

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКОГО РАСТЕНИЯ ОСТРОЛОДОЧНИКА ХАНКАЙСКОГО

А.Б. Холина, С.К. Холин

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

Остролодочник ханкайский *Oxytropis chankaensis* Jurtz. – редкий вид, травянистый многолетник из семейства Fabaceae, узколокальный эндемик, встречается только на прибрежных песках западного побережья оз. Ханка и о. Сосновый. Проведено изучение возрастной структуры популяций. Популяция о. Сосновый находится в начале нового инвазионного цикла (для нее характерно большое количество проростков по сравнению с взрослыми растениями), остальные популяции относятся к зрелым и находятся в равновесном состоянии. Базовый спектр *O. chankaensis* полночленный, мономодальный, с преобладанием средневозрастных генеративных растений.

Создание государственного природного заповедника “Ханкайский” явилось чрезвычайно важным событием в деле охраны природы российского Дальнего Востока и позволило повысить степень охраны генофонда растений региона (Баркалов, Харкевич, 1996). При этом появилась возможность сохранения уникальных фитоценозов побережья оз. Ханка, включающих редкие и эндемичные виды растений (Крестов, Верхолат, 2003). К узколокальным эндемикам относится остролодочник ханкайский *Oxytropis chankaensis* Jurtz. – травянистый многолетник из семейства Fabaceae. Он встречается только на прибрежных песках западного побережья оз. Ханка и о. Сосновый (Харкевич, Качура, 1981) и имеет существенное практическое значение. Благодаря строению корневой системы, растения остролодочника способствуют укреплению песчаных берегов оз. Ханка. Симбиоз остролодочника с клубеньковыми азотфиксирующими бактериями приводит к обогащению почвы азотом, что делает возможным поселение на песках и других видов растений. *O. chankaensis* занесен в готовящуюся Красную книгу Приморского края (Перечень..., 2002), как “уязвимый” — вид, для которого высок риск его исчезновения в природе в будущем. Сокращение ареала вида и численности популяций связано с активной хозяйственной деятельностью на берегах оз. Ханка. В настоящее время надежная сохранность популяций остролодочника обеспечена лишь на территории заповедника “Ханкайский” (Баркалов, Харкевич, 1996; Холина и др., 2003). Неоднократно поднимался

вопрос об охране уникального растительного сообщества в окрестностях с. Турий Рог, компонентом которого является *O. chankaensis* (Харкевич, Качура, 1981; Баркалов, Харкевич, 1996; Крестов, Верхолат, 2003), поскольку без заповедывания этой территории невозможно гарантировать сохранение данного сообщества и предотвратить исчезновение входящих в него редких видов.

Для сохранения и рационального использования природных популяций *O. chankaensis* необходимо охарактеризовать их возрастную структуру, способность вида к возобновлению, реакцию на антропогенные воздействия.

Материал и методы

Географическое распространение остролодочника ханкайского и пункты исследований показаны на рис. 1. Популяции косы Пржевальского (3) и о. Сосновый (4) находятся на территории заповедника “Ханкайский”.

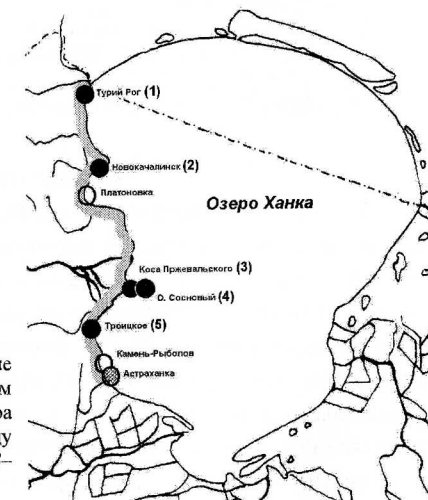


Рис. 1. Географическое распространение *Oxytropis chankaensis* (выделено серым цветом), места сбора материала (●), номера популяций — 1–5. Расстояние между популяциями: 1–2 – 12,5 км, 2–3 – 31,0 км, 3–4 – 1,0 км, 4–5 – 8,5 км

