

© О. И. Евстигнеев,¹ Е. В. Ручинская,² А. В. Горнов²

ОНТОГЕНЕЗ И СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *IRIS APHYLLA* (IRIDACEAE) В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

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

² Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов
Российской академии наук,
ул. Профсоюзная, 84/32, Москва, 117997, Россия
E-mail: elena.ruchinskaya@gmail.com
Поступила 27.01.2017

Iris aphylla изучали на территории памятника природы «Меловицкие склоны» (юго-восток Брянской обл.), где сохранились сообщества степных растений в лесной зоне. Опираясь на концепцию биологического возраста растений, в индивидуальном развитии *I. aphylla* выделили девять онтогенетических состояний: семя, проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, средневозрастное генеративное, старое генеративное и сенильное. Эти онтогенетические состояния использовали для оценки состояния ценопопуляций *I. aphylla*. По соотношению онтогенетических групп характерный спектр *I. aphylla* относится к левостороннему типу с максимумом на имматурных и виргинильных особях. Только при таком онтогенетическом спектре может осуществляться устойчивый оборот поколений. Показано, что минимальная площадь, на которой может осуществляться устойчивый оборот поколений в популяциях *I. aphylla*, составляет 5 м², а минимальная численность особей, способная поддерживать этот оборот — 383 особи. Выявлено, что для поддержания устойчивой структуры популяций *I. aphylla* необходима постоянная роющая деятельность муравьев и мелких мышевидных грызунов, которые создают свободные участки почвенного покрова для приживания семенного поколения.

Ключевые слова: *Iris aphylla*, биологический возраст, онтогенез, ценопопуляция, характерный онтогенетический спектр, элементарная демографическая единица, остепненные луга.

Iris aphylla L. (Касатик безлистный) — охраняемое растение в России (Red..., 2008) и во многих европейских странах (Bilz et al., 2011). Для создания рекомендаций по охране видов важно знать их характерные онтогенетические спектры (ХОС), размеры элементарных демографических единиц (ЭДЕ), а также реакцию их ценопопуляций на антропогенное воздействие (Zaugolnova et al., 1993). ХОС — это полночленный онтогенетический спектр, в котором численное соотношение особей разных онтогенетических групп определяется биологическими свойствами видов (Zaugolnova, 1974, 1994; Smirnova, Torgorova, 2004). Он характеризует динамически устойчивое состояние популяции, при котором осуществляется непрерывный оборот поколений (Zaugolnova, Smirnova, 1978; Smirnova, 1987). Структура ХОС обычно выявляется в ненарушенных (климаксных) сообществах (Chistyakova, 1994; Evstigneev, Kharlampieva, 2014; Gornova, Evstigneev, 2016). В ценозах, преобразованных человеком, онтогенетический спектр популяции, как правило, отклонен от характерного (Smirnova et al., 1991; East-European..., 1994). ЭДЕ — популяционная единица, представляющая собой множество разновозрастных особей одного вида, которое достаточно для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной площади (Zaugolnova et al., 1993; East-European..., 1994). При анализе популяций в отечественной литературе используется представление о биологическом возрасте растений. Это отражено в понятии онтогенетическое, или возрастное, состояние (Coenopopulation..., 1988; Zhukova, 1995; Cheremushkina, 2004; Evstigneev, Korotkov, 2016). Информация об онтогенезе и особенностях функционирования ценопопуляций касатика безлистного при разных антропогенных воздействиях в литературе отсутствует.

Цель работы — на основе изучения онтогенеза касатика безлистного оценить состояние его ценопопуляций в сообществах с разной интенсивностью антропогенного влияния. Поставлены следующие задачи: 1) изучить онтогенез касатика безлистного; 2) определить характерный онтогенетический спектр этого вида; 3) выявить размеры его элементарной демографической единицы; 4) выяснить особенности функционирования ценопопуляций касатика при разной силе антропогенного воздействия.

Район, объекты и методы исследования

Касатик безлистный — короткокорневищный полурозеточный весеннецветущий летнезеленый гемикриптофит. В Брянской обл. находится на северо-восточной границе ареала (Red., 2004). Материал собран в 2015—2016 гг. на юго-востоке Брянской обл. в пределах памятника природы «Меловицкие склоны», который расположен в Комаричско-Севском физико-географическом районе на карбонатных склонах р. Усожа. В ботанико-географическом плане район принадлежит Среднерусской подпровинции Восточноевропейской провинции Европейской широколиственнолесной области (Vegetation., 1980). Здесь сохранились уникальные остепненные луга с богатым флористическим составом, где *Iris aphylla* выступает содоминантом. На лугах с высоким постоянством встречаются редкие растения: *Anemone sylvestris* L., *Aster amellus* L., *Carex humilis* Leyss., *Galium tinctorium* L., *Linum flavum* L., *Peucedanum alsaticum* L., *Scorzonera purpurea* L. и др. (Panasenکو et al., 2015; Gornov et al., 2016).

На исследуемой территории отсутствуют сенокосение и выпас. Это связано с тем, что остепненные луга расположены на крутых склонах (30—40°). Однако в сообществах обычны палы травы. Они распространяются с плакоров, где злоупотребляются человеком в сельскохозяйственных целях. Разные участки склонов отличаются частотой пожаров, что отражается на структуре ценопопуляций касатика. Периодичность палов определяли по возрасту побегов формирования у кустарников (*Frangula alnus* Mill., *Corylus avellana* L.). Побегі появляются из спящих почек, расположенных в базальной части кустарника, прежние надземные оси которого погибли после повреждения пожаром. На средней части склонов встречаются одиночные генеративные деревья (*Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill.), которые, затеняя травяной покров, влияют на структуру ценопопуляций касатика. На лугах и под деревьями ежечасно определяли освещенность на уровне листьев касатика с помощью люксметра в безоблачный июньский день с 10 до 18 ч на 35-метровой трансекте через 5 м. Люксы переводили в проценты от полной освещенности, которую определяли на открытом месте.

Онтогенетические (возрастные) состояния выделяли на основе комплекса качественных и количественных признаков. При этом использовали периодизацию онтогенеза, предложенную Т. А. Работновым (Rabotnov, 1950), дополненную А. А. Урановым (Uranov, 1975) и его учениками (Coenoropulations., 1988). К качественным признакам относили наличие или отсутствие семядоли, ювенильных, переходных полувзрослых (имматурных) и взрослых листьев, способность растения к семенному и вегетативному размножению, соотношение процессов новообразования и отмирания в побеговой и корневой системах. Среди количественных признаков анализировали 10 биометрических показателей (табл. 1, 2). Возраст растений определяли по числу годичных приростов на корневище. У касатика абсолютный (календарный) возраст можно определить только у семенных осо-

ТАБЛИЦА 1

Биометрические показатели онтогенетических состояний *Iris arphylla* в прегенеративном периодеTABLE 1. Biometric indicators of ontogenetic stages of *Iris arphylla* in pre-reproductive period

