

ОНТОГЕНЕЗ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CLAUSIA APRICA* (СТЕРН.) KORN.-TR. В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ И ПРИРОДЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Семенова Варвара Васильевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник

Данилова Надежда Софроновна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, профессор

ФГБНУ Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

677980 Республика Саха (Якутия), г. Якутск, пр. Ленина, д. 41, каб. 413

тел. 89142235901, e-mail: vvsemenova-8@yandex.ru, e-mail: nad9.5@mail.ru

Ключевые слова: *Clausia aprica*, клаусия солнцелюбивая, семейства Brassicaceae, интродукция, культура, онтогенез, жизненный цикл, биоморфа, длиннокорневищно-стержнекорневой поликарпик, интродукционная популяция, ценопопуляция, Якутский ботанический сад, Чучур-Муран, Центральная Якутия, евразийский вид.

В статье приводятся результаты изучения онтогенеза и структуры ценопопуляций *Clausia aprica* в условиях природы и культуры в Центральной Якутии. Клаусия солнцелюбивая относится к сем. Brassicaceae. Евразийский вид. В Якутии вид распространен во всех районах, кроме арктических. Растет в хвойных лесах, на степных лугах, по степным склонам. Исследования онтогенеза и структуры ценопопуляций проводились в питомнике коллекции природной флоры травянистых растений Якутии и в 3 природных ценопопуляциях на природной территории Якутского ботанического сада в 2013-2015 гг. Описание онтогенеза *Clausia aprica* с выделением онтогенетических состояний и определение онтогенетических спектров их ценопопуляций были построены согласно общепринятым методикам. Определение типа популяций осуществлялось по классификации «дельта–омега». Описания растительных сообществ выполнены согласно общепринятым геоботаническим методам. *Clausia aprica* длиннокорневищно-стержнекорневой поликарпик с полурозеточными дициклическими монокарпическими побегами. Растение после цветения полностью отмирает или отмирают только надземные побеги после цветения, а подземная стержнекорневая система функционирует. В структуре вегетативных розеточных побегов отмечены два варианта побегов - нижние и верхние. У верхнерозеточных побегов стебли могут быть облиственными или голыми. Весеннее отрастание в культуре *Clausia aprica* начинается в конце апреля - начале мая. Бутонизация отмечается в середине - конце мая, массовое цветение наблюдается в начале июня. Семена созревают в конце июля. В онтогенезе у *Clausia aprica* выделено 4 периода и 9 онтогенетических состояний. Омоложение корневых отпрысков происходит до ювенильного или имматурного состояния. С формированием корнеотпрысковой системы в средневозрастном состоянии образуется полицентрическая биоморфа. Жизненный цикл длится от 1 до 4 лет. Онтогенетические спектры неполночленные. Абсолютный максимум в изученных популяциях приходится на виргинильные группы. В условиях культуры плотность *Clausia aprica* до 80 раз выше, чем в естественных условиях произрастания. Отсутствие конкуренции, рыхлый грунт, регулярный полив способствуют увеличению численности особей *Clausia aprica*.

Введение

Clausia aprica (Steph.) Korn.-Tr. клаусия солнцелюбивая из сем. Brassicaceae. Евразийский вид. В Якутии вид распространен во всех районах, кроме арктических. Растет в хвойных лесах, на степных лугах, по степным склонам [1, 2].

Clausia aprica является декоративным растением [3]. Биологические особенности *Clausia aprica* подробно изучены в условиях интродукции в Хакасии. М.А. Мартыновой [4] описан *Clausia aprica* как вегетативный малолетник с полурозеточными дициклическими побегами с короткой стержневой корневой системой. Жизненный цикл семенной особи протекает в течение 2 лет до генеративного состояния. После отмирания материнской особи образуется клон.

Целью настоящей статьи является изучение онтогенеза и структуры ценопопуляций *Clausia aprica*

в условиях природы и культуры в Центральной Якутии.

Объекты и методы исследований

Исследования онтогенеза и структуры ценопопуляций проводились в питомнике коллекции природной флоры травянистых растений Якутии и в 3 природных ценопопуляциях (ЦП) на территории Якутского ботанического сада (ЯБС) в 2013-2015 гг.

Описание онтогенеза *Clausia aprica* с выделением онтогенетических состояний и определение онтогенетических спектров их ценопопуляций были построены согласно общепринятым методикам [5-9]. Определение типа популяций осуществлялось по классификации «дельта–омега» Л. А. Животовского [10].

