

Федеральное государственное бюджетное учреждение  
Южно-Уральский ботанический сад-институт  
обособленное структурное подразделение Уфимского федерального исследовательского  
центра Российской академии наук

*На правах рукописи*

Юсупова Оксана Васлямовна

**БИОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *ANEMONASTRUM BIARMIENSE*  
(JUZ.) HOLUB НА ЮЖНОМ УРАЛЕ**

03.02.01. Ботаника

**НАУЧНЫЙ ДОКЛАД**

Уфа – 2020

Диссертационная работа выполнена в лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений Южно-Уральского ботанического сада-института – обособленного структурного подразделения Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук

Научный руководитель:

**Абрамова Лариса Михайловна**, доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки РБ и РФ, главный научный сотрудник лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений Федерального государственного учреждения науки Южно-Уральского ботанического сада-института – обособленного структурного подразделения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук

Рецензенты:

**Шмелев Николай Александрович**

кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии, экологии и химии Бирского филиала Башкирского государственного университета

**Голованов Ярослав Михайлович**

Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений Федерального государственного учреждения науки Южно-Уральского ботанического сада-института – обособленного структурного подразделения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Эндемичные и реликтовые виды растений являются актуальными объектами изучения с точки зрения своей уникальности и уязвимости (Минеева, 1984; Мулдашев и др., 1985, Абрамова и др., 2001; Горчаковский, Хохлова, 2001; Баландин, Ладыгин, 2008; Каримова и др., 2013; 2016) и служат ценным материалом в познании закономерностей изменения флоры, ее формирования и развития. Одним из широко распространенных в голарктическом флористическом царстве умеренных и холодных областей земного шара является семейство Лютиковые (*Ranunculaceae* Juz.), содержащее ряд редких и эндемичных родов и видов, большинство которых приурочено к горно-лесному поясу. В их числе род *Anemonastrum* (Juz.) Holub – ветренник, характеризующийся аркто-монтанным типом распространения с разорванным ареалом (Стародубцев, 1991). Типовая подсекция *Anemonastrum* представляет собой сложную в систематическом отношении группу близкородственных видов, которые ранее объединяли в один полиморфный вид – *Anemone narcissiflora* L. (ветреница нарциссоцветная) (Юзепчук, 1937; Васильченко, 1959).

На территории Уральской горной страны род *Anemonastrum* включает 3 вида – *A. biarmiense* (Juz.) Holub – в. пермский, *A. crinitum* (Juz.) Holub – в. косматый, *A. sibiricum* (L.) Holub – в. сибирский (Мамаев, Князев, 1995). *A. biarmiense* – малоизученный эндем Урала, широко распространенный в верхних поясах гор от Южного Урала до южной части Полярного Урала. Морфологически и биологически близок к двум другим видам рода. Охраняется в ряде регионов России и включен в список таксонов Российской Федерации, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и мониторинге (Красная книга РФ, 2008).

**Цели и задачи исследования.** Целью работы является комплексное изучение эколого-биологических особенностей природных ценопопуляций *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub в горной области Южного Урала для оценки их состояния в природной среде.

Для достижения данной цели решались следующие задачи:

1. Охарактеризовать эколого-фитоценоотическую приуроченность *A. biarmiense* на Южном Урале и определить синтаксономическое положение сообществ с его участием в системе единиц растительности Башкортостана.
2. Описать онтогенез, возрастную структуру и демографические характеристики природных ценопопуляций, их динамику.
3. Проанализировать изменчивость морфометрических параметров *A. biarmiense* в высотно-поясном ряду и выявить их разногодичную динамику. Оценить влияние комплекса экологических и сезонных факторов на морфометрические параметры.
4. Выявить виталитетную структуру ценопопуляций и ее временную динамику.
5. Оценить семенную продуктивность вида и ее разногодичную динамику в разных поясах растительности.

### **Основные положения выносимые на защиту.**

1. *Anemonastrum biarmiense* имеет широкую эколого-ценотическую амплитуду, наиболее оптимальными местообитаниями на Южном Урале являются влажные травяно-моховые тундровые луга и подгольцовые редколесья, что подтверждается высокой плотностью особей и жизненным состоянием ценопопуляций.

2. С повышением высотного градиента в горах Южного Урала от высококотравных лугов до тундровых сообществ проявляется адаптация растений *A. biarmiense* в виде миниатюризации и компактности жизненной формы.

3. Показатели семенной продуктивности вида имеют высокие значения в горно-лесном поясе.

**Научная новизна и практическая значимость.** Впервые на Южном Урале проведено комплексное изучение эколого-биологических особенностей высокогорного эндемичного вида *A. biarmiense*. Получены оригинальные данные о плотности, семенной продуктивности, возрастном составе, жизненности и структуре его ценопопуляций. Впервые изучены разногодичная динамика параметров растений и семенной продуктивности. Выявленные особенности биологии, экологии и плодоношения изучаемого вида могут быть востребованы при организации системы мониторинга состояния популяций редких и эндемичных растений, а также могут быть использованы при чтении курсов ботаники, экологии и охраны природы.

**Апробация работы.** Основные положения диссертации доложены на Всероссийской научно-практической конференции «Природа, наука и туризм», посвященной 30-летию юбилею Национального парка «Башкирия» (2016); на XVI Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2017); на VII Международной научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2019).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 12 печатных работ, из них 6 в журналах ВАК, 1 – в журнале Scopus, 4 – в сборниках материалов конференций и 1 – в международном журнале. Материалы исследований представлены в ежегодных книгах «Летописи природы Южно-Уральского заповедника».

**Структура и объем диссертации.** Диссертационная работа состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы (205 источников), трех приложений. Работа изложена на 218 страницах машинописного текста, включает 21 таблицу и 23 рисунка.

**Декларация личного участия автора.** Тема, цель, задачи и методы исследований определены автором совместно с научным руководителем. Сбор и обработка материалов в течение полевых сезонов 2015–2018 гг., статистическая обработка, анализ и обсуждение полученных результатов осуществлен лично автором. Вклад автора в написание совместных публикаций составляет более 70%.

## ГЛАВА I. ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЙ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

Представлен анализ работ по систематическому положению, характеристике, распространению и редкости представителей рода *Anemonastrum* Holub (Юзепчук, 1937; Holub, 1977; Редкие..., 1978; Зиман, 1982; Горчаковский, Шурова, 1982; Стародубцев, 1985; Кучеров и др., 1987; Мамаев, Князев, 1995; Цвелев, 2001; Куликов, 2005; Эндемичные растения, 2013; Черепанин Р.М., 2017), по применению в медицине и фитодизайне (Martin et al., 1990, Трофимова, 1961; Князев, 1982), современному состоянию исследований представителей рода *Anemonastrum* и *A. biarmiense* (Вернигор, 1981; Томилова, 1976, 1982; Виравчава, 1983; Минеева, 1985; Dutton et al., 1995; Бобрецова, 2002; Malinovskij, 2002; Нухимовский, 2002; Дегтева, 2008; Дегтева, Дубровский, 2009; Плотникова, 2009; Hoot et al., 2012; Кияк, 2013; Дубровский и др., 2013; Каримова и др., 2013; Канев и др., 2014; Полетаева, 2015; Abdaladze et al., 2015; Mosyakin, 2016, 2018; Валуйских и др., 2017; Mosyakin, Lange, 2018; Валуйских, Канев, 2019), по изучению растительных сообществ Урала с участием *A. biarmiense* (Горчаковский, 1966; Шарафутдинов, 1983; Фамелис и др., 1983; Ишбирдин и др., 1996; Баландин, Ладыгин, 2002; Баландин, 2009; 2010; Широких и др., 2018).

