

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ONOBRYCHIS MINIATA* (FABACEAE) В КРЫМУ

Е.А. Брынза, В.В. Корженевский

Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН,
298648, Ялта, пгт Никита, спуск Никитский, 52, Республика Крым, Россия, e-mail: herbarium.47@mail.ru

Установлены достоверные морфологические признаки *Onobrychis miniata* Stev., позволяющие провести дифференциацию онтогенетических состояний особей. *O. miniata* относится к моноцентрической каудексной биоморфе с поздней, частичной неспециализированной дезинтеграцией и полным онтогенезом. Составлены онтогенетические спектры ценопопуляций данного вида, произрастающих в различных эколого-ценотических условиях Крымского полуострова. Большинство изученных ценопопуляций *O. miniata* являются нормальными, полночленными, зрелыми или молодыми.

Ключевые слова: Fabaceae, *Onobrychis miniata*, ценопопуляция, онтогенез, морфологические критерии, онтогенетическая структура, Крымский полуостров.

ONTOGENETIC STRUCTURE COENOPOPULATIONS OF *ONOBRYCHIS MINIATA* (FABACEAE) IN CRIMEA

Е.А. Brynza, V.V. Korzhenevsky

Order of the Red Banner Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Center RAS,
298648, Yalta, Nikita, Nikita descent, 52, Republic of Crimea, Russia, e-mail: herbarium.47@mail.ru

Authentic morphological characteristics of plants of *Onobrychis miniata* Stev. have been determined. They allow to the differentiation of age condition. *O. miniata* are characterized by the monocentric biomorph type. Compiled age spectra of populations of the species growing in different ecological and cenotic conditions of the Crimean Peninsula. Most studied coenopopulations *O. miniata* are polnochlennymi definitive mature or young.

Key words: Fabaceae, *Onobrychis miniata*, coenopopulation, ontogenesis, morphological characteristic, age structure, the Crimean Peninsula.

ВВЕДЕНИЕ

В современной науке фитоценоз представляется как система популяций видов растений, произрастающих на определенной территории и взаимодействующих между собой. Это представление отражает принцип системной организации живой материи, который является основной концепцией теоретической биологии.

Изучение состояния популяций (ценопопуляций) конкретных видов, входящих в состав фитоценозов отдельных регионов Земли, позволяет исследователю объективно оценивать влияние различных экологических факторов, в первую очередь, антропогенных, на растительный мир данных регионов, а также определиться с охраной растительного мира региона и разработать рекомендации по оптимальному природопользованию (Ценопопуляции растений..., 1976; Злобин, 2009).

Популяционно-онтогенетический метод исследований приобрел большую значимость в ботанике и экологии (Экология и генетика популяций, 1998; Злобин, 2009; Ишбирдин, Ишмуратова,

2009). Он позволяет изучить состояние природных ценопопуляций в различных эколого-ценотических условиях, спрогнозировать их дальнейшее развитие. Кроме того, данный метод обеспечивает исследователю уход от субъективных визуальных оценок состояний растений и растительных сообществ и применение точного количественного учета, отражающего внутреннюю пластичность и изменчивость растений (Жукова, Полянская, 2013; Черёмушкина, Асташенков, 2014).

Одним из наиболее информативных показателей состояния и свойств ценопопуляций является определение ее онтогенетической структуры. Этот показатель демонстрирует соотношение особей разных онтогенетических состояний в изучаемой популяции, что позволяет исследователю получить достаточно полную и достоверную информацию об интенсивности воспроизведения, уровне смертности, скорости смены поколений, возможности длительного существования ценопопуляции при постоянной трансформации окружающей сре-

ды (Уранов, Смирнова, 1969; Ценопопуляции..., 1988; Злобин, 1989).

