

**Эколого-ценоотическое разнообразие
и демографические особенности
ценопопуляций *Pulsatilla patens* (L.) Mill s.l. (Ranunculaceae)
в Кировской области**

Н. Ю. ЕГОРОВА¹, Т. Л. ЕГОШИНА^{1,3}, О. Е. СУШЕНЦОВ²

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства
и звероводства им. проф. Б. М. Житкова
610000, Киров, ул. Преображенская, 79
E-mail: etl@inbox.ru

² Ботанический сад УрО РАН
620130, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202А

³ Вятская государственная сельскохозяйственная академия
610017, Киров, Октябрьский просп., 133

Статья поступила 02.03.2018

После доработки 30.06.2018

Принята к печати 05.07.2018

АННОТАЦИЯ

Проведена оценка экологических условий местообитаний и демографических параметров *Pulsatilla patens* (L.) Mill s.l. в 10 ценопопуляциях в Кировской обл. Установлено, что в пределах исследуемого фрагмента ареала вид является обитателем преимущественно сосновых сообществ зеленомошного и травяного типов, с преобладанием антропофобных видов. Высокая доля участия антропотолерантных видов характерна для фитоценозов, подвергшихся значительному антропогенному прессингу. *P. patens* s.l. относится к гемистенобионтным видам. Амплитуда экологического пространства исследованных ценопопуляций *P. patens* s.l. в условиях Кировской обл. не выходит за пределы диапазонов экологического ареала по шкалам Д. Н. Цыганова [1983], однако значения шкалы увлажнения почв расположены около максимального предела, а шкалы переменной увлажнения – около минимального. Индекс дискомфорта, рассчитанный на основе данных фитоиндикации для всех изученных местообитаний вида, позволил определить степень благоприятствования ценопопуляций *P. patens* s.l. Установлено, что в большей степени соответствуют оптимальным экологическим показателям для произрастания вида условия разнотравно-злакового луга с орляком на месте сосняка орляково-травяного. Наименее благоприятные условия для развития *P. patens* s.l. складываются в бруснично-зеленомошном и травяном сосняках, здесь отмечены наибольшие значения индекса дискомфорта – 1,09 и 1,01 соответственно. Изученные ценопопуляции характеризуются низкими значениями плотности и генеративности. Данные признаки на градиенте ухудшения экологических условий демонстрируют тенденцию к снижению.

Ключевые слова: *Pulsatilla patens* (L.) Mill s. str., ценопопуляция, эколого-фитоценоотическая приуроченность, плотность, генеративность, Кировская обл.

Прострел раскрытый (*Pulsatilla patens* (L.) Mill s.l.) – циркумбореальный вид [Meusel et al., 1965], произрастающий в европейской части России (кроме юга Нижнего Поволжья и Крыма), в Западной Сибири, странах Восточной и Средней Европы и Скандинавии [Flora..., 1993], Северной Америке (Канада и США) [Hulten, Fries, 1986].

Это многолетний травянистый неяснополюцентрический короткокорневищно-стержнекорневой поликарпик с неспециализированной, частичной, поздней морфологической дезинтеграцией, гемикриптофит. Особенностью сезонного развития вида является ранневесеннее цветение, предшествующее развитию ассимилирующего листового аппарата (проантный тип развития) и последующая длительная вегетация [Новосад, Щербакова, 2013]. *P. patens* s.l. характеризуется высоким полиморфизмом морфологических признаков [Ишмуратова, Суровцева, 2003; Сушенцов, 2007; Егорова и др., 2017].

P. patens s.l. нуждается в охране и включен в список МСОП [IUCN, 2012a, b] (3-я категория – сокращающиеся виды), и Европейский красный лист сосудистых растений [Bilz et al., 2011], а также в Приложение к Резолюции № 4 Постоянного комитета Бернской конвенции (1998) как вид общеевропейского значения. *P. patens* s.l. внесен в Красные книги всех стран Европы, где он встречается, – Финляндии, Швеции, Литвы, Латвии, Эстонии, Чехии, Польши, Германии, Словакии, Венгрии и др. [EIONET, 2012], а также включен и в Красные книги многих регионов России, в том числе Кировской обл. [Красная книга..., 2014]. В то же время в ряде регионов страны *P. patens* s.l. является часто встречающимся видом [Куликов, 2005], эдификатором разнотравных луговых степей [Рябовол, 2013].

Значимым фактором, оказывающим воздействие на численность популяций вида в лесной зоне, является формирование высокополотных сосняков [Савиных и др., 2014]. Также существенно влияние пожаров, изменение фитоценозов под действием антропогенной нагрузки, в том числе туристско-рекреационной деятельности и др. [Рысина, 1981; Папонова, 1986; Булохов, Тужиков, 2016].

Цель настоящего исследования – выявить экологические характеристики местообитания

и демографические особенности ценопопуляций вида в пределах Кировской обл.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2009–2011 гг. в 10 ценопопуляциях (ЦП), расположенных в различных природно-климатических условиях Кировской области: ЦП № 1 и 8 – в подзоне южной тайги, остальные – в подзоне хвойно-широколиственных лесов.

Описания исследованных растительных сообществ выполнены согласно общепринятым геоботаническим методам [Методы..., 2002] на площадках в 100–400 м².

Оценка экологических условий местообитаний проведена по составу видов в сообществах с использованием метода средневзвешенной середины интервала по десяти амплитудным шкалам Д. Н. Цыганова [1983]: Тм – термоклиматической, Кп – континентальности климата, Ом – омброклиматической аридности-гумидности, Ср – криоклиматической, Hd – увлажнения почвы, Тр – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности – затенения. Для выявления количественной оценки использования каждого фактора исследуемым видом рассчитана экологическая валентность (РЕV) как мера приспособленности ЦП к изменению одного экологического фактора. Величина РЕV равна доле диапазона ступеней вида от всей шкалы.

