

SUMMARY

The present work shows the results of anatomical study of the seed coat and leaves of the *Ononis* L. species in the flora of Russia and adjacent countries. Systematically significant distinctions in the structure of both the seed coat and vascular bundles forming the second-order leaf veins, are found only on the subsectional level. This confirms the subdivision of the section *Ononis* into the subsections *Ononis* and *Bugranoides*.

The representatives of the subsection *Ononis* are characterized by the uniformly thickened outer cell walls of the exotesta, the pronounced tegmen, the transient perisperm and the obliterated endosperm. Cells of the sclerenchyma in vascular bundles of the leaves are thin and distributed evenly in the xylem and phloem sides.

O. pusilla (subsection *Bugranoides*) is characterized by projections on the inner surface of the outer walls of the exotesta cells, the underdeveloped tegmen, one row of living perisperm cells and the mucilage-containing endosperm. The sclerenchyma cells in leaf vascular bundles generally have thickened cell walls. The sclerenchyma has more cell rows in the phloem part than in the xylem part.

Features of the perisperm and endosperm structure in the genus *Ononis* indicate the earliest origin of taxa of the subsection *Bugranoides* within the genus. The obtained data are in agreement with phylogenetic constructions made on the basis of comparison of full-sized ITS sequences of nuclear genome.

УДК 582.998 (470.333) : 581.522 +574.3 +58.02

Бот. журн., 2014 г., т. 99, № 6

© О. И. Евстигнеев,¹ М. В. Харлампиева²

ОНТОГЕНЕЗ И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *LIGULARIA SIBIRICA* (ASTERACEAE) В НЕНАРУШЕННЫХ ЕЛЬНИКАХ НА НИЗИННЫХ БОЛОТАХ (БРЯНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

O. I. EVSTIGNEEV, M. V. KHARLAMPIEVA. ONTOGENY AND THE POPULATION
STATE OF *LIGULARIA SIBIRICA* (ASTERACEAE) IN UNDISTURBED SWAMPED
SPRUCE FOREST IN BRYANSK REGION

¹ Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес»
242180 Брянская обл., Суземский р-н, ст. Нерусса, заповедник «Брянский лес»
E-mail: quercus_eo@mail.ru

² Брянский государственный университет им. акад. И. Г. Петровского
241036 г. Брянск, ул. Бежицкая, 14
E-mail: mariya_harlampieva@mail.ru
Поступила 17.02.2014

Изучен онтогенез *Ligularia sibirica* и онтогенетическая структура его популяций в ненарушенных высокотравных ельниках на низинных болотах Брянской обл. Определены характерный онтогенетический спектр, минимальная площадь и минимальная численность популяции *L. sibirica*, при которых может осуществляться устойчивый оборот поколений. Описана онтогенетическая структура популяционных локусов бузульника, которые формируются под пологом и в прогалинах ельника. Показано, что полночленный онтогенетический спектр в популяционных локусах *L. sibirica* формируется только в прогалинах леса.

Ключевые слова: *Ligularia sibirica*, популяция, онтогенетическое состояние, высокотравный ельник.

Многие виды растений относятся к редким и уязвимым из-за расположения их популяций на границе ареала. В Брянской обл. к этой категории относится бузульник сибирский — *Ligularia sibirica* (L.) Cass. (Тихомиров, Харитонцев, 1984). Для разработки рекомендаций по охране редких видов растений необходимо знать состояние популяций в конкретных сообществах. При оценке степени отклонения популяций от устойчивого состояния, при котором осуществляется нормальный оборот поколений, можно использовать представления отечественных демографов

растений о характерном онтогенетическом спектре, а также об элементарной демографической единице (ЭДЕ). Характерный онтогенетический спектр — это определенное соотношение численности разных онтогенетических групп, которое обусловлено биологическими свойствами видов. При этом соотношении обеспечивается непрерывный оборот поколений (Заугольнова, 1994). Считается, что реальный онтогенетический спектр в наибольшей степени совпадает с характерным в ненарушенных климаксных сообществах. В ценозах, преобразованных человеком, онтогенетическая структура популяции, как правило, отклонена от характерного и не похожа на него (Ценопопуляции..., 1976; Смирнова, 1987; Евстигнеев и др., 1992, 1993; Восточноевропейские..., 1994). ЭДЕ — наименьшая единица популяционного уровня, которая представляет собой множество разновозрастных особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной территории (Заугольнова и др., 1993; Смирнова, 1998). Для анализа популяций в российской литературе используется представление о биологическом возрасте, или онтогенетических состояниях, растений (Ценопопуляции..., 1988). Некоторые черты онтогенеза бузульника описаны в центре и на западе его ареала (Нухимовский, 2002; Kobiv, 2005). Однако этих сведений недостаточно для изучения популяций бузульника.

