
СООБЩЕНИЯ

ВОЗРАСТНЫЕ СОСТОЯНИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ANEMONOIDES SYLVESTRIS* (RANUNCULACEAE) НА ОСТЕПНЕННЫХ ЛУГАХ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2024 г. Е. В. Ручинская^{1,*}, А. В. Горнов¹, Н. С. Барабанщикова²

¹Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук
ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14, Москва, 117997, Россия

²Московский педагогический государственный университет, Институт биологии и химии
ул. Кибальчича, 6, Москва, 129164, Россия.

*e-mail: Ruchinskaya@cepl.rssi.ru

Поступила в редакцию 24.11.2023 г.

Получена после доработки 01.10.2024 г.

Принята к публикации 19.11.2024 г.

Изучен частный онтогенез *Anemoneoides sylvestris* на территории памятника природы “Меловицкие склоны” (Брянская обл.). Он включает восемь онтогенетических состояний. Оценено состояние ценопопуляций *A. sylvestris* на полидоминантных оステненных лугах и на оステненных лугах с одиночными деревьями дуба и липы. На полидоминантных оステненных лугах состояние *A. sylvestris* устойчивое: здесь формируется полноценный онтогенетический спектр при высокой плотности особей. Минимальная площадь, на которой может осуществляться устойчивый оборот поколений *A. sylvestris* на полидоминантных оステненных лугах, составляет 5 м², при минимальной численности – 150 особей. На полидоминантных оステненных лугах с одиночными генеративными деревьями плотность значительно снижается из-за затенения и проникновения в сообщество лесных видов. Площадь элементарной демографической единицы возрастает до 12 м², численность – до 180 особей.

Ключевые слова: *Anemoneoides sylvestris*, онтогенез, ценопопуляция, характерный онтогенетический спектр, элементарная демографическая единица, оステненные луга, Брянская область, дальность разноса семян

DOI: 10.31857/S0006813624120032, **EDN:** NOBEYK

Ветреница лесная – *Anemoneoides sylvestris* (L.) Galasso, Banfi & Soldano (*Anemone sylvestris* L.) – встречается в Восточной и Западной Европе, Сибири, Кавказе и в Средней Азии (Caucasian..., 2012; Conspectus..., 2012a, b; Glotov, 2013–2014). Во многих регионах *A. sylvestris* – уязвимый и сокращающийся в численности вид (Krasnaya, 2002, 2015 a, b; 2018; Jackowiak et al., 2007; Red..., 2012, 2016 и др.). Для разработки рекомендаций по охране и восстановлению популяций редких растений, в том числе *A. sylvestris*, необходимо знать особенности их популяционной биологии в разных фитоценотических условиях и реакцию особей в ценопопуляциях на антропогенное воздействие (Zaugolnova et al., 1993; Il'ina, 2009; Gornova, Evstigneev, 2016; Evstigneev et al., 2018 и др.). Цель работы – выявление характерных черт популяци-

онной жизни *A. sylvestris*. Для достижения этой цели поставлены следующие задачи: 1) изучить частный онтогенез *A. sylvestris*; 2) оценить состояние ее ценопопуляций в разных растительных сообществах; 3) определить размеры элементарной демографической единицы.

РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Anemoneoides sylvestris – многолетнее травянистое весеннецветущее летнезеленое короткокорневищное корнеотпрысковое растение из семейства лютиковые (Ranunculaceae). Вид относится одновременно к гемикриптофитам и геофитам (Zozulin, 1959; Barykina, 1995). Это связано с тем, что у *A. sylvestris* почки возобновления фор-

мируются не только на розеточной части побега, но и на придаточных корнях на глубине 3–10 см. По системе жизненных форм И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962) *A. sylvestris* относится к корнеотпрысковым многолетним поликарпическим травянистым растениям с ассимилирующими побегами несуккулентного типа и корнями размножения (Bobrov, 2012).