Onobrychis miniata Stev. (*O. arenaria* (Kit.) DC. subsp. *miniata* (Steven) P.W. Ball) (сем. *Fabaceae* Lindl.) (Ена, 2012) является стержнекорневым поликарпическим травянистым растением, аэропедифитом и литофитом (Голубев, 1996). Корневая система глубокая. Главный корень проникает в почву на глубину 2.5–3 (8) м. Побеги высотой 15–40 (50) см, прямые, реже приподнимающиеся, волосистые или более густо оттопырено пушистые. Листья непарно-перистосложные. Нижние листья на длинных черешках и содержат 10–12 (15) пар листочков на общем рахисе, верхние – с короткими черешками и содержат 7–8 листочков. Листочки сложного листа по форме эллиптические или линейно-эллиптические, тупые или остроконечные, сверху – голые, снизу – покрыты волосками. Прилистники сросшиеся, яйцевидные, заостренные. Соцветие – кисть, которая до цветения хохлатая. В цветущей кисти достигает 3–6 см, а при плодах – до 12 см. Чашечка имеет линейно-шиловидные зубцы, у которых по краям располагаются длинные волоски. Венчик розовый, 7–9 (11) мм длиной. Флаг равен лодочке или немного превышает ее. Плод – боб, 5 мм длиной, полукруглый, на

ребре располагаются 4–5 коротких зубца (Флора СССР, 1948; Флора европейской части СССР, 1987).

Цветет в июне–июле, плодоносит в июле–августе (Определитель..., 1972).

В Крыму произрастает на открытых каменистых полянах, склонах холмов, в разреженных можжевеловых, дубовых, сосновых лесах, по всей горной части полуострова (Голубев, 1996).

Общий ареал – крымско-новороссийский. В хозяйственном отношении может быть использован как корм для скота (Флора европейской части СССР, 1987).

На Крымском полуострове изучение онтогенеза и онтогенетической структуры видов рода *Onobrychis* Mill. в природных условиях практически не проводилось (Вахрушева и др., 2005; Брынза, 2014; Брынза, Корженевский, 2015). Однако указанные исследования имеют важное значение, позволяющее оценить и спрогнозировать поведение видов в природе и разработать рекомендации по их рациональному использованию и охране.

Цель исследования – изучить онтогенез и онтогенетическую структуру *Onobrychis miniata* в различных эколого-ценотических условиях Крымского полуострова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучены три ценопопуляции *O. miniata* в Симферопольском районе Крыма: ЦП 1 – окрестности Залесья (Ак-Мечеть); ЦП 2 – окрестности Ангарского перевала и ЦП 3 – окрестности с. Заречное. В указанных ценопопуляциях закладывались трансекты, которые делились на пробные площадки площадью 1 м² каждая (Ценопопуляции растений..., 1988). За единицу учета принималась

особь. Эколого-фитоценотическая характеристика изученных ценопопуляций представлена в табл. 1.

Дифференциация особей *O. miniata* по онтогенетическим группам основывалась на качественном и количественном анализе морфологических признаков растений с последующей идентификацией онтогенетических состояний по классификационной схеме Т.А. Работнова (1950), дополнен-

Таблица 1

Эколого-фитоценотическая характеристика изученных ценопопуляций *O. miniata*

Номер ценопопуляции	Тип фитоценоза	Особенности рельефа	Проективное покрытие травостоя, %	Сопутствующие виды
1	Фриганоидная степь	Склон северо-западной экспозиции с уклоном 22–27°, почва среднещелбнистая	35–40	<i>Stipa capillata</i> L., <i>Festuca regeliana</i> Pavl., <i>Linum austriacum</i> L., <i>L. tenuifolium</i> L., <i>Paronichia cephalotes</i> Bess, <i>Salvia nemorosa</i> L., <i>Potentilla recta</i> L., <i>Anthyllis polyphylla</i> (DC.) Kit.
2	Опушка букового леса	Склон юго-восточной экспозиции с уклоном 35–40°, почва слабощелбнистая	49–58	<i>Briza australis</i> Procul., <i>Rosa pimpinellifolia</i> L., <i>Convolvulus cantabrica</i> L., <i>Phleum pratense</i> L., <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Scabioza columbaria</i> L., <i>Plantago lanceolata</i> L., <i>Medicago falcata</i> L., <i>Trifolium pratense</i> L., <i>Poa bulbosa</i> L.
3	Лугово-разнотравная степь	Равнинный участок, почва среднещелбнистая	55–64	<i>Aegliops biucialis</i> Vis., <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv., <i>Poa compressa</i> L., <i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub, <i>Stachys cretica</i> L., <i>Filipendula vulgaris</i> Moench., <i>Plantago lanceolata</i> L., <i>Teucrium polium</i> L., <i>Thymus dzevanovskyi</i> Klok. et Schost.

Примечание. Названия таксонов приведены по: (Vascular Plants of Ukraine: A Nomenclatural checklist. Kiev, 1999. P. 345).