Биометрические показатели Biometric indicators	Онтогенетические состояния / Ontogenetic stages			
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>qs</i>
Высота вегетативного розеточного побега, см Height of vegetative rosette shoot, cm	4.0—14.0 8.9 ± 0.43	10.0—27.0 17.9 ± 0.80	11.0—56.0 30.5 ± 1.90	7.5—16.5 13.9 ± 0.99
Число листьев на вегетативном розеточном побеге Number of leaves on the vegetative rosette shoot	1—3 1.7 ± 0.10	1—4 3.0 ± 0.11	2—5 3.2 ± 0.12	1—2 1.1 ± 0.11
Длина листовой пластинки наиболее крупного листа, см Length of the largest leaf blade, cm	3.9—13.0 8.3 ± 0.41	9.0—25.0 16.2 ± 0.80	8.5—54.5 28.0 ± 1.84	6.5—16.0 12.8 ± 1.02
Ширина листовой пластинки наиболее крупного листа, см Width of the largest leaf blade, cm	0.2—0.5 0.3 ± 0.02	0.5—1.2 0.8 ± 0.03	0.6—2.4 1.5 ± 0.08	0.3—0.7 0.5 ± 0.05
Длина корневища, см Rhizome length, cm	0.2—1.5 0.7 ± 0.07	0.4—7.1 2.5 ± 0.29	2.5—16.0 8.0 ± 0.62	1.5—5.5 3.4 ± 0.41
Длина мертвой части корневища, см Length of dead part of rhizome, cm	—	0.3—6.0 2.4 ± 0.34	0.8—10.0 3.2 ± 0.47	0.5—2.3 1.6 ± 0.22
Диаметр корневища, см Rhizome diameter, cm	0.2—0.6 0.4 ± 0.02	0.4—0.9 0.7 ± 0.03	0.9—2.5 1.3 ± 0.07	0.3—1.1 0.6 ± 0.09
Длина годичного прироста корневища, см Length of rhizome annual growth, cm	0.1—1.1 0.4 ± 0.03	0.1—1.3 0.5 ± 0.04	0.4—3.5 1.2 ± 0.12	0.3—1.2 0.7 ± 0.10
Число придаточных корней на живой части корневища Number of adventitious roots in living part of rhizome	2—11 4.4 ± 0.40	2—19 7.8 ± 0.80	8—41 19.6 ± 1.53	2—9 4.3 ± 0.78
Условный возраст корневища, годы Nominal age of rhizome, years	1—5* 2.0 ± 0.20	2—8* 4.7 ± 0.37	3—10 6.9 ± 0.49	3—8 6.4 ± 0.65
Число измерений Number of measurements	30	38	33	10

Примечание. *j* — ювенильное, *im* — имматурное, *v* — виргинильное, *qs* — квазисенильное. В числителе — диапазон значений признака, в знаменателе — среднее арифметическое и ошибка среднего арифметического. * — абсолютный возраст.

Note. Stages: *j* — juvenile, *im* — immature, *v* — virginile, *qs* — quasisenile. Above the line: range of characteristic values, under the line: arithmetic mean and error of the arithmetic mean. * — absolute age.

ТАБЛИЦА 2

Биометрические показатели онтогенетических состояний *Iris arphylla* в генеративном и постгенеративном периодах

TABLE 2. Biometric indicators of ontogenetic stages of *Iris arphylla* in reproductive and post-reproductive period

Биометрические показатели Biometric indicators	Онтогенетические состояния / Ontogenetic stages			
	g_1	g_2	g_3	s
Высота вегетативного розеточного побега, см Height of vegetative rosette shoot, cm	$\frac{24-51}{33.2 \pm 1.94}$	$\frac{18-54}{36.7 \pm 2.19}$	$\frac{29-43}{33.9 \pm 13.83}$	$\frac{14-32}{21.9 \pm 2.39}$
Число листьев на вегетативном розеточном побеге Number of leaves on the vegetative rosette shoot	$\frac{2-4}{3.0 \pm 0.19}$	$\frac{2-4}{3.2 \pm 0.15}$	$\frac{1-2}{1.4 \pm 0.57}$	$\frac{1-2}{1.4 \pm 0.18}$
Длина листовой пластинки наиболее крупного листа, см Length of the largest leaf blade, cm	$\frac{21-50}{30.7 \pm 1.94}$	$\frac{14-67}{33.0 \pm 2.29}$	$\frac{28-41}{32.8 \pm 13.42}$	$\frac{13-26}{18.1 \pm 1.56}$
Ширина листовой пластинки наиболее крупного листа, см Width of the largest leaf blade, cm	$\frac{0.9-1.8}{1.4 \pm 0.60}$	$\frac{0.6-2.5}{1.6 \pm 0.09}$	$\frac{0.7-1.9}{1.4 \pm 0.58}$	$\frac{1.0-1.9}{1.5 \pm 0.11}$
Длина корневища, см Rhizome length, cm	$\frac{5.5-13.0}{9.7 \pm 0.63}$	$\frac{3.5-20.0}{10.1 \pm 0.90}$	$\frac{7.0-17.0}{12.9 \pm 5.26}$	$\frac{3.6-9.0}{6.2 \pm 0.60}$
Длина мертвой части корневища, см Length of dead part of rhizome, cm	$\frac{1.0-4.5}{3.0 \pm 1.4}$	$\frac{1.0-10.5}{3.6 \pm 0.78}$	$\frac{4.5-8.5}{6.5 \pm 2.65}$	$\frac{0.7-4.3}{2.8 \pm 0.44}$
Диаметр корневища, см Rhizome diameter, cm	$\frac{1.0-2.0}{1.5 \pm 0.70}$	$\frac{1.0-2.6}{1.9 \pm 0.08}$	$\frac{1.0-1.6}{1.4 \pm 0.59}$	$\frac{0.8-1.4}{1.1 \pm 0.08}$
Длина годичного прироста корневища, см Length of rhizome annual growth, cm	$\frac{1.0-2.7}{1.8 \pm 0.13}$	$\frac{0.8-2.9}{1.6 \pm 0.09}$	$\frac{1.2-2.1}{1.5 \pm 0.10}$	$\frac{0.5-2.0}{0.9 \pm 0.16}$
Число придаточных корней на живой части корневища Number of adventitious roots in living part of rhizome	$\frac{10-37}{21.3 \pm 1.86}$	$\frac{7-42}{22.1 \pm 1.82}$	$\frac{10-33}{21.8 \pm 8.91}$	$\frac{1-6}{3.4 \pm 0.60}$
Условный возраст корневища, годы Nominal age of rhizome, years	$\frac{3-8}{5.3 \pm 0.40}$	$\frac{3-10}{6.1 \pm 0.90}$	$\frac{4-11}{7.5 \pm 3.06}$	$\frac{4-7}{6.0 \pm 0.38}$
Число измерений Number of measurements	15	25	6	8

Примечание. g_1 — молодое генеративное, g_2 — средневозрастное генеративное, g_3 — старое генеративное, s — сенильное. В числителе — диапазон значений признака, в знаменателе — среднее арифметическое и ошибка среднего арифметического.

Note. g_1 — young reproductive, g_2 — mature reproductive, g_3 — old reproductive, s — senile. Above the line: range of characteristic values, under the line: arithmetic mean and error of arithmetic mean.

бей на первых этапах онтогенеза, пока еще сохранен главный корень и не отмирает старая часть корневища. У остальных особей определяли условный возраст — время, прошедшее от момента возникновения самой старой сохранившейся части корневища до момента исследования (Smirnova, 1967).

Среди популяционных параметров выявляли тип характерного онтогенетического спектра и размеры элементарной демографической единицы — минимальную численность и минимальную площадь популяции. Для выяснения влияния палов и затенения на популяционные параметры касатика в сообществах с разной частотой пожаров, а также под кронами деревьев закладывали по 20 площадок размером 1 м². Всего заложено 80 площадок. При этом определяли экологическую плотность — среднее число особей на единицу обитаемого пространства (Odum, 1986). Для всех особей на площадках устанавливали онтогенетическое состояние. Тип онтогенетического спектра называли по классификации, предложенной ранее (Zaugolnova, 1974, 1994; Smirnova, Toropova, 2004). Минимальную численность и минимальную площадь популяции определяли методом увеличивающихся площадок. Размер площадки считался окончательным, как только выявлялся полный онтогенетический состав особей.

