

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Ботанический сад-институт

**МОНИТОРИНГ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
ОХРАНЯЕМЫХ ТЕРРИТОРИЙ
РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

Владивосток
2003

УДК 581.9 (571.6)

Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий российского Дальнего Востока. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2003. 277 с.

В сборнике представлены материалы рабочего совещания по мониторингу растительного покрова в заповедниках РДВ, состоявшегося в ноябре 2002 г. во Владивостоке и собравшего широкий круг специалистов, работающих в заповедниках, на полевых стационарах и академических станциях и занимающихся вопросами слежения за растительностью на постоянных пробных площадях. Освещены методики мониторинга растительного покрова, общие подходы и некоторые результаты, полученные на различных охраняемых территориях.

Работа адресована работникам заповедников и национальных парков, специалистам в области охраны окружающей среды, геоботаникам, экологам и лесоведам.

Ключевые слова: растительный покров, мониторинг, российский Дальний Восток, заповедники

Vegetation monitoring on protected territories of Russian Far East. Vladivostok: BGI FEB RAS, 2003. 277 p.

The collection of papers presents materials of workshop session «Vegetation Monitoring in RFE Protected Territories» hold in Vladivostok in November 2002. Contributors are specialists involved in long-term monitoring of vegetation in field stations, zapovedniks, and other special protected territories, on constant sample plots in particular. The papers describe methodology questions of vegetation monitoring, general approaches and some results obtained in various protected territories.

The book is designed to present materials of interest of zapovednik and national park employees, environmentalists, vegetation specialists, plant ecologists, and forest experts.

Key words: vegetation cover, monitoring, Russian Far East, nature reserves, zapovedniks

Состав редколлегии: д.б.н. А.В. Галанин (председатель), к.б.н. Н.А. Василенко (секретарь), д.б.н. А.В. Беликович (ответственный редактор), д.б.н. А.П. Добрынин, д.б.н. О.В. Храпко

Рецензенты: д.б.н. А.Е. Кожевников, к.б.н. Е.А. Тихменев

Утверждено к печати Ученым советом Ботанического сада-института ДВО РАН

Состояние популяций *Oxytropis chankaensis* Jurtz. (*Fabaceae*) на территории заповедника “Ханкайский”

А.Б. Холина, О.Г. Корень, О.В. Маркелова, Т.А. Безделева, С.К. Холин

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

Остролодочник ханкайский *Oxytropis chankaensis* Jurtz. — травянистый многолетник из сем. *Fabaceae*, эндем побережья оз. Ханка. Вид является редким, нуждающимся в охране, занесен в региональную сводку редких растений (Харкевич, Качура, 1981) и Красную книгу Приморского края (Перечень объектов..., 2002). Встречается только на прибрежных песках западного побережья оз. Ханка и о-ве Сосновом. *O. chankaensis* является высокодекоративным растением, неотъемлемым компонентом уникального растительного сообщества. Кроме того, виды рода *Oxytropis* DC. используют в тибетской медицине как кровоостанавливающее, сердечно-сосудистое и жаропонижающее средство, при инфекционных заболеваниях и интоксикации (Шретер, 1975). Эксперименты по изучению биохимического состава данного растения показали наличие флавоноидов (Павлова, Уланова, 1971) и кумаринов, обладающих противоопухолевой активностью (Цетлин и др., 1965). Изучение и охрана данного вида имеет и прямое утилитарное значение в качестве резерва полезных свойств для применения в медицине в будущем. В последнее время из-за активной хозяйственной деятельности и неконтролируемого выпаса скота ареал его резко сужается, и в ряде пунктов, где ранее были собраны гербарные образцы, эти растения не обнаружены. Фактически стабильные популяции *O. chankaensis* сохранились только на территории заповедника “Ханкайский”, в других пунктах они либо находятся в угнетенном состоянии, либо представлены единичными особями.

В нашей работе представлены результаты комплексного исследования современного состояния популяций *O. chankaensis* на территории заповедника “Ханкайский” для выяснения биологических и генетических характеристик вида, от которых зависит его существование и перспективы сохранения. Были поставлены следующие задачи: изучение возрастной структуры популяции, особенностей репродуктивной биологии, внутривидовой изменчивости морфологических признаков *O. chankaensis*, а также анализ полиморфных ферментных систем и использование их в качестве генетических маркеров для характеристики генетической структуры популяций *O. chankaensis*.

Материалы и методы

Исследования проводили в 2001-2002 гг. На территории заповедника “Ханкайский” *O. chankaensis* встречается только на участке “Сосновый” в окрестностях с. Новониколаевка, который включает косу Пржевальского (популяция 1) и о-в Сосновый (популяция 2). Изучение возрастной структуры популяции и определение фертильности пыльцы проводили только в популяции 1. В пределах косы Пржевальского (участок протяженностью 600 м и шириной 40-50 м) на продольной трансекте по центру косы было заложено 20 пробных площадок, на которых проводили учет всех особей в различных возрастных состояниях. Периодизацию онтогенеза и выделение возрастных состояний растений проводили по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Ценопопуляции растений..., 1976). Для морфологического изучения пыльцы были взяты 17 проб, собранных в период активного цветения с раскрытых цветков. Фертильность пыльцы определяли антормологическим методом (Хохлов, 1978). Морфологическая характеристика, размеры и масса семян получены ранее на семенах *O. chankaensis* с о-ва Сосновый (Холина, Воронкова, 2001). Семенную продуктивность определяли по методике И.В. Вайнагия (1974). Для ее характеристики использовали показатели потенциальной семенной продуктивности (ПСП) — число семязачатков и семян на один плод, фактической семенной продуктивности (ФСП) — количество спелых неповрежденных семян на один плод и процент семинификации (ПС). Из элементов продуктивности определяли также следующие показатели: количество соцветий и цветков на особь, число цветков и плодов на побег, процент плодообразования (ПП) и ПСП на побег. В каждой популяции показатели определяли на 20-30 растениях.