Реализованная экологическая валентность (REV) определена как доля суммы ступеней занимаемых ЦП вида по шкале фактора от числа ступеней шкалы.

Для характеристики отношения вида к совокупному действию нескольких факторов вычислен индекс толерантности (It) или мера стено-эврибионтности как доля суммы REV по исследуемым факторам к числу шкал рассматриваемых факторов.

Эффективность освоения экологического пространства вида конкретными ЦП оценивалась при помощи коэффициента экологической эффективности (который представляет соотношение REV/PEV, выраженное в процентах [Жукова и др., 2010].

Для всех местообитаний вида определено значение индекса экологического дискомфорта

та – D [Клименко, 2012]. Он рассчитывался на основе экологических шкал и результатов фитоиндикации по формуле:

$$D = \frac{\sum_{i=1}^n D_i}{n},$$

где D – индекс экологического дискомфорта; D_i – модуль разницы значений экологического фактора в данном сообществе и оптимальным значением фактора для *P. patens* s.l. в экологических шкалах; n – количество учитываемых экологических факторов.

Чем выше значение этого показателя, тем условия местообитания меньше соответствуют потребностям вида.

Гемеробность *P. patens* s.l. определяли по составу видов в растительных сообществах, в которых каждый вид имеет индивидуальный спектр толерантности к антропогенным факторам [Frank, Klotz, 1990]. Растения являются чувствительными компонентами экосистем, чутко реагируют на изменение интенсивности абиотических и биотических, а также антропогенных факторов среды. Чем сильнее антропогенное влияние, тем больше изменяется структура сообщества, комбинация видов в сравнении с потенциально естественной растительностью, уменьшается стабильность системы – возрастает гемеробия [Ишбирдина, Ишбирдин, 1992].

Для оценки устойчивости сообществ с *P. patens* s.l. к антропогенным воздействиям определяли долю антропотолерантных видов (b-s-r-t отрезок спектра гемеробии – от видов интенсивно используемых сообществ до видов полностью нарушенных экосистем) в растительных сообществах (показатель апофитизма) [Jaskowiak, 1993].

Увеличение доли антропотолерантных видов в растительных сообществах свидетельствует об их большей нарушенности или большей устойчивости к этим воздействиям, а уменьшение – о меньшей нарушенности и большей уязвимости [Ишмуратова и др., 2003].

При оценке демографических характеристик ЦП изучены такие показатели, как плотность и генеративность. Первая определялась на трансектах как результат деления количества учтенных особей вида на общую площадь трансекты. В качестве счетной единицы ЦП принята особь.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

P. patens s.l. чаще всего произрастает в коренных сосновых лесах, культурных насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), реже ели (род *Picea*), где тяготеет к просекам, опушкам, участкам с разреженным древостоем [Юзепчук, 1937; Никитина и др., 1978; Тимонина, 1993]. Встречается также в широколиственно-хвойных, преимущественно сложенных дубом черешчатым (*Quercus robur* L.) и сосной (*P. sylvestris*) [Новосад, Щербакова, 2013] и дубовых [Ciosek et al., 2016] лесах, на сухих лугах и в степях [Röder, Kiehl, 2006; Сосудистые растения..., 2007].

Исследованные ЦП *P. patens* s.l. приурочены преимущественно к лесным сообществам (сосновым) класса Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. InBr.-Bl., Siss. et Vlieger 1939. Древостой исследуемых фитоценозов с *P. patens* s.l. в основном представлен *P. sylvestris*, в качестве примеси встречается береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth.), ель финская (*Picea* × *fennica* (Regel) Kom.). Возраст древостоя варьирует от 40 до 120 лет, высота – от 17 до 28 м, сомкнутость крон – от 0,3 до 0,7.

Видовой состав изученных фитоценозов весьма разнообразен – в травяно-кустарничковом ярусе отмечено от 19 до 44 видов растений. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 20 до 85 %.

Встречаемость *P. patens* s.l. составляет от 1 до 20 %. Обилие исследуемого вида в большинстве ЦП оценивается как sp (ЦП 1, 4, 7, 9, 10), низкое обилие – sol отмечено в ЦП 2, 5, 8. Только в ЦП 6 *P. patens* s.l. является аспектирующим видом (cop). Характеристика исследованных фитоценозов представлена в табл. 1.

В результате расчета индекса дискомфорта установлено следующее: наименьшее его значение выявлено для ЦП 9 (см. табл. 1). Низкие значения индекса также характерны для ЦП 4 и 10. Максимальные показатели дискомфорта отмечены для ЦП 1 и 2. Следовательно, условия местообитания в данных ценопопуляциях в наименьшей степени соответствуют потребностям вида.

По экологическим требованиям прострелы относятся к группе лугово-степных мезоксерофитов [Никитина и др., 1978; Uotila, 1996; Kalliovirta et al., 2003; и др.].