Выделение возрастных состояний проводили по схеме А.А. Уранова (1975): р — проростки и всходы, j — ювенильные особи, imm — имматурные, v — виргинильные, или молодые вегетативные, g1 — молодые генеративные, g2 — средне- или зрелые генеративные, g3 — старые генеративные, ss — субсенильные, s — сенильные и sc — отмирающие особи. На первом этапе работы были выяснены особенности онтогенеза *O. chankaensis* и выделены категории особей по их возрастному состоянию (Холина и др., 2003). Для изучения возрастной структуры на каждом из исследованных участков (табл. 1) были заложены продольные трансекты. На трансектах через 30–50 м, в

зависимости от рельефа участка, закладывали учетные площадки площадью 1 м² (всего 92 площадки). На каждой площадке проводили учет всех особей данного вида с распределением по возрастным состояниям. Плотность популяций оценивали как число особей данного вида на 1 м². Для оценки интенсивности самоподдержания популяций рассчитывали индекс восстановления (Жукова, 1988): $I = (j + imm + v) / g \times 100 \%$, где *j*, *imm*, *v*, *g* – число соответственно ювенильных, иматурных, вегетативных и генеративных растений на 1 м².

Таблица 1

Пункты исследований, их номера, протяженность исследуемого участка (L), количество учетных площадок

№	Пункт исследования	L, км	Количество учетных площадок
1	5 км к югу от с. Турий Рог, падь Вторая Речка	3,0	27
2	1 км к северу от с. Новокачалинск	1,9	24
3	с. Новониколаевка, коса Пржевальского	0,8	20
4	о. Сосновый	0,5	10
5	с. Троицкое, устье р. Комиссаровка	2,3	11

Результаты и обсуждение

Все изученные популяции можно охарактеризовать как полночленные – они характеризуются полным набором возрастных состояний, и нормальные, так как они не зависят от притока зачатков извне. Согласно классификации популяций в связи с возрастной структурой (Уранов, 1975), с дополнениями Л.А. Животовского (2001), по доминированию взрослых онтогенетических групп популяция Турьего Рога относится к зреющим, Новокачалинска, косы Пржевальского и Троицкого – к зрелым, о. Сосновый – к популяциям, находящимся в начале нового инвазионного цикла (рис. 2, табл. 2).

Анализ возрастной структуры популяций показал, что в возрастном спектре популяции Турьего Рога максимум приходится на молодые генеративные особи, вместе с тем в почти равных долях представлены виргинильные, средневозрастные и старые генеративные особи (14,6, 15,3 и 15,3 %). Это свидетельствует о высокой интенсивности семенного возобновления и в то же время достаточно успешной приживаемости проростков и ювенильных растений. Небольшое количество сенильных растений обусловлено значительной продолжительностью жизни растений генеративного состояния. Отношение численности прегенеративных и генеративных растений близко к единице, т.е. популяция находится в равновесном состоянии. Такие сбалансированные популяции, остающиеся до

изменения условий существования в данном месте практически неизменными, называют дефинитивными. Одновершинный и почти равновершинный возрастной спектр свидетельствует о достаточно устойчивом положении вида в данном местообитании.