Для анализа морфологической изменчивости использовали признаки генеративных органов растений (табл. 1). Объем выборки составил 30 особей из популяции 1, 15 особей – из популяции 2. Кроме того, для сравнения была взята выборка растений (17 особей) из популяции остролодочника вне территории заповедника в окрестности с. Троицкое. Данные по этой популяции были использованы в дискриминантном анализе.

Таблица 1
Средние значения и коэффициенты вариации признаков, исследованных в двух популяциях *Oxytropis chankaensis*

Признаки	Популяция		\bar{x}	C_v
	1	2		
Длина соцветия, см	12.8±0.5	12.8±0.6	12.8±0.3	21.5
Длина цветоножки, см	10.6±0.5	10.4±0.5	10.6±0.3	22.3
Число цветков на соцветии	9.3±0.5	5.4±0.2	9.2±0.3	22.1
Длина прицветников, мм	5.4±0.2	4.0±0.2	4.8±0.1	19.3
Длина чашечки, мм	10.0±0.2	7.9±0.3	9.3±0.1	11.9
Длина зубцов чашечки, мм	2.5±0.1	1.9±0.1	2.2±0.1	21.8
Длина флага, мм	19.9±0.3	21.3±0.3	19.9±0.2	7.8
Длина пластинки флага, мм	13.7±0.3	15.4±0.3	14.0±0.2	9.6
Ширина пластинки флага, мм	11.4±0.2	11.7±0.3	11.1±0.2	11.4
Длина крыла, мм	15.7±0.2	16.0±0.4	15.3±0.2	7.8
Ширина крыла, мм	5.5±0.1	5.6±0.3	5.3±0.1	15.2
Длина лодочки, мм	13.6±0.2	13.0±0.4	13.2±0.1	9.2
Ширина лодочки, мм	3.7±0.1	3.1±0.1	3.4±0.1	10.5
Длина носика, мм	2.0±0.1	2.0±0.1	2.0±0.1	20.5

Примечание. Коэффициент вариации вычислен как среднее значение коэффициентов вариации признака в двух выборках.

Все измерения проведены с точностью ± 1 мм. Математическую обработку данных проводили по общепринятым методам биологической статистики (Зайцев, 1990). Для каждого признака определяли среднее арифметическое значение \bar{x} , его ошибку S_x , коэффициент вариации C_v . Степень варьирования признака устанавливали по эмпирической шкале С.А. Мамаева (1975). Статистический анализ межпопуляционной изменчивости морфологических признаков выполнен методом попарных сравнений по критерию Стьюдента и методом дискриминантного анализа с применением пакета программ Statistica (STATISTICA for Windows, 1995). Значения признаков стандартизировали для приведения к виду $\bar{x} = 0$, $S_x = 1$ по общепринятому алгоритму $(x_i - \bar{x}) / SD$, где SD - стандартное отклонение.

Материалом для анализа ферментных систем служили свежие или замороженные в жидком азоте листья растений. Ферменты экстрагировали гомогенизацией листовой ткани с добавлением фосфатного буфера, в состав которого входили поливинилпирролидон, сахароза, ЭДТА, тритон X-100, меркаптоэтанол. Электрофорез проводили в трис-цитратной (pH 6.2) и трис ЭДТА-боратной (pH 8.6) буферных системах. Гистохимическое окрашивание ферментов проводили по стандартным методикам (Shaw, Prasad, 1970; Левитес, 1986; May, 1992) с незначительными модификациями. Определение уровня изменчивости проводили на основе ряда общепринятых показателей: полиморфности (P), количества аллелей на локус (A), наблюдаемой (H_o) и ожидаемой (H_e) гетерозиготности. Соответствие наблюдаемых и ожидаемых распределений генотипов по каждому локусу проверяли по критерию χ^2 . Межпопуляционную изменчивость оценивали с использованием теста на гетерогенность по каждому полиморфному локусу (Животовский, 1983).

Результаты и обсуждение

O. chankaensis – стержнекорневой травянистый поликарпик с многоглавым каудексом, розеточными моноподиально нарастающими побегами и с пазушными генеративными побе-

гами. Растение характеризуется узкой экологической приуроченностью к открытым пескам, псаммофит, гелиофит, размножается семенами. Относится к II функциональному типу редких видов, к группе экотопических пациентов согласно классификации Л. Б. Заугольновой с соавт. (1992). Подробное описание морфологической структуры взрослых растений приведено в работах Б. А. Юрцева (1964) и Н. С. Павловой (1989).

Онтогенез

В онтогенезе *O. chankaensis* были выделены следующие периоды и возрастные состояния.