Описания растительных сообществ выполнены согласно общепринятым геоботаническим методам [11]. Ниже приводятся описания сообществ

ществ с участием *Clausia aprica* в окр. г. Якутска.

Ц е н о п о п у л я ц и я 1 (ЦП 1) входит в состав разнотравно-простреловой степи у подножья коренного берега р. Лена Чучур-Муран, с небольшим наклоном в 30°. Почва задернованная, плотная. В сообществе отмечен 21 вид, доминируют *Pulsatilla multifida* (G. Pritz.) Juz., *Alyssum lenense* Adam., *Androsace septentrionalis* L., *Eritrichium sericeum* (Lehm.) DC, *Clausia aprica*, *Linaria acutiloba* Fisch. ex Reichenb., *Myosotis imitata* Serg., *Potentilla multifida* L. Общее проективное покрытие травостоя (ОПП) – 80%. Проективное покрытие (ПП) *Clausia aprica* – 2 %.

Ц е н о п о п у л я ц и я 2 (ЦП 2) входит в состав тонконогово-полынной ассоциации, расположена на искусственном отвале, на осыпи у подножья коренного берега р. Лена Чучур-Муран с восточной стороны. Угол наклона 55-60°. Почва голая, сыпучая, омывается весенними талыми водами, нет старики. С западной стороны участок закрыт плотными рядами подроста *Betula alba* L. В ассоциации отмечено 13 видов, доминируют *Artemisia commutata* Bess., *Clausia aprica*, *Koeleria cristata* (L.) Pers. ОПП – 10-8%, ПП *Clausia aprica* – 3-5%.

Ц е н о п о п у л я ц и я 3 (ЦП 3). Входит в состав соснового леса. Травяной ярус содержит до 28 видов, в котором преобладают *Carex duriuscula* C.A. Mey, *Astragalus danicus* Retz., *Eritrichium sericeum*, *Phlox sibirica* L., *Clausia aprica*. ОПП – 20-10%, ПП *Clausia aprica* – 1%.

Результаты и исследований

Общая характеристика жизненной формы и сезонный ритм развития.

Clausia aprica длиннокорневищно-стержнекорневой поликарпик с полурозеточными циклическими монокарпическими побегами.

Растение после цветения полностью отмирает или отмирают только надземные побеги, а подземная стержнекорневая система функционирует. Особь сохраняет свою целостность вместе с пазушными и корнеотпрысковыми побегами. Корневые отпрыски начинают развиваться с ювенильного или имматурного состояния. С формированием корнеотпрысковой системы в средневозрастном состоянии образуется полицентрическая биоморфа. В структуре вегетативных розеточных побегов отмечены два варианта побегов - нижние и верхние. У верхнерозеточных побегов стебли могут быть облиственными или голыми. Длина побегов с верхними розетками достигает 1,2-3,5 см. Жизненный цикл длится от 1 до 4 лет.

Весеннее отрастание в культуре *Clausia aprica* начинается в конце апреля – начале мая. Бутонизация отмечается в середине – конце мая,

массовое цветение наблюдается в начале июня. Семена созревают в конце июля.

В онтогенезе у *Clausia aprica* выделено 4 периода и 9 онтогенетических состояний.

Латентный период. Плод – стручок, 1,0-3,8 см дл. и 0,1-0,2 см шир. прямые, узкие, голые. Семена мелкие 1,0-1,2 мм дл. и 0,8-1,0 мм шир. овальной формы и светло-бурой окраски.

Прегенеративный период состоит из проростка, ювенильного, имматурного и виргинильного онтогенетических состояний. В интродукционной и природных ценопопуляциях проростки нами не обнаружены.

Розетка особой ювенильного онтогенетического состояния состоит из 4 листьев. Листья обратнойцевидной формы 0,4-0,5 см дл. и 0,2 см шир. опушены короткими волосками, на коротких черешках. В условиях культуры число и размеры листьев становятся больше: число листьев достигает 4-6 шт., 0,2-0,5 см дл. и 0,2-0,4 см шир. Корневая система состоит из главного и боковых корней.