## ГЛАВА II. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования природных ценопопуляций (ЦП) *Anemonastrum biarmiense* проводились с 2015 по 2018 гг. в горной области Южного Урала, на территориях Южно-Уральского государственного природного заповедника (Республика Башкортостан), Природного парка «Иремель» и Национальных парков «Зюраткуль» и «Таганай» (Челябинская область), а также в приграничных областях в пределах указанной природной зоны. Изучение популяционных характеристик и биологических особенностей *A. biarmiense* проводилось в 29 локалитетах вида, в общей сложности на 870 пробных площадях (рис. 1).

Характеристика природных условий районов исследований приведена согласно схеме физико-географического районирования Южного Урала (Почвы Башкортостана, 1995; Кадыльников, 1964; 1966; Горичев, 2008).

Для анализа фитоценотической приуроченности сообществ с участием *A. biarmiense* использованы собственные материалы и опубликованные данные (Ишбирдин и др., 1996; Мартыненко и др., 2003, 2005, Флора и растительность..., 2008; Широких и др., 2010, 2012, 2018; Ямалов и др., 2012; Кунафин, 2014). Для оценки экологии вида задействовано 350 геоботанических описания, из них 283 – из базы данных лаборатории геоботаники и растительных ресурсов УИБ УФИЦ РАН (Martynenko et al., 2012), а также 67 собственных описаний автора. Эколого-флористическая классификация сообществ выполнялась методом классического синтаксономического анализа (Braun-Blanquet, 1964; Миркин и др., 2000). Названия растений даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (Черепанов, 1995).

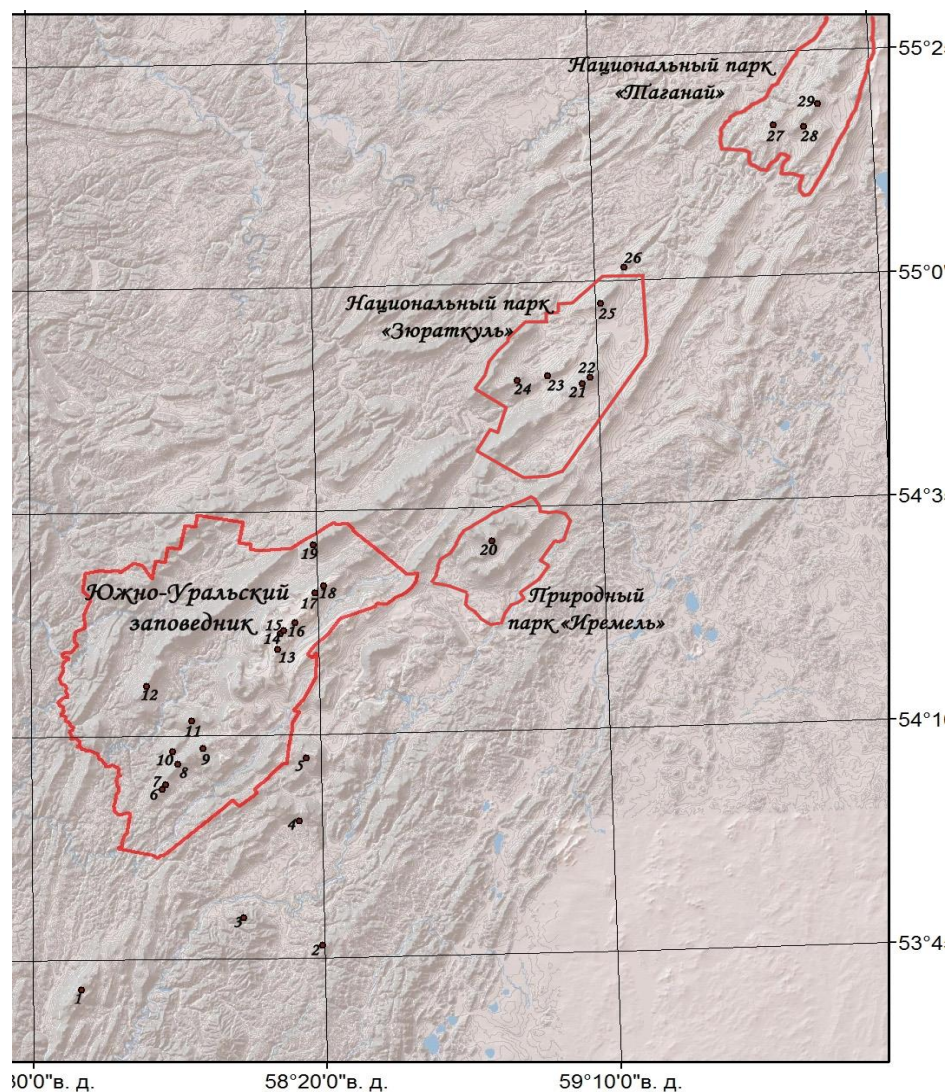


Рис.1. Схема расположения ценопопуляций *A. biarmiense* на Южном Урале.

1 – Б. Шатак; 2 – Арвяк-рязь; 3 – Крака; 4 – Золотые шишки; 5 – Ялангас; 6 – Дунан-сунган; 7 – Дунан-сунган с-в; 8 – Юша; 9 – Василевские поляны; 10 – Белятур; 11 – Нараташ; 12 – Казабиль; 13 – Условно Угловая (хр. Машак); 14 – Безымянная (хр. Машак); 15 – Именинная (хр. Машак); 16 – седловина хр. Машак; 17 – Плечо г. Медвежьей; 18 – г. Медвежья; 19 – Б. Шелом; 20 – Б. Ирмель; 21 – Б. Нургуш 2; 22 – Б. Нургуш; 23 – Москаль; 24 – Уван; 25 – Зюраткуль; 26 – Магнитка; 27 – Черная скала; 28 – Гремучий ключ; 29 – Круглица.

Ординация растительных сообществ выполнена DCA-методом, реализованным в приложении CANOCO (Ter Braak, Smilauer, 2002). Для оценки экологических параметров местообитаний применена откорректированная для Южно-Уральского региона шкала Д.Н. Цыганова (Широких, Зверев, 2012). Подсчет средневзвешенных значений экологических переменных проводился в интегрированной геоботанической системе IBIS (2007).

При выделении возрастных состояний и изучения особенностей онтогенеза опирались на методические принципы и подходы, изложенные в работах Т.А. Работнова (1950), И.Г. Серебрякова (19646), Ценопопуляции... (1988), Л.А. Жуковой (1995), Л.Г. Наумовой, Ю.А. Злобина (2009), М.В. Маркова (2012). При

изучении динамики возрастных состояний, в каждой ценопопуляции ежегодно на 30 площадках в 1 м<sup>2</sup> подсчитывали число особей всех возрастных групп.

Изучение морфометрических параметров в природных условиях проводили согласно методу В.Н. Голубева (1962) на 25 среднегенеративных растениях во всех ЦП *A. biarmiense* в фазе цветения, общий объем выборки 725 особей. Для оценки фенотипической изменчивости проведен анализ 10 параметров.

В качестве объектов виталитетного анализа использовались средневозрастные генеративные растения. Составлены виталитетные спектры, а также определен индекс качества ценопопуляции и виталитетные типы (Злобин, 1989; 2013).

