероятно, рыхлый субстрат, невысокое проективное покрытие травостоя при наличии высоких температур и недостатка влаги приводят к гибели части всходов. Выжившие особи в условиях невысокой конкуренции в фитоценозе и в отсутствии антропогенного воздействия успешно переходят во взрослые группы, при этом их жизненный цикл в ряде случаев (ЦП 5) удлиняется до старого генеративного состояния. Общая плотность особей в ценопопуляциях повышается в среднем до 3.7 и 5.8 экз./0.25 м².

Ценопопуляции 6 и 7 произрастают в окр. с. Немюгюнцы, на склоне коренного берега южной экспозиции (25° – 38°) р. Лена на супесчаном субстрате с выходами каменистых пород. В ЦП 6 регулярный выпас крупного рогатого скота и лошадей способствует снижению общей плотности особей до ~ 2 экз./0.25 м² и накоплению зрелых генеративных растений (39%). ЦП 7 свободна от выпаса, что приводит к небольшому повышению общей плотности особей (3 экз./0.25 м²). В составе ценопопуляции преобладают особи виргинильной и зрелой генеративной групп (34 и 30%). Выходы каменистых пород задерживают осыпание субстрата и служат для растений своеобразной защитой от выпаса, что приводит к увеличению продолжительности онтогенеза в ЦП 6 до старого генеративного, а в ЦП 7 — до субсенильного состояния.

Ценопопуляции 8, 9 и 10 произрастают в окр. с. Улахан на второй надпойменной террасе р. Лены, в рекреационной зоне. Местообитанием ценопопуляции 8 является сосновый лес на плотной супесчаной почве. Интенсивный выпас и вытаптывание, затененность участка являются причиной относительно низкой плотности особей, которая в среднем составляет ~ 4 экз./0.25 м². В ценопопуляции преобладают виргинильные особи (48%). Ценопопуляция 9 произрастает на опушке соснового леса, расположенного на юго-западном склоне к озеру, на плотной супесчаной почве. Благодаря небольшому уклону участка (10°) и близости озера плотность особей в ЦП увеличивается в среднем до 20 экз./0.25 м²; преобладающей является группа зрелых генеративных

особей ($\sim 42\%$). Онтогенез может продолжаться до старого генеративного состояния.

Ценопопуляция 10 произрастает на северном склоне (45°) искусственного холма, высотой 1.5–2.0 м, сооруженного из излишков речного песка после ремонтных дорожных работ. Склон находится в начальной стадии зарастания, в покрове отмечено всего 2 вида — *Ephedra monosperma* и *Alyssum lenense*. В условиях низкой фитоценотической конкуренции (ОПП 10%) и отсутствия выпаса в онтогенетическом спектре ЦП выявляются два максимума, которые приходятся на группы ювенильных и зрелых генеративных особей (22 и $\sim 62\%$). Большая доля зрелых генеративных особей во временно нецветущем состоянии (50%) свидетельствует о стрессовых условиях произрастания. Плотность особей резко увеличивается и достигает в среднем 39.8 экз./0.25 м². Это связано как с низким общим покрытием участка на начальной стадии зарастания, так и с его нарушенностью. На увеличение плотности *A. lenense* на нарушенных участках также указывает Л.Б. Заугольнова [12].

Оценка состояния изученных ценопопуляций по сумме популяционных и организменных признаков показала, что наиболее оптимальные условия сложились на степных склонах, свободных от выпаса и приуроченных к охраняемой территории (ЦП 1–2, 4–5; рис. 1, табл. 3), в основном за счет высоких значений организменных признаков (по 11 и 12 баллов). В ЦП 1 отмечаются высокие значения высоты растения и числа цветков (10.7 см и 45 шт.), а в остальных ценопопуляциях — числа генеративных побегов и цветков (табл. 3, рисунок). В ЦП 6, 7, 9 показатели организменных признаков резко снижаются вследствие интенсивного выпаса и вытаптывания (по 3 балла), а на охраняемой территории в ЦП 3 снижение количества баллов (5 баллов) происходит в результате влияния ежегодного весеннего пала. По показателям индекса виталитета минимальные и максимальные значения также совпадали с организменными показателями ЦП (табл. 2).

