

УДК 582.998.1(470.44)

## СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANTENNARIA DIOICA* (L.) GAERTN. В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А.С. Кашин, Т.В. Жулидова, В.М. Пархоменко,  
М.А. Березуцкий, И.М. Кириллова

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского*  
*Россия, 410026, Саратов, Астраханская, 83*  
*E-mail: kashinas@sgu.ru*

Поступила в редакцию 11.10.08 г.

**Состояние ценопопуляций *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. в Саратовской области.** – Кашин А.С., Жулидова Т.В., Пархоменко В.М., Березуцкий М.А., Кириллова И.М. – Изучены ценопопуляции *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. в Саратовской области. Выявлено резкое сокращение ареала вида: он сохранился только крайне спорадически на плакорных участках в водораздельной части Приволжской возвышенности в местах, труднодоступных для хозяйственной деятельности человека, в старых разреженных сосновых или смешанных насаждениях с сохранившейся «свитой» сопутствующих видов. Показано, что продуктивность ценопопуляций существенно варьирует по годам. В неблагоприятные для обитания вида годы специфичность биотопа сказывается на продуктивности в большей степени, чем в благоприятные годы. Установлено, что основными лимитирующими жизненное состояние растений факторами являются климатические условия (температура и количество осадков) мая. Выявлено, что растениям вида, произрастающим на территории области, апомиксис не свойственен. Они размножаются только амфимитично и/или вегетативно. Реальная семенная продуктивность растений в ценопопуляциях достаточно высока (40.3 – 43.2%).

*Ключевые слова:* *Antennaria dioica*, распространение, ценопопуляция, продуктивность, виталитет.

**Status of *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. cenopopulations in the Saratov region.** – Khashin A.S., Zhulidova T.V., Parkhomenko V.M., Berezutski M.A., and Kirillova I.M. – The cenopopulations of *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. in the Saratov region were surveyed. A sharp reduction of the habitat has been revealed: the species is preserved extremely sporadically only on placoric sites in the watershed part of the Volga Height in places poorly accessible for human economic activity, in old rarefied pine or mixed forests with a kept «retinue» of their accompanying species. The productivity of the cenopopulations essentially varies in years. In the years adverse for the species the specificity of the biotope influences the productivity to a greater degree than in the favorable years. May climatic conditions (temperature and precipitation) are basic factors to limit the vital status of the plants. No apomixis is peculiar to the plants growing over the territory. They propagate amfimatically and/or vegetatively only. The actual seed productivity of plants in the cenopopulations is high enough (40.3 – 43.2%).

*Key words:* *Antennaria dioica*, distribution, cenopopulation, productivity, vitality.

### ВВЕДЕНИЕ

Род *Antennaria* Gaertn. насчитывает в своём составе более 200 видов, распространённых во внутритропических областях северного полушария. Однако на территории европейской части России встречаются лишь 4 вида этого рода, причём широко распространён один вид – *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. Остальные занимают ограниченные ареалы в районах европейского севера (Иконников, 1994). В средней

полосе России вид *A. dioica* во всех областях довольно обыкновёнен, хотя к югу и юго-востоку встречается реже. Растения обитают на сухих лугах, склонах, полянах, преимущественно на песчаных почвах (Маевский, 1941, 2006).

По Саратовской области проходит юго-восточная граница ареала данного вида в европейской части России. Вид спорадически встречается лишь в северных и центральных районах Правобережья (Конспект..., 1983) и занесен в Красную книгу Саратовской области (Березуцкий, Серова, 2006), в которой указан для Базарно-Карабулакского, Вольского, Хвалынского, Новобурасского, Саратовского, Татищевского, Аткарского районов. В регионе вид обитает почти исключительно в сосновых лесах на песчаных почвах. Отмечено, что за последнее столетие произошёл небольшой сдвиг южной границы ареала на север. Другие авторы также указывают, что ранее в регионе вид *A. dioica* был распространён гораздо шире (Шилова, 2002; Еленевский и др., 2008). Основными причинами сокращения ареала называют вырубку естественных сосновых лесов, изъятие населением как лекарственного и декоративного растения (Березуцкий, Серова, 2006).

На территории Саратовской области естественных сосновых боров не осталось, а все имеющиеся, даже самые старые, представляют собой искусственные насаждения, со временем потерявшие типичный облик таковых и посаженные в своё время на площадях, в недалёком прошлом занятых сосновыми борами с ещё частично сохранившимися, типичными для них сообществами видов.

Безусловно, в подобной ситуации изучение особенностей биологии и экологии данного вида в экстремальных условиях обитания на границе ареала и степени толерантности вида в среде вторичных хвойных лесных насаждений совершенно необходимо для выработки эффективных мер его охраны и воспроизводства.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основные исследования проводили в вегетационный период 2006 – 2008 гг. в четырёх естественных ценопопуляциях *A. dioica*: из Татищевского (ЦП<sub>1</sub>-Тат), Базарно-Карабулакского (ЦП<sub>2</sub>-БК), Хвалынского (ЦП<sub>3</sub>-Хв) и Вольского (ЦП<sub>4</sub>-Вол) районов. Сравнительная характеристика основных природно-климатических условий районов обитания популяций (Эколого-ресурсный..., 1996; Энциклопедия..., 2002) приведены в табл. 1. Из неё видно, что аридность последовательно понижается в ряду Татищевский → Базарно-Карабулакский → Вольский → Хвалынский районы.

Для сравнения ценопопуляций по морфометрическим параметрам в каждой из них случайным образом отбирали 50 растений взрослого генеративного возрастного состояния. За особь принимали выросшее из семени растение или укоренившийся побег при вегетативном разрастании (Заугольнова и др., 1988). У исследуемых особей измеряли следующие параметры: высота растений, длина и диаметр шестого междоузлия, площадь листа, число розеток, число розеточных и побеговых листьев, число корзинок.

Определение урожайности вегетативной массы растений осуществляли методом модельных экземпляров (Методика..., 1986; Буданцев, Харитонова, 2003). Для этого в каждой популяции на площадке 300×350 м случайным образом было заложено

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANTENNARIA DIOICA*

жено 10 учетных площадок площадью 1 м<sup>2</sup> каждая. С одной из них были собраны и взвешены все растения, на основании этого для каждой популяции определена средняя масса одного растения, взятая в дальнейшем в качестве массы модельного экземпляра. Затем на каждой из 10 учётных площадок произведен подсчет числа особей. Масса растений на каждой учётной площадке в популяции вычислялась как произведение числа растений на ней на массу модельного экземпляра, полученного для данной популяции.