Семенную продуктивность определяли по общепринятой методике (Работнов, 1960; Вайнагий, 1974; Левина, 1981). Учитывали число семян и семязачатков на соплодие, на цветоносный побег и на особь, определяли длину и ширину, вес семени. Путем пересчета оценивали реальную (среднее число семян в соплодии) и потенциальную (среднее число семязачатков) продуктивность, коэффициент продуктивности.

Статический анализ провели в MS Excel 2007 при помощи пакета статистических программ Statistica 6.0 с использованием стандартных показателей (Доспехов, 1985; Зайцев, 1984; Лакин, 1990). Для оценки влияния комплекса экологических факторов применен двухфакторный дисперсионный анализ, уровень факторизации оценивался по Снедекору (Лакин, 1990). Изменчивость морфометрических параметров оценивали по абсолютным средним значениям изучаемых признаков и значениям коэффициента вариации ( $C_v$ , %) с учетом шкалы изменчивости С. А. Мамаева (1975).

Многомерный анализ провели в программе Statistica 6,0 (Кулаичев, 1996; Халафян, 2008). В процессе дискриминантного анализа вычисляли фенотипическую дистанцию – расстояние Махаланобиса (Песенко, 1982).

### ГЛАВА III. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ И ЭКОЛОГИЯ *ANEMONASTRUM BIARMIENSE*

Разделение поясов растительности приведено согласно высотному подразделению гор Урала П.Л. Горчаковским (1966). В лесном поясе расположено 13 ЦП (Арвяк-рязь, Крака, Золотые шишки, Дунан-сунган, Дунан-сунган с-в, Юша, Василевские поляны, Ялангас, Белятур, Москаль, Магнитка, Черная скала, Гремучий ключ), не превышающие отметку 1100 м над ур. м., до верхней границы леса. В подгольцовом поясе исследовали 10 ЦП (Б. Шатак, Нараташ, Казабиль, седловина Машак, плечо г. Медвежьей, Б. Шелом, Б. Нургуш 2, Уван, Зюраткуль, Круглица), расположенные выше верхнего предела леса. К горно-тундровому поясу отнесено 6 ЦП, расположенные на высоте от 1300 м над у.м. и выше – г. Медвежья, Условно-угловая, Именинная, Безымянная, Б. Ирмель и Б. Нургуш.

*A. biarmiense* произрастает в сообществах, относящихся к 7 классам, 8 порядкам, 9 союзам, 4 подсоюзам, 19 ассоциациям, 12 субассоциациям и 12 сообществам. Далее представлен продромус растительности до уровня ассоциации.

**Продромус растительности с участием вида *Anemonastrum biarmiense***

**Класс LOISELEURIO-VACCINIETEA** Egger ex Schubert 1960

Порядок *Rhododendro-Vaccinieta* Br.-Bl. ex Daniëls 1994

Союз *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

Асс. *Empetro-Vaccinietum uliginosi* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

Союз *Juniperion nanae* Br.-Bl. et al. 1939

Асс. *Aconogonon alpini-Juniperetum sibiricae* Ishbirdin et al. 1996

**Класс CARICETEA CURVULAE** Br.-Bl. 1948

Порядок *Juncetalia trifidi* Daniels 1994

Союз *Anemonastro sibiricae-Festucion ovinae* Chytry et al. 1993

Асс. *Rhodiolo-Caricetum ensifoliae* Ishbirdin et al. 1996

**Класс MULGEDIO-ACONITETEA** Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944

Порядок *Trollio-Crepidetalia sibiricae* Guinochet ex Chytry et al. 1993

Асс. *Anemonastro-Aconogononetum alpini* Ishbirdin et al. 1996

**Класс MOLINIO-ARRHENATHERETEA** R. Tx. 1937

Порядок *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999

Союз *Polygonion krascheninnikovii* Kashapov 1985

Подсоюз *Polygonenion krasheninnikovii* Mukhamediarova ex Yamalov et Sultangareeva 2010

Асс. *Anemonastro biarmiensis-Calamagrostietum arundinaceae* Shirokikh et al. 2018

**Класс VACCINIO-PICEETEA** Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939

Порядок *Pinetalia sylvestris* Oberd. 1957

Союз *Brachypodio pinnatae-Pinion sylvestris* Martynenko et al. 2012 prov.

Асс. *Pleurospermo uralensis-Pinetum sylvestris* Martynenko et al. 2003

Порядок *Piceetalia excelsae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 192

Союз *Piceion excelsae* Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928

Подсоюз *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae* Zaugolnova et al. 2009

Асс. *Bistorto majoris-Piceetum obovatae* Martynenko 2009 prov.

Подсоюз *Eu-Piceenion abietis* K.-Lund 1981

Асс. *Linnaeo borealis-Piceetum abietis* (Caj. 1921) K.-Lund 1962

**Класс BRACHYPODIO PINNATI-BETULETEA PENDULAE** Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991

Порядок *Chamaecytiso ruthenici-Pinetalia sylvestris* Solomeshch et Ermakov in Ermakov et al. 2000

Союз *Veronico teucarii-Pinion sylvestris* Ermakov et al. 2000

Асс. *Serratulo gmelinii-Betuletum pendulae* Solomeshch in Ermakov et al. 2000

Союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000

Асс. *Anemonastro biarmiensis-Laricetum sukaczewii* Solomeshch et Martynenko 2009 prov.

**Класс ASARO EUROPAEI-ABIETETEA SIBIRICAE** Ermakov, Mucina et Zhitlukhina in Willner et al. 2016

Порядок *Abietetalia sibiricae* (Ermakov in Ermakov et al. 2000) Ermakov 2006

Союз *Aconito septentrionalis-Piceion obovatae* Solomeshch et al. ex Martynenko et al. 2008

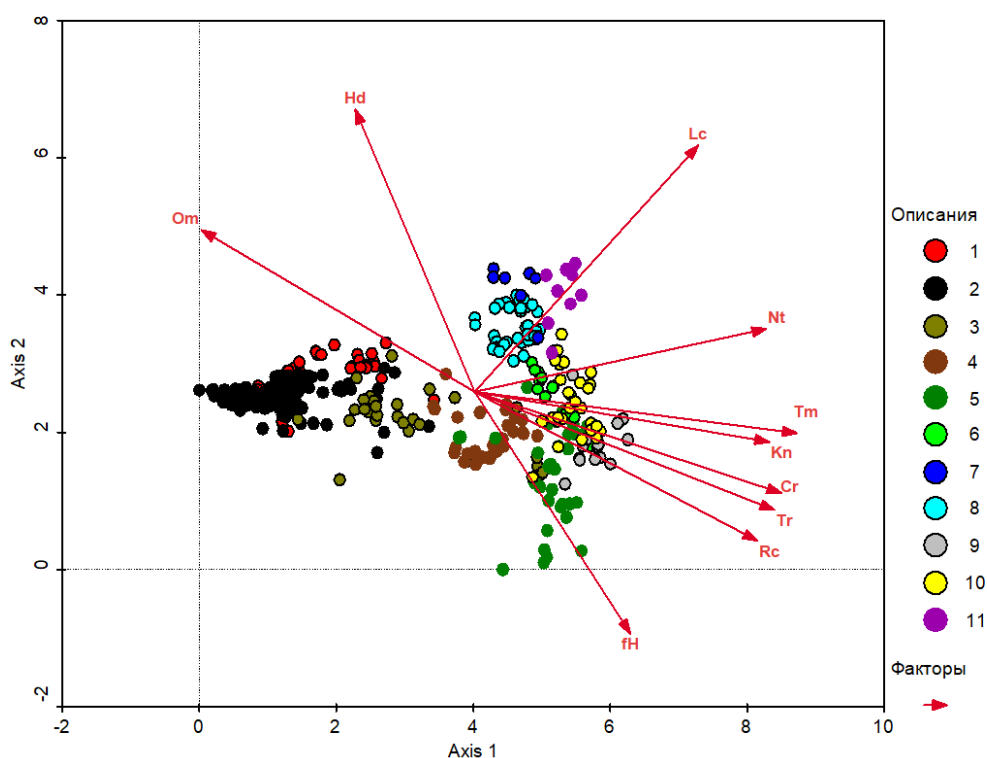
Подсоюз *Aconito septentrionalis-Piceenion obovatae* Martynenko et al. 2008



