Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук
(УФИЦ РАН)
Уфимский Институт биологии – обособленное структурное подразделение
Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского
федерального исследовательского центра Российской академии наук
(УИБ УФИЦ РАН)

На правах рукописи

Тютюнова Наталья Михайловна

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭНДЕМИКА ЗАВОЛЖЬЯ *OXYTROPIS HIPPOLYTI* BORISS. (FABACEAE) В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ И ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

06.06.01 Биологические науки

03.02.01 Ботаника

НАУЧНЫЙ ДОКЛАД

Уфа 2020

Работа выполнена в Уфимском Институте биологии – обособленном структурном подразделении Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук

Научный руководитель:	Маслова Наталья Владимировна, кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории геоботаники и растительных ресурсов
Рецензенты:	Хазиахметов Рашит Мухаметович, доктор биологических наук, БашГУ, профессор кафедры экологии и безопасности жизнедеятельности
	Ямалов Сергей Маратович, доктор биологических наук, ЮУБСИ УФИЦ РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. В настоящее время весьма актуальна проблема сохранения биоразнообразия растений из-за быстрого уменьшения ареалов распространения многих дикорастущих видов в связи с активной хозяйственной деятельностью человека (Королюк, 1994, Миркин и др., 2004; Семенова, 2007; Жолобова и др., 2012; Злобин и др., 2013; Нотов, Жукова, 2013; Хмелева, 2016).

Охрана видов растений в их естественных природных местообитаниях и охрана самих местообитаний, в которых обеспечиваются оптимальное развитие и возобновление растений, является наиболее надежным и эффективным методом сохранения флористических ресурсов (Плотникова, 1988; Андреев, Горбунов, 2000; Ткаченко, 2010; Меркер, Львова, 2011; Жукова, 2012).

Изучение эколого-биологических особенностей редких и исчезающих видов растений, в частности их репродуктивной биологии, является необходимым этапом в разработке способов их охраны *in situ* и *ex situ* (Колясникова, 2003, 2004, 2005, 2006, 2015; Верещагина и др., 2004; Зимницкая и др., 2007, 2009; Куркина, 2009; Колясникова, Елтышова, 2010; Каршибаев, 2015; Елисафенко, 2018).

Одним из эффективных приемов сохранения редких является их интродукция в ботанические сады (Трулевич, 1991; Семенова, 2001; Карпун, 2004; Ботанические сады…, 2006; Мамонтова и др., 2007; Абрамова и др., 2016; Данилова, 2017; и др.).

Объект изучения – эндемик Заволжья остролодочник Ипполита *Oxytropis hippolyti* Boriss. (сем. *Fabaceae*). Вид включен в следующие Красные книги: Российской Федерации (2008), 3а – редкий вид; Республики Башкортостан (РБ) (2011), категория 3 – редкий вид, вид на восточной границе ареала; Ульяновской области (2015), 3а – редкий вид; Самарской области (2017), 3 – редкий вид; Оренбургской области (2019), 3 – редкий вид.

Основной ареал *O. hippolyti* находится на Бугульминско-Белебеевской возвышенности. В РБ вид гербаризирован в 43 пунктах в Башкирском Предуралье – в Альшеевском, Белебеевском, Бижбулякском, Буздякском, Давлекановском, Кушнаренковском, Миякинском, Туймазинском, Чекмагушевском, Чишминском р-нах (Кучеров и др., 1987; Определитель…, 1989; Мулдашев и др., 2008; UFA, LE: цит. по Красной…, 2011). По современным сборам известен в 36 пунктах (после 1960 г.), в 7 пунктах был найден до 1960 г. (Красная…, 2011).

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучить эколого-биологические особенности *Oxytropis hippolyti* в местах естественного произрастания и при интродукции, оценить перспективность его интродукции в условиях лесостепной зоны Республики Башкортостан.

В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Анализ эколого-фитоценотических особенностей распространения *O. hippolyti*.

2. Изучить онтогенез, разработать систему оценки онтогенетических состояний изучаемого вида.

3. Изучить внутри- и межпопуляционную изменчивость генеративных и вегетативных органов у генеративных растений в местах естественного произрастания**.**

4. Анализ разногодичной изменчивости онтогенетической и виталитетной структуры ценопопуляций.

5. Изучить семенную продуктивность вида в местах естественного произрастания и в условиях интродукции.

6. Провести интродукционное испытание вида в условиях Ботанического сада и оценить успешность интродукции.

7. Разработать рекомендации по сохранению вида в природе и в культуре.

Научная новизна. Впервые изучены особенности онтогенеза *O. hippolyi* в природе и культуре, разработана система оценки онтогенетических состояний изучаемого вида. Исследована онтогенетическая и виталитетная структура ценопопуляций вида. Изучены особенности репродуктивной биологии вида. Разработаны рекомендации по сохранению вида в *in situ* и *ex situ*.

Практическая значимость. Полученные данные позволяют разработать рекомендации для внедрения вида в культуру с целью его сохранения и получения семенного материала для реинтродукции. Полученные результаты могут быть использованы при разработке мероприятий по охране этого вида и других редких и исчезающих видов рода *Oxytropis* DC.

Личный вклад. Сбор и обработка материалов в ходе экспедиционных выездов в течение полевых сезонов в 2015-2019 гг. в изучаемых ценопопуляциях; проведение опытов по реинтродукции; проведение и анализ интродукционного эксперимента в 2013-2020 гг.; определение и анализ биометрических показателей и показателей семенной продуктивности в природе в условиях интродукции (2010-2019 гг.); статистический анализ всех данных.

Апробация работы. Основные положения диссертации были представлены на 14 конференциях (полные названия даны в списке публикаций): 7 всероссийских (5 из них с международным участием) научных и научно-практических конференциях (в том числе молодежных): «Роль ботанических садов в изучении и сохранении генетических ресурсов природной и культурной флоры (Махачкала, 2013), «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 2014), «Растительные ресурсы: опыт, проблемы и перспективы» (Бирск, 2014, 2015), «Инновационный потенциал молодежной науки» (Уфа, 2013); «Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений» (Саранск, 2016), «Экологические проблемы регионов» (Уфа, 2013), «Актуальные вопросы экологии и природопользования» (Уфа, 2017); 7 международных научно-практических конференциях (2 из них молодежные): «Современные аспекты изучения экологии растений» (Уфа, 2014, 2015, 2019), «Актуальные направления фундаментальных и прикладных исследований» (North Charleston, USA, 2014), «Актуальные проблемы экологии в XXI веке» (Владимир, 2015), «Ботаника в современном мире» (Махачкала, 2018), «Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: экологические вызовы XXI века» (Казань, 2017), «Экобиотех» (Уфа, 2017, 2019), «Ботаническая конференция молодых ученых» (СПб, 2018).

Структура и объем работы. Научная квалификационная работа объемом 170 страниц состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы (200 источников), приложения, включает 27 таблиц и 42 рисунка.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 25 работ, в том числе 3 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК МОН РФ.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность и огромную признательность к.б.н. Н.В. Масловой за руководство при выполнении работы; к.б.н. А.А. Мулдашеву за консультации при анализе данных и при подготовке публикаций, помощь в сборе материала; к.б.н. О.А. Елизарьевой за помощь в освоении методик, в сборе материала; Г.М. Галикеевой за помощь в сборе материала, а также всем сотрудникам лаборатории геоботаники и растительных ресурсов УИБ УФИЦ РАН.

ГЛАВА 1. ОБЪЕКТ, МЕТОДЫ И РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение эколого-биологической особенностей *O. hippolyti* выполнено в лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Уфимского Института биологии (УИБ) УФИЦ РАН в 2013-2020 гг.

Изучение природных ценопопуляций (ЦП) выполнено в 10 пунктах Башкирского Предуралья: ЦП-1 – г. Ярыштау, Давлекановский р-н; ЦП-2 – г. Сусактау, Альшеевский р-н; ЦП-3 – окр. с. Канбеково, Миякинский р-н; ЦП-4 – г. Измаилка, Бижбулякский р-н; ЦП-5 – окр. с. Канлы-Туркеево, Буздякский р-н; ЦП-6 – окр. с. Бурангулово (остепненный луг), Давлекановский р-н; ЦП-7 – окр. с. Бурангулово (каменистая степь), Давлекановский р-н; ЦП-8 – окр. г. Гуровская, Кушнаренковский р-н; ЦП-9 – окр. д. Старые Балгазы, Миякинский р-н; ЦП-10 – окр. с. Петропавлово, Бижбулякский р-н. Интродукционная работа проводилась на территории Южно-Уральского ботанического сада-института УФИЦ РАН.

Дана природно-климатическая характеристика районов нахождения изучаемых ценопопуляций и района интродукции.

Дана характеристика объекта изучения (обзор литературы): природоохранный статус, морфологическое описание, систематическое положение, распространение, экология и биология, лимитирующие факторы, охрана и др.

Изучение онтогенеза и структуры ЦП вида проводилось по общепринятым методикам (Работнов, 1950, 1951; Уранов, 1967, 1975, 1977; Ценопопуляции…, 1976, 1988; Программа и методика…, 1986; Жукова, 1990, 1995, 2001; и др.). Определены некоторые демографические показатели: индексы восстановления ($I_в$) и замещения ($I_з$) (Жукова, 1987, 1995, 2008), старения ($I_с$) (Глотов, 1998); типы ЦП по классификации «дельта-омега» по индексам возрастности (Δ) (Уранов, 1975) и эффективности (ω) (Животовский, 2001). Оценка виталитетной структуры ЦП проведена с использованием критерия качества (Q) (Злобин, 1984, 1989, Злобин и др., 2013) и индекса виталитета (IVC) (Ишмуратова, Ишбирдин, 2004). Биометрические показатели определяли у 25-30 растений в природе и 20-25 – при интродукции. Для оценки амплитуды изменчивости признаков вегетативной и генеративной сферы средневозрастных генеративных растений использовали коэффициент вариации и шкалу уровней изменчивости, предложенную С.А. Мамаевым (1973, 1975). Семенная продуктивность определена и проанализирована по общепринятым методическим рекомендациям (Старикова, 1963; Вайнагий, 1974; Методические…, 1980; Левина, 1981; Колясникова, 2006); посевные качества семян – по общепринятой методике (25 шт. в 2-4-х повторностях) (Фирсова, 1959; Ишмуратова, Ткаченко, 2009).