ной А.А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Онтогенетический атлас..., 2013). Для более детального изучения особей *O. miniata* прегенеративного периода проводилось лабораторное проращивание семян. Онтогенетические спектры ценопопуляций анализировались с использованием классификации А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и Л.А. Животовского (2001) ("дельта-омега"). Кроме того, для более детальной демографической характе-

тики ценопопуляций вычислялись такие параметры, как индекс восстановления (I_B), индекс замещения (I_3) (Жукова, 1987, 1995), индекс старения (I_C) (Глотов, 1998), определялась физическая плотность ценопопуляции (M), которая сравнивалась с эффективной (M_e) (Животовский, 2001).

Все определяемые показатели с целью выявления общих закономерностей и подтверждения достоверности подвергались статистическому анализу (Зайцев, 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В изученной выборке установлены особи прегенеративного, генеративного и постгенеративного периодов. Комплексный анализ морфологи-

ческих признаков позволяет охарактеризовать каждое из них по следующим признакам (рис. 1, табл. 2).



Рис. 1. Онтогенетические состояния *O. miniata*:

p – проростки, j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g₁ – молодые генеративные, g₂ – зрелые генеративные, g₃ – старые генеративные, ss – субсенильные; а – партикуляция с неполным разделением каудекса.

Таблица 2

Морфологические признаки онтогенетических групп *O. miniata*

Онтогенетическое состояние	Число генеративных побегов, шт.		Длина генеративного побега (растения), см	Число листьев на генеративном побеге (растении), шт.	Число листовых пластинок в сложном листе, шт.	Число соцветий на генеративном побеге, шт.	Длина листовой пластинки, см	Ширина листовой пластинки, см	Масса растения, г
	вегетирующих	отмерших							
p	–	–	4.9 ± 0.15	4.2 ± 0.06	3.0 ± 0.05	–	0.6 ± 0.1	0.3 ± 0.09	0.037 ± 0.001
j	–	–	5.2 ± 0.5	4.5 ± 0.1	6.5 ± 0.7	–	0.8 ± 0.05	0.32 ± 0.05	0.069 ± 0.005
im	–	–	8.7 ± 0.9	10.8 ± 0.5	8.5 ± 0.4	–	0.8 ± 0.1	0.39 ± 0.08	0.43 ± 0.09
v	–	–	17.9 ± 1.3	19.5 ± 1.9	11.6 ± 1.5	–	1.4 ± 0.9	0.5 ± 0.14	2.05 ± 0.37
g ₁	4.2 ± 0.5	0	34.3 ± 2.8	4.2 ± 0.2	17.27 ± 0.3	3.5 ± 0.3	1.6 ± 0.5	0.5 ± 0.09	7.84 ± 1.3
g ₂	12.64 ± 2.14	5.53 ± 1.0	40.33 ± 3.0	4.71 ± 0.3	20.08 ± 0.3	3.42 ± 0.2	1.3 ± 0.8	0.5 ± 0.15	13.12 ± 2.9
g ₃	7.87 ± 1.5	12.67 ± 1.9	35.57 ± 3.4	4.31 ± 0.2	18.81 ± 0.4	2.54 ± 0.2	1.2 ± 0.5	0.5 ± 0.12	6.01 ± 1.5
ss	0.21 ± 0.05	8.79 ± 2.6	19.69 ± 4.5	4.32 ± 0.5	19.54 ± 0.6	0.27 ± 0.03	0.9 ± 0.15	0.4 ± 0.09	4.13 ± 0.5

Латентный период

Семена (se) имеют почковидную форму, коричневую семенную кожуру. Длина – 2–3 мм, ширина – 1.5–2 мм. Для них характерна твердосемянность, прорастает 15–20 % семян, при этом до 70 % непроросших семян поражены плесневыми грибами. Первые всходы появляются на пятый день после посадки, массовое прорастание наблюдается на 11 сут.

Прегенеративный период

Для *O. miniata* как представителя семейства Бобовые характерна гетеробластия. При этом проростки и молодые вегетативные растения по особенностям строения листьев заметно отличаются от взрослых. Этот признак взят как один из важнейших критериев для дифференциации особей прегенеративного возрастного состояния.