Материал собран в 2016–2019 гг. на территории памятника природы “Меловицкие склоны” (юго-восток Брянской обл.), который расположен в Комарично-Севском физико-географическом районе на карбонатных склонах долины р. Усожа. Здесь сохранились уникальные остеиненные луга с богатым флористическим составом (Panasenko et al., 2015; Evstigneev et al., 2018; Ruchinskaya, 2019; Gornov et al., 2020). На лугах с высоким постоянством встречаются редкие растения: *Aster amellus* L., *Carex humilis* Leyss., *Iris aphylla* L., *Galium tinctorium* L., *Linum flavum* L., *Peucedanum alsaticum* L., *Prunus cerasus* L., *Scorzonera purpurea* L. и др. На территории памятника природы маршрутными методами выделены следующие типы сообществ: полидоминантные остеиненные луга, полидоминантные остеиненные луга с одиночными генеративными деревьями, монодоминантные остеиненные луга с *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, олигодоминантные остеиненные луга с *Bromus inermis* Leyss. и *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, остеиненные луга на залежи. Подробная геоботаническая характеристика лугов дана нами ранее (Evstigneev et al., 2018; Gornov et al., 2020). Ниже кратко охарактеризуем сообщества памятника природы, где *A. sylvestris* встречается в травостое. Полидоминантные остеиненные луга расположены в средней части крутых склонов (33–41°), где затруднены выпас и сенокошение, а распашка невозможна. Палы травы случаются раз в два-три года. При этом полидоминантные сообщества характеризуются высокой видовой насыщенностью и богатством. Большой вклад в эти показатели вносят степные виды и виды сухих лугов, к которым относится и объект исследования. На полидоминантных остеиненных лугах с одиночными взрослыми деревьями дуба (*Quercus robur* L.) и липы (*Tilia cordata* Mill.) крутизна склонов и частота палов сходна с предыдущим сообществом. Эти сообщества, среди изученных на территории памятника природы, отличаются максимальными видовой насыщенностью и видовым богат-

ством. По числу видов также преобладают сухолуговые и степные растения, однако их покрытие снижается, что обусловлено затенением.

В работе применены геоботанические и популяционно-онтогенетические методы. Возрастные (онтогенетические) состояния выделяли на основе комплекса качественных и количественных признаков. При этом использовали периодизацию онтогенеза, предложенную Т.А. Работновым (Rabotnov, 1950), дополненную А.А. Урановым (Uranov, 1975) и его учениками (Tsenopopulatsii ..., 1988). К качественным признакам относили наличие или отсутствие ювенильных, переходных (полувзрослых, имматурных) и взрослых листьев, способность растения к семенному и вегетативному размножению, соотношение процессов новообразования и отмирания в побеговой и корневой системах, следы цветений в побеговой системе. Среди количественных признаков анализировали 11 биометрических показателей (табл. 1, 2). Возраст особей (партикул) определяли по числу годичных приростов на корневище, которые характеризуются скоплением придаточных корней. Для генеративных растений отмечали дополнительный признак – число сохранившихся базальных частей генеративных побегов разных порядков. Абсолютный (календарный) возраст у растений вегетативного происхождения можно выявить на первых этапах развития, пока сохранен материнский корень или его остаток, и не разрушена проксимальная часть корневища. У особей, проксимальная часть корневища которых отмерла, определяли условный возраст – время, прошедшее от момента возникновения самой старой сохранившейся части корневища до текущего момента (Smirnova, 1967). Проанализировано более 200 растений, собранных на территории памятника природы. Латинские названия растений указаны по данным базы World Flora Online (<https://www.worldfloraonline.org/>).

Изучены две ценопопуляции в двух типах сообществ: в полидоминантных остеиненных лугах и в полидоминантных остеиненных лугах с одиночными генеративными деревьями. В границах каждого типа сообществ, где отмечена *Anemoneoides sylvestris*, закладывали площадки размером 1 м² в 21-кратной повторности. На каждой площадке считали партикулы всех онтогенетических состояний, которые диагностировали

Таблица 1. Биометрические показатели особей вегетативного происхождения *Anemonoides sylvestris* в пре- и постгенеративном периодах**Table 1.** Biometric indicators of *Anemonoides sylvestris* individuals of vegetative origin in pre- and post-reproductive periods