Наиболее высокие показатели состояния ценопопуляций по популяционным признакам отмечаются на надпойменной террасе в ЦП 9 и 10 (9 и 11 баллов), это достигается за счет высоких значений плотности (20 и 40 особей на 0.25 м²), доли молодых (48.2% ЦП 9) и генеративных особей (65.7% ЦП 10). В остальных ценопопуляциях суммы баллов одинаковы и в среднем более низкие (7 баллов) за счет низких показателей плотности особей.

Оценка онтогенетической стратегии выживания *A. lenense* в различных условиях произрастания получена по результатам исследования морфологических параметров. Для *A. lenense* онтогенетическая стратегия была определена как

Таблица 3. Организменные и популяционные характеристики *Alyssum lenense*
Table 3. Organismal and population characteristics of *Alyssum lenense*

Параметр Parameter	Ценопопуляции Cenopopulations									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Организменные признаки g_2 особей Organismal traits of g_2 individuals										
Высота растения, см Plant height, cm	10.7 ± 0.3*	8.8 ± 0.4	7.0 ± 0.2	8.3 ± 0.3	8.3 ± 0.3	7.0 ± 0.1	7.3 ± 0.3	8.2 ± 0.5	7.2 ± 0.2	8.2 ± 0.3
Число генеративных побегов, шт. Number of generative shoots, pcs.	28.8 ± 2.4	67.1 ± 1.7	28.8 ± 2.0	92.3 ± 3.1	83.4 ± 1.8	6.9 ± 0.3	7.3 ± 0.6	5.8 ± 0.5	4.1 ± 0.2	16 ± 1
Число цветков, шт. Number of flowers, pcs.	45 ± 3	39 ± 1.	29 ± 2	38 ± 4	39 ± 2	24 ± 1	20 ± 1	24.2 ± 0.6	25 ± 2	23 ± 0.8
Популяционные признаки Population traits										
Плотность особей/ 0.25 м ² /число площадок Density of individuals/ 0.25 м ² /number of sites	1.3 ± 0.3/52	2.3 ± 0.4/56	0.7 ± 0.1/108	5.8 ± 0.7/28	3.7 ± 0.4/44	1.8 ± 0.2/124	3.0 ± 0.3/64	3.9 ± 0.8/44	20 ± 2/12	40 ± 6/12
Доля $j-v$, % Proportion of $j-v$, %	50.7	61.4	36.1	40.1	20.9	44.6	57.1	63.4	48.2	34.3
Доля g_1-g_3 , % Proportion of g_1-g_3 , %	49.3	38.6	63.9	59.9	79.1	55.4	41.9	36.6	51.8	65.7

Примечание: * – среднее арифметическое значение признака и стандартная ошибка.
Note: * – the arithmetic mean of the trait and the standard error.