По результатам расчетов средних значений для десяти экологических факторов в изученных сообществах с участием *A. biarmense*, наибольшая амплитуда характерна для термоклиматического фактора ( $Tm = 4,87-7,64$ ), режима кислотности почв ( $Rc = 4,77-7,39$ ), а также для режима увлажнения почв ( $Hd = 13,37-11,35$ ) и солевого режима почв ( $Tr = 4,26-6,36$ ). Остальные факторы изменяются в пределах одной градации.

Итог распределения сообществ с участием *A. biarmense* в пространстве комплекса экологических факторов показан на рис. 2. Оси ординации связаны с комплексным воздействием всех ведущих факторов, при этом слева направо: возрастают - термоклиматический режим ( $Tm = 4,87-7,64$ ), континентальность климата ( $Kn = 8,29-9,37$ ), солевой режим почв ( $Tr = 4,26-6,36$ ), богатство почв азотом ( $Nt = 4,17-5,70$ ), снижаются - криоклиматический параметр ( $Cr = 5,25-6,82$ ), увлажнение ( $Hd = 13,37-11,35$ ), омброклиматический ( $Om = 8,97-7,93$ ), кислотность почв ( $Rc = 4,77-7,39$ ), освещенность ( $Lc = 3,45-4,67$ ). Происходит смена растительных сообществ от криофильных тундровых лугов до ксерофитных гемибореальных лесов. В левой части диаграммы сгруппировались сообщества горных тундр, приуроченные к вершинам хребтов Южно-Уральских гор в экотопах с суровым морозным климатом, интенсивной инсоляцией, слаборазвитыми почвами и избыточным увлажнением. В данных сообществах *A. biarmense* встречается с высоким постоянством и имеет наибольшее обилие. В центре диаграммы сгруппировались сообщества субальпийского высокоотравья, высокогорных лугов и редколесий, формирующиеся на более низком гипсометрическом уровне и часто граничащие с тундрами, в которых вид встречается также с высоким постоянством. В правой части диаграммы сконцентрировались сообщества бореальных зеленомошных, гемибореальных травяных и темнохвойных субнеморальных лесов, формирующихся на достаточно развитых почвах. *A. biarmense* в этих сообществах характеризуется низкой численностью и обилием. Исключение составляют сообщества темнохвойных бореальных лесов союза *Piceion excelsae*, встречающихся в верхних частях хребтов Южного Урала и граничащие с горными тундрами, где *A. biarmense* встречается с высоким постоянством и обилием до 5%.

Следовательно наиболее оптимальными местообитаниями для *A. biarmense* являются горные тундры, тундроподобные сообщества, подгольцовые луга и редколесья, в которых вид имеет высокое обилие и постоянство. Для данных экотопов характерны повышенная влажность воздуха, суровые зимы, закисленность почв, интенсивная инсоляция, низкие температуры, высокая аридность-гумидность, низкие показатели засоления и богатства почв.



Номерами обозначены синтаксоны: 1 - союз *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926; 2 - союз *Anemonastrum sibiricae-Festucion ovinae* Chytry et al. 1993; 3 - союз *Calamagrostion villosae* Pawłowski et al. 1928; 4 - союз *Calamagrostion arundinaceae* (Luquet 1926) Oberdorfer 1957; 5 - союз *Polygonion krascheninnikovii* Kashapov 1985; 6 - союз *Brachypodium pinnatae-Pinion sylvestris* Martynenko et al. 2012 prov.; 7 - подсоюз *Eu-Piceenion abietis* K.-Lund 1981; 8 - подсоюз *Atrageno sibiricae-Piceenion obovatae* Zaugolnova et al. 2009; 9 - союз *Veronico teucrii-Pinion sylvestris* Ermakov et al. 2000; 10 - союз *Trollio europaea-Pinion sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000; 11 - союз *Aconito septentrionalis-Piceenion obovatae* Solomeshch et al. ex Martynenko et al. 2008.

Экологические переменные: Тм – термоклиматический, Кп – континентальность климата, Ом – аридность-гумидность, Ср – суровость зимнего периода, Hd – увлажнение, Тг – солевой режим почв, Rc – кислотность почв, Nt – богатство почв азотом, fH – переменность увлажнения, Lc – освещенность.

#### ГЛАВА IV. ОНТОГЕНЕЗ, СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ И ДИНАМИКА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ *ANEMONASTRUM BIARMIENSE*

В онтогенезе *A. biarmiense* описано 9 возрастных состояний и 4 возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный (рис. 3).

Общая плотность ЦП *A. biarmiense*, расположенных в горно-лесном поясе, варьирует от 4,91 до 15,16 экз./м<sup>2</sup>, в подгольцовом поясе значения плотности меняются от 8,23 до 16,03 экз./м<sup>2</sup>, в горно-тундровом поясе наблюдается тенденция к увеличению значений общей плотности от 10,86 до 25,13 экз./м<sup>2</sup> (табл. 1).

На Южном Урале наблюдается возрастание плотности особей в высотном поясе. Высокая плотность особей в пермского в горных тундрах различного состава обусловлена на наш взгляд образованием скоплений или «пятен» с высокой концентрацией особей разных возрастных групп

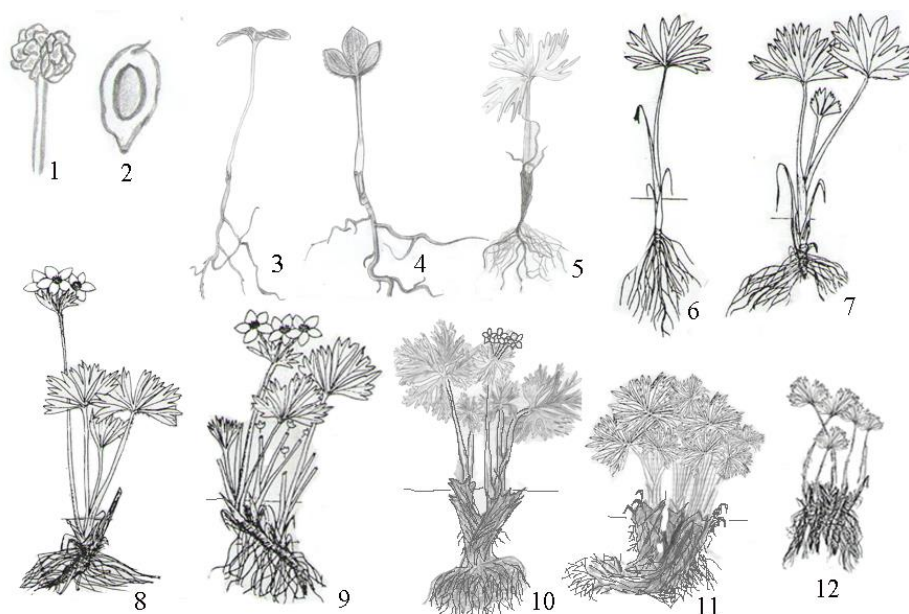


Рис. 3. Онтогенез *Anemonastrum biarmiense*.