Т а б л и ц а 1

Характеристика исследованных фитоценозов

Номер ЦП	Тип фитоценоза	Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %	Доминирующие виды травяно-кустарничкового яруса	Индекс экологического дискомфорта
1	Сосняк бруснично-зеленомошный	65	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Orthilia secunda</i> , <i>Oxalis acetosella</i>	1,09
2	Сосняк разнотравный	75	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Pulsatilla patens</i> , <i>Polygonatum odoratum</i> , <i>Orthilia secunda</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Galium borealis</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Convallaria majalis</i>	1,01
3	Сосняк разнотравно-зеленомошный	45	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Pulsatilla patens</i> , <i>Pyrola rotundifolia</i> , <i>Polygonatum odoratum</i> , <i>Poa sylvicola</i> , <i>Pilosella officinarum</i> , <i>Picris hieracioides</i> , <i>Orthilia secunda</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> , <i>Hieracium umbellatum</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Convallaria majalis</i> , <i>Chimaphila umbellata</i>	0,91
4	Сосняк зеленомошно-лишайниковый	55	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Pulsatilla patens</i> , <i>Pilosella officinarum</i> , <i>Picris hieracioides</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Leucanthemum vulgare</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Centaurea sumensis</i>	0,66
5	Сосняк разнотравно-зеленомошный	35	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>V. myrtillus</i> , <i>Solidago virgaurea</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Polygonatum odoratum</i> , <i>Picris hieracioides</i> , <i>Orthilia secunda</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Fragaria vesca</i>	0,99
6	Сосняк зеленомошник с брусникой	50	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Rubus saxatilis</i> , <i>Pulsatilla patens</i> , <i>Polygonatum odoratum</i> , <i>Pimpinella saxifraga</i> , <i>Picris hieracioides</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i>	0,76
7	Сосняк зеленомошник	30	<i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Solidago virgaurea</i>	0,75
8	Сосняк зеленомошник с пятнами брусники и лишайников	20	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Chimaphila umbellata</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Luzula pilosa</i> , <i>Melica nutans</i> , <i>Solidago virgaurea</i>	0,86
9	Разнотравно-злаковый луг с орляком на месте сосняка орляково-травяного	85	<i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Galium mollugo</i> , <i>Pteridium aquilinum</i>	0,59
10	Сосняк орляково-травяный	35	<i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Chimaphila umbellata</i> , <i>Fragaria vesca</i> , <i>Melica nutans</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Solidago virgaurea</i>	0,65

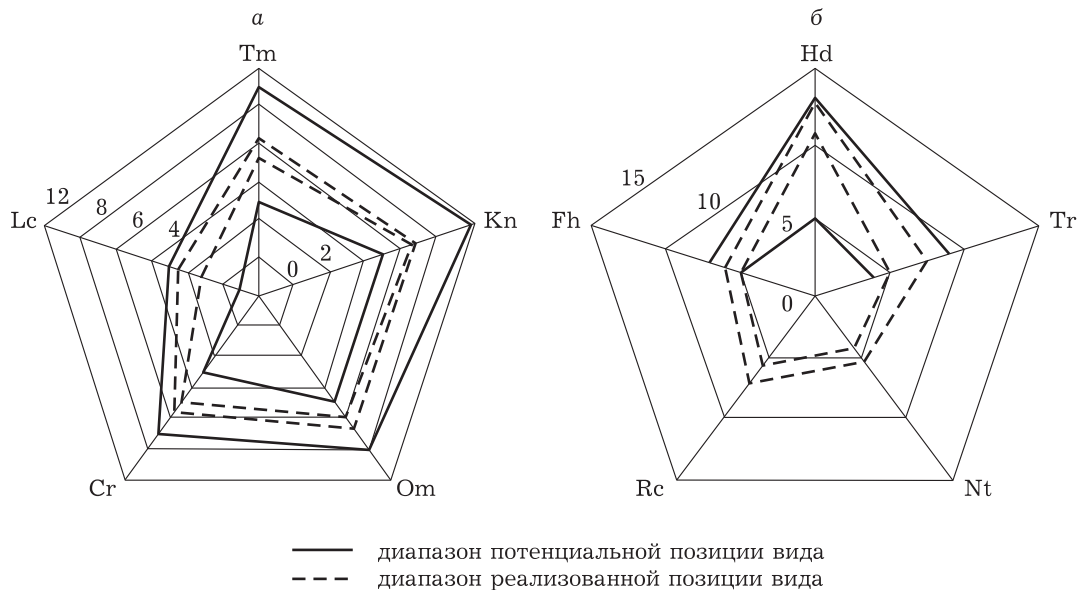


Рис. 1. Характеристика *Pulsatilla patens* s.l. в Кировской обл. по шкалам Д. Н. Цыганова [1983].

a – климатические шкалы и шкала освещенности – затенения; *б* – почвенные шкалы; ————— – диапазон потенциальной позиции вида; - - - - - – диапазон реализованной позиции вида

Исследованные ЦП *P. patens* s.l. отмечены в интервале между суббореальными (7,38) и неморальными (8,31) термоклиматическими показателями, что соответствует исследуемому участку ареала вида (рис. 2, *a*). По шкале континентальности климата (Kn), *P. patens* s.l. обитает в субматериковой и материковой климатической зоне (8,61–8,81).

По омброклиматической (Om) шкале, показывающей соотношение осадков и испарения, ЦП разместились в пограничных условиях субаридного – субгумидного климата (7,95–8,63). По криоклиматической шкале (Cr) вид произрастает в условиях умеренных и мягких зим (6,95–7,52).

По отношению к факторам омброклиматической (PEV = 0,27) и криоклиматической (PEV = 0,33) шкал *P. patens* s.l. является стеновалентным видом, т. е. может выносить только ограниченные изменения данных факторов, близких к критическим. По совокупности климатических факторов *P. patens* s.l. принадлежит к гемистенобионтным видам (PEV = 0,35).

Коэффициент экологической эффективности изученных ЦП колеблется в довольно узких пределах от 3,5 до 17,25 %. Максимально реализует свои потенции *P. patens* s.l. по омброклиматической шкале (17,25 %). По всем

климатическим шкалам, за исключением криоклиматической, экологические условия изученных местообитаний занимают центральное положение от потенциально возможных (см. рис. 1, *a*).

По шкале увлажнения почв (Hd) изученные ЦП *P. patens* s.l. находились в условиях увлажнения от сухолесолугового (ЦП 4, 6, 7, 9, 10) до влажнолесолугового (остальные ЦП с баллами 12,14–12,54). По фактору солевого режима почв (Tr) наблюдается достаточно широкий диапазон значений шкалы: от 5,05 до 7,41 балла, что соответствует небогатым и довольно богатым почвам (ЦП 9). По шкале богатства почв азотом (Nt) популяции вида располагались в условиях от очень бедных азотом почв (ЦП 6, 7; баллы 4,31–4,71) до бедных азотом почв (ЦП 9; баллы 5,38). Для вида по шкале Rc (кислотности почв) характерен диапазон значений (5,62–6,95) от кислых до слабокислых почв. По шкале переменности увлажнения (Fh) ЦП отмечены в экологических условиях от слабо переменного до умеренно переменного увлажнения (4,74–5,97).