Проростки (р). Для *O. miniata* характерен надземный тип прорастания. Семядоли выносятся над поверхностью субстрата, они округлой формы, неравнобокие, диаметром 5–7 мм. В лабораторных условиях на 5–6 день после прорастания образуется один простой настоящий лист на длинном черешке (3.5–4 см), а затем 3–4 тройчатосложных листа (длина листовой пластинки – 0.5–0.7 см, ширина листовой пластинки – 0.2–0.3 см). Главный корень достигает в длину 4–6 см.

Ювенильные растения (j) полностью утрачивают связь с семенем после отмирания семядолей. Растения формируют розеточный побег с 3–5 непарно-перистосложными листьями. Каждый лист имеет 5–7 листочков на общем рахисе. Длина листочка – 0.7–0.9 см, ширина – 0.3–0.4 см. Высота растения – 5–6 см.

Главный корень в длину достигает 10(15) см, ветвится по всей длине и образует тонкие боковые корни второго и третьего порядков. Через 20–25 дней после прорастания за счет контрактильной деятельности главного корня базальная часть втягивается в почву. При прорастании осенью надземная часть побега отмирает, возобновление происходит на следующий год за счет почки, которая закладывается в базальной части побега на уровне 2–3 метамера.

Имматурные особи (im) имеют розеточную структуру, образуемую 3–6 сближенными метамерами. На розеточном побеге формируются 9–11 сложных листьев с 7–9 парами листочков (длинной – 0.7–0.9 см, шириной – 0.3–0.4 см). Высота растения – 7.1–9.6 см.

В почве формируется каудекс, который состоит из одного резиды от первичного побега. Главный корень утолщается и достигает в длину 20–27 см. Одной из отличительных особенностей этого состояния является активное формирование клубеньков (1–2 мм) на боковых корнях. Клубень-

ки астрагалоидного типа образуются на корнях в течение жизни растения и могут достигать в длину 10 мм и более.

В случае моноподиального нарастания особи растения находятся в фазе первичного побега, которая приходится на ювенильное и имматурное состояния.

Виргинильные особи (v) ветвятся. Начиная с этого состояния и до старого генеративного, растения находятся в фазе первичного куста.

Из почек, сохранившихся в базальной части побега, разворачиваются 3–5 розеточных побега, каждый из которых состоит из 5–7 сближенных метамеров. Высота растений – 15.3–19.7 см. На растении формируется 18–23 сложных листа с 11–12 парами мономеров (длина листочка – 1.2–1.5 см, ширина – 0.5–0.6 см). Каудекс хорошо развит, имеет диаметр 0.5–1 см, обратноконусовидной формы. Его основу слагают базальные участки главного или боковых побегов. Главный корень достигает в длину 50–70 см.

Генеративный период

Переход в генеративную фазу у *O. miniata* наблюдается на второй год после прорастания, однако при сочетании благоприятных факторов вегетативные растения могут начать формирование генеративных органов в первый год вегетации.

Генеративный период у *O. miniata* делится на три возрастных состояния: молодые (ранние) генеративные (g_1), средневозрастные (зрелые) генеративные (g_2), старые (поздние) генеративные (g_3). Для данного периода главным критерием дифференциации онтогенетических состояний является соотношение между собой процессов новообразования и отмирания. Растения *O. miniata* в генеративном периоде проводят от пяти до десяти лет. В структуре кустящихся особей частично сохраняются сухие отмершие генеративные побеги. Критерием дифференциации возрастных состояний для исследуемого растения является соотношение числа генеративных и вегетативных побегов, а также показатели генеративной сферы, особенно число соцветий. Для выделения онтогенетических состояний важна также структура каудекса.

В молодом генеративном состоянии (g_1) у кустящихся особей эспарцета различают: 3–4 розеточных вегетативных побега и полурозеточные генеративные побеги, число которых колеблется от 2 до 5, высотой от 17.4 до 43.7 см. Для этого состояния характерно изменение структуры побегов. Монокарпические, ортотропные генеративные побеги формируют в базальной части 2–3 укороченных метамера и 3–4 удлинённых. Заканчивается ось побега 1–4 кистевидными соцветиями. Цветки в кисти распускаются в акропетальной последовательности, аналогичным образом идет и созрева-

ние плодов. Растения образуют два типа листьев: низовой формации – длиной 11–16 см с 10–12 (15) парами листочков на рахисе, срединной формации – длиной 4–7 см с 5–6 парами листочков. В пазухах всех листьев закладываются почки, которые в случае повреждения материнского побега трогаются в рост. Осенью монокарпические побеги отмирают до базальной части, где закладываются почки регулярного возобновления. Каудекс имеет обратноконусовидную форму, достигает диаметра 0.8–1.2 см и образован симподиальной системой – базальными участками побегов. Главный корень слабо ветвится и уходит на глубину свыше 1 м. В молодом генеративном онтогенетическом состоянии растения проводят 1–2 года.