Изучение вида в условиях интродукции проведено по общепринятому в ботанических садах плану интродукционного изучения редких и исчезающих видов (Соболевская, 1983; Карписонова, 1985; Трулевич, 1991; Данилова, 1993; Семенова, 2001; Амельченко, 2011 и др.). Проведены оценка успешности интродукции и перспективности вида в культуре на основе балльной шкалы по комплексу биолого-хозяйственных признаков, разработанной в ГБС РАН (Былов, Карписонова, 1978; Карписонова, 1985) с дополнениями Л.И. Томиловой (1982) и оценка декоративности (Методика…, 1960).

Статистическая обработка данных (Лакин, 1990; Зайцев, 1991) проводилась с помощью программного пакета анализа данных MS Excel 2003 и Statistica 6.0.

ГЛАВА 2. ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *OXYTROPIS HIPPOLYTI*

Oxytropis hippolyti встречается в сообществах луговых и настоящих степей, общим для которых является малоразвитость и в той или иной степени щебнистость почв. Вид является типичным петрофитом и, видимо, облигатным кальцефилом. Поскольку вид может произрастать на довольно сильно эродированных почвах *O. hippolyti* можно отнести и к эрозофилам.

Общим также для сообществ с участием *O. hippolyti* является относительно разреженный травяной покров, обычно составляющий 40-70 % проективного покрытия. Местообитания *O. hippolyti* как правило приурочены к склонам, гребням увалов и изгибам рельефа в зоне перехода речных и эрозионных склонов на водоразделы. На этих местообитаниях крутизна склона составляет 10-15^0 (20^0). *O. hippolyti* нередко встречается и на сильно эродированных крутых склонах с сильно смытыми почвами на склонах до 30-45^0, но где обязательным условием является наличие выходов пермских песчаников. На полностью эродированных склонах, где разрастаются типичные эрозофилы, переносящими оголение каудексов и корней, вид обычно не произрастает.

С целю фитоценотической характеристики и синтакосномической идентификации сообществ в местах проведения полевых популяционных и биоморфологических исследований *O. hippolyti* были выполнены полные геоботанические описания по общепринятым методикам (геоботанические описания выполнены к.б.н. Мулдашевым А.А.). Упорядочивание фитоценотических таблиц было выполнено вручную, при этом было идентифицировано 5 сообществ с произрастанием *O. hippolyti*, из которых 4 были отнесены к конкретным ассоциациям, выделенных на основе эколого-флористической классификации и в соответствии с общими установками направления Брауне-Бланке (Braun-Blanquet, 1964; Александрова, 1969; Миркин, Розенберг, 1978; Миркин, 1985; Миркин, Наумова, 1998 и др.). Все сообщества с участием *O. hippolyti* относятся к классу Festuco-Brometea, охватывающие ксеротермные и полуксеротермные травяные сообщества. Продромус лугово-степной и степной растительности Башкирского Предуралья с участием *O. hippolyti* составлен д.б.н. Ямаловым С.М.

ГЛАВА 3. ОНТОГЕНЕЗ *OXYTROPIS HIPPOLYTI*

По жизненной форме *O. hippolyti* – стержнекорневой поликарпический травянистый гемикриптофит с многоглавым погруженным каудексом, вегетативными розеточными полициклическими побегами и удлиненными пазушными монокарпическими генеративными надземными побегами. Размножается семенами.

Онтогенез в местах естественного произрастания. Установлено, что *O. hippolyti* проходит онтогенез по полночленному и неполночленному типу (с невыраженным сенильным периодом). Приводится морфологическое описание онтогенетических состояний. Составлены диагнозы онтогенетических состояний. В онтогенезе выделено 4 периода и 10 онтогенетических состояний.

Латентный период. *Семена (se).* Плод *O. hippolyti* – боб яйцевидно-продолговатый, 15-20 мм длиной, 4-5 мм шириной, с длинным (до 7-8 мм) носиком, скудно прижато-волосистый, на очень короткой ножке, многосемянный, с вдавленным брюшным швом. Семена *O. hippolyti* округло-почковидные, коричневые, около 2 мм в диаметре (Васильченко, Федченко, 1948).

Возобновление осуществляется только семенным путем. Семена созревают в конце июля – в августе, плоды опадают недалеко от материнского растения. Семена в течение длительного срока могут сохраняться в почве и прорастать через несколько лет, поскольку для них, как и для других видов сем. Fabaceae характерна твердосемянность. Всхожесть свежесобранных семян составляет 95 %, при хранении увеличивается твердосемянность до 62,0 %, которая нарушается скарификацией (всхожесть повышается до 81,6 %). Всхожесть семян сохраняется до 13 лет (Маслова, Тютюнова, 2013).

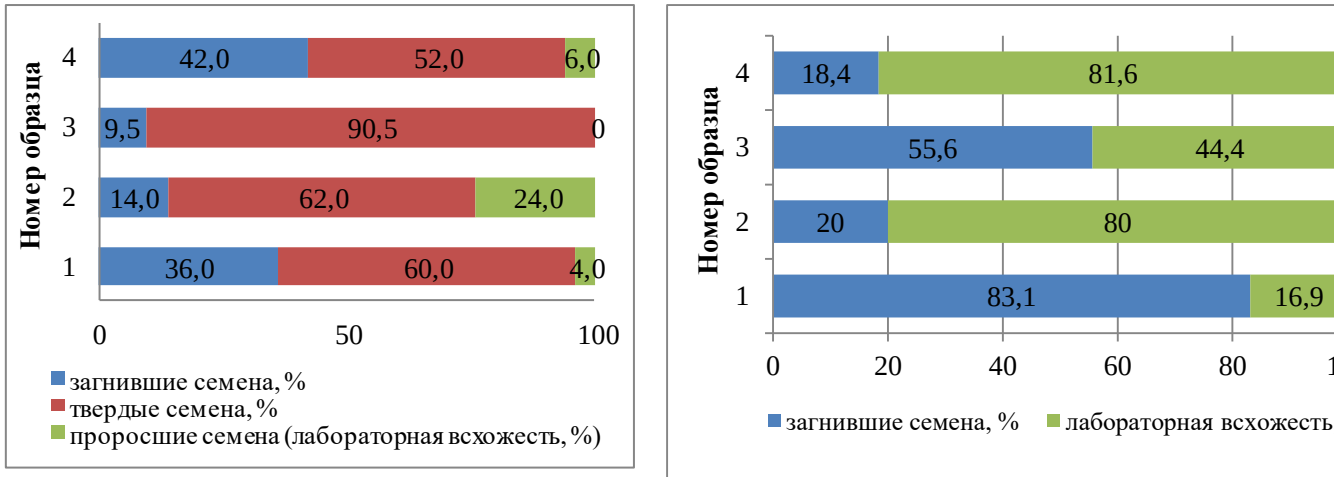
Семена без предварительной обработки (без нарушения покрова семян), собранные в условиях природы начинают прорастать на 3-8-й день от начала опыта, прорастают по 1-2 шт. с интервалом в несколько дней (1-3 и более). Срок наблюдения – 100 дней. Наибольшую всхожесть имели семена 2-го образца (окр. о. Аслыкуль) – 24,0 %, семена 3-го образца (с. Канлы-Туркеево) не проросли (твердосемянность 90,5 %); лабораторная всхожесть для остальных образцов не более 10,0 % (рис. 3.1 а).

Скарифицированные семена начинают прорастать на 2-4-й день, максимум (3-10 шт.) проросших семян отмечен на 4-9 день, семена прорастают ежедневно или с интервалом в несколько дней по 1-2(3) шт. Прорастание ускоренное. Срок наблюдения – 17 дней. Низкого качества были семена образца – с. Ст. Кандры (год сбора по погодным условиям в период созревания семян оказался менее благоприятным). Наиболее высокая всхожесть (80,0-81,6 %) отмечена у образцов: окр. о. Аслыкуль и г. Гуровская (годы сбора в период созревания семян оказались более благоприятными) (рис. 3.1 б). По долговечности вид относятся к мезобиотикам (долговечность семян этой группы составляет от 3 до 15 лет).

Семена без предварительной обработки, собранные в условиях культуры начинают прорастать на 3-17-й день по 1-2 шт. с интервалом в несколько дней (1-10 дней и более). Срок наблюдения – 50 дней. Семена, собранные в 2002-2003 гг., не проросли; собранные в 2008 и 2012 гг., имели наибольшую всхожесть: соответственно – 57,8 % и 24,7 %; лабораторная всхожесть для остальных сборов не более 10,0 %. Замедленное прорастание семян является биологической особенностью, способствующей продлению их жизни.

Скарифицированные семена начинают прорастать на (1-2)3-5-й день от начала опыта, максимум проросших семян (3-10 шт.) отмечен на 1-4-й день наблюдения, семена прорастают ежедневно или с интервалом в несколько дней по 1-2(3) шт. Прорастание ускоренное, сокращается период прорастания (1-24 дня). Срок наблюдения – 40 дней. Лабораторная всхожесть значительно увеличивается (до 20,0-80,4 %). Качество семян меняется по годам наблюдения. Низкого качества были семена, собранные в 2010 и 2011 гг., которые отличались сухими жаркими вегетационными периодами. Наиболее высокая всхожесть (64,6-80,4 %) отмечена у семян, собранных в 2006-2008 гг., которые по погодным условиям в период созревания семян оказались более благоприятными. Семена прорастают корнем, семядолями и гипокотилем, основная часть семян прорастает корнем (72,7-100 %).

Прегенеративный период (p-v) **–** особь представляет моноподиально нарастающий розеточный побег, тип биоморфы – моноцентрический. С виргинильного состояния образуется первичный куст за счет развития боковых розеточных побегов.



а б

Рис. 3.1. Лабораторная всхожесть семян (%) *Oxytropis hippolyti*, собранных в ценопопуляциях: 1 – Туймазинский р-н, с. Ст. Кандры (сбор 2001 г.); 2 – Давлекановский р-н, окр. о. Аслыкуль (2007 г.); 3 – Буздякский р-н, с. Канлы-Туркеево (2007 г.); 4 – Кушнаренковский р-н, г. Гуровская (2007 г.); опыт 2013 г.; а) без предварительной обработки, б) при скарификации.