Таблица 1

Сравнительная характеристика природно-климатических условий в районах произрастания исследованных ценопопуляций *Antennaria dioica*

Район	Географическое положение	Тип климата	Среднегодовые		Конкретное место обитания популяции
			температура, °С	кол-во осадков, мм	
Тат	На Приволжской возвышенности, в её центральной водораздельной части	Континентальный	4.5	475–575	Разреженный дубо-сосняк на западном склоне с плакора в балку на песчаной почве в окрестностях с. Большая Ивановка
БК	На Приволжской возвышенности, в её северной водораздельной части	Умеренно континентальный	4.2	500–550	Остепнённый сосновый бор на плакоре на песчаной почве в окрестностях с. Алексеевка
Вол	На Приволжской возвышенности, в её северо-восточной водораздельной части	То же	4.0	475–575	Разреженный дубо-сосняк на восточном склоне возвышенности на песчаной почве в окрестностях с. Спасское
Хв	На Приволжской возвышенности, в её северо-восточной водораздельной части	«	4.0	500–550	Нижняя часть северо-западного склона Армейских гор в окрестностях с. Апалиха. Старые сосновые насаждения на песчаной почве

*Примечание.* Здесь и далее: Тат – Татищевский, БК – Базарно-Карабулакский, Вол – Вольский, Хв – Хвалынский районы.

Достоверность различий определена по критерию Стьюдента при уровне значимости  $P \leq 0.05$  (Лакин, 1990). Оценку изменчивости (вариабельности) особей в ценопопуляциях на межпопуляционном уровне проводили по абсолютным средним значениям изучаемых признаков и значению коэффициента вариации ( $C_v$ , %) с учётом шкалы уровней изменчивости, предложенной С.А. Мамаевым (1969, 1975) для древесных, но используемой и для травянистых растений (Мамаев, Чуйко, 1975; Озёрская, 1981): очень низкий – меньше 7; низкий – 7 – 15; средний – 15 – 25; повышенный – 26 – 35; высокий – 36 – 50; очень высокий – больше 50.

Для выявления динамики связи, существующей между анализируемыми морфометрическими параметрами, использовали корреляционный анализ (Шмидт, 1984).

Виталитетный анализ проводили по методике Ю.А. Злобина по ключевым признакам (1980, 1989 *a, б*). Виталитетные спектры ценопопуляций строили на основе разделения исследуемых особей на 3 класса градации: низший (*c*), средний (*b*) и высший (*a*). К процветающим ценопопуляциям относили ценопопуляции с

преобладанием особей высшего класса ( $Q = 1/2 (a+b) > c$ ), к равновесным – при равной встречаемости особей всех классов ( $Q = 1/2 (a+b) = c$ ) и к депрессивным – ценопопуляции с господством особей, относящихся к низшему классу градации ( $Q = 1/2 (a+b) < c$ ).

Семенную продуктивность определяли при свободном опылении и беспыльцевом режиме цветения. Для анализа завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима до начала цветения цветки женских соцветий помещали под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительно во всех 20 районах Правобережья Саратовской области провели обстоятельные исследования по обнаружению мест обитания и уточнению ареала вида *A. dioica*. Выявили, что к настоящему моменту из указанных ранее мест обитания (Конспект..., 1983; Березуцкий, Серова, 2006; Еленевский и др., 2008) вид, очевидно, полностью исчез на территории Саратовского, Аткарского и Новобураского районов. Наибольшее обилие вида отмечено в Базарно-Карабулакском районе, в частности в остепнённом сосновом бору на плакоре между с. Алексеевка и п. Базарный-Карабулак на площади около 1000 м<sup>2</sup> обнаружено 14 куртин общей площадью около 75 м<sup>2</sup>. При этом только в этом месте на плакоре растения вида встречаются на площади около 30 га с более или менее равномерным распределением (проективное покрытие составляет около 5%). В Хвалынском районе едва ли не единственным местом обитания растений вида остались старые сосновые насаждения в нижней части северо-западного склона Армейских гор в окрестностях с. Апалиха, но и здесь численность особей чрезвычайно мала. Общая площадь, занимаемая растениями, составляет около 75 м<sup>2</sup>. В Татищевском районе, вероятно, единственным местообитанием является разреженный дубо-сосняк на западном склоне с плакора в балку в окрестностях с. Большая Ивановка. Обнаружено 4 небольших куртины общей площадью около 125 м<sup>2</sup>. Кроме того, чрезвычайно спорадично вид встречается ещё только на севере Вольского района в окрестностях с. Спасское. Обнаружено, по крайней мере, две куртины общей площадью около 2.5 м<sup>2</sup>. Указанный перечень местообитаний растений вида на территории области, на наш взгляд, близок к исчерпывающему<sup>1</sup>.

В ряде районов типичные биотопы для обитания растений *A. dioica* в виде старых сосновых насаждений с типичной «свитой» сопутствующих видов сохранились, например, в окрестностях с. Урицкое Лысогорского района, с. Приречное Аткарского района, г. Калининска, с. Медяниково Воскресенского района, в ряде мест Петровского района, а также в пойме р. Хопёр – в частности, в окрестностях с. Подгоренка и Потьма Ртищевского района, с. Репное Балашовского района и т.п. Но растения вида в них так и не обнаружены.

---

<sup>1</sup> В Балтайском районе в окрестностях с. Донгуз (в 20 км от с. Спасское) в 1983 г. была обнаружена одна куртина *A. dioica* (не проявляющая признаков цветения) площадью 0.01 м<sup>2</sup> (устное сообщение И.В. Шиловой). Однако при повторных поисках в последние годы обнаружить *A. dioica* в этом районе не удалось.

На наш взгляд, одной из основных причин отсутствия *A. dioica* южнее линии Лысье Горы – Калининск – Балашов является не только исчезновение сосновых насаждений, но и аридность климата, т.е. условия обитания, выходящие за границы приемлемых для существования растений вида.

