

УДК 581.14

## СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ACONITUM SEPTENTRIONALE* KOELLE НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

© 2017 Е.И. Паршина<sup>1</sup>, С.О. Володина<sup>2</sup>, В.В. Володин<sup>2</sup>,

<sup>1</sup> Сыктывкарский лесной институт (филиал)  
Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета имени С. М. Кирова  
<sup>2</sup> Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

Статья поступила в редакцию 20.10.2017

Представлены результаты изучения ценопопуляций *Aconitum septentrionale*, отличающихся эколого-географическими условиями произрастания в пределах Республики Коми. Анализ онтогенетической структуры выявил нормальные молодые и зреющие ценопопуляции. Возрастные спектры ценопопуляций луговых и лесных сообществ левосторонние, с доминированием в луговых – ювенильных и средневозрастных генеративных, а в лесных – виргинильных и молодых генеративных особей. Отмечена высокая генеративность ценопопуляций луговых и лесных сообществ (33,0 и 53,1%). Плотность генеративных особей в ценопопуляциях обоих типов одинакова и составила  $2,32 \pm 0,18$  в луговых и  $1,91 \pm 0,11$  шт./м<sup>2</sup> в лесных сообществах. Базовый возрастной спектр *A. septentrionale* в таежной зоне Республики Коми нормальный (молодой), полночленный, двувершинный с доминированием виргинильных (33,7 %), молодых генеративных (20,5%). На большинстве территории Республики Коми преобладают молодые нормальные ценопопуляции (81,8%) за исключением зреющих приполярно-уральских ценопопуляций. Индекс восстановления и замещения больше единицы ( $I_v = 1,49$ ;  $I_z = 1,43$ ), что свидетельствует об устойчивости ценопопуляций. Индекс восстановления в ценопопуляциях лесных сообществ выше, чем в луговых, что говорит в пользу более высокой устойчивости лесных ценопопуляций. В целом состояние исследуемых ценопопуляций *A. septentrionale* в различных районах Республики Коми определено как стабильное. На исследуемой территории ценопопуляции *A. septentrionale* способны к самоподдержанию. Полученные данные позволяют считать *A. septentrionale* перспективным ресурсным видом на территории Республики Коми.

**Ключевые слова:** *Aconitum septentrionale*, Республика Коми, ценопопуляции, онтогенетическая структура.

*Исследования выполнены при финансовой поддержке НИР*

*«Технологии «живых систем» на основе высших растений, культивируемых растительных клеток, микроорганизмов и ферментов для получения биомедицинских препаратов, биотоплива и защиты окружающей среды» (Гр № 115021210021).*

### ВВЕДЕНИЕ

При изучении ресурсов лекарственных растений большое значение имеет оценка состояния ценопопуляций, позволяющая дать рекомендации по рациональному использованию сырья. Источником получения алкалоида лаппаконитина, входящего в состав антиаритмического средства «Аллапинин», исходно служили наземные части *Aconitum leucostomum* Worosch.

*Паршина Елена Ивановна, кандидат биологических наук, доцент кафедры воспроизводства лесных ресурсов, землеустройства и ландшафтной архитектуры.*

*E-mail: helen-parshina@uandex.ru*

*Володин Владимир Витальевич, доктор биологических наук, профессор, временно исполняющий обязанности председателя Коми НЦ УрО РАН, заведующий лабораторией биохимии и биотехнологии.*

*E-mail: volodin@ib.komisc.ru*

*Володина Светлана Олеговна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биохимии и биотехнологии. E-mail: volodina@ib.komisc.ru*

К настоящему времени показано, что в качестве альтернативного источника действующего вещества можно использовать наземные и подземные органы *A. septentrionale* Koelle, также характеризующиеся высоким содержанием лаппаконитина [1–2]. На территории Республики Коми вид широко распространен и образует ценопопуляции, входящие в состав лесных и луговых фитоценозов, однако к настоящему времени в пределах данного регионального ареала проведены лишь фрагментарные эколого-популяционные и ресурсоведческие исследования *A. septentrionale* [2].

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Местообитания *A. septentrionale* Koelle (*A. excelsum* Reichenb.) [3] выявляли в ходе маршрутно-экспедиционных обследований территории Вычегодско-Мезенской равнины (ВМР), Приполярного Урала (ПУ) и Южного Тимана (ЮТ) в пределах Республики Коми. Исследова-

ния проводились на примере 11-ти ценопопуляций из контрастных по условиям произрастания местообитаний. Эколого-географические характеристики местообитаний ценопопуляций *A. septentrionale* приведены в табл. 1.

Определение возрастных состояний растений *A. septentrionale* проводили с использованием работ Р.П. Барыкиной и др. (1976), Л.П. Рысина, Г.П. Рысиной (1987), Н.С. Михайловской (1976) [4–6]. В структуре ценопопуляций выявлялись растения следующих возрастных состояний: проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), генеративные (*g*), субсенильные (*ss*), сенильные (*s*). Для этого использовали индикаторные признаки: особенности строения подземных органов, форма листовой пластинки, наличие генеративных органов и т. д. На основе полученных данных строились онтогенетические спектры ценопопуляций. При определении онтогенетической структуры ценопопуляций использовали классификацию Т.А. Работного (1950) [7]. Оценка ценопопуляций проводилась на основе использования индекса возрастности ( $\Delta$ ) и эффективности ( $\omega$ ), индекса восстановления (*I<sub>v</sub>*) и индекса замещения (*I<sub>z</sub>*) [8–9]. Тип ценопопуляции установлен по классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [9].

