

## ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ *CONIOSELINUM TATARICUM* HOFFM. (*APIACEAE*) В СВЯЗИ С ИЗУЧЕНИЕМ ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Л.В. ВОЛКОВА

## PECULIARITIES OF SEASONAL DEVELOPMENT OF *CONIOSELINUM TATARICUM* HOFFM. (*APIACEAE*) IN CONNECTION WITH STUDY OF COENOPULATION AGE STRUCTURE

L.V. VOLKOVA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7 (383) 330–19–86; e-mail: root@botgard.nsk.su

Изучено сезонное развитие особей разных возрастных групп у *Conioselinum tataricum* Hoffm. (*Apiaceae*). Установлено, что часть особей имеют сокращенный период вегетации. Рекомендованы оптимальные сроки для изучения возрастной структуры ценопопуляций. Для учета всходов, ювенильных, имматурных, субсенильных, сенильных особей наилучшее время — середина июня, для учета имматурных и субсенильных — начало июля, для виргинильных и генеративных особей — вторая половина июля.

**Ключевые слова:** сезонное развитие, возрастное состояние.

Seasonal development of *Conioselinum tataricum* Hoffm. (*Apiaceae*) individuals of different age was studied. It was found that a part of individuals had a reduced period of vegetation. The most favourable time for study of coenopulation age structure is recommended. The best time for measurement of seedlings, juvenile, immature, subsenile and senile individuals is mid-June, immature and subsenile individuals — early July, and virginal and generative ones — the second half of July.

**Keywords:** seasonal development, age stages.

В крупнотравных фитоценозах подпооя черневых лесов Салаирского кряжа (юг Западной Сибири) на протяжении ряда лет изучалась популяционная биология травянистых многолетников с целью выяснения «жизненной стратегии» видов (Работнов, 1975) и их ценоотической роли в составе растительных сообществ. В исследованиях использовался ценопопуляционно-онтогенетический метод, предполагающий детальное изучение как биологии видов, так и структуры их ценопопуляций (Ценопопуляции растений..., 1976).

В настоящей работе приводятся некоторые результаты изучения одного из видов травяного яруса черневых лесов — *Conioselinum tataricum* Hoffm. (*Apiaceae*).

*C. tataricum* — короткокорневищный многолетний поликарпик из семейства Зонтичных (*Apiaceae*). Распространен в лесной зоне Средней Европы, в Западной и Восточной Сибири, в горных районах Средней Азии. Иногда встречается в лесостепной и степной зонах — в районах, граничащих с лесной областью; в горах нередко поднимается до верхней

границы леса. Типичный мезофит. Произрастает в небольшом обилии в разреженных темнохвойных, смешанных и березово-осиновых лесах, по их опушкам, оврагам, на лесных лугах, обычен по берегам речек, окраинам болот (Флора Западной..., 1935; Флора СССР, 1951; Флора Сибири, 1996). На Салаире *C. tataricum* встречается в различных местообитаниях, предпочитая хорошо увлажненные экотопы.

При изучении *C. tataricum* выявились некоторые особенности биологии вида, затрудняющие исследование возрастной структуры его ценопопуляций.

Одна из таких особенностей — онтогенетическая монотипность листьев. Для большинства цветковых растений, в том числе и зонтичных, характерно изменение морфологии листьев в ходе онтогенеза. В частности, у зонтичных с перисто-раздельными листьями характер и степень расчлененности листовых пластинок может быть индикатором возрастного состояния особи (Ценопопуляции растений..., 1976; Онтогенетический атлас..., 1997). В онтогенезе *C. tataricum* происходит, в основном, изме-

нение размеров листьев и олиственности побегов (Волкова, 2001). Но то же самое мы наблюдаем и в течение вегетационного сезона — в связи с ростом растений. В результате у *C. tataricum* на протяжении вегетационного сезона ряд возрастных состояний оказываются морфологически неразличимыми по строению листьев. Определение онтогенетического возраста особей требует учета комплекса признаков развития надземной и многолетней подземной сферы, то есть полной выкопки растений, их уничтожения.

