

- Natsionalnyi atlas Respubliki Belarus [National Atlas of the Republic of Belarus]. 2002. Minsk. 291 p. (In Belarus.).
- Polevaya praktika po pochvovedeniyu [Field practice on soil science]. 2001. Minsk. 114 p. (In Russ.).
- Pugachevskii A. V., Voznyachuk I. P., Semerenko L. V. 2010. Programma i metodika organizatsii i provedeniya monitoringa okhranyaemykh vidov rastenii v Respublike Belarus; Metodicheskoe posobie [Program and methodology for organization and monitoring of protected plant species in the Republic of Belarus: Toolkit]. Minsk. 48 p. (In Russ.).
- Redkie biotopy Belarusi [Rare biotopes of Belarus]. 2013. Minsk. 236 p. (In Russ.).
- Rosbakh S., Poschlod P. 2015. Initial temperature of seed germination as related to species occurrence along a temperature gradient. — *Funct. Ecol.* 29: 5—14.
- Shiyan N. N., Zavyalova L. V., Optasyuk O. M. 2013. Gerbarii Zhana Emmanuelya Zhilibera [Herbarium of Jean Emmanuelle Giliber]. Kiev. 492 p. (In Russ.).
- Teplyakova T. E. 2012. Ecotopic structures of the main floristic complexes of the North-West of Eastern Europe. II: Temperate, submeridional, and meridional complexes]. — *Biosfera.* 4(4): 397—426. (In Russ.).
- Tsyganov D. N. 1983. Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov [Phyto-integration of ecosystems in the subareas of forests with increased harvesting]. Moscow. 197 p. (In Russ.).

Бот. журн., 2018. 103(5): 616—630

© М. Н. Шурупова

**СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ И ОНТОГЕНЕЗ
SAUSSUREA BAICALENSIS (ASTERACEAE) В КУЗНЕЦКОМ АЛАТАУ
(ХАКАСИЯ)**

Томский государственный университет,
пр. Ленина, 36, Томск, 634050, Российская Федерация
e-mail: rita.shurupova@inbox.ru
Поступила 22.02.2017

Saussurea baicalensis (Adams.) B. L. Rob. встречается на Кузнецком Алатау в 5 местонахождениях и является локально находящимся под угрозой исчезновения видом. Изучены биологические особенности в двух ценопопуляциях на горе Вершина Тургаюла (Республика Хакасия). *S. baicalensis* относится к травянистым многолетним легнезеленым моноцентрическим короткостержнекорневым каудексным полурозеточным монокарпикам с продолжительностью жизни 5—9 лет. Ее популяции характеризуются низкой плотностью и одновершинными онтогенетическими спектрами. Структура и репродуктивные показатели популяций свидетельствуют о том, что редколесье на границе лесного и высокогорного поясов — более благоприятное местообитание для вида, чем высокогорная тундра. Семенная продуктивность побега составляет 50—100 семян, а лабораторная всхожесть семян — 66—86 %. При введении вида в культуру семянки целесообразно стратифицировать, чтобы исключить вторичный покой, и проращивать в темноте. В качестве мер охраны вида в Кузнецком Алатау необходим мониторинг популяций, запрет сбора, снижение антропогенной нагрузки, а также создание искусственных популяций в ботанических садах.

Ключевые слова: *Saussurea baicalensis*, онтогенез, виталитет, ценопопуляция, семенная продуктивность, всхожесть, период прорастания, Кузнецкий Алатау.

Saussurea baicalensis (Adams) B. L. Rob. (соссюроя байкальская) из сем. Asteraceae — редкий высокогорный вид, дизъюнктивный ареал которого почти целиком расположен в пределах Алтае-Саянской горной страны (Malyshev, 1965; Serykh, 1980). За пределами России единичные местонахождения *S. baicalensis* отмечены на севере Монголии (Gubanov, 1996) и на территории Китая в провинции Хэбэй (Shi et al., 2011). Вид произрастает на альпийских и субальпийских лугах, в зарослях кустарников, в моховых, лишайниковых и дриадовых тундрах, на каменистых россыпях, спускается в верхнюю часть лесного пояса (Kuminova, 1960; Serykh, 1980). По нашим данным, среди сопряженных с *S. baicalensis* видов

большинство (38 %) относится к собственно высокогорным (или альпийским) видам, меньшую часть составляют горные общепоясные (23 %) и светлохвойно-лесные (15 %) виды (Shurupova et al., 2016). На Кузнецком Алатау растительные сообщества с участием этого вида встречаются на высоте 1320—1530 м над ур. м. (отдельные особи зарегистрированы в лесном поясе на высоте 1220 м над ур. м.), на остальных территориях они описаны на высоте 2260—2470 м над ур. м.

S. baicalensis включена в 3 региональные «Красные книги» — Республики Саха (Якутия), Алтайского и Красноярского краев (Krasnaya., 2000, 2006, 2012).

Северная граница ареала вида проходит по системе горных хребтов Кузнецкого Алатау. Здесь известно 5 местонахождений *S. baicalensis*: верховья р. Малая Сья (гора Вершина Тургаюла), водораздел рек Большая Сья и Белый Июс (верховья ручья Разведочный); голцы Знаменитовские; гора Большой Каным; гора Хазыр-Терен (Shurupova, 2015). Из них голец Большой Каным является единственным местонахождением вида на территории Кемеровской обл. (Вуко, 2002), поэтому рекомендовано его включение в список охраняемых видов растений этого региона (Shurupova et al., 2017a).

Цель данного исследования — анализ биоморфы, онтогенетической и виталитетной структуры ценопопуляций *S. baicalensis* в Кузнецком Алатау, а также определение семенной продуктивности, лабораторной всхожести и периода прорастания семян.

Материал и методика

Изучение биоморфы, морфогенеза и онтогенеза *Saussurea baicalensis* проводилось на горе Вершина Тургаюла (Республика Хакасия, Ширинский р-н) в августе 2014 г. Была изучена структура двух ценопопуляций (ЦП), находящихся в 500 м друг от друга. ЦП-1 расположена на высоте 1400 м над ур. м. на юго-западном склоне в лиственничном (*Larix sibirica*) редколесье с сомкнутостью крон 0.1—0.2. Доминирующими видами травяно-кустарничкового яруса являются *Dryas oxyodonta* (50 %), *Hedysarum neglectum* (4 %), *Carex ensifolia* (3 %), *Bistorta major* (3 %) и *Calamagrostis langsдорffii* (3 %). ЦП-2 находится на высоте 1450 м над ур. м. на северо-восточном склоне в бруснично-дриадовой тундре в составе *Dryas oxyodonta* (70 %) и *Vaccinium vitis-idaea* (5 %), с единичными деревьями (*Pinus sibirica*, *Abies sibirica*). Из травянистых растений с высоким обилием здесь произрастают *Scorzonera radiata* (10 %), *Hedysarum neglectum* (3 %) и *Pulsatilla multifida* (3 %). В этих ценопопуляциях проводился также мониторинг числа генеративных особей в 2012—2016 гг.