Отсутствие растений данного вида западнее линии Хвалынский – Базарно-Карабулак – Татищево, скорее всего, объясняется тем, что даже самые старые из существующих на сегодняшний день сосновых насаждений высажены здесь не точно после вырубki естественных сосновых лесов, а уже после того, как вид безвозвратно исчез на этих территориях. По имеющимся наблюдениям вне близости к старым сосновым деревьям (на расстоянии, не превышающем 20 – 30 м) растения *A. dioica* на территории области не обитают, поэтому преобладающая соответствующих биотопов в части присутствия в них старых сосновых деревьев является, вероятно, лимитирующим для сохранения растений вида фактором.

Таким образом, в Саратовской области вид сохранился только в водораздельной (между Волжским и Донским бассейнами) части Приволжской возвышенности в местах, труднодоступных для хозяйственной деятельности человека, на песчаной почве в старых разреженных сосновых или смешанных насаждениях возраста около 80 – 100 лет с сохранившимися сообществами видов, типичных для сосновых лесов. Они тяготеют к плакорным участкам местности.

**Морфометрические параметры.** Как следует из табл. 2 – 4, в первые два года исследования максимальная высота растений *A. dioica* наблюдалась в ЦП<sub>3</sub>-Хв, при этом в самой ценопопуляции из трёх лет наблюдений была максимальной в 2006 г. ( $26.33 \pm 1.10$  см против  $17.20 - 19.83$  см). Минимальной высотой растений в первые два года была в ЦП<sub>1</sub>-Тат ( $18.52 \pm 1.03$  и  $13.12 \pm 0.48$  см соответственно), а в 2008 г. – была на уровне 2006 г. ( $19.69 \pm 0.50$  см). В ЦП<sub>2</sub>-БК в 2006 г. не было цветущих растений, соответственно растения на всём протяжении вегетационного периода оставались в вегетативном состоянии на стадии розетки листьев. Наиболее вероятной причиной такого поведения растений является неблагоприятная засушливая осень предыдущего года, что могло подавить переход растений к цветению. ЦП<sub>2</sub>-БК обитает на плакоре, в то время как ценопопуляции в остальных районах исследования обитают на склонах восточной, западной и северо-западной экспозиций (см. табл. 1), что в условиях засухи, вероятно, делает последние менее уязвимыми. В 2007 г. высота растений в данной ценопопуляции была промежуточной между таковой у растений двух других исследованных в этот год ценопопуляций, достоверно отличаясь от высоты растений в них. В 2008 г. максимальная высота растений отмечена в ЦП<sub>4</sub>-Вол ( $27.54 \pm 0.59$  см). Во всех остальных исследованных ценопопуляциях высота растений достоверно не отличалась, в большинстве ценопопуляций будучи максимальной по трём годам наблюдений. Таким образом, высота растений в ЦП<sub>2</sub>-БК последовательно возрастала по годам наблюдений, в то время как в ЦП<sub>1</sub>-Тат оставалась высокой в 2006 и 2008 г., снижаясь в 2007 г. до  $13.12 \pm 0.48$  см, а в ЦП<sub>3</sub>-Хв при той же общей тенденции особенно высокой была в 2006 году.

По длине шестого междоузлия в 2006 г. не было достоверных различий между ценопопуляциями, однако из трёх лет наблюдений именно в 2006 г. отмечен максимальный уровень данного параметра ( $2.31 - 2.53$  см). В 2007 г. он был макси-

мальным в ЦП<sub>3</sub>-Хв, но и здесь заметно уступая таковому по 2006 г. ( $1.83 \pm 0.10$  см). В ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>2</sub>-БК этот параметр в 2007 г. был почти вдвое ниже такового по 2006 г. В 2008 г. в ЦП<sub>3</sub>-Хв и ЦП<sub>2</sub>-БК параметр остался на уровне 2007 г., а в ЦП<sub>1</sub>-Тат незначительно вырос. При этом в данный год наблюдений максимальный уровень параметра отмечен в ЦП<sub>4</sub>-Вол, а минимальный – в ЦП<sub>2</sub>-БК.

**Таблица 2**

Некоторые морфометрические показатели и продуктивность растений популяций *A. dioica* в 2006 г.

Параметр, единица измерения	Средний показатель по ценопопуляции		
	Татищевский р-н	Базарно-Карабулакский р-н	Хвалынский р-н
Высота растения генеративного периода, см	*18.52±1.03 / 24.26	–	*26.33±1.10 / 18.60
Высота растения прегенеративного периода, см	5.66±0.20 / 19.82	4.85±0.17 / 20.68	4.05±0.16 / 12.50
Длина шестого междоузлия, см	2.31±0.12 / 23.39	–	2.53±0.15 / 25.89
Диаметр шестого междоузлия, см	0.13±0.01 / 23.34	–	0.12±0.01 / 35.70
Площадь шестого листа, см <sup>2</sup>	*1.45±0.08 / 23.44	*1.56 ±0.10 / 38.96	*1.07±0.10 / 43.78
Число розеток у растения генеративного периода, шт.	*1.95±0.28 / 62.83	–	*4.10±0.35 / 37.87
Число розеток у растения прегенеративного периода, шт.	1.60±0.15 / 50.85	2.40±0.21 / 52.70	1.40±0.16 / 36.89
Число розеточных листьев у растения генеративного периода, шт.	*29.11±2.59 / 38.80	–	*48.20±4.75 / 44.03
Число розеточных листьев у растения прегенеративного периода, шт.	*41.33±2.78 / 36.84	*36.86±3.08 / 49.49	*25.10±2.47 / 31.06
Число побеговых листьев, шт.	11.58±0.41 / 15.59	–	11.05±0.42 / 16.99
Число генеративных побегов, шт.	1.00±0.00 / 0.00	–	1.00±0.00 / 0.00
Число корзинок, шт.	4.58±0.30 / 28.49	–	5.05±0.26 / 22.69
Плотность растений, шт./1 м <sup>2</sup>	*122.56±23.75 / 19.38	*71.9±10.70 / 14.88	*42.50±6.77 / 15.93
Средний вес, г одного растения сырой массы / м <sup>2</sup>	1.30±0.39 / 30.00	*0.57±0.08 / 14.04	1.01±0.17 / 16.83
	*159.32±30.87 / 19.38	40.98±6.98 / 24.00	42.93±6.84 / 15.93

*Примечание.* Здесь и далее в каждой ячейке над чертой величина среднеарифметической с ошибкой средней, под чертой – коэффициент вариации; \* – различие от показателя по другим ценопопуляциям достоверны при  $P \leq 0.05$ .