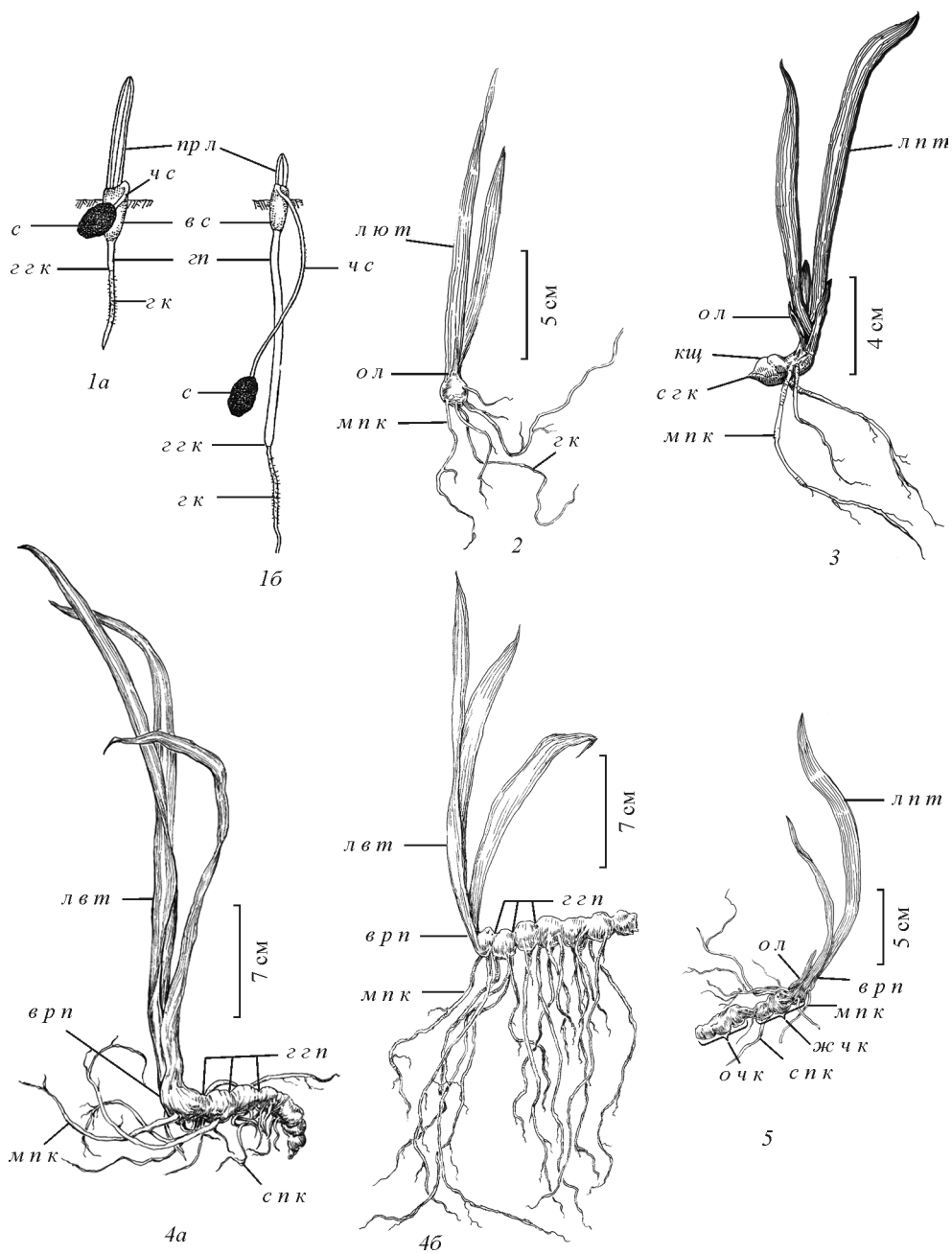
Онтогенетические состояния *Iris aphylla*

В развитии *Iris aphylla* выделено девять онтогенетических состояний.

Семена (se). Форма семени от эллипсоидальной до обратногрушевидной, длина 5—6 мм, ширина 3—4 мм. Зрелые семена коричнево-матовые с морщинистой поверхностью и твердой кожурой, присемянник отсутствует (Rodionenko, 1961; Alekseeva, 2010). В клетках семенной кожуры содержится масло, которое привлекает муравьев (Levina, 1957). Наши наблюдения за разнесом 50 семян показали, что муравьи (*Formica rufa* L.) массово перемещают диаспоры на 0.5 м, а единично — до 5.5 м. Полевая всхожесть семян касатика 60—80 % (Wild., 1979). У некоторых представителей рода *Iris* семена могут находиться в состоянии покоя до 20 лет (Blumenthal et al., 1986).

Проростки (р). Небольшие растения, состоящие из семядоли и главного зародышевого корня. У семядоли выражены влагалище, а также связник и гаустория. Сначала из разрыва семенной кожуры появляется корешок, он всасывает воду с минеральными веществами. Затем начинает расти гипокотиль, углубляющий корешок в почву. Из зародышевой почечки, которую прикрывает влагалище, разворачивается первичный (главный) побег, он несет небольшой зеленый лист (рис. 1, 1а, 1б). Для касатика характерно ремотивное подземное прорастание, при котором проросток удален от семени на значительное расстояние и соединен с ним тонкой средней частью семядоли — связником. Г. И. Родионенко (Rodionenko, 1961) считает это образование черешком семядоли. Связник соединяет в семядоле влагалище и гаусторию, которая высасывает питательные вещества из эндосперма (Akhverdov, Miroeva, 1982). При глубокой заделке семян гипокотиль и связник удлиняются и выносят влагалище с почечкой ближе к поверхности (рис. 1, 1б).

Ювенильные растения (j). Они формируются в год прорастания. Растения теряют связь с семенем. Из верхушечной почки развивается укороченный побег. Он несет 1—3 унифациальных листа ювенильного типа (рис. 1, 2; табл. 1). Эти листья линейной формы и заострены. Они приспособлены к прямому солнечному свету: уплощены с боков и ориентированы вертикально. На укороченном по-



беге формируются обычно четыре придаточных корня белого цвета (рис. 1, 2). Они сокращаются и втягивают розеточный побег в почву. На следующий год корни становятся коричневыми, на них заметна поперечная морщинистость — признак контрактивности. Со временем главный корень отмирает и оставляет рубец. Продолжительность *j*-состояния обычно два года, в неблагоприятных условиях затягивается до пяти.

Имматурные растения (*im*). Однопобеговые особи. Главный розеточный побег несет до четырех унифациальных листьев переходного полувзрослого (имматурного) типа линейно-мечевидной формы (рис. 1, 3). Подземная часть растения состоит из эпигеогенного моноподиально нарастающего корневища, его длина достигает 7 см (табл. 2). Благодаря втягивающей деятельности молодых корней вертикальное положение корневища меняется на горизонтальное. Средняя продолжительность *im*-состояния пять лет, в неблагоприятных условиях может затянуться до восьми.

Виргинильные растения (*v*). Это однопобеговые особи. Их главный розеточный побег несет 2—5 унифациальными листьями взрослого типа (рис. 1, 4а, 4б; табл. 1). Листья дифференцированы по форме: срединные — саблевидные, а верхние — мечевидные. К концу лета на верхушке розеточного побега закладывается терминальная почка, которая после зимнего покоя формирует новый прирост. Длина и толщина эпигеогенного корневища в 2 раза больше, чем у *im* особей (табл. 1). Проксимальная часть корневища у большей части особей отмирает; у этих растений трудно установить абсолютный возраст. Судя по условному возрасту, средняя длительность *v*-состояния семь лет, а максимальная десять.

Квазисенильные растения (*qs*). Это молодые особи, которые формируется в неблагоприятных ценологических условиях и находятся на низком уровне жизненности. В *qs*-состояние могут переходить *im*- и *v*-особи. Они угнетены и похожи на сенильные растения (рис. 1, 5). Их розеточные побеги несут 1—2 листа переходного полувзрослого типа. Толщина корневища сходна с *im*- или с *v*-особями. Однако длина отмершей части корневища равна или превышает живую. Из-за этого число живых придаточных корней в несколько раз меньше, чем у *im*- и *v*-особей нормальной жизненности (табл. 1). Средний условный возраст *qs*-особей шесть лет, максимальный восемь. Судьба этих растений разная. Если за 6—8 лет обстановка в сообществе останется прежней, то *qs*-растения погибают, видимо, растратив все пластические вещества на поддержание многолетнего корне-

Рис. 1. Особи *Iris aphylla* прегенеративного периода.