Средневозрастные генеративные растения (g_2) приобретают типичную для данного вида жизненную форму. Для них характерно уравнивание процессов отмирания и новообразования, а также наиболее мощный прирост биомассы. Вегетирующих побегов на растении 14–25(41), при этом могут сохраняться остатки сухих прошлогодних побегов в числе 4–9(11) на растении. Длина монокарпических побегов – 29–43(50) см. Число листьев на ортотропной части генеративного побега – 4–6(9), каждый лист образован 19–23 листочками. Соцветий на генеративном побеге – 3–5(6). Однако, хотя все биоморфологические параметры зрелых генеративных растений достигают максимума, наблюдаются процессы постепенного разрушения каудекса, который приводит к формированию его развалистой формы и обособлению глав. Такое состояние наиболее продолжительное в онтогенезе *O. miniata* и длится 3–4(5) года.

У старых генеративных растений (g_3) эспарцета процессы отмирания начинают постепенно преобладать над процессами нарастания. Растения переходят в фазу рыхлого куста, которая длится до конца онтогенеза. При этом ежегодно образуются 6–12 генеративных побегов и сохраняются остатки 9–15(28) сухих прошлогодних. Средняя высота растения – 30–35 см. На генеративных побегах формируется 2–3 соцветия, которые содержат

вдвое меньше цветков по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием. Нами отмечены экземпляры, у которых могут быть 1–2 редуцированных генеративных побега, на которых могут образовываться 1–2 абортивных соцветия. Из-за разрушения целостности подземной части в образовавшихся полостях накапливаются частички почвы, при этом усиливается жизнедеятельность микроорганизмов, что также приводит к разрушению каудекса, приобретающего развалистую форму. Побегообразование смещается на периферию куста. Длительность онтогенетического состояния от одного, реже двух лет.

Постгенеративный период

Для особей *O. miniata* субсенильного возрастного состояния (ss) характерно замедление ростовых процессов (максимальная высота растения составляет 20–25 см). Особи формируют 1–2 розеточных побега. У некоторых особей наблюдается старческая партикуляция с неполным разделением отдельных глав каудекса, их длина может достигать 3–4 см. Процесс партикуляции усиливается в результате некроза многолетних покровных и внутренних тканей каудекса. Растение находится в этом состоянии один вегетационный период.

Осенью некротическая партикуляция настолько ослабляет растения, что приводит к их гибели.

В ходе исследования растения сенильного возрастного состояния не выявлены.

Онтогенетическая структура

Ценопопуляция *O. miniata* в окрестностях Залесья (Ак-Мечеть) (ЦП 1) локализована на участке площадью более 2.5 га, занятом фриганоидной степью. Эспарцет выступает в качестве субдоминанта. На ценопопуляцию оказывают влияние рекреация и выпас скота.

В ЦП 1 произрастают растения *O. miniata* пре-генеративного, генеративного и постгенеративного онтогенетических состояний. Онтогенетический спектр полночленный (рис. 2), левосторонний двувершинный с преобладанием особей

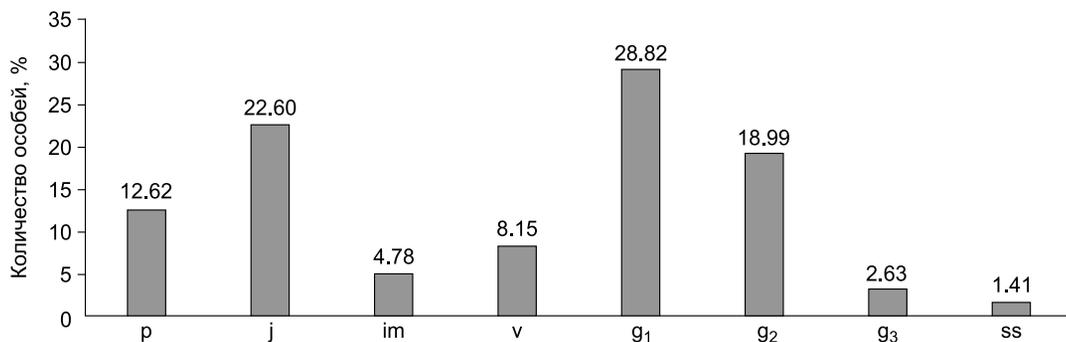


Рис. 2. Онтогенетический спектр ценопопуляции *O. miniata* (ЦП 1) – окрестности Залесья (Ак-Мечеть).