Проростки (*p*). Растения высотой 1,8-3,1 см, с двумя мясистыми продолговато-овальными семядолями длиной 0,3-0,5 мм и шириной 0,2-0,3 мм, с 1-5 тройчатосложными листьями. Листовые пластинки длиной 0,5-0,8 см, шириной 0,4-0,7 см, длина черешка – 0,7-2,3 см.

Ювенильное состояние (*j*). Растение однопобеговое до 3,6 см высотой. Листья тройчатосложные в числе 2-5 шт., непарноперистосложные листья с двумя парами листочков в числе 2-3 шт.

Имматурное состояние (*im*). Растения имеют главный вегетативный розеточный побег высотой 3,8-9,2 см, несущий 5-13 листьев, стержневой корень, начинает формироваться каудекс, в пазухах семядолей могут появиться боковые почки, отмирают первые листья. Число пар листочков возрастает до 10.

Виргинильное состояние (*v*). Растения характеризуются появлением основных признаков, типичных для данной жизненной формы. Начинается ветвление главной оси: из почек, образовавшихся в пазухах семядолей, развиваются 1-2 вегетативных побега II порядка. Растения высотой 5,5-15,2 см. За счет контрактильности гипокотиля и главного корня у растений увеличивается длина каудекса. Листья взрослого типа (непарноперистосложные с числом пар листочков до 15 шт.).

Генеративный период (g1-g3) – характеризуется образованием безрозеточных генеративных побегов (соцветий), которые развиваются из почек в пазухах листьев. Средневозрастные (зрелые) генеративные растения характеризуются наибольшей мощностью. Число вегетативно-генеративных побегов у растений-*g2* по сравнению с молодыми растениями-*g1* больше в 6,7 раза, по сравнению растениями-*g3* в 3,2 раза; число соцветий больше в 9,4 и 6,6 раза соответственно (табл. 3.1).

Молодое генеративное состояние (g_1). Растения характеризуются началом формирования многоглавого каудекса в результате развития боковых розеточных побегов. Растения имеют 1-2 генеративных и 0-3 вегетативных побегов. Каждый побег несет 3-12 листьев 13-25 см длины с 8-21 парами листочков.

Средневозрастное генеративное состояние (g_2). Растения достигают пика своего развития. Число побегов (3-22 генеративных и 0-6 вегетативных), листьев (17-

88), соцветий (4-47) и цветков в соцветии (12-58), размеры листа и число пар листовых пластинок (9-18) достигают максимума. Каудекс становится многоглавым.

Таблица 3.1

Сравнительная характеристика биометрических показателей генеративных растений разного онтогенетического состояния *Oxytropis hippolyti* (2017 г.; n=25)

Показатели	g_1	g_2	g_3
Высота растений, см	24,3±2,1	37,4±2,0	21,7±2,0
Диаметр каудекса, см	1,6±0,3	8,3±0,7	7,1±0,5
Число соцветий на растение, шт.	2,1±0,3	19,8±2,9	3,0±0,4
Число вегетативно-генеративных побегов, шт.	1,5±0,1	10,1±0,9	3,2±0,3
Число цветков на соцветие, шт.	16,8±1,1	22,5±1,2	12,1±1,4
Длина листа, см	17,2±1,0	21,1±0,8	13,4±1,6
Ширина листа, см	3,3±0,2	4,2±0,2	2,5±0,2
Число пар листочков, шт.	13,4±0,8	13,6±0,3	9,7±0,6

Старое генеративное состояние (g_3). Растения характеризуются уменьшением размеров, биомассы, сокращением элементов в репродуктивной сфере. Число вегетативных побегов уменьшается до 1-5 шт. на растение, число вегетативно-генеративных до 2-5, число соцветий до 1-5 (табл. 3.1). В пределах онтогенетических состояний g_1, g_2 и g_3 наблюдаются временно не цветущие генеративные растения (g_v), продолжительность состояния 1 год и более.

Постгенеративный период (*ss-s*) – растения прекращают цветение, имеют несколько вегетативных побегов, большая часть каудекса разрушена под влиянием некроза, что ведет к сильной общей неполной партикуляции, омоложение не наблюдается. Наблюдаются очень редко.

Морфогенез состоит из следующих стадий: 1) первичный побег (*p, j, im,* [*v*], [g_1]) – от начала прорастания до начала виргинильного состояния – начала генерации, особи однопобеговые; 2) первичный (плотный) куст (*v*, g_1, g_2) – от начала кущения до начала образования рыхлокустовой структуры, особи многопобеговые; 3) рыхлый куст ([g_2], g_3, *ss, s*) – от образования боковых (вторичных) вегетативных розеточных побегов до отмирания, особи многопобеговые и малопобеговые, частичная поздняя неспециализированная дезинтеграция. Тип нарастания – моноподиальный Тип биоморфы – моноцентрический. Длительность жизненного цикла 5-20 лет.

Онтогенез в условиях интродукции. В культуре *O. hippolyti* начинает цвести и плодоносить на 2-3 год жизни, в генеративный период переходит до 45 % растений. Онтогенез проходит по неполночленному типу с невыраженным сенильным периодом. Наблюдаются пропуски онтогенетических состояний (чаще g1). Дана детальная биоморфологическая и биометрическая характеристика растений и определена продолжительность всех онтогенетических состояний. Временно не цветущих растений не наблюдалось. Темп онтогенеза *O. hippolyti* в сравнении с природным ускоренный, по продолжительности краткий (2-6 лет), и продолжительный до 17 лет (опыт с 2001 г.). Габитус вида в культуре сохраняется. Сравнение по биометрическим показателям растений культура-природа проведено на примере образца окр. оз. Аслыкуль (Давлекановский р-н). По аллометрическим показателям установлена достоверная разница по числу генеративных побегов и

числу соцветий и числу пар листочков, по метрическим признакам только по диаметру каудекса.

В онтогенезе *O. hippolyti* выделены следующие возрастные периоды наблюдаемые у растений с 2013 г. (в скобках указана длительность): латентный (3-30 дней), прегенеративный с возрастными состояниями проростков (19-56 дней), ювенильных (8-120 дней), имматурных (90 дней-1,5 года), виргинильных растений (150 дней-3 года); генеративный с возрастными состояниями молодых (1-4 года), средневозрастных (3-6 лет) и старых генеративных растений (1-3 года); очень редко постгенеративный с возрастными состояниями субсенильных растений.

Изменчивость биометрических показателей в природе. В 2019 г. была проведена сравнительная оценка 10-ти ЦП *O. hippolyti* по 26 признакам (10 метрических, 13 счетных, 3 аллометических). Изменчивость усредненная по всем признакам во всех популяциях составила 44,9 %, внутрипопуляционная – 33,2 %, межпопуляционная – 24,1 % соответственно. Наиболее вариабельным признаком для 3-х вышеуказанных уровней оказался показатель числа вегетативных побегов 164,2 %, 126,5 % и 87 % соответственно. Также отмечено, что у счетных признаков наблюдается больший уровень изменчивости, нежели у метрических и аллометрических, и также снижается при переходе от изменчивости по всем признакам во всех популяциях к межпопуляционной 57,0 %, 43,2 % и 30,2 % соответственно. Для признаков генеративной сферы наблюдается больший уровень изменчивости, нежели у вегетативной сферы: CV=51,3 %, 36,5 % и 28,9 %. В каждой ЦП имеются параметры со стабильным и вариабельным уровнем изменчивости. Это свидетельствует о гетерогенности изученных ценопопуляций.

ГЛАВА 4. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *OXYTROPIS HIPPOLYTI*

Онтогенетическая структура ценопопуляций. Онтогенетическую структуру *O. hippolyti* изучали в 10 ценопопуляциях (ЦП) в период с 2015 по 2019 гг. Плотность в ЦП *O. hippolyti* меняется от 0 до 67 шт./м^2 (в среднем 0,80-20,58 шт./м^2) (табл. 4.1). Наблюдаются разногодичные и межпопуляционные различия по плотности. Наибольшая плотность отмечена в ЦП-8 (10,6-19,40 шт./м^2), в ЦП-9 (2,85-3,98 шт./м^2), в ЦП-10 (8,48-12,00 шт./м^2); наименьшая – в ЦП-1 (0,88-2,08 шт./м^2), в ЦП-2 (0,80-2,58 шт./м^2), в ЦП-5 (1,00-1,40 шт./м^2), в течение 5 лет наблюдения это самая малочисленная ЦП. По годам наблюдения увеличение плотности отмечено во всех ЦП в период с 2017 по 2019 гг.: в 2017 г. значительное увеличение плотности зафиксировано в ЦП-4 (20,58 шт./м^2), в ЦП-6 (11,25 шт./м^2), в ЦП-8 (19,40 шт./м^2) и в 2018 г. в ЦП-10 (12,00 шт./м^2); в 2019 г. было отмечено увеличение плотности в 1,5-2,5 раза в ЦП-1 (2,08 шт./м^2), в ЦП-2 (2,28 шт./м^2), в ЦП-3 (4,48 шт./м^2), в ЦП-4 (6,05 шт./м^2), в ЦП-8 (4,85 шт./м^2). Увеличение плотности связано с появлением в ЦП молодых растений (*p, j, im* растений) и носит временный характер. Погодичные изменения плотности вызваны изменением погодных условий. Благоприятные условия (влажность) способствуют семенному размножению. Во всех изучаемых ЦП ежегодно наблюдалось семенное возобновление вида (кроме ЦП-2 – г. Сусактау и ЦП-8 – г. Гуровская в 2016 г.) разное по интенсивности, наиболее активное в 2017 г.

Наблюдались онтогенетические спектры трех типов: мономодальный, бимодальный, полимодальный (рис. 4.1; табл. 4.1) Частота встречаемости данных типов спектра из 39 проанализированных спектров составила соответственно 20,5 %, 66,6% и 12,8 %. Наиболее часто встречается бимодальный тип спектра.