1а — проросток при неглубокой посадке, 1б — проросток при глубокой посадке (по Rodionenko, 1961, с дополнениями); 2 — ювенильное, 3 — имматурное, 4а — виргинильное семенного происхождения, 4б — виргинильное вегетативного происхождения, 5 — квазисенильное. *в р н* — вегетативный розеточный побег, *в с* — влагалище семязлои, *з з к* — граница между гипокотилем и главным корнем, *з з н* — граница годичных приростов, *з к* — главный корень, *з н* — гипокотиль, *ж ч к* — живая часть корневища, *к ч* — корневище, *л в т* — лист взрослого типа, *л п т* — лист полувзрослого типа, *л ю т* — лист ювенильного типа, *м н к* — молодой придаточный корень, *о л* — отмерший лист, *о ч к* — отмершая часть корневища, *н р л* — первый лист, *с* — семя, *с з к* — след главного корня, *с н к* — старый придаточный корень, *ч с* — черешок семязлои. Автор рисунков Глеб В. Шут.

Fig. 1. *Iris aphylla* plants of pre-reproductive period.

1а — shallow-planted seedling, 1б — deep-planted seedling (after Rodionenko, 1961, with additions); plants: 2 — juvenile, 3 — immature, 4а — virginile of seed origin, 4б — virginile of vegetative origin, 5 — quasisenile. *в р н* — vegetative rosette shoot, *в с* — cotyledon sheath, *з з к* — border between hypocotyl and primary root, *з з н* — border between annual growths, *з к* — primary root, *з н* — hypocotyl, *ж ч к* — living part of rhizome, *к ч* — rhizome, *л в т* — leaf of adult type, *л п т* — leaf of semi-adult type, *л ю т* — leaf of juvenile type, *м н к* — young adventitious root, *о л* — dead leaf, *о ч к* — dead part of rhizome, *н р л* — first leaf, *с* — seed, *с з к* — remnant of primary root, *с н к* — old adventitious root, *ч с* — cotyledon petiole. Pictures by Gleb V. Shut.

вища. Исследования других видов растений (Smirnova et al., 1984) показали, что при улучшении обстановки *qs*-особи способны возобновить активный рост и перейти в генеративное состояние. Наши эксперименты по пересадке *qs*-растений касатика в открытый грунт подтверждают это наблюдение.

Генеративный период (g) состоит из трех онтогенетических состояний: молодого (g_1), средневозрастного (g_2) и старого (g_3). Продолжительность периода от 10 до 30 лет.

Молодые генеративные растения (g_1). Особи в этом онтогенетическом состоянии ветвятся, образуя первичный куст. В отличие от *v*-растений, из верхушечной почки в конце апреля развивается не вегетативный, а полурозеточный вегетативно-генеративный побег. Его морфологическая структура сходна для всех цветущих растений: базальная часть побега розеточная с сильно сближенными листьями, за ней расположена удлинённая часть. Она выносит на поверхность малоцветковое фрондулозное простое закрытое соцветие рацемозного типа. Цветет в конце апреля—начале мая. Плодоносит с начала июля. После плодоношения надземная часть генеративного побега отмирает. От него остается резид с блюдцеобразным углублением от отмершего соцветия. Резид входит в состав корневища. Поскольку с переходом в g_1 -состояние из апикальной меристемы первичного побега образуется соцветие, функцию возобновления берет на себя боковая почка, которая расположена в пазухе зеленого листа в нижней части генеративного побега на укороченном метамере. Из нее в начале лета развивается вегетативный розеточный побег (рис. 2, 1). В результате в g_1 -состоянии моноподиальное нарастание особи сменяется на симподиальное. На боковом вегетативном розеточном побеге формируется до четырех листьев взрослого типа и несколько придаточных корней. Розеточные побеги чаще развиваются по трициклическому типу, реже — по ди- и полициклическому типу. Особи с перерывом в плодоношении создают группу временно нецветущих (g_n). Приостановка цветения необходима для создания резерва ассимилятов, поскольку многие отцветшие растения ослаблены и не содержат достаточного количества запасов для предстоящего плодоношения. По сравнению с *v*-растениями толщина и длина корневища увеличиваются (табл. 2). Согласно условному возрасту, длительность g_1 -состояния от трех до восьми лет.

Средневозрастные генеративные растения (g_2). Весной из верхушечной почки бокового вегетативного розеточного побега развивается полурозеточный вегетативно-генеративный побег. В начале лета в его основании из боковых почек, расположенных в пазухах розеточных листьев, образуется два вегетативных розеточных побега, каждый из них развивает до четырех листьев взрослого типа. Таким образом, в начале g_2 -состояния особи сформированы из трех побегов, один из них генеративный (рис. 2, 2). Осенью надземная часть генеративного побега отмирает. От него остается резид, который соединяет два вегетативных розеточных побега. После плодоношения растения обычно переходят во временно нецветущее состояние (g_n); при этом боковые розеточные побеги обычно развиваются по три- или полициклическому типу. В результате дальнейшего ветвления и роста корневища от центра к периферии формируется рыхлый куст, который напоминает форму полукруга. Его диаметр иногда достигает 50 см. В состав рыхлого куста может входить до 6 полурозеточных вегетативно-генеративных побегов и до 12 вегетативных розеточных побегов. Эти побеги соединены между собой многолетними участками корневищ. Проксимальная часть корневища в рыхлом кусте часто отмирает. Судя по условному возрасту, g_2 -состояние длится от трех до десяти лет.

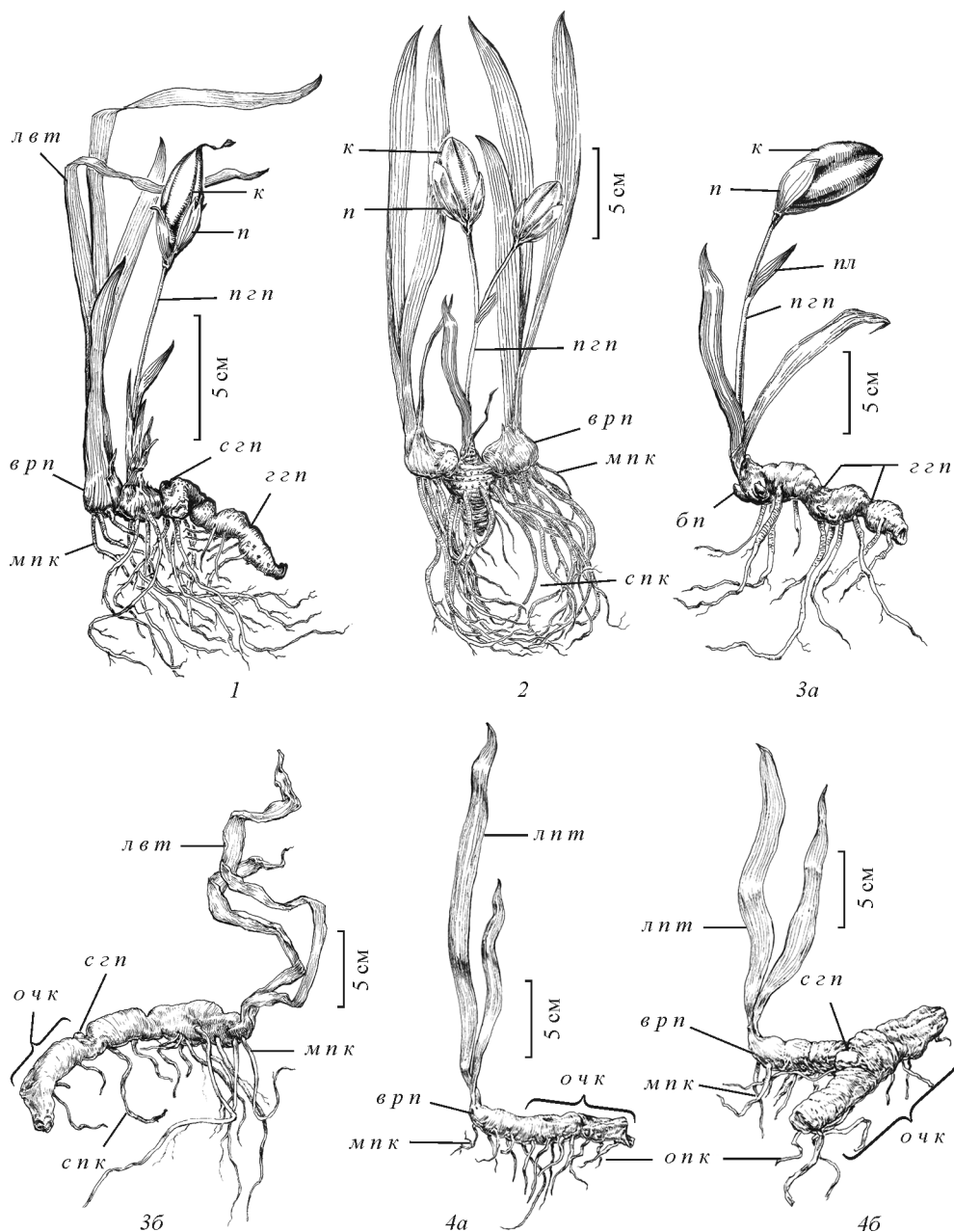


Рис. 2. Особи *Iris aphylla* генеративного и постгенеративного периодов.