В качестве счетной единицы использовали особь и побеги [10]. Плотность особей и побегов *A. septentrionale* (количество особей, побегов на м<sup>2</sup>) определяли методом выборки на учетных площадках размером 1 м<sup>2</sup> в пределах контура растительного сообщества. В пределах исследуемых ценозов закладывали от 20–25 (в луговых) до 30 (в лесных) учетных площадок.

Статистическая обработка результатов была проведена с использованием программ STATISTICA и Microsoft Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*A. septentrionale* Koelle представляет собой крупное многолетнее вертикально-корневищное партикулирующее травянистое растение. Корневая система стержневого типа и представлена укороченным корневищем. Длина корневища взрослых генеративных особей достигает 10 см при диаметре 1–2 см. От основания корневища отходят придаточные корни, длина которых достигает 50–60 см при диаметре 1–1,5 см. В возрасте 4–6 лет наблюдается явление партикуляции, которое начинается вследствие разрушения сильно развитых паренхимных тканей. Партикуляция захватывает как корневище, так и базальную часть корня. В результате молодые периферические части расчленяются на отдельные части (партикулы). На каждой отделившейся части сохраняется участок корневища с почками возобновления. Плод многолистовка состоит из трех голых листовок (до 9) [11–13].

*A. septentrionale* предпочитает увлажненные местообитания под пологом равнинных и горных лесов, в кустарниковых тундрах. В таежной зоне встречается в травянистых ельниках, со-

сняках, березняках, пихтарниках, лиственничниках иногда в качестве доминанта (с обилием 5 баллов) или содоминанта травянистого яруса [14]. На Северном Урале обычен в пихтовых лесах и на субальпийских лугах. В Республике Коми распространен повсеместно, особенно часто в приречных лесах.

Для проведения популяционных исследований нами были выбраны местообитания *A. septentrionale*, резко отличающихся по своим эколого-географическим условиям. Исследовались ценопопуляции, расположенные в различных географических зонах – в среднетаежной зоне на территории Вычегодско-Мезенской равнины (ВМР) и Южного Тимана (ЮТ), представляющий собой холмистый рельеф древней гряды северо-востока Русской плиты, а также в горных тундрах на Приполярном Урале (ПУ). Сравнивались характеристики ценопопуляций, близко расположенных друг к другу, но входящие в состав различных растительных сообществ (лесные и луговые). Всего было исследовано 11 ценопопуляций (табл. 1).

Ниже представлены результаты морфометрических исследований растений разных возрастных групп.

**Семена.** Зрелые семена (*sm*) *A. septentrionale* имеют темно-коричневую окраску, по форме трехгранные. Длина семян варьирует от 2,75 до 3,51 мм и составила  $3,02 \pm 0,06$  мм (*C<sub>v</sub>* 8,5 %), ширина – от 1,10 до 2,45 мм ( $1,88 \pm 0,07$  мм, *C<sub>v</sub>* = 16,1 %). Поверхность семени неровная, морщинистая, с перепончатыми чешуйками. По данным Г. П. Рысиной [11] прорастание семян в естественных условиях начинается после стаивания снега, оптимальная температура для прорастания семян не превышает 2 °С.

**Проростки и всходы.** Проростки *A. septentrionale* нами были обнаружены только в ценопопуляции ПУ-3 на Приполярном Урале. Их отсутствие на других участках, возможно обусловлено во-первых, накоплением ветоши в луговых сообществах, а в лесных – образованием подстилки, препятствующих прорастанию семян. Во вторых, это может быть обусловлено высокой смертностью особей или их смывом обильными поверхностными водами. Для проростков (*pl*) характерно наличие двух длинночерешковых семядолей, с широкоовальными, сердцевидными в основании светло-зелеными пластинками и с небольшим «носиком» на верхушке. Окраска их светло-зеленая, поверхность голая, блестящая, длина пластин 0,6–0,7 см, ширина до 1 см. Черешок семядоли в основании крылатый, в средней части округлый, в основании окрашенный антоцианом. Черешки в базальной части на незначительном протяжении сростаются и образуют короткую трубку. Семядоли выполняют ассимилирующие функции и в жизнедеятельном состоянии сохраняются в течение первого вегетационного периода, однако у однолетних особей вслед за семядолями нередко появляется один 5-лопастной ассимилирующий лист [15]. Гипокотиль бесцветный,