Обозначения: 1 – плод (многоорешек); 2 – орешек (семя); 3 – проросток; 4 – ювенильное растение; 5 – имматурное с одним листом; 6 – имматурное с двумя листьями; 7 – виргинильное; 8 – молодое генеративное; 9 – средневозрастное генеративное; 10 – старое генеративное; 11 – субсенильное; 12 – сенильное.

Высокая плотность особей в пермского в горных тундрах различного состава обусловлена на наш взгляд образованием скоплений или «пятен» с высокой концентрацией особей разных возрастных групп

Усредненный онтогенетический спектр *A. biarmiense* в трех поясах растительности (рис. 4) левосторонний одновершинный с максимумом на виргинильных особях (23,67%, 28,85%, 34,13%). В спектрах представлены растения всех возрастных состояний. В горно-лесном поясе в базовом спектре, помимо высокой доли виргинильных (23,67%) и имматурных (21,05%) растений, возрастает доля средневозрастных генеративных (19,55%) растений. С увеличением высоты доля проростков, ювенильных и средневозрастных генеративных растений уменьшается, и возрастает доля виргинильных, молодых генеративных, субсенильных и сенильных растений. Доля имматурных особей остается высокой во всех поясах растительности.

Возрастная структура конкретных ЦП *A. biarmiense* имеет два типа спектра: левосторонний и центрированный. В ценопопуляциях с левосторонним спектром преобладает прегенеративная группа растений. В ценопопуляциях с центрированным спектром максимума достигают средневозрастные генеративные растения, большинство этих ЦП приурочено к горным лугам. К переходному типу приближены две ценопопуляции (Дунан-сунган, Белятур).

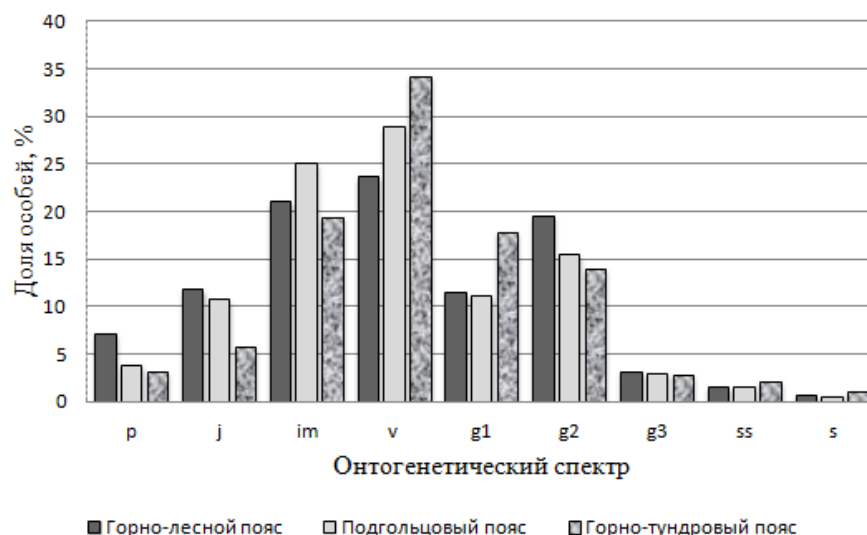


Рис. 4. Усредненный онтогенетический спектр ценопопуляций *A. biarmiense*.

Демографические показатели представлены в табл. 1. Все изученные нами ценопопуляции относятся к нормальным полночленным. Оценка возрастности  $\Delta$  (дельта) и эффективности  $\omega$  (омега) показала, что молодыми являются все ЦП *A. biarmiense* ( $\Delta = 0,10-0,29$ ;  $\omega = 0,26-0,59$ ).

Таблица 1 (фрагмент)

Демографические показатели состояния ценопопуляций *A. biarmiense*

ЦП	Демографические показатели					
	Плотность, экз./м <sup>2</sup>	$\Delta$	$\omega$	Тип ЦП	Iв	Iст
Арвяк-рязь	5,16	0,20	0,51	Молодая	1,44	0,00
Крака	8,83	0,16	0,31	-	1,70	0,03
Юша	8,26	0,26	0,53	-	1,18	0,02
Белятур	7,11	0,26	0,57	-	1,35	0,04
Гремучий ключ	15,16	0,10	0,26	-	4,40	0,00
Казабиль	15,04	0,18	0,42	-	2,14	0,01
Нараташ	16,03	0,16	0,40	-	3,33	0,02
Большой Шатак	11,83	0,23	0,51	-	1,82	0,02
Зюраткуль	13,36	0,17	0,45	-	3,54	0,01
Большой Нургуш	22,4	0,17	0,48	-	2,48	0,01

Динамика структуры популяций показана на рис. 5 на примере ЦП Белятур, где численность особей всех возрастных состояний менялась ежегодно.

В 2015 г. общая численность всех особей составила 213, в 2016 г. – 304, затем с 2017 г. численность особей уменьшилась до 209, а в 2018 г. – до 186. Плотность растений в 2015 г. составила 7,10 шт., в 2016 – 10,13 шт., в 2017 – 6,96 шт., в 2018 – 5,93 шт. на 1 м<sup>2</sup>. Пики иматурных и виргинильных растений наблюдаются в 2016 г. с более мягкими климатическими условиями. На фоне погодных условий 2018 г. происходит снижение численности всех групп растений. Возрастает доля прегенеративной фракции. Возможно существует связь между местоположением данной ценопопуляций и погодными условиями года вегетации,

поскольку ценопопуляция приурочена к лесному экотопу и таким образом происходит нивелирование влияния погоды на растения.

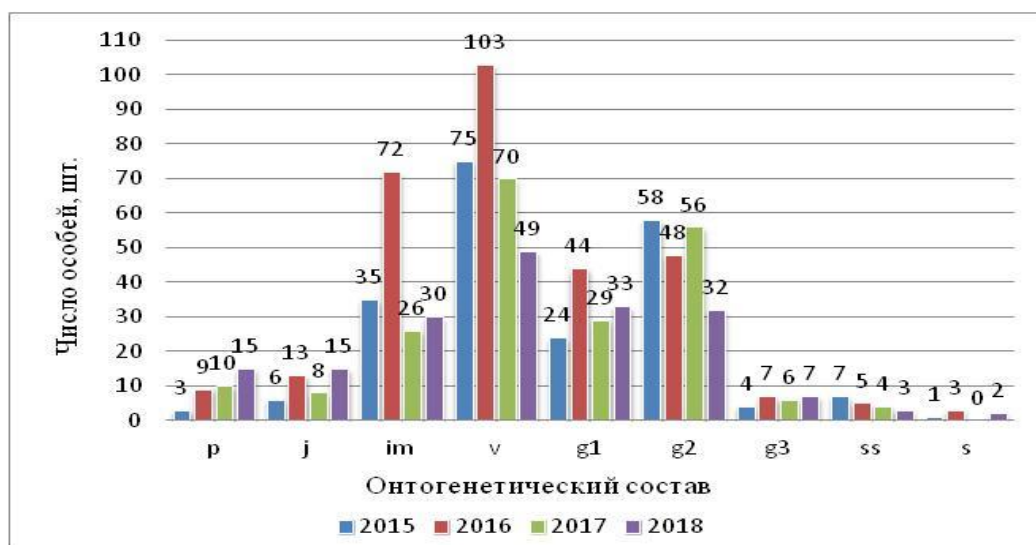


Рис. 5. Четырехлетняя динамика онтогенетических состояний растений в ЦП Белятур

## ГЛАВА V. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ *A. BIARMIENSE* В ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ

В исследовании особенностей биологии вида использован морфометрический подход, значимость которого отмечал Ю.А. Злобин (1989).