p, j, v, g_1 , g_2 , g_3 , ss – возрастные состояния, см. рис. 1.

Таблица 3

**Основные демографические параметры
ценопопуляций *O. miniata***

Показатель	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3
Индекс восстановления (I_b)	0.70	0.31	2.84
Индекс замещения (I_s)	0.69	0.28	2.84
Индекс старения (I_c)	0.01	0.08	–
Физическая плотность (M), раст./м ²	9.2 ± 0.7	6.5 ± 0.9	3.7 ± 0.9
Эффективная плотность (M_e)	4.69	4.2	2.15

прегенеративного возраста (проростки и ювенильные растения – 35.22 %) и молодых генеративных (28.82 %).

Наличие в онтогенетическом спектре двух максимумов объясняется чрезвычайно благоприятными условиями для прорастания семян и приживания проростков, которые сложились в мае-июне 2015 г. Кроме того, антропогенная нагрузка в виде выпаса скота приводит к вытаптыванию растительности и разрыхлению верхнего слоя почвы, способствует образованию свободных кальвиций, где влияние на молодые растения *O. miniata* со стороны фитоценотического окружения минимально. Благоприятные ценоценотические условия наблюдались и в предыдущий вегетационный сезон, что позволило прегенеративным растениям пережить зиму и перейти в молодое генеративное онтогенетическое состояние. Это подтверждается высокими показателями индексов восстановления и замещения, представленных в табл. 3. При таком типе онтогенетического спектра исследуемую ценопопуляцию мы характеризуем как неустойчивую.

Индекс возрастности (Δ) равен 0.23, индекс эффективности (ω) – 0.51. Эти показатели позволяют отнести ЦП 1 к группе молодых. Значение эффективной плотности в два раза меньше физической – $M = 9.2 \pm 0.7$ раст./м²; $M_e = 4.69$ раст./м².

Ценопопуляция, изученная в окрестности Ангарского перевала (ЦП 2), расположена на высоте 800 м над уровнем моря, на поляне букового леса площадью около 20 м², оказалась полночленной.

Онтогенетический спектр центрированного типа одновершинный с пиком на зрелых генеративных растениях (рис. 3). Особи генеративного возраста составляют 65 %. Такой тип спектра считается наиболее устойчивым и характерен для ценопопуляций стержнекорневых растений, находящихся в стабильном состоянии. Это связано с биологическими особенностями вида – длительным пребыванием особей на данном этапе онтогенеза и наименьшей элиминацией этой фракции растений. Для особей этой группы растений ярко выражено максимальное развитие всех структур организма, которые позволяют особям эффективно противостоять неблагоприятным факторам окружающей среды и проявить адаптационные механизмы.

Индекс возрастности (Δ) равен 0.43, а индекс эффективности (ω) – 0.65. Эти показатели позволяют отнести исследуемую ценопопуляцию к группе зрелых. Физическая плотность (M) равна 6.5 ± 0.9 раст./м², эффективная – 4.2 раст./м².

Несмотря на преобладание в онтогенетическом спектре особей поздних онтогенетических состояний, показатели индексов восстановления и замещения свидетельствуют о достаточно высокой способности исследуемой ценопопуляции поддерживать свою структуру путем семенного размножения.