Биометрические показатели Biometric indicators	Прегенеративный период Pre-reproductive period		Постгенеративный период Post-reproductive period		
	Онтогенетические состояния / Ontogenetic stages				
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>ss</i>	
Высота вегетативного розеточного побега, см Height of vegetative rosette shoot, cm	<u>2.5–13.0</u> 6.7 ± 0.38	<u>5.3–14.5</u> 8.9 ± 0.50	<u>8.3–25.0</u> 15.5 ± 0.60	<u>5.0–15.0</u> 11.0 ± 0.76	<u>2.0–7.0</u> 3.5 ± 0.62
Число листьев на вегетативном розеточном побеге Number of leaves on the vegetative rosette shoot	<u>1–3</u> 1.5 ± 0.10	<u>1–4</u> 1.9 ± 0.13	<u>2–6</u> 2.7 ± 0.16	<u>1–5</u> 2.7 ± 0.25	<u>1–2</u> 1.5 ± 0.20
Длина листовой пластинки наиболее крупного листа, см Length of the largest leaf blade, cm	<u>0.5–3.9</u> 1.8 ± 0.14	<u>1.8–6.7</u> 3.0 ± 0.16	<u>2.4–8.5</u> 4.2 ± 0.20	<u>1.6–7.5</u> 4.1 ± 0.34	<u>0.9–3.5</u> 1.6 ± 0.34
Ширина листовой пластинки наиболее крупного листа, см Width of the largest leaf blade, cm	<u>0.8–4.3</u> 2.4 ± 0.17	<u>2.1–7.1</u> 4.2 ± 0.19	<u>4.5–10.0</u> 7.0 ± 0.18	<u>2.7–9.7</u> 5.5 ± 0.46	<u>1.0–4.2</u> 2.1 ± 0.40
Длина черешка наиболее крупного розеточного листа, см Length of petiole of the largest leaf blade, cm	<u>2.1–11.2</u> 5.7 ± 0.33	<u>4.2–12.8</u> 7.3 ± 0.41	<u>6.5–23.2</u> 13.3 ± 0.59	<u>4.0–14.5</u> 8.9 ± 0.60	<u>2.0–3.7</u> 2.7 ± 0.25
Диаметр корневища, см Rhizome diameter, cm	<u>0.1–0.3</u> 0.2 ± 0.01	<u>0.2–0.4</u> 0.3 ± 0.01	<u>0.2–0.5</u> 0.3 ± 0.01	<u>0.2–0.9</u> 0.4 ± 0.03	<u>0.2–1.0</u> 0.4 ± 0.14
Длина корневища, см Rhizome length, cm	<u>0.1–2.1</u> 0.5 ± 0.08	<u>0.3–2.2</u> 1.0 ± 0.10	<u>0.6–3.5</u> 1.8 ± 0.13	<u>1.0–5.0</u> 2.0 ± 0.22	<u>0.7–1.9</u> 1.1 ± 0.19
Число придаточных корней на живой части корневища Number of adventitious roots in living part of rhizome	<u>0–6</u> 2.4 ± 0.28	<u>1–12</u> 5.5 ± 0.45	<u>3–20</u> 9.7 ± 0.57	<u>5–13</u> 8.6 ± 0.53	<u>1–5</u> 3.1 ± 0.59
Длина годичного прироста корневища, см Length of rhizome annual growth, cm	<u>0.3–1.5</u> 0.4 ± 0.30	<u>0.2–1.4</u> 0.5 ± 0.05	<u>0.2–2.9</u> 0.5 ± 0.07	<u>0.2–0.5</u> 0.3 ± 0.02	<u>0.2–0.5</u> 0.3 ± 0.04
Длина отмершей части корневища, см Length of rhizome dead part, cm	—	—	<u>0.2–1.9</u> 0.9 ± 0.21	<u>0.2–2.3</u> 0.7 ± 0.11	<u>0.2–0.9</u> 0.5 ± 0.11
Условный возраст, лет Nominal age of rhizome, years	<u>1–3*</u> 1.2 ± 0.10	<u>1–6</u> 2.8 ± 0.21	<u>2–7</u> 4.4 ± 0.20	<u>4–9</u> 5.4 ± 0.37	<u>2–5</u> 3.3 ± 0.36
Число измерений Number of measurements	37	32	43	19	7

Примечание. *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное. В числителе – диапазон значений признака, в знаменателе – среднее арифметическое и ошибка среднего арифметического. * – абсолютный возраст.