Другая особенность биологии вида — сокращенный период вегетации у особей различных возрастных состояний (Волкова, 2001). Надземная часть таких растений рано отмирает, и они уже не обнаруживаются в травостое, в то время как другие особи (преимущественно виргинильные и генеративные) продолжают вегетировать на протяжении всего вегетационного сезона. От сроков обследо-

вания ценопопуляций вида зависят достоверность выявления их возрастного состава и реальная оценка их плотности (численности). Ошибочное определение этих популяционных показателей влечет за собой ошибочную трактовку ценотических позиций вида и его «жизненной стратегии».

Была поставлена задача определения сроков обследования ценопопуляций *C. tataricum*, наиболее благоприятных для достоверного выявления их возрастной структуры. В качестве сопутствующей задачи рассматривался поиск критериев возрастных состояний особей по надземным органам. Последнее представляется достаточно актуальным, учитывая невысокое обилие *C. tataricum* в естественных ценозах на протяжении всего ареала вида.

Для решения этих задач было изучено сезонное развитие *C. tataricum* как в условиях культуры, так и в естественных условиях обитания вида на Салаире.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение сезонного развития особей *C. tataricum* проводилось по стандартной методике — с периодической регистрацией фаз сезонного развития (Бейдеман, 1954). Наблюдения проводились на протяжении трех вегетационных сезонов в трех типах фитоценозов: в осиновом крупнотравном лесу, на лесном крупнотравном лугу и на злаково-разнотравном лугу. На каждом участке случайным образом маркировали не менее 30 особей, у которых затем еженедельно отмечали фазу фенологического развития и высоту побегов. У растений, развивающих удлиненные побеги, высота измерялась от основания побега до узла еще не развернувшегося листа. У растений, формирующих укороченные побеги, измерялась длина черешков розеточных листьев (как высота, на которую выносятся листовая пластинка).

Более детальные наблюдения проведены на экспериментальной делянке, куда особи разных возрастных состояний были высажены корневищами. Предварительно было установлено, что при пересадке корневищем *C. tataricum* сохраняет жизнеспособность, растения нормально растут и развиваются. Здесь же, на делянке, были высеяны свежесобранные семена *C. tataricum* (подзимний посев) —

для определения их всхожести и наблюдений за начальными этапами онтогенеза.

Материал для посадки отбирался на участке лесного крупнотравного луга, то есть из одной ценопопуляции вида. Растения тщательно выкапывались, устанавливалось их возрастное состояние, после чего корневища высаживались на специально подготовленную делянку. На протяжении периода наблюдений делянка регулярно пропалывалась, то есть влияние конкуренции с окружающей растительностью по возможности устранялось.

Всего было высажено 51 растение пяти возрастных групп: имматурные, виргинильные, генеративные (без разделения на молодые, зрелые и старые), субсенильные и сенильные. Ювенильные особи *C. tataricum* в природе малочисленны, на выбранном участке обнаружить их не удалось, поэтому сведения о развитии этой группы растений приводятся по наблюдениям в природе, по гербарным материалам и по экземплярам, выращенным из семян.

Наблюдения на делянке были начаты на следующий год после посадки корневищ и проводились с середины мая до конца июля — до момента зацветания генеративных особей.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности онтогенеза и некоторые черты биологии вида описаны автором ранее (Волкова, 2001). Для решения задач настоящего исследования су-

щественное значение имеют особенности побегообразования и формирования многолетних органов в онтогенезе *C. tataricum*.

На ювенильной стадии онтогенеза побеги укороченные, моноподиально нарастающие, развивают 1–2 листа на удлинённых черешках, с дважды-перисто рассечёнными листовыми пластинками. Начиная с имматурного возрастного состояния и в дальнейшем, на протяжении всего онтогенеза, особи формируют удлинённые побеги с укороченной базальной частью (ложнобезрозеточные побеги), которые сменяют друг друга симподиально. В укороченной части таких побегов развивается единственный длинночерешковый лист («прикорневой»), стеблевые листья немногочисленны, на укороченных черешках, расширенных во влагалище.

Укороченная часть годичных побегов многолетняя, после отмирания ассимилирующих органов погружается в почву, формируя корневище. Первоначально корневище вертикальное, постепенно принимает горизонтальное положение и уже у виргинильных особей располагается в подстилке и поверхностном слое почвы. Остатки стеблей, «пеньки» усохших годичных побегов, на протяжении нескольких лет сохраняются на корневище и хорошо заметны над поверхностью почвы.