Латентный период. Возобновление *O. chankaensis* осуществляется только семенным путем. Плод – шаровидный или яйцевидный вздутый боб с коротким шиловидным носиком, бороздчатый по брюшному шву, с узкой брюшной перегородкой, почти одногнездный (Павлова, 1989). Семена (*se*) изогнутые, уплощенные, от зеленовато-бурых до коричневых, голые, бархатистые, 2.2 ± 0.03 мм длиной и 1.8 ± 0.02 мм шириной. Масса 1000 семян 2.4 ± 0.03 г. Цветение и созревание семян дружное. Цветение начинается в третьей декаде мая и продолжается почти до конца августа, плоды первой генерации образуются уже к концу мая. Часть бобов опадает недалеко от материнского растения, остальные разносятся ветром и водой. В течение вегетационного сезона из семян первых образовавшихся плодов появляются проростки. Часть семян начинает прорастать на следующий год в июне-июле, после зимнего периода покоя. Семена *O. chankaensis* характеризуются твердосемянностью, всхожесть в лабораторных условиях без скарификации составляет 6%, со скарификацией 80.7% (Холина, Воронкова, 2001).

Прегенеративный период. Тип прорастания семян надземный. Под мощными побегами крупных растений во второй половине июля из опавших семян появляются проростки (*p*). Семядоли мясистые, овальные, зеленые, около 0.7 см длиной и 0.4 см шириной. Первые листья простые, продолговато-эллиптические, эллиптические, цельнокрайние. Проростки имеют стержневой корень, проникающий в почву до 3-5 см. После появления первых 2-4 листьев семядоли отмирают, что свидетельствует о переходе особи в новое возрастное состояние.

Ювенильные особи (*j*) однопобеговые, 2-8 см высотой, несущие 1-3 листа ювенильного типа – простые или тройчатые. У некоторых растений кроме ювенильных листьев появляются и единичные 5-листочковые непарноперистосложные листья. Главный корень проникает в почву на глубину 8-11 см.

Иматурные особи (*im*) также однопобеговые, 7-10 см высотой. У растения 4-7 листьев, у некоторых 1-й и 2-й – ювенильные, остальные листья типичные для вида по форме. Главный корень ветвящийся, до 0.2 см в диаметре у основания, до 14 см длиной.

У виргинильных растений (*v*) появляются новые побеги – происходит кущение. Каудекс имеет 1-6 ветвей, высота растения по длине наибольшего листа от 8 до 19 см. Корневая система состоит из главного корня и боковых корней 2-го и 3-го порядков, так называемых “якорных” корней, способствующих закреплению растения в песчаном субстрате. Диаметр главного корня у основания 0.3 см, длина до 20-27 см.

Генеративный период. С появлением генеративных почек растения переходят в генеративный период. Из генеративных почек формируются пазушные розеточные полициклические поликарпические генеративные побеги. Соцветие акропетальное, густая шаровидная или рыхлая продолговатая кисть. В некоторых соцветиях лишь часть цветков образуют бобы, в нижней и средней части соцветия. В генеративном периоде возрастные состояния особей различаются по размерам, степени отмирания глав каудекса, числу генеративных побегов и некоторым другим признакам. Кроме выделяемых возрастных подгрупп – молодые (g_1), средневозрастные (g_2) и старые (g_3) генеративные особи – для *O. chankaensis* нами выделена особая подгруппа: ранние генеративные растения (g_0) – иматурные особи с генеративными побегами. Такой переход из иматурного состояния сразу в генеративное, согласно концепции поливариантности онтогенеза (Ценопопуляции растений..., 1988; Скочилова и др., 2000), относится к V типу поливариантности развития – временной поливариантности, I классу – ускоренное развитие. Сокращенный ход развития при выпадении виргинильного состояния имеет адаптационное значение и обеспечивает устойчивость популяции при колебаниях внешних факторов (Воронцова, Заугольнова, 1978).

Молодые генеративные растения (g_1) до 20 см высотой, имеют 4-6 вегетативных побегов, 3-7 генеративных побегов, следов отмирания тканей еще нет.

Средневозрастные генеративные растения (g_2) многопобеговые, высотой 20-27 см, в центральной части растения ортотропные побеги, по периферии – плагиотропные. Каудекс имеет более 40 ветвей, диаметр каудекса до 40-50 см, количество годичных побегов достигает 45-60, диаметр корня у основания 1-1.5 см. Число цветков и плодов в этом возрастном состоянии максимальное. Ниже приведены данные по семенной продуктивности *O. chankaensis* (табл. 2,

Энергия семенного размножения *Oxytropis chankaensis*

Таблица 2

Показатели	Популяция	
	1	2
Число соцветий на особь	$\frac{41.9 \pm 3.7}{39.3}$	$\frac{26.2 \pm 2.4}{42.4}$
Число цветков на особь	$\frac{396.7 \pm 32.9}{37.1}$	$\frac{208.1 \pm 16.3}{35.9}$
Число цветков на побег	$\frac{9.3 \pm 0.5}{26.7}$	$\frac{10.2 \pm 0.4}{17.4}$
Число плодов на побег	$\frac{7.7 \pm 0.4}{27.9}$	$\frac{7.7 \pm 0.3}{20.3}$
ПП, %	82.8	75.5

Примечание. Над чертой - $\bar{x} \pm S_x$; под чертой - C_v .