В связи с этим в работе поставлены следующие задачи: 1) описать онтогенез бузульника сибирского; 2) выяснить характерный онтогенетический спектр его популяций; 3) оценить размеры его элементарной демографической единицы.

Материал и методика

Бузульник сибирский — короткокорневищный полурозеточный летне-зеленый гемикриптофит (Илларионова, 2009). В Брянской обл. проходит юго-западная граница ареала этого вида (Флора..., 1994). Здесь бузульник встречается в заболоченных высокотравных ельниках и на кустарниково-гипновых болотах (Евстигнеев, 2005; Федотов, 2011). На гипновых болотах вид представлен единичными растениями, а в ельниках он формирует популяции с высокой численностью особей. В связи с этим все исследования проведены в ельниках. Кроме того, высокотравные ельники отличаются хорошей сохранностью: по возрастной и пространственной структуре древостоя, флористическому составу и внутривидовой мозаичности они близки к климаксным сообществам (Харлампиева, Евстигнеев, 2011, 2013). В состав древостоя входят *Picea abies* (L.) Karst., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и *Betula pubescens* Ehrh., а также единичные особи *Fraxinus excelsior* L. и *Ulmus glabra* Huds. В подросте помимо этих видов встречаются единичные особи *Acer platanoides* L., *Quercus robur* L. и *Tilia cordata* Mill. Кустарниковый ярус формируют *Corylus avellana* L., *Frangula alnus* Mill., *Padus avium* Mill., *Salix cinerea* L., *Sorbus aucuparia* L. и *Viburnum opulus* L. Принадлежность ельника к высокотравным сообществам определяется значительным участием *Angelica sylvestris* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Cirsium oleraceum* (L.) Scop., *Eupatorium cannabinum* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Urtica dioica* L. и др. В травяном покрове встречаются редкие виды Брянской обл.: *Cypripedium calceolus* L., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Melandrium dioicum* (L.) Coss. & Germ. и др. Большая часть этих ельников расположена в Неруссо-Деснянском полесье на территории памятника природы «Болото Рыжуха». В ботанико-географическом плане район относится к Полесской подпровинции Восточно-Европейской широколиственной провинции (Растительность..., 1980).

В работе использованы онтогенетические и популяционные методы исследования. Применена периодизация онтогенеза, предложенная Т. А. Работновым (1950), дополненная А. А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции..., 1988). Онтогенетические (возрастные) состояния выделены на основе 12 биометрических показателей (табл. 1, 2). Среди популяционных параметров оценивали экологическую плотность особей, выявляли тип характерного онтогенетического (возрастного) спектра популяции, а также определяли минимальную численность и минимальную площадь популяции, при которых может осуществляться устойчивый оборот поколений. При этом было заложено 72 площадки по 1 м². Экологическая плотность — среднее число особей на единицу обитаемого пространства (Одум, 1975). Для выяснения типа онтогенетического спектра на площадках для всех особей устанавливали онтогенетическое состояние. Тип онтогенетического спектра определяли по классификации, предложенной Л. Б. Заугольной (1994). Минимальную численность и минимальную площадь популяции устанавливали методом увеличивающихся площадок. Размер площадки считался окончательным, как только выявлялся полный онтогенетический состав особей, а структура онтогенетического спектра соответствовала характерному.

Для учета влияния внутриценотической неоднородности ельника на популяционные характеристики бузульника одну половину площадок заложили в «окнах» (светлые парцеллы), а другую — под сомкнутыми группировками деревьев *Picea abies*, *Alnus glutinosa* и *Betula pubescens* (темные парцеллы). В каждом типе парцелл определяли освещенность на уровне травяного покрова с помощью цифрового люксметра LX1010BS. Измерения проводили в безоблачный июльский день ежедневно с 10 до 17 ч на 35-метровой трансекте через 5 м. Затем люксы переведены в проценты от полной освещенности, которую определяли на открытом пространстве.

Результаты и обсуждение

Онтогенетические состояния бузульника

В развитии бузульника выделяется десять онтогенетических состояний. Ниже приводится характеристика этих состояний.

Семянки (*sm*). Плод бузульника — коричневая цилиндрическая семянка 7 мм дл. и 1 мм шир. с паппусом, который состоит из грязновато-желтых волосков такой же длины, как и семянка (Илларионова, 2009). Созревают сеянки в августе—сентябре.

