

УДК 574.3+581.52+57.042

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *SCUTELLARIA BAICALENSIS* GEORGI В СВЯЗИ С КЛИМАТИЧЕСКИМИ ГРАДИЕНТАМИ И ЛОКАЛЬНЫМИ ФАКТОРАМИ

© 2019 г. Д. В. Санданов^а, *, С. Росбах^б, **

^аИнститут общей и экспериментальной биологии СО РАН, Россия, 670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6

^бРегенсбургский университет, 93040 Regensburg, University of Regensburg, Germany

*e-mail: denis.sandanov@gmail.com

**e-mail: sergey.rosbakh@ur.de

Поступила в редакцию 23.10.2018 г.

После доработки 05.12.2018 г.

Принята к публикации 17.12.2018 г.

Ключевые слова: демографические индексы, структура ценопопуляций, факторы среды, экологические переменные, локальные условия

DOI: 10.1134/S0367059719030168

Изучение параметров популяций растений в различных частях ареала позволяет выявить их отклик на пространственные и временные изменения экологических условий. В последние годы широко исследуется влияние различных экологических градиентов на демографическую структуру популяций растений [1–3] и продолжительность онтогенеза у растений [4]. Помимо макроклиматических факторов, влияние на демографию популяций могут оказывать и локальные воздействия, в частности выпас [5]. Для некоторых видов на широтном градиенте при низких температурных показателях наблюдается снижение выживаемости растений при повышении репродуктивных параметров. Этот феномен был назван “демографической компенсацией” [6] и связан с тем, что в экстремальных условиях у растений увеличивается продолжительность онтогенеза вследствие ограничения их размножения факторами среды [4].

Большинство современных исследований посвящено анализу различных аспектов структуры популяций, включая соотношение возрастных групп или параметров репродукции, роста и жизнеспособности популяций [7, 8 и др.]. В работе Л.А. Животовского [9] приводятся результаты применения индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω) при изучении ценопопуляций растений и отмечается, что данные индексы непосредственно не связаны с экологическими параметрами и определяются возрастной структурой популяции. В последние годы проведен ряд исследований по оценке влияния экологических факторов на онтогенетическую структуру ценопопуляций, в том числе в разных частях ареала [10, 11]. Цель наших исследований — количественная оценка влияния макроклиматических показателей и локальных факторов на онтогенетическую

структуру ценопопуляций шлемника байкальского *Scutellaria baicalensis* Georgi — вида восточноазиатской приуроченности, третичного реликта и ценного лекарственного растения.

Scutellaria baicalensis Georgi — стержнекорневой многоглавый травянистый многолетник с монокарпическими побегами. Для вида характерно только семенное размножение. Выделение онтогенетических состояний проводилось на основе исследований Ю.А. Банаевой [12] с дополнениями Т.Г. Бухашеевой [13]. Демографическую структуру 53 ценопопуляций (ЦП) *Scutellaria baicalensis* изучали с 2006 по 2017 г. в разных частях ареала вида: Забайкальский край и Дальний Восток России, Восточный аймак Монголии и провинция Внутренняя Монголия Китая. Помимо собственных исследований, в анализ были вовлечены литературные данные по 9 ЦП с Забайкальского края и Дальнего Востока России, приведенные в работе Ю.А. Банаевой [12] (рис. 1). Изучены две группы факторов, оказывающих воздействие на онтогенетическую структуру популяций *S. baicalensis*: ряд различных макроклиматических переменных и индексов (биоклиматические переменные BIOCLIM [14], индексы ENVIREM [15]) и локальные факторы (увлажненность местообитаний, богатство—засоленность почвы, высота над уровнем моря, проективное покрытие и видовая насыщенность фитоценозов, выпас). При расчете экологических статусов растительных сообществ для каждой ценопопуляции использовали экологические шкалы [16]. Интенсивность выпаса оценивали по 5-бальной шкале пастбищной дигрессии (градации: 1 — влияние выпаса очень слабое или отсутствует, 2 — слабый выпас, 3 — умеренный выпас, 4 — сильный выпас, 5 — сбой). Для изучения демографической структуры