1 — молодое генеративное, 2 — средневозрастное генеративное, 3а — старое генеративное, 3б — временно нецветущее старое генеративное, 4а и 4б — варианты сенильных растений; бн — боковая почка, к — коробочка, онк — отмерший придаточный корень, n — прицветник, nzn — полурозеточный вегетативно-генеративный побег, лн — прицветник, сgn — рубец от генеративного побега. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Автор рисунков Глеб В. Шут.

Fig. 2. *Iris aphylla* plants of reproductive and post-reproductive periods.

1 — young reproductive, 2 — mature reproductive, 3а — old reproductive, 3б — temporarily non-flowering old reproductive, 4а and 4б — variants of senile plants; бн — lateral bud, к — seed capsule, онк — dead adventitious roots, n — floral bractlet, nzn — reproductive semirosette shoot, лн — floral bractlet, сgn — scar from reproductive shoot. For the other symbols see Fig. 1. Pictures by Gleb V. Shut.

В конце g_2 -состояния рыхлый куст в результате полной неспециализированной дезинтеграции, которая представляет собой некротическую партикуляцию, распадается и формирует клон. В состав клона входят обычно две фракции особей вегетативного происхождения: 1) виргинильные, представленные неветвящимися партикулами; 2) генеративные в виде ветвящихся партикул. Первая фракция пополняет группу v -растений, а вторая — или группу g_2 -растений, если в состав партикулы входят один и более генеративных побегов и несколько вегетативных розеточных побегов, или группу g_3 -растений, если партикула состоит из одного генеративного побега и одного вегетативного розеточного побега. Особи вегетативного происхождения отличаются от семенных по форме базальной части корневища. У семенных особей годовичные приросты расширяются по ходу нарастания корневища (рис. 1, 4а), а у особей вегетативного происхождения ширина годовичного прироста практически везде одинакова (рис. 1, 4б). Вегетативно возникшие раметы проходят свой частный онтогенез от виргинильного или генеративного состояния до смерти.

Старые генеративные растения (g_3). Особи этого онтогенетического состояния представлены обычно разветвленными партикулами, которые состоят из одного полурозеточного вегетативно-генеративного побега и одного бокового розеточного вегетативного побега. Это свидетельствует о том, что у этих особей по сравнению с g_2 -растениями снижена интенсивность побегообразования. У g_3 -растений отмечаются и другие признаки старения: 1) уменьшаются длина приростов корневища и число формирующихся придаточных корней; 2) промежуток времени между цветениями увеличивается; 3) сокращаются число и размеры розеточных листьев (табл. 2). Видимо, из-за уменьшения листовой поверхности снижаются траты пластических веществ на поддержание корневища. Оно становится рыхлым, проксимальный конец отгнивает на значительную длину. У некоторых цветущих g_3 -особей пазушная почка возобновления не разворачивается и не формирует боковой розеточный побег (рис. 2, 3а); единичные наблюдения за такими особями показали, что они не доживают до следующего года. Судя по условному возрасту, продолжительность g_3 -состояния от четырех до одиннадцати лет.

Сенильные растения (s). Эти растения представлены неразветвленными партикулами (рис. 2, 4а). Они утратили способность к цветению. Симподиальное нарастание особей сменяется снова на моноподиальное. Розеточный побег формирует обычно два зеленых листа. Отличить сенильные особи от виргинильных можно по форме годовичного прироста корневища. У сенильных годовичный прирост корневища напоминает форму усеченного конуса с расширенной базальной частью. Длина и толщина приростов корневища уменьшаются с каждым годом. Приросты не всегда формируют новые придаточные корни. Проксимальная часть корневища разрушена, живыми сохраняются только 4—7 годовичных прироста (рис. 2, 4а, 4б; табл. 2).

Онтогенетические состояния, которые описаны в индивидуальном развитии касатика, использовали для анализа его ценопопуляций.

Состояние ценопопуляций *Iris aphylla* на остепненных лугах

Неконтролируемые палы травы — основной антропогенный фактор, влияющий на ценопопуляции касатика. Пожары заходят с окружающих территорий, на которых используются в сельскохозяйственных целях. На Меловицких склонах

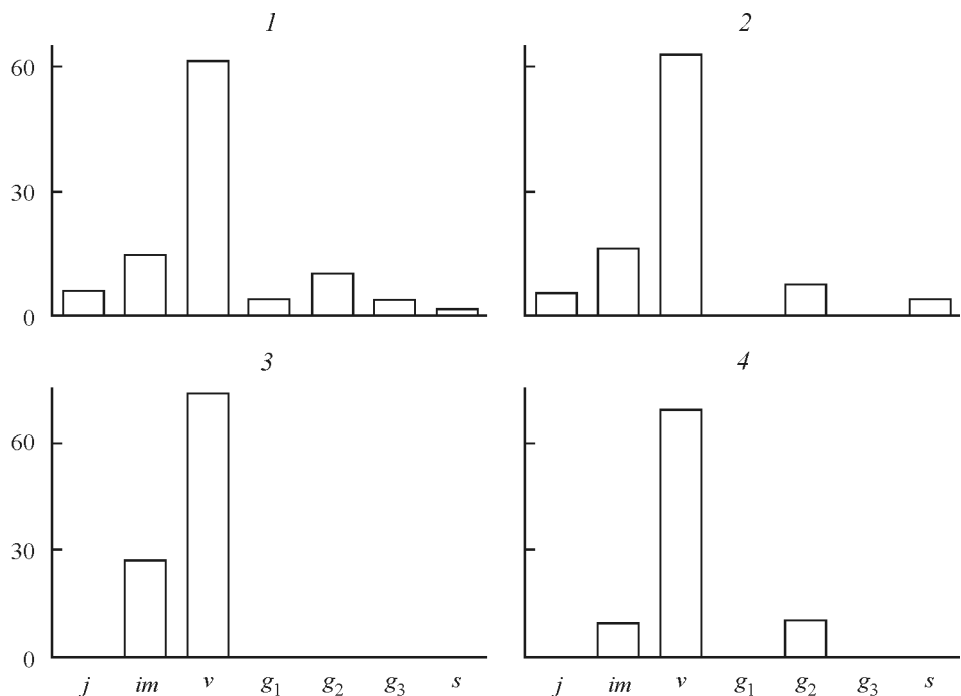


Рис. 3. Онтогенетический спектр ценопопуляций *Iris aphylla* в разных сообществах.

По оси абсцисс — онтогенетические состояния, по оси ординат — доля особей, %. Сообщества: 1 — полидоминантный степной луг, 2 — участки степных лугов под одиночными генеративными деревьями, 3 — степные луга с доминированием *Pteridium aquilinum*, 4 — степные луга с доминированием *Bromus inermis*. Онтогенетические состояния особей: j — ювенильное, im — имматурное, v — виргинильное, g₁ — молодое генеративное, g₂ — средневозрастное генеративное, g₃ — старое генеративное, s — сенильное.

Fig. 3. Ontogenetic spectra of *Iris aphylla* coenopopulations in different plant communities.

X-axis — ontogenetic stages, Y-axis — percentage, the total number of individuals basis. Communities: 1 — polydominant steppe meadow, 2 — steppe meadow sites under single reproductive trees, 3 — steppe meadows with *Pteridium aquilinum* predominance, 4 — steppe meadows with *Bromus inermis* predominance. Ontogenetic stages: j — juvenile, im — immature, v — virginile, g₁ — young reproductive, g₂ — mature reproductive, g₃ — old reproductive, s — senile.