На завершающих этапах онтогенеза, в сенильном возрастном состоянии, у части сенильных особей наблюдается возврат к ювенильным структурам — формирование не удлинённых, а укороченных годичных побегов, подобным побегам ювенильных особей.

В условиях растительных сообществ черневого подпооя Салаира растения на протяжении всего онтогенеза, как правило, остаются однобеговыми, а корневище одноосным, неразветвлённым. Специализированных органов вегетативного размножения у *S. tataricum* нет, размножение растений осуществляется семенным путем. Семена *S. tataricum* к моменту осыпания имеют недоразвитый зародыш, в связи с чем характеризуются длительным латентным периодом и прорастают только после перезимовывания (Волкова, 1993).

В районе исследований вегетационный сезон длится 165–175 дней, и его границы определяются образованием и разрушением снежного покрова. В черневой тайге снег ложится в конце октября, а окончательно исчезает в 1–2-й декаде мая; в оврагах и ложбинах — в конце мая (Экология сообществ..., 1991).

В природных ценопопуляциях проростки *S. tataricum* обнаруживаются крайне редко, что, по-видимому, связано с резкими погодичными колебаниями урожайности семян в ценопопуляциях, с неежегодным размножением вида в ценозах (Волкова, 2001).

На экспериментальной делянке прорастание семян *S. tataricum* началось в середине мая, сразу же после схода снежного покрова, начало видимого роста побегов зарегистрировано на 2 недели позже — с конца мая.

Появление всходов (проростков) — фракционное, регистрировалось вплоть до середины июня. Всхожесть семян составила 74–78 %. С наступлением июля проростки на делянке уже не регистрировались. Состояние проростка продолжалось, таким образом, около 4 недель. Большая часть проростков, очевидно, погибли. Часть их, около 10 %, к началу 3-й декады июня утратили семядольные листья, то есть перешли в ювенильное состояние.

Ювенильные особи *S. tataricum* 1-го года жизни представлены укороченным побегом с парой дважды-перистых листьев на удлинённых черешках, длина черешков не превышала 4 см. В естественных условиях обитания около 50 % ювенильных особей развивают не 2, а только 1 ассимилирующий лист. Листья дважды-перистые, с округлыми, пальчиковидными конечными дольками, что отличает их от растений других возрастных состояний (Волкова, 2009). У сформированных, закончивших рост ювенильных особей длина черешков листьев достигает 13–30 см, в среднем около 20 см.

Листья ювенильных растений начинают желтеть уже в первых числах июня, к концу месяца полностью усыхают. Завершение вегетации у особей этой возрастной группы зарегистрировано, таким образом, в конце июня, продолжительность вегетации — не более 4 недель от начала видимого роста побегов.

Укороченный период вегетации наблюдается также в группе сенильных особей, в которой отмирание надземных побегов регистрируется уже с середины июня (рис. 1).

Таким образом, вторая половина июня — период отмирания всходов и прекращения вегетации ювенильных и сенильных особей *S. tataricum*. Учет этих возрастных групп следует проводить не позднее середины июня (через 2 недели от начала видимого роста побегов).

В этот период ювенильные и сенильные особи значительно отличаются от особей других возрастных состояний по размерам побегов, а между собой по типу побегов — укороченных или удлинённых. У сенильных особей видимая часть корневища несет «пеньки» годичных побегов прошлых лет. По этому признаку те сенильные особи, которые развивают укороченные побеги, хорошо отличаются от ювенильных, не имеющих «пеньков» на корневище.