По отношению к почвенным шкалам Д. Н. Цыганова [1983], таким как шкалы солевого режима почв (PEV = 0,32) и переменности увлажнения (PEV = 0,27) *P. patens* s.l.

Экологические характеристики ценопопуляций *Pulsatilla patens* s.l. в Кировской обл. по шкалам Д. Н. Цыганова [1983]

Экологическая шкала	Экологическая позиция вида по шкале фактора	Потенциальная экологическая валентность (PEV)	Фракция	Реализованная экологическая позиция изученных ЦП	Реализованная экологическая валентность (REV)	Коэффициент экологической эффективности, %	
Климатическая шкала	Tm (1-17)	5-11	0,41	ГСВ	7,38-8,31	0,06	13,43
	Kn (1-15)	7-12	0,40	ГСВ	8,61-8,81	0,01	3,50
	Om (1-15)	7-10	0,27	СВ	7,95-8,63	0,05	17,25
	Cr (1-15)	5-9	0,33	СВ	6,95-7,52	0,04	11,60
Почвенная шкала	Hd (1-23)	5-13	0,39	ГСВ	10,74-12,54	0,08	20,11
	Tr (1-19)	4-9	0,32	СВ	5,05-7,41	0,12	39,50
	Nt (1-11)	-	-	-	4,31-5,38	0,10	0,00
	Rc (1-13)	-	-	-	5,62-6,95	0,10	0,00
	Fh (1-11)	5-7	0,27	СВ	4,74-5,97	0,11	41,33
Шкала освещенности - затенения	Lc (1-9)	1-5	0,56	ГЭВ	3,23-4,48	0,14	25,20

П р и м е ч а н и е. Прочерк - данные отсутствуют.

является стеновалентным видом, т. е. может выносить только ограниченные изменения данных факторов, близких к критическим. По факторам шкалы увлажнения почв (PEV = 0,39) вид можно охарактеризовать как гемистеновалентный. Следовательно, он имеет узкие диапазоны адаптации к почвенным факторам.

Коэффициент экологической эффективности изученных ЦП изменяется от 20,11 до 41,33 % (табл. 2). Наибольший коэффициент экологической эффективности наблюдается по шкале переменности увлажнения. Диапазон экологических условий исследованных ЦП смещен в сторону более слабо переменного увлажнения (см. рис. 1, б).

По шкале освещенности - затенения (Lc) ЦП располагались в условиях полуоткрытых пространств (ЦП 4, 7, 9, 10; балл 3,23-3,97) и светлых лесов (все остальные ЦП). По фактору освещенности вид гемизвравалентен (PEV = 0,56).

Обобщенный индекс толерантности, характеризующий отношение вида к совокупному действию исследованных факторов, равен 0,37 (вид гемистеновалентен).

Экологическая валентность вида, характеризующая величину диапазона освоения шкалы, невысока для всех изученных ЦП и

факторов и колеблется от 0,01 до 0,12, что характеризует виды с узким экологическим диапазоном местообитаний.

Коэффициент экологической эффективности, который показывает сколько процентов данного фактора использовали особи исследуемого вида в изученных ЦП, колеблется в незначительных пределах от 3,5 до 41,33 %: экологическое пространство вида в обследованном регионе является довольно узким по всем исследованным факторам.

Амплитуда экологического пространства исследованных ЦП *P. patens* s.l. в условиях Кировской обл. не выходит за пределы диапазонов экологического ареала по шкалам Д. Н. Цыганова [1983], однако значения шкалы увлажнения почв расположены около максимального предела, а шкалы переменности увлажнения - около минимального (см. рис. 1). Это объясняется произрастанием вида в условиях зоны пессимума по данным факторам в пределах зоны толерантности, где условия не оптимальны, но достаточны для жизни растений этого вида.

Исследование гемеробности показало, что во всех ЦП с *P. patens* s.l. преобладают мезогемеробные виды, далее следуют олигогемеробные. Доля участия агемеробных видов не-

значительна, а в ЦП 6, 9, 10 виды этой группы вообще не отмечены, что объясняется антропогенными воздействиями различного характера на исследуемые сообщества. Доля антропотолерантных видов в сообществах с *P. patens* s.l. изменяется от 10,2 до 44,8 %, *p*- и *t*-гемеробные виды присутствуют только в ЦП 9 (10,5 % от общего числа видов) (табл. 3).

Для всех лесных сообществ с *P. patens* s.l. индекс апофитности отмечен на уровне 20 %. Исключение составляет ЦП 9 (индекс апофитности – 81,2 %), расположенная в условиях разнотравно-злакового луга с орляком на окраине пос. Красная Поляна. Для данного фитоценоза характерны активные процессы синантропизации под влиянием хозяйственной деятельности (строительство зданий, тропы и т.п.).

В целом достаточно большой разброс и относительно высокие показатели антропотолерантных видов свидетельствуют о значительных резервах устойчивости *P. patens* s.l. к антропогенным воздействиям. Мнение исследователей об устойчивости вида к ним неоднозначно. Так, Г. П. Рысина [1981] и Т. И. Васильченко [1991] объясняют выпадение *P. patens* s.l. из напочвенного покрова сосняков результатом рекреационной нагрузки. В то же время другие авторы [Казанцева, 1975; Папонова, 1986; Рябовол, 2013] отмечают не только устойчивость вида к антропогенной нагрузке, но и способность формировать на нарушенных территориях многочисленные популяции.