Семенная продуктивность *Oxytropis chankaensis*

Таблица 3

Показатели	Популяция	
	1	2
ПСП на побег	$\frac{115 \pm 6.8}{31.3}$	$\frac{122 \pm 8.0}{20.6}$
ПСП на плод	$\frac{16.2 \pm 0.8}{27.0}$	$\frac{16.3 \pm 1}{29.2}$
ФСП на плод	$\frac{14 \pm 1.2}{31.7}$	$\frac{14.5 \pm 1.5}{32.4}$
ПС, %	86.4	88.9

Примечание. Над чертой - $\bar{x} \pm S_x$; под чертой - C_v .

3), все исследования проводили на растениях в этом возрастном состоянии. Отмерших тканей не более 5-10%.

Старые генеративные растения (g_3) отличаются крупными размерами каудекса, уменьшением числа цветков и плодов. Наблюдается снижение численности побегов. Увеличение количества отмерших тканей достигает 50% и более, так что отмирающие побеги “поднимают” живую часть растения, как бы образуют “кочку”.

Постгенеративный период. Особи, утратившие способность цвести и плодоносить, переходят в субсенильное (ss) состояние. Происходит дальнейшее (до 70%) отмирание тканей. Резко сокращается число годичных побегов и способность к ветвлению, каудекс разрушается. К особенностям онтогенеза *O. chankaensis* можно отнести и тот факт, что изредка на субсенильных растениях встречаются генеративные побеги.

Сенильные растения (s) представляют собой полностью отмерший каудекс с двумя-тремя живыми ветвями, на которых развиваются немногочисленные мелкие годичные побеги.

Возрастная структура и плотность популяции на косе Пржевальского

Анализ спектра возрастных состояний показал, что 7.8% особей приходится на долю проростков и ювенильных растений, приблизительно по 20% особей находится в иматурном

(21.3%) и виргинильном (20.6%) состоянии, 45% — в генеративном состоянии, 5% — в сенильном. Для популяции *O. chankaensis* на косе Пржевальского характерен полночленный возрастной состав. При объединении генеративных особей очевидно смещение спектра в правую сторону. Максимум на средневозрастных генеративных особях при семенном самоподдержании связан с наибольшей продолжительностью этого состояния и наименьшей элиминацией в этой группе особей. В целом максимум возрастного спектра приходится на группу зрелых особей (виргинильные и генеративные), соотношение $(p+j+imm)$ к $(v+g+s)$ составило 30% к 70%, поэтому популяцию можно отнести к полночленным, зрелым, нормальным. В левой части спектра также наблюдается пик, приходящийся на молодые особи — от ювенильных до молодых генеративных (47%). Образование максимума в этой части спектра при семенном способе самоподдержания связано с обильным плодоношением, которое определяет массовое развитие молодых особей.

Средняя плотность популяции составляет 38.3 шт./м², но распределение особей по косе неравномерно, что можно объяснить особенностями микрорельефа данного участка. В целом полночленный возрастной состав, достаточная численность подростка и ежегодный урожай семян обеспечивает устойчивое существование популяции в ценозе.

Особенности репродуктивной биологии *O. chankaensis*

Остролодочки являются облигатными насекомопопыляемыми перекрестниками. Опыляются они в основном шмелями (Юрцев, Жукова, 1968). Интенсивность семенного размножения зависит от многих факторов, и важным этапом этого процесса является способность к образованию достаточного количества жизнеспособной пыльцы. Фертильность пыльцы в популяции 1 высокая, средний показатель фертильности пыльцевых зерен составляет $95.7 \pm 1.4\%$, минимальное значение этого показателя — 79.2%. Зрелые пыльцевые зерна округлые или эллиптические с двумя продольными центральными бороздами. Большинство из дефектных зерен составляет мелкая по размеру пыльца, не окрашиваемая ацетокармином. Отличительной особенностью является наличие в зрелых пыльниках проросших пыльцевых зерен. Пыльцевые трубки таких зерен различны по длине. В пыльниках находится большое количество пыльцы, полностью стерильные пыльники не обнаружены.

Семенная продуктивность в естественных фитоценозах позволяет судить о жизнеспособности видов и степени адаптации растений к условиям местообитания. Полученные в результате исследования данные о семенной продуктивности вида дают представление о характере изменчивости числа соцветий, цветков, плодов и семян (табл. 2, 3).

Наиболее вариабельными показателями являются количество соцветий и цветков на особь. По этим показателям изученные популяции достоверно отличаются ($p < 0.05$). Относительно меньшие значения этих параметров на Сосновом, вероятно, связаны с тем, что на данном участке острова находится колония чаек и крачек, и разложение многочисленных останков рыбы и птичьего помета угнетающе действует на растения. Остальные показатели продуктивности имеют средний и повышенный уровни изменчивости, по ним достоверных отличий между популяциями не обнаружено. Высокие значения показателей ПП, ПСП, ФСП и ПС в обеих популяциях указывают на значительную степень соответствия экологических условий местообитания биологическим требованиям вида. На основании исследования семенной продуктивности установлено, что вид относится к растениям с высокой семенной продуктивностью. На одном растении в среднем образуется до 4500 семян. За счет этого происходит регулярное возобновление популяций и поддержание стабильности их возрастной структуры.

Морфологическая изменчивость признаков генеративных органов *O. chankaensis*

Для анализа морфологической изменчивости *O. chankaensis* использовали признаки генеративных органов растений (табл. 1).