Определение биоморфы проводили согласно эколого-биоморфологической концепции И. Г. Серебрякова (Serebryakov, 1952, 1964) и классификации Е. М. Олейниковой (Oleynikova, 2010). В качестве основных критериев периодизации онтогенеза принимались наличие зародышевых, ювенильных или взрослых структур и способность особей к семенному размножению, а также степень сформированности у особи основных признаков биоморфы. В качестве конкретных морфометрических показателей для характеристики онтогенетических состояний и жизненности особей использовали число и размеры листьев, степень развития каудекса, наличие удлиненного вегетативно-генеративного побега, размеры и состояние стержневого корня, наличие, число и размер придаточных корней на каудексе.

Ценопопуляции *S. baicalensis* на горе Вершина Тургаюла крайне малочисленны: ЦП-1 насчитывает около 400 особей, ЦП-2 — не более 300. Поэтому для описания морфогенеза и онтогенеза его особей использовали методику работы с редкими видами (Denisova et al., 1986). Особи из природных популяций не выкапывали и биоморфу определяли по гербарию из коллекции Лаборатории флоры и растительных ресурсов Научно-исследовательского института биологии и биофизики (Томский государственный университет) и образцам из Гербария им. П. Н. Крылова (ТК). Всего было обработано около 80 гербарных образцов взрослых растений и 30 — с особями прегенеративного периода. Проростки описаны по результатам лабораторных исследований. Способ самоподдержания ценопопуляций определяли на основании изучения биоморфы. Абсолютный возраст особей *S. baicalensis* определяли на гербарном материале методом подсчета годичных колец на побеговой части каудекса, окрашенной слабым раствором марганцево-кислого калия.

При исследовании организации ценопопуляций опирались на принципы и методы, изложенные в трудах Т. А. Работнова (Rabotnov, 1950, 1969), А. А. Уранова (Uranov, 1975), Ю. Одума (Odum, 1986) и ряда коллективных монографий и методических разработок (Zaugolnova et al., 1987, 1988; Zlobin et al., 2013). Для составления онтогенетических спектров, оценки виталитета и расчета абсолютной плотности ценопопуляции в сообществах регулярным способом закладывали трансекты, разделенные на учетные площадки площадью 1 м², на которых подсчитывали общее число особей и число особей разных онтогенетических групп, а также регистрировали их морфометрические показатели. В качестве счетной единицы использовали особь. Всего было заложено 40 учетных площадок в ЦП-1 и 100 в ЦП-2. Были изучены морфологические признаки надземных частей особей и описаны онтогенетические состояния. Для них получены биометрические данные: число листьев в розеточном побеге, длина и ширина самого крупного листа.

Абсолютную плотность особей на исследуемом однородном участке определяли как среднее арифметическое числа зарегистрированных в границах каждой пробной площадки организмов изучаемого вида. Для оценки характера размещения особей в популяции использован индекс Одума I_{Od} (Odum, 1986). Уровень значимости индекса Одума I_{Od} оценивался путем сравнения рассчитанного значения индекса с табличным значением F -критерием Фишера—Снедекора при числе степеней свободы $df_1 = df_2 = n - 1$. Если расчетное значение индекса превышало табличное, оно расценивалось как статистически достоверное на уровне 95 % (Zlobin et al., 2013).

Исследование виталитетной структуры проводилось на основе теоретических и методических разработок Ю. А. Злобина (Zlobin, 1989). Поскольку популяции исследовали без раскопки растений, для оценки виталитета ценопопуляций *S. baicalensis* были использованы признаки надземных частей как генеративных, так и виргинильных особей (число листьев, длина и ширина наибольшего листа, их соотношение, для генеративных особей — также высота побега, число и диаметр корзинок). Процедура определения виталитетной структуры ценопопуляций *S. baicalensis* состояла из двух этапов. На первом этапе по результатам факторного анализа были выбраны 3 признака генеративных особей, наиболее полно раскрывающих их виталитет. На втором этапе по соотношению этих признаков особи были подразделены на 3 класса виталитета: *a* — высокий, *b* — промежуточный и *c* — низкий. Для этого были определены границы промежуточного класса (lim) по формуле:

$$\lim = -x \pm t_{0,05} \times S_x,$$

где $t_{0,05}$ — значение критерия Стьюдента при числе степеней свободы $df = n - 1$ (Zlobin et al., 2013).

На основе подразделения генеративных и виргинильных особей ценопопуляций на классы были построены гистограммы виталитетных спектров. Для оценки степени процветания или депрессивности ценопопуляции применили индекс виталитета

$$I_Q = \frac{a + b}{2c},$$

где I_Q — индекс виталитета, a , b и c — доли особей высокого, промежуточного и низкого классов виталитета в ценопопуляции.

Значения I_Q больше 1 соответствуют процветающему состоянию, меньше 1 — депрессивному, а степень отклонения от 1, соответствующей равновесному состоянию, отражает степень процветания или депрессии (Ishbirdin et al., 2005). Виталитетная структура ценопопуляций *S. baicalensis* была определена для особей двух онтогенетических состояний. Были получены средние от долей классов виталитета особей обоих онтогенетических состояний, и по этим средним долям был рассчитан индекс I_Q .

Согласно методам, разработанным Т. А. Работновым (Rabotnov, 1969), Р. Е. Левиной (Levina, 1982) и И. В. Вайнагий (Vaunagii, 1990), в качестве основных репродуктивных параметров учитывались потенциальная семенная продуктивность (ПСП), реальная семенная продуктивность (РСП), коэффициент семенной продуктивности $K_{пр}$, рассчитываемый как отношение РСП к ПСП, число соцветий на побег, а также диаметр соцветия. Материал для учета был собран в конце августа в период созревания плодов. Параметры семенной продуктивности были изучены в 2012 и в 2014 гг. в 2 ценопопуляциях. Объемы выборок по ПСП, РСП соцветий и числу учетных площадок отражены в таблицах с результатами исследования.

Эксперименты по изучению особенностей прорастания семян (семянок) в лабораторных условиях были начаты через 2 мес после сбора материала. Семена закладывались на смоченную водой фильтровальную бумагу в чашки Петри. Часть семян стратифицировали в холодильнике при температуре $+2 \dots +4$ °C в течение 30 дней. Прорастание свежесобранных и стратифицированных семян наблюдали в 2 вариантах условий: в темноте и на свету. Факт прорастания устанавливали при появлении корешка. Регистрация проросших семян проводилась в течение 30 дней ежедневно. В каждом варианте эксперимента использовано по 90 семян.