Таблица 4.1

Некоторые демографические показатели состояния ценопопуляций *Oxytropis hippolyti* в местах естественного произрастания

Год наблюде-ния	**V/G/S, % от общего числа особей**	**Плотность, шт./м^2**	**$I_в$**	**$I_з$**	**$I_{ст}$**	**Δ**	**ω**	**Тип популяции**
1	2	3	4	5	6	7	8	9
ЦП-1 – г. Ярыштау, Давлекановский р-н								
2015	23,1/**76,9**/0,0	0,98	0,30	0,30	0,00	0,38	0,79	зрелая
2016	20,0/**80,0**/0,0	0,88	0,25	0,25	0,00	0,40	0,82	зрелая
2017	38,6/**61,4**/0,0	1,75	0,58	0,58	0,00	0,28	0,64	зреющая
2018	17,3/**82,7**/0,0	1,88	0,21	0,21	0,00	0,39	0,82	зрелая
2019	28,9/**71,1**/0,0	**2,08**	0,41	0,41	0,00	0,37	0,78	зрелая
ЦП-2 – г. Сусактау, Альшеевский р-н								
2015	14,9/**85,1**/0,0	1,18	0,18	0,18	0,00	0,41	0,84	зрелая
2016	0,0/**100**/0,0	0,80	0,00	0,00	0,00	0,47	0,95	зрелая
2017	**65,6**/34,4/0,0	2,40	0,21	0,21	0,00	0,17	0,35	молодая
2018	34,54/**63,64**/1,82	1,38	0,54	1,54	0,02	0,34	0,66	зреющая
2019	40,8/**59,2**/0,0	**2,58**	0,69	0,69	0,00	0,31	0,67	зреющая
ЦП-3 – окр. с. Канбеково, Миякинский р-н								
2015	38,2/**55,3**/6,5	1,90	0,69	5,69	0,07	0,34	0,64	зреющая
2016	29,1/**70,9**/0,0	1,98	0,41	0,41	0,00	0,33	0,76	зреющая
2017	16,9/**83,1**/0,0	2,23	0,20	0,20	0,00	0,40	0,84	зрелая
2018	49,0/**51,0**/0,0	2,40	0,96	0,96	0,00	0,27	0,60	молодая
2019	**60,3**/38,0/1,7	**4,48**	1,57	4,57	0,02	0,21	0,51	молодая
ЦП-4 – г. Измаилка, Бижбулякский р-н								
2015	31,4/**68,6**/0,0	1,28	0,46	0,46	0,00	0,34	0,67	зреющая
2016	6,7/**85,0**/8,3	1,50	0,08	5,08	0,08	0,48	0,78	зрелая
2017	**90,2**/9,8/0,0	**20,7**	3,08	3,08	0,00	0,05	0,14	молодая
2018	**57,5**/25,3/17,2	2,18	1,02	1,02	0,00	0,28	0,48	молодая
2019	**73,6**/25,6/0,8	6,05	2,16	4,16	0,01	0,14	0,31	молодая
ЦП-5 – окр. с. Канлы-Туркеево, Буздякский р-н								
2017	42,9/**57,1**/0,0	**1,40**	0,71	0,71	0,00	0,28	0,64	зреющая
2018	45,5/**54,5**/0,0	1,10	0,83	0,83	0,00	0,29	0,57	молодая
2019	40,0/**60,0**/0,0	1,00	0,63	0,63	0,00	0,31	0,70	зреющая
ЦП-6 – окр. с. Бурангулово-1 (остепненный луг), Давлекановский р-н								
2017	46,0/**54,0**/0,0	**11,25**	0,80	0,80	0,00	0,35	0,79	зрелая
2018	40,5/**56,8**/2,7	1,85	0,71	2,71	0,03	0,32	0,65	зреющая
2019	33,8/**64,9**/1,3	1,93	0,52	1,52	0,01	0,36	0,75	зрелая
ЦП-7 – окр. с. Бурангулово-2 (каменистая степь), Давлекановский р-н								
2017	27,3/**72,7**/0,0	**2,75**	0,29	0,29	0,00	0,35	0,73	зрелая
2018	**28,1/68,8/3,1**	1,60	0,41	2,41	0,03	0,39	0,73	зрелая
2019	27,1/**72,9**/0,0	1,48	0,37	0,37	0,00	0,37	0,78	зрелая
ЦП-8 – окр. г. Гуровской, Кушнаренковский р-н								
2015	20,3/**79,7**/0,0	13,80	0,25	0,25	0,00	0,36	0,77	зрелая
2016	0,0/**100,0**/0,0	12,60	0,00	0,00	0,00	0,45	0,96	зрелая
2017	23,4/**76,6**/0,0	15,40	0,25	0,25	0,00	0,37	0,77	зрелая
2018	9,4/**90,6**/0,0	10,60	0,10	0,10	0,00	0,47	0,92	зрелая
2019	27,8/**72,2**/0,0	**19,40**	0,39	0,39	0,00	0,38	0,79	зрелая
ЦП-9 – окр. д. Старые Балгазы, Миякинский р-н								
2017	**59,8**/40,2/0,0	**3,98**	1,47	1,47	0,00	0,23	0,54	молодая

								продолжение табл. 4.1
1	2	3	4	5	6	7	8	9
2018	27,1/**69,8**/3,1	3,23	0,39	4,39	0,03	0,39	0,71	зрелая
2019	24,6/**75,4**/0,0	2,85	0,33	0,33	0,00	0,36	0,79	зрелая
ЦП-10 – Петропавлово, Бижбулякский р-н								
2015	49,85/49,85/0,3	8,48	0,70	1,70	0,003	0,21	0,51	молодая
2018	**57,7**/41,9/0,4	**12,00**	1,29	3,29	0,00	0,22	0,51	молодая

Примечание. V – доля особей прегенеративного периода (*p+j+i+v*), G – доля особей генеративного периода (*g1+g2+g3*), S – доля особей постгенеративного периода (*ss+s*). Жирным шрифтом выделены максимальные значения долей особей онтогенетического периода в онтогенетической структуре ценопопуляций для каждого года наблюдения и максимальные средние значения плотности для каждой ценопопуляции за весь период наблюдения. Условные обозначения индексов даны в главе 1 (1.2. Методы исследования). Тип ценопопуляции указан по классификации «дельта-омега».

По оценке возрастности (дельта-Δ) и эффективности (омега-ω) исследованные ценопопуляции отнесены к следующим типам (табл. 4.1):

1) молодые популяции (Δ < 0,35, ω < 0,60), наблюдаются в годы благоприятные для самовозобновления и были отмечены в ценопопуляциях в 2015-2019 гг. (ЦП-2-Сусактау в 2017 г., ЦП-3-Канбеково в 2018 и 2019 гг., ЦП-4-Измаилка в 2017-2019 гг., ЦП-5-Канлы-Туркеево в 2018 г., ЦП-9-Ст. Балгазы в 2017 г., ЦП-10-Петропавлово в 2015 и 2018 гг.);

2) зреющие популяции (Δ < 0,35, ω > 0,60) наблюдаются в годы благоприятные для самовозобновления или в последующие за ними и были отмечены в ценопопуляциях в 2017 и 2019 гг. (ЦП-1-Ярыштау в 2017 г., ЦП-2-Сусактау в 2017 и 2018 г., ЦП-3-Канбеково в 2015 и 2016 гг. г., ЦП-4-Измаилка в 2015 г., ЦП-5-Канлы-Туркеево в 2017 и 2019 гг., ЦП-6-Бурангулово-1 в 2017 и 2019 гг.); были отмечены в развитии каждой ценопопуляции, кроме ЦП-7, ЦП-8, ЦП-9, ЦП-10.

3) зрелые популяции (Δ 0,35-0,54, ω > 0,70) – преобладающий тип.

Частота встречаемости этих типов ценопопуляций составляет соответственно 25,9%, 23,1% и 51,2%. Зрелые ценопопуляции, в которых доминируют генеративные растения, считаются наиболее устойчивыми (Ценопопуляции…, 1976).

По данным ежегодного мониторинга статус ряда ценопопуляций по интегральным показателям может не изменяться в течение 3-5 лет. Стабильное положение характерно для ЦП-4 (г. Измаилка, молодая в 2017-2019 гг.), ЦП-7 (Бурангулово-2, зрелая в 2017-2019 гг.), ЦП-8 (г. Гуровская, зрелая в 2015-2019 гг.).

По характеру спектра и демографическим показателям наиболее устойчивой является ЦП-5 в растительном сообществе ковыльно-разнотравной степи в окр. с. Канлы-Туркеево, ЦП-6 в растительном сообществе остепненного луга в окр. Бурангулово. Межпопуляционные различия в онтогенетической структуре связаны с эколого-фитоценотическими особенностями произрастания, разногодичные – с метеоусловиями предшествующего и текущего вегетационных сезонов.

Лимитирующие факторы, могут также оказывать большое влияние на онтогенетическую структуру популяций. К естественным факторам относятся: слабая конкурентоспособность с дерновинными злаками, высокое проективное покрытие, экспозиция и крутизна склона, низкая реальная семенная продуктивность. К антропогенным факторам относятся: выпас, сенокошение, рекреация, строительство ЛЭП. Каждая популяция может иметь целый комплекс лимитирующих факторов.

Рис. 4.1. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Oxytropis hippolyti* в динамике в местах естественного произрастания.

Условные обозначения: по горизонтали – онтогенетическое состояние растений, по вертикали – доля особей (%) от числа проанализированных растений на учетной площади.

Виталитетная структура ценопопуляций. Виталитетную структуру 10 ЦП изучали по данным в 2017 и 2018 гг. По критерию качества (Q) определились 3 виталитетных типа ЦП: депрессивные (Q=0,04-0,30: ЦП1 в 2017 г., ЦП5 в 2017 и 2018 гг., ЦП4, ЦП6, ЦП7 и ЦП8 в 2018 г.), равновесные (Q=0,30-0,36: ЦП1 в 2018 г., ЦП6 и ЦП7 в 2017 г.), и процветающие (Q=0,34-0,50: ЦП2, ЦП3 и ЦП9 в 2017 и 2018 гг., ЦП4 и ЦП8 в 2017 г., ЦП10 в 2018 г.). Преобладающий тип процветающий (рис. 4.2; табл. 4.2).