Подобные различия в реакции на антропогенные воздействия могут объясняться двумя причинами. Во-первых, реакция *P. patens* s.l. на антропогенные воздействия изменяется в зависимости от интенсивности нагрузки. При умеренных воздействиях и слабым нарушении растительного покрова образуется много локусов, пригодных для прорастания семян, что способствует увеличению численности и плотности ценопопуляций *P. patens* s.l. Так, ряд исследователей отмечает увеличение численности вида при нарушениях растительного покрова, например, при умеренной рекреации [Зонтиков и др., 2013], повреждении напочвенного покрова [Pilt, Kukk, 2002]. Однако дальнейшее увеличение антропогенной нагрузки приводит к угнетению и деградации ЦП *P. patens* s.l.

Реакция *P. patens* s.l. может различаться и в зависимости от преобладающего типа антропогенного воздействия. Так, например, наиболее опасны воздействия, приводящие к изменению растительного сообщества: замусоривание и, соответственно, загрязнение почвы азотом, что вызывает бурное развитие нитрофильных видов, таких как *Urtica dioica* L., *Rubus idaea* L., выпас до уровня пастбищной деградации. Гораздо менее опасны разовые или периодические воздействия (сбор букетов или палы, выборочные рубки). Редкие палы или пожары могут стимулировать размножение за счет появления пригодных для произрастания локусов [Wildeman, Steeves, 1982; Кирсанова, 2010]. Повреждение напочвенного покрова при выборочных рубках, как отмечалось I. Pilt и U. Kukk [2002] облегчает семенное возобновление вида.

Плотность – один из важных экологических показателей пространственного размещения популяций, по которому можно судить о степени благоприятствования их местообитания [Ценопопуляции..., 1976].

Исходя из литературных данных [Яговкина, 2010; Зонтиков и др., 2013; Щербакова, Новосад, 2013], плотность ценопопуляций *P. patens* s.l. различна по ценозам. В условиях Удмуртской Республики ЦП *P. uralensis* и *P. patens* s.l. являются многочисленными и характеризуются когнитивным распределением особей. Плотность особей варьирует от 5 до 10 экз./м² [Яговкина, 2010]. Равномерным распределением характеризуются особи в сосново-дубовом лесу в окрестностях Конче-Запе (Киевская обл.), где этот показатель достигает 5–7 экз./м² [Щербакова, Новосад, 2013]. Плотность особей на 4-летней гари по сосняку брусничному (Республика Коми, Троицко-Печорский заповедник) составила 0,43 экз./м², в сосняке зеленомошном – 0,73 экз./м², при максимальных значениях плотности 12 и 8 экз./м² соответственно [Кирсанова, 2013]. Для Костромской обл. в сосновом лесу плотность особей указана в пределах 1,1–2,5 особи на 1 м² [Зонтиков и др., 2013]. Однако, по наблюдениям этих же авторов, *P. patens* s.l. может формировать локальные группировки в местообитаниях с нарушенным моховым покровом, количество растений в таких локусах колеблется от 7 до 10 растений на 1 м². Средняя плотность по-

Показатели гемеробии сообществ с *Pulsatilla pratensis* s.l.

Номер ЦП	Всего видов	Критерии	Показатели степени гемеробии										Доля антропогенных видов, % (А)	Доля антропогенных видов, % – коэффициент апифитности (В)	Индекс апифитности (В/А)
			a	o	m	b	c	p	t	s	r	v			
1	28	абс. %	1,0 3,6	28,0 100,0	28,0 100,0	11,0 39,3	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	83,8	16,2	19,3	
2	33	абс. %	1,0 3,0	29,0 87,9	32,0 97,0	10,0 30,3	2,0 6,1	1,0 3,0	1,0 3,0	0,0 0,0	0,0 0,0	82,7	17,3	20,9	
3	31	абс. %	3,0 9,7	29,0 93,5	29,0 93,5	11,0 35,5	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	84,7	15,3	18,1	
4	23	абс. %	1,0 4,3	20,0 87,0	22,0 95,7	8,0 34,8	1,0 4,3	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	82,7	17,3	20,9	
5	23	абс. %	2,0 8,7	21,0 91,3	23,0 100,0	8,0 34,8	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	85,2	14,8	17,4	
6	14	абс. %	0,0 0,0	14,0 100,0	14,0 100,0	4,0 28,6	1,0 7,1	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	84,9	15,1	17,8	
7	32	абс. %	1,0 3,1	27,0 84,4	32,0 100,0	13,0 40,6	1,0 3,1	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	81,1	18,9	23,3	
8	22	абс. %	1,0 4,5	21,0 95,5	22,0 100,0	4,0 18,2	1,0 4,5	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	89,8	10,2	11,4	
9	38	абс. %	0,0 0,0	20,0 52,6	33,0 86,8	27,0 71,1	12,0 31,6	4,0 10,5	4,0 10,5	0,0 0,0	0,0 0,0	55,2	44,8	81,2	
10	25	абс. %	0,0 0,0	20,0 80,0	25,0 100,0	11,0 44,0	2,0 8,0	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	0,0 0,0	77,6	22,4	28,9	

П р и м е ч а н и е. а – агемеробные виды, не выносящие антропогенного влияния; о – олигогемеробные виды лесов, лугов, верховых болот и т. д., выносящие очень незначительное антропогенное влияние; m – мезогемеробные виды лесов, лугов, остепненных лугов и степей, испытывающих экстенсивное антропогенное влияние; b – эугемеробные виды лугов и лесов с интенсивным уходом, выносящие экстремальную, извлекательную, незначительную экстенсивную антропогенную нагрузку; c – эугемеробные виды удобряемых лугов, деградирующих лугов, полевые сорняки; p – полигемеробные виды, выращиваемые в культуре, и типичные рудеральные растения, выносящие сильные и частые нарушения местообитаний; t – метагемеробные виды полностью деградировавших экосистем и искусственных сообществ.