При анализе всхожести использовался расчет долей проросших семян от их общего числа (Ranal, Santana, 2006; Shurupova et al., 2017b). На свету проращивали свежесобранные и стратифицированные семена из обеих ценопопуляций. В качестве критерия динамики прорастания использовали взвешенное среднее периода прорастания, или средний период прорастания (\bar{t}). Этот показатель, предложенный L. G. Labouriau (Ranal, Santana, 2006), рассчитывается по формуле

$$\bar{t} = \frac{\sum_{i=1}^k n_i t_i}{\sum_{i=1}^k n_i},$$

где t_i — период от начала эксперимента до i -х суток наблюдения, n_i — число семян, проросших за i -е сутки наблюдения, k — последние сутки наблюдения.

Для оценки «дружности» прорастания семян рассчитывали энергию прорастания, под которой понимали долю всхожих семян, проросших ко дню пика прорастания (Amelchenko, 2010).

Статистическая обработка данных и построение графиков проводились с помощью программных пакетов MS Excel 2010 и STATISTICA 8.

Результаты и обсуждение

Биоморфа. *S. baicalensis* является травянистым летне-зеленым моноцентрическим короткостержнекорневым каудексным монокарпиком. Надземная часть генеративной особи представлена полициклическим монокарпическим вегетативно-генеративным побегом, который развивается из верхушечной почки и в начале онтогенеза проходит фазу розетки. При достижении генеративного состояния из верхушечной почки формируется единственный удлинённый побег, несущий сложное кистевидное соцветие корзинок. Подземная часть включает каудекс с системой боковых корней. Каудекс короткий, погруженный, с небольшим числом придаточных и боковых корней разного размера образован основанием монокарпического побега при втягивании его в почву за счет деятельности главного и придаточных корней.

После прорастания особи *S. baicalensis* проходят 2 этапа морфогенеза: 1) одноосный розеточный моноподиально нарастающий побег; 2) одноосное растение с одним полурозеточным вегетативно-генеративным побегом. После плодоношения генеративные особи *S. baicalensis* отмирают. Вегетативное размножение у этого вида отсутствует, поскольку каудекс не многоглавый и не партикулирует на отдельные части.

Периодизация онтогенеза. В онтогенезе этого вида выделено 3 периода (латентный, прегенеративный и генеративный) и 5 онтогенетических состояний (проростки, ювенильное, иматурное, виргинильное, генеративное) (рис. 1). В жизненном цикле *S. baicalensis* отсутствует постгенеративный период, а генеративный период представлен одним онтогенетическим состоянием.

Латентный период. Семянки *S. baicalensis* узкояйцевидные, 5.1 ± 0.1 мм дл. и 1.4 ± 0.0 мм шир.

Прегенеративный период. Проростки имеют 2 супротивные овальные или почти округлые голые семядоли 13.2 ± 0.4 мм дл. и 6.6 ± 0.1 мм шир., суженные в черешок, хорошо развитый гладкий гипокотиль и главный корень. Начиная с ювенильного состояния до виргинильного особи имеют вегетативный побег розеточного типа, несущий продолговато-ланцетные зубчатые длинночерешковые листья.

В ювенильном состоянии происходит формирование каудекса. Первым (нижним) участком подземного побега каудекса становится гипокотиль после втягивания его в почву; в его основании образуются немногочисленные тонкие простые придаточные корни. По мере деятельности верхушечной почки розеточного побега образуется верхняя часть подземного побега каудекса, длина которого в течение прегенеративного периода увеличивается до 1.5—2.5 см. В пазухах листьев монокарпического побега отсутствуют боковые почки. Поэтому побеговая часть каудекса не ветвится и остается простой в течение всей жизни особи. Корневая система каудекса представлена главным стержневым корнем, несущим тонкие боковые корни, и немногочисленными придаточными корнями, образующимися на подземном побеге. За прегенеративный период длина главного кор-

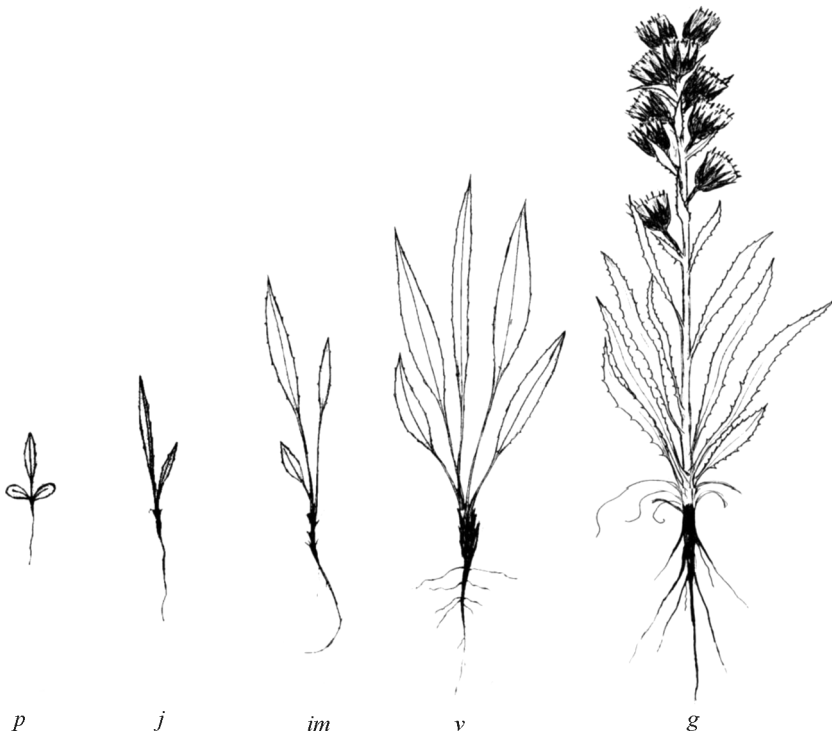


Рис. 1. Онтогенетические состояния *Saussurea baicalensis*.

p — проросток, *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g* — генеративное.

Fig. 1. Ontogenetic stages of *Saussurea baicalensis*.

p — seedling, *j* — juvenile, *im* — immature, *v* — virginal, *g* — generative.

ня увеличивается от 4—6 до 12—14 см. Начиная с ювенильного состояния по виргинильное надземная часть растений представлена розеточным побегом. В виргинильном состоянии особи обычно пребывают, пока из главной почки не образуется удлиненный вегетативно-генеративный побег. Возраст ювенильных особей *S. baicalensis* составляет 0—3 года, имматурных — 2—5 лет, виргинильных — 4—7 лет.

Генеративный период включает одно онтогенетическое состояние. Побеговая система представлена удлиненным вегетативно-генеративным полурозеточным побегом. В верхней части побега расположено сложное кистевидное соцветие с 5—14 корзинками. Побеговая часть каудекса достигает 3 см дл. и 1.5 см шир. Он подвержен некрозу и в ряде случаев разрывается в нижней части в результате деятельности утолщенных придаточных корней. Апикальная часть главного корня отмирает. Увеличиваются число и размеры боковых корней. Возраст генеративных особей составляет 5—9 лет.