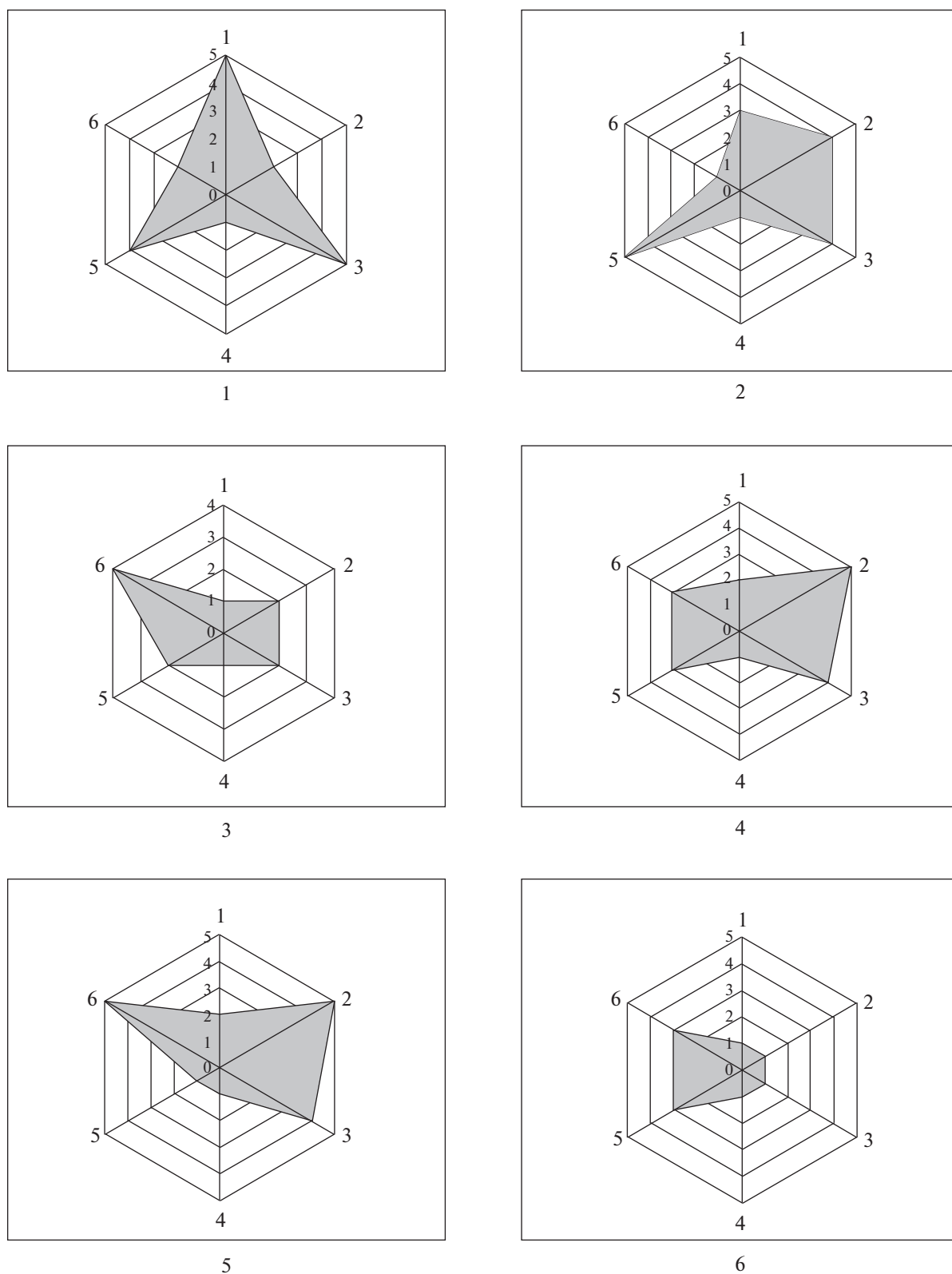


Рис. 1. Балльная оценка состояния ценопопуляций (1–10) *Alyssum lenense*.

Организменные признаки: 1 – высота растения; 2 – число генеративных побегов; 3 – число цветков. Популяционные признаки: 4 – плотность особей; 5 – доля прегенеративных особей; 6 – доля генеративных особей.

Fig. 1. Point assessment of the states of the coenopopulations (1–10) of *Alyssum lenense*.

Organismic signs: 1 – plant height; 2 – the number of generative shoots; 3 – the number of flowers. Population signs: 4 – the density of individuals; 5 – the proportion of pregenerative individuals; 6 – the proportion of generative individuals.