Т а б л и ц а 4

Популяционные характеристики *Pulsatilla patens* s.l.
в исследованных ценопопуляциях

Номер ЦП	Плотность особей, экз./м ²	Доля генеративных особей от общего числа всех взрослых особей, %
1	1,2 ± 0,41	23,7
2	0,8 ± 0,12	22,7
3	1,0 ± 0,27	20,9
4	1,1 ± 0,26	20,0
5	0,5 ± 0,1	1,5
6	2,7 ± 0,19	24,5
7	2,3 ± 0,36	29,7
8	0,4 ± 0,02	12,1
9	3,1 ± 0,16	35,6
10	2,7 ± 0,21	31,8

крытия особей *P. patens* s.l. в сосновых фитоценозах в Польше варьирует от 5 до 10 экз. на 4 м² [Juskiewicz-Swaczyna, Choszcz, 2012].

Количество особей *P. patens* s.l. в исследованных ЦП колеблется от 0,2 до 4,4 экз./м². Максимальная средняя плотность отмечена в ЦП 9 – 3,1 экз./м², которая произрастает в условиях лугового фитоценоза. Минимальные ее значения зафиксированы в ЦП 8 – 0,4 экз./м² (табл. 4).

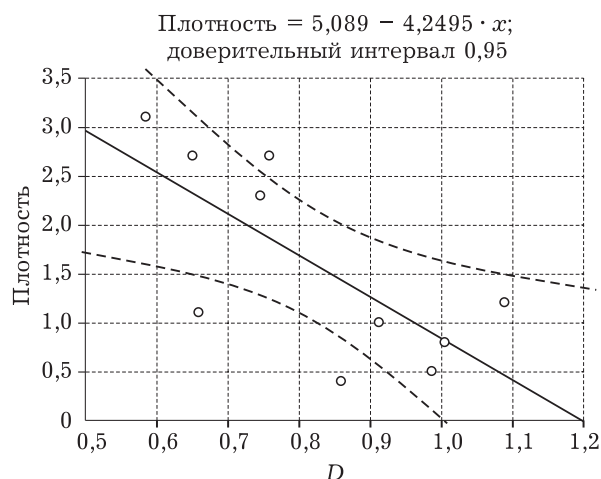


Рис. 2. Изменчивость плотности особей *Pulsatilla patens* s.l. в ряду изменения эколого-ценотических условий.

По оси ординат – плотность особей (экз./м²), по оси абсцисс – эколого-ценотический градиент, построенный по индексу дискомфорта

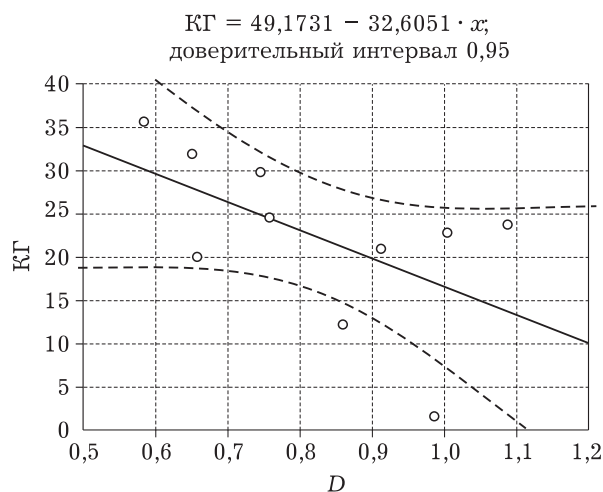


Рис. 3. Изменчивость коэффициента генеративности особей *Pulsatilla patens* s.l. в ряду изменения эколого-ценотических условий

По оси ординат – коэффициент генеративности КГ, %, по оси абсцисс – эколого-ценотический градиент, построенный по индексу дискомфорта

Генеративность (доля генеративных особей от общего числа всех взрослых особей) ценопопуляций *P. patens* s.l. является одной из важнейших характеристик ее жизненного состояния в фитоценозе. Коэффициент генеративности у изученных ценопопуляций довольно низкий и не превышает 36 % (см. табл. 4). Максимальная генеративность отмечена в ЦП 9 – 35,6 %, минимальная – в ЦП 5 (1,5 %).

Значения индекса дискомфорта соответствуют встречаемости *P. patens* s.l. в разных ценозах. С ухудшением условий обитания (увеличением значения индекса дискомфорта) наблюдается тенденция уменьшения как общей плотности, так и особей генеративной группы (рис. 2, 3).

Несколько иной характер зависимости отмечен между параметрами плотности особей, плотности генеративных особей и коэффициентом апофитности (долей антропоустойчивых видов) в исследованных ЦП: установлена средней силы положительная достоверная корреляционная связь ($r = 0,68$ и $r = 0,65$ соответственно при $p < 0,05$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что исследуемый вид произрастает преимущественно в сосновых ле-

сах зеленомошного и травяного типов, также отмечен в условиях луговых фитоценозов (разнотравно-злаковый луг с орляком на месте сосняка орляково-травяного).

P. patens s.l. по результатам анализа шкал Д. Н. Цыганова относится к гемистенобионтным видам. Коэффициент экологической валентности в среднем составляет 37 %. Менее требователен он к освещенности (гемизврибионт). Вид, в обследованных ЦП, реализует от 3,5 до 41,3 % своих потенциальных возможностей по изученным факторам. Лимитирующими факторами для *P. patens* s.l. по результатам анализа являются солевой режим почв и переменность увлажнения.

Анализ РЕV в системе экологических шкал Д. Н. Цыганова показал, что по отношению к переменности увлажнения *P. patens* s.l. является стеновалентным видом. По факторам шкал термоклиматической, континентальности климата, увлажнения почв вид можно охарактеризовать как гемистеновалентный. По шкале освещенности – затенения он выступает как гемизвривалент.