Ряд ценопопуляций по градиенту ухудшения условий (экоклин), построенный по значению индекса виталитета IVC по итогам двухлетних наблюдений, следующий: ЦП8(1,158) – ЦП10(1,074) – ЦП9(1,067) – ЦП3(1,048) – ЦП2(1,037) – ЦП4(1,017) – ЦП1(0,935) – ЦП5(0,898) – ЦП6(0,890) – ЦП7(0,877) (табл. 4.2). Ряд ЦП по градиенту ухудшения условий (экоклин), построенный по значению индекса IVC, отдельно за 2017 и 2018 гг. наблюдения, следующий: ЦП8-2017(1,332) – ЦП9-2017(1,115) – ЦП10(1,084) – ЦП3-2017(1,083) – ЦП2-2018(1,044) – ЦП4-2017(1,040) – ЦП2-2017(1,034) – ЦП9-2018(1,024) – ЦП3-2018(1,022) – ЦП4-2018(1,001) – ЦП6-2017(1,000) – ЦП8-2018(0,986) – ЦП1-2017(0,944) – ЦП7-2017(0,936) – ЦП5-2018(0,936) – ЦП1-2018(0,936) – ЦП5-2017(0,870) – ЦП7-2018(0,828) – ЦП6-2018(0,785) (табл. 4.2).

Об экологической амплитуде вида судили по индексу размерной пластичности, ISP вида составил 1,7. В наилучшем состоянии оказалась краеареальная ЦП-8 в 2017 г. Значительное изменение ее положения в экоклине в 2018 г. (снижение индекса IVC с 1,332 до 0,986) связано с весенним пожаром. На ценопопуляции, расположившиеся в левой части экоклина (улучшение условий), оказали воздействие погодные условия: в 2017 г. количество осадков в вегетационный период было больше (R=229 мм, за апрель – июнь), чем в 2018 г. (R=120 мм). Исключением является ЦП-2. В 2018 г. здесь был весенний пожар, который уничтожил генеративные побеги, поэтому количество вегетативных побегов увеличилось, что повлияло на положение популяции в экоклине. Ценопопуляции, оказавшиеся в наихудшем состоянии (в правой части градиента), подвержены антропогенному воздействию (выпас).

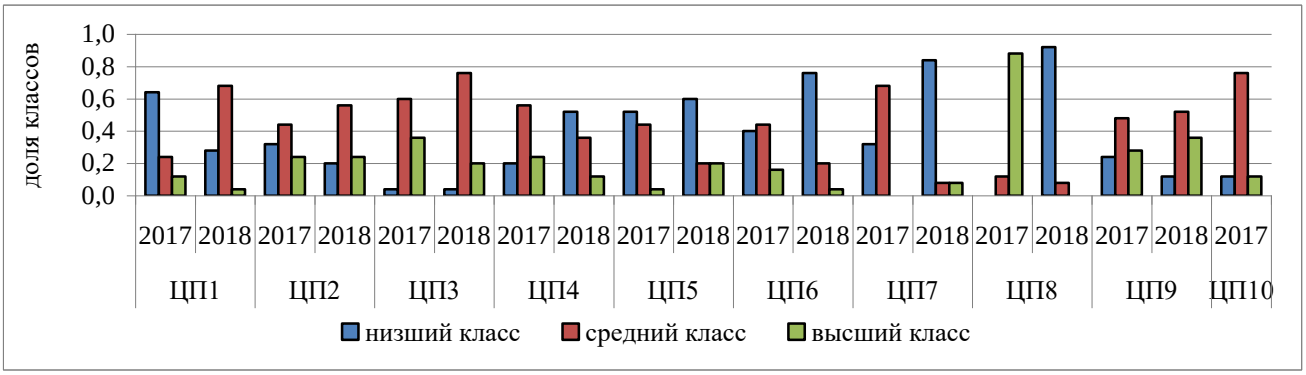


Рис. 4.2. Виталитетная структура ценопопуляций *Oxytropis hippolyti* в местах естественного произрастания в Башкирском Предуралье.

Наблюдаются разногодичные и межпопуляционные различия по доле классов виталитета. За 2 года наблюдений виталитетный тип не изменился в 6 ценопопуляциях: процветающие – ЦП-2 (г. Сусактау), ЦП-3 (с. Канбеково), ЦП-9 (д. Старые Балгазы); депрессивные – ЦП-5 (с. Канлы-Туркеево), ЦП-6 (Бурангулово-1, остепненный луг). У 3-х ценопопуляций состояние ухудшилось: ЦП-4 (г. Измаилка). ЦП-7 (Бурангулово-2, каменистая степь) и ЦП-8 (Гуровская гора) стали

депрессивным. Популяция на г. Ярыштау (ЦП-1) стала процветающей. Индекс виталитета IVC, определенный по 20 показателям, согласуется со значением индекса качества Q и однозначно характеризует статус ценопопуляции (табл. 4.2).

Таблица 4.2

Показатели виталитетной структуры ценопопуляций *Oxytropis hippolyti*

Год наблюдения	**Доля особей по классам виталитета**			**Показатели виталитета ценопопуляции**			
	с	**в**	**а**	**Q**	**I_Q**	**IVC**	**Виталитетный тип**
ЦП-1-Ярыштау							
2017	0,64	0,24	0,12	0,180	0,281	0,944	депрессивная
2018	0,28	0,68	0,04	0,360	1,286	0,936	процветающая
ЦП-2-Сусактау							
2017	0,32	0,44	0,24	0,340	1,063	1,034	процветающая
2018	0,20	0,56	0,24	0,400	2,000	1,044	процветающая
ЦП-3-Канбеково							
2017	0,04	0,60	0,36	0,480	12,000	1,083	процветающая
2018	0,04	0,76	0,20	0,480	12,000	1,022	процветающая
ЦП-4-Измаилка							
2017	0,20	0,56	0,24	0,400	2,000	1,040	процветающая
2018	0,52	0,36	0,12	0,240	0,461	1,001	депрессивная
ЦП-5-Канлы-Туркеево							
2017	0,52	0,44	0,04	0,240	0,461	0,870	депрессивная
2018	0,60	0,20	0,20	0,200	0,333	0,936	депрессивная
ЦП-6-Бурангулово-1 (остепненный дуг)							
2017	0,40	0,44	0,16	0,300	0,750	1,000	депрессивная
2018	0,76	0,20	0,04	0,120	0,160	0,785	депрессивная
ЦП-7-Бурангулово-2 (каменистая степь)							
2017	0,32	0,68	0,00	0,340	1,063	0,936	равновесная
2018	0,84	0,08	0,08	0,080	0,095	0,828	депрессивная
ЦП-8-Гуровская							
2017	0,00	0,12	0,88	0,500	-	1,332	процветающая
2018	0,92	0,08	0,00	0,040	0,043	0,986	депрессивная
ЦП-9-Старые Балгазы							
2017	0,24	0,48	0,28	0,380	1,583	1,115	процветающая
2018	0,12	0,52	0,36	0,440	3,667	1,024	процветающая
ЦП-10-Петропавлово							
2018	0,12	0,76	0,12	0,440	3,667	1,084	процветающая

Одной из причин изменчивости виталитетного спектра являются разные метеоусловия по годам наблюдений. Изменение показателей виталитета связываем с различиями в метеорологических показателях вегетационных сезонов 2017 и 2018 гг., прежде всего с суммой осадков за период с апреля по июнь. В 2017 г. количество осадков в вегетационный период было больше (R=229 мм, за апрель – июль,

ГТК=1,78 за май – июнь), чем в 2018 г. (R=120 мм, ГТК=0,73) Антропогенное воздействие на ценопопуляции за эти годы не менялось.

ГЛАВА 5. СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ *OXYTROPIS HIPPOLYTI*

Семенная продуктивность (СП) является важной характеристикой популяций растений (Работнов, 1950; Левина, 1981; Эмбриология…, 2000; и др.). Изучение потенциальной семенной продуктивности (ПСП) и реальной семенной продуктивности (РСП) очень важно для выявления механизмов, обеспечивающих популяционную адаптацию вида к меняющимся условиям среды.

Семенная продуктивность в местах естественного произрастания. Потенциальные возможности образования плодов у *O. hippolyti* реализуются на низком уровне (в среднем 1,3-32,9 % за 6 лет наблюдений). В 2016-2018 гг. в ценопопуляции в окрестностях горы Гуровская (Кушнаренковский р-н) для *O. hippolyti* была характерна низкая реализация семенного потенциала (табл. 5.1) (Егорова и др., 2018). Выявлены достоверные разногодичные и межпопуляционные различия по количественным и качественным показателям СП. Показатели СП изменяются в широких пределах. На соцветии формируется 3-48 (в среднем 13,7-24,5) цветков, реализация их в плоды (плодообразование – показатель эффективности опыления) – 0 (1,1)-83,3% (в среднем 1,3-31,2%). ПСП составляет 51-831 семяпочек.

Таблица 5.1

Семенная продуктивность соцветий средневозрастных генеративных растений *Oxytropis hippolyti* в ценопопуляции в окрестностях горы Гуровская

Показатели СП	**Год наблюдения (число соцветий)**		
	2016 (n=570)	**2017 (n=721)**	**2018 (n=71)**
Число цветков, шт.	24,5±0,3	20,9±0,2	13,6±0,6
Число плодов, шт.	3,5±0,2	7,1±0,2	0,2±0,1
Плодообразование, %	**18,8±0,7**	**31,2±0,8**	**1,3±0,6**
Степень редукции, %	85,2±0,7	68,7±0,9	98,7±0,6
Пораженность плодов, %	87,5±0,9	50,1±1,0	86±9,8
ПСП, шт.	**423,98±4,73**	**391,53±4,67**	**232,73±11,686**
УРСП, шт.	12,15±0,65	22,66±0,83	0,76±0,39
РСП, шт.	**1,05±0,08**	**8,48±0,50**	**0,08±0,07**
$К_{пр-1}$, %	2,81±0,15	5,66±0,22	0,27±0,15
$К_{пр-2}$, %	0,25±0,02	2,13±0,13	0,03±0,03

Показатели условно-реальной семенной продуктивности (УРСП) (0(1)-144 семян) и РСП (0(5)-86) намного ниже ПСП. Завязываемость семян (коэффициент завязывания семян $К_{пр-1}$) составляет 0(0,18)-41,4%. Коэффициент продуктивности семян ($К_{пр-2}$) – показатель жизненности вида в конкретных условиях обитания, 0(0,1)-25,6%. В 2018 г. семян практически не было. Все эти значения достоверно различаются. Снижение показателей СП объясняется сильной повреждаемостью плодов насекомыми-вредителями, неблагоприятными погодными условиями вегетационного сезона 2018 г., снижением виталитета растений.