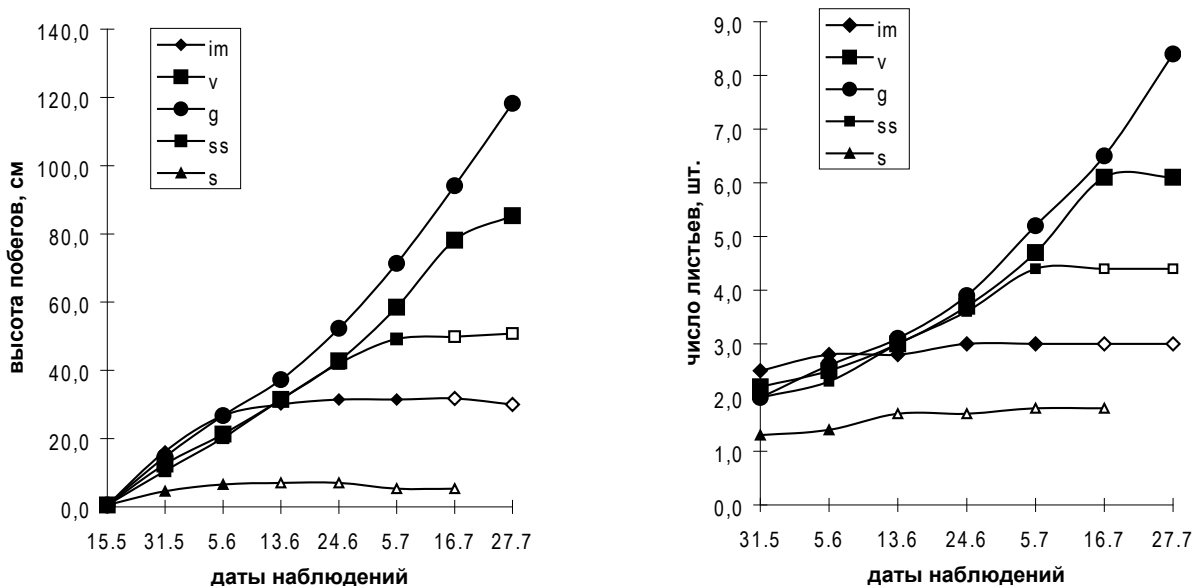


Рис. 1. Динамика роста побегов и числа листьев модельных экземпляров *Conioselinum tataricum* в разных возрастных группах.

im, v, g, ss, s — индексы возрастных групп.

Не заштрихованными маркерами показан период, на протяжении которого происходит прекращение вегетации модельных экземпляров соответствующих возрастных групп

Рост и развитие побегов иматурных особей прекращается уже в середине июня, а к середине июля эта возрастная группа завершает вегетацию. Продолжительность вегетации иматурных особей составила, таким образом, 5–6 недель от начала видимого роста побегов. Лучший срок для учета иматурных особей — 1-я декада июля. В этот период ювенильные и сенильные особи уже не регистрируются, а иматурные растения отличаются минимальными размерами побегов и числом развернувшихся листьев от особей других возрастных групп (см. рис. 1).

Субсенильные особи становятся отличимыми по размерам и развитию надземных побегов от растений других возрастных групп не ранее середины июля. Но к этому сроку часть их уже прекращает вегетацию. Продолжительность вегетации субсенильных особей различна: у части растений вегетация продолжается не более 5–6 недель (до середины июля), а часть особей вегетирует до завершения вегетационного сезона. Учет субсенильных растений во 2-й половине июля приведет к потере информации, неверной оценке численности этой возрастной группы в составе ценопопуляции. Поэтому учет субсенильных особей следует проводить одновременно с иматурными, в 1-й декаде июля. В этот период субсенильные особи можно отличать от иматурных, виргинильных и генеративных по характеру «пеньков» на видимой части корневища.

С началом появления удлинённых побегов (с иматурного возрастного состояния) у *C. tataricum*, так же, как у многих безрозеточных, эпикотильных растений, наблюдается так называемый «рост с усилением побегов»: на восходящей ветви онтогенеза мощность побегов (их высота, диаметр) возрастает, на нисходящей — постепенно снижается. Максимальной мощности побеги достигают в генеративном состоянии. Это позволяет по характеру изменения диаметров оснований «пеньков» на видимой части корневища оценить, на каком этапе онтогенеза находится особь. Несмотря на незначительную разницу в диаметрах (2–4 мм) тренд на уменьшение или увеличение диаметров «пеньков» визуально определяется достаточно четко.

Учет этого признака позволяет провести дифференциацию субсенильных и иматурных особей и в более ранние сроки — в середине июня, одновременно с подсчетом ювенильных и сенильных особей. При использовании постоянных, фиксированных учетных площадок эти данные впоследствии можно уточнить при повторных учетах.

К середине июля в природных ценопопуляциях *C. tataricum* регистрируются только виргинильные, генеративные и субсенильные особи. В последней возрастной группе продолжается отмирание ассимилирующих побегов. Субсенильные растения, продолжающие вегетацию, отличаются от виргинильных и генеративных меньшими разме-



рами побегов и их олиственностью. Достоверное определение генеративных особей становится возможным только с момента их зацветания — в конце июля — начале августа.