Note. *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginile, *ss* – subsenile, *s* – senile. In the numerator – range of characteristic values, in the denominator – arithmetic mean and error of the arithmetic mean. * – absolute age.

по признакам надземных частей. Партикулой мы называем особь вегетативного происхождения. Далее в тексте термины “партикула” и “особь” используем как синонимы. В наших популяционных исследованиях мы не учитывали проростки из-за быстрого перехода этих особей в ювенильное состояние. Временно нецветущие растения объединили в одну группу с виргинильными, поскольку они не отличаются по признакам надземной сферы. Для достоверной идентификации

этих состояний необходимо выкапывать особи, что приводит к их гибели и деградации исследуемых ценопопуляций. На основе учетов партикул (особей) определяли следующие популяционные параметры: плотность, тип онтогенетического спектра, проективное покрытие, размеры элементарной демографической единицы (ЭДЕ) и др. Плотность – среднее число особей на единицу обитаемого пространства (Odum, 1986). Тип онтогенетического спектра называли по классифи-

Таблица 2. Биометрические показатели особей вегетативного происхождения *Anemonoides sylvestris* в генеративном периоде

Table 2. Biometric indicators of *Anemonoides sylvestris* individuals of vegetative origin in reproductive period

Биометрические показатели Biometric indicators	Онтогенетические состояния Ontogenetic stages		
	g_1	g_2	g_3
Высота вегетативно-генеративного полурозеточного побега, см Height of vegetative-generative semirosette shoot, cm	<u>20–58</u> 41.3 \pm 1.71	<u>26–58</u> 46.0 \pm 1.60	<u>13–56</u> 39.8 \pm 2.01
Число листьев на прикорневой розетке Number of leaves in the root leaf rosette	<u>1–6</u> 2.6 \pm 0.22	<u>1–7</u> 2.7 \pm 0.22	<u>1–5</u> 1.8 \pm 0.18
Длина листовой пластинки наиболее крупного листа, см Length of the largest leaf blade, cm	<u>2.5–8.7</u> 5.1 \pm 0.29	<u>2.5–8.6</u> 5.2 \pm 0.25	<u>2.3–6.7</u> 4.4 \pm 0.21
Ширина листовой пластинки наиболее крупного листа, см Width of the largest leaf blade, cm	<u>3.6–10.6</u> 7.0 \pm 0.31	<u>3.7–10.2</u> 7.0 \pm 0.30	<u>3.5–8.6</u> 6.0 \pm 0.27
Длина черешка наиболее крупного розеточного листа, см Length of petiole of the largest leaf blade, cm	<u>1.9–15.5</u> 9.7 \pm 0.28	<u>6.0–17.0</u> 10.7 \pm 0.43	<u>4.0–13.5</u> 8.6 \pm 0.45
Диаметр корневища, см Rhizome diameter, cm	<u>0.3–1.0</u> 0.5 \pm 0.03	<u>0.4–2.3</u> 0.7 \pm 0.05	<u>0.3–0.7</u> 0.5 \pm 0.02
Длина корневища, см Rhizome length, cm	<u>1.0–5.1</u> 2.2 \pm 0.17	<u>1.3–8.0</u> 3.1 \pm 0.22	<u>1.2–4.3</u> 2.2 \pm 0.12
Число придаточных корней на живой части корневища Number of adventitious roots in living part of rhizome	<u>6–18</u> 10.6 \pm 0.59	<u>7–44</u> 19.0 \pm 1.40	<u>3–18</u> 10.0 \pm 0.59
Длина годичного прироста корневища, см Length of rhizome annual growth, cm	<u>0.2–0.9</u> 0.5 \pm 0.02	<u>0.4–0.7</u> 0.5 \pm 0.02	<u>0.2–0.6</u> 0.5 \pm 0.02
Длина отмершей части корневища, см Length of rhizome dead part, cm	<u>0–0.8</u> 0.02 \pm 0.02	<u>0.3–3.0</u> 1.6 \pm 0.20	<u>0.2–2.5</u> 0.7 \pm 0.10
Условный возраст, лет Nominal age of rhizome, years	<u>3–8</u> 5.0 \pm 0.18	<u>4–11</u> 7.1 \pm 0.26	<u>3–11</u> 6.2 \pm 0.27
Число измерений Number of measurements	38	37	34

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

Note. g_1 – young reproductive, g_2 – mature reproductive, g_3 – old reproductive. In the numerator – range of characteristic values, in the denominator – arithmetic mean and error of arithmetic mean.