Структура ценопопуляций. Ценопопуляции *S. baicalensis* характеризуются низкой абсолютной плотностью, при этом размещение особей в них носит контактный характер (табл. 1).

Плотность популяции является отражением соответствия условий местообитания потребностям вида, т. е. свойств окружающей среды, которые влияют на закрепление проростков и смертность взрослых особей (Kunin, 1992). Очевидно, что редколесье на границе лесного и высокогорного поясов на горе Вершина

ТАБЛИЦА 1

Показатели пространственной структуры ценопопуляций (ЦП)
*Saussurea baicalensis*TABLE 1. Indicators of spatial structure of *Saussurea baicalensis*
cenopopulations (CP)

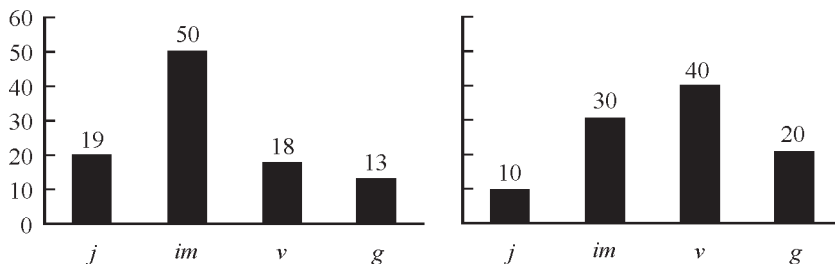
ЦП CP	$D \pm SE_D$	s^2	I_{Od}
1	1.1 ± 0.4	4.8	4.3
2	0.6 ± 0.2	2.3	3.7

Примечание. D — плотность, SE_D — стандартная ошибка плотности, s^2 — дисперсия, I_{Od} — индекс Одум. Тип размещения определен для индекса Одум, рассчитанного при $p < 0.05$.

Note. D — density, SE_D — standard error of density, s^2 — variance, I_{Od} — Odum's index. The type of placement is determined for the Odum's index at $p < 0.05$.

Тургаюла является более оптимальным местообитанием для *S. baicalensis*, чем высокогорная тундра, где плотность ценопопуляции составляет меньше 1 экз./м². «Дружное» групповое расселение зачатков этого вида предопределено жизненной формой, при которой большое число семян продуцируется на редко расположенных генеративных особях. Несмотря на то что ветер, осадки и температура воздуха оказывают влияние на рассеивание и закрепление проростков, возникновение в ценопопуляции «центров» возобновления в виде одиночных плодоносящих растений с большим числом семян является определяющим фактором для такого типа размещения особей.

Обе ценопопуляции *S. baicalensis* — полночленные дефинитивные с одновершинными онтогенетическими спектрами (рис. 2). ЦП-1 характеризуется абсолютным максимумом на иматурных особях, ЦП-2 — на виргинильных. Доля генеративных особей в обеих ценопопуляциях сравнительно невелика, что характерно для ценопопуляций монокарпических видов *Saussurea* (Nekratova et al., 2013). Наши наблюдения выявили значительные колебания числа генеративных особей в обеих ЦП по годам. В 2012 и 2013 гг. в ЦП-1 было отмечено по 1 генеративной особи. В ЦП-2 было зарегистрировано 4 генеративных особи в 2012 г. и ни одной — в 2013 г. В 2015—2016 гг. ни в одной из ценопопуляций генеративные особи не отмечались. Это свидетельствует о том, что на 2014 г. при-

Рис. 2. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Saussurea baicalensis*.

Слева: ЦП-1, справа: ЦП-2. Обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 2. Ontogenetic spectra of *Saussurea baicalensis* cenopopulations.

On the left: cenopopulation 1, on the right: cenopopulation 2. For designations see Fig. 1.

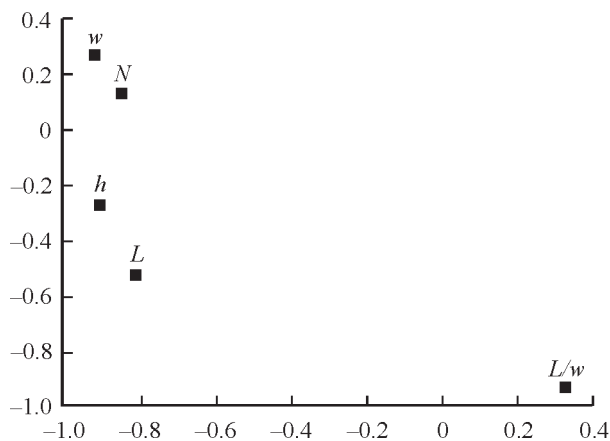


Рис. 3. Распределение биологически значимых признаков генеративных особей *Saussurea baicalensis* в пространстве факторов 1 и 2.

По оси абсцисс — фактор 1, по оси ординат — фактор 2. N — число корзинок, h — высота генеративного побега, L — длина наибольшего листа, w — ширина наибольшего листа, L/w — соотношение длины и ширины наибольшего листа.

Fig. 3. Distribution of biologically significant indicators of *Saussurea baicalensis* generative individuals in the space of factors 1 and 2.

X-axis: factor 1, Y-axis: factor 2. N — number of capitula, h — height of generative shoot, L — length of the largest leaf, w — width of the largest leaf, L/w — length/width ratio of the largest leaf.

ходится локальный пик цветения *S. baicalensis* на горе Вершина Тургаюла. Поскольку виду свойственна значительная продолжительность жизни (5—9 лет), в его популяциях происходит накопление особей прегенеративного периода. Длительное существование особи в состоянии «отложенного» цветения увеличивает риск того, что она погибнет до того, как достигнет репродуктивного возраста (Roff, 1992), что, безусловно, делает вид уязвимым.

Жизненная форма *S. baicalensis* предполагает наличие у генеративных особей удлинённого побега, поэтому его параметры (высота и число корзинок на нем) несут информацию о жизненном статусе особи. Таким образом, в факторный анализ для выявления наиболее биологически значимых признаков виталитета генеративных особей были включены следующие признаки: длина и ширина наибольшего листа, их соотношение, высота генеративного побега и число корзинок. Факторный анализ выявил, что виталитет-комплекс генеративных особей *S. baicalensis* детерминируют 3 признака: ширина наибольшего листа и высота генеративного побега (максимальный вклад в ось фактора 1), а также соотношение длины и ширины наибольшего листа (максимальный вклад в ось фактора 2) (рис. 3).