Для *A. biarmiense* выявлены адаптационные возможности вида (миниатюризация и компактность формы) в условиях гор Южного Урала. Наиболее крупные растения (в среднем до 55 см высотой) зафиксированы в высокотравных лугах (ЦП Ялангас, Юша, Дунан-сунган, Василевские поляны), в лесных ЦП (Белятур, Москаль), древесный ярус которых состоит из березы, и в подгольцовом луговом сообществе Казабиль. Самые низкие значения средних параметров выявлены в подгольцовом и горно-тундровом поясах, среди еловых криволесий, можжевельников, в тундрах различного состава. Число генеративных побегов и число цветков убывает от пояса криволесий к тундрам.

Изменчивость признаков во всех исследуемых ценопопуляциях примерно однотипна. Наибольшей изменчивостью характеризуются следующие параметры: число цветоносных побегов ( $C_v=23,2-60,1\%$ ), число прикорневых листьев ( $C_v=17,4-40,3\%$ ), наименьшей – диаметр цветка ( $C_v=7,6-20,9\%$ ) и длина листового сегмента ( $9,9-23,6\%$ ). Самая высокая изменчивость по всем изучаемым параметрам наблюдается в подгольцовом и горно-тундровом поясах, в связи с контрастными в первом случае и экстремальными во втором условиями обитания для растений. Низкая изменчивость отмечена в луговых ЦП, таким образом проявляется высокая специализация вида к менее контрастным условиям обитания в луговых ценозах.

По результатам кластерного анализа (рис. 6) выявлено группирование ЦП растений с крупным габитусом (Казабиль, Юша, Москаль, Белятур, Ялангас,

Василевские поляны), обособление ЦП Б. Нургуш и Круглица с минимальными значениями параметров, и объединение ЦП из подгольцового пояса.

При оценке влияния условий экотопа и погодных условий года вегетации на морфометрические параметры растений *A. biarmense* выявлено (табл. 2) более высокое в процентном соотношении воздействие фактора условий экотопа (до 71,7%). Среди количественных параметров наибольшее влияние отмечено для числа цветonoсных побегов (32,3%). Воздействие фактора погодных условий года вегетации на параметры растений выражено слабее – до 45,5%. Погодные условия года вегетации в большей степени влияют на длину цветоножки, а прямую зависимость от условий экотопа имеют длина черешка, длина цветоножки и высота цветonoсного побега.

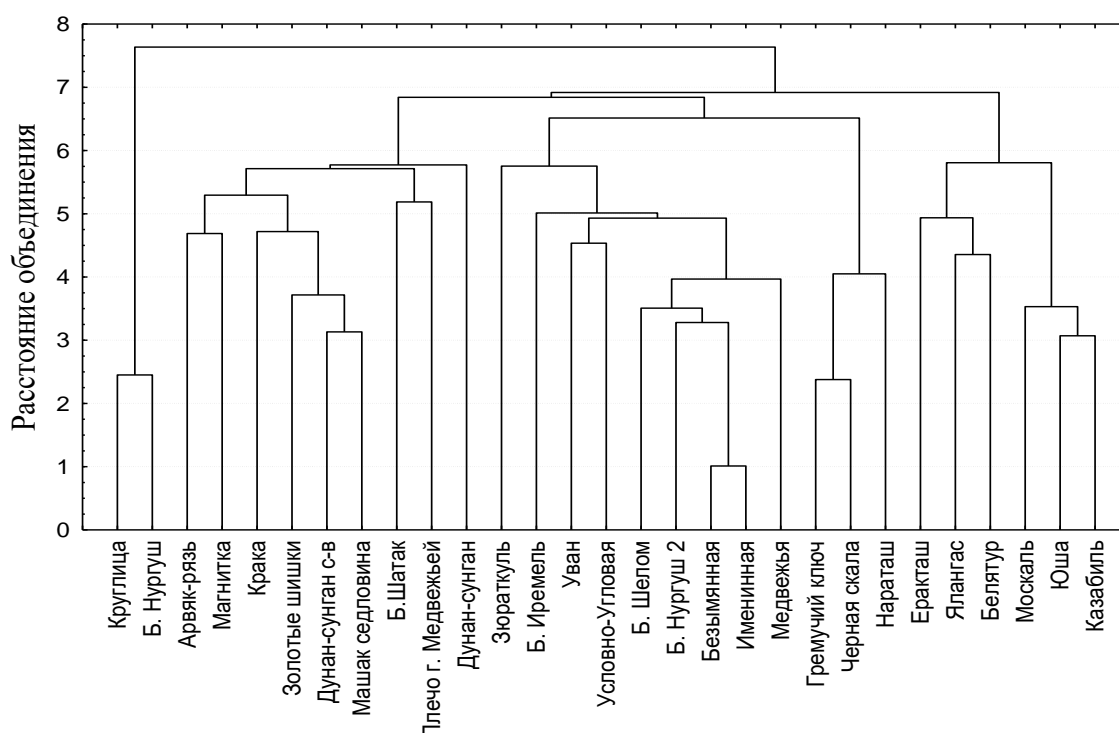


Рис. 6. Дендрограмма различий выборок *A. biarmense* по средневыворочным значениям морфометрических параметров растений.

Таблица 2

Оценка влияния комплекса экологических факторов на морфометрические параметры растений *Anemonastrum biarmense*

Параметры	Сила влияния факторов, %			Генеральные средние по грациям факторов								
	A	B	AB	A1	A2	A3	A4	B1	B2	B3	B4	B5
Число цветон. побегов, шт.	3,39	32,31***	2,51	3,40	3,55	3,68	<b>3,81</b>	4,15	2,37	<b>4,36</b>	3,10	4,07
Высота цв. побега, см	26,38***	<b>71,71***</b>	<b>30,96***</b>	<b>45,28</b>	43,51	37,97	41,18	46,67	25,99	40,89	<b>49,86</b>	46,51
Диаметр цв. побега, см	11,27***	39,66***	2,29	0,62	0,59	0,66	<b>0,69</b>	<b>0,70</b>	0,46	<b>0,70</b>	0,64	0,67
Число розет. листьев, шт.	3,08	6,82	3,79	<b>9,18</b>	9,13	8,73	8,61	9,22	7,97	9,21	8,91	<b>9,24</b>
Длина розет. листа, см	9,85*	48,48***	14,21***	<b>7,95</b>	7,42	7,10	7,49	8,07	5,40	7,68	<b>8,34</b>	7,96
Ширина розет. листа, см	16,01***	48,81***	10,73**	<b>9,09</b>	8,03	7,97	7,75	9,06	5,57	8,25	<b>9,31</b>	8,87
Дл. черешка роз. листа, см	21,65***	<b>67,97***</b>	<b>28,44***</b>	<b>22,68</b>	19,79	18,72	19,93	22,96	11,78	19,36	<b>25,92</b>	21,39
Длина цветоножки, см	<b>45,57***</b>	<b>70,84***</b>	<b>30,87***</b>	<b>9,27</b>	8,11	6,69	7,22	8,36	4,27	7,55	<b>9,85</b>	9,09
Число цветков, шт.	9,78*	2,38	2,57	<b>5,61</b>	5,25	4,98	5,07	<b>5,35</b>	5,08	5,31	5,27	5,13

Диаметр цветка, см	21,11***	23,29***	9,10	<b>3,59</b>	3,51	3,08	3,45	3,62	3,01	3,39	3,33	<b>3,70</b>
--------------------	----------	----------	------	-------------	------	------	------	------	------	------	------	-------------

Примечание: фактор А – погодные условия года вегетации (А1 – 2015 г., А2 – 2016 г., А3 – 2017 г., А4 – 2018 г.); фактор В – условия экотопа ценопопуляции (В1 – Василевские поляны, В2 – Нараташ, В3 – Юша, В4 – Белятур, В5 – Дунан-сунган). Жирным шрифтом выделены максимальные значения параметров.\* – влияние фактора статистически значимо при уровне значимости  $p < 0,05$ , \*\* – влияние фактора достоверно при уровне значимости  $p < 0,01$ , \*\*\* - влияние фактора статистически значимо при уровне значимости  $p < 0,001$ .