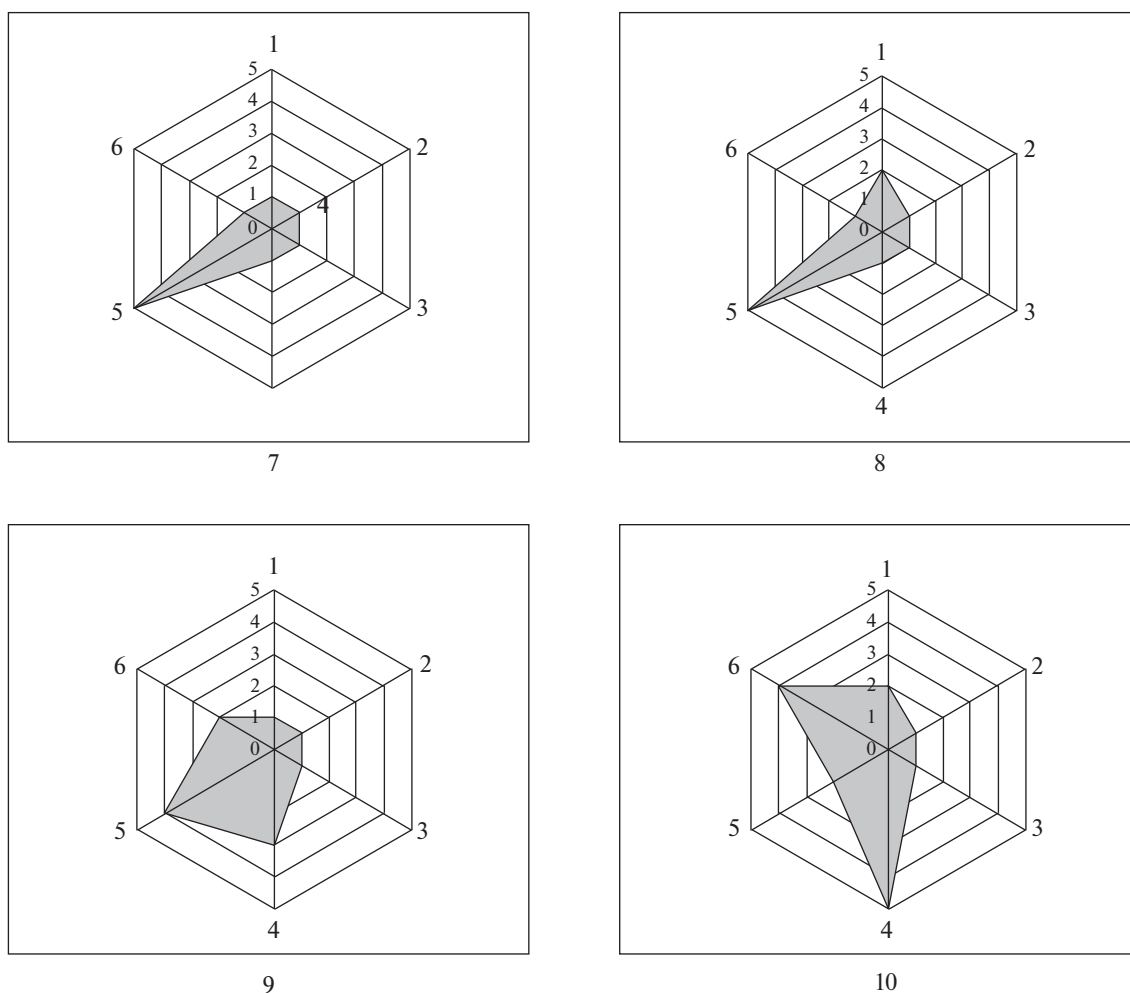
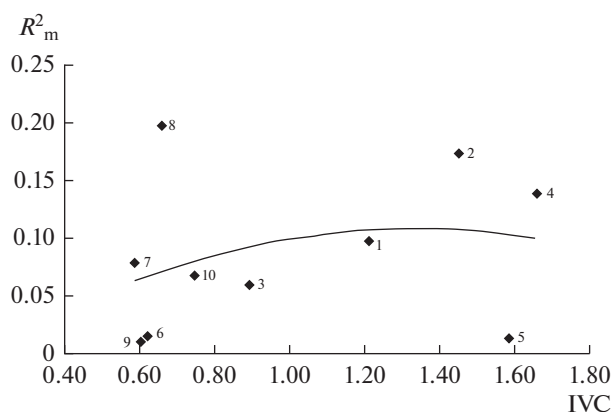


Рис. 1. Окончание


 Рис. 2. Зависимость морфологической интеграции особей *Alyssum lenense* от условий произрастания.