В характере варьирования всех признаков внутри популяций наблюдается признакоспецифичность, т.е. признаки цветков и соцветий изменчивы в разной степени. Из 11 признаков цветка 7 имеют низкий уровень изменчивости в обеих популяциях, ширина крыла и дли-

на носика – средний, длина прицветника и зубцов чашечки – повышенный. Признаки соцветий являются наиболее вариабельными из изученных признаков.

Анализ межпопуляционной изменчивости по критерию Стьюдента показал наличие достоверных различий ($p < 0.05$) между двумя популяциями по 6 морфопараметрам: длине прицветников, чашечки, зубцов чашечки, флага, пластинке флага и ширине лодочки.

По изученным признакам провели дискриминантный анализ выборок из трех популяций, чтобы определить факт различия этих популяций и значимость различных признаков в дифференциации. Результаты анализа показывают, что две возможные в данном случае канонические переменные (КП) описывают 100% межпопуляционной изменчивости, из них 91% приходится на первую КП. Самый высокий вклад в первую КП вносит изменчивость длины чашечки, во вторую КП – длина прицветника, ширина пластинки флага, длина и ширина крыла и ширина лодочки. Каждая выборка в пространстве координат образует отдельную группу (см. рис.). По значениям первой КП выборки с территории заповедника обособлены друг от друга. Морфологическое отличие популяции растений на острове является, вероятно, реакцией вида как на изменение экологической обстановки (колония птиц) в данном местообитании, так и ее относительной изоляцией. Отклонение выборки с территории вне заповедника по второй КП, вероятно, также связано с нарушением оптимальной экологической обстановки в этом местообитании (интенсивное рекреационное воздействие).

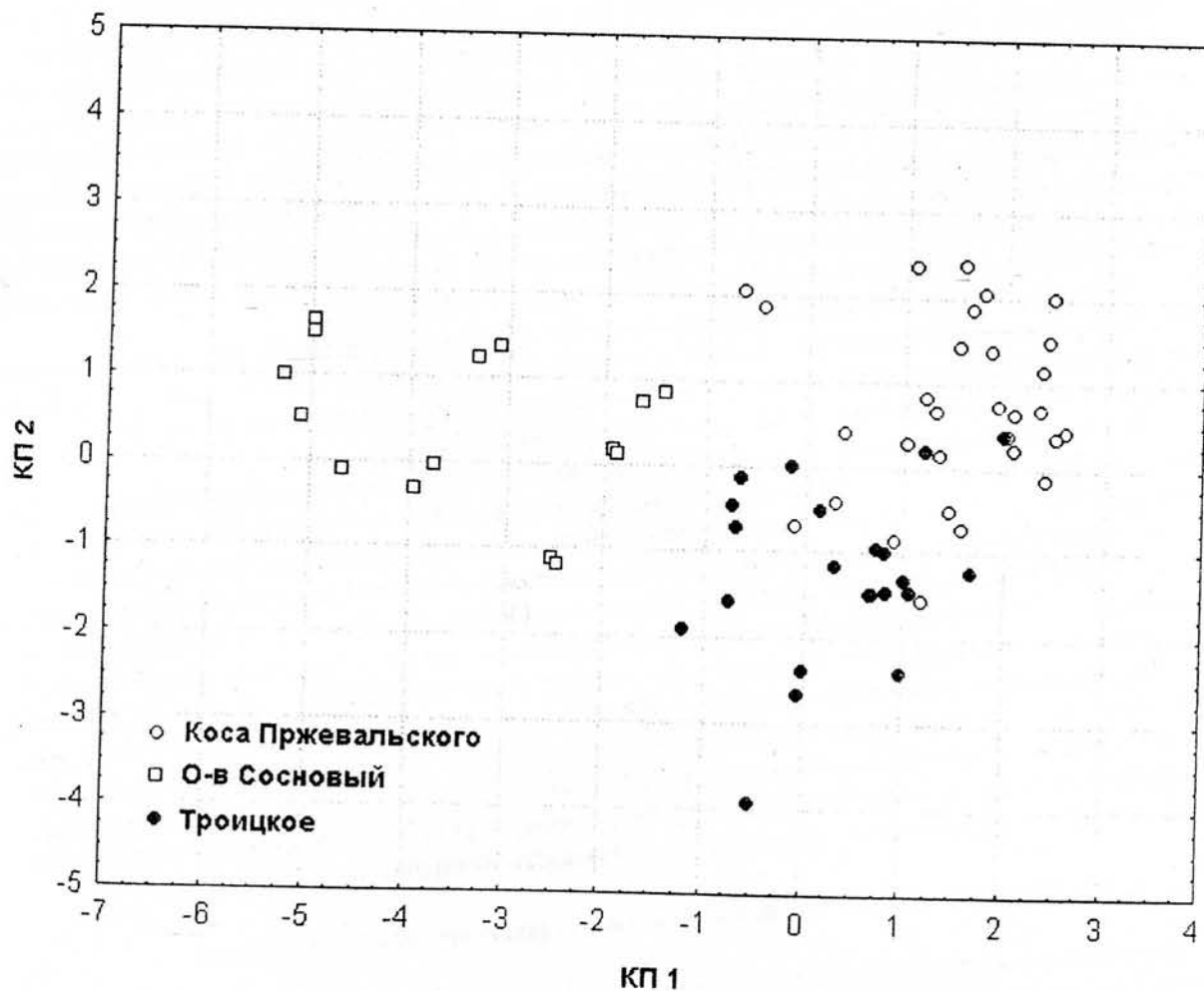


Рис. Распределение значений канонических переменных в пространстве двух осей координат для трех выборок *Oxytropis chankaensis*

Результаты морфологического анализа показали, что растениям *O. chankaensis* присуща значительная внутривидовая изменчивость по ряду признаков. Трансгрессия значений по другим признакам позволяет говорить об определенной однородности популяции на территории заповедника.