В имматурном состоянии листья приобретают овальную форму в числе 4-7 шт. Их размеры увеличиваются на 0,5-1,2 см дл., 0,2-0,4 см шир. В культуре число листьев в розетке увеличивается до 7-10 шт., размеры листьев также увеличиваются до 0,7-1,5 см дл. и 0,5-0,6 см шир. Главный корень развивается и удлиняется до 3,5-6,0 см.

В виргинильном состоянии начинает формироваться куст из 2-3 розеток. В природных условиях развития розетка состоит из 6-15 листьев. Листья становятся ланцетовидными до 1,0-2,5 см дл. и 0,3-0,7 см шир. В условиях культуры в розетке насчитывается до 8-19 листьев с 1,8-4,6 см дл. и 0,6-1,0 см шир. Стержневой корень углубляется в почву до 8 см. В виргинильное состояние особи переходят в первый год и могут находиться в этом состоянии до 4 лет. В условиях культуры Хакасии в этом состоянии в первый год у *Clausia aprica* формируются уже корневые отпрыски [4], у якутских растений также наблюдается образование корневых отпрысков, когда особи задерживаются в этом состоянии более одного года.

Генеративный период *Clausia aprica* включает молодые, зрелые и старые генеративные онтогенетические состояния. С формированием генеративных органов растения вступают в *молодое генеративное состояние*. Особи в этом состоянии представлены одним генеративным побегом и 1-2 вегетативными розетками. В природе растение имеет высоту 5,0-8,0 см и несет до 4-6 листьев. Соцветие высотой до 2,0-3,0 см и с 3-5 цветками. В условиях культуры биометрические параметры также увеличиваются. Высота

Таблица 1

Плотность особей *Clausia aprica* на единицу площади, 0,25 м²

№ ЦП	Общее число особей на ед. пл. 0,25 м ²	j	im	v	g1	g2	g3	ss
1	1,04±0,11	0,02±0,02	0,35±0,08	1,15±0,11	0,63±0,11	0,52±0,12	0,08±0,04	0,1±0,04
2	1,44±0,24	-	0,5±0,16	1,31±0,33	0,44±0,16	0,75±0,25	0,56±0,16	0,81±0,33
3	4,94±0,73	0,13±0,06	0,59±0,13	2,75±0,37	0,94±0,21	0,41±0,12	0,13±0,06	-
Культура (2014)	28,25±0,25	-	1,0±0	21,0±0	5,25±0,25	1,0±0	-	-
Культура (2015)	80,5±2,5	-	4,25±0,25	52,75±0,75	14,75±0,75	8,75±0,75	-	-

Таблица 2

Онтогенетический спектр ценопопуляций *Clausia aprica*, %

№ ЦП	j	im	v	g1	g2	g3	ss
1	0,73	12,41	40,15	21,9	18,25	2,92	3,65
2	-	11,43	30,0	10,0	17,14	12,86	18,57
3	2,53	12,03	55,7	18,99	8,23	2,53	-
Усредненный спектр ЦП	1,09	11,95	41,95	16,96	14,54	6,1	7,41

Примечание: прочерк – отсутствие особей данного онтогенетического состояния.

растения достигает 7,0–10,0 см, побеги несут до 5-7 листьев. Соцветие удлиняется до 2,5-4,0 см и содержит до 3-5 цветков. После цветения главный побег отмирает и нарастание сменяется с моноподиального на симподиальное. В условиях Хакасии жизненный цикл длится до молодого генеративного состояния, после цветения особь полностью отмирает вместе со стержневым корнем и теряет связь с придаточными розеточными побегами. Поэтому растение относят к малолетним растениям [4]. Такой вариант развития наблюдается и в условиях культуры Якутии, кроме того, в этих условиях у *Clausia aprica* зафиксировано продление жизненного цикла до 2-4 лет.

В зрелом генеративном состоянии растения приобретают максимальные размеры, а также наблюдается развитие полицентрической биоморфы за счет формирования на главном корне придаточных почек, из которых образуются подземные побеги. Корнеотпрысковые побеги связаны с материнским растением с помощью нитевидного побега, поэтому отдаленные побеги легко теряют связь. Таким образом, происходит партикуляция особи в этом состоянии. У близлежащих парциальных побегов связь может сохраняться, тонкие побеги утолщаются до 2 мм. В условиях природы образуется небольшая полицентрическая биоморфа. Длина горизонтальных подземных побегов достигает 7-8 см. Куст состоит до 6 вегетативных розеток и 11 репродуктивных побегов, образованных из пазушных