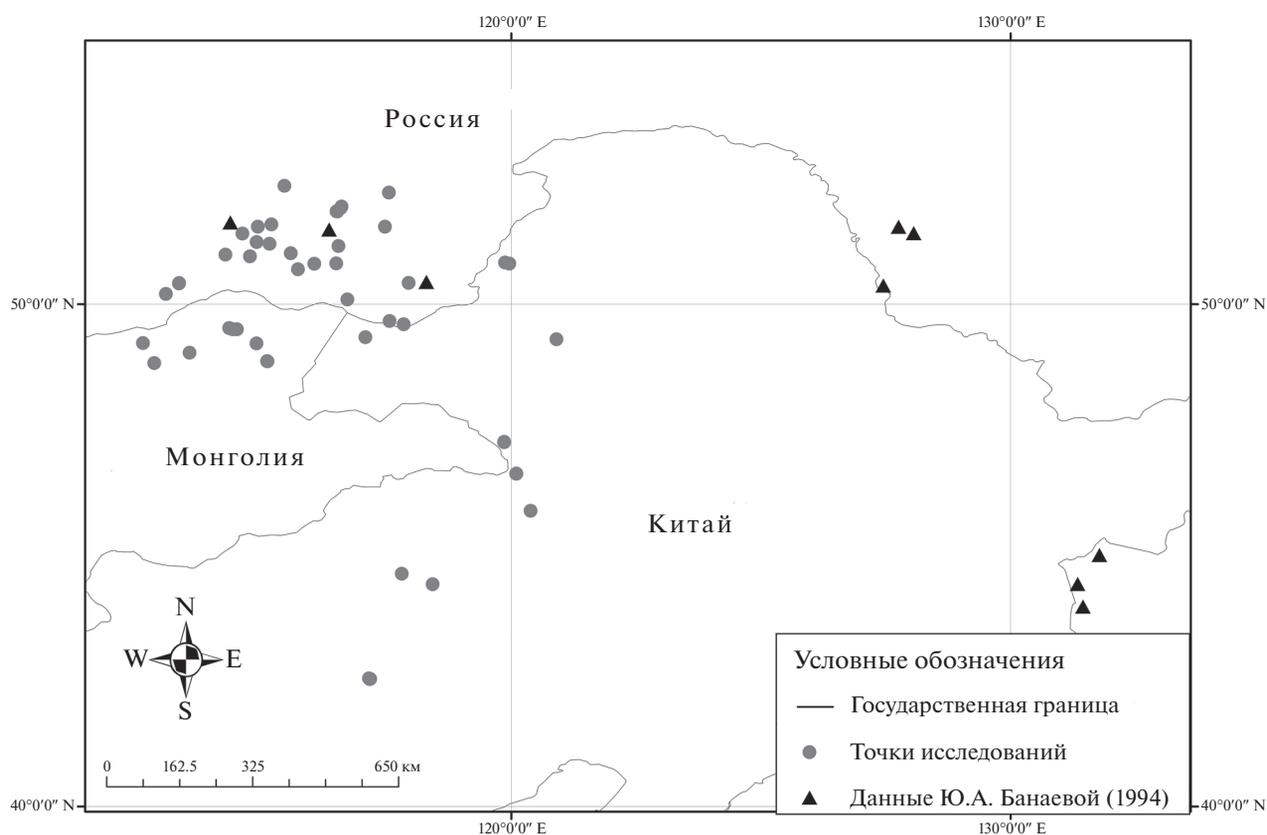


Рис. 1. Район исследований демографической структуры ценопопуляций *Scutellaria baicalensis* Georgi.

ЦП в каждой из них на трансекте закладывали 25–45 пробных площадок размером 1 м². На основе полученных данных были рассчитаны следующие индексы: возрастные [17], восстановления и замещения [18], старения [19] и эффективности [9]. Взаимозависимость факторов среды и параметров структуры ценопопуляций изучали с помощью ранговых корреляций по Спирмену. Статистическую обработку данных и визуализацию результатов проводили в среде R версия 3.5.0. [20].

Проведенный анализ показал увеличение доли виргинильных особей *S. baicalensis* с возрастанием аридности местообитаний и сенильных особей при повышении континентальности климата (рис. 2). Эти тренды являются взаимосвязанными, так как на изучаемой территории с увеличением континентальности климата возрастает и его аридность. Соответственно в более аридных (и более континентальных) местообитаниях на северо-западе ареала растет доля виргинильных и сенильных особей и вследствие этого сокращается численность генеративных растений. Для возрастной структуры ценопопуляций *S. baicalensis* не менее важное значение имеют и локальные условия. В частности, с ростом абсолютной высоты наблюдается снижение доли ювенильных особей и возрастание доли генеративных растений, а повышение интенсивности выпаса приводит к

увеличению доли сенильных особей (см. рис. 2). Для фитоценозов с высоким проективным покрытием и участием *S. baicalensis* отмечается снижение доли виргинильных особей вида.