(21.3%) и виргинильном (20.6%) состоянии, 45% — в генеративном состоянии, 5% — в сенильном. Для популяции *O. chankaensis* на косе Пржевальского характерен полночленный возрастной состав. При объединении генеративных особей очевидно смещение спектра в правую сторону. Максимум на средневозрастных генеративных особях при семенном самоподдержании связан с наибольшей продолжительностью этого состояния и наименьшей элиминацией в этой группе особей. В целом максимум возрастного спектра приходится на группу зрелых особей (виргинильные и генеративные), соотношение $(p+j+imm)$ к $(v+g+s)$ составило 30% к 70%, поэтому популяцию можно отнести к полночленным, зрелым, нормальным. В левой части спектра также наблюдается пик, приходящийся на молодые особи — от ювенильных до молодых генеративных (47%). Образование максимума в этой части спектра при семенном способе самоподдержания связано с обильным плодоношением, которое определяет массовое развитие молодых особей.

Средняя плотность популяции составляет 38.3 шт./м², но распределение особей по косе неравномерно, что можно объяснить особенностями микрорельефа данного участка. В целом полночленный возрастной состав, достаточная численность подростка и ежегодный урожай семян обеспечивает устойчивое существование популяции в ценозе.

Особенности репродуктивной биологии *O. chankaensis*

Остролодочки являются облигатными насекомопопыляемыми перекрестниками. Опляются они в основном шмелями (Юрцев, Жукова, 1968). Интенсивность семенного размножения зависит от многих факторов, и важным этапом этого процесса является способность к образованию достаточного количества жизнеспособной пыльцы. Фертильность пыльцы в популяции I высокая, средний показатель фертильности пыльцевых зерен составляет $95.7 \pm 1.4\%$, минимальное значение этого показателя — 79.2%. Зрелые пыльцевые зерна округлые или эллиптические с двумя продольными центральными бороздами. Большинство из дефектных зерен составляет мелкая по размеру пыльца, не окрашиваемая ацетокармином. Отличительной особенностью является наличие в зрелых пыльниках проросших пыльцевых зерен. Пыльцевые трубки таких зерен различны по длине. В пыльниках находится большое количество пыльцы, полностью стерильные пыльники не обнаружены.

Семенная продуктивность в естественных фитоценозах позволяет судить о жизненности видов и степени адаптации растений к условиям местообитания. Полученные в результате исследования данные о семенной продуктивности вида дают представление о характере изменчивости числа соцветий, цветков, плодов и семян (табл. 2, 3).

Наиболее вариабельными показателями являются количество соцветий и цветков на особь. По этим показателям изученные популяции достоверно отличаются ($p < 0.05$). Относительно меньшие значения этих параметров на Сосновом, вероятно, связаны с тем, что на данном участке острова находится колония чаек и крачек, и разложение многочисленных останков рыбы и птичьего помета угнетающе действует на растения. Остальные показатели продуктивности имеют средний и повышенный уровни изменчивости, по ним достоверных отличий между популяциями не обнаружено. Высокие значения показателей ПП, ПСП, ФСП и ПС в обеих популяциях указывают на значительную степень соответствия экологических условий местообитания биологическим требованиям вида. На основании исследования семенной продуктивности установлено, что вид относится к растениям с высокой семенной продуктивностью. На одном растении в среднем образуется до 4500 семян. За счет этого происходит регулярное возобновление популяций и поддержание стабильности их возрастной структуры.

Морфологическая изменчивость признаков генеративных органов *O. chankaensis*

Для анализа морфологической изменчивости *O. chankaensis* использовали признаки генеративных органов растений (табл. 1).

В характере варьирования всех признаков внутри популяций наблюдается признакоспецифичность, т.е. признаки цветков и соцветий изменчивы в разной степени. Из 11 признаков цветка 7 имеют низкий уровень изменчивости в обеих популяциях, ширина крыла и дли-

Аллозимный полиморфизм и генетическая структура популяций

Для *O. chankaensis* проверено 10 ферментных систем (табл. 4).

На электрофореграммах выявлено 15 зон активности, 2 из них оказались не интерпретируемыми (быстро мигрирующие зоны у CE и IDH), так как окрашивались слабо и нерегулярно. Остальные предположительно кодируются 13 локусами. Среди изученных ферментов у 5 предполагается наличие единственного локуса (AAP, ADH, ALD, НК, LAP), остальные являются мультилокусными. Из них в локусах Ce-2, Idh-2 и Pgi-2, а также у LAP, кодируемой од-