Реализация репродуктивного потенциала образования семян. Изучению данной проблемы у видов сем. Fabaceae (в том числе редких и исчезающих видов)

посвящена обширная литература (Верещагина, Колясникова, 1986; Белковская, 1989; Томилова, Королева, 1989; Орел, Казачковская, 1991; Зимницкая, 1992, 2009; Ахундова, Туркова, 1996; Эмбриология…, 2000; Ахундова, 2003; Холина, 2005; Колясникова, 2006; Круглова, 2012; Маслова, 2005; Маслова и др., 2008; Елизарьева, 2009, Куватова, 2011; и др.).

На рисунке 5.1 представлена реализация репродуктивного потенциала семяобразования у соцветий *O. hippolyti*, которая отражает динамику потерь семяпочек на разных этапах развития генеративной сферы по годам наблюдения.

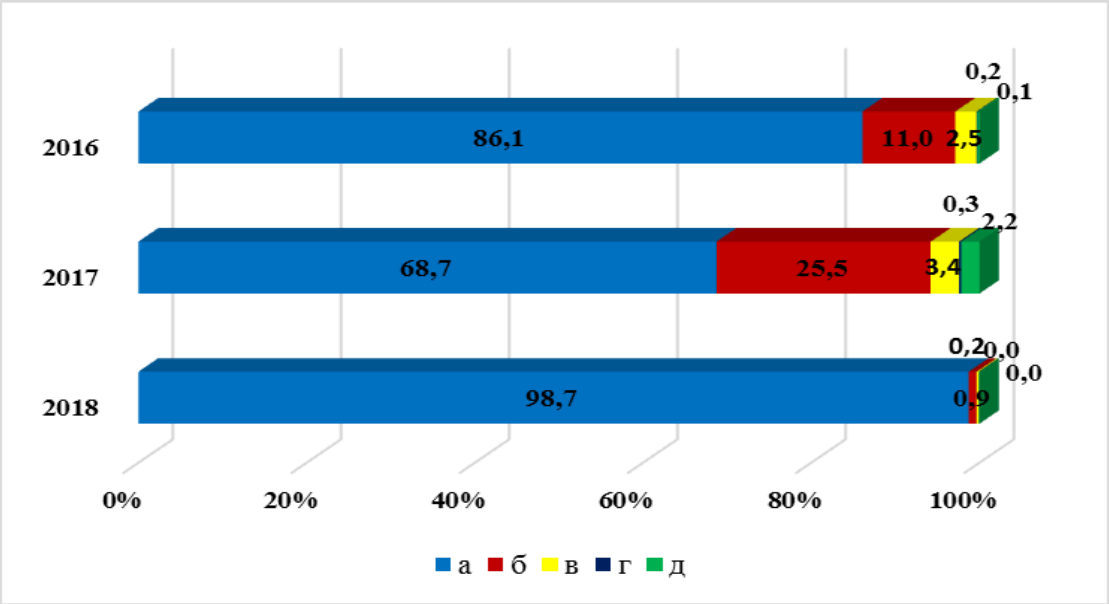


Рис. 5.1. Реализация репродуктивного потенциала семяобразования у соцветий средневозрастных генеративных растений *Oxytropis hippolyti* в разные годы наблюдений в естественных условиях произрастания

Примечание: по горизонтали – год наблюдения; по вертикали – число семяпочек в % от ПСП. Потеря потенциальных возможностей на разных этапах развития цветка и плода в пределах одного соцветия: а – редукции генеративных органов (учет суммы семяпочек в опавших бутонах, цветках, плодах), б – редукция семяпочек при развитии плода (учет суммы семяпочек неоплодотворенных и оплодотворенных, но неразвившихся в семена), в – недоразвитие семян (учет щуплых семян), г – повреждаемость семян (учет семян, поврежденных насекомыми-фитофагами). Реализация ПСП: д – реальный коэффициент продуктивности семян ($К_{пр}2$; учет выполненных семян). Реализация ПСП по годам наблюдения составила: в 2016 г. – 0,2 %, максимальная в 2017 г. – 2,1 % и крайне низкая в 2018 г. – 0,02 %, (это средние значения реального коэффициента продуктивности семян $К_{пр}2$; условное обозначение на рисунке 5.1 – д).

Потери потенциальных возможностей образования семян происходят на разных этапах развития цветка и плода в пределах одного соцветия. Потеря потенциальной продуктивности семян происходит в основном за счет опада бутонов, цветков и иногда плодов. Потеря семяпочек на этом этапе составила в 2016 г. – 86,1 %, 2017 г. – 68,7 %, и очень значительная отмечена в 2018 г. – 98,6 % (определена как отношение суммы семяпочек в опавших генеративных органах к ПСП, выраженное в %) (рис. 5.1; здесь и далее потеря-а). Значительная потеря – это редукция семяпочек при развитии плода (учет суммы семяпочек неоплодотворенных и оплодотворенных, но неразвившихся в семена), происходящая из-за недостаточности опыления и эмбриологических причин: в 2016 г. – 11,0 %, 2017 г. – 25,5 %, 2018 г. – 1,1 %, (рис.

5.1; б). Снижение уровня семяобразования происходит также за счет недоразвития или образования щуплых семян, в годы наблюдения она была незначительна в сравнении с двумя первыми причинами: в 2016 г. – 2,5 %, 2017 г. – 3,4 %, 2018 г. – 0,3 % (рис. 5.1; в). К числу причин низкой реализации ПСП также относится повреждаемость семян насекомыми-вредителями, в годы наблюдения она была также незначительна: в 2016 г. – 0,1 %, 2017 г. – 0,3 %, 2018 г. – 0,02 % (рис. 5.1; г).

Плодообразование *Oxytropis hippolyti* в культуре Плодоношение и образование полноценных семян – важные критерии для оценки успешности интродукции (Соболевская, 1983; Карписонова, 1985; Семенова, 2001; и др.).

Все показатели СП изменяются в широких пределах, их значения больше, чем в местах естественного обитания. Выявлены достоверные разногодичные различия по количественным и качественным показателям СП (табл. 5.2).

Потенциальные возможности образования плодов, как и в природе, реализуются не полностью. Плодообразование на соцветие варьирует в пределах от 0 (4,0) до 100 %. Самое высокое плодообразование отмечено в 2012 г. (45,2 %), самое низкое в 2013 г. (27,2 %, что меньше в сравнении с 2012 г. в 1,7 раза) (табл. 5.2), что связано с неблагоприятными метеоусловиями в период цветения и плодоношения, от которых зависит активность работы насекомых-опылителей (шмелей) в период цветения растений.. Так, в 2010, 2011 и 2013 гг. отмечалась сухая и жаркая погода в период наблюдений. В 2010 г. в I декаду мая средняя температура была на 4,8°С больше среднемноголетней, осадков выпало лишь 2,2% от нормы; во II декаду мая средняя температура была так же на 4,0°С больше среднемноголетней, осадков выпало так же мало – 33,5% от нормы. В период созревания плодов в июне температура воздуха и количество осадков по декадам отличались от нормы: средняя температура была больше среднемноголетней в I декаду на 1,1°С, во II декаду на 1,0°С, в III декаду на 4,1°С; осадки были ниже нормы: в I декаду 48,6%, во II декаду 12,9%, в III декаду 30,6% от нормы.

Сравнение плодообразования *Oxytropis hippolyti* в местах естественного обитания и в условиях интродукции. Сравнение показало, что в 2013 г. в условиях интродукции значения показателей – число цветков (21,9 шт.), число плодов (6,6 шт.), плодообразования (27,2 %) больше, чем в местах естественного обитания (соответственно 18,2 шт., 1,5 шт., 8,0 %). Различие достоверно при сравнении по критерию Стьюдента. Отсюда, показатели, характеризующие редукцию: число опавших генеративных органов и степень редукции больше в местах естественного обитания вида (соответственно 16,6 шт. и 92,0 %). Пораженность плодов в 2013 г. также была больше в местах естественного обитания вида (число пораженных плодов – 2,1 шт., пораженность – 58,9 %). Различия достоверны. В 2014 г. в условиях интродукции значения таких показателей как число плодов (7,6 шт.) и плодообразование (41,1 %) также было больше чем в местах естественного обитания вида, а число цветков на соцветии оказалось меньшим (в природе – 23,6 шт., при интродукции – 19,0 шт.).

Таблица 5.2

Показатели плодообразования соцветий средневозрастных генеративных растений *Oxytropis hippolyti* культуре (территория Южно-Уральского ботанического сада-института УФИЦ РАН, г. Уфа; 2010-2014 гг.)

Показатели	**Год наблюдения (объем выборки)**				
	2010 (n=115)	**2011 (n=102)**	**2012 (n=81)**	**2013 (n=110)**	**2014 (n=141)**
Предельные значения (min-max) и размахи вариации (R)					
Число цветков. шт.	8-40 (32)	6-38 (32)	12-35 (23)	9-40 (31)	9-39 (30)
Число плодов, шт.	0*(1)-20 (20)	0 (1)-23 (23)	0 (1)-21 (21)	0 (1)-34 (34)	0 (1)-24 (24)
Плодообразование, %	**0 (5,6)-95,2 (95,2)**	**0 (4,8)-100 (100)**	**0 (4,0)-95,5 (95,5)**	**0 (4,2)-100 (100)**	**0 (6,7)-94,7 (94,7)**
Число опавших бутонов, цветков, плодов, шт.	1-38 (37)	0 (2)-33 (33)	1-25 (24)	0 (5)-27 (27)	1-27 (26)
Степень редукции, %	**5,0-100 (95,0)**	**0 (11,8)-100 (100)**	**4,5-100 (95,5)**	**0 (22,2)-100 (100)**	**5,3-100 (94,7)**
Число пораженных плодов, шт.	0 (1)-8 (8)	0 (1)-6 (6)	0 (1)-11 (11)	0 (1)-10 (10)	0 (1)-4 (4)
Пораженность плодов, %	0 (6,7)-100 (100)	0 (7,7)-100 (100)	0 (5,6)-100 (100)	0 (2,9)-100 (100)	0 (5,0)-40,0 (40)
Средние значения и ошибки средних (M± m)					
Число цветков. шт.	22,7±0,6	18,8±0,6	21,1±0,6	21,9±0,6	19,0±0,5
Число плодов, шт.	6,7±0,5	6,3±0,5	9,3±0,6	6,6±0,7	7,9±0,5
Плодообразование, %	**29,5±2,0**	**34,4±2,6**	**45,2±2,6**	**27,2±2,2**	**41,1±2,2**
Число опавших бутонов, цветков, плодов, шт.	16,0±0,6	12,5±0,6	11,8±0,7	15,3±0,5	11,1±0,5
Степень редукции, %	**70,5±2,0**	**65,6±2,6**	**54,8±2,6**	**72,8±2,2**	**58,9±2,2**
Число пораженных плодов, шт.	1,2±0,2	0,7±0,1	2,3±0,3	0,4±0,1	0,3±0,1
Пораженность плодов, %	17,1±2,4	15,1±2,8	24,9±2,9	5,3±1,5	3,4±0,7

Примечание. Число соцветий (шт.) в статистическом анализе для показателей число пораженных плодов и пораженность плодов: для 2010 г. – n=94, 2011 г. – n=90, 2012 г. – n=80, 2013 г. – n=89, 2014 г. – n=123.