представлены сообщества, которые отличаются частотой палов: полидоминантные степные луга, степные луга с доминированием *Bromus inermis* Leys. и степные луга с доминированием *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. На лугах встречаются одиночные генеративные деревья, которые затеняют травяной покров. Все это отражается на популяционных параметрах касатика.

Полидоминантные степные луга. Они расположены преимущественно на средних участках склонов, которые подвергаются действию палов обычно один раз в два года. Такая частота пожаров не позволяет развиваться конкурентному высокотравью (*Pteridium aquilinum*, *Laserpitium latifolium* L. и др.) и способствует содоминированию касатика в травяном покрове. В сообществах возрастная структура касатика близка к характерному онтогенетическому спектру. По соотношению численности онтогенетических групп ценопопуляция касатика относится к левостороннему типу с наибольшим числом im- и v-особей (рис. 3, 1). Такое участие онтогенетических групп определяется биологическими свойствами вида. Так, относительно большое число im-особей формируется благодаря высокой полевой всхожести семян и относительно быстрому переходу в im-состояние, а максимум на v-растениях — за счет вегетативного пополнения, а так-

же вследствие относительно большой длительности этого онтогенетического состояния (табл. 1). О близости возрастной структуры к характерному спектру свидетельствует и относительно высокая плотность ценопопуляции касатика — 82 особи на кв. м. Обстановка в сообществе способствует стабильности онтогенетической структуры. Муравьи и мелкие мышевидные грызуны благоприятствуют массовому прорастанию семян. Они рыхлят субстрат, разрезают травяной покров и соответственно усиливают аэрацию почвы, повышают ее температуру и микробиологическую активность (Evstigneev et al., 1999; Dauber, Wolters, 2000). Не случайно *p*- и *j*-особи касатика чаще приурочены к этим нарушениям. Метод увеличивающихся площадок показал, что минимальная площадь, на которой может реализоваться непрерывный оборот поколений касатика и выявляется его характерный онтогенетический спектр, составляет 5 м², а минимальная численность — 383 особи.

Участки остепненных лугов под одиночными деревьями. Здесь частота палов аналогична предыдущему сообществу. При этом освещенность под кроной дерева на уровне листовой поверхности касатика составляет только 50 % от открытого места. Из-за ограниченного светового довольствия касатик теряет позиции в сообществе: плотность популяции уменьшается в 1.6 раза. Особи, которые растут в наиболее темных участках, не могут пройти весь онтогенез. Они развиваются только до *v*-состояния. Видимо, пластических веществ не хватает для формирования генеративных органов. Единичные цветущие экземпляры встречаются только по периферии крон. Однако появляющиеся генеративные особи быстро переходят в *s*-состояние. Небольшое число *j*-особей формируется из семян, которые заносят муравьи из окружающих сообществ. В результате образуется неполночленный онтогенетический спектр, при котором не может реализоваться устойчивый оборот поколений (рис. 3, 2).

Остепненные луга с доминированием *Pteridium aquilinum*. Эти сообщества расположены преимущественно в нижней части склонов. Пожары на склоны заходят с плакора. Часть палов не доходит до низа, поскольку тушится восходящими потоками воздуха. Как следствие нижняя часть склонов реже подвергается действию палов — обычно один раз в три года. В этих условиях орляк формирует ценотически замкнутые заросли. Освещенность под пологом сомкнутых вайй не бывает выше 2 % от открытого места. Н. И. Шорина (Shorina, 1981) показала, что орляк способен существенно насыщать почву корневищами, а также может длительно удерживать за собой территорию. В результате в зарослях орляка плотность ценопопуляции касатика сокращается до 7 особей на 1 м², а онтогенетический спектр становится фрагментарным, в котором сохранились только единичные *im*- и *v*-растения (рис. 3, 3). Со временем ценопопуляция касатика, видимо, здесь исчезнет.

Остепненные луга с доминированием *Bromus inermis*. Они находятся в верхней части склона и ежегодно подвергаются палам. В результате формируются монодоминантные сообщества из *Bromus inermis*, у которого почки возобновления расположены на значительной глубине и защищены от огня. Ежегодные пожары не позволяют приживаться проросткам касатика, а также постепенно уничтожают уцелевшие особи этого вида, поскольку их почки возобновления расположены близко к поверхности почвы. В настоящее время от популяций касатика остались только единичные особи (рис. 3, 4), которые с течением времени погибают от ежегодных палов.

Заключение

При переходе из одного онтогенетического состояния в другое меняется морфологическая структура особей. Семенные растения от проростков до виргинильных представлены первичным побегом. У j -особей на первичном побеге формируются листья ювенильного типа, у im — переходного полувзрослого (имматурного) типа, а у v — взрослого типа. В g_1 -состоянии растения представляют собой первичный куст, который состоит из одного полурозеточного вегетативно-генеративного побега и одного вегетативного розеточного побега. В этом онтогенетическом состоянии моноподиальное нарастание особи сменяется на симподиальное: верхушечная почка первичного побега прекращает свою меристематическую деятельность, из нее формируется соцветие. В g_2 -состоянии касатик представляет собой рыхлый куст, в состав которого входит несколько полурозеточных вегетативно-генеративных побегов и несколько вегетативных розеточных побегов. В конце g_2 -состояния рыхлый куст в результате полной неспециализированной дезинтеграции распадается и формирует клон. В состав клона входят обычно две фракции особей вегетативного происхождения: 1) виргинильные, представленные неветвящимися партикулами; 2) генеративные в виде ветвящихся партикул. У g_3 -растений снижается интенсивность побегообразования. Их разветвленная партикула состоит из одного полурозеточного вегетативно-генеративного побега и одного бокового розеточного вегетативного побега. Крайнее старческое проявление у касатика — s -особи, которые утратили способность к плодоношению. Они представлены неразветвленными партикулами.

Наилучшие условия для развития ценопопуляций касатика в изученных ценозах создаются в остепненных луговых сообществах, которые подвергаются действию палов один раз в два года. Такая частота пожаров сдерживает развитие древесных растений и высокотравья. В этой обстановке в ценопопуляции касатика формируется полночленный онтогенетический спектр левостороннего типа с максимумом на im - и v -особях, при котором осуществляется устойчивый оборот поколений. Возрастная структура касатика близка к характерному онтогенетическому спектру. Минимальная площадь, на которой может осуществляться непрерывный оборот поколений, составляет 5 м², а минимальная численность — 383 особи. При сокращении частоты пожаров (один раз в три года) формируются темные заросли из орляка, в которых сохраняются только единичные особи касатика. Ежегодные палы также неблагоприятны для этого вида: они вытесняют касатик из сообщества, уничтожая взрослые особи и сокращая семенные инвазии. Появление на склонах генеративных деревьев снижает световое довольствие касатика и уменьшает его численность.

Благодарности

Работа Е. В. Ручинской и А. В. Горнова выполнена в рамках ГЗ ЦЭПЛ РАН и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15-29-02697 офи_м).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Akhverdov, Miroeva] Ахвердов А. А., Мироева Н. В. 1982. Биология ирисов флоры Армении. Ереван. 84 с.
- [Aleksseeva] Алексеева Н. Б. 2010. Морфология семян некоторых видов рода *Iris* (Iridaceae) в связи с систематикой рода. — Бот. журн. 95(3): 345—350.