кации, предложенной ранее Л.Б. Заугольновой (Zaugolnova, 1994), О.В. Смирновой и Н.А. Тороповой (Smirnova, Toropova, 2004). ЭДЕ или элементарная популяция (ЭП) представляет собой множество особей разного возраста, достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной площади (Zaugolnova et al., 1993; Vostochnoevropieiskie..., 1994; Metodicheskie..., 2010). Минимальную численность и минимальную площадь ценопопуляции определяли методом увеличивающихся площадок. Размер площадки считали окончательным с момента выявления полного онтогенетическо-

го состава особей. Кроме того, были рассчитаны показатели индексов восстановления, замещения, возрастности и эффективности ценопопуляции. Эти показатели используют для оценки состояния ценопопуляций растений в пределах конкретного растительного сообщества (Uranov, 1975; Zhukova, 1987; Osmanova, Zhivotovsky, 2020).

На территории памятника природы иногда происходят пожары. Незаконно используемые в сельскохозяйственных целях палы распространяются с плакоров (Postanovlenie..., 2015). Для оценки воздействия палов на ценопопуляции *A. sylvestris* определяли их периодичность по воз-

расту побегов формирования у кустарников (*Frangula alnus* Mill., *Corylus avellana* L.). Эти побеги появляются из спящих почек, расположенных в базальной части кустарника, прежние надземные оси которого повреждены огнем и больше не функционируют.

На склонах встречаются одиночные деревья (*Quercus robur*, *Tilia cordata*), которые, затеняя травяной покров, изменяют структуру ценопопуляции *A. sylvestris*. Для сравнения ценопопуляций на открытом месте и на затененных деревьями участках определяли освещенность ежечасно с помощью люксметра в безоблачный июньский день с 10 до 18 ч на 35-метровой трансекте через 5 м. Люксы переводили в проценты от полной освещенности, которую измеряли на открытом месте.

Для определения дальности разноса семян проводили измерение расстояния, на которое переносились орешки *A. sylvestris* при разных скоростях ветра. Орешки *A. sylvestris* размещали на "столике" высотой, равной средней высоте генеративного побега (42 см). Когда поток воздуха поднимал орешек, за ним следили до момента, когда он опустится на поверхность. Затем измеряли расстояние между этой точкой и "столиком". Сделано от 80 до 120 измерений. Для определения скорости ветра использовали анемометр Skywatch Meteos. Данные фиксировали каждые 3 мин в течение 5 ч. Затем вычисляли среднюю, минимальную и максимальную скорость ветра в этом промежутке времени.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Частный онтогенез *Anemoneoides sylvestris*

На территории памятника природы семенное возобновление *Anemoneoides sylvestris* ограничено: регулярные палы уничтожают проростки и ювенильные особи семенного происхождения. Поэтому в работе рассмотрен частный онтогенез *A. sylvestris* – развитие парциальных образований, формирующихся из почек на придаточных корнях. В частном онтогенезе *A. sylvestris* выделено три периода: прегенеративный, генеративный и постгенеративный (рис. 1). Прегенеративный период состоит из ювенильного, имматурного и виргинильного состояний, генеративный период включает молодое генеративное, средневоз-

растное и старое генеративное состояния, постгенеративный – субсенильное и сенильное. Ниже дана их характеристика.