и придаточных почек. Высота растений генеративного побега удлиняется до 8,3-25,2 см, число листьев на побеге достигает 8-25 шт. Размеры листа: 1,2-2,7 см дл. и 0,2-0,3 см шир. Соцветие достигает 1,2-3,5 см в высоту с 5-19 цветками. В условиях культуры в рыхлой почве в первый год после пересадки число корнеотпрысковых побегов сильно увеличивается. Высота генеративных растений достигает 17,0-37,0 см, соцветие увеличивается до 3,0-21,0 см, в нем до 9-26 цветков. На удлиненном побеге имеются 9-13 листьев с 2,8-4,5 см дл. и 0,7-1,1 см шир. Главный корень углубляется до 6,5-9,5 см. В этом состоянии особи находятся 1-2 года.

В старом генеративном состоянии в кусте насчитывается до 2 генеративных побегов и 3 вегетативных розеток, много отмерших побегов пазушного и придаточного происхождения. Главный корень функционирует. В это состояние растения могут переходить сразу с молодого генеративного состояния, пропустив зрелое генеративное состояние. Особи в этом состоянии могут находиться 1 год.

В субсенильном онтогенетическом состоянии особи имеют до 2 вегетативных розеток и много отмерших побегов, главный корень отмирает. Растение не формирует новых побегов. В это состояние особи могут переходить, начиная с молодого генеративного возраста. Субсенильное состояние длится 1 год.

В естественных условиях произрастания

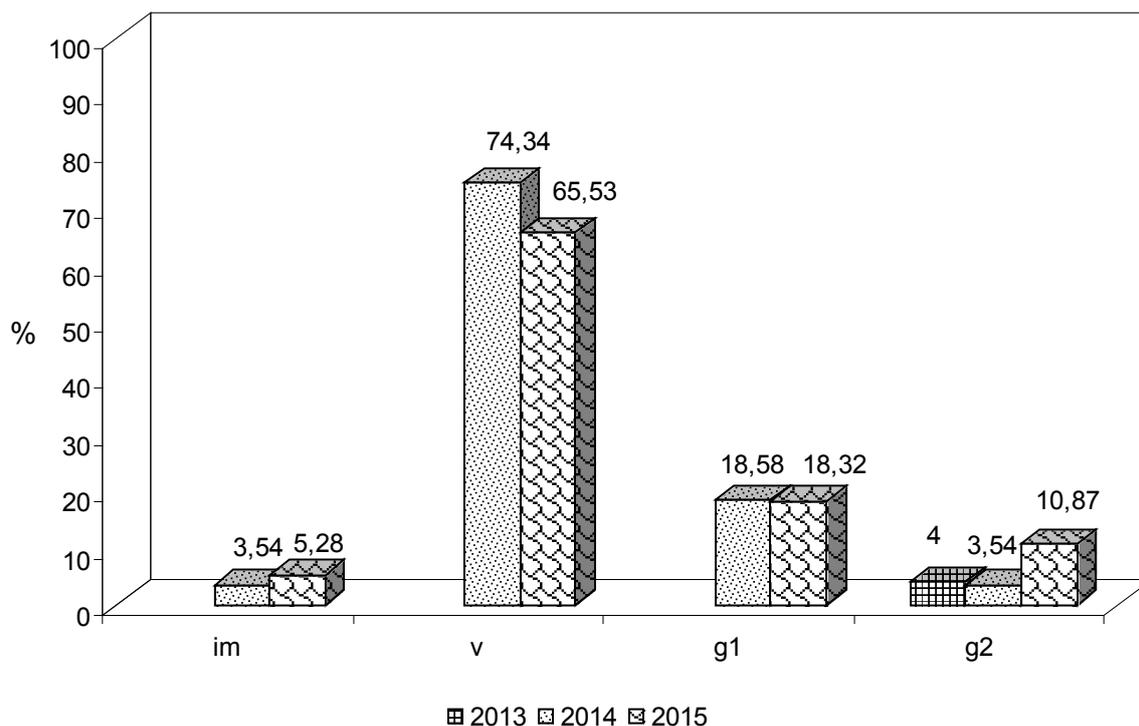


Рис. Динамика развития интродукционной популяции *Clausia aprica* в течение 2013–2015 гг.

в изученных ЦП *Clausia aprica* плотность особей на единицу площади 0,25 м² составляет от 1 до 5 особей (табл. 1). В ЦП 3 плотность особей относительно больше по сравнению с другими природными ЦП.