**Таблица 1.** Эколого-географические характеристики местообитаний ценопопуляций *Aconitum septentrionale*

Ценопопуляции/местообитание	Общее проективное покрытие травостоя, %	Проективное покрытие вида, %
<b>Вычегодско-Мезенская равнина (ВМР)</b>		
<b>ВМР-1:</b> пойменный вейниково-разнотравный луг (61°38' с. ш. и 50°43' в. д.; окрестности г. Сыктывкара). Пойма р. Дырнэс, 150 м над ур. м. Увлажнение обильное, сток затруднен. Почвы сырые, болотисто – луговые, местообитание хорошо освещенное.	95–98	60 % (в пятнах до 80–90 %)
<b>ВМР-2:</b> осинник аконитово-разнотравный (61°39' с. ш. и 50°41' в. д.; окрестности г. Сыктывкара). Пойма р. Важелью; 150 м над ур. м. Увлажнение обильное, проточное, почвы сырые.	85–95	30 (местами до 70)
<b>ВМР-3:</b> крупнотравный лабазниково-аконитовый луг (61°39' с. ш. и 50°41' в. д.; окрестности г. Сыктывкара). Пойма р. Важелью, 150 м над ур. м. Увлажнение атмосферное и грунтовое и за счет натечных вод, наблюдается застой воды. Почвы сырые, болотисто-луговые. Местообитание хорошо освещенное.	95–98	40–60
<b>Южный Тиман (ЮТ)</b>		
<b>ЮТ-1:</b> сероольшаник аконитовый (62°44' с. ш. и 55°50' в. д.; Южный Тиман). Левый берег р. Сойва, 159 м над ур. м. Увлажнение за счет атмосферных осадков, преобладает поверхностный сток. Местообитание затененное.	100	25–30
<b>ЮТ-2:</b> ельник крупнотравно-злаковый (62°44' с. ш. и 55°50' в. д.; Южный Тиман). Левый берег р. Сойва (покатый склон (7–10°)), 159 м над ур. м. Увлажнение за счет атмосферных осадков, преобладает поверхностный сток. Местообитание затененное.	80	10–15
<b>Приполярный Урал (ПУ)</b>		
<b>ПУ-1.</b> Смешанный разнотравный лес (65°20' с. ш. и 60°41' в. д., 510 м над ур. м., Приполярный Урал). Пойма р. Балбанью. местообитание достаточно освещенное, увлажнение за счет атмосферных осадков.	75–95	15–20
<b>ПУ-2.</b> Лиственничник травяной (редкостойный лиственничник) (65°20' с. ш. и 60°41' в. д. 550 м над ур. м., Приполярный Урал). Пойма р. Балбанью. Почвы дренированные, влажные, местообитание достаточно освещенное.	90–98	25–40
<b>ПУ-3.</b> Ивняк аконитово-разнотравный (среди лиственничника ерникового) (65°20' с. ш. и 60°43' в. д., 420 м над ур. м., Приполярный Урал). Пойма р. Балбанью. Почвы сырые, относительно дренированные, местообитание хорошо освещенное.	12–25	20–25
<b>ПУ-4.</b> Ивняк аконитовый (65°22' с. ш. и 60°42' в. д., 450 м над ур. м., Приполярный Урал). Пойма р. Балбанью. Почвы влажные, местообитание достаточно освещенное.	90–95	35–40
<b>ПУ-5.</b> Ивняк разнотравный (65°19' с. ш. и 60°42' в. д., 450 м над ур. м., Приполярный Урал). Пойма р. Балбанью. Почвы влажные, местообитание достаточно освещенное.	80–98	10–25
<b>ПУ-6.</b> Разнотравная луговина (65°19' с. ш. и 60°41' в. д., 470 м над ур. м., Приполярный Урал). Пойма р. Балбанью. Открытое местообитание, почвы сырые.	90–95	10–25

округлый, зона корневой шейки хорошо выражена. После освобождения от остатков семени пластинки семядолей заметно увеличиваются и достигают в диаметре 10–12 см. Со временем в результате отложения пластических веществ гипокотиль утолщается. К осени семядоли отмирают. Главный корень хорошо развит, тонкий, густо покрыт волосками и имеет, как и волоски, светло-коричневую (охристую) окраску [11].

**Ювенильные растения.** К концу вегетации у однолетнего сеянца формируется терминальная почка, защищенная снаружи двумя почечными чешуями и имеющая на конусе нарастания 1–2 листовых примордия, которые разворачиваются следующей весной. В пазухах семядолей и первого ассимиляционного листа закладываются спящие боковые почки. Параллельно идет ветвление главного корня, корневая система имеет стержнекорневую форму [11]. Глубина проникновения главного корня в почву до 6,4 см ( $\bar{x} = 5,27 \pm 0,49$  см), нами отмечено ветвление до корней третьего порядка. Высота растений в исследуемых ценопопуляциях составила от 3,0 до 4,8 см ( $\bar{x} = 3,82 \pm 0,38$  см). Двухлетние растения имели 1–2 ассимилирующих листа и по строению сходные с листьями однолетних особей. Длина листовых пластинок варьировала от 1,4 до 1,9 см ( $\bar{x} = 1,60 \pm 0,11$  см), ширина – от 2,4 до 3,2 см (при средней величине  $2,82 \pm 0,19$  см). Срединным ассимилирующим листьям предшествуют один-два низовых чешуевидных листа от 0,6 до 1,0 см в длину. углубление материнского побега в почву, что приводит к формированию эпигеогенного корневища (толщиной 1,0–1,5 мм), вследствие укорочения корня на его поверхности появляются морщины. Начиная с третьего года жизни, в подземной части отмечается образование тонких придаточных корней на гипокотиле и базальных узлах укороченного главного побега.

В течение последующих 4–5 лет (до цветения) главный побег остается розеточным моноподиальным. С возрастом постепенно увеличивается число метамеров в пределах годичного прироста, длина междоузлий, число листьев в розетке (ассимилирующих листьев до 2–3, чешуевидных – 4–5). Наблюдается увеличение размеров листовых пластинок, изменяется их расчлененность и толщина, увеличивается длина черешков. В течение последующего периода базальная часть главного побега погружается в почву, вследствие чего вертикальное корневище увеличивается в размерах (до 4,5–5,85 см в длину и диаметре 0,6–0,8 см). С разрастанием корневища снижается интенсивность роста и ветвления главного корня, который еще хорошо различим среди боковых и придаточных корней, поэтому ювенильные растения характеризуются как короткостержневые [15].

Таким образом, ювенильные растения – вегетативно неподвижные, их надземный побег розеточный, моноподиальный, чешуевидные листья сменяются длинночерешковыми. Подземная часть представлена вертикальным неразветвленным (или слабо разветвленным),

укороченным, эпигеогенного происхождения корневищем с коротким главным корнем и системой боковых придаточных и немногочисленных стеблевых придаточных корней.