- Bilz M., Kell S. P., Maxted N., Lansdown R. V. 2011. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg. 130 p.
- Blumental A., Lerner H. R., Werker E., Poljakoff-Mayber A. 1986. Germination preventing mechanisms in Iris Seeds. — Ann. Bot. 58(4): 551—561.
- [Cheremushkina] Черемушкина В. А. 2004. Биология луков Евразии. Новосибирск. 276 с.
- [Chistyakova] Чистякова А. А. 1994. Реконструкция возрастной и пространственной структуры популяций деревьев. — В кн.: Восточноевропейские широколиственные леса. М. 1994. С. 132—143.
- [Coenopopulations...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 184 с.
- Dauber J., Wolters V. 2000. Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. — Soil Biol. Biochem. 32: 93—99.
- [East-European...] Восточноевропейские широколиственные леса. 1994. М. 364 с.
- [Evstigneev, Kharlampieva] Евстигнеев О. И., Харлампиева М. В. 2014. Онтогенез и состояние популяций *Ligularia sibirica* (Asteraceae) в ненарушенных ельниках на низинных болотах (Брянская область). — Бот. журн. 99(6): 670—681.
- [Evstigneev et al.] Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Беляков К. В., Браславская Т. Ю., Романовский А. М., Рубашко Г. Е., Сарычева Е. П., Федотов Ю. П. 1999. Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск. 176 с.
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview. — Russian Journal of Ecosystem Ecology. 1(2): 1—31.
- [Gornov et al.] Горнов А. В., Ручинская Е. В., Евстигнеев О. И. 2016. Деградация лугово-степных сообществ на Меловицких склонах (Брянская область). — В сб.: Матер. Всерос. конф. «Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования». Пенза. С. 224—226.
- [Gornova, Evstigneev] Горнова М. В., Евстигнеев О. И. 2016. Онтогенез и состояние ценопопуляций *Melandrium dioicum* (Cariophyllaceae) в высокотравных ельниках зоны широколиственных лесов (Брянская область). — Бот. журн. 101(8): 896—910.
- [Levina] Левина Р. Е. 1957. Способы распространения плодов и семян. М. 358 с.
- [Odum] Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М. 376 с.
- [Panasenکو et al.] Панасенко Н. Н., Евстигнеев О. И., Горнов А. В., Ручинская Е. В. 2015. К флоре памятника природы «Меловицкие склоны» (Брянская область). — Бюллетень Брянского отделения РБО. 2(6): 17—25.
- [Rabotnov] Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л. 6: 7—204.
- [Red...] Красная книга Брянской области. Растения, грибы. 2004. Брянск. 272 с.
- [Red...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Rodionenko] Родионенко Г. И. 1961. Род Ирис — *Iris* L. Вопросы морфологии, биологии, эволюции и систематики. М.; Л. 215 с.
- [Shorina] Шорина Н. И. 1981. Строение зарослей папоротника-орляка и связи его с морфологией. — В кн.: Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М. С. 213—232.
- [Smirnova] Смирнова О. В. 1967. Жизненный цикл пролески сибирской (*Scilla sibirica* Andr.). — Биологические науки. 9: 76—84.
- [Smirnova] Смирнова О. В. 1987. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. 208 с.
- [Smirnova et al.] Смирнова О. В., Чистякова А. А., Истомина И. И. 1984. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений. — Журн. общ. биологии. 1984. 45(2): 216—225.
- [Smirnova et al.] Смирнова О. В., Возняк Р. Р., Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Носач Н. Я., Попадюк Р. В., Самойленко В. К., Торопова Н. А. 1991. Популяционная диагностика и прогнозы развития заповедных лесных массивов (на примере Каневского заповедника) — Бот. журн. 76(6): 860—871.
- [Smirnova, Todorova] Смирнова О. В., Торопова Н. В. 2004. Общие представления популяционной биологии и экологии растений. — В кн.: Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М. Кн. 1. С. 154—164.
- [Uranov] Уранов А. А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биологические науки. 2: 7—34.
- [Vegetation...] Растительность европейской части СССР. 1980. Л. 431 с.
- [Wild...] Дикорастущие растения Ставропольского края. 1979. Ставрополь. 138 с.
- [Zaugolnova] Заугольнова Л. Б. 1974. Связь возрастного спектра ценопопуляций с биологическими свойствами вида (на примере *Acantholimon diapiensoides* Bge). — В кн.: Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М. С. 38—55.

- [Zaugolnova] Заугольнова Л. Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 70 с.
- [Zaugolnova, Smirnova] Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. 1978. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика. — Журнал общей биологии. 39(6): 849—858.
- [Zaugolnova et al.] Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В., Комаров А. С., Ханина Л. Г. 1993. Мониторинг фитопопуляций. — Успехи современной биологии. 113(4): 402—414.
- [Zhukova] Жукова Л. А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.

Botanicheskii Zhurnal, 2018. 103(2): 207—223

О. И. Evstigneev,¹ Е. В. Ruchinskaya,² А. В. Gornov²

ONTOGENY AND STATE OF *IRIS APHYLLA* (IRIDACEAE) COENOPOPOPULATIONS IN BRYANSK REGION

¹ State Biosphere Nature Reserve «Bryanskii Les»
Nerussa Station, Suzemskii District, Bryansk Region, 242180, Russia

E-mail: quercus_eo@mail.ru

² Center for Forest Ecology and Productivity RAS
Profsoyuznaya Str., 84/32, Moscow, 117997, Russia

E-mail: elena.ruchinskaya@gmail.com

Iris aphylla was studied in the area of the Melovitskiye Slopes Natural Monument (southeastern Bryansk Region) where communities of steppe plants in the forest zone are preserved. Based on the concept of biological age of plants, 9 ontogenetic stages (seed, seedling, juvenile, immature, virginile, young reproductive, mature reproductive, old reproductive and senile) were distinguished in the individual development of *I. aphylla*. The ontogenetic stages were used to reveal a characteristic ontogenetic spectrum of *I. aphylla*. The characteristic ontogenetic spectrum of *I. aphylla* belongs to the left-hand type with a maximum on immature and mature vegetative individuals. Turnover of generations in the populations *I. aphylla* can be maintained only when this ontogenetic structure is sustained. Minimum area (5 sq. m) and minimum number (383 plants) of the *I. aphylla* population with normal turnover of generations have been identified. It was demonstrated that the stable structure of *I. aphylla* populations is maintained due to permanent burrowing activities of ants and small rodents who create open sites among the soil cover necessary for seed regeneration.

Key words: *Iris aphylla*, biological age, ontogeny, coenopopulation, characteristic ontogenetic spectrum, elementary demographic unit, steppe meadow.

Acknowledgements

The work of E. V. Ruchinskaya and A. V. Gornov was carried out within the framework of the institutional research project of the Center for Forest Ecology and Productivity RAS, and with a support of the Russian Foundation for Basic Research (project N 15-29-02697 офи_м).

REFERENCES

- Akhverdov A. A., Miroeva N. V. 1982. Biologiya irisov flory Armenii [Iris biology of Armenia flora]. Erevan. 84 p. (In Russ.).
- Alekseeva N. B. 2010. Seed coat morphology of some species of *Iris* (Iridaceae) in the context of the genus taxonomy. — Botanicheskii Zhurnal. 95(3): 345—350. (In Russ.).
- Bilz M., Kell S. P., Maxted, Lansdown R. V. 2011. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg. 2011. 130 p.
- Blumental A., Lerner H. R., Werker E., Poljakoff-Mayber A. (1986) Germination preventing mechanisms in Iris Seeds. — Ann. Bot. 58(4): 551—561.
- Cheremushkina V. A. 2004. Biology of *Allium* species in Eurasia. Novosibirsk. 276 p. (In Russ.).
- Chistyacova A. A. 1994. Rekonsruktsiya vozrastnoi i prostranstvennoi struktury populyatsii derev [Reconstruction of age and spatial structure of tree populations]. — In: East-European broad-leaved forests. Moscow. 1994. P. 132—143. (In Russ.).