Проростки (*p*). Сеянки могут прорасти в год созревания, но чаще весной следующего года. Проростки появляются рядом с материнским растением на расстоянии до одного метра. Они прорастают как на оголенной почве с незначительным участием мхов, так и среди сплошного мохового покрова. Прорастание надземное. Сначала из нижней части сеянки появляется кончик корня, который заглубляется вниз. Затем выпрямляется гипокотиль и раскрываются две семядоли продолговато-обратнояйцевидной формы (рис. 1, *1a*). Длина семядольной пластинки 0.7—1.8 см, ширина 0.4—1.0 см. Гипокотиль небольшой. При внимательном рассмотрении можно заметить границу между гипокотилем и главным корнем — «перетяжку». Корневая система представлена главным корнем, от которого отходит небольшое число боковых. Через некоторое время из зародышевой почки развивается первичный побег с листом ювенильного типа. Форма его листовой пластинки округло-яйцевидная или треугольно-яйцевидная (рис. 1, *1б*), длина до

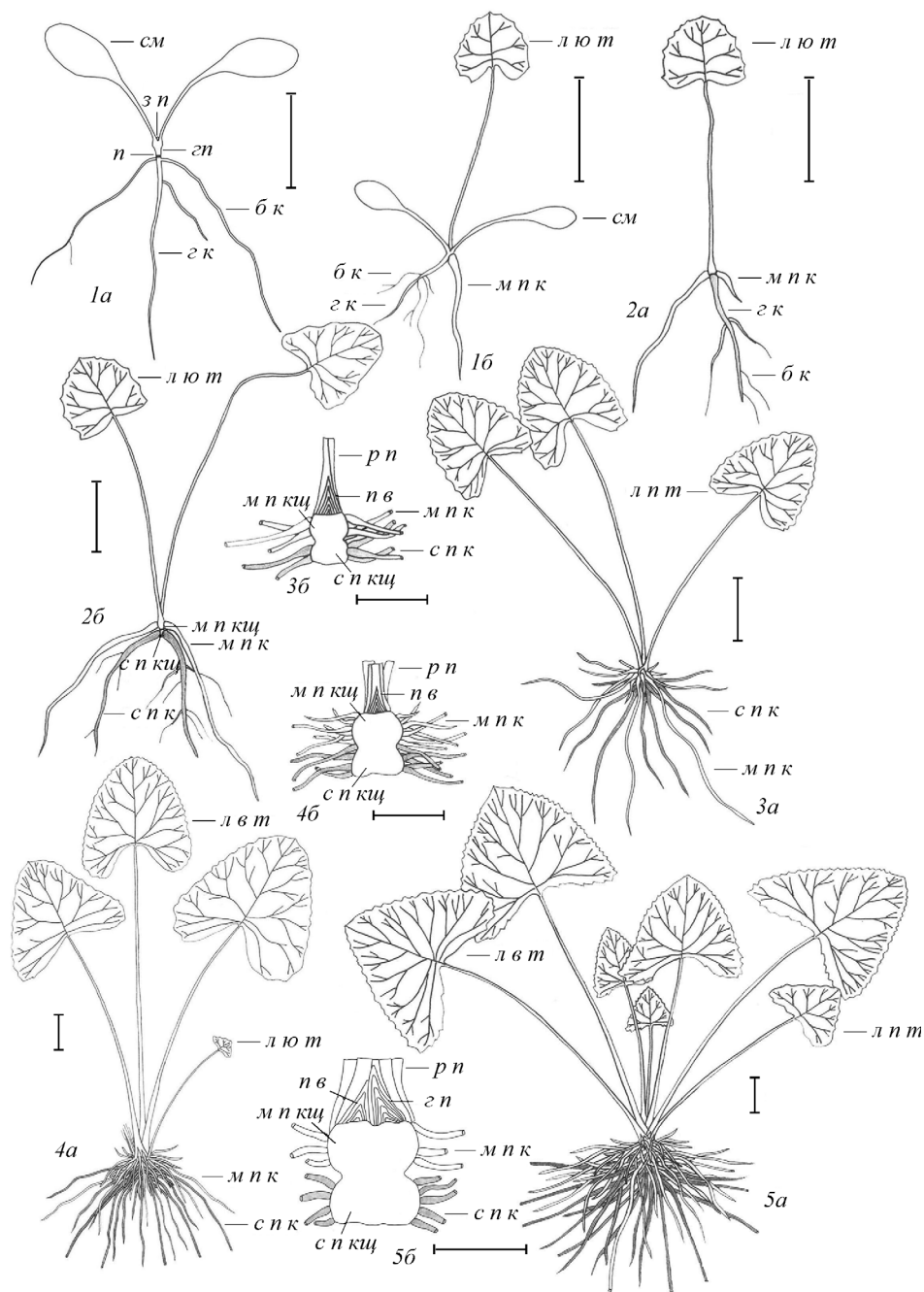


Рис. 1. Особи прегенеративного періода *Ligularia sibirica*.