Не обнаружено и наличие “демографической компенсации”, так как в районе исследований в более высоких широтах с понижением показателей температуры также возрастает и аридность, под воздействием которой снижается численность генеративных особей, обладающих высокой биомассой и семенной продуктивностью. Схожие тренды для периферических популяций изучаемого вида в Забайкалье были выявлены нами ранее [21]. Показано [2, 9, 22], что феномен “демографической компенсации” неявно выражен в краевых популяциях вида, а повышение аридности в значительной степени снижает рост популяции.

При увеличении абсолютной высоты наблюдается снижение доли ювенильных особей и возрастание доли генеративных растений. В Баварских Альпах выявлено [4], что на больших абсолютных высотах увеличиваются средний возраст и продолжительность онтогенеза многолетних травянистых растений. Возможно, что при больших диапазонах высот только генеративные особи *S. baicalensis* могут конкурировать с другими видами. Изучаемый нами вид в основном встречается в среднегорных степных ландшафтах, по-

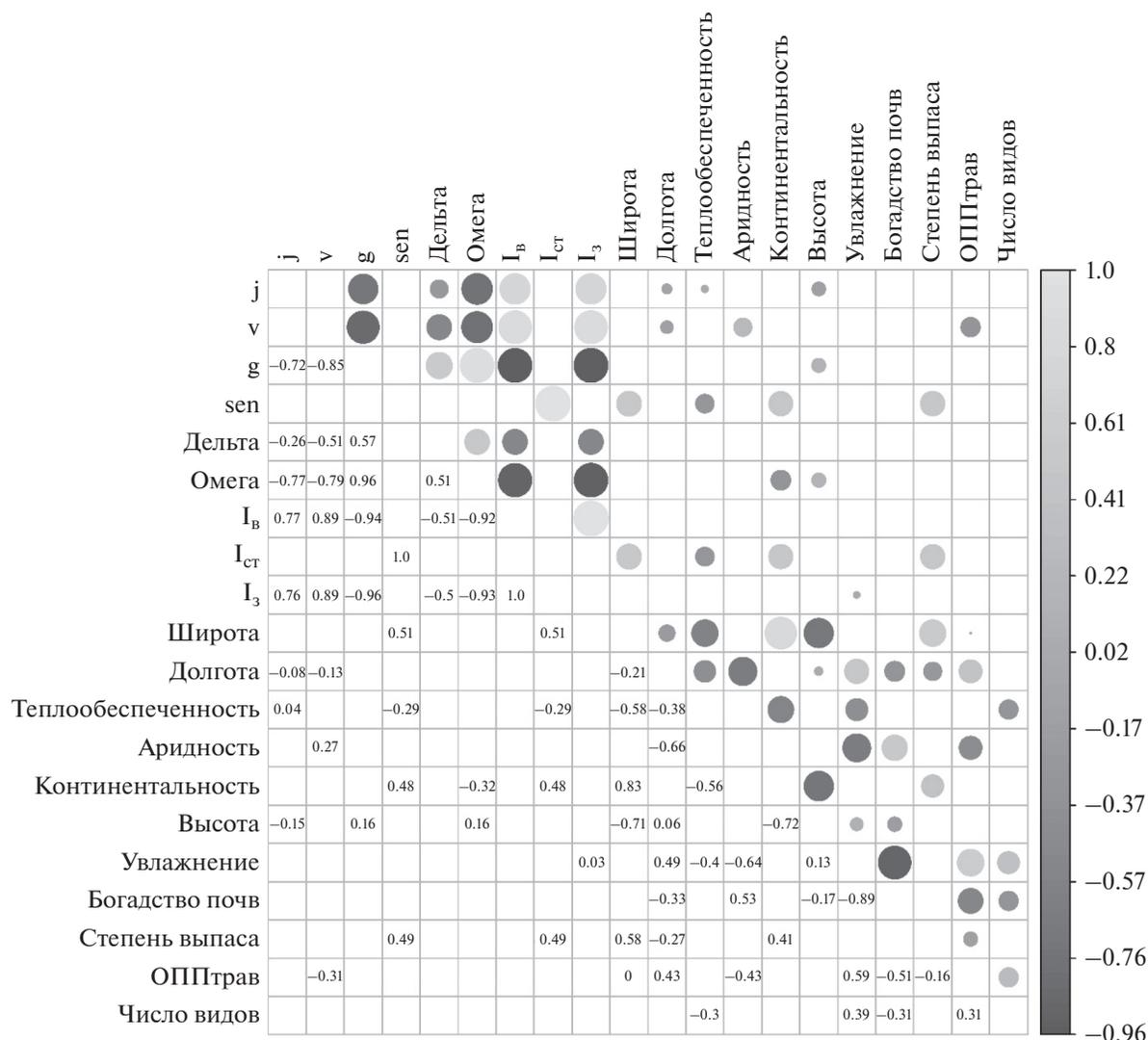


Рис. 2. Корреляционные связи факторов среды и демографических показателей: j — доля ювенильных растений; v — доля виргинильных растений; g — доля генеративных растений; sen — доля сенильных растений; дельта — индекс возрастной (Δ); омега — индекс эффективности (ω); I_B — индекс восстановления; I_{ст} — индекс старения; I_з — индекс замещения; теплообеспеченность — сумма среднемесячных температур для месяцев со средней температурой выше 0°C; аридность — индекс аридности Торнвайта; континентальность — индекс континентальности; высота — высота над уровнем моря; увлажнение — средний экологический статус сообщества по шкале увлажнения; богатство почв — средний экологический статус сообщества по шкале богатства — засоленности почв; ОПП_{трав} — проективное покрытие травяного яруса; число видов — число видов в описании (видовая насыщенность сообщества). Цифрами обозначены коэффициенты корреляции по Спирмену; эти же показатели дублируются графически в виде кругов (размер круга зависит от силы корреляционных связей), цветовые градации соответствуют шкале.