Онтогенетические спектры ЦП *Clausia aprica* нормальные, левосторонние, неполночленные, изученные спектры являются одновершинными, кроме ЦП 2. Абсолютный максимум в них приходится на виргинильные группы 30,0–55,7%. Усредненный спектр также имеет одновершинный характер спектра с абсолютным максимумом на виргинильные группы (41,9%). По классификации дельта и омега ЦП 1 и 3 являются молодыми, ЦП 2 – переходной.

Интродукционная популяция *Clausia aprica* создана в 2013 г. путем пересадки 4 генеративных особей на площадку в 1 м² из окр. Чучур-Муран. (рис.). Динамика за 3 года наблюдений за *Clausia aprica* показывает, что в популяции происходит интенсивный рост численности особей за счет вегетативного размножения. В онтогенетическом спектре присутствуют особи до зрелого генеративного состояния. На второй год после пересадки плотность особей увеличилась на единицу площади (0,25 м²) до 28 шт., а на третий год их число повысилось почти в 3 раза - 80 шт.

В онтогенетическом спектре интродукционной популяции *Clausia aprica* на второй год наблюдения абсолютный максимум приходился

на виргинильные группы (74,34%). В 2015 г., на третий год исследования, характер онтогенетического спектра не изменился, абсолютный максимум снизился на виргинильных фракциях (65,53%), а доля средневозрастных групп повысилась (10,87%).

Выводы

Clausia aprica длиннокорневищно-стерженекорневой поликарпик с полурозеточными дидицическими монокарпическими побегами. В онтогенезе у *Clausia aprica* выделено 4 периода и 9 онтогенетических состояний. Омоложение корневых отпрысков происходит до ювенильного или имматурного состояния. С формированием корнеотпрысковой системы в средневозрастном состоянии образуется полицентрическая биоморфа. Жизненный цикл длится от 1 до 4 лет. Онтогенетические спектры нормальные, левосторонние и неполночленные. Абсолютный максимум в изученных популяциях приходится на виргинильные группы. В условиях культуры плотность *Clausia aprica* до 80 раз выше, чем в естественных условиях произрастания. Отсутствие конкуренции, рыхлый грунт, регулярный полив способствуют увеличению численности особей *Clausia aprica*.

Работа выполнена в рамках выполнения госзадания ИБПК СО РАН на 2017–2020 гг. по теме «Фундаментальные и

прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии» (№ госрегистрации АААА-А17-117020110056-0).

Библиографический список

1. Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения / Сост. Л. В. Кузнецова, В. И. Захарова. – Новосибирск: Наука, 2012. – 272 с.
2. Флора Сибири. Т. 7 (Berberidaceae–Grossulariaceae) / Сост. Г.А. Пешкова, Л.И. Малышев, О.Д. Никифорова и др. – Новосибирск, 1994. – 312 с.
3. Данилова Н.С., Борисова С.З., Иванова Н.С. Декоративные растения Якутии: Атлас – определитель. – М.: ЗАО «Фитон+», 2012. – 248 с.
4. Мартынова М.А. Клаусия солнцепечная *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-TR.: биологические особенности при интродукции в Хакасии. – Новосибирск: ИПФ «Агрос», 2007. – 140 с.
5. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. – 1950.

– Вып. 6. – С. 7–197.

6. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука, 1967. – С. 3–8.
7. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. наука. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
8. Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура / Отв. ред. проф. Т. И. Серебрякова. – М.: Наука, 1976. – 217 с.
9. Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комарова. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
10. Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
11. Корчагин А. А. Видовой состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. – 1964. – Т. 3. – С. 39–62.

ONTOGENESIS AND STRUCTURE OF CENOPOPULATIONS OF CLAUSIA APRICA (STEPH.) KORN.-TR. IN CULTIVATING AND NATURAL CONDITIONS OF CENTRAL YAKUTIA

Semenova V.V., Danilova N.S.

FSBSI Institute of Biological Problems of cryolithic zone ND RAS
677980, Republic of Sakha (Yakutia), Yakutsk, Lenin Ave., 41, office. 413
Tel. 89142235901, e-mail: vvsemenova-8@yandex.ru, e-mail: nad9.5@mail.ru

Key words: *Clausia aprica*, the family Brassicaceae, introduction, culture, ontogeny, life cycle, biormorph, long-rhizomorphous main root polycarpic, of introduction population, cenopopulation, Yakut Botanical Garden, Chuchur-Muran, Central Yakutia, Eurasian species.