Ювенильные растения (j) вегетативного происхождения возникают из придаточных (адвентивных) почек, которые формируются обычно на горизонтально расположенных корнях более взрослых особей (рис. 1, 2A). Эти корни, как правило, расположены на глубине 3–10 см. Адвентивная почка, развивающаяся на корне, закрыта чешуевидными листьями. Из нее формируется побег *n*-го порядка, базальная часть которого расположена в почве. Этот подземный участок побега представляет собой первый прирост корневища (гипогеогенный по происхождению) и включается в состав осевой многолетней части побеговой системы молодого растения. Длина геофильного участка корневища зависит от глубины залегания придаточной почки. Если корень расположен близко к поверхности почвы, то формируется участок корневища небольших размеров. При глубоком заложении прирост увеличивается за счет значительной длины междуузлий метамеров (рис. 2B). Достигнув поверхности почвы, корневой отпрыск формирует из верхушечной почки надземный розеточный побег (рис. 2). Растение-отпрыск на данной стадии онтогенеза представляет собой однопобеговую партикулу. Надземный розеточный побег несет открытую верхушечную почку и два листа ювенильного типа (см. табл. 1). Их листовые пластинки тройчато рассеченные: верхний сегмент листа цельный с пильчатым краем в верхней трети, а два нижних сегмента, как правило, имеют две лопасти или доли (рис. 3, 1–3). У части ювенильных особей не образуются придаточные корни, поскольку питание осуществляется за счет связи с материнским растением. Однако обособление партикул происходит достаточно быстро. Большинство ювенильных растений, которые были выкопаны при исследовании, отделены от материнских организмов. Причины разделения трудноопределены, по нашим наблюдениям это может происходить под воздействием роющих животных. Партикулы становятся способны к самостоятельному существованию, когда у растений формируется своя корневая система кистевого типа. Средняя продолжительность *j* состояния – один год, иногда затягивается до трех лет. В случае если растение остается ювенильным в течение 2–3 лет, осевые части про-