**Имматурные (ит) и виргинильные (в) растения.** У вегетирующих растений (нередко уже 4–6 лет) обнаруживаются признаки единичной партикуляции подземных органов в виде небольших щелевидных углублений на поверхности, начинается этот процесс в области гипокотиля и распространяется вверх на корневище и вниз на базальные участки главного корня (поэтому различают партикулы корневищного и корневого происхождения).

Длина побегов имматурных растений в исследуемых ценопопуляциях составила от 12,0 до 22,0 см ( $17,8 \pm 1,9$  см), длина листовых пластинок от 4,7 см до 8,9 ( $7,10 \pm 0,79$  см), их ширина – от 8,9 до 16,0 см ( $13,1 \pm 1,5$  см). Глубина проникновения корней до 13 см. Виргинильные растения имеют крупные длинночерешковые листья, в количестве 4–5. В исследуемых ЦП высота растений варьирует от 31,5 до 52,0 см ( $43,2 \pm 1,8$  см), длина листовых пластинок – 8,0–10,0 см, ширина – от 14 до 20 см.

Подземная часть виргинильного растения *A. septentrionale* представлена утолщенным, упругим и плотным осевым органом – материнской осью с системой многочисленных придаточных корней. Эта ось представлена многолетней базальной частью побега, гипокотиля и многолетнего главного корня, границы между которыми не наблюдаются [16]. К концу виргинильного периода партикуляция усиливается, одновременно происходит затухание роста и ветвления главного корня, который постепенно отмирает. Функции главного корня выполняют стеблевые придаточные корни. Таким образом, к концу виргинильного периода наблюдается изменение типа морфоструктуры подземных органов – взрослые растения могут быть отнесены к группе вертикально-короткорневищных [15].

**Генеративные растения (г).** По данным ряда авторов цветение *A. septentrionale* в естественных условиях наблюдается на 8–10 году жизни [15] (Барыкина и др., 1976) или уже на 4–6-ом [16]. В исследуемых ценопопуляциях надземная часть побегов генеративных особей достигала высоты от 41,5 до 219,0 см ( $111,8 \pm 2,2$  см). Стебли прямые, ребристые и покрыты волосками длиной от 0,3 до 1,2 мм (количество волосков в нижней части стебля варьирует от 2 до 14 шт./мм<sup>2</sup>). Вегетативные побеги несут от 2 до 7 черешковых листьев. Листорасположение очередное, нижние листья черешковые (длина черешка от 11,0 до 91,0 см), верхние – короткочерешковые. Листья простые, темно-зеленой окраски, тройчатораздельные с густым опушением в нижней части, крупные: длина листовых пластинок нижнего прикорневого листа варьирует от 7,0 до 26,8 см ( $18,3 \pm 0,25$  см), ширина – от 15,0 см до 53,0 см ( $34,5 \pm 0,46$  см). Листовые пластинки (нижнего прикорневого листа) глубоко рассеченные Крайние доли листовых пластинки

сходящиеся (налегают друг на друга) или расходящиеся. Черешки листьев в основании крылатые округло-треугольные с более широкой и плоской адаксиальной стороной.

Генеративный побег полурозеточный, олиственный, по форме округлый. Соцветие – брактеозная кисть длиной до 93,0 см ( $44,7 \pm 1,4$  см). Цветки крупные, зигоморфные, располагаются на длинных изогнутых цветоножках (длина цветоножки от 1,1 до 3,5 см), у основания цветоножки расположено по два прицветника, имеющих форму видоизмененных листьев. Околоцветник двойной, окраска цветков грязно-фиолетовая, в пределах пробных площадей единично встречались особи, имеющие очень светлую окраску со слабо-фиолетовым оттенком (близкие к альбиносам). Чашечка имеет венчиковидную форму, пятилистная, верхний лепесток имеет вид шлема. Высота шлема от 1,5 до 2,6 см ( $1,89 \pm 0,02$  см), форма коническо-цилиндрическая, его верхняя часть на конце изогнута под углом 3–50°. В средней части шлем несколько сужен и как правило, ширина шлема в верхней части не превышает его ширину в средней части ( $P=0,15$ ). Высота шлема больше его ширины на уровне носика в 1,5 раза ( $P=0,00$ ) и почти вчетверо больше ширины в его средней и верхней части ( $P=0,00$ ). В подземной части взрослое генеративное растение представлено полым сетчатым органом, заполненным остатками тканей растения и почвой. При изучении возрастных состояний генеративного периода мы учитывали признаки, предложенные ранее рядом авторов [16–17].

Молодые генеративные растения ( $g_1$ ) в исследуемых ценопопуляциях имеют один цветущий побег и еще не партикулировавшийся (цельный) «стеблекорень». Иногда отмечается прерывание цветения молодых генеративных растений (такой процесс отмечен нами в ценопопуляциях ПУ-1,3,4). В исследуемых ценопопуляциях растения имели длину побега от 41,5 до 189,0 см ( $119,9 \pm 3,0$  см). Количество черешковых листьев, как правило, 3–4. Длина листовых пластинок варьирует от 8,5 до 26,8 см ( $19,20 \pm 0,33$  см), ширина – от 19,0 до 52,0 см ( $36,6 \pm 0,60$  см). Длина соцветий изменяется от 11,5 до 93,0 см;

Средневозрастные ( $g_2$ ) характеризуются наличием генеративных побегов и частично партикулировавшимся стеблекорнем. В исследуемых ЦП количество генеративных побегов на особи варьирует от 2 до 12, длина побега составляла от 47,0 до 193,0 см ( $102,1 \pm 8,8$  см), черешковых листьев отмечено в количестве от двух до четырех. Длина листовых пластинок около 11,5 до 24,5 см ( $18,40 \pm 0,95$  см) при ширине – от 19,0 до 41,0 ( $34,0 \pm 1,6$  см).