The article represents results of studying the ontogenesis and structure of the cenopopulations of *Clausia aprica* in natural and cultivation conditions in Central Yakutia. *Clausia aprica* belongs to the Brassicaceae family, Eurasian type. The species is widespread in all regions of Yakutia except the Arctic ones. It grows in coniferous forests, on steppe meadows, along steppe slopes. Studies of ontogenesis and structure of cenopopulations were carried out in the nursery-garden of Yakutia herb natural flora and in 3 natural cenopopulations on the territory of Yakut botanical garden in 2013-2015. The description of *Clausia aprica* ontogenesis with the identification of ontogenetic states and the specification of ontogenetic spectra of their cenopopulations were constructed according to traditional methods. The recognition of the population type was carried out in accordance with "delta-omega" classification. Descriptions of plant communities are carried out in accordance with generally accepted geobotanical methods. *Clausia aprica* is a long-stemmed-taproot polycarpous plant with semirosette dicyclic monocarpic shoots. The plant completely dies off after flowering or above-ground shoots die off after flowering, whereas, the underground core-root system functions. Two variants of shoots in the structure of vegetative rosette shoots were noted - lower and upper. The stems of upper rosette shoots can be leafy or bare. The spring growth of *Clausia aprica* begins in late April - early May. Budding period is observed in the middle - the end of May, blossom phase is seen at the beginning of June. Seeds ripen at the end of July. *Clausia aprica* has 4 periods and 9 ontogenetic states in the ontogenesis. Rejuvenation of root shoots happens before the juvenile or immature state. Polycentric biormorph appears with the formation of the root-shoot system in the middle age state. The life cycle lasts from 1 to 4 years. Ontogenetic spectra are incomplete. The absolute maximum in the populations studied is in the virginile groups. The density of *Clausia aprica* in cultivation conditions is up to 80 times higher than under natural growth conditions. The lack of competition, loose soil, regular watering promotes the increase in the number of *Clausia aprica*.

Bibliography

1. Summary of flora of Yakutia: vascular plants / Comp. L. V. Kuznetsova, V. I. Zakharova. - Novosibirsk: Nauka, 2012. - 272 p.
2. Flora of Siberia. Volume 7 (Berberidaceae-Grossulariaceae) / Comp. G.A. Peshkova, L.I. Malyshev, O.D. Nikiforova [and oth.]. - Novosibirsk, 1994. - 312 p.
3. Danilova, N.S. Ornamental plants of Yakutia. Field - guide / N.S. Danilova, S.Z. Borisova, N.S. Ivanova. - Moscow: ZAO «Fiton +», 2012. - 248 p.
4. Martynova, M.A. *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-TR.: biological features in case of introduction in Khakassia Republic/ M.A. Martynova. - Novosibirsk: Publishing house «Agros», 2007. - 140 p.
5. Rabotnov, T.A. Life cycle of perennial herb plants in meadow cenoses / T.A. Rabotnov // Works of Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. Series 3, Geobotany. - 1950. - Issue 6. - P. 7-197.
6. Uranov, A.A. Ontogenesis and age composition of populations // Ontogenesis and age composition of flowering plant populations / A.A. Uranov. - Moscow: Nauka, 1967. - P. 3-8.
7. Uranov, A.A. Age spectrum of phytocenopopulation as a time function and energy wave processes / A.A. Uranov // Biological Science. - 1975. - №2. - P. 7-34.
8. Cenopopulations of plants: the basic concepts and structure // Chief Ed. Prof. T.I. Serebryakova. - Moscow: Nauka, 1976. - 217 p.
9. Zaugolnova, L.B. Cenopopulation of plants: essays of population biology / L.B. Zaugolnova, L.A. Zhukova, A.S. Komarova. - Moscow: Nauka, 1988. - 184 p.
10. Zhivotovskiy, L.A. Ontogenetic state, effective density and classification of populations / L.A. Zhivotovskiy // Ecology. - 2001. - №1. - P. 3-7.
11. Korchagin, A.A. A species composition of plant communities and methods of its study / A.A. Korchagin // Field geobotanics. - 1964. - Volume 3. - P. 39-62.