По диаметру шестого междоузлия ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>3</sub>-Хв достоверно не отличались между собой, причём ЦП<sub>1</sub>-Тат оставалась стабильной по этому показателю во все три года наблюдения, а в ЦП<sub>3</sub>-Хв лишь в 2008 г. был достоверно выше, чем в предыдущие годы. В 2008 г. показатель был высок и в ЦП<sub>4</sub>-Вол.

По площади листа максимальный показатель в 2006 г. наблюдался в ЦП<sub>2</sub>-БК ( $1.56 \pm 0.10$  см<sup>2</sup>), а минимальный – в ЦП<sub>3</sub>-Хв ( $1.07 \pm 0.10$  см<sup>2</sup>). В 2007 г. показатель между ценопопуляциями достоверно не различался и был на уровне среднего показателя по 2006 г. Однако в 2008 г. параметр был вдвое ниже, чем в предыдущие годы. В этот год наблюдений выделялась лишь ЦП<sub>4</sub>-Вол, но и то только по сравнению с другими ценопопуляциями данного года наблюдений.

Максимальное число розеток у одного растения в 2006 г. было в ЦП<sub>3</sub>-Хв ( $4.10 \pm 0.35$  шт.), в ЦП<sub>2</sub>-БК – в 1.7 раза меньше ( $2.40 \pm 0.21$  шт.), в ЦП<sub>1</sub>-Тат – в 2.1 раза меньше ( $1.95 \pm 0.28$  шт.). В 2007 г. по числу розеток между ценопопуляциями

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANTENNARIA DIOICA*

не было достоверных различий, параметр был близок к максимальному по 2006 г. В 2008 г. в ценопопуляциях ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>2</sub>-БК он оставался на том же уровне, но в ЦП<sub>3</sub>-Хв был выше, а в ценопопуляции ЦП<sub>4</sub>-Вол – ниже этого уровня.

Таблица 3

Некоторые морфометрические показатели и продуктивность растений популяций *A. dioica* в 2007 г.

Параметр, единица измерения	Средний показатель по ценопопуляции			
	Татишевский р-н	Базарно-Карабулакский р-н	Хвалынский р-н	
Высота растения генеративного периода, см	*13.12±0.48 / 14.03	*15.27±0.59 / 21.06	*17.20±0.86 / 25.09	
Высота растения прегенеративного периода, см	–	–	–	
Длина шестого междоузлия, см	1.33±0.10 / 30.35	1.33±0.09 / 37.80	*1.83±0.10 / 26.64	
Диаметр шестого междоузлия, см	0.11±0.01 / 18.99	0.14±0.01 / 22.19	0.12±0.01 / 34.70	
Площадь шестого листа, см <sup>2</sup>	1.31±0.07 / 27.51	1.20±0.09 / 40.45	1.32±0.08 / 28.39	
Число розеток у растения генеративного периода, шт.	4.45±0.52 / 63.18	3.63±0.31 / 47.11	3.88±0.32 / 41.64	
Число розеток у растения прегенеративного периода, шт.	–	–	–	
Число розеточных листьев у растения генеративного периода, шт.	39.79±2.89 / 39.15	*33.7±2.82 / 45.89	43.24±3.20 / 36.98	
Число розеточных листьев у растения прегенеративного периода, шт.	–	–	–	
Число побеговых листьев, шт.	12.87±0.74 / 22.15	13.33±0.41 / 16.87	11.88±0.41 / 17.24	
Число генеративных побегов, шт.	1.00±0.00 / 0.00	1.00±0.00 / 0.00	1.00±0.00 / 0.00	
Число корзинок, шт.	6.53±0.31 / 18.17	*8.00±0.40 / 27.46	6.52±0.58 / 44.52	
Плотность растений, шт./1 м <sup>2</sup>	106.54±14.58 / 13.69	116.40 20.11 / 17.28	*55.60±3.21 / 5.77	
Средний вес, г:	одного растения	1.05±0.26 / 24.76	0.74±0.10 / 13.51	0.79±0.25 / 31.65
	сырой массы / 1 м <sup>2</sup>	96.75±10.03 / 10.37	86.14±14.88 / 17.27	*47.86±4.63 / 9.67

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2.

Во все три года наблюдений число розеточных листьев было максимальным в ЦП<sub>3</sub>-Хв и достоверно не различалось по годам (42.20 – 48.20 шт.). В 2006 г. минимальное число розеточных листьев было в ЦП<sub>1</sub>-Тат (29.11±2.89 шт.). В 2007 г. в ЦП<sub>3</sub>-Хв он достоверно не отличался от показателя 2006 г., в то время как в ЦП<sub>1</sub>-Тат был достоверно выше, чем в 2006 г. (39.79±2.89 шт.). В 2008 г. показатель был максимальным в ЦП<sub>3</sub>-Хв, а в остальных ценопопуляциях достоверно почти не различался. При этом в пределах ценопопуляций ЦП<sub>2</sub>-БК и ЦП<sub>3</sub>-Хв уровень показателя внутри ценопопуляций не различался во все три года наблюдения.

По числу побеговых листьев в 2006 г. ценопопуляции достоверно не различались. В 2007 г. показатель был максимальным в ЦП<sub>2</sub>-БК, а минимальным – в ЦП<sub>3</sub>-Хв, и лишь в ЦП<sub>1</sub>-Тат достоверно не отличался от уровня показателя 2006 г. В 2008 г. наблюдался максимальный разброс величин этого параметра на межпопуляционном уровне (9.70 – 13.63 шт.). При этом в ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>3</sub>-Хв параметр почти не отличался от предыдущих лет наблюдений, а в ЦП<sub>2</sub>-БК был достоверно ниже, чем в 2007 г.

По числу корзинок в 2006 г. ценопопуляции достоверно не отличались друг от друга. В 2007 г. во всех ценопопуляциях уровень параметра был достоверно выше,

чем в 2006 г., при этом максимальный уровень параметра отмечен в данный год наблюдения в ЦП<sub>2</sub>-БК. Две другие исследованные в данный год ценопопуляции достоверно не отличались друг от друга. В 2008 г. все исследованные ценопопуляции почти не различались по данному параметру.

**Таблица 4**

Некоторые морфометрические показатели и продуктивность растений популяций *A. dioica* в 2008 г.