ГЛАВА 6. ВОПРОСЫ ОХРАНЫ *OXYTROPIS HIPPOLYTI* В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

Охрана *in situ*. На территории РБ в местах естественного произрастания вид охраняется на территории следующих ООПТ регионального значения (Кучеров и др., 1987, 1991; Мулдашев и др., 2008; Реестр…, 2010, 2016 и др.): 1) природный парк «Аслы-Куль» в Давлекановском р-не; 2) природный парк «Кандры-Куль» в Туймазинском р-не; 3) государственный природный ландшафтный заказник «Бунинский лес» в Белебеевском р-не; 4) комплексный ботанико-геоморфологического памятника природы (ПП) «Гора Сусактау» в Альшеевском р-не; 5) ботанико-геоморфологического ПП «Гора Сатыртау» в Альшеевском р-не; 6) ботанический ПП «Гуровская гора» в Кушнаренковском р-не.

К настоящему времени на территории Башкирского Предуралья предложено учреждение 6 памятников природы и 13 заказников, где наряду с другими редкими видами произрастает *O. hippolyti*. Проектируемые ПП: «Гора Ярыштау» (Давлекановский р-н), «Гора Чииштау» и «Гора Сатыйтау у д. Тюпкильды» (Туймазинский р-н), «Гора Нарыстау» (Альшеевский р-н), «Степные склоны в 2 км к северо-востоку от с. Дусяново» (Бижбулякский р-н); «Степи у с. Кожай-Максимовка» (Ермекеевском р-н). Проектируемые заказники: «Приикская лесостепь» и «Чекмагушевская лесостепь» (Бижбулякский р-н), «Степные холмы у с. Канлы-Туркеево» (Буздякский р-н); «Степи по р. Тюлянь» (Давлекановский р-н), «Степи у д. Уразметово» и «Урочище Акыстау» (Альшеевский р-н), «Степная и пойменная растительность по р. Ик» (Ермекеевский р-н), «Урочище Балканские горы» (Благоварский р-н), «Степи у с. Ст. Кандры» и «Усеньская лесостепь» (Туймазинский р-н), «Шафеевская лесостепь», «Курсаковская лесостепь» и «Покровский лес» (Белебеевский р-н) (Кучеров и др., 1987, 1991; Волго-Уралькая…, 1999; Соломещ, Мулдашев, 1999; Соломещ и др., 2001; СОПТ, 2004; Маслова и др., 2018).

Охрана *ex situ*. *O. hippolyti у*спешно культивируется в интродукционном питомнике редких и исчезающих видов УИБ УФИЦ РАН (территория Южно-Уральского Ботанического сада-института УФИЦ РАН) (Абрамова и др., 2004; Маслова и др., 2006, 2009). В коллекции 3 образца, мобилизация проведена семенами: 1) окр. оз. Аслыкуль, Давлекановский р-н, (с 2001 г.), 2) г. Гуровская, Кушнаренковский р-н (с 2013 г.), 3) г. Измаилка, Бижбулякский р-н (с 2013 г.).

Сезонный ритм развития устойчивый. Цветение и плодоношение ежегодное, обильное. Срок цветения – летнецветущее (ранее-среднелетнее), длительность цветения – среднецветущее растение. Семена созревают в августе – сентябре. Феноритмотип – весенне-летне-осеннезеленый. Цветет на 2-4 год. Жизненный цикл – 2-5 лет. Наблюдается неежегодный самосев.

По отношению к болезням вид считается устойчивым. Из вредителей отмечены насекомые, повреждающие плоды и семена, доля пораженных плодов составляет 0(6,7)-100 % (Маслова и др., 2006; Тютюнова, Маслова, 2014, 2015). Вегетативная сфера болезнями и вредителями не повреждается.

В условиях питомника растения зимостойки (зимуют без дополнительного укрытия) и холодостойки. Повреждений весенними и осенними заморозками не наблюдалось. Сохранность растений после пересадки рассады составляет 83,3-100 %, на 2-й год – 25,0-69,0 %, на 3-й год – 100 %.

Согласно системе комплексной оценки успешности интродукции *O. hippolyt*i в условиях лесостепой зоны южного Предуралья вид относится к перспективным растениям (вид набрал 17(16) баллов). Наш интродукционный эксперимент показал возможность сохранения *O. hippolyt*i в условиях культуры. Возможность создания искусственной популяции, которая может существовать длительное время и давать посевной материал для проведения интродукционных работ.

Оценка декоративности *O. hippolyti* по 10-ти оценочным показателям составила – 73 балла (Методика…, 1960). Вид может быть использован для создания декоративных композиций в ландшафтном стиле (Маслова и др., 2017).

Опыты по реинтродукции. По данным многолетнего и кратковременного мониторинга популяций *O. hippolyti* и оценки их состояния определены критические популяции, для которых необходимы реинтродукционные мероприятия (искусственное увеличение их площади и численности, создание резервных искусственных популяций *in situ* и *ex situ*) (Мулдашев и др., 2012, 2013, 2014, 2017; Елизарьева и др., 2017). Для проведения биотехнических работ для *O. hippolyti* предложены следующие 8 популяций, характеризующиеся малой численностью (менее 100 особей на 40 м^2) и занимаемой площадью (менее 200 м^2): 1) Альшеевский р-н, г. Сусактау (Мулдашев и др., 2016, 2017); 2) Бижбулякский р-н, г. Измаилка (Маслова и др., 2018); 3) Давлекановский р-н, г. Ярыштау (Тютюнова и др., 2018); 4) там же, в 1 км к В от с. Бурангулово; 5) Миякинский р-н, в 3 км к В от д. Канбеково; 6) там же, г. Таргын-Муруны; 7) там же, г. Ташкискян у д. Ст. Балгазы; 8) Кушнаренковский р-н, в 1 км к В от д. Гуровка.

Для сохранения вида с 2005 г. проводятся реинтродукционные работы по созданию искусственных популяций в «Природном Ботаническом саду» на территории ПП «Гора Гуровская» (по разрешению Министерства природопользования и экологии РБ). С 2008 г. в опытах появляются генеративные растения, наблюдается самосев. Самосейные растения жизнеспособные. Идет формирование микропопуляции. Специальные биотехнические мероприятия по искусственному увеличению численности проводятся для краеареальной восточной малочисленной популяции в окр. г. Гуровская (Мулдашев и др., 2006, 2008). В 2017-2019 гг. начаты опыты по увеличению численности в следующих четырех популяциях: на г. Ярыштау и в окр. с. Бурангулово (Давлекановский р-н), на склонах к р. Чермасан в окр. с. Канлы-Туркеево (Буздякский р-н), на г. Измаилка (Бижбулякский р-н).

ВЫВОДЫ

1. *Oxytropis hippolyti* встречается в сообществах луговых и настоящих степей, общим для которых является малоразвитость и в той или иной степени щебнистость почв. Все сообщества с участием *O. hippolyti* относятся к классу ***Festuco-Brometea***, охватывающие ксеротермные и полуксеротермные травяные сообщества. В сообществах ассоциации ***Hedysaro grandiflori-Stipetum pulcherrimae*** Yamalov 2011 prov. подсоюза гиперпетрофитных степей ***Helictotricho desertori-Stipenion rubentis*** Toman 1969 вышеуказанного союза является обычным видом, а также входит в группу диагностических. Редко отмечен в сообществах ассоциации ***Trinio muricati-Centauretum sibiricae*** Yamalov et al. 2011 (Ямалов, 2011; Ямалов и др., 2011, 2012). Сообщества ассоциаций имеют в своем составе группу облигатных и факультативных петрофитов *Carex pediformis, Alyssum tortuosum, Clausia*

agideliensis, Echinops crispus, Koeleria sclerophylla, Astragalus helmii, Tanacetum uralense, Thalictrum foetidum и др. Кроме того, вид может произрастать в трещинах скал и на скальных полках, сообщества которых имеют степной характер и их можно отнести к подсоюзу ***Helictotricho desertori-Stipenion rubentis*** Toman 1969.

2. В онтогенезе *O. hippolyti* на основании комплекса качественных и количественных признаков выделено 4 периода и 10 онтогенетических состояний. Разработана система оценки онтогенетических состояний изучаемого вида. В природе онтогенез неполный (с невыраженным постгенеративным периодом) до 5-20 лет; в условиях интродукции неполный (с невыраженным постгенеративным периодом), по темпу в сравнении с природным ускоренный, в зависимости от условий выращивания по длительности краткий (2-6 лет) и продолжительный (до 17 лет).

3. Выявлены межпопуляционные различия по средним значениям биометрических показателей. Изменчивость усредненная по всем признакам во всех популяциях составила 44,9 %, внутрипопуляционная – 33,2 %, межпопуляционная – 24,1 % соответственно. Биометрические показатели генеративных растений характеризуются различной степенью изменчивости, отмечено варьирование их на разных уровнях (от низкого до очень высокого). Наблюдаются различия по уровням изменчивости между метрическими и аллометрическими признаками, признаками вегетативной и генеративной сферы. Уровень внутрипопуляционной изменчивости выше уровня межпопуляционной изменчивости.