этому для него не характерно широкое распространение на больших высотах.

Высокая пастбищная дигрессия приводит к сокращению численности прегенеративных растений изучаемого вида [23, 24]. Основной угрозой, помимо поедания пастбищными животными, является и непосредственная элиминация молодых растений вследствие вытаптывания. Уплотнение почвы также может в значительной мере сократить семенное возобновление вида. В итоге при сохраняющейся интенсивности выпаса все больше генеративных растений переходит в сенильное возрастное состояние, а отсутствие по-

полнения молодыми особями приводит к регрессии ценопопуляции. Для изучаемого вида характерно только семенное размножение, поэтому в дальнейшем необходим детальный мониторинг численности и демографической структуры вида.

В результате проведенного анализа обнаружены слабые корреляционные связи между демографическими индексами и различными переменными. В большей степени выявлено влияние факторов среды на возрастные группы или отдельные онтогенетические состояния. Преобладание нормальных дефинитивных ценопопуляций *S. baicalensis* на всем протяжении ареала

способствует тому, что их онтогенетическая структура остается относительно стабильной и соответственно близка к базовому спектру. Поэтому вариабельность рассматриваемых демографических индексов незначительная. Влияние локальных факторов, которые по силе воздействия сильнее, чем макроклиматические, может приводить к существенному изменению демографической структуры ценопопуляций *S. baicalensis*. Роль и влияние макроклиматических показателей могут быть выявлены при анализе онтогенетической структуры ценопопуляций видов с широким ареалом на выраженных экологических градиентах.