Корреляционный анализ выявил достоверную ($p < 0.05$) положительную корреляцию высоты побега с длиной ($r = 0.82$) и шириной ($r = 0.72$) наибольшего листа, а также с числом корзинок на побеге ($r = 0.68$), что является основанием рассматривать возрастание значений этих признаков как увеличение жизнеспособности особей. Соотношение длины и ширины наибольшего листа, напротив, имеет лишь одну, притом отрицательную, корреляционную связь — с шириной наибольшего листа ($r = -0.56$). Соответственно возрастание этого признака связано с менее благополучным состоянием генеративной особи и имеет тенденцию отражать уменьшение виталитета. В отношении виргинильных особей этот показатель отражает ту же закономерность, имея отрицательную корреляционную

ТАБЛИЦА 2

Границы классов виталитета для признаков виргинильных и генеративных особей
Saussurea baicalensis

TABLE 2. Limits of vital classes for virginal and generative *Saussurea baicalensis* individuals

Признак Character	Класс виталитета Vital class		
	низкий low	промежуточный intermediate	высокий high
Виргинильное состояние Virginal stage			
Длина наибольшего листа, см Length of the largest leaf, cm	≤ 22.7	22.8—26.2	≥ 26.3
Ширина наибольшего листа, см Width of the largest leaf, cm	≤ 2.0	2.1—2.4	≥ 2.5
Соотношение длины и ширины наибольшего листа Length/width ratio of the largest leaf	≥ 11.8	10.6—11.7	≤ 10.5
Генеративное состояние Generative stage			
Высота побега, см Height of shoot, cm	≤ 31.8	31.9—43.2	≥ 43.2
Ширина наибольшего листа, см Width of the largest leaf, cm	≤ 1.7	1.8—2.2	≥ 2.3
Соотношение длины и ширины наибольшего листа Length/width ratio of the largest leaf	≥ 9.6	7.9—9.5	≤ 7.8

связь с шириной наибольшего листа ($r = -0.48$ при $p < 0.05$). Распределение статистических рядов для биологически значимых признаков виргинильных и генеративных особей *S. baicalensis* приближено к нормальному, поэтому границы промежуточного класса виталитета устанавливались с использованием расчетов на основе среднего арифметического, стандартной ошибки и критерия Стьюдента t для уровня достоверности $p < 0.05$ (табл. 2).

ЦП-1 *S. baicalensis*, расположенная на границе лесного и высокогорного поясов, характеризуется преобладанием особей с высоким виталитетом и в виргинильном (72.2 %) и в генеративном (70.2 %) онтогенетических состояниях (рис. 4). В ЦП-2, которая произрастает в гольцовой зоне в дриадовой тундре, большинство особей как виргинильных (57.6 %), так и генеративных (47.1 %), напротив, отличается низким виталитетом. Поэтому по показателям жизнестойкости ЦП-1 можно отнести к процветающим ($I_Q = 2.2$), ЦП-2 — к депрессивным ($I_Q = 0.2$).

Результаты анализа виталитетной структуры вполне согласуются с результатами анализа пространственной и онтогенетической структуры, так как тундровые фитоценозы не свойственны этому виду, а плотность ЦП-1 почти в 2 раза превышает плотность ЦП-2. Накопление в ЦП-1 более уязвимых, чем виргинильные, имматурных особей также свидетельствует о сравнительно благоприятных условиях окружающей среды.

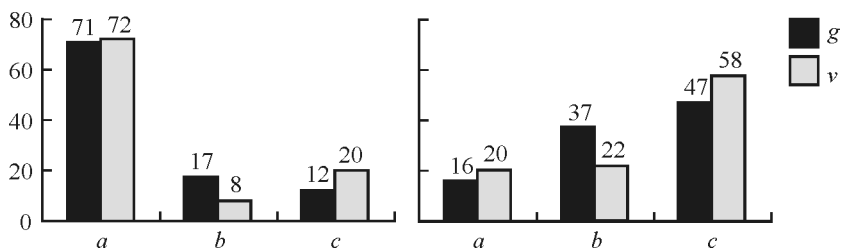


Рис. 4. Виталитетная структура ценопопуляций *Saussurea baicalensis*.

По оси абсцисс — классы виталитета, по оси ординат — доля, %. Слева — ЦП-1, справа — ЦП-2. Классы виталитета: *a* — высокий, *b* — промежуточный, *c* — низкий. Онтогенетические состояния: *v* — виргинильное, *g* — генеративное.

Fig. 4. Vital structure of *Saussurea baicalensis* cenopopulations.

X-axis — vital classes, Y-axis — percentage, %. On the left — cenopopulation 1, on the right — cenopopulation 2. Vital classes: *a* — high, *b* — intermediate, *c* — low. Ontogenetic stages: *v* — virginal, *g* — generative.

Семенная продуктивность. В обеих ЦП *S. baicalensis* в выборке по ПСП корзинки распределение нормальное, по РСП корзинки — асимметричное. Коэффициент семенной продуктивности *S. baicalensis* на горе Вершина Тургаюла в среднем составляет около 30 % (табл. 3). Значения диаметра корзинки в обеих ценопопуляциях одинаковые и коррелируют с ПСП ($r = 0.55$ при $p < 0.05$) и РСП ($r = 0.49$ при $p < 0.05$). Число корзинок на побеге в ЦП-1 значительно больше, чем в ЦП-2 ($z = 3.70$ при $p < 0.001$). Условия произрастания не сказываются на всхожести свежесобранных семян *S. baicalensis* (табл. 4). Однако семена из ЦП-2, произрастающей в менее благоприятных условиях, проявили большую жизнеспособность после стратификации, сохранив высокую всхожесть, тогда как семена из ЦП-1 вошли на 15 % хуже.

В темноте стратифицированные семена всходят в 2—3 раза быстрее, чем свежесобранные ($z = 11.291$ при $p < 0.001$), при этом прорастание происходит менее дружно. Воздействие света незначительно повышает всхожесть стратифицированных семян и заметно увеличивает средний период их прорастания ($z = 6.369$ при $p < 0.001$). На свету всхожесть и средний период прорастания свежесобран-

ТАБЛИЦА 3

Семенная продуктивность *Saussurea baicalensis* на горе Вершина Тургаюла

TABLE 3. Seed production of *Saussurea baicalensis* on the Vershina Turgaiula mountain

ЦП СП	Параметры корзинки Indicators of capitula				Параметры побега Indicators of shoot		
	<i>n</i>	Семенная продуктивность, шт. Seed production, pc.		Коэффициент семенной продуктивности, % Coefficient of seed production, %	<i>n</i>	Число корзинок, экз. Number of capitula, pc. <i>M ± m</i>	Урожайность побега, экз. Seed production of shoot, pc. <i>M ± m</i>
		потенциальная potential <i>M ± m</i>	реальная <i>M ± m</i>				
1	37	33 ± 3	9 ± 1	27 ± 5	17	11 ± 1	100 ± 20
2	13	32 ± 4	13 ± 3	30 ± 10	8	4.4 ± 0.3	50 ± 20

Примечание. *n* — объем выборки, *M* — среднее, *m* — стандартная ошибка.

Note. CP — cenopopulation, *n* — sample, *M* — mean, *m* — standard error of mean.