1а — проросток (начало лета), 1б — проросток с листом ювенильного типа (середина лета), 2а — ювенильное первой подгруппы (конец лета), 2б — ювенильное второй подгруппы, 3а — имматурная особь, 3б — подземная часть имматурной особи (в разрезе), 4а — виргинильное первой подгруппы, 4б — подземная часть виргинильной особи первой подгруппы (в разрезе), 5а — виргинильное второй подгруппы, 5б — подземная часть виргинильной особи второй подгруппы (в разрезе); см — семядоля; зп — зародышевая почка; гп — гипокотиль, п — «перетяжка», т. е. переход от гипокотыля к корню, лют — лист ювенильного типа, лпт — лист полувзрослого типа, лвт — лист взрослого типа, рп — розеточный побег, пв — почка возобновления, гп — вегетативно-генеративная почка, гк — главный корень, бк — боковой корень, мпк — молодой (этого года) прирост корневища, снк — старый (прошлогодний) прирост корневища, мпкц — молодой (этого года) придаточный корень, снкц — старый (прошлогодний) придаточный корень. Масштабные линейки, см: 1а — 1; 1б, 2а, 2б, 4а, 5б — 2; 3а — 4; 4а, 5а — 5; 4б — 0.5.

ТАБЛИЦА 1

Биометрические показатели онтогенетических состояний бузульника сибирского
в прегенеративном периоде

Биометрические показатели	Онтогенетические состояния				
	j_1	j_2	im	v_1	v_2
Число розеточных побегов	1	1	1	1	1
Число листьев в розеточном побеге	1	2	2—4	3—4	4—7
Высота розеточного побега, см	2—5	2—8	7—24	16—43	23—58
Длина листовой пластинки, см	1—2	2—3	3—15	11—22	17—32
Ширина листовой пластинки, см	1—2	2—4	3—11	9—18	15—29
Длина черешка листа, см	3—6	7—10	6—26	18—43	27—50
Диаметр корневища, см	—	0.1—0.2	0.2—0.8	0.6—1.4	1.1—2.5
Длина корневища, см	—	0.1—0.8	0.4—1.4	0.8—2.0	1.4—2.8
Число молодых придаточных корней	1—2	1—5	4—27	16—61	35—122
Число измерений надземных частей растения	16	15	37	37	35
Число измерений подземных частей растения	15	13	26	15	16

Примечание. j_1 — ювенильное 1-й подгруппы, j_2 — ювенильное 2-й подгруппы, im — имматурное, v_1 — виргинильное 1-й подгруппы, v_2 — виргинильное 2-й подгруппы.

1.7 см, а ширина до 2.0 см. Появление листа стимулирует зарождение первого придаточного корня, который образуется из семядольного узла. Со временем придаточный корень становится длиннее и толще главного. Проростки существуют от одного до трех месяцев. В июле—августе семядоли желтеют и опадают, проростки превращаются в ювенильные растения.

Ювенильные особи (j) делятся на две подгруппы. **Ювенильные растения первой подгруппы (j_1)** появляются и существуют во второй половине первого вегетационного сезона. Для них характерен укороченный побег с одним листом ювенильного типа (рис. 1, 2а; табл. 1). Рост главного корня останавливается. Его замещают обычно два придаточных корня, один из которых длиннее. В конце вегетационного периода лист отмирает. Придаточные корни вытягивают стебель с почкой возобновления в почву. Благодаря этой верхушечной почке бузульник нарастает моноподиально в течение нескольких лет до плодоношения.

Ювенильные растения второй подгруппы (j_2) развиваются обычно на второй год. Из перезимовавшей почки возобновления появляется укороченный побег с двумя листьями ювенильного типа (рис. 1, 2б). Стеблевая часть побега возобновления становится вертикальным корневищем, которое состоит из двух укороченных годичных приростов: прошлогоднего и текущего. На прошлогоднем приросте придаточные корни темно-коричневые, а на текущем — светло-серые. Диаметр корневища всего 0.2 см, а длина не более 0.8 см (табл. 1). Главный корень полностью отмирает, образуется вторично-гоморизная корневая система, состоящая только из придаточных корней. Благодаря контрактности придаточные корни погружают розеточный побег в подстилку. Это защищает почку возобновления от вымерзания. И. Г. и Т. И. Серебряковы (1965) такое корневище называют погружающимся, или эпигеогенным. Длительность j -состояния не более двух лет.

Растения превращаются в **имматурные (im)** на 2—3-й год. Они формируют розетку с 2—4 листьями. Одни листья могут быть ювенильного типа, а другие — полувзрослого. Форма пластинки полувзрослых листьев преимущественно сердце-

видная (рис. 1, 3а), ее длина до 15 см, а ширина до 11 см (табл. 1). В корневище выражены два годичных прироста: молодой этого года и старый прошлого года, прирост позапрошлого года отмирает (рис. 1, 3б). Возрастает число придаточных корней: на молодых приростах их насчитывается 27. Корневище утолщается до 0.8 см, а длина увеличивается до 1.4 см. Почка возобновления закладывается на верхушке розеточного побега.