Для старых генеративных растений ( $g_3$ ) характерно прекращение образования генеративных побегов на части отделяющихся партикул «стеблекорня». Высота этих растений в исследуемых ЦП варьировала от 47,0 до 87,0 см ( $71,8 \pm 7,0$  см).

**Субсенильные (ss) и сенильные (s) растения.** Наличие ранней партикуляции затрудняет уловить переход растений в сенильное состоя-

ние. Субсенильные растения представляют собой полностью отделившиеся стареющие партикулы не образующие генеративных побегов. Сенильные растения (s) представлены партикулами, несущими угнетенные вегетативные побеги с листьями виргинильного типа [15]. Для особей *A. septentrionale* отмечено явление квазисинильности [18], при этом такие особи по мощности развития надземной части и особенностям подземных органов схожи с генеративными, но развивают только вегетативные розеточные побеги (иногда у них присутствуют полурозеточные побеги с 1–2 стеблевыми листьями, соцветия отсутствуют).

**Плотность особей и возрастные спектры ценопопуляций.** Плотность особей является не только важным популяционным параметром, но и параметром, определяющим сырьевую продуктивность ресурсного вида. Не менее важным показателем, отражающим устойчивое состояние ценопопуляций является и тип их возрастного (онтогенетического) спектра, характеризующийся распределением особей по возрастным (онтогенетическим) состояниям, при этом базовый возрастной спектр – обобщенная характеристика состояния ценопопуляций. Именно эти популяционные характеристики дают четкое представление о жизненном состоянии популяции, ее способности к самовоспроизведению и определяют перспективные возможности ресурсного использования вида в качестве лекарственного сырья.

Проведенные нами исследования показали, что общая плотность особей в ценопопуляциях равнинной части (МВР) составила  $4,93 \pm 0,29$  шт./м<sup>2</sup> при плотности генеративных особей ( $g1-g3$ ) –  $2,4 \pm 0,18$  шт./м<sup>2</sup> (на долю генеративных особей приходится 48,7 %). В луговых ценопопуляциях (ВМР-1,3) общая плотность особей и плотность особей генеративной группы ( $g1-g3$ ) и плотность побегов (как вегетативных, так и генеративных) достоверно ( $P < 0,05$ ) выше, чем в лесных (ВМР-2). Средневозрастные генеративные особи луговых ценопопуляций (ВМР-1,3) имеют от 2 до 12 репродуктивных побегов, а в ценопопуляции ВМР-2 их количество составляет от двух до трех. Степень генеративности ценопопуляций ВМР-1 и ВМР-3 выше ( $P < 0,05$ ), чем в ценопопуляции ВМР-2 (соответственно, 51,7; 52,1 и 36,4%).

Исследованные ценопопуляции территории равнинной части ареала *A. septentrionale* и характеризуются как нормальные полночленные (табл. 2). Относительная неполночленность возрастных спектров рассмотренных ценопопуляций связана:

1) с отсутствием растений младшей возрастной группы: проростков во всех рассмотренных ценопопуляциях и имматурных в ценопопуляциях ВМР-2 и ВМР-3;

2) отсутствием сенильных растений во всех ценопопуляциях;

3) отсутствием стареющих генеративных растений в ценопопуляции ВМР-2.

По типу возрастного спектра все ценопопуляции этого района характеризуются как мо-

лодые нормальные. Возрастные спектры луговых ценопопуляций левосторонние (ВМР-1, 3) двувёршинные, первый максимум особей приходится в ценопопуляции ВМР-3 на ювенильные (35,0%) и второй на молодые генеративные (23,3%) растения. В ценопопуляции ВМР-1 максимумы особей приходятся на ювенильные (31,2 %) и средневозрастные растения (30,2 %) ( $P > 0,05$ ). В ценопопуляции ВМР-2 преобладают ювенильные (41,8%) особи.

Таким образом, в равнинной части регионального ареала Республики Коми (МВР) присутствуют молодые нормальные ценопопуляции с достаточно высокой степенью генеративности у луговых ценопопуляций.

Индекс восстановления ( $I_v$ ) в лесных ценопопуляциях (ВМР-2) больше 1,0. В луговых ценопопуляциях данный показатель ниже (0,82–0,89). Это свидетельствует о более высокой устойчивости ценопопуляции ВМР-2, в которой прегенеративная фракция способна полностью возместить генеративную группу. В луговых ЦП (2, 5) плотность особей прегенеративной группы меньше.

Для обобщенного онтогенетического спектра *A. septentrionale* в пределах равнинной части его ареала характерно доминирование особей младшей возрастной группы (максимум приходится на ювенильные особи). Доля генеративной фракции составила 48,7 %, при этом значения индекса восстановления меньше 1 ( $I_v = 0,91$ ;  $I_z = 0,81$ ), следовательно, данные ценопопуляции относительно неустойчивы, но способны к самоподдержанию и дальнейшему существованию на данной территории.

Общая плотность особей на Южном Тимане (ЮТ-1,2) составила  $3,53 \pm 0,19$  шт./м<sup>2</sup>, причем плотность особей в ценопопуляции ЮТ-1 выше, чем в ЮТ-2 (при  $P = 0,0$  и плотности соответственно  $4,20 \pm 0,26$  и  $2,85 \pm 0,19$  шт./м<sup>2</sup>). Плотность особей генеративной группы в ценопопуляции ЮТ-1 достоверно ( $P = 0,003$ ) в 1,8 раза больше, чем в ЮТ-2 (соответственно,  $2,20 \pm 0,26$  и  $1,20 \pm 0,17$  шт./м<sup>2</sup>). Высокая степень генеративности (52,4 %) характерна для ЦП 14. Средневозрастные генеративные растения имеют от двух до трех репродуктивных органов, плотность побегов как генеративных, так и по общему числу в ценопопуляции ЮТ-1 выше, чем в ЮТ-2 ( $P = 0,001$ ).