По горизонтали — индекс виталитета (IVC); по вертикали — коэффициент детерминации (R_m^2). Точками обозначены ценопопуляции.

Fig. 2. Dependence of the morphological integration of *Alyssum lenense* individuals on the growing conditions. X-axis — the vitality index (IVC); y-axis — the coefficient of determination (R_m^2). The dots indicate coenopopulations.

стрессовая (рис. 2). Максимальные значения индекса виталитета (1.45 и 1.66) и коэффициента детерминации (0.14 и 0.17) наблюдались в ЦП 2 и 4, произрастающих на охраняемой территории в отсутствии вытаптывания и выпаса. Минимальные значения этих показателей (0.6 и 0.01 соответственно) были выявлены в ЦП 6 и 9, испытывающих интенсивное вытаптывание и выпас крупного рогатого скота.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате выполненного исследования охарактеризованы 10 ценопопуляций *Alyssum lenense* Adams., произрастающих в степных и лесных сообществах Центральной Якутии. Вид распространён как на открытых, так и на затенённых участках, на крутых склонах коренного берега и на надпойменной террасе, на плотных и рыхлых, а также каменистых супесчаных почвах.

Изученные ценопопуляции являются нормальными, неполночленными. По классификации “дельта—омега” все ценопопуляции опреде-

лены как молодые. Характерный онтогенетический спектр *A. lenense*, как и у стержнекорневых монокарпических видов с простым онтогенезом — левосторонний или центрированный с невыраженным или коротким периодом старения, в большинстве ценопопуляций онтогенетический спектр *A. lenense* левосторонний, но базовый спектр — центрированный. Левосторонний тип онтогенетического спектра формируется на сухих степных склонах в отсутствии антропогенного воздействия и в сосновом сообществе в условиях затененности и относительной увлажненности, центрированный — является реакцией на стрессовые условия произрастания (рекреация, интенсивный выпас, близость автомобильной трассы).

A. lenense показал себя очень пластичным видом, чутко реагируя на изменения окружающей среды колебаниями жизненного цикла и плотности. На склоне с выходами каменистых пород и на надпойменной террасе на открытых участках, где субстраты более или менее неподвижные, *A. lenense* увеличивает продолжительность своего жизненного цикла до старого генеративного, иногда до субсенильного онтогенетического состояния. *A. lenense* естественно сокращает свою численность в неблагоприятных для его произрастания местообитаниях: на склонах с уплот-

ненной почвой, а также под влиянием конкуренции с другими видами, выпаса, пала. Одним из проявлений пластичности вида является способность быстро занимать свободные нарушенные участки, увеличивая свою численность и переходя во временно нецветущее состояние.

Оценка состояния ценопопуляций *A. lenense* по организменным и популяционным признакам показала, что наиболее благоприятные для вида условия складываются на участках, свободных от выпаса, приуроченных к охраняемым территориям.