Виргинильные растения (v) формируются на 3—4-й год. Они по-прежнему представлены одним розеточным побегом. Наряду с полувзрослыми листьями формируются листья взрослого типа. Их листовые пластинки разной формы: округло-сердцевидные, округло-стреловидные, треугольно-стреловидные и треугольно-сердцевидные. Наверху пластинки тупые или коротко заостренные. Наибольших размеров достигают листья срединной формации. Как и у *im*-растений, на ортотропном корневище выражено только два прироста: этого года и прошлого. Большое число придаточных корней прочно удерживают растение в субстрате. На верхушке корневища закладывается почка возобновления. Растения подразделяются на две подгруппы.

В состав розеточного побега **виргинильных растений первой подгруппы (v_1)** входят 3—4 листа. Высота особей достигает 43 см, длина листовой пластинки 22 см, а ширина 18 см. На молодом приросте ортотропного корневища развивается до 60 придаточных корней (рис. 1, 4а; табл. 1). **Виргинильные растения второй подгруппы (v_2)** готовятся к плодоношению. От v_1 -особей они отличаются крупными размерами. В розетке насчитывается до семи листьев. Корневище становится длиннее и толще. На его молодом приросте развивается более 100 придаточных корней (рис. 1, 5а; табл. 1). Такое большое число корней увеличивает поглощение из почвы минеральных веществ и воды. В стебле корневища и в придаточных корнях накапливаются полисахариды — запасные вещества. У одной части v_2 -особей формируется только одна вегетативная почка возобновления (рис. 1, 4б). Эти растения на следующий год остаются в v_2 -состоянии. У другой группы v_2 -особей, которая успела накопить достаточное количество запасных веществ, образуется две почки: на верхушке розетки закладывается вегетативно-генеративная почка, а в пазухе листа — боковая почка (рис. 1, 5б). В верхушечной почке осенью закладывается вся вегетативная часть будущего генеративного побега, а само соцветие формируется после перезимовки. В боковой почке закладываются только вегетативные метамеры. Растения с двумя почками на будущий год начинают плодоносить, т. е. переходят в генеративный период.

В условиях леса бузульник приступает к плодоношению на 4—5-й год. В **генеративном периоде (g)** выделяется три онтогенетических состояния: молодое (g_1), зрелое (g_2) и старое (g_3). У генеративных особей из верхушечной почки корневища формируется полурозеточный вегетативно-генеративный побег. В его сезонном развитии выделяется две фазы. Сначала, весной и в начале лета, из почки образуется укороченный побег с очень короткими междоузлиями и крупными розеточными листьями. В это время побег благодаря интенсивному фотосинтезу активно накапливает запасные вещества. Затем, в начале июля, характер органобразования в верхушечной почке меняется, и как прямое продолжение розеточного вырастает удлиненный цветonoсный участок побега. На это тратится значительная часть запасенных веществ.

Морфологическая структура полурозеточного вегетативно-генеративного побега сходна для всех цветущих растений (рис. 2). В его нижней части листья сближены в розетку: из них наиболее крупные листья относятся к взрослому типу, а листья меньшего размера могут быть полувзрослого и даже ювенильного типа.

ТАБЛИЦА 2

Биометрические показатели онтогенетических состояний бузульника сибирского
в генеративном периоде

Биометрические показатели	Онтогенетические состояния		
	g_1	g_2	g_3
Число розеточных побегов	1	1—2	1
Число листьев в розеточном побеге	2—6	2—5	3—5
Высота розеточного побега, см	20—56	28—55	36—53
Длина листовой пластинки, см	11—29	15—28	16—28
Ширина листовой пластинки, см	10—24	10—24	11—26
Длина черешка листа, см	23—47	27—47	32—55
Диаметр корневища, см	1.6—2.1	1.8—3.6	1.8—2.9
Длина корневища, см	1.5—2.2	1.8—3.1	1.8—2.9
Число молодых придаточных корней	43—94	34—149	48—119
Число генеративных побегов	1	1—2	1
Высота генеративного побега, см	78—130	89—175	72—166
Число корзинок в одном соцветии	3—27	15—34	18—39
Число измерений надземных частей растения	36	13	12
Число измерений подземных частей растения	14	11	12

Примечание. g_1 — молодое генеративное, g_2 — зрелое генеративное, g_3 — старое генеративное.

зультате в g_1 -онтогенетическом состоянии моноподиальное нарастание побеговой системы сменяется на симподиальное и сохраняется до конца жизни. Другими словами, каждый годичный прирост корневища формируется разными меристемами (пазушными почками), которые сменяют друг друга.