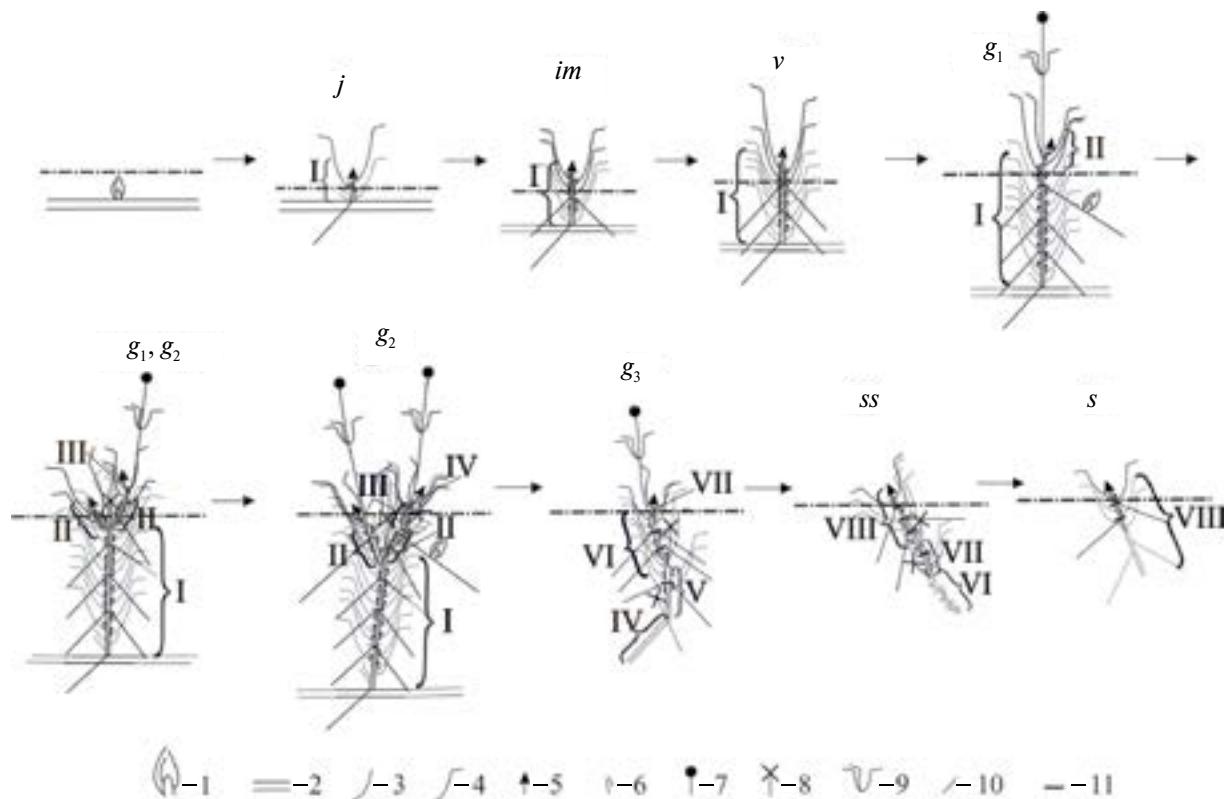


Рис. 1. Схема частного онтогенеза *Anemonoides sylvestris*. Онтогенетические состояния: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g₁* – генеративное молодое, *g₂* – генеративное средневозрастное, *g₃* – генеративное старое, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное.

1 – адVENTивная почка; 2 – материнский корень; 3 – чешуевидный лист; 4 – зеленый лист; 5 – почка возобновления; 6 – боковая почка; 7 – цветок; 8 – отмерший цветонос; 9 – листья “покрывала”; 10 – придаточный корень; 11 – граница годичного прироста. Пунктиром показаны отмершие части растений; штрих-пунктиром – уровень почвы; порядок ветвления указан римскими цифрами.

Fig. 1. Scheme of particular ontogenesis of *Anemonoides sylvestris*. Ontogenetic stages: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginial, *g₁* – young reproductive, *g₂* – mature reproductive, *g₃* – old reproductive, *ss* – subsenile, *s* – senile.

1 – adventitious bud; 2 – root of mother plant; 3 – cataphyll; 4 – green leaf; 5 – renewal bud; 6 – lateral bud; 7 – flower; 8 – dead generative stem; 9 – leaves of stem; 10 – additional root; 11 – line of annual growth. Dead parts of plants are indicated by dotted line. Soil surface is indicated by dash-dotted line. Order of branching is indicated by Roman numerals.

шлогодних укороченных приростов побега втягиваются придаточными корнями в почву, образуя эпигеогенный участок корневища, и, таким образом, корневище становится смешанным – гипоэпигеогенным.

Имматурные растения (*im*) – неразветвленные однопобеговые партикулы (см. рис. 1), розеточный побег которых формирует 1–4 листа полувзрослого типа (рис. 2C; табл. 1). Их листовая пластинка тройчато рассеченная; верхний сегмент листа разделен на три лопасти, а два нижних сегмента – на две доли (рис. 3, 4–6). В пазухах этих зеленых листьев закладываются почки. Подземная часть партикулы состоит из гипоэпигеогенного ортотропного моноподиально нараста-

ющего корневища, на котором расположены придаточные корни. Вегетативное происхождение особи можно установить по сохранившемуся корню материнского растения в проксимальной части корневища (рис. 2, 2). Средний возраст *im* растений – три года.

Виргинильные растения (*v*) представлены неразветвленными однопобеговыми партикулами (рис. 1). Их розеточные побеги обычно формируют 2–6 листьев взрослого типа (рис. 2D; табл. 1). Листовые пластинки тройчато рассеченные. Верхний сегмент листа разделен на три доли, а два нижних рассечены еще на две (рис. 3, 7–8). В связи с этим лист кажется пальчато рассеченным. Корневище у виргинильных осо-