Однако с середины июля рост побегов виргинильных особей прекращается и во второй половине месяца они становятся отличимыми от генеративных по размерам и олиственности побегов (см. рис. 1).

Кроме того, у генеративных особей к середине июля на верхушке побегов появляются признаки будущего соцветия, а в пазухах верхних стеблевых листьев обнаруживаются зачатки боковых цветоносных побегов (паракладиев). У виргинильных особей верхушки побегов остаются вегетативными, признаков ветвления побега нет.

С учетом этих признаков подсчет виргинильных, генеративных и продолжающих вегетацию субсенильных особей можно проводить уже в середине июля, не дожидаясь массового цветения растений. Это позволит более точно определить численность субсенильных особей.

Таким образом, для выявления возрастной структуры ценопопуляций *C. tataricum* обследование ценопопуляций вида необходимо проводить в 2–3 срока, учитывая продолжительность вегетации особей разных возрастных групп. Рационально проводить обследование ценопопуляций на постоянных учетных площадках. Во время первого учета можно произвести регистрацию всех особей, присутствующих на учетной площадке, возрастное состояние которых будет уточняться при последующих учетах.

Вегетационные сезоны, на протяжении которых проводились фенологические наблюдения в естественных ценопопуляциях вида, оказались сходными по метеоусловиями и большой разницы в наступлении фенофаз не отмечено. В отдельные годы наступление фенофаз у *C. tataricum* может сдвигаться на 7–10 дней, в ту или иную сторону, что, очевидно, зависит от сроков начала вегетационных сезонов в конкретные годы.

Экологические условия крупнотравных фитоценозов черневого подпояса Салаира благоприятны для произрастания травянистых мезофитов. В связи с этим, интересен вопрос о возможных причинах сокращения сроков вегетации особей в ценопопуляциях *C. tataricum*.

Крупнотравные фитоценозы черневого подпояса Салаира характеризуются мощным развитием травяного яруса. Высота его достигает 1.5 м при предельно высокой сомкнутости. Растения *C. tataricum* восходящей и нисходящей ветвей онтогенеза: ювенильные, имматурные, субсенильные и

сенильные — с определенного момента вынуждены существовать в толще травяного яруса, испытывая, в первую очередь, дефицит света, а также существенное воздействие корневой конкуренции со стороны окружающего травостоя. Взрослые особи (виргинильные, генеративные, отчасти субсенильные) способны развивать достаточно мощные побеги, которые выносят ассимилирующие органы на поверхность травяного яруса, что обеспечивает им дальнейший рост и развитие. На экспериментальной делянке, где влияние травяного яруса на модельные экземпляры *C. tataricum* было устранено, имматурные и сенильные особи продолжали вегетацию значительно дольше, чем это наблюдается в природных условиях (см. рис. 1).

Сокращенный, до 4–6 недель, период вегетации значительной части особей *C. tataricum* при его произрастании в крупнотравных фитоценозах Салаира, по-видимому, является реакцией на ценотический стресс. Фитоценотические условия крупнотравных ценозов следует признать недостаточно благоприятными для вида, а его конкурентную мощь — недостаточно высокой в данных условиях.

Наблюдения за развитием особей *C. tataricum* на экспериментальной делянке сопровождались наблюдениями на маркированных особях в естественных условиях обитания вида. На лесных крупнотравных лугах в отдельные годы высота цветущих генеративных побегов *C. tataricum* достигает 200–230 см. Максимальная высота генеративных побегов *C. tataricum*, зафиксированная на делянке, 143.0 см (рис. 2).