Параметр, единица измерения	Средний показатель по ценопопуляции			
	Татищевский р-н	Базарно-Карабулакский р-н	Хвалынский р-н	Вольский р-н
Высота растения генеративного периода, см	19.69±0.50 / 14.69	19.81±0.72 / 19.93	19.83±0.90 / 24.34	*27.54±0.59 / 8.85
Высота растения прегенеративного периода, см	–	–	–	5.23±0.45 / 30.96
Длина шестого междоузлия, см	1.73±0.07 / 20.85	1.47±0.11 / 41.85	1.66±0.11 / 37.72	*1.98±0.08 / 17.67
Диаметр шестого междоузлия, см	0.13±0.01 / 29.94	0.13±0.01 / 23.21	0.15±0.01 / 23.37	0.16±0.01 22.79
Площадь шестого листа, см <sup>2</sup>	0.52±0.04 / 43.16	0.55±0.04 / 36.21	0.52±0.04 / 43.28	*0.99±0.06 / 23.61
Число розеток у растения генеративного периода, шт.	3.97±0.31 / 43.15	4.03±0.27 / 37.11	*4.73±0.30 / 30.86	*2.94±0.38 / 53.04
Число розеток у растения прегенеративного периода, шт.	–	–	–	2.77±0.44 / 57.39
Число розеточных листьев у растения генеративного периода, шт.	31.73±3.03 / 52.37	28.83±2.11 / 40.16	*42.20±2.80 / 36.23	25.71±2.17 34.79
Число розеточных листьев у растения прегенеративного периода, шт.	–	–	–	27.38±3.76 / 49.46
Число побеговых листьев, шт.	*13.63±0.63 / 25.44	*9.70±0.24 / 13.63	*10.63±0.30 / 13.64	*11.65±0.31 / 10.92
Число генеративных побегов, шт.	1.00±0.00 / 0.00	1.00±0.00 / 0.00	1.00±0.00 / 0.00	1.00±0.00 / 0.00
Число корзинок, шт.	6.96±0.20 16.21	5.30±0.30 30.60	6.00±0.25 22.74	5.41±0.23 / 17.36
Плотность растений, шт./1 м <sup>2</sup>	*83.50±6,20 / 7.43	*124.70±1795 / 14.43	*59.40±6.63 / 11.13	*10.50±1.50 / 14.29
Средний вес: одного растения, г сырой массы / м <sup>2</sup>	2.58±0.28 / 10.90	2.06±0.17 / 8.30	2.44±0.67 / 27.50	2.14±0.35 / 16.40
	215.4±28.5 / 13.23	256.8±30.51 / 11.88	*144.9±17.36 / 11.98	*22.47±3.21 / 14.29

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2.

**Таблица 5**

Семенная продуктивность и половая структура ценопопуляций *A. dioica* в 2008 г.

Район произрастания ценопопуляции	Реальная семенная продуктивность, %		Число проанализированных растений		
	свободное цветение	беспыльцевой режим	всего, шт.	с женскими цветками, %	с мужскими цветками, %
Вольский	–	–	17	100.0	0
Хвалынский	42.7±6.9	0	749	64.2	35.8
Базарно-Карабулакский	40.3±6.9	0	970	59.8	40.2
Татищевский	43.2±4.5	0	1458	24.3	75.7

Примечание. В ценопопуляциях Вольского, Хвалынского и Татищевского районов проанализированы все цветущие растения данного года.

Таким образом, во все годы наблюдений высота растений по градиенту возрасла в направлении с юга на север: Татищевский – Базарно-Карабулакский – Хвалынский – Вольский районы. По диаметру шестого междоузлия ценопопуляции в большинстве случаев достоверно не отличались или различались незначи-

тельно. На протяжении трёх лет в целом наблюдалось снижение величины площади листа при относительно слабых различиях между популяциями. По длине шестого междоузлия, числу розеток, числу розеточных листьев, числу побеговых листьев и числу соцветий – корзинок у одного растения какой-либо закономерности изменчивости как во времени, так и в пространстве не наблюдалось, варьирование признака было разнонаправленным. Уровень вариабельности признаков во всех ценопопуляциях был от среднего до повышенного.

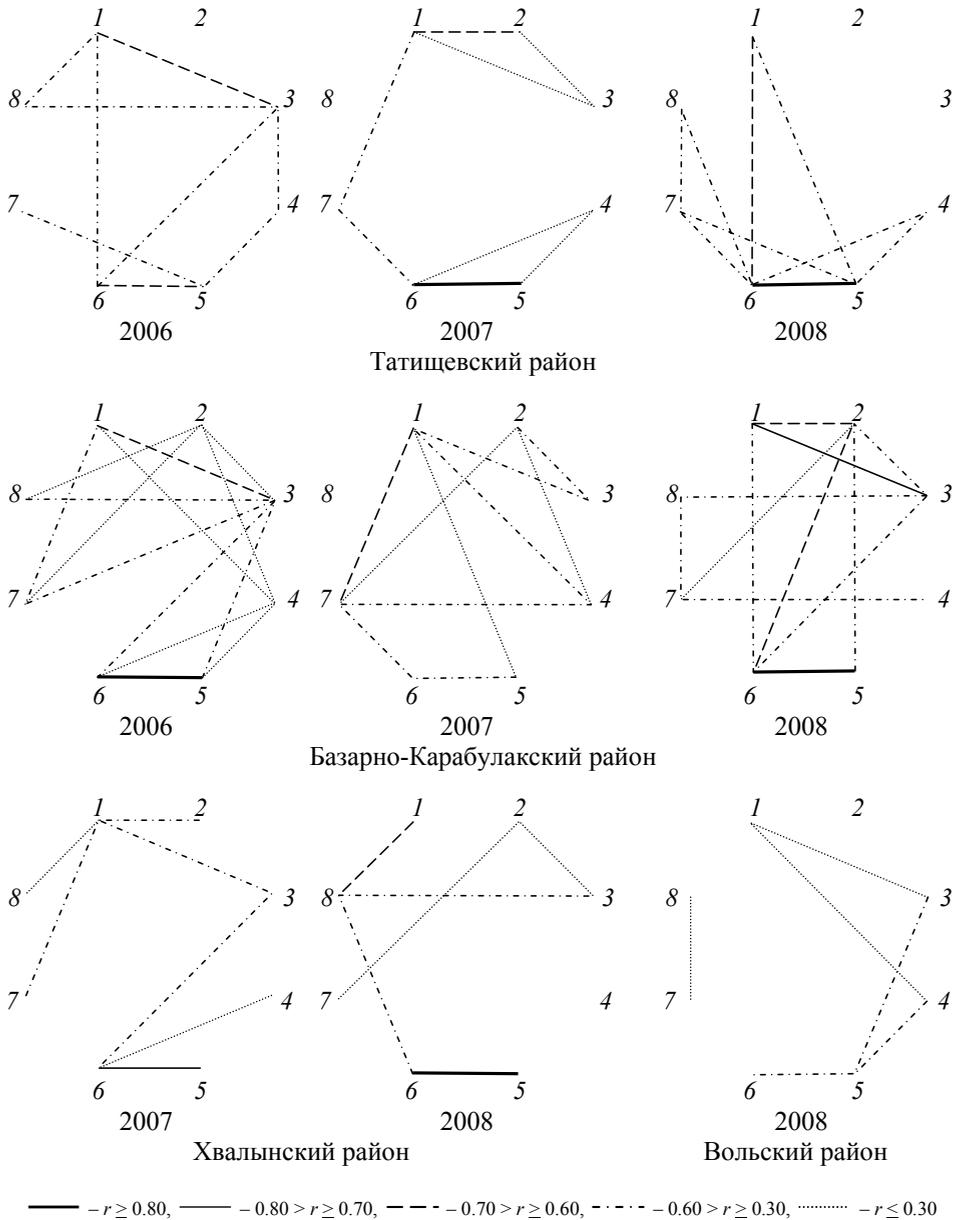
**Корреляция морфометрических параметров особей в ценопопуляциях *A. dioica*.** Одной из ключевых характеристик, определяющих состояние особи и, в конечном итоге, популяции, можно считать степень целостности, обеспечиваемой взаимообусловленным и адаптивным развитием в онтогенезе различных структур организма. Результирующий эффект адаптивного морфогенеза можно получить через оценку корреляционной структуры организма, которая достаточно гибка и может меняться как в ходе онтогенеза, так и в различных условиях у особей одного возрастного состояния (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