Исследования выполнены в рамках бюджетной темы № АААА-А17-117011810036-3 и поддержаны грантом РФФИ № 16-54-53057.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Vieira V.M.N.C.S., Oppliger L.V., Engelen A.H., Correa J.A.* A new method to quantify and compare the multiple components of fitness – a study case with kelp niche partition by divergent microstage adaptations to temperature // *PloS One*. 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119670>
2. *Sheth S.N., Angert A.L.* Demographic compensation does not rescue populations at a trailing range edge // *PNAS*. 2018. V. 115. № 10. P. 2413–2418. <https://doi.org/10.1073/pnas.1715899115>
3. *Villellas J., Garsia M.B.* Life-history trade-offs vary with resource availability across the geographic range of a widespread plant // *Plant Biology*. 2018. V. 20. P. 483–489. <https://doi.org/10.1111/plb.12682>
4. *Rosbakh S., Poschlod P.* Killing me slowly: Harsh environment extends plant maximum life span // *Basic and Applied Ecology*. 2018. V. 28. P. 17–26. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.03.003>
5. *Lehndal L., Angren J.* Herbivory differentially affects plant fitness in three populations of the perennial herb *Lythrum salicaria* along a latitudinal gradient // *PloS One*. 2015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135939>
6. *Doak D.F., Morris W.F.* Demographic compensation and tipping points in climate-induced range shifts // *Nature*. 2010. V. 467. P. 959–962. <https://doi.org/10.1038/nature09439>
7. *Meyer A.H., Schmid B.* Experimental demography of rhizome populations establishing clones of *Solidago altissima* // *Journal of Ecology*. 1999. V. 87. P. 42–54. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00317.x>
8. *Matias L., Jump A.S.* Asymmetric changes of growth and reproductive investment herald altitudinal and latitudinal range shifts of two woody species // *Global Change Biology*. 2015. V. 21. P. 882–896. <https://doi.org/10.1111/gcb.12683>
9. *Животовский Л.А.* Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // *Экология*. 2001. № 1. С. 3–7. [*Zhivotovsky L.A.* Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations // *Rus. J. of Ecology*. 2001. V. 32. № 1. P. 1–5.] <https://doi.org/10.1023/A:1009536128912>
10. *Валуйских О.Е., Тетерук Л.В.* Структура и динамика краевых популяций *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на известняках Европейского Северо-Востока России // *Экология*. 2013. № 6. С. 420–427. [*Valuiskikh O.E., Tetryuk L.V.* Structure and dynamics of marginal *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) populations on limestones in the northeast of European Russia // *Rus. J. of Ecology*. 2013. V. 44. № 6. P. 461–467.] <https://doi.org/10.7868/S0367059713060103>
11. *Подгаевская Е.Н., Золотарева Н.В.* Особенности произрастания и состояние популяций *Stipa pennata* L. на северной границе распространения (Свердловская область) // *Вест. Томского гос. ун-та. Биология*. 2015. № 3 (31). С. 40–53. <https://doi.org/10.17223/19988591/31/4>
12. *Банаева Ю.А.* Шлемник байкальский (*Scutellaria baicalensis* Georgi) (экология, биология, интродукция): Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1994. 177 с.
13. *Бухашеева Т.Г.* Эколого-биологические особенности *Scutellaria baicalensis* Georgi в Забайкалье: Дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ, 2000. 179 с.
14. *Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L. et al.* Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // *International J. of Climatology*. 2005. V. 25. P. 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
15. *Title P.O., Bemmels J.B.* ENVIREM: An expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling // *Ecography*. 2018. V. 41. Issue 2. P. 291–307. <https://doi.org/10.1111/ecog.02880>
16. *Королюк А.Ю.* Экологические оптимумы растений юга Сибири // *Ботанические исследования Сибири и Казахстана*. Барнаул; Кемерово, 2006. Вып. 12. С. 3–38.
17. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // *Биологические науки*. 1975. № 2. С. 7–33.
18. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. 224 с.
19. *Глотов Н.В.* Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // *Жизнь популяций в гетерогенной среде*. Йошкар-Ола: МарГУ, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
20. *Team RDC.* R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2018.
21. *Санданов Д.В.* Оценка состояния ценопопуляций восточноазиатских видов растений в различных частях ареала // *Растительный мир Азиатской России*. 2010. № 2 (6). С. 80–87.
22. *Louthan A.M., Pringle R.M., Goheen J.R. et al.* Aridity weakens population-level effects of multiple species interactions on *Hibiscus meyeri* // *PNAS*. 2018. V. 115. № 3. P. 543–548. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1708436115
23. *Санданов Д.В., Найданов Б.Б., Шишмарев В.М.* Влияние региональных и локальных факторов на распространение и структуру популяций *Scutellaria baicalensis* Georgi // *Вестн. Томского гос. ун-та. Биология*. 2017. № 38. С. 89–103. <https://doi.org/10.17223/19988591/38/5>
24. *Бухашеева Т.Г., Санданов Д.В., Асеева Т.А.* и др. Возрастная структура ценопопуляций и сырьевая фитомасса *Scutellaria baicalensis* Georgi (Lamiaceae) // *Растительные ресурсы*. 2007. Т. 43. Вып. 4. С. 23–32.