Реализованная экологическая валентность вида по всем шкалам колеблется в узких пределах (от 0,01 до 0,12).

Коэффициент экологической эффективности исследуемого вида в изученных ЦП колеблется в пределах от 3,5 до 41,33 %. Экологическое пространство вида в обследованном регионе является довольно узким по всем исследованным факторам.

Для оценки экологических условий местобитания приведен индекс дискомфорта. Данный показатель обратно пропорционален плотности *P. patens* s.l. в сообществах.

Для изученных ценопопуляций зафиксирован большой разброс и относительно высокие показатели (от 10,2 до 44,8 % от общего числа) антропоотолерантных видов, что свидетельствует о значительных резервах устойчивости *P. patens* s.l. к антропогенным воздействиям. Выявлена положительная корреляционная зависимость средней силы между демографическими параметрами ЦП и долей антропоотолерантных видов в исследуемых сообществах.

Изученные демографические показатели демонстрируют относительно низкие значения плотности исследованных ЦП: от $0,4 \pm 0,02$

до $3,1 \pm 0,16$ экз./м² и генеративности (не превышает 36 %). Наиболее высокие значения плотности особей и генеративности среди рассмотренных ЦП наблюдаются у растений ЦП 9, которая изучена в условиях лугового фитоценоза.

Работа выполнена в рамках государственного задания 0766-2014-0002 “Разработка системы мониторинга биологических ресурсов охотничьего хозяйства для совершенствования методов их сохранения и рационального использования” (этап 18.1; пункт Программы ФНИ 18) Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б. М. Житкова и темы государственного задания АААА-А17-117072810011-1 “Исследование и охрана фенотипического и генетического биологического разнообразия флоры и растительности России” Ботанического сада УрО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Булохов А. Д., Тужиков Д. С. Влияние рекреационного фактора на ценофлору сосняка зеленомошно-брусничного // Учен. зап. Брянск. гос. ун-та: физ.-мат. науки / биол. науки / ветеринарные науки. Брянск: РИО БГУ, 2016. № 2. С. 39–45.
- Васильченко Т. И. Ценопопуляции *Pulsatilla patens* (L.) Mill. в условиях рекреационной дигрессии сосновых лесов в окрестностях Воронежа // Раст. ресурсы. 1991. Т. 27, № 2. С. 39–44.
- Егорова Н. Ю., Егошина Т. Л., Сушенцов О. Е. Популяционная изменчивость *Pulsatilla patens* s.l. (Ranunculaceae) в бассейне реки Вятка // Там же. 2017. Т. 53, № 2. С. 237–254.
- Жукова Л. А., Дорогова Ю. А., Турмухаметова Н. В., Гаврилова М. Н., Полянская Т. А. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. Йошкар-Ола, 2010. 368 с.
- Зонтиков Д. Н., Зонтикова С. А., Сергеев Р. В. Особенности онтогенеза и возрастной структуры популяций *Pulsatilla patens* (L.) Mill. // Науч. журн. КубГАУ. 2013б. № 93 (09). С. 1–13.
- Ишбирдина Л. М., Ишбирдин А. Р. Урбанизация как фактор антропогенной эволюции флоры и растительности // Журн. общ. биологии. 1992. Т. 53, № 2. С. 211–224.
- Ишмуратова М. М., Ишбирдин А. Р., Суюндуков И. В. Использование показателя гемеробии для оценки уязвимости некоторых видов орхидей Южного Урала и устойчивости растительных сообществ // Биол. вестн. 2003. Т. 7, № 1-2. С. 33–35.
- Ишмуратова М. М., Суровцева Ю. В. Изменчивость *Pulsatilla patens* (L.) Mill. в Башкирском Зауралье // Итоги биологических исследований. 2001. Уфа, 2003. Вып. 7. С. 231–233.