Для многолетних наблюдений максимальные значения факториальных средних отмечены в 2015 году, характеризующимся более дождливым и относительно теплым весенним периодом, минимальные значения факториальных средних наблюдались в 2017 г. с наименее благоприятными погодными условиями.

При оценке жизненного состояния ценопопуляций *A. biarmense* выявлено преобладание особей высшего класса в 12 процветающих ЦП, приуроченных к луговым местообитаниям и открытым тундрам разного состава, преимущественно южной экспозиции (рис. 7). Остальные 17 исследованных ЦП, приуроченных к лесным экотопам, редколесьям и криволесьям с наличием древесного полога, а также со значительной антропогенной нагрузкой, отнесены к депрессивному типу.

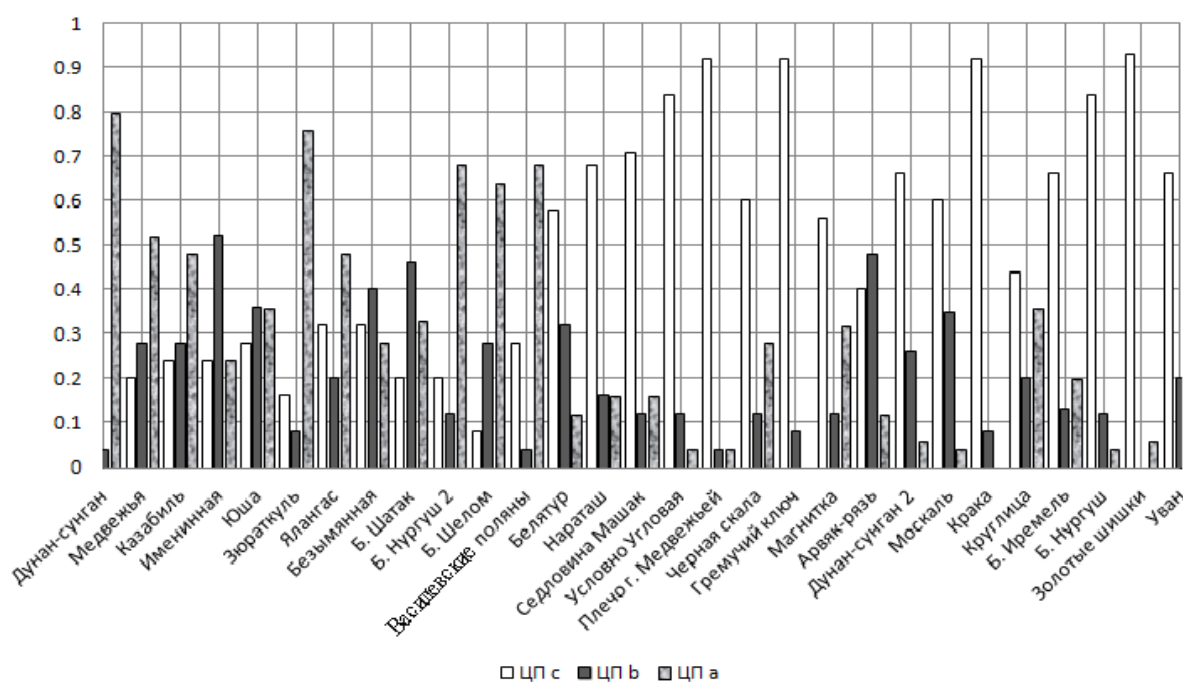


Рис. 7. Виталитетная структура популяций *A. biarmense*.

По оси х указаны названия ЦП, по оси у – относительная частота размерных классов: с – особи низшего класса, в – особи промежуточного класса, а – особи высшего класса.

## ГЛАВА VI. СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *ANEMONASTRUM BIARMIENSE* В ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ

По результатам оценки семенной продуктивности среди 14 природных ЦП лидируют по большинству количественных параметров луговые ЦП, расположенные в горно-лесном и подгольцовом поясах (табл. 3).

По метрическим показателям семян обособились лесные ЦП Крака (8,12–5,57 мм) и Москаль (8,65–5,75 мм) с самыми крупными семенами, большие размеры семян характерны также для высокотравных луговых местообитаний и редколесий.

Таблица 3 (фрагмент)

Семенная продуктивность *A.biarmense* в природных ценопопуляциях

Пояс рас- ти	ЦП	Длина семени мм (M±m)	Ширин а семени, мм (M±m)	Число семязачтков, шт. (ПСП)* (M±m)			Число выполненных семян, шт.(РСП)* (M±m)			Вес 100,г	Коэффициент семенной продуктивности, %		
				на завязь	на ц.п.	на особь	на соп лодие	на ц.п.	на особь		на соп лодие	на ц.п.	на особь
Горно-лесной пояс	Ялангас	7,73± 0,06	5,16± 0,04	34,12± 0,67	154,66± 7,56	671,66± 39,76	29,06± 0,63	131,73± 6,46	560,06± 35,36	0,64± 0,01	85,16	85,17	83,38
	Cv, %	9,3	9,4	23,2	26,8	32,4	25,5	26,9	34,6	7,7			
	Москаль	8,62± 0,06	5,75± 0,04	21,74± 0,62	101,19± 7,28	188,77± 23,36	15,86± 0,49	73,81± 5,76	144,07± 19,89	1,03± 0,01	72,95	72,94	76,32
	Cv, %	7,8	8,8	31,4	36,7	63,1	34,1	39,8	70,4	3,0			
	Крака	8,12± 0,05	5,57± 0,04	17,95± 0,52	75,40± 4,35	139,13± 12,32	13,82± 0,47	58,03± 3,98	108,50± 11,08	1,00± 0,01	76,99	76,96	77,98
	Cv, %	7,1	8,4	32,9	31,6	48,5	38,5	37,6	55,9	3,09			
Подгольцовый пояс	Зюратку ль	7,52± 0,05	4,81± 0,04	22,12± 0,73	101,96± 7,87	187,14± 18,43	17,44± 0,62	80,36± 6,30	146,71± 15,06	0,82± 0,00	78,84	78,81	78,39
	Cv, %	7,9	10,3	37,8	40,8	52,1	40,9	41,5	54,3	2,7			
	Казабиль	7,74± 0,06	4,98± 0,04	27,31± 0,78	127,8± 8,58	578,6± 38,23	20,94± 0,66	98,00± 6,69	427,84± 31,16	0,63± 0,00	76,67	76,68	73,94
	Cv, %	8,9	9,4	31,1	33,6	33,0	34,5	34,2	36,4	3,4			
	Уван	7,30± 0,09	4,77± 0,05	16,64± 0,79	68,53± 0,89	100,88± 15,07	10,20± 0,57	42,00± 3,91	63,17± 10,93	0,52± 0,01	61,29	61,28	62,61
	Cv, %	10,2	8,2	39,6	41,5	61,6	47,1	38,3	71,4	5,3			
Горно- тундровый	Б.	6,29±	4,12±	22,15±	93,03±	180,58±	12,64±	52,4±	102,89±	0,75±	57,06	56,32	56,97
	Нургуш	0,04	0,05	0,80	5,83	17,88	0,66	2,11	9,02	0,00			
	Cv, %	7,3	12,6	40,7	34,4	53,3	57,7	22,1	47,2	2,6			

Потенциальная и реальная семенная продуктивность и коэффициент семенной продуктивности возрастают от горно-тундрового к горно-лесному поясу.