Зрелые генеративные (g_2) растения характеризуются наибольшей интенсивностью побегообразования (рис. 2, 2а). Выделяется три группы g_2 -особей. К первой группе относятся наиболее мощные растения, надземная часть которых состоит из двух полурозеточных вегетативно-генеративных побегов и двух розеточных вегетативных побегов, на их долю приходится 15 % проанализированных особей. Вторая группа (40 % особей) представлена растениями, которые формируют два полурозеточных вегетативно-генеративных побега и один розеточный вегетативный побег (рис. 2, 2б). Третья группа — растения, надземная часть которых образована одним полурозеточным вегетативно-генеративным побегом и двумя розеточными вегетативными побегами (45 %). Средняя высота полурозеточного вегетативно-генеративного побега 130 см, на нем формируется до 34 корзинок (табл. 2). У растений первой и третьей групп возможна полная неспециализированная партикуляция: один из розеточных побегов с придаточными корнями может отделиться от материнской особи и продолжить самостоятельное существование.

У **старых генеративных растений (g_3)** снижается интенсивность побегообразования. Особи снова формируют один полурозеточный вегетативно-генеративный побег и один розеточный вегетативный побег (рис. 2, 3а). Однако от g_2 -растений они отличаются большими размерами генеративного побега: его средняя высота 150 см, на нем насчитывается до 39 корзинок (табл. 2). Для формирования и поддержания таких крупных побегов тратится большое количество ассимилятов, а на создание и сохранение жизнеспособности других структур остается немного пластических веществ. В результате корневище g_3 -растений мельчает: на нем раз-

вивается меньше придаточных корней, оно откладывает относительно небольшое количество запасных веществ. Корневище часто загнивает внутри, на месте гнили образуется полость (рис. 2, 3б). Некоторые особи не могут сформировать полноценную почку возобновления, в итоге растения погибают. Предположительная длительность жизни бузульника около 10 лет.

На следующий год после плодоношения особи всех генеративных состояний (g_1 , g_2 и g_3) переходят в группу временно нецветущих (g_n). Это связано с тем, что отцветшие растения ослаблены и не содержат достаточного количества запасов для формирования цветonoса. У них образуется только один вегетативный розеточный побег, его функция — создать резерв ассимилятов для предстоящего плодоношения. На верхушке этого побега образуется вегетативно-генеративная почка, а в пазухе боковых листьев закладываются до двух вегетативных почек. Число боковых почек зависит от онтогенетического состояния: у g_1 - и g_3 -особей их формируется по одной, а у g_2 — может быть две. На второй год после плодоношения генеративная почка сформирована и готова вновь развернуться, а растение — опять зацвести. Таким образом, монокарпический побег бузульника по длительности развития относится к дициклическим, поскольку живет два года от разворачивания почки до плодоношения и отмирания.

Особи бузульника постгенеративного (сенильного) периода не обнаружены.

Состояние популяции бузульника в ельнике высокотравном

Изучение бузульника в слабонарушенных высокотравных ельниках на низинных болотах позволило выявить характерный онтогенетический спектр его популяций. По соотношению онтогенетических групп этот спектр относится к централизованному, в котором преобладают виргинильные и временно нецветущие растения (рис. 3, а). Демографы растений показали, что такой спектр характерен для видов, у которых слабо выражен период старения и преобладает семенное размножение (Ценопопуляции..., 1988). При этой структуре спектра в популяции бузульника осуществляется нормальный оборот поколений. Об этом свидетельствуют два обстоятельства. Во-первых, полночленность онтогенетического состава, в котором представлены все возрастные группы. Во-вторых, относительно высокая численность популяции: на 100 м² насчитывается 256 особей. Методом увеличивающихся площадок определены размеры элементарной демографической единицы бузульника: минимальная площадь — 20 м², а минимальная численность — 75 особей. Именно на площади этого размера и только при этой численности может сформироваться централизованный онтогенетический спектр популяции с полным набором возрастных состояний от проростков до старых генеративных особей.

Изучаемая популяция бузульника состоит из двух групп популяционных локусов. Это связано с тем, что высокотравный ельник на низинном болоте отличается неоднородностью пространственной структуры. В сообществе выражено два варианта парцелл: темные и светлые. Различия в экологическом режиме парцелл отражается на структуре популяционных локусов.

Темные парцеллы — это сомкнутые группировки взрослых деревьев и их подроста площадью от 200 до 500 м². Под пологом темных парцелл средняя освещенность на уровне травяного покрова составляет всего 2 % от полной. При этом уровне светового довольствия особи бузульника не способны пройти все этапы онтогенеза: их развитие останавливается в виргинильном онтогенетическом состоянии.