- Казанцева Т. Н. Возрастные спектры ценопопуляций *Solidago virgaurea* L. и *Pulsatilla patens* (L.) Mill. в сосновых лесах юго-западной части междерской низменности // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 75–81.
- Кирсанова О. Ф. Ценопопуляции *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (Ranunculaceae) в Печоро-Ильчском заповеднике // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики: мат-лы XI Междунар. науч.-практ. экол. конф. (20–25 сентября 2010 г., г. Белгород). Белгород: ИПЦ ПОЛИТЕРРА, 2010. С. 29–30.
- Клименко Г. О. Особливості екологічних умов у місцезростаннях рідкісних видів рослин // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин: II Міжнар. наук. конф., 9–12 жовтня 2012 р. (Національний дендрологічний парк “Софіївка” НАН України): мат-ли конф. Умань, 2012. С. 107–110.
- Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы. Киров: Департамент экологии и природопользования Кировской обл., 2014. 335 с.
- Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: “Геотур”, 2005. 537 с.
- Методы изучения лесных сообществ. СПб., 2002. 240 с.
- Никитина С. В., Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Прострел раскрытый // Биол. флора Моск. области. М., 1978. Вып. 4. С. 79–85.
- Новосад Е. В., Щербакова О. Ф. Особенности сезонного изменения морфопараметров и структуры годичных побегов некоторых видов рода *Pulsatilla* Mill. в урбанизированных ландшафтах г. Киева // Пром. ботаника. 2013. Вып. 13. С. 53–63.
- Папонова И. Т. Влияние антропогенного воздействия на динамику изменчивости сон-травы в Прикамье // Вопр. экол. физиол. растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1986. С. 100–108.
- Рысина Г. П. К биологии прострела раскрытого в Подмоскowie // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 3. С. 129–134.
- Рябовол С. В. Растительность г. Красноярска // Современные проблемы науки и образования. 2013. № 1. С. 325–335.
- Савиных Н. П., Пересторонина О. Н., Видякин А. И., Гальвас А. Г. Основы устойчивого сохранения остепненных боров в пределах особо охраняемых природных территорий // Вестн. Костром. гос. ун-та. 2014. Т. 20, № 7. С. 62–65.
- Сосудистые растения Самарской области: учеб. пособие / под ред. А. А. Устиновой, Н. С. Ильиной. Самара: ООО «ИПК “Содружество”», 2007. 400 с.
- Сушенцов О. Е. Структура популяций видов *Pulsatilla* (Ranunculaceae) на Урале // Ботан. журнал. 2007. Т. 92, № 4. С. 493–505.
- Тимонина С. А. *Pulsatilla* Miller – Прострел // Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 149–155.
- Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М., 1976. 217 с.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
- Щербакова О. Ф., Новосад К. В. Поліваріантність елементарних модулів у структурі річних квітконосних пагонів *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (Ranunculaceae) // Укр. ботан. журн. 2013. Т. 70, № 6. С. 751–761.
- Юзепчук С. В. Прострел – *Pulsatilla* Adans. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 285–307.
- Яговкина О. В. Эколого-биологические особенности некоторых видов рода *Pulsatilla* Mill. в условиях Удмуртской Республики: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2010. 22 с.
- Bilz M., Kell S. P., Maxted N., Lansdown R. V. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011.
- Ciosek M. T., Piorek K., Sikorski R., Trebiska A. Population dynamics of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. in a new locality in Poland // Biodiv. Res. Conserv. 2016. Vol. 41. P. 61–68.
- EIONET. 2012. Online report on Article 17 of the Habitats Directive: Conservation status of habitat types and species of Community interest (2001–2006). Paris: European Topic Centre on Biological Diversity for the European Commission (DG Environment). Available at: <http://biodiversity.eionet.europa.eu/article17>.
- Frank D., Klotz S. Biologisch-okologisch Daten zur Flora der DDR. Halle (Saale), 1990. 167 с.
- Hulten E., Fries M. Atlas of North European Vascular Plants North of the Tropic of Cancer. Konigstein, 1986. Vol. I–III. 1172 p.
- IUCN. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 2012a. iv + 32 p.
- IUCN Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels: Version 4.0. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 2012b. iii + 41 p.
- Jackowiak B. Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Poznaniu (Atlas of distribution of vascular plants in Poznań). Pr. Zakł. Takson. Rośl. UAM Pozn., 1993. Vol. 2.
- Juśkiewicz-Swaczyna B., Choszcz D. Effect of habitat quality on the structure of populations of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (Ranunculaceae) – rare and endangered species in european flora // Pol. Journ. Ecol. 2012. Vol. 60 (3). P. 567–576.
- Kalliovirta M., Kukku Ü., Rytätari T. *Pulsatilla patens* (L.) Mill. // Finn. Environ. 2003. Vol. 659. P. 37–47.
- Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 1 (Text und Karten). Jena: Gustav Fisher Verlag, 1965. 583 S.
- Pilt I., Kukku Ü. *Pulsatilla patens* and *Pulsatilla pratensis* (Ranunculaceae) in Estonia: Distribution and ecology // Proc. Eston. Acad. Sci. Biol. Ecol. 2002. Vol. 51. P. 242–256.
- Röder D., Kiehl K. Population structure and population dynamic of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. in relation to vegetation characteristics // Flora. 2006. Vol. 201. P. 499–507.
- Tutin T. G., Akeroyd J. R. *Pulsatilla* Miller. // Flora Europaea. 2nd ed. / eds. T. G. Tutin, N. A. Burges, A. O. Chatter, J. R. Edmondson, V. H. Heywood, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters, D. A. Webb. Vol. 1: Psilotaceae to Platanaceae. Cambridge: Cambridge University Press, 1993. P. 264–266.

Uotila P. Decline of *Anemone patens* (Ranunculaceae) in Finland // Acta. Univ. Ups. Symb. Bot. 1996. Ups. 31. P. 205–210.

Wildeman A. G., Steeves T. A. The morphology and growth cycle of *Anemone patens* // Can. Journ. Bot. 1982. Vol. 60. P. 1126–1137.

Ecological Coenotic Variations and Demographic Peculiarities of *Pulsatilla patens* (L.) Mill s.l. (Ranunculaceae) Coenopopulations in Kirov Region

N. Yu. EGOROVA¹, T. L. EGOSHINA^{1,3}, O. E. SUSHENTSOV²

¹ Professor Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming
610000, Kirov, Preobrazhenskaya str., 79
E-mail: etl@inbox.ru

² Botanical Garden of the Ural Branch of RAS
620130, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202A

³ Vyatka State Agricultural Academy
610017, Kirov, Oktyabrskiy ave., 133

The authors estimated habitats' ecological conditions and demographic parameters of *Pulsatilla patens* (L.) Mill s.l. in 10 coenopopulations in Kirov Region. The study states that within the investigated area the species is present in pine communities of green moss and herbaceous types with prevalence of anthropophobic species. Large proportion of anthropotolerant species is typical of communities significantly suppressed by human activity. *P. patens* s.l. is a hemistenobiotic species whose ecological space amplitude in Kirov Region does not exceed the limits of Tsyganov's scale ecological range [1983], but soil humidity scale values are approaching the maximum limit and scales of humidity variability – near the minimum. Discomfort index calculated with phytoindication data allows determining the level of favour. We have determined that conditions of mixed herbs – gramineous meadow with bracken coincide with optimum ecological parameters for the species growth. The least favourable conditions for *P. patens* s.l. development are formed in cowberry-green moss pine forest and herbaceous pine forests where maximum discomfort indices are marked: 1.09 and 1.01, respectively. The coenopopulations studied are of low density and generativity, which demonstrate the decrease tendency on an ecological conditions gradient.

Key words: *Pulsatilla patens* (L.) Mill s.str., coenopopulations, ecological-phytocoenotic restriction, density, generativeness, Kirov Region.