Низкий коэффициент вариации имеют параметры длина и ширина семени (Cv=7,1–11,2% и Cv=8,4–13,3%), высокий коэффициент вариации отмечен для числа невыполненных семян на соплодие (Cv=58,7–81,9%), на генеративный побег (Cv=51,0–81,5%), на особь (Cv=52,9–85,2%).

При анализе динамики семенной продуктивности выявлена зависимость между числом семязачтков на завязь, цветonoсный побег, особь и числом семян на соплодие побег и особь. Чем выше или ниже ПСП, тем соответственно больше или меньше РСП. Характеризуя погодные условия года вегетации, большинство максимальных значений выявлено в 2016 г., с более благоприятными климатическими условиями в течение вегетационного сезона. Напротив минимальные значения показателей семенной продуктивности отмечены в 2017 г.



## Выводы

1. *Anemonastrum biarmiense* на Южном Урале имеет довольно широкую эколого-фитоценотическую амплитуду и произрастает на высотах от 450 до 1640 м. над ур. м в сообществах 7 классов, 8 порядков, 9 союзов, 19 ассоциаций, 12 субассоциаций и 12 сообществ. С высоким постоянством вид представлен в классах *Loiseleurio-Vaccinietea*, *Caricetea curvulae*, *Mulgedio-Aconitetea*, *Vaccinio-Piceetea*, *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*. Основные лимитирующие экологические факторы – морозность климата, континентальность и влажность.

2. В онтогенезе *A. biarmiense* выделено 4 возрастных периода и 9 возрастных состояний. Усредненный онтогенетический спектр левосторонний одновершинный, полночленный, с максимумом на виргинильных особях. Возрастная структура конкретных ценопопуляций *A. biarmiense* имеет два типа спектра: левосторонний и центрированный. Все ценопопуляции *A. biarmiense* – молодые, в них отмечено хорошее семенное возобновление.

3. С повышением высотного градиента в горах Южного Урала от высокотравных лугов до тундроподобных сообществ проявляется адаптация растений *A. biarmiense* в виде миниатюризации и компактности жизненной формы. Влияние фактора условий экотопа на морфометрические параметры растений выражено сильнее, чем фактора погодных условий года вегетации.

4. Наибольшей изменчивостью обладают число цветоносных побегов и розеточных листьев, число невыполненных семян на соплодие, цветоносный побег и растение, наименьшей – диаметр цветка и длина листового сегмента, длина и ширина семени. На межпопуляционном уровне высокая изменчивость по всем изучаемым параметрам наблюдается в подгольцовом и горно-тундровом поясах, низкая изменчивость отмечена в луговых ценопопуляциях.

5. Жизненное состояние ценопопуляций *A. biarmiense* зависит от экотопа и погодных условий года вегетации. В 12 процветающих ценопопуляциях, приуроченных к луговым местообитаниям и открытым тундрам, отмечено преобладание особей высшего класса, 17 ценопопуляций, произрастающие в лесных экотопах, редколесьях и криволесьях, а также в местах со значительной антропогенной нагрузкой, отнесены к депрессивному типу.

6. Реальная семенная продуктивность и коэффициент семенной продуктивности возрастает от горно-тундрового к горно-лесному поясу и зависят от погодных условий года вегетации. Наибольшее число семязачатков и семян на соплодие, побег и особь выявлены в луговых ценопопуляциях. Максимальные значения большинства репродуктивных показателей выявлены в 2016 г., минимальные – в 2017 г.

Обобщая вышеизложенное, следует заключить, что состояние ценопопуляций *A. biarmiense* на Южном Урале в настоящий момент времени не вызывает опасений и в дополнительных мерах охраны вид не нуждается.

### Публикации в рецензируемых изданиях, рекомендованных Scopus и ВАК РФ:

Юсупова О.В. К биологии и экологии эндема *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub в Южно-Уральском государственном природном заповеднике / О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, О.В. Каримова // Вестник Пермского университета 3. 2016. С. 222–228.

Юсупова О.В. Особенности организации популяций высокогорного эндема *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника / О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, О.В. Каримова // Известия Коми научного центра УрО РАН № 2(26). 2016. С. 19-27.

Юсупова О.В. К вопросу о семенной продуктивности высокогорного эндемичного вида *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub на Южном Урале /О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки № 18 (267). Вып. 40. 2017. С. 34–43.

Юсупова О.В. Особенности организации популяций высокогорного эндемичного вида *Anemonastrum biarmense*(Juz.) Holub s. l. на Южном Урале / О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, И.Р. Юсупов // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о земле. 2017. Т. 27. Вып. 2. С. 171–179.

Юсупова О.В. Оценка влияния комплекса экологических факторов на морфометрические параметры эндемичного вида *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub в ценопопуляциях горного Урала /О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, И.Р. Юсупов // Известия Уфимского научного центра РАН. 2018. № 4. С. 65–70.

Юсупова О.В. Сравнительный анализ семенной продуктивности высокогорного эндемичного вида *Anemonastrum biarmense* в разных высотных поясах Южного Урала /О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, И.Р. Юсупов // Экосистемы. 2019. 19 (49). С. 61–70.

Юсупова О.В. Динамика популяций *Anemonastrum biarmense* (*Ranunculaceae*) в Южно-Уральском заповеднике (Республика Башкортостан)/ О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, И.Р. Юсупов // Ботанический журнал. 2020. Т. 105. № 9. С. 29–45.

#### **Материалы конференций и прочие статьи:**

Юсупова О.В. Семенная продуктивность *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub в природных ценопопуляциях Южно-Уральского заповедника // В сб.: «Природа, наука и туризм» /О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, О.В. Каримова. Уфа, 2016. С. 239–245.

Юсупова О.В. Биология *Anemonastrum biarmense* на Южном Урале // В сб.: «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» / О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова. Барнаул, 2017. С. 166–168.

Юсупова О.В. К биологии и экологии эндема *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub на Южном Урале / О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, А.Н. Мустафина // Slovak international scientific journal. 2017. 7 (7). P. 7–13.

Юсупова О.В. Онтогенетическая структура ценопопуляций высокогорного эндема *Anemonastrum biarmense* (Juz.) Holub. На Южном Урале // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Матер. VII Международной науч. конференции / О.В. Юсупова, Л.М. Абрамова, И.Р. Юсупов. Йошкар-Ола, 2019. С. 108–111.

Юсупова О.В. Динамика популяций *Anemonastrum biarmense* (*Ranunculaceae*) в Южно-Уральском заповеднике // Труды Южно-Уральского государственного природного заповедника / О.В. Юсупова, И.Р. Юсупов, Л.М. Абрамова. Вып. 3. – Уфа: Башк. Энцикл., 2020. – С. 118–128.