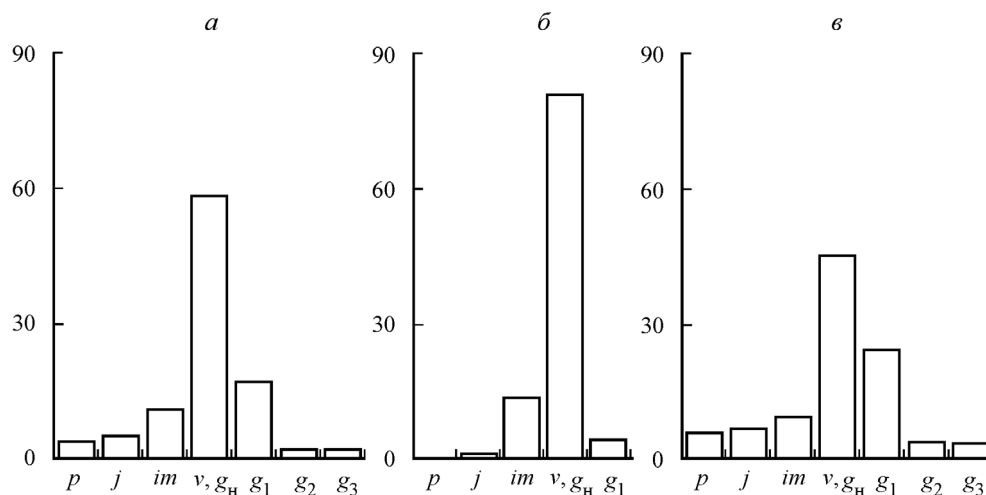


Рис. 3. Онтогенетический состав популяции и популяционных локусов бузальника сибирского в ельнике высокотравном на низинном болоте.

По оси абсцисс — онтогенетические состояния; по оси ординат — доля особей, %. *а* — популяция, *б* — популяционные локусы в темных парцеллах, *в* — популяционные локусы в светлых парцеллах. Онтогенетическое состояние особей: *p* — проросток, *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *g₁* — молодое генеративное, *g₂* — зрелое генеративное, *g₃* — старое генеративное, *g_n* — временно нецветущее.

В результате в темных парцеллах из-за низкой освещенности формируются популяционные локусы инвазионного типа (рис. 3, *б*) с относительно низкой численностью: 189 особей на 100 м². В онтогенетических спектрах присутствуют только молодые особи. Единичные молодые плодоносящие растения встречаются исключительно на освещенной стороне темных парцелл. На остальной площади этих парцелл световой режим не позволяет особям сформировать генеративные побеги и дать потомство. Популяционные локусы в темных парцеллах пополняются преимущественно за счет притока семян из окружающих участков — «окон». Молодые особи, появляющиеся из семян, за 3—4 года проходят начальные этапы развития (*p*, *j* и *im*) и накапливаются в виргинильном онтогенетическом состоянии. Как правило, после нескольких лет прозябания в условиях светового дефицита виргинильные растения погибают, не дождаввшись улучшения освещенности. Локусы бузальника, которые сформировались под пологом темных парцелл, выполняют функцию популяционного буфера. Он реализуется при увеличении освещенности во время образования «окна» в верхнем ярусе.

Светлые парцеллы — это «окна» (прогалины) в лесном пологом, которые сформировались на месте вывалов нескольких старых деревьев. Площадь светлых парцелл от 100 до 300 м². После образования «окна» средняя освещенность на уровне травяного покрова возрастает до 40 % от полной. Этот уровень светового довольствия достаточен бузальнику для плодоношения и прохождения всех этапов онтогенеза — от проростков до старых генеративных особей. Присутствие в светлых парцеллах относительно большого числа плодоносящих растений обеспечивает постоянное пополнение локусов бузальника молодыми особями. Благодаря этому в прогалинах формируется полноценный онтогенетический спектр (рис. 3, *в*). Численность особей бузальника в «окнах» почти в 2 раза больше, чем в темных парцеллах: на 100 м² насчитывается 322 особи. Другими словами, в светлых парцеллах локусы бузальника характеризуются устойчивым оборотом поколений.

По мере зарастания прогалин в лесном пологе освещенность на уровне травяного покрова снова уменьшается, из популяционных локусов бузульника выпадают генеративные растения, а полночленный онтогенетический спектр опять превращается в инвазионный. Дальнейшее развитие локусов сдерживается низкой освещенностью. Таким образом, для поддержания популяций бузульника в устойчивом состоянии необходимо, чтобы в лесном сообществе постоянно в спонтанном режиме формировались «окна» с достаточной освещенностью.