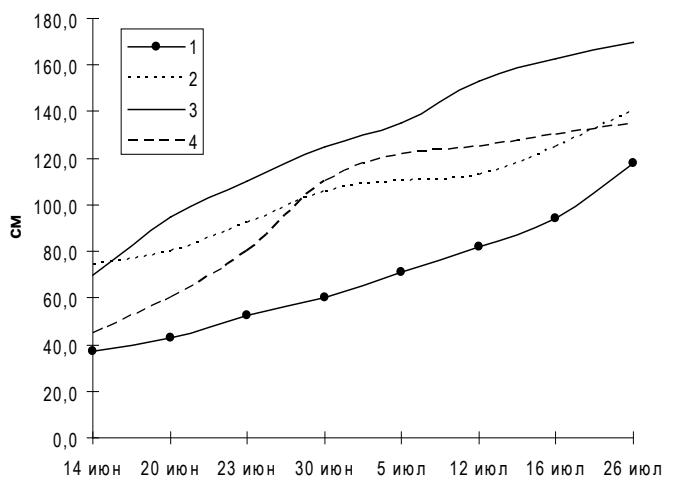


Рис. 2. Высота побегов генеративных особей *Conioselinum tataricum* в природе и в эксперименте.

1 — на экспериментальной делянке, 2 — в осиновом крупнотравном лесу, 3 — на лесном крупнотравном лугу, 4 — на злаково-разнотравном лугу

Морфологическая (размерная) поливариантность травянистых многолетников во многом определяется экологическими условиями существования, их соответствием экологической природе вида. *C. tataricum* — типичный мезофит, на Салаире тяготеет к наиболее увлажненным экотопам.

По-видимому, в эксперименте на делянке экологический режим, в частности режим влагообеспеченности, оказался менее благоприятен, чем в естественных ценозах, что и привело к снижению размеров побегов модельных экземпляров *C. tataricum*.

## ВЫВОДЫ

1. В ценопопуляциях *Conioselinum tataricum* Hoffm. (*Ariaceae*) в крупнотравных фитоценозах черневых лесов Салаирского кряжа период вегетации особей разных возрастных групп сокращен. Продолжительность его составляет около 4 недель в группах проростков, ювенильных и сенильных особей, в группах имматурных и субсенильных особей — 5–6 недель от начала видимого роста побегов. Только виргинильные, генеративные и часть субсенильных особей продолжают вегетацию до завершения вегетационного сезона.

2. Сокращение продолжительности вегетации особей *C. tataricum* из возрастных групп восходящей и нисходящей ветвей онтогенеза, по-видимому, индуцируется ценоотическим стрессом и свидетельствует о невысокой конкурентной мощности вида, о недостаточно благоприятных для него фитоценоотических условиях в составе крупнотравных фитоценозов.

В то же время, экологический режим крупнотравных фитоценозов благоприятен для вида и отвечает его экологической природе — типичного мезофита.

3. Для выявления возрастного состава ценопопуляций *C. tataricum* обследование ценопопуляций вида следует проводить в 3 срока, оптимальными являются следующие учетные сроки: середина июня (учет всходов, ювенильных, сенильных особей), начало июля (учет имматурных и субсенильных особей), середина июля (учет виргинильных, генеративных, субсенильных особей). При использовании постоянных учетных площадок число учетов можно сократить до двух, при этом имматурные и субсенильные особи выявляются при первом учете — в середине июня.

При планировании сроков обследования ценопопуляций *C. tataricum* с целью изучения их возрастной структуры следует учитывать сроки наступления конкретных вегетационных сезонов.

4. При определении возрастных состояний особей в указанные сроки основными критериями являются тип побегов (укороченные или удлиненные), относительная высота побегов, наличие и (или) характер динамики диаметров «пеньков» побегов прошлых лет на видимой части корневища, наличие репродуктивных органов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бейдеман И.Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.; Л., 1954. 127 с.
- Волкова Л.В. Плодоношение зонтичных в черневых лесах Салаира // Сиб. биол. журн. 1993. № 4. С. 65–69.
- Волкова Л.В. Онтогенез и особенности биологии *Conioselinum tataricum* (*Ariaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 85–93.
- Волкова Л.В. Морфологическая специфичность некоторых видов зонтичных Западной Сибири на начальных этапах онтогенеза // Бот. журн. 2009. Т. 94. Вып. 2. С. 188–200.
- Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. С. 1–27.
- Работнов Т. А. Изучение ценоотических ценопопуляций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1975. Т. 80. Вып. 2. С. 5–17.
- Флора Западной Сибири. Томск, 1935. Вып. 8. С. 2061–2062.
- Флора СССР. М.; Л., 1951. Т. 18. С. 2–3.
- Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 173–174.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.
- Экология сообществ черневых лесов Салаира. Новосибирск, 1991. 72 с.