На рис. 1 приведены сечения корреляционных цилиндров, образованных корреляционными связями морфометрических параметров особей исследованных ценопопуляций по трём годам наблюдения. Из него видно, что наибольшее рассогласование системы взаимосвязей происходит в ЦП<sub>4</sub>-Вол, где средний уровень корреляции по матрице  $R^2_m = 0.05$ . Также низкий уровень взаимосвязей отмечается в ЦП<sub>2</sub>-БК ( $R^2_m = 0.07 - 0.08$ ). Наибольшей долей достоверных высоких коррелятивных связей характеризуется ЦП<sub>3</sub>-Хв ( $R^2_m = 0.10 - 0.14$ ), обитающая в старых соновых насаждениях. ЦП<sub>2</sub>-БК, обитающая в районе с наиболее аридными условиями, по среднему уровню корреляции по матрицам ( $R^2_m = 0.08 - 0.10$ ) занимает промежуточное положение среди исследованных ценопопуляций.

В различных местообитаниях число достоверных коррелятивных связей варьирует, но в то же время существует ряд корреляций между признаками, которые сохраняются во всех ценопопуляциях независимо от условий обитания. Установлена достоверная прочная корреляция между числом розеток и числом розеточных листьев, которая наблюдалась во всех изученных ценопопуляциях в течение всего периода изучения ( $0.581 > |r| > 0.916$ , в среднем  $|r|=0.779$ ). Также в некоторых ценопопуляциях (в Хвалынской – в 2006 – 2008 гг. и в Татищевской – в 2006 и 2007 гг.) была установлена умеренная корреляция между высотой растения и диаметром шестого междоузлия ( $0.420 > |r| > 0.757$ , в среднем  $|r|=0.640$ ).

**Виталитетный анализ ценопопуляций *A. dioica*.** На основе корреляционно-го и факторного анализов 8 изученных морфометрических параметров особей взрослого генеративного состояния для построения виталитетных спектров были выбраны два ключевых признака:  $N_{LR}$  – число розеточных листьев (0.697) и  $h$  – высота побега (0.705) (в скобках приведены значения факторных нагрузок).

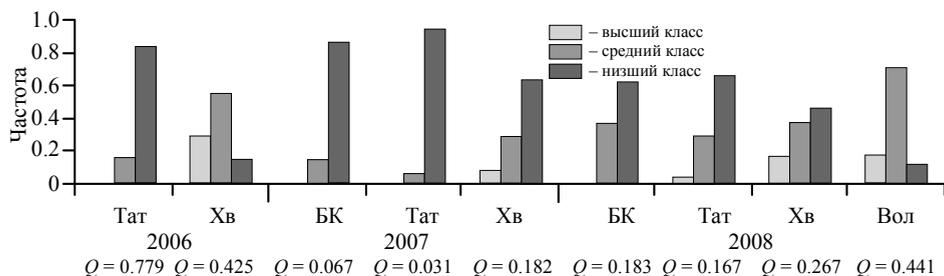
Анализ виталитетных спектров (рис. 2) показал, что в различных эколого-ценотических условиях и в разные годы формируется специфическая виталитетная структура. Так, в 2006 г. ЦП<sub>1</sub>-Тат относилась к типу депрессивных ( $Q = 0.079$ ), а ЦП<sub>3</sub>-Хв – к типу процветающих ( $Q = 0.425$ ), в то время как в ЦП<sub>2</sub>-БК вообще не было цветущих растений.



**Рис. 1.** Корреляционная зависимость морфометрических признаков *A. dioica* в исследованных ценопопуляциях: 1 – высота растения, 2 – длина шестого междоузлия, 3 – диаметр шестого междоузлия, 4 – площадь листа, 5 – число розеток, 6 – число розеточных листьев, 7 – число стеблевых листьев, 8 – число корзинок

## СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANTENNARIA DIOICA*

В 2007 г. все три исследованных ценопопуляции относились к депрессивному типу ( $Q = 0.031 - 0.182$ ). В 2008 г. процветающей была только ЦП<sub>4</sub>-Вол ( $Q = 0.441$ ). Остальные ценопопуляции относились к депрессивному типу ( $Q = 0.167 - 0.267$ ), но их жизненное состояние было заметно лучше, чем в 2007 г.