Онтогенетическая стратегия выживания *A. lenense* определена как стрессовая. В крайне неблагоприятных условиях на открытом месте на фоне вытаптывания и выпаса происходит падение уровня детерминации по сравнению с охраняемыми территориями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта VI.52.1.8. “Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии” (0376-2018-0001; рег. № AAAA-A17-117020110056-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Флора Сибири. Т.7. Berberidaceae—Grossulariaceae. 1994. Новосибирск. 312 с.
2. Саксонов С.В., Голуб В.Б., Задульская О.А., Иванова А.В., Ильина В.Н., Ильина Н.С., Конева Н.В., Лысенко Т.М., Матвеев В.И., Плассина Т.И., Родинова Г.Н., Розно С.А., Симонова Н.И., Устинова А.А., Юрицына Н.А. 2006. Гвоздикоцветные (Caryophyllales, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae), гречихоцветные (Polygonales, Polygonaceae), кермиковые (Plumbaginales, Limoniaceae), верескоцветные (Ericales, Ericaceae, Pyrolaceae, Monotropaceae), первоцветные (Primulales, Primulaceae) и каперсоцветные (Capparales, Brassicaceae) в Красной книге Самарской области — Фиторазнообразие Восточной Европы. 1: 176–211. <https://www.phytodiveuro.org/2006>
3. Ефимик Е.Г., Зенкова Н.А. 2016. Бурачок ленский (*Alyssum lenense* Adams, Brassicaceae) в Пермском крае. — Вестник Пермского ун-та. Биология. 1: 7–11. <http://press.psu.ru/index.php/bio/article/view/1781/1337>
4. Лысенко Т.М., Иванова А.В., Трантина Е.В., Васюков В.М. 2018. Новые флористические находки в Самарской, Саратовской и Ульяновской областях. — Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. 3: 71–77. <http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2018/03/2018-03-11.pdf>
5. Верещагин В.И., Соболевская К.А., Якубова А.И. 1959. Полезные растения Западной Сибири. М.—Л. 348 с.
6. Данилова Н.С., Борисова С.З., Иванова Н.С. 2012. Декоративные растения Якутии. Атлас-определитель. М. 248 с.
7. Корчагин А.А. 1964. Видовой состав растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л. С. 39–62.
8. Гаврилова М.К. 1973. Климат Центральной Якутии. Якутск. 120 с.
9. Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 6: 7–197.
10. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). 1976. М. 217 с
11. Животовский Л.А. 2001. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций — Экология. 1: С. 3–7.
12. Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов — Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 2: 7–34.
13. Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 70 с.

14. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. 2004. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений. — В сб: Методы популяционной биологии: Матер. докл. VII Всеросс. популяц. семинара. Ч.2. Сыктывкар. 113–120.
15. Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2013. Элементарная биометрия: учеб. пособие. — 3-е изд., испр. и доп. — Петрозаводск. 110 с. <https://elibrary.karelia.ru/book.shtml?id=4830>

Ontogenetic Structure and Assessment of *Alyssum lenense* (Brassicaceae) Coenopopulations in the Central Yakutia

V. V. Semenova^{a, *}, N. S. Danilova^a

^aInstitute for Biological Problems of Cryolithozone Siberian Branch of RAS, Yakutsk, Russia

*e-mail: vvsemenova-8@yandex.ru

Abstract—*Alyssum lenense* Adam. is an early flowering species in Brassicaceae family. In Yakutia, it is distributed along the Lena river valley from its upper reaches and up to 70 degrees north. It usually grows occurs the steppes and on rocky slopes, rarely in dry pine forests. The studied *Alyssum lenense* coenopopulations from the Central part of the Yakutia are normal, incomplete and young. Coenopopulations with left-handed ontogenetic spectra (with predominance of virginile individuals) are formed on dry steppe slopes of the bedrock bank of the Lena River mostly in a protected area, with no anthropogenic impact, and also on floodplain terrace in pine forest in shady and relatively humid conditions. The centered type of ontogenetic spectra (with predominance of generative individuals) is observed in steppe parts on the slopes of the bedrock bank of the river and on the floodplain terrace exposed to intensive grazing, and also on artificial slope with sloughing soil. Assessment of the state of *Alyssum lenense* coenopopulations according to organismal and population features showed that the most favourable conditions for the coenopopulations are found in ungrazed areas and related to the protected habitats. Grazing negatively affects species growth density and their organismal features. Thus, the coenopopulations growing on the dry slopes of the bedrock river bank are less resistant to grazing. The ontogenetic survival strategy of *A. lenense* is defined as stressful.