Таблица 4

Изученные ферментные системы в листовой ткани *Oxytropis chankaensis*

Фермент	Обозначение	Номер по К.Ф.	Общее число локусов	Число полиморфных локусов	Аллели
Аланинамонопептидаза	AAP	3.4.11.2.	1	0	1
Алкогольдегидрогеназа	ADH	1.1.1.1.	1	0	1
Альдолаза	ALD	4.1.2.13.	1	0	1
Колориметрическая эстераза	CE	3.1.1.1.	1	1	2
Глутаматдегидрогеназа	GDH	1.4.1.2	2	0	2
Гексокиназа	НК	2.7.1.1	1	0	1
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42	1	1	2
Лейцинаминопептидаза	LAP	3.4.11.1	1	1	2
6-фосфоглюконат дегидрогеназа	6-PG	1.1.1.44	2	0	2
Фосфоглюкозо изомераза	PGI	5.3.1.9	2	1	2
Всего			13	4	17

ним локусом, обнаружены аллельные варианты. Альтернативный аллель в локусе Idh-2 обнаружен впервые, в изученных ранее выборках *O. chankaensis* из окрестностей с. Троицкое и с. Турий Рог полиморфизма по этому локусу не выявлено. В популяции 2 окрашивание Ce-2 проведено не было.

В результате анализа четырех полиморфных ферментных систем белков листовой ткани в двух выборках *O. chankaensis* были определены генотипы растений. Сравнение наблюдаемых и ожидаемых численностей генотипов показало отклонение от равновесия Харди-Вайнберга по локусу Pgi-2 в сторону избытка гетерозигот для популяции 1 и для заповедника в целом. Частоты аллелей полиморфных локусов в каждой выборке представлены в табл. 5. Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности продуктов.

Анализ показал, что изученные выборки не отличались по числу и набору аллелей, но отличались по частоте их встречаемости. Как видно из данных, в двух популяциях *O. chankaensis* в каждом из локусов с максимальной частотой встречается один и тот же аллель, т.е. преобладающие аллели являются общими для этих популяций. Обнаруженные различия по частоте встречаемости аллелей между двумя выборками не являются значимыми, скорее можно говорить о колебаниях частот аллелей. Тест на гетерогенность показал, что выборки однородны ($p > 0.05$). Вероятно, интенсивный генный поток не позволяет накапливаться генетическим различиям. Обмен генами осуществляется, скорее всего, при переносе пыльцы шмелями и при распространении семян с помощью ветра, воды и человеческой деятельности. На основании частот встречаемости аллелей были определены основные показатели генетического раз-

Таблица 5
Частоты аллелей изученных полиморфных локусов в популяциях
Oxytropis chankaensis

Локус	Популяции		
	Популяция 1	Популяция 2	Заповедник
Ce-2 (N)	48		48
1	0.64	-	0.64
2	0.36		0.36
Idh-2 (N)	36	14	50
1	0.13	0.19	0.14
2	0.87	0.81	0.86
Lap (N)	46	12	58
1	0.41	0.42	0.41
2	0.59	0.58	0.59
Pgi-2 (N)	47	15	62
1	0.55	0.6	0.57
2	0.45	0.4	0.43

нообразия. Показатели полиморфности ($P = 0.31$), количества аллелей на локус ($A = 1.31$), количества аллелей на полиморфный локус ($A_p = 2$) и эффективное число аллелей ($A_e = 1.77$) были одинаковыми для обеих популяций и для заповедника в целом, индекс фиксации был отрицательным, что указывает на избыток гетерозигот, и незначительно варьировал между популяциями ($F_1 = -0.34$, $F_2 = -0.3$). По показателям наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности для *O. chankaensis* отмечен средний уровень генетического полиморфизма ($H_o = 0.177$; $H_e = 0.128$). В целом показатели генетического разнообразия популяции *O. chankaensis* на территории заповедника выше, чем показатели ранее изученных популяций (Kholina et al., 2001). "Средний" индивидуум *O. chankaensis* в окрестностях с. Турий Рог гетерозиготен по 14.1% своих генов, а на территории заповедника по 17.7%. Уровень изменчивости в популяциях, выраженный как H_e ($H_e = 0.128 \pm 0.003$), оказался выше, чем приведенный в сводке Хэмрика и Годта (Hamrick, Godt, 1989) для эндемичных видов, и близок к таковому для более распространенных видов ($H_e = 0.118 \pm 0.007$).

Заключение

Комплексное исследование популяций *Oxytropis chankaensis* позволило изучить возрастную структуру и плотность популяции в ненарушенном местообитании, важные аспекты репродуктивной биологии, морфологическую изменчивость признаков генеративных органов растений и охарактеризовать уровень генетической изменчивости. Очевидно, что эколого-фитоценологические условия существования вида близки к оптимальным. Наблюдаемый нами уровень генетического полиморфизма у *O. chankaensis* оказался неожиданно высоким для эндемичного вида, существующего в резко ограниченных условиях среды. Вероятно, в популяциях действуют механизмы, поддерживающие изменчивость и обеспечивающие адаптивность популяции, в частности, отбор в пользу гетерозигот. Важнейшим фактором поддержания генетического разнообразия является наличие перекрестного оплодотворения. Остролодочники опыляются в основном шмелями, способными перелетать на значительные расстояния, что снижает вероятность близкородственного скрещивания. Также большое значение имеет тот факт, что *O. chankaensis* является многолетником с длительным репродуктивным периодом (цветение – май-июль, плодоношение – июнь-сентябрь) и высокой плодовитостью. Миграция и обмен генов путем распространения семян способствует поддержанию изменчивости и, с другой стороны, эффективно гомогенизирует популяцию. Сокращенный ход развития части особей также вносит определенный вклад в поддержание генетического разнообразия популяций.