**Рис. 2.** Виталитетные спектры изученных ценопопуляций *A. dioica*: Тат – ценопопуляция из Татищевского района, Хв – из Хвалынского района; БК – из Базарно-Карабулакского района, Вол – из Вольского района

Так как экологическому оптимуму соответствуют процветающие популяции (Гонгарь, 2000), то, судя по виталитетному состоянию ценопопуляций, наиболее благоприятные экоценоотические и климатические условия для произрастания растений вида *A. dioica* из 3-х лет наблюдений складывались в ценопопуляции Хвалынского района в 2006 г. и Вольского района в 2008 г., самые неблагоприятные климатические условия были в 2007 г., средним по климатическим условиям для произрастания растений вида был 2006 г. Также следует отметить, что на протяжении всего времени изучения наблюдается ухудшение жизненного состояния ценопопуляций *A. dioica* в ряду Вольский → Хвалынский → Базарно-Карабулакский → Татищевский районы.

При сравнительном анализе климатических условий в течение вегетационных периодов и виталитетных структур ценопопуляций в различные годы наблюдения выявлено, что основными факторами, лимитирующими жизненное состояние растений *A. dioica*, являются климатические условия (температура и количество осадков) мая. Это следует из того, что именно в мае 2007 г., когда наблюдалось депрессивное состояние всех ценопопуляций вида, среднемесячная температура была на 3.1°C выше нормы, в то время как в 2006 и 2008 гг. – лишь на 0.2 – 0.7°C выше нормы, а количество осадков было в мае 2007 г. в 2 – 3 раза ниже, чем в мае 2006 и 2008 гг. (15.7 мм против 42.2 и 31.7 мм). Температура и количество осадков в остальные месяцы вегетации, видимо, не так остро сказываются на виталитетном состоянии ценопопуляций, так как в годы исследований в эти месяцы наблюдался разнонаправленный разброс отклонений от нормы и никакой корреляции между виталитетным состоянием и этими параметрами не выявлено.

**Продуктивность вегетативной массы.** По показателю фитомассы одного растения в 2006 г. ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>3</sub>-Хв не различались ( $1.30 \pm 0.39$  г и  $1.01 \pm 0.17$  г), тогда как в ЦП<sub>2</sub>-БК она была почти в два раза меньше ( $0.57 \pm 0.08$  г). Это, вероятно,

связано с отсутствием в последней популяции в данный год наблюдения особей генеративного периода развития, которые, как правило, имеют большую массу. В 2007 г. достоверных различий по фитомассе одного растения на межпопуляционном уровне не было. В 2008 г. различий между ценопопуляциями по данному признаку также не было, однако во всех ценопопуляциях показатель был в два и более раз выше, чем в предыдущие годы наблюдений.

В 2006 г. наиболее высокая плотность растений наблюдается в ЦП<sub>1</sub>-Тат ( $122.56 \pm 23.75$  шт./1 м<sup>2</sup>). В двух других ценопопуляциях этот показатель был существенно ниже: в ЦП<sub>2</sub>-БК – почти в два ( $71.9 \pm 10.7$ ), а в ЦП<sub>3</sub>-Хв – почти в три раза ниже ( $42.50 \pm 6.77$ ). В 2007 г. плотность растений на единице площади в ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>2</sub>-БК достоверно не различалась и была сходной с уровнем этого параметра по ЦП<sub>1</sub>-Тат в 2006 г., зато в ЦП<sub>3</sub>-Хв была в два раза ниже. В 2008 г. она оставалась стабильной в ЦП<sub>1</sub>-Тат, в то время как в ЦП<sub>2</sub>-БК снизилась в два раза, сравнившись с показателем 2006 г. по данной ценопопуляции. В ЦП<sub>3</sub>-Хв плотность растений во все три года наблюдений оставалась стабильно низкой. Однако самым критическим данный параметр отмечен по популяции ЦП<sub>4</sub>-Вол (в 5 – 10 раз уступающим данному параметру по другим ценопопуляциям).

Наиболее продуктивными по своей вегетативной массе являются ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>2</sub>-БК. В 2007 г. последняя ценопопуляция уступала по весу сырой фитомассы потому, что в ней отсутствовали цветущие растения, имеющие вес сырой фитомассы значительно более высокий, чем розеточная форма вегетирующего растения. В ценопопуляциях всех районов вес сырой фитомассы был максимальным в 2008 г. Минимальный вес сырой фитомассы отмечен для ценопопуляции Вольского района. Он в 7 – 10 раз уступал таковой по другим ценопопуляциям.

Таким образом, по продуктивности вегетативной массы *A. dioica* в Саратовской области выделяются ЦП<sub>1</sub>-Тат и ЦП<sub>2</sub>-БК, в то время как наиболее критической по этому показателю является ЦП<sub>4</sub>-Вол. Из трёх лет наблюдения наиболее благоприятным для продуктивности ценопопуляций был 2008 г. В остальные годы наблюдений продуктивность фитомассы по отношению к 2008 г. была ниже, но в разных ценопопуляциях изменялась разнонаправлено, что, вероятно, связано с проявлением особенностей конкретных биотопов, в которых обитают растения ценопопуляций.

**Семенная продуктивность *A. dioica* при различных режимах цветения.** В 2008 г. при свободном цветении реальная семенная продуктивность растений в популяциях ЦП<sub>1</sub>-Тат, ЦП<sub>2</sub>-БК и ЦП<sub>3</sub>-Хв достоверно не различалась и была достаточно высокой (40.3 – 43.2%). В то же время семенная продуктивность при беспыльцевом режиме цветения была равна нулю (см. табл. 5). Это указывает на то, что растения данного вида в исследованных ценопопуляциях не способны к апомиктичному воспроизводству.

В роде широко распространён автономный гаметофитный апомиксис в регулярной форме (апоспория + нередуцированный партеногенез). Он описан примерно у 20 видов рода (Хохлов и др., 1978; Bayer, Stebbins, 1983; Bierzychudek, 1985; Carman, 1995, 1997), в том числе и у *A. dioica*. Однако, как следует из полученных нами результатов, на территории Саратовской области растения вида размножаются только амфимитично и/или вегетативно.