ТАБЛИЦА 4

Всхожесть и динамика прорастания семян *Saussurea baicalensis* до (над чертой) и после (под чертой) стратификации в течение месяца

TABLE 4. Germination capacity and dynamics of *Saussurea baicalensis* seeds germination before (above the line) and after (under the line) stratification within one month

ЦП CP	Условия проращивания Germination conditions	Всхожесть, % Germination capacity, % ($q \pm \mu$)	Энергия прорастания, % Germination energy, %	$t_{cp} \pm s_t$, сут $t_{cp} \pm s_t$, day
1	Темнота	<u>81 ± 4</u>	<u>72</u>	<u>13.6 ± 0.7</u>
	Darkness	66 ± 5	36	5.9 ± 0.3
2	Темнота	<u>81 ± 4</u>	<u>55</u>	<u>12.5 ± 0.6</u>
	Darkness	79 ± 4	27	4.0 ± 0.3
*	Свет	<u>86 ± 4</u>	<u>48</u>	<u>9.0 ± 0.5</u>
	Light	84 ± 4	94	8.1 ± 0.1

Примечание. q — доля всхожих семян, μ — стандартная ошибка доли, t_{cp} — средний период прорастания, s_t — стандартная ошибка среднего периода прорастания; * — сборные со всех популяций выборки семян.

Note. q — percentage of germinated seeds, μ — standard error of percentage, t_{cp} — mean germination period, s_t — standard error of mean germination period; * — aggregate seed samples from all populations.

ных и стратифицированных семян почти одинаковы; воздействие холодом отражается лишь на увеличении энергии прорастания семян на свету. В целом можно отметить, что семена *S. baicalensis* характеризуются высокой всхожестью. При этом на нее не оказывает существенного влияния стратификация. Исключением являются случаи вторичного покоя, который может возникнуть даже при непродолжительном хранении семян: только этим можно объяснить столь существенную разницу между всхожестью свежесобранных и стратифицированных семян этого вида в предыдущих экспериментах (Shurupova et al., 2015).

Для разработки научно-обоснованных мер охраны *S. baicalensis* необходим мониторинг состояния ее популяций в Кузнецком Алатау. Недопустимы сбор особей на букеты и антропогенная нагрузка. Для возможной реинтродукции следует разрабатывать схемы выращивания *S. baicalensis* в культуре и создавать искусственные популяции в ботанических садах.

Благодарности

Исследования выполнены при финансовой поддержке программы «Научный фонд им. Д. И. Менделеева» Томского государственного университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Amelchenko] Амельченко В. П. 2010. Редкие и исчезающие растения Томской области (анатомия, биоморфология, интродукция, кариология, охрана). Томск. 238 с.
- [Buko] Буко Т. Е. 2002. Конспект флоры высших сосудистых растений заповедника «Кузнецкий Алатау». — Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 8: 35—53.
- [Gubanov] Губанов И. А. 1996. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М. 136 с.

- [Denisova et al.] Денисова Л. В., Никитина С. В., Заугольнова Л. Б. 1986. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М. 34 с.
- [Ishbirdin et al.] Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М., Жирнова Т. В. 2005. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника. — Вестн. Нижегородского ун-та им. Н. И. Лобачевского. Биология. 1: 85—98.
- [Krasnaya...] Красная Книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. 2006. Барнаул. 262 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Красноярского края. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. 2012. Красноярск. 576 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2000. Якутск. 256 с.
- [Kuminova] Куминова А. В. 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск. 461 с.
- Kunin W. E. 1992. Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis erucoides* (Brassicaceae). — *Oecologia*. 91(1): 129—133. DOI: 10.1007/BF00317251
- [Levina] Левина Р. Е. 1982. Семенная продуктивность райграса высокого в культуре. — Растит. ресурсы. 18(1): 33—40.
- [Malyshev] Малышев Л. И. 1965. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л. 367 с.
- [Nekratova et al.] Некратова Н. А., Карначук Р. А., Федоткина Н. В., Лихачева А. В., Шурупова М. Н. 2013. Биологические особенности *Saussurea orgaadayi* (Asteraceae) на хребте Чихачева. — Бот. журн. 98(12): 1541—1548.
- [Odum] Одум Ю. Экология. 1986. М. 376 с.
- [Oleynikova] Олейникова Е. М. 2010. Классификация моделей структурной организации травянистых стержнекорневых растений Воронежской области. — Вестн. ВГУ. Серия: химия, биология, фармация. 1: 99—106.
- [Rabotnov] Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 6: 77—204.
- [Rabotnov] Работнов Т. А. 1969. Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. 74(1): 141—149.
- Ranal M. A., Santana D. G. 2006. How and why to measure the germination process? — *Rev. Bras. Bot.* 29(1): 1—11.
- Rey Benayas J., Schneider S., Garcia Sánchez-Colomer M., Levassor C. 1999. Commonness and rarity: theory and application of a new model to Mediterranean montane grasslands. — *Ecol. Society*. 3(1). Art. no. 5. DOI: 10.5751/ES-00104-030105
- Roff D. A. 1992. The evolution of life histories. Theory and analysis. 1992. New York. 537 p.
- [Serebryakov] Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 392 с.
- [Serebryakov] Серебряков И. Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л. С. 146—205.
- [Serykh] Серых Г. И. 1980. *Saussurea* DC. Соссюрея, Горькуша. — В кн.: Флора Красноярского края. Т. 10. Томск. С. 80—87.
- Shi Z., Raab-Straube E. V., Greuter W., Martins L. 2011. Cardueae. Flora of China. V. 20—21 (Asteraceae). 2014—2017. http://flora.huh.harvard.edu/china/mss/volume20/Flora_of_China_Volume_20_21_Cardueae.pdf
- [Shurupova] Шурупова М. Н. 2015. Экология и биология редких видов рода *Saussurea* DC. на Кузнецком Алатау: Автореф. дис... канд. биол. наук. Томск. 23 с.
- [Shurupova et al.] Шурупова М. Н., Гуреева И. И., Некратова Н. А. 2015. Особенности размножения редких видов *Saussurea* (Asteraceae) на Кузнецком Алатау. — Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 29(2): 86—102.
- [Shurupova et al.] Шурупова М. Н., Зверев А. А., Гуреева И. И. 2016. Флористический состав ценокомплексов редких на Кузнецком Алатау видов *Saussurea* DC. — В сб.: Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всероссийской (с международным участием) научной школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А. А. Уранова (10—14 мая, 2016 г. Пенза). С. 445—447.
- Shurupova M. N., Zverev A. A., Gureeva I. I., 2017a. Ecological ranges and types of rarity in the Kuznetsk Alatau of some *Saussurea* DC. species. — *Contempor. Problems Ecol.* 10(1): 28—37.
- [Shurupova et al.] Шурупова М. Н., Некратова Н. А., Прокопьев А. С. 2017b. Особенности репродукции *Saussurea salicifolia* (Asteraceae) в Кузнецком Алатау. — Растит. ресурсы. 53(2): 196—210.
- [Uranov] Уранов А. А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7—34.
- [Vaunagii] Вайнагий И. В. 1990. Методика определения семенной продуктивности представителей семейства лютиковых. — Бюлл. ГБС АН СССР. 15: 86—90.