Южно-Тиманские ценопопуляции (ЮТ) регионального ареала являются нормальными полночленными, в их возрастном спектре отсутствуют только проростки. По типу возрастного спектра исследуемые ценопопуляции являются молодыми нормальными. Возрастные спектры левосторонние (преобладают особи младшей возрастной группы): спектр ценопопуляции ЮТ-2 – одновершинный, абсолютный максимум приходится на виргинильные особи (43,9 %), для ЮТ-1 характерно доминирование виргинильных (23,8%) и молодых генеративных (22,6%) особей. Индексы восстановления и замещения в ценопопуляции ЮТ-2 выше (1,25 и 1,11), чем в

ЮТ-1 (0,89 и 0,87), что свидетельствует о более высокой устойчивости ЮТ-2.

Базовый возрастной спектр *A. septentrionale* на Южном Тимане нормальный, полночленный (с отсутствием проростков), двувёршинный с максимумом виргинильных (31,9%) и молодых генеративных (24,1%) растений. Индекс восстановления равен 1,01, замещения – 0,96, это свидетельствует о достаточной устойчивости ценопопуляций и возможности дальнейшего существования *A. septentrionale* на данной территории.

Общая плотность особей в ценопопуляциях Приполярного Урала (ПУ) (ПУ-1–2 и ПУ-4–6) района составила  $6,08 \pm 0,43$  шт./м<sup>2</sup>. Максимальная плотность особей ( $P < 0,05$ ) отмечена в ценопопуляции ПУ-3 ( $14,5 \pm 1,6$  шт./м<sup>2</sup>), высокая плотность особей отмечена и в ценопопуляциях ПУ-4 и ПУ-2 ( $P = 0,63$ ), в которых численность особей достигает до  $8,00 \pm 0,60$  и  $8,52 \pm 0,83$  шт./м<sup>2</sup> соответственно. Минимальная плотность особей отмечена в ценопопуляции ПУ-6 ( $2,30 \pm 0,41$  шт./м<sup>2</sup>). Плотность генеративных особей составила  $1,94 \pm 0,12$  шт./м<sup>2</sup>. Максимальная плотность генеративной фракции зафиксирована в ценопопуляциях ПУ-5, 4 и 2 (соответственно  $2,25 \pm 0,36$ ;  $3,00 \pm 0,37$  и  $2,64 \pm 0,38$  шт./м<sup>2</sup>,  $P < 0,05$ ), минимальная (при  $1,35 \pm 0,24$  шт./м<sup>2</sup>,  $P > 0,05$ ) – в ценопопуляции ПУ-6. На учетных площадках зафиксировано до 13 генеративных побегов, минимальная их плотность отмечена в ценопопуляции ПУ-3 ( $2,20 \pm 0,34$  шт./м<sup>2</sup>), максимальная в ПУ-5 ( $4,85 \pm 0,70$  шт./м<sup>2</sup>). Высокая степень генеративности отмечена в ценопопуляциях ПУ-1 и 6 (51,9 и 58,7%), наименьшая – в ПУ-3 (11,4 %), в остальных ценопопуляциях степень генеративности на уровне 31,0–47,4 %. Средневозрастные генеративные особи имеют от двух до 10 репродуктивных побегов.

Ценопопуляции горной части регионального ареала (ПУ) представлены большинством онтогенетических состояний и являются полночленными за исключением ПУ-5. В ценопопуляции ПУ-5 отсутствует большинство возрастных групп, таких, как проростки, ювенильные, стареющие генеративные и особи постгенеративной группы. Относительная неполночленность возрастных спектров рассмотренных ценопопуляций связана: 1) с отсутствием в большинстве из них растений младшей возрастной группы: проростков во всех, за исключением ПУ-3, отсутствием в ПУ-4 иматурных растений, ювенильных – в ПУ-5; 2) отсутствием во всех ценопопуляциях особей постгенеративного периода; 3) отсутствием старых генеративных растений во всех, кроме ПУ-4. Возрастные спектры ценопопуляций Приполярного Урала левосторонние и, как правило, одновершинные. Ценопопуляции ПУ-2–5 являются молодыми нормальными, а ПУ-1 и ПУ-6 следует отнести к зреющим. Для ценопопуляций ПУ-2 и ПУ-5 характерно доминирование виргинильных и молодых генеративных растений (ПУ-5), в ПУ-4

Таблица 2. Распределение особей *Asopitum septentrionale* Koelle по онтогенетическим группам