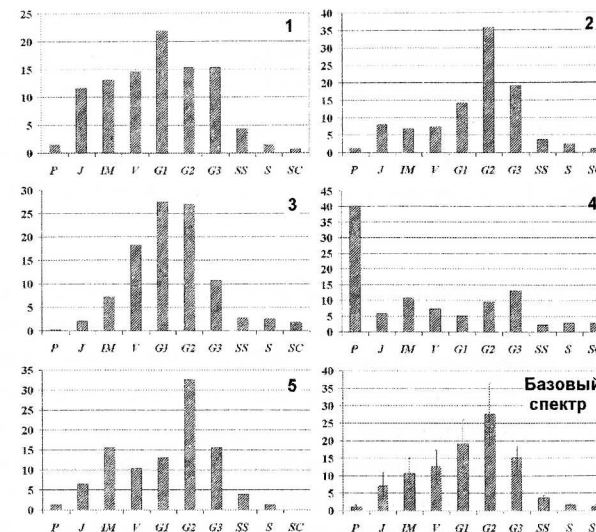


Рис. 2. Возрастная структура популяций *O. chankaensis*. По оси абсцисс – возрастные состояния: *P* – проростки и всходы, *J* – ювенильные особи, *IM* – иматурные, *V* – молодые вегетативные, *G1* – молодые генеративные, *G2* – среднегенеративные, *G3* – старые генеративные, *SS* – субсенильные, *S* – сенильные, *SC* – отмирающие особи. По оси ординат – количество растений данного онтогенетического состояния, %

Таблица 2

Количество зрелых растений, плотность и индекс восстановления популяций *O. chankaensis*

Характеристика	Популяция				
	1	2	3	4	5
Количество зрелых растений (<i>v+g+s</i>), %	73,8	83,9	90,5	51,0	76,6
Численность популяций	137	162	512	137	77
Плотность популяций, число особей на 1 м ²	5,07	6,75	25,60	13,70	7,00
Индекс восстановления, % $I_B = (j + imm + v) / g \times 100\%$	75,0	32,0	42,0	87,0	53,0

Примечание. Возрастные состояния: *j* – ювенильные особи, *imm* – иматурные, *v* – вегетативные, *g* – генеративные, *s* – сенильные.

В популяции Новокачалинска преобладают генеративные особи, что связано с наибольшей продолжительностью этого состояния и наименьшей

элиминацией в этой возрастной группе, с максимумом на средневозрастных растениях (35,8 %). Локальный максимум на группе ювенильных растений можно объяснить как результат массового пополнения, имевшего место 1–2 года назад. В целом, популяцию можно охарактеризовать как дефинитивную.

Для популяции косы Пржевальского также отмечено преобладание растений генеративного периода, где в равных долях представлены молодые и средневозрастные генеративные особи (27,5 и 27,0 %). Равномерное увеличение количества подроста и довольно значительное участие виргинильных растений (18,2 %) связано с регулярным возобновлением и хорошей приживаемостью молодых особей. По характеру спектра состояние данной популяции можно охарактеризовать как устойчивое.

Возрастной спектр популяции о. Сосновый имеет три пика, что может быть вызвано несколькими причинами. Наличие более чем двух максимумов возможно при всплесках инспермации, а также при кратковременных перерывах в инспермации (Уранов, 1975). Кроме этого, максимум на проростках можно объяснить катастрофически быстрым вымиранием зрелой части популяции. Это связано с тем, что в год, предшествующий исследованию возрастной структуры, был значительный подъем уровня воды в озере, так что на острове резко уменьшилась площадь, на которой существовали растения остролодочника, и погибли многие взрослые растения. В год исследований, вероятно, начался новый инвазионный цикл, с чем связано повышенное количество проростков. Второй максимум в левой части спектра приходится на имматурные растения, что может быть связано с быстрым темпом взросления особей, выявленным у остролодочника. Максимум в правой части приходится на старые генеративные растения.

Возрастной спектр популяции Троицкого имеет два максимума – на имматурных и средневозрастных генеративных растениях. Такой бимодальный спектр встречается у длительно живущих стержнекорневых многолетников с регулярным возобновлением (Заугольнова и др., 1988), при этом пик в левой части спектра можно объяснить наличием “малой волны”. Такие “волны возобновления” постоянно повторяются в популяциях при периодическом поступлении зачатков, и их слияние приводит к образованию относительно стабильного максимума (Уранов, 1975; Заугольнова и др., 1988). Принимая во внимание, что бимодальные спектры часто формируются как временные варианты моноmodalных (Заугольнова и др., 1988), возрастной спектр популяции Троицкого можно рассматривать как близкий к равновесному состоянию.