Ценопопуляция *O. miniata* в окрестности с. Заречное Симферопольского района (ЦП 3) сформирована на участке лугово-разнотравной степи, где на растения оказывается умеренная антропогенная нагрузка – выпас скота (рис. 4). Ценопопуляция характеризуется наличием особей всех онтогенетических состояний, за исключением постгенеративных. Онтогенетический спектр одновершинный, левосторонний с преобладанием проростков и ювенильных растений. Доля всех особей прегенеративного периода составляет 83.4 %. Такой онтогенетический спектр обусловлен хорошим семенным возобновлением и свидетельствует об относительно благоприятных для данного вида условиях биотопа. Индекс возрастности равен 0.3, индекс эффективности – 0.58. Ценопо-

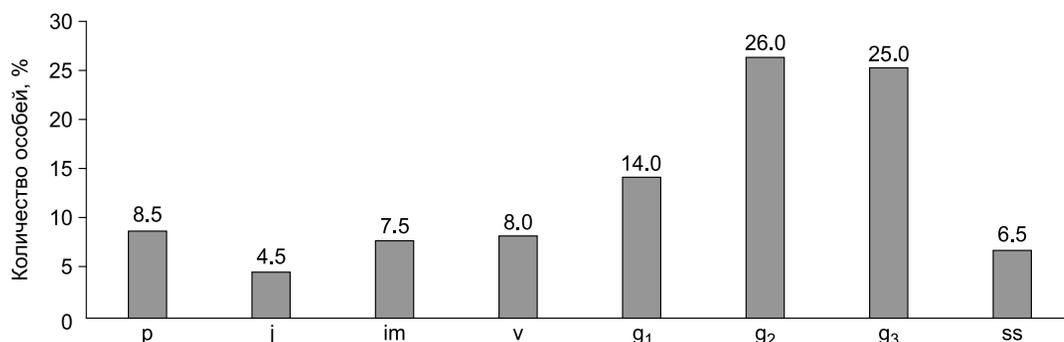


Рис. 3. Онтогенетический спектр ценопопуляции *O. miniata* (ЦП 2) – окрестности Ангарского перевала.

p, j, im, v, g₁, g₂, g₃, ss – возрастные состояния, см. рис. 1.

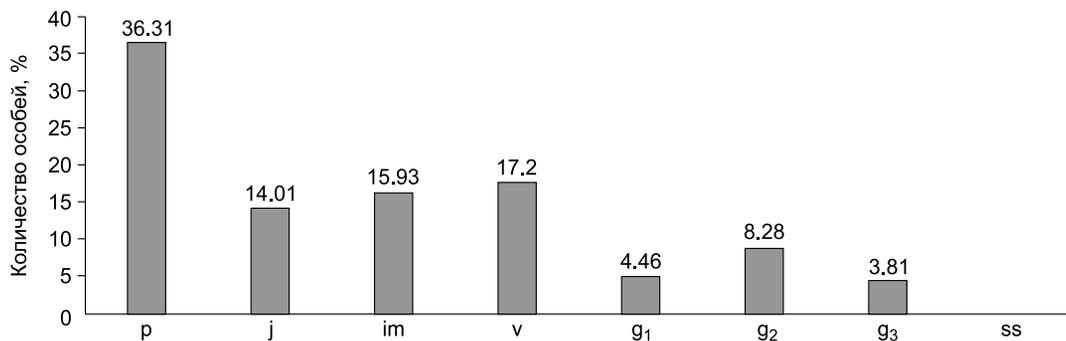


Рис. 4. Онтогенетический спектр ценопопуляции *O. miniata* (ЦП 3) – окрестности с. Заречное Симферопольского района.

p, j, im, v, g₁, g₂, g₃, ss – возрастные состояния, см. рис. 1.

пуляция относится к группе молодых. Сложившиеся условия позволяют активно прорасти семенам и развиваться особям. Как и в ЦП 1, в ЦП 3 на онтогенетическую структуру влияет выпас скота. Влияние антропогенной нагрузки подтверждается значительными показателями индексов восстановления и замещения (см. табл. 3). Индекс старения для ценопопуляции не рассчитывался. Последующие наблюдения, проведенные осенью того же года, выявили элиминацию особей прегенеративного состояния, которая составила до 60 % молодых растений. Сокращение численности молодой части ценопопуляции связано с процессом самоизреживания, которое проявляется в уменьшении