Заключение

Способ формирования побеговой системы бузульника меняется в онтогенезе. В прегенеративном периоде особи относятся к моноподиально нарастающим растениям. Корневище бузульника в это время формируется одной верхушечной меристемой. В генеративном периоде тип нарастания меняется на симподиальный: корневище строится серией последовательно смеющих друг друга меристем. Причина перевершинивания — переход верхушечной меристемы в генеративное состояние и формирование соцветия.

В онтогенезе бузульника по мере его протекания изменяются состав и структура побеговой системы. От проростков до виргинильных растений эта система представлена первичным побегом. У ювенильных особей на первичном побеге формируются один или два листа ювенильного типа, у имматурных появляются листья полувзрослого типа, а у виргинильных растений листовая серия дополняется листьями взрослого типа. Начиная с молодых генеративных особей прекращается меристематическая деятельность конуса нарастания первичного побега, поскольку из верхушечной почки образуется полурозеточный вегетативно-генеративный побег. Эти побеги монокарпические и дициклические. Побеги возобновления у генеративных особей образуются из боковых почек. На следующий после плодоношения год генеративные особи всех онтогенетических состояний переходят в группу временно нецветущих. Старение бузульника выражается в появлении гнили внутри корневища. Это, видимо, определяется тем, что с возрастом у растений на формирование генеративных структур, отмирающих в конце вегетационного сезона, тратится все больше пластических веществ, а на поддержание существующих структур (корневищ) таковых остается все меньше.

В Брянской обл. высокая численность бузульника создается на низинных болотах в высокотравных ельниках с выраженной оконной структурой верхнего яруса. Изучение популяций бузульника в этих ненарушенных сообществах позволило выяснить их характерный онтогенетический спектр. По соотношению онтогенетических групп спектр относится к центрированному типу, в котором преобладают виргинильные и временно нецветущие особи. Минимальная площадь, на которой может осуществляться нормальный оборот поколений в популяции бузульника, составляет 20 м², а минимальная численность особей, способная поддерживать этот оборот, равна 75 особям. Выявленный характерный спектр можно использовать для оценки состояния популяций бузульника в производных сообществах, а также для восстановления его популяций.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-33193-мол_а_вед).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Восточноевропейские широколиственные леса*. М., 1994. 364 с.
- Евстигнеев О. И. Бузульник сибирский в Брянской области // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Трубчевск, 2005. Вып. 1. С. 48—50.
- Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Бакалына Л. В. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 81—89.
- Евстигнеев О. И., Почтаева М. В., Желонкин С. Е. Популяционная организация и антропогенные преобразования пойменной дубравы реки Большая Кокшага // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 5. С. 80—87.
- Заугольнова Л. Б. Методика сбора и объем материала // Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. С. 74—93.
- Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Комаров А. С., Ханина П. Г. Мониторинг фитопопуляций // Успехи соврем. биол. 1993. Т. 113. Вып. 4. С. 402—414.
- Илларионова И. Д. Род бузульник (*Ligularia*, *Asteraceae*) во флоре Северной Евразии. Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2009. 277 с.
- Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 2. Габитус и формы роста в организации биоморф. М., 2002. 859 с.
- Одум Ю. Экология. М., 1975. 740 с.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.
- Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 431 с.
- Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 2. С. 57—81.
- Смирнова О. В. Популяционная организация биогеоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи соврем. биол. 1998. Т. 118. Вып. 2. С. 148—165.
- Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М., 1987. 208 с.
- Тихомиров В. Н., Харитонцев Б. С. Новые данные о флоре левобережья реки Десны в пределах Брянской области // Биол. науки. 1984. № 8. С. 73—76.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.
- Федотов Ю. П. Флора болот Брянской области. Брянск, 2011. 153 с.
- Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. 317 с.
- Харламбиева М. В., Евстигнеев О. И. Высокоотравные ельники на низинных болотах Неруссо-Деснянского полесья // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. Кострома, 2011. Т. 2. С. 82—85.
- Харламбиева М. В., Евстигнеев О. И. Состав и структура высокоотравного ельника в урочище «Болото Рыжуха» (Брянская область) // Уч. зап. Орловского гос. ун-та. 2013. № 6. С. 145—151.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.
- Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 183 с.
- Kobiv Yu. *Ligularia sibirica* (L.) Cass. (*Asteraceae*) in the Chornohora mountains (Ukrainian Carpathians): population-ontogenetic parameters, morphology, taxonomy and conservation // Укр. ботан. журн. 2005. Т. 62. № 3. С. 383—395.

SUMMARY

The ontogeny of *Ligularia sibirica* and the ontogenetic structure of its populations were studied in undisturbed swamped spruce forests in the Bryansk Region. Characteristic ontogenetic spectrum, minimum area and minimum size of the *L. sibirica* population with a normal turnover of generations have been identified. The ontogenetic structure of population loci was described in treefall gaps and under tree canopy. Complete ontogenetic spectrum of the population was observed only in the treefall gaps.