Очевидно, что наиболее благоприятные условия для развития остролодочника сложились в популяциях Турьего Рога и косы Пржевальского. Здесь в возрастном спектре преобладают имматурные, виргинильные, молодые и средневозрастные генеративные особи, что свидетельствует об устойчивом положении вида и указывает на благоприятные условия для его возобновления. Весьма существенно, что в этих популяциях имеется достаточное количество виргинильных особей, обеспечивающих непрерывное пополнение генеративной фракции популяции. Накопление в популяциях Турьего Рога и косы Пржевальского молодых генеративных особей определяется, с одной стороны, быстрым переходом растений в молодое генеративное состояние, с другой – довольно значительной продолжительностью этого состояния.

Обнаруженные в левой части спектров популяций Новокачалинска, о. Сосновый и Троицкого максимумы на ювенильных и имматурных растениях связаны с массовым появлением молодых особей. Установленное при этом снижение численности особей следующего возрастного состояния свидетельствует, что элиминация ювенильных и имматурных особей в неустойчивых и нарушаемых антропогенными воздействиями местообитаниях довольно интенсивна, и именно эти стадии жизненного цикла являются наиболее уязвимыми.

Сенильные растения в популяциях встречаются довольно редко, их доля варьирует от 5,2 % (Троицкое) до 8,0 % (о. Сосновый). Снижение численности растений сенильного периода связано с вторичной, так называемой старческой (Уранов, 1975), элиминацией.

Возрастные спектры популяций по участию молодых, генеративных и старых особей довольно близки. Во всех спектрах преобладают генеративные растения при достаточно высоком участии подроста, с локальными максимумами на группах проростков, ювенильных и имматурных растений, и небольшом числе сенильных растений.

Известно, что возрастные спектры нормальных популяций одного вида, варьируя в количественных показателях, часто сохраняют свои основные черты в широком диапазоне условий. На основании этого у нормальных дефинитивных популяций возможно выделение базового возрастного спектра (Заугольнова, 1976), структура которого в значительной степени определяется биологическими свойствами вида. Базовый спектр можно рассматривать как обобщенную характеристику динамического равновесного состояния популяции, к которому она стремится после отклонений, вызванных влиянием внешних воздействий. При построении базового спектра не были использованы

данные возрастного спектра популяции о. Сосновый, так как она в настоящее время находится в неравновесном состоянии в начале нового инвазионного цикла.

Базовый спектр *O. chankaensis* (рис. 2) полночленный, мономодальный, правосторонний, с преобладанием средневозрастных генеративных растений. Такой спектр весьма характерен для длительно живущих травянистых стержнекорневых многолетников (Заугольнова, 1976), в том числе бобовых (Гуреева, Тимошок, 2001). Форма распределения возрастных состояний в базовом спектре остролодочника имеет плавные переходы из одного состояния в другое. С учетом базового спектра можно сделать вывод, что в целом в изученных популяциях *O. chankaensis* процессы появления молодых особей, их созревания, старения и отмирания происходят довольно спокойно, без резких перепадов и нарушений. Во многом это зависит от большой продолжительности онтогенеза особей. Решающая роль в самоподдержании *O. chankaensis* принадлежит зрелому генеративному состоянию, которому соответствует наибольшая семенная продуктивность при наиболее мощной вегетативной базе.

Численность, или плотность, является одним из основных параметров, характеризующих состояние популяций. Растения в пределах исследованных участков популяций распределены неравномерно, что, вероятно, отражает особенности микрорельефа участков. Число особей на учетных площадках варьирует: в популяции Турьего Рога – от 0 до 16, Новокачалинска – от 0 до 39, косы Пржевальского – от 0 до 62, о. Сосновый – от 0 до 74, Троицкого – от 0 до 17. Плотность популяций в среднем на территории заповедника (коса Пржевальского, о. Сосновый) значительно выше, чем у популяций на неохраемых территориях, испытывающих антропогенные воздействия (табл. 2).