Принадлежность растений к возрастным группам, %	Районы / № ценопопуляций													Сообщества	
	Вычегодско-Мезенская равнина			Южный Тиман		Приполярный Урал									
	ВМР-2	ВМР-3	ВМР-1	ЮТ-1	ЮТ-2	ПУ	ПУ-1	ПУ-6	ПУ-4	ПУ-2	ПУ-3	Луговые	Лесные		
Проростки ( <i>p</i> )	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	28,27	0,0	7,55		
Ювенильные растения ( <i>j</i> )	41,82	35,0	31,25	8,33	7,02	0,0	0,75	6,52	5,03	24,41	25,52	28,62	15,56		
Имматурные растения ( <i>im</i> )	0,0	0,0	2,08	14,28	1,75	11,58	9,77	13,04	0,0	0,47	0,0	3,05	3,50		
Виргинильные растения ( <i>v</i> )	3,64	10,83	9,37	23,8	43,86	41,05	37,60	21,74	57,86	44,13	34,83	12,21	38,95		
Молодые генеративные растения ( <i>g1</i> )	29,10	23,33	14,58	22,62	26,31	40,00	25,56	19,56	22,64	21,12	7,58	19,46	20,72		
Зрелые генеративные растения ( <i>g2</i> )	7,27	21,67	30,20	17,86	5,26	7,36	26,31	39,13	13,84	9,86	3,79	27,86	10,86		
Старые генеративные растения ( <i>g3</i> )	0,0	6,67	7,29	11,90	10,53	0,0	0,0	0,0	0,63	0,0	0,0	5,72	1,56		
Субсенильные и сенильные растения ( <i>ss+s</i> )	18,18	2,50	5,21	1,19	5,26	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,05	1,29		
Индекс восстановления ( <i>Ie</i> )	1,25	0,89	0,82	0,89	1,25	1,11	0,93	0,70	1,69	2,22	5,30	0,83	1,75		
Индекс замещения ( <i>Iz</i> )	0,83	0,85	0,74	0,87	1,11	1,11	0,93	0,70	1,69	2,22	5,30	0,78	1,68		
Индекс эффективности ( <i>ω</i> )	0,42	0,53	0,56	0,59	0,56	0,58	0,64	0,66	0,57	0,47	0,27	0,57	0,47		
Индекс возрастности ( <i>Δ</i> )	0,29	0,26	0,31	0,28	0,27	0,19	0,25	0,28	0,20	0,16	0,087	0,28	0,18		

абсолютный максимум приходится на виргинильные растения, в ПУ-3 – виргинильные, проростки и имматурные. В зреющих максимум особей приходится на виргинильные (ПУ-1) и средневозрастные генеративные особи (ПУ-6).

В ценопопуляциях ПУ-1,3,4 отмечен факт прерывания цветения растений молодых генеративных и перехода в виргинильное состояние. Доля таких растений составила в ценопопуляции ПУ-1 – 8,8%; в ПУ-4 и ПУ-3 соответственно 36,0 и 40,9%. Базовый возрастной спектр *A. septentrionale* в горных районах исследования (ПУ) нормальный полночленный (отсутствуют особи постгенеративного периода), одновершинный с преобладанием (41,2 %) виргинильных особей. Молодые нормальные ценопопуляции данной территории характеризуются высоким индексом восстановления и замещения (от 1,11 до 5,30), что свидетельствует об устойчивости данных ценопопуляций. В зреющих ценопопуляциях плотность особей прегенеративной группы меньше (*Iв* и *Iз* на уровне 0,70–0,93), следовательно, данные ценопопуляции менее устойчивы и молодое поколение не способно в достаточной мере обеспечить замену генеративной группы.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, базовый возрастной спектр *A. septentrionale* в таежной зоне Республики Коми нормальный (молодой), полночленный, двuverшинный с доминированием виргинильных (33,7%), молодых генеративных (20,5%). Индекс восстановления и замещения больше единицы (*Iв* = 1,49; *Iз* = 1,43), что свидетельствует в целом об устойчивости ценопопуляций. Базовые спектры рассмотренных ценопопуляций на территории регионального ареала в условиях равнинного, холмистого и горного рельефа характеризуются преобладанием (81,8%) молодых нормальных ценопопуляций и присутствием на Приполярном Урале зреющих ценопопуляций.

Возрастные спектры ценопопуляций луговых и лесных сообществ молодые нормальные, с доминированием в луговых – ювенильных и средневозрастных генеративных, в лесных сообществах – виргинильных и молодых генеративных особей. Исследуемые ценопопуляции представлены большинством онтогенетических состояний, с преобладанием виргинильных и молодых генеративных (Южный Тиман), виргинильных (Приполярный Урал) и в равнинной части (Вычегодско-Мезенская равнина) – ювенильных особей. В большинстве ценопопуляций отсутствуют проростки (за исключением ценопопуляций Приполярного Урала) и особи постгенеративной фракции в горной части ареала (Приполярный Урал) *A. septentrionale*. Максимальная плотность особей (общая, без учета проростков) отмечена в горных и равнинных ценопопуляциях ( $P < 0,05$ ), в которых количество особей на учетных площадках достигает 11–17. Высокая плотность генеративных особей и ре-

продуктивных побегов наблюдается в ценопопуляциях равнинной части регионального ареала *A. septentrionale*.

Исследуемые популяции представлены особями молодого поколения (индекс возрастности от 0,087 (ПУ-3) до 0,31 (ВМР-1)). Низким восстановлением характеризуются ценопопуляции ВМР 1, ВМР-3, ЮТ-1, ПУ-1 и ПУ-6, высоким – ВМР-2, ЮТ-2, ПУ-2–5. Наличие в составе спектров высокой доли ювенильных особей может свидетельствовать об активном семенном возобновлении растений, особенно в ценопопуляциях луговых сообществ (ВМР-1 и ВМР-3) и в ВМР-2, ПУ-2 и ПУ-3 лесных сообществ. Отсутствие же в составе большинства ценопопуляций проростков обусловлено, по-видимому, в первую очередь высокой смертностью особей или смывом их обильными поверхностными водами, в лесных сообществах прорастанию семян препятствует и опад с деревьев и кустарников, образующий мощную подстилку. Поэтому и число ювенильных особей в ценопопуляциях лесных и древесно-кустарниковых сообществ ниже, чем в ценопопуляциях луговых сообществ. Количество виргинильных особей в ценопопуляциях лесных сообществ относительно выше, чем в ценопопуляциях луговых сообществ, что возможно связано с «популяционными волнами» в развитии ценопопуляций и свидетельствует об активном вегетативном размножении в условиях лесных сообществ.