- Dauber J., Wolters V. 2000. Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. — *Soil Biol. Biochem.* 32: 93—99.
- Dikorastushchie rasteniya Stavropolskogo kraia [Wild plants of Stavropol region]. 1979. Stavropol. 138 p.
- Evstigneev O. I., Kharlampieva M. V. 2014. Ontogeny and the population state of *Ligularia sibirica* (Asteraceae) in undisturbed swamped spruce forest in Bryansk region. — *Bot. Zhurn.* 99(6): 670—681. (In Russ.).
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Belyakov K. V., Braslavskaya T. Y., Romanovskiy A. M., Rubashko G. E., Saryicheva E. P., Fedotov Y. P. 1999. Biogeotsenoticheskii pokrov Nerusso-Desnyanskogo Polesya: mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobrazia [Biogeocenotic cover Nerusso-Desna Polesie: mechanisms of biodiversity maintaining]. Bryansk. 176 p. (In Russ.).
- Evstigneev O. I., Korotkov V. N. 2016. Ontogenetic stages of trees: an overview. — *Russian Journal of Ecosystem Ecology.* 1(2): 1—31.
- Gornov A. V., Ruchinskaya E. V., Evstigneev O. I. 2016. Degradatsiya lugovo-stepnykh soobshchestv na Melovitskikh klonakh (Bryanskaya oblast) [Degradation of meadow-steppe community on Melovitskie slopes (Bryansk region)]. — In: Materials of the international scientific school-conference «Modern concepts of ecology of biological systems and their role in solving the problems of conservation and environmental management». Penza. P. 224—226. (In Russ.).
- Gornova M. V., Evstigneev O. I. 2016. Ontogeny and state of coenopopulations of *Melandrium dioicum* (Caryophyllaceae) in tall herb spruce forests in broadleaved forest zone (Bryansk region). — *Bot. Zhurn.* 101(8): 896—910. (In Russ.).
- Levina R. E. 1957. Sposoby rasprostraneniya plodov i semyan [Dissemination ways of fruits and seeds]. Moscow. 358 p. (In Russ.).
- Odum E. 1986. Ecology. Vol. 2. Moscow. 376 p. (In Russ.).
- Panasenko N. N., Evstigneev O. I., Gornov A. V., Ruchinskaya E. V. 2015. Flora of the Natural Monument «Melovitskie sklony» (Bryansk region). — *Biulleten Bryanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva.* 2: 17—25. (In Russ.).
- Rabotnov T. A. 1950. Life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses. — *Trudy BIN RAN SSSR. Seria 3. Geobotanika.* Moscow; Leningrad. 6: 77—204. (In Russ.).
- Red data book of Bryansk region. Plants, fungus. 2004. Bryansk. 272 p. (In Russ.).
- Red data book of Russian Federation (plants and fungus). 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Rodionenko G. I. 1961. Rod Iris — *Iris* L. Voprosy morfologii, biologii, evolyutsii i sistematiki [The genus Iris — *Iris* L. Questions of morphology, biology, evolution and systematics]. Moscow; Leningrad. 215 p. (In Russ.).
- Smirnova O. V. 1967. Zhiznennyi tsikl proleski sibirskoi (*Scilla sibirica* Andr.) [Life cycle of Siberian bluebell (*Scilla sibirica* Andr.)]. — *Biologicheskie nauki.* 9: 76—84. (In Russ.).
- Smirnova O. V. 1987. Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov [The structure of deciduous forests grass cover]. Moscow. 208 c. (In Russ.).
- Smirnova O. V., Chistiakova A. A., Istomina I. I. 1984. Quasisenile as one of manifestations of phytocenotic tolerance of the plants. — *Zhurnal obshchei biologii.* 45(2): 216—225. (In Russ.).
- Smirnova O. V., Toropova N. V. 2004. Obshchie predstavleniya populyatsionnoi biologii i ekologii rastenii [General views of population biology and plant ecology]. — In: *Vostochnoevropeiskie lesa* [Eastern European forests]. Moscow. B. 1. P. 154—164.
- Smirnova O. V., Voznyak R. R., Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Nosach N. Y., Popadyuk R. V., Samoilenko V. K., Toropova N. A. 1991. The population diagnostics and prognosis of development of protected forests (the Kanevsky reservation taken as an example). — *Bot. Zhurn.* 76(6): 860—871. (In Russ.).
- Tsenopopulatsii rastenii (ocherki populyatsionnoy biologii) [Plant coenopopulations (essays of plant population biology)]. 1988. Moscow. 184 p. (In Russ.).
- Uranov A. A. 1975. Vozrastnoi spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [The age spectrum of cenopopulations as a function of time and energy wave processes]. — *Nauchnye doklady Vysheish skoly. Biologicheskie nauki.* (2): 7—34. (In Russ.).
- Vegetation of the European part of the USSR. 1980. Leningrad. 431 p. (In Russ.).
- Vostochnoevropeiskie shirokolistvennye lesa [East-European broad-leaved forests]. 1994. Moscow. 364 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L. B. 1974. Svyaz vozrastnogo spektra tsenopopulatsii s biologicheskimi svoistvami vida (na primere *Acantholimon diapensioides* Bge) [Connection of the coenopopulations age spectrum with biological species properties (*Acantholimon diapensioides* Bge taken as an example)]. — In: *Vozrastnoi sostav populyatsii tsvetkovykh rastenii v svyazi s ikh ontogenezom.* Moscow. C. 38—55. (In Russ.).
- Zaugolnova L. B. 1994. The structure of seed plants and the problems of its monitoring: Diss. ... Doct. Sci. St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).

Zaugolnova L. B., Smirnova O. V. 1978. Age structure of cenopopulations of perennial plants and its dynamics. — Zhurnal obshchei biologii. 39(6): 849—858. (In Russ.).

Zaugolnova L. B., Smirnova O. V., Komarov A. S., Khanina L. G. 1993. Monitoring of fitopopulations. — Uspekhi sovremennoi biologii. 113(4): 402—414. (In Russ.).

Zhukova L. A. 1995. Populyatsionnaya zhizn lugovykh pastenii [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola. 224 p.

Бот. журн., 2018. 103(2): 223—229

© М. Ш. Минжал, В. А. Болдырев, А. М. Захаревич

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РУБЧИКА И МИКРОПИЛЕ У СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *IRIS* (IRIDACEAE)

Саратовский национальный исследовательский государственный

университет им. Н. Г. Чернышевского,

ул. Астраханская, 83, Саратов, 410012, Россия

E-mail: boldyrev52@bk.ru

Поступила 09.02.2017

Выявлены микроморфологические признаки рубчика и микропиле у зрелых сухих семян пяти видов дикорастущих ирисов (*Iris aphylla* L., *I. halophylla* Pall., *I. pumila* L., *I. pseudacorus* L., *I. sibirica* L.) из Саратовской обл. с использованием сканирующего электронного микроскопа и стереомикроскопа. Семена проращивались в чашках Петри на фильтровальной бумаге для точного определения местоположения микропиле во время появления зародышей. Результаты исследования показали четкие различия в морфологическом строении семян изученных видов, которые включают в себя форму, орнаментацию рубчика и микропиле, положение и расстояние между рубчиком и микропиле, что позволяет использовать указанные морфологические признаки в качестве диагностирующих в таксономии исследованного рода.

Ключевые слова: Iridaceae, *Iris*, морфология семени, рубчик, микропиле, таксономия.

Морфологические и анатомические признаки семян цветковых растений сравнительно давно и успешно используются как весьма надежные диагностические критерии (Rodionenko, 1961; Takhtajan, 1985; Wilson, 2006; Alexeeva, 2010). Среди морфологических признаков семени область рубчика и микропиле имеет таксономическое значение (Park, Park, 2002; Fawzi, 2011; Romanova, Kravtsova, 2016; Khedia et al., 2017). В сем. Iridaceae морфоанатомические признаки плодов и семян могут быть применены в качестве диагностических (Alexeeva, 2013). Несмотря на то что многие виды этого семейства активно изучаются в отношении систематики, таксономии и эволюции, их репродуктивные системы остаются мало изученными или не изученными вовсе (Kaigorodova et al., 2012).

Целью настоящей работы было выявление пространственного размещения и морфологических особенностей рубчика и микропиле у семян ирисов флоры Саратовской обл. для выявления диагностических признаков при таксономии растений исследованного рода. Все изученные виды ирисов (ирис безлистный — *Iris aphylla* L., ирис карликовый — *I. pumila* L., ирис сибирский — *I. sibirica* L., ирис солелюбивый — *I. halophylla* Pall., ирис айровидный *Iris pseudacorus* L.) внесены в Красную книгу Саратовской области (Krasnaya., 2006) и рекомендованы для включения в очередное ее издание (Arkhipova et al., 2016).