Проведенные на многих видах растений исследования состояния популяций позволяют сказать, что антропогенные воздействия по силе своего влияния на плотность популяций превосходят действие всех абиотических и природных биогенных факторов (Заугольнова, 1977). Редкие виды растений особенно чувствительны к негативным последствиям человеческой деятельности. Резкое снижение плотности популяций и гибель подроста от интенсивного выпаса сельскохозяйственных животных отмечены для многих других редких растений (Ткаченко и др., 1998). Не меньший ущерб наносит рекреация в местах произрастания редких видов.

При исследовании динамики ценопопуляций видов приморской флоры и антропогенных рекреационных воздействий, Н.С. Пробатовой с соавторами

(1984) были выявлены типы изменения возрастных спектров ценопопуляций прибрежных видов, плотности и возрастного состава популяций. Поскольку тип базового спектра связан с биологическими свойствами вида, и его изменение представляет форму реакции популяции на внешние воздействия (Заугольнова, 1977), мы сравнили возрастные спектры популяций, находящихся в зоне интенсивного выпаса и значительной рекреационной нагрузки (популяции Новокачалинска и Троицкого) с базовым спектром (рис. 2). Судя по характеру изменений возрастной структуры, остролодочник ханкайский, по классификации Н.С. Пробатовой с соавторами (1984), относится к среднегенеративному типу, у которого при увеличении рекреационной нагрузки возрастает относительная численность средневозрастных генеративных особей. От вытаптывания и повреждений страдают главным образом прегенеративные особи. Такой тип стратегии выживания в неблагоприятных условиях – сохранение средневозрастных – характеризуется как стратегия длительного выжидания (Пробатова и др., 1984) и встречается у других редких растений со сходной жизненной формой (Гуреева, Тимошок, 2001).

Несмотря на небольшую плотность популяций Новокачалинска и Троицкого, а также популяции Турьего Рога, находящейся в условиях умеренной рекреационной нагрузки, численность взрослых особей обеспечивает относительно стабильное существование популяций (табл. 2).

Для оценки интенсивности самоподдержания популяций был рассчитан индекс восстановления (табл. 2). Высокие значения индексов восстановления в популяциях Турьего Рога и о. Сосновый свидетельствуют об успешном возобновлении вида; для популяций в условиях антропогенного воздействия (популяции Новокачалинска и Троицкого) отмечено значительное снижение этого показателя. Очевидно, что возобновление и самоподдержание популяций зависит не только от числа генеративных особей в популяциях и уровня их семенной продуктивности, но и от всхожести семян и приживаемости проростков.

Снижение индекса восстановления наблюдается также на территории заповедника (коса Пржевальского). Учитывая, что численность этой популяции наиболее высока, можно предположить, что в данном случае вступают в действие различные механизмы регуляции плотности населения у растений (Antonovics, Levin, 1980), в частности, самоизреживание, т.е. регуляция за счет отмирания части особей. Вероятно, плотность популяции остролодочника на косе Пржевальского регулируется и остается на каком-то постоянном уровне за

счет отмирания соответствующей части проростков и молодых растений. Примечательно, что растениям остролодочника свойственна и другая распространенная регуляторная реакция на увеличение плотности популяции — пластическая, или уменьшение размеров растений, как следует из данных по морфологической изменчивости (Холина, Холин, 2005), т.е. регуляция плотности осуществляется сочетанием этих адаптивных реакций, приводящих к установлению оптимальной плотности.