внутривидовой конкуренции. Кроме того, отсутствие в ценопопуляции особей постгенеративного онтогенетического состояния свидетельствует о незавершенности особями *O. miniata* своего онтогенеза. Физическая плотность растений *O. miniata* в ЦП 3 составляет 3.7 ± 0.9 раст./м², а эффективная – 2.15 раст./м². Выжившая часть молодых растений в будущем должна обеспечить переход ценопопуляции в дефинитивное состояние. Анализ демографических показателей и значения индексов позволили рассматривать такую ценопопуляцию как неустойчивую. Однако значение $I_3 > 1$ позволяет отнести эту ценопопуляцию к группе перспективных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, *O. miniata* относится к моноцентрической каудексной биоморфе с частичной, поздней неспециализированной дезинтеграцией. Согласно классификации Л.А. Жуковой (1995) онтогенез особей *O. miniata* простой, полный, относится к I надтипу, A-типу и A₂-подтипу. В природных популяциях Крыма в онтогенезе особей выделены четыре периода и девять онтогенетических состояний. В типичном случае растения проходят следующие фазы развития: первичный побег → первичный куст → рыхлый куст. Несмотря на частичную дезинтеграцию, взрослые генеративные особи представляют собой элементарный источник фитогенного поля, при котором морфоло-

гические и фитоценоотические единицы совпадают. Каудекс в ходе онтогенеза претерпевает изменения: каудекс компактный, обратноконусовидной формы → каудекс рыхлый с частичной неглубокой партикуляцией → каудекс рыхлый с глубокой партикуляцией. Во фриганоидной степи сформировалась полночленная молодая ЦП (ЦП 1) с преобладанием ювенильных и молодых генеративных особей, на опушке букового леса наблюдается полночленная зрелая (ЦП 2) с доминированием молодых и зрелых особей, в лугово-разнотравной степи *O. miniata* – неполночленная молодая ЦП (ЦП 3) с преобладанием особей прегенеративного периода.

ЛИТЕРАТУРА

- Брызна Е.А.** Морфоструктура особей и диагностический комплекс ключевых признаков онтогенетических состояний в ценопопуляциях *Onobrychis viciifolia* Scop. // Бюл. ГНБС. 2014. Вып. 113. С. 28–33.
- Брызна Е.А., Корженевский В.В.** Характеристика ценопопуляций *Onobrychis viciifolia* Scop. в Крыму // Бюл. ГБС. 2015. № 4. С. 40–45.
- Вахрушева Л.П., Складенко Д.А., Брызна Е.А.** Возрастные спектры ценопопуляций *Onobrychis palasii* (Willd.) M. Bieb. в различных эколого-ценотических условиях Крымского предгорья // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. 2005. Вып. 15. С. 44–49.
- Глотов Н.В.** Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. (Ч. 1). Йошкар-Ола, 1998. С. 146–149.
- Голубев В.Н.** Биологическая флора Крыма. 2-е изд. Ялта, 1996. 86 с.

- Ена А.В.** Природная флора Крымского полуострова. Симферополь, 2012. 232 с.
- Животовский Л.А.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А.** Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев, 1987. С. 9–19.
- Жукова Л.А.** Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Жукова Л.А., Полянская Т.А.** О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестн. ТвГУ. Биология и экология. 2013. Вып. 32, № 31. С. 160–171.
- Зайцев Г.Н.** Математический анализ биологических данных. М., 1991. 184 с.
- Злобин Ю.А.** Принципы и методы изучения ценопопуляций растений. Казань, 1989. 149 с.
- Злобин Ю.А.** Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы, 2009. 263 с.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М.** Некоторые направления и итоги исследования редких видов флоры Республики Башкортостан // Вестн. Удм. ун-та. 2009. Вып. 1. С. 59–72.
- Онтогенетический атлас растений:** науч. изд. / Науч. ред. проф. Л.А. Жукова. Йошкар-Ола, 2013. Т. 8. 364 с.
- Определитель** высших растений Крыма. Л., 1972. 550 с.
- Работнов Т.А.** Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483.
- Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–33.
- Уранов А.А., Смирнова О.В.** Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. С. 119–134.
- Флора европейской части СССР** / Под ред. Ан.А. Федорова. Л., 1987. Т. 6. 254 с.
- Флора СССР** / Под ред. В.Л. Комарова. М.; Л., 1948. Т. 13. 589 с.
- Ценопопуляции** растений (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.
- Ценопопуляции** растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 182 с.
- Черёмушкина В.А., Асташенков Ю.А.** Морфогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Nepeta pogostachys* (*Lamiaceae*) в условиях Таджикистана // Раст. мир Азиатской России. 2014. № 3 (15). С. 32–38.
- Экология** и генетика популяций. Йошкар-Ола, 1998. 333 с.