- [Zaugolnova et al.] Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М., Жукова Л. А. 1987. Подходы к изучению популяций и консорций. М. 78 с.
- [Zaugolnova et al.] Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. 1988. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М. 184 с.
- [Zlobin] Злобин Ю. А. 1989. Теория и практика оценки виталитетного состава популяций растений. — Бот. журн. 74(6): 769—781.
- [Zlobin et al.] Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы. 431 с.

Botanicheskii Zhurnal, 2018. 103(5): 616—630

M. N. Shurupova

CENOPOPULATION STRUCTURE AND ONTOGENESIS
OF *SAUSSUREA BAICALENSIS* (ASTERACEAE) IN KUZNETSK ALATAU
(KHAKASSIA)

Tomsk State University
Lenina Ave., 36, Tomsk, 634050, Russia
E-mail: rita.shurupova@inbox.ru

Saussurea baicalensis (Adams) B. L. Rob. is a rare mountain plant, locally endangered in the Kuznetsk Alatau where it occurs in only 5 localities. To assess populations state of the species, its life form, spatial, ontogenetic and vital structure, seed production, germination capacity and germination period were studied in 2 populations on the Vershina Turgaiula mountain (the Republic of Khakassia). *S. baicalensis* is a herbaceous perennial deciduous summer monocentric half-rosellate monocarpic with caudex, short tap root and a life expectancy of 5—9 years. Its populations are characterized by low density (less than 1 ind./m²) and the contagious placement of individuals. Three periods (latent, pregenerative and generative) and 5 ontogenetic stages (seedlings, juvenile, immature, virginal, generative) were distinguished in the ontogeny of the species. The ontogenetic spectra of populations have one peak on pregenerative individuals. I observed interruptions in blossom for several years in both populations. The population structure and reproductive indicators show that thinned forests on the border of the forest and alpine zones are more favorable habitat of the species than the mountain tundra. The seed production of *S. baicalensis* is 50—100 seeds per generative shoot. The germination capacity of the seeds in laboratory is high (66—88 %) while seed viability is nearly equal in both populations. Cold stratification may be useful to relieve the seeds from secondary dormancy. It is advisable to germinate stratificated seeds in darkness where mean germination period is shorter (4—6 days). Monitoring of populations, prohibition of collection of the plants and anthropogenic pressure on the habitat, raising a cultivated population in the botanical gardens are recommended as protection measures in the Kuznetsk Alatau.

Key words: *Saussurea baicalensis*, ontogenesis, vitality, cenopopulation, seed production, germination, germination period, Kuznetsk Alatau.

Acknowledgements

The research was carried out with the financial support of the Russian Foundation for Basic Research (grant N 16-34-00477 mol_a) and the Programme «D. I. Mendeleev Academic Fund» of Tomsk State University.

REFERENCES

- Amelchenko V. P. 2010. Redkie i ischezayushchie rasteniya Tomskoi oblasti (anatomiya, biomorfologiya, introduktsiya, kariologiya, okhrana) [Rare and endangered plants of Tomsk region (anatomy, biomorphology, karyology, conservation)]. Tomsk. 238 p. (In Russ.).
- Buko T. E. 2002. Konspekt flory vysshikh sosudistykh rastenii zapovednika «Kuznetskii Alatau» [Synopsis of the flora of vascular plants of the reserve «Kuznetsk Alatau»]. — Botanicheskie issledovaniia Sibirii i Kazakhstana. 8: 35—53. (In Russ.).

- Glantz S. 2005. Primer of Biostatistics: Sixth Edition. New York. 520 p.
- Gubanov I. A. 1996. Konspekt flory Vneshnei Mongolii (sosudistye rasteniya) [Synopsis of the flora of outer Mongolia (vascular plants)]. Moscow. 136 p. (In Russ.).
- Denisova L. V., Nikitina S. V., Zaugolnova L. B. 1986. Programma i metodika nablyudenii za tsenopopulyatsiyami vidov rastenii Krasnoi knigi SSSR [Program and methods of observations cenopopulations of plant species of the USSR Red Data Book]. Moscow. 34 p. (In Russ.).
- Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M., Zhirnova T. V. 2005. Strategii zhizni tsenopopulyatsii *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. na territorii Bashkirskogo gosudarstvennogo zapovednika [Life strategies of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. cenopopulations on the territory of the Bashkir State Nature Reserve]. — Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. I. Lobachevskogo: Biologiya. 1: 85—98. (In Russ.).
- Krasnaya Kniga Altajskogo kraja. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy rastenii [Red data book of the Altai Territory. Rare and endangered plant species]. 2006. Barnaul. 262 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraja. T. 2. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy dikorastushchikh rastenii i gribov [Red data book of the Krasnoyarsk Territory. Vol. 2. Rare and endangered species of wild plants and fungi]. 2012. Krasnoyarsk. 576 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Sakha (Yakutiya). T.1. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy rastenii i gribov [Red data book of the Republic of Sakha (Yakutia). Vol. 1. Rare and endangered species of plants and fungi]. 2000. Yakutsk. 256 p. (In Russ.).
- Kuminova A. V. 1960. Rastitel'nyi pokrov Altaya [Plant cover of Altai]. Novosibirsk. 461 p. (In Russ.).
- Kunin W. E. 1992. Density and reproductive success in wild populations of *Diplotaxis eruroides* (Brassicaceae). — Oecologia. 91: 129—133.
- Levina R. E. 1982. Semennaya produktivnost' rajgrasa vysokogo v kul'ture [Seed production of high ryegrass in culture]. — Rastitelnye resursy. 18(1): 33—40. (In Russ.).
- Malyshev L. I. 1965. Vysokogornaya flora Vostochnogo Sayana [Mountain flora of the Eastern Sayan]. Moscow, St. Petersburg. 367 p. (In Russ.).
- Nekratova N. A., Karnachuk R. A., Fedotkina N. V., Likhacheva A. V., Shurupova M. N. 2013. Biological characteristics of *Saussurea orgadayi* (Asteraceae) on Chikhacheva mountain range. — Bot. Zhurn. 98(12): 1541—1548. (In Russ.).
- Odum Iu. 1986. Ekologiya [Ecology]. Vol. 2. Moscow. 376 p. (In Russ.).
- Oleinikova E. M. 2010. Classification models of structural organization of herbaceous pivot root grass plants voronezh region. — Vestnik VGU, seriia: khimiia, biologiya, farmatsiia. 1: 99—106. (In Russ.).
- Rabotnov T. A. 1950. Zhiznenny tsikl mnogoletnih trav v lugovyh tsenozah. [Life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses.] — Trudy BIN AN SSSR. Seriya 3. Geobotanika. 6: 77—204. (In Russ.).
- Rabotnov T. A. 1969. Nekotorye voprosy izucheniia tsenopopulyatsiy. [Some questions of studying coenotic populations.] — Biulleten MOIP, otdelenie biologii. 74(1): 141—149. (In Russ.).
- Ranal M. A., Santana D. G. 2006. How and why to measure the germination process? — Revista Brasileira de Botanica. 29(1): 1—11.
- Rey Benayas J., Schneider S., Garcia Sánchez-Colomer M., Levassor C. 1999. Commonness and rarity: theory and application of a new model to Mediterranean montane grasslands. — Conservation Ecology. 3. 2015—2017. <http://www.consecol.org/vol3/iss1/art5>.
- Roff D. A. The evolution of life histories. Theory and analysis. 1992. New York. 537 p.
- Serebriakov I. G. 1952. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rastenii [Morphology of vegetative parts of vascular plants]. Moscow. 392 p. (In Russ.).
- Serebriakov I. G. 1964. Zhiznennyye formy sosudistyh rastenii i ih izuchenie. [Life forms of vascular plants and studying of them.] — In: Polevaia geobotanika. Vol. 3. Moscow, Leningrad. P. 146—205. (In Russ.).
- Serykh G. I. 1980. *Saussurea* DC. Sossyureya, Gor'kusha. — V kn.: Flora Krasnoyarskogo kraja. [*Saussurea* DC. — In: Flora of the Krasnoyarsk Territory]. Vol. 10. Tomsk. P. 80—87. (In Russ.).
- Shi Z., Raab-Straube E. V., Greuter W., Martins L. 2011. Cardueae. — In: Flora of China. Vol. 20—21 (Asteraceae). 2014—2017. http://flora.huh.harvard.edu/china/mss/volume20/Flora_of_China_Volume_20_21_Cardueae.pdf.
- Shurupova M. N. 2015. Ekologiya i biologiya redkikh vidov roda *Saussurea* DC. na Kuznetskom Alatau [Ecology and biology of rare *Saussurea* DC. species in the Kuznetsk Alatau]. — Abstr. Cand. Diss. Tomsk. 23 p. (In Russ.).
- Shurupova M. N., Gureyeva I. I., Nekratova N. A. 2015. Reproduction features of rare *Saussurea* species (Asteraceae) in the Kuznetsk Alatau mountains. — Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 29(2): 86—102. (In Russ.).