4. Для вида характерно образование нормальных неполночленных ценопопуляций (отсутствуют постгенеративные растения: субсенильные и сенильные растения и прегенеративные растения: проростки, а также ювенильные в ЦП-1 и в отдельные годы в остальных ценопопуляциях). Наблюдаются разногодичные и межпопуляционные различия по плотности и онтогенетическому составу. Наибольшая плотность отмечена в ЦП-8 (10,6-19,40 шт./м^2), в ЦП-9 (2,85-3,98 шт./м^2), в ЦП-10 (8,48-12,00 шт./м^2); наименьшая – в ЦП-1 (0,88-2,08 шт./м^2), в ЦП-2 (0,80-2,58 шт./м^2), в ЦП-5 (1,00-1,40 шт./м^2), в течение пяти лет наблюдения это самая малочисленная ценопопуляция. Наблюдались онтогенетические спектры трех типов: мономодальный, бимодальный, полимодальный. Наиболее часто встречается бимодальный тип спектра с центрированным максимальным пиком. По характеру спектра и демографическим показателям наиболее устойчивой является ценопопуляция в растительном сообществе ковыльно-разнотравной степи в окр. с. Канлы-Туркеево и ценопопуляция в растительном сообществе остепненного луга в окр. Бурангулово. Межпопуляционные различия в онтогенетической структуре связаны с эколого-фитоценотическими особенностями произрастания, разногодичные с метеорологическими условиями предшествующего и текущего вегетационных сезонов. Плотность и структура ЦП в значительной степени зависят от таких биологических особенностей вида как низкая семенная продуктивность, длительный генеративный период, перерывы в цветении, низкая конкурентоспособность (в отношении дерновинных злаков). Ценопопуляции способны к самовозобновлению.

5. Исследования виталитетной структуры ценопопуляций *O. hippolyti* в природе выявило разногодичные и межпопуляционные различия в соотношении размерных классов виталитета. Установлено влияние метеорологических условий на виталитетную структуру. Ухудшение метеорологических условий и весенний пожар в

2018 г. вызвали понижение жизненного статуса растений, что привело к увеличению доли особей низшего класса виталитета до 92 %.

6. Потенциальные возможности образования плодов у *O. hippolyti* реализуются на низком уровне: в местах естественного обитания плодообразование составляет 1,3-32,9 %, в условиях интродукции – 27,2-45,2 %. Установлены разногодичные различия всех показателей СП. Выявлены межпопуляционные различия по количественным и качественным показателям СП. Все показатели СП у растений в условиях интродукции выше, чем в природе. Всхожесть свежесобранных семян составляет 95 %, при хранении увеличивается твердосемянность до 62,0 %, которая нарушается скарификацией (всхожесть повышается до 81,6 %). У *O. hippolyti* всхожесть семян сохраняется до 13 лет.

7. По комплексу биолого-хозяйственных признаков (полное прохождение сезонного и жизненного цикла развития, способность к семенному размножению, холодостойкость, устойчивость к засухе, вредителям и болезням, хорошие декоративные качества) вид является перспективным для культуры в лесостепной зоне Башкирского Предуралья; что дает возможность сохранить вид *ex situ*, создать маточную плантацию и получить массовый посевной материал для реинтродукции.

8. Для охраны *O. hippolyti* на территории РБ необходим комплекс мероприятий *in situ и ex situ*, направленных на сохранение местообитаний вида и увеличения численности природных популяций. Для этого необходимо: а) учреждение спроектированных 6 памятников природы в Давлекановском, Туймазинском, Альшеевском и Бижбулякском районах РБ; б) периодически проводить биотехнические (реинтродукционные) мероприятия по искусственному увеличению численности критических популяций путем подсева семян, собранных здесь же, в популяциях-донорах и полученных из маточников в Ботаническом саду или Природном ботаническом саду; в) проводить мониторинг популяций.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публиации в научной базе Scopus

1. N V Maslova, O A Elizaryeva, G M Galikeeva and N M Tyutyunova. Rare species of the genus *Oxytropis* DC. (Fabaceae) from the flora of the Republic of Bashkortostan under cultivation within the city of Ufa. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Vol. 107, 2018. P. 012086 DOI: 10.1088/1755-1315/107/1/012086

Публикации в научных журналах, рекомендованных ВАК РФ

1. **Тютюнова Н.М.**, Маслова Н.В. Плодообразование у редкого эндемика *Oxytropis hippolyti* Boriss. в местах естественного обитания (Республика Башкортостан) // Известия Уфимского научного центра РАН. 2015. № 4 (1). С. 171-173.
2. Мулдашев А.А., Маслова Н.В., Елизарьева О.А., **Тютюнова Н.М.** Онтогенетическая структура ценопопуляций редкого вида *Oxytropis hippolyti* (Fabaceae) в Башкирском Предуралье // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017. № 3-1. С. 167-171.
3. **Тютюнова Н.М.,** Маслова Н.В. Плодообразование у эндемичного вида *Oxytropis hippolyti* (Fabaceae) в условиях интродукции // Естественные и технические науки. Москва, 2019. № 10 (136). С. 72-76.

Публикации в других изданиях

1. Маслова Н.В., **Тютюнова Н.М.** Всхожесть и характер прорастания семян редкого эндемичного вида *Oxytropis hippolyti* Boriss. (Fabaceae) в условиях интродукции // Роль ботанических садов в изучении и сохранении генетических ресурсов природной и культурной флоры. Махачкала, 2013. С. 90-92.
2. **Тютюнова Н.М.,** Маслова Н.В. Размножение редкого эндемичного вида *Oxytropis hippolyti* Boriss. (Fabaceae) в условиях интродукции // Инновационный потенциал молодежной науки. Уфа, 2013. С. 179-183.
3. **Тютюнова Н.М.** Всхожесть и характер прорастания семян редкого эндемичного вида *Oxytropis hippolyti* Boriss. (Fabaceae) // Инновационный потенциал молодежной науки. Уфа, 2013. С. 183-187.
4. **Тютюнова Н.М.** Изучение семенного размножения редкого вида *Oxytropis hippolyti* Boriss. (Fabaceae) //«Современные аспекты изучения экологии растений». Уфа, 2014. С. 55-60.
5. **Тютюнова Н.М.** Плодообразование у редкого вида *Oxytropis hippolyti* Boriss. в условиях интродукции // Экологические проблемы регионов. Уфа, 2013. С. 63-65.
6. Маслова Н.В., **Тютюнова Н.М.,** Елизарьева О.А. Характеристика плодообразования у эндемика *Oxytropis hippolyti* Boriss. (Fabaceae) в условиях интродукции // Растительные ресурсы: опыт, проблемы и перспективы. Бирск, 2014. С. 48-52.
7. **Тютюнова Н.М.,** Маслова Н.В. Изучение плодообразования редкого эндемика *Oxytropis hippolyti* Boriss. в местах естественного обитания // Перспективы развития и проблемы современной ботаники. Новосибирск, 2014. С. 290-291.
8. **Тютюнова Н.М.,** Маслова Н.В. Изучение плодообразования у редкого вида *Oxytropis hippolyti* Boriss. (Fabaceae) в условиях интродукции // Современные аспекты изучения экологии растений. Уфа: Мир печати, 2015. С. 66-71.
9. Маслова Н.В., **Тютюнова Н.М.** Изменчивость числа цветков в соцветии у *Oxytropis hippolyti* Boriss. в природе // Растительные ресурсы: опыт, проблемы и перспективы. Бирск, 2015. С. 48-50.
10. **Тютюнова Н.М.,** Маслова Н.В. Морфологическая изменчивость плода эндемика Заволжья *Oxytropis hippolyti* Boriss. // Актуальные проблемы экологии в XXI веке. Владимир, 2015. С. 37-43.
11. **Тютюнова Н.М.,** Маслова Н.В. Размножение редкого эндемичного вида *Oxytropis hippolyti* Boriss. (Fabaceae) с помощью рассады в условиях интродукции // Бюл. Ботанического сада Саратовского гос. ун-та. 2016. Т. 14, вып. 1. С. 85-91
12. **Тютюнова Н.М.** Маслова Н.В. Биометрическая характеристика генеративных растений *Oxytropis hippolyti* Boriss. в популяции на восточной границе распространения // Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений. Саранск, 2016. С. 268-271.
13. Мулдашев А.А., Маслова Н.В., Елизарьева О.А., **Тютюнова Н.М.** Возрастной состав популяций редкого вида эндемика *Oxytropis hippolyti* Boriss. в Башкирском Предуралье // Изучение природы Башкортостана и проблемы пчеловодства. Вып. 5. Уфа, 2016. С. 107-116.
14. Маслова Н.В., Елизарьева О.А., Галикеева Г.М., **Тютюнова Н.М.** Редкие виды рода Oxytropis DC. (Fabaceae) флоры Республики Башкортостан в культуре на

территории города Уфы // III междунар. конф. «Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: экологические вызовы XXI века». Казань, 2017. С. 529-532.
15. **Тютюнова Н.М.,** Маслова Н.В. Изменчивость числа цветков в соцветии у редкого вида *Oxytropis hippolyti* Boriss. в природной популяции в окрестностях горы Гуровская в Башкирском Предуралье // Экобиотех. 2019. Том 2, № 1, С. 92-99.
16. Егорова А.А., **Тютюнова Н.М.,** Маслова Н.В. Изменчивость числа цветков в соцветии у редкого вида *Oxytropis hippolyti* Boriss. в природной популяции в окрестностях горы Гуровская (Башкирское Предуралье) // Современные аспекты изучения экологии растений: материалы VII Междунар. молодеж. конкурс-конференции. Уфа: ООО «Первая типография», 2019. С. 37-40.
17. **Тютюнова Н.М.,** Маслова Н.В. Характеристика образования плодов у эндемичного вида *Oxytropis hippolyti* в условиях интродукции (по данным 2011-2013 гг.) // Сб. статей по материалам VI Всерос. конф. с междунар. участием «Экобиотех», 1-4 октября 2019 г. Уфа, 2019. С. 313-317.
18. **Тютюнова Н.М.,** Маслова Н.В. Плодообразование у эндемичного вида *Oxytropis hippolyti* Boriss. (Fabaceae) в условиях интродукции // Экобиотех. 2019. Т. 2, № 4. С. 410-415.