Keywords: *Alyssum lenense*, Central part of Yakutia, coenopopulation, structure of coenopopulation, assessment of the state, ontogenetic spectra

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out with the financial support of the project VI.52.1.8 “Fundamental and applied aspects of studying the diversity of the flora of the Northern and Central Yakutia” (0376-2018-0001; registration no. AAAA-A17-117020110056-0).

REFERENCES

1. [Flora of Siberia. T.7. Berberidaceae—Grossulariaceae]. 1994. Novosibirsk. 312 p. (In Russian)
2. Saksonov S.V., Golub V.B., Zadul'skaja O.A., Ivanova A.V., Ilyina V.N., Ilyina N.S., Koneva N.B., Lysenko T.M., Matveev T.B., Plaksina T.I., Rodionova G.N., Rozno S.A., Simonova N.I., Ustinova A.A., Yuritsyna N.A. 2006. [Caryophyllaceae (Caryophyllales, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae), Polygonaceae (Polygonales, Polygonaceae), Plumbaginaceae (Plumbaginales, Limoniaceae), Ericaceae (Ericales, Ericaceae, Pyrolaceae, Monotropaceae), and Primulaceae (Primulales, Primulaceae) and Brassicaceae (Capparales, Brassicaceae) in the Red Data Book of the Samara region]. — Bioraznობობრძიე ვოსტოკოი ევროპი. 1: 176–211. (In Russian) <https://www.phytodiveuro.org/2006>
3. Efimik E.G., Zenkova N.A. 2016. *Alyssum lenense* (*Alyssum lenense* Adams, Brassicaceae) in the Perm Region — Bulletin of Perm University. Biology. 1: 7–11. (In Russian) <http://press.psu.ru/index.php/bio/article/view/1781/1337>
4. Lysenko T.M., Ivanova A.V., Trantina E.V., Vasjukov V.M. 2018. New floristic finds in Samara, Saratov and Ulyanovsk regions. — Bulletin of the Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy. 3: 71–77. (In Russian) <http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2018/03/2018-03-11.pdf>
5. Vereshchagin V.I., Sobolevskaja K.A., Jakubova A.I. 1959. [Useful plants of Western Siberia]. Moscow-Leningrad. 348 p. (In Russian)
6. Danilova N.S., Borisova S.Z., Ivanova N.S. 2012. [Ornamental plants of Yakutia. Key to plants and atlas]. Moscow. 248 p. (In Russian)
7. Korchagin A.A. 1964. [Species composition of plant communities and methods of its study]. — In: [Field Geobotany]. Vol. 3. Moscow; Leningrad. P. 39–62. (In Russian)

8. *Gavrilova M.K.* 1973. [Climate of Central Yakutia]. 120 p. (In Russian)
9. *Rabotnov T.A.* 1950. [The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses]. — Trudy Bot. Inst. AN SSSR. Ser. 3. 6: 7–197. (In Russian)
10. [Plant coenopopulations (Basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russian)
11. *Zhivotovskij L.A.* 2001. Ontogenetic states, effective density, and classification of populations. — Russian Journal of Ecology. 32(1): 1–5. (In Russian)
<https://doi.org/10.1023/A:1009536128912>
12. *Uranov A.A.* 1975. Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes — Nauchnyye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki. 2: 7–34. (In Russian)
13. *Zaugolnova L.B.* 1994. [Seed plants population structure and problems of their monitoring: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. St. Petersburg. 70 p. (In Russian)
14. *Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M.* 2004. [Adaptive morphogenesis and ecological and coenotic survival strategies of herbaceous plants]. — In: [Methods of population biology: Proceedings of the VII All-Russian population workshop. Part 2]. Syktyvkar. P. 113–120. (In Russian)
15. *Ivanter E.V., Korosov A.V.* 2013. [Elementary biometrics: study book]. — Petrozavodsk. 110 p. (In Russian)
<https://elibrary.karelia.ru/book.shtml?id=4830>