**Половая структура ценопопуляций *A. dioica*.** Известно, что *A. dioica* является двудомным растением, причём соцветия мужских и женских растений хорошо различимы морфологически. Как показали наши исследования, ценопопуляции этого вида существенно различаются между собой по половой структуре. Так, в 2008 г. в ЦП<sub>1</sub>-Тат доля мужских растений составляла более 3/4 от числа проанализированных растений, а в ЦП<sub>2</sub>-БК и ЦП<sub>3</sub>-Хв – чуть более 1/3 растений были мужскими, а в ЦП<sub>4</sub>-Вол мужские растения в год наблюдения вообще отсутствовали.

Таким образом, в направлении с севера на юг вдоль Приволжской возвышенности, т.е. в направлении возрастания степени аридности климата, наблюдается возрастание доли мужских растений в ценопопуляциях этого вида. Это может быть одной из причин того, что южнее Татищевского района для существования растений нет приемлемых условий обитания, в том числе и за счёт резкого снижения числа женских особей, а соответственно, и резкого снижения семенной продуктивности ценопопуляций вида.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ареал вида *A. dioica* в Саратовской области резко сократился. В Правобережье области вид сохранился только крайне спорадически на плакорных участках в водораздельной (между Волжским и Донским бассейнами) части Приволжской возвышенности в местах, труднодоступных для хозяйственной деятельности человека, на песчаной почве в старых разреженном сосновых или смешанных насаждениях с сохранившейся «свитой» сопутствующих видов. Ценопопуляции вида полностью исчезли на территории Саратовского, Аткарского и Новобурасского районов.

Одной из основных причин отсутствия *A. dioica* южнее линии Лысье Горы – Калининск – Балашов является аридность климата. Преемственность соответствующих биотопов в части присутствия в них старых сосновых деревьев является, вероятно, лимитирующим для сохранения растений вида фактором.

В неблагоприятные для обитания вида годы специфичность биотопа сказывается на продуктивности ценопопуляций в большей степени, чем в благоприятные годы. Наблюдается ухудшение жизненного состояния ценопопуляций *A. dioica* по градиенту повышения температур и уменьшения количества осадков (с севера на юг).

Основными лимитирующими жизненное состояние растений *A. dioica* факторами являются климатические условия (температура и количество осадков) мая.

Растениям вида, произрастающим на территории области, апомиксис не свойственен. Они размножаются только амфимиктично и/или вегетативно. Реальная семенная продуктивность растений в ценопопуляциях достаточно высока (40.3 – 43.2%).

Ценопопуляции *A. dioica* существенно различаются между собой по половой структуре, т.е. в направлении возрастания степени аридности климата наблюдается возрастание доли мужских растений в ценопопуляциях данного вида. Это может быть одной из причин того, что южнее Татищевского района растения *A. dioica* не встречаются. Резкое снижение числа женских особей данного вида ведет к низкой семенной продуктивности ценопопуляций, что делает уязвимым само их существование.

Все ценопопуляции вида на территории области являются критическими и без принятия срочных мер их состояние будет только усугубляться. Рекомендуется принятие срочных мер по сохранению и восстановлению численности особей и ареала вида на территории области за счёт искусственного высева семян *A. dioica* в северных центральных и западных районах области по старым разреженным основным насаждениям, а в дальнейшем проведение заготовок древесины сосны только при обязательном оставлении части соснового древостоя.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Березуцкий М.А., Серова Л.А.* Кошачья лапка двудомная – *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. // Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов: Изд-во Торгово-промышл. палаты Саратов. обл., 2006. С. 224 – 225.

*Буданцев А.Л., Харитонова Н.П.* Ресурсоведение растений: Метод. пособие. СПб.: Изд-во С.-Петербур. хим.-фармацевт. акад., 2003. 87 с.

*Гонтарь Э.М.* Продуктивность и состояние ценопопуляций (республика Алтай и некоторые районы Казахстана) // Растительные ресурсы. 2000. Т. 36, вып. 3. С. 18 – 25.

*Еленевский А.Г., Буланый Ю.А., Радыгина В.И.* Конспект флоры Саратовской области. Саратов: Изд. центр «Наука», 2008. 232 с.

*Заугольнов Л.Б., Жукова Л.А., Комаров А.С., Смирнова О.В.* Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

*Злобин Ю.А.* Ценопопуляционная диагностика экотопа // Экология. 1980. №2. С. 22 – 30.

*Злобин Ю.А.* Принципы и методы изучения ценотических популяций растений: Учеб.-метод. пособие. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989 а. 147 с.

*Злобин Ю.А.* Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляции растений // Ботан. журн. 1989 б. Т. 74, №6. С. 769 – 780.

*Иконников С.С.* Кошачья лапка – *Antennaria* Gaertn. // Флора европейской части СССР: В 12 т. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1994. Т. 7. С. 92 – 94.

*Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М.* Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: Материалы докл. VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113 – 120.

Конспект флоры Саратовской области / Под ред. А.А Чигуряевой. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1983. Ч. 3. 108 с.

*Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 325 с.

*Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. М., Л.: Сельхозгиз, 1941. 824 с.

*Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.

*Мамаев С.А.* О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений: Тр. ин-та экологии растений и животных АН СССР. 1969. Вып. 64. С. 3 – 38.

*Мамаев С.А.* Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1975. С. 3 – 14.

*Мамаев С.А., Чуйко Н.М.* Индивидуальная изменчивость признаков листьев у дикорастущих видов костяники // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1975. С. 114 – 118.

Методика определения запасов лекарственных растений. М.: Наука, 1986. 31 с.

## СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANTENNARIA DIOICA*

Озёрская Е.С. Изменчивость морфологических признаков в популяциях двух видов семейства кувшинковых на Среднем Урале // Исследование форм внутривидовой изменчивости растений. Свердловск: УрНЦ АН СССР, 1981. С. 110 – 116.

Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1978. 224 с.

Шилова И.В. Конспект флоры северной части Саратовского Правобережья (Балтайский и Базарно-Карабулакский районы). Саратов: Научная книга, 2002. 46 с.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.

Эколого-ресурсный атлас Саратовской области / Комитет охраны окружающей среды и природных ресурсов Саратовской области. Саратов, 1996. 20 с.

Энциклопедия Саратовского края. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 2002. 688 с.

Bayer R.J., Stebbins G.L. Distribution of sexual and apomictic populations of *Antennaria parlinii* // Evolution. 1983. Vol. 37. P. 305–319.

Bierzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 1255 – 1264.

Carman J.G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. № 8. P. 39 – 53.

Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51 – 94.