Показатели, характеризующие состояние популяций *O. chankaensis* в заповеднике, послужат эталоном при изучении популяций вида, подвергающихся антропогенным воздействиям, и позволят разработать рекомендации по их охране.

Литература

- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826-831.
- Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 555-562.
- Животовский Л.А. Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях // Итоги науки и техники. Общая генетика. 1983. Т. 8. С. 76-104.
- Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990.
- Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 80-91.
- Левитес Е.В. Генетика изоферментов растений. Новосибирск, 1986.
- Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная эколого-географическая изменчивость растений // Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1975. Вып. 94. С. 3-14.
- Павлова Н.С., Уланова К.П. К химическому исследованию дальневосточных видов рода *Oxytropis* DC. // Биологически активные вещества флоры и фауны Дальнего Востока и Тихого океана. Владивосток, 1971. С. 19.
- Павлова Н.С. Сем. Бобовые – *Fabaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 4. Л., 1989. С. 191-339.
- Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края / Отв. ред.: Кожевников А.Е., Костенко В.А. и др. Владивосток: Апостроф, 2002. 48 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7-204.
- Скочилова Е.А., Пигулевская Т.К., Жукова Л.А. Морфологическая и физиологическая оценка онтогенеза *Chelidonium majus* (*Papaveraceae*) // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 10. С. 55-61.
- Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с.
- Холина А.Б., Воронкова Н.М. Влияние замораживания на прорастание семян некоторых видов сем. *Fabaceae* флоры Дальнего Востока России // Растит. ресурсы. 2001. Т. 37. Вып. 2. С. 39-42.
- Хохлов С.С. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Наука. 1978.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.
- Цетлин А.Л., Никонов Г.К., Шварев И.Ф., Пименов М.Г. К вопросу о противоопухолевой активности природных кумаринов // Растит. ресурсы. 1965. Т. 1, вып. 4. С. 507-511.
- Шретер А.И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М.: Медицина, 1975. 326 с.
- Юрцев Б.А. Конспект системы секции *Baicalia* Vge. рода *Oxytropis* DC. // Новости систематики высших растений. М.; Л., 1964. С. 191-218.
- Юрцев Б.А., Жукова П.Г. Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых) // Ботан. журн. 1968. Т. 53. № 11. С. 1531-1542.
- Hamrick J.L., Godt J.W. 1989. Allozyme diversity in plant species // Plant population genetics, breeding, and genetic resources. (Eds. A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler and B.S. Weir). Sinauer, Sunderland, MA, 1989. P. 43-63.
- Kholina A.B., Koren O.G., Zhuravlev Yu.N. Genetic variation in rare endemic *Oxytropis chankaensis* (Fabaceae) // Evolution, genetics, ecology and biodiversity: international conference.

Vladivostok – Vostok Marine Biological Station. September 24-30, 2001. Abstracts. Vladivostok, 2001. P. 14.

May B. Starch gel electrophoresis of allozymes // Molecular Genetic Analysis of Population: A Practical Approach. (Ed. A.R. Hoelzel). Oxford Univ. Press, 1992. P. 1-27 and P. 271-280.

Shaw C.R., R. Prasad. Starch gel electrophoresis of enzymes – a compilation of recipes // Biochem. Genet. 1970. Vol. 4. N 2. P. 297-320.

STATISTICA for Windows (Computer program manual). Statistica. Statfort Inc. Tulsa, OK: Statfort, Inc., 1995.

The state of *Oxytropis chankaensis* Jurtz. populations (*Fabaceae*) in Khankaiskii Zapovednik

A.B. Kholina, O.G. Koren, O.V. Markelova, T.A. Bezdeleva, S.K. Kholin

Oxytropis chankaensis Jurtz., an insect-pollinated herbaceous perennial plant, occurs only on sand in restricted zone along the west coast of Khanka Lake (Primorie). The ontogeny, population structure, productivity, as well morphological variation and genetic diversity in two populations (Przhevalskii Peninsula and Sosnovii Island) of this species in the nature reserve “Khankaiskii” has been investigated. The life cycle of *O. chankaensis* is complete and eleven age stages are described in ontogeny. The differences as to growth rates within generative plants are marked. The parameters of productivity are rather high, the individual plant produce about 4500 seeds. The analyses of variation in inflorescence and floral traits reveal different levels of variation of characters within populations and the significant differences between populations at the 6 characters.

The results of allozyme analysis show that the four enzymes, CE, IDH, LAP and PGI are polymorphic. Heterogeneity tests indicate no significant differences in allele frequencies among populations. Next parameters of genetic diversity are similar at the population level: polymorphic loci proportion is 0.31, the mean number of alleles per locus 1.31, and per polymorphous locus 2; the effective number of alleles per locus is 1.77. Fixation indices are negative in both populations (indicating an excess of heterozygotes). The heterozygosity observed and expected in *O. chankaensis* is moderate ($H_o = 0.177$; $H_e = 0.128$). The unexpectedly high level of genetic polymorphism for this endemic species may be affected several factors included the outcrossing mode of reproduction, the capacity for rapid population growth through vigorous seed production, early age of first reproduction, the long generation time, perenniality and the probable selection against homozygotes.

The obtained data allow considering the populations of *O. chankaensis* in the nature reserve as a standard for the comparison with other natural populations, exposed to extinction due to human activity. Moreover, these results will be useful in conservation of gene pool of rare plants.