Полученные закономерности позволяют сделать вывод о предпочтительной организации заготовки сырья *A. septentrionale* в условиях равнинной части его ареала в Республике Коми.

Авторы выражают благодарность за оказанную помощь в проведении исследований сотрудникам Института биологии Коми НЦ УрО РАН Полетаевой И.И. и Чадину И.Ф.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Федоров Н. И. *Aconitum* L. и *Delphinium* L. на Южном Урале: внутривидовая структура, закономерности содержания алкалоидов, оптимизация ресурсного использования: Автореф. дис... д-ра биол. наук. Уфа, 2006. 46 с.
2. Паршина Е.И. Биология и ресурсы алкалоидо-содержащего вида *Aconitum septentrionale* Koelle в сообществах таежной зоны европейского северо-востока России: дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 186 с.
3. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Наука, 1995. 991 с.
4. Барыкина Р.П., Гулянян Т.А., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секции *Lycostonum* D.C. в онтогенезе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 1. С. 99–116.
5. Рысин Л.П., Рысина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных растений. М.: Наука, 1987. 207 с.
6. Михайловская Н.С. Особенности анатомической структуры геофильного органа борца высокого



- Aconitum excelsum* Rchb. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 6. С. 95-111.
7. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, 1950. Вып. 3. С. 77-204.
  8. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев: Наукова думка, 1987. С. 9-19.
  9. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3-7.
  10. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211 с.
  11. Рысина Г.П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М.: Наука, 1973. 215 с.
  12. Серебрякова Т.И., Польшцева Н.А. Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 2. С. 78-97.
  13. Рысин Л.П., Рысина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных растений. М.: Наука, 1987. 207 с.
  14. Ресурсы природной флоры Республики Коми. Книга первая. Растения-продуценты важнейших классов биологически активных веществ / В.В. Володин, Б.И. Груздев, В.А. Мартыненко, В.А. Канев ; Отв. ред. В.В. Володин. Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2014. 206 с.
  15. Барыкина Р.П. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секции *Luscoctonum* D.C. в онтогенезе / Р.П. Барыкина, Т.А. Гулянян, Н.В. Чубатова // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 1. С. 99-116.
  16. Михайловская Н.С. Особенности анатомической структуры геофильного органа борца высокого *Aconitum excelsum* Rchb. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 6. С. 95-111.
  17. Федоров Н.И., Мартынов Н.Я. Особенности распространения и динамики популяций *Aconitum septentrionale* Koelle в растительных сообществах Башкортостана // Растительные ресурсы. 1993. Т. 26. Вып 3. С. 29-34.
  18. Волкова Л.В. Возрастная структура и продуктивность ценопопуляций *Aconitum septentrionale* Koelle в черневых лесах Салаирского края (Западная Сибирь) // Растительные ресурсы. 2001. Т. 37. Вып. 3. С. 34-40.

#### ASSESSMENT OF CENOPOPULATIONS OF *ACONITUM SEPTENTRIONALE* KOELLE IN THE NORTH-EAST OF RUSSIA

© 2017 E.I. Parshina<sup>1</sup>, S.O. Volodina<sup>2</sup>, V.V. Volodin<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Syktyvkar Forest Institute (branch) of St.-Petersburg Forest Technical University

<sup>2</sup> Institute of Biology, Komi Scientific Centre  
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar

The results of the study of coenopopulations of *Aconitum septentrionale* in different ecological and geographical conditions of growth in the Republic of Komi are presented. Analysis of the ontogenetic structure revealed normal young and ripening coenopopulations. The age spectra of coenopopulations of meadow and forest communities are left-side with domination of juvenile and middle-aged generative individuals in meadow coenopopulations, and with domination of virginil and young generative individuals in forest coenopopulations. Both meadow and forest coenopopulations are characterized by a high degree of generativity (33,0 and 53,1 %). The density of generative individuals in the coenopopulations of both types is the same and was  $2,32 \pm 0,18$  in the meadow and  $1,91 \pm 0,11$  pieces/m<sup>2</sup> in forest communities. Basic age spectrum of *A. septentrionale* in the taiga zone of the Komi Republic is normal (young), completed, with two peaks of dominative virginil (33,7 %) and young generative (20,5 %) individuals. Among all coenopopulations studied dominate young normal coenopopulations (81,8 %) with the exception of the subpolar-ural ripening coenopopulations. Index of recovery and substitution is more than 1 ( $I_r=1,49$ ;  $I_s=1,43$ ), indicating in favor of stability of coenopopulations. Index of recovery in forest communities is higher than in meadow communities, indicating a higher stability of forest populations. In general, the status of coenopopulations of *A. septentrionale* in various parts of the Republic of Komi is defined as stable. They are capable for self-maintenance. The data obtained allow to consider *A. septentrionale* as prospective resource species of plant in the territory of republic of Komi.

**Keywords:** *Aconitum septentrionale*, Republic of Komi, Russia, coenopopulations, ontogenetic structure

Elena Parshina, Candidate of Biology, Associate Professor at the Forest Reproduction, Land Management and Landscape Design Department. E-mail: helen-parshina@yandex.ru

Vladimir Volodin, Doctor of Biology, Professor, Head at the Biochemistry and Biotechnology Department.

E-mail: volodin@ib.komisc.ru

Svetlana Volodina, Candidate of Biology, Senior Research Fellow of the Biochemistry and Biotechnology Department.

E-mail: volodina@ib.komisc.ru