Shurupova M. N., Zverev A. A., Gureeva I. I. 2016. Floristicheskiy sostav tsenokompleksov redkikh na Kuznetskom Alatau vidov *Saussurea* DC. [Floristic composition of cenocomplexes of rare *Saussurea* DC. species on the Kuznetsk Alatau]. — *Sovremennyye kontseptsii ekologii biosistem i ikh rol' v reshenii problem sokhraneniya prirody i prirodopol'zovaniya* [Modern concepts of ecology of biosystems and their role in solving problems of nature conservation and nature management]. Russ. conf. Proceedings. Penza. P. 445—447. (In Russ.).

Shurupova M. N., Zverev A. A., Gureeva I. I., 2017a. Ecological ranges and types of rarity in the Kuznetsk Alatau of some *Saussurea* DC. species. — *Contemporary Problems of Ecology*. 10(1): 28—37.

Shurupova M. N., Nekratova N. A., Prokopyev A. S. 2017b. Reproductive features of prospective medicinal plant *Saussurea salicifolia* (Asteraceae). — *Rastitel'nye resursy*. 53(2): 196—210 (In Russ.).

Uranov A. A. 1975. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulations as function of time and energetic wave processes]. — *Biologicheskie nauki*. 2: 7—34. (In Russ.).

Vainagii I. V. 1990. Metodika opredeleniya semЕННОЙ produktivnosti predstavitelej semeystva lyutikovykh [Determination methodology of seed production of representatives of buttercup family]. — *Biulleten GBS AN SSSR*. 15: 86—90. (In Russ.).

Zaugolnova L. B., Ermakova I. M., Zhukova L. A. 1987. Podkhody k izucheniyu populyatsii i konsortsii [Approaches to the study of populations and consortia]. Moscow. 78 p. (In Russ.).

Zaugolnova L. B., Zhukova L. A., Komarov A. S., Smirnova O. V. 1988. Tsenopopulyatsii rastenii (oчерki populyatsionnoi biologii) [Plant cenopopulations (Essays of population biology)]. Moscow. 184 p. (In Russ.).

Zlobin Iu. A. 1989. Teoriya i praktika otsenki vitalitetnogo sostava populyatsii rastenii [Theory and practice of assessment of vital content of plant populations]. — *Bot. Zhurn.* 74(6): 769—781. (In Russ.).

Zlobin Iu. A., Skliar V. G., Klimentko A. A. 2013. Populyatsii redkikh vidov rastenii: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: theoretical basis and method of study]. Sumy. 431 p. (In Russ.).

Бот. журн., 2018. 103(5): 630—644

© Г. Ю. Морозова

ИЗМЕНЧИВОСТЬ *OENOTHERA DEPRESSA* (ONAGRACEAE) В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ХАБАРОВСКА

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН,
ул. им. Дикопольцева, 56, Хабаровск, 680000, Россия
E-mail: morozova-ivep@mail.ru
Поступила 06.12.2016

Инвазионный вид *Oenothera depressa* широко расселился в городах Дальнего Востока и имеет высокую степень натурализации. В придорожных местообитаниях растения формируют одновидовые группировки с плотностью до 160 шт./м², максимальная плотность произрастания наблюдается на техногенных территориях — до 385 шт./м², где идет наиболее активное возобновление популяции вида и его экспансия в другие урбанизированные экотопы. Онтогенез особи *O. depressa* проходит за два года и представлен семенами, проростками, ювенильными, иматурными, виргинильными и генеративными растениями. Вид обнаруживает высокую пластичность и изменчивость параметров вегетативной и генеративной сферы растения, выступающих механизмами выживания в нестабильной среде города. Комплекс морфометрических параметров, детерминирующих жизненное состояние растения, составили: общая надземная фитомасса растений, репродуктивное усилие, масса репродуктивных органов. Оценка жизненного состояния на основе трехмерного анализа показала, что виталитетная структура локальных популяций *O. depressa* варьировала в городских экотопах от депрессивной до процветающей. Показатель качества популяций изменялся от 0.040 в условиях произрастания растений вдоль городских улиц до 0.429 на газонах в селитебных районах города.

Ключевые слова: *Oenothera depressa*, инвазия, репродуктивное усилие, пластичность, онтогенез, виталитет, популяционный контроль.

Под влиянием антропогенного фактора происходит широкомасштабная трансформация растительного покрова. Рост городов также вносит свой вклад в