Сравнительный анализ состояния популяций остролодочника ханкайского на охраняемых и иных территориях свидетельствует об их устойчивом состоянии в первых и удовлетворительном состоянии в последних. Популяции остролодочника в заповеднике относятся к нормальному типу, и их состояние можно охарактеризовать как нормальное. Ухудшение условий существования и разрушение мест обитания приводит популяции в дигрессивное состояние: уменьшается численность особей и плотность, в возрастном спектре отмечено снижение численности молодых групп особей. Интенсификация хозяйственного использования местообитаний *O. chankaensis* может привести не только к нестабильности его популяций, но и к их полному исчезновению, что ставит под угрозу существование этого редкого растения. Остролодочник ханкайский является примером вида, чутко реагирующего на антропогенный пресс, и гарантом его сохранности может быть заповедный режим. Для повышения эффективности охраны вида необходимо создание резерватов, где изъятие территории из хозяйственного использования сочеталось бы с мерами содействия возобновлению вида (подсев семян с учетом генетической структуры конкретной популяции). Вместе с тем необходимо проводить мониторинг состояния популяций с использованием разнообразных подходов и методов их изучения.

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 05-04-49900-а и гранта ДВО РАН № 06-III-A-06-138.

ЛИТЕРАТУРА

- Баркалов В.Ю., Харкевич С.С. Сосудистые растения Ханкайского государственного заповедника // Ботанический журнал. 1996. Т. 81, № 11. С. 104–116.
- Гуреева И.И., Тимошок Е.Е. Онтогенез и структура ценопопуляций *Gueldenstaedtia monophylla* (Fabaceae) в Юго-Восточном Алтае // Ботанический журнал. 2001. Т. 86, № 8. С. 94–103.
- Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. С. 102–114.
- Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.

Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 81–92.

Заугольнова Л.Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // Ботанический журнал. 1977. Т. 62, № 12. С. 1767–1779.

Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Попадюк Р.В. Структура ценопопуляций. Возрастная структура // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. С. 64–71.

Крестов П.В., Верхолат В.П. Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья. Владивосток: ДВО РАН, 2003. 200 с.

Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края. Владивосток: Апостроф, 2002. 48 с.

Пробатова Н.С., Седец В.П., Соколовская А.П. Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока: числа хромосом и экология // Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. Вып. 31. С. 89–116.

Ткаченко К.Г., Сащперова И.Ф., Паутова И.А., Фомина Л.И. Влияние чрезмерного и нерегулируемого выпаса сельскохозяйственных животных на сокращение численности травянистых редких и исчезающих видов растений флоры России // Растительные ресурсы, 1998. Т. 34. Вып. 2. С. 95–103.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки, 1975. № 2. С. 7–33.

Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с.

Холина А.Б., Корень О.Г., Маркелова О.В., Безделева Т.А., Холин С.К. Состояние популяций *Oxytropis chankaensis* Jurtz. на территории заповедника "Ханкайский" // Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий российского Дальнего Востока. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2003. С. 212–221.

Холина А.Б., Холин С.К. Морфологическая изменчивость и дифференциация популяций редкого растения *Oxytropis chankaensis* Jurtz. // Материалы VIII Всероссийского популяционного семинара "Популяции в пространстве и времени". Н. Новгород, 2005. С. 443–446.

Antonovics J., Levin D.A. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1980. Vol. 11. P. 411–452.

Population age structure of rare plant *Oxytropis chankaensis*

A.B. Kholina, S.K. Kholin

Institute of Biology and Soil Sciences, FEB RAS, Vladivostok

Oxytropis chankaensis Jurtz. (Fabaceae) — herbaceous perennial plant, rare species occurs only on sand in restricted zone along the west coast of Khanka Lake and on Sosnovii Island (Primorye). The age structure of populations has been studied. The Sosnovii Island population is the "invasive", characterized by high density of seedlings relative to the adult age states, other populations are mature and stable. The basic age-state spectrum of *O. chankaensis* is full-constituent, one-picked with maximum on middle-aged generative individuals.