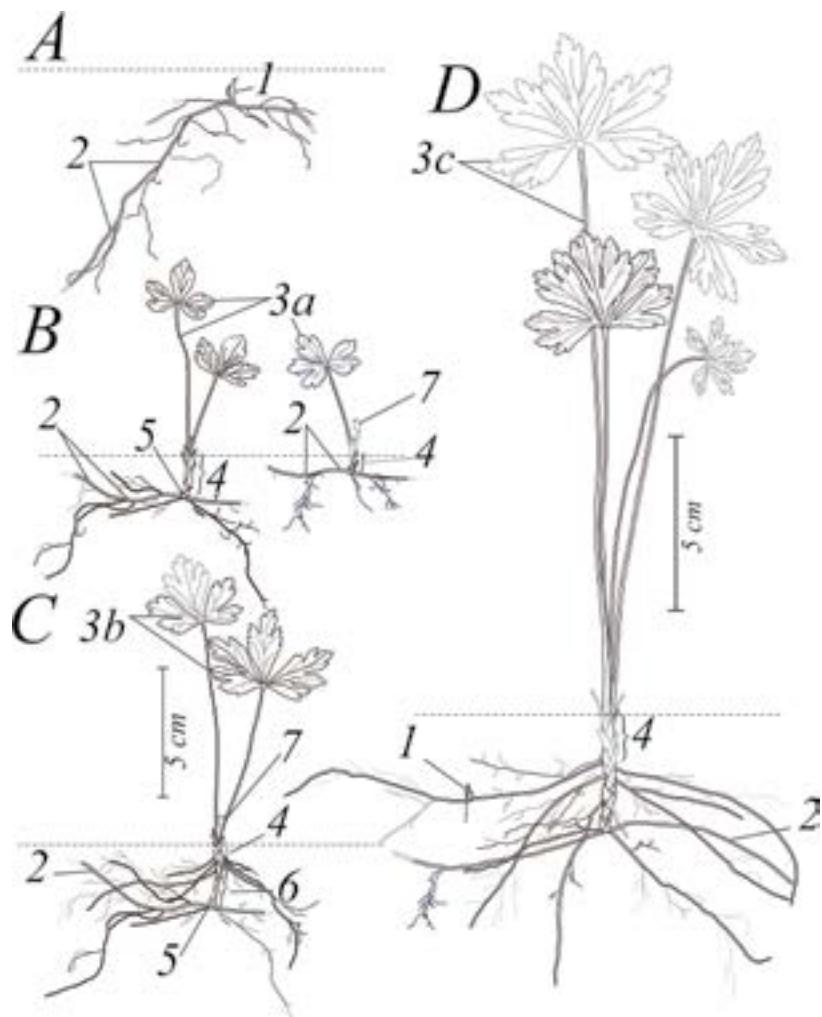


Рис. 2. Развитие особей *Anemonoides sylvestris* вегетативного происхождения в прегенеративном периоде: *A* – придаточная почка на материнском корне, *B* – ювенильные особи, которые развились из почек, заложенных на разной глубине, *C* – имматурная особь, *D* – виргинильная особь.

1 – придаточная почка; 2 – корень материнского растения; 3а – лист ювенильного типа; 3б – лист полувзрослого типа; 3с – лист взрослого типа; 4 – годичный прирост этого года; 5 – чешуевидный лист; 6 – годичный прирост прошлого года; 7 – разворачивающийся зеленый лист. Пунктиром обозначен уровень почвы и отсутствующие части растений.

Fig. 2. Development of *Anemonoides sylvestris* plants of vegetative origin in pre-reproductive period: *A* – adventitious bud on the root of mother plant; *B* – juvenile individuals developed from adventitious buds of different depth; *C* – immature individual, *D* – virginile individual.

1 – adventitious bud; 2 – root of mother plant; 3а – leaf of juvenile type; 3б – leaf of semi-adult type; 3с – leaf of adult type; 4 – rhizome annual growth of current year; 5 – cataphyll; 6 – annual growth of past year; 7 – developing green leaf. Soil level and missing parts of plants are indicated by dotted lines.

бей ортотропное, нарастающее моноподиально. У большинства особей корневище сохраняет целостность, и на его проксимальной части остается фрагмент корня материнского растения. Однако в этом возрасте может начаться постепенное отмирание основания корневища. В этом случае определение происхождения особи затруднено. Верхушечная почка укрыта основанием черешка последнего листа. В пазухах листьев заклады-

ваются почки, которые становятся спящими, их судьба требует дополнительных исследований. Виргинильные растения иногда оказываются связанными корнем размножения с имматурными (Gorov et al., 2013), но со временем партикулы отделяются друг от друга. Средний условный возраст виргинильной партикулы – четыре года. Максимальный возраст изученных особей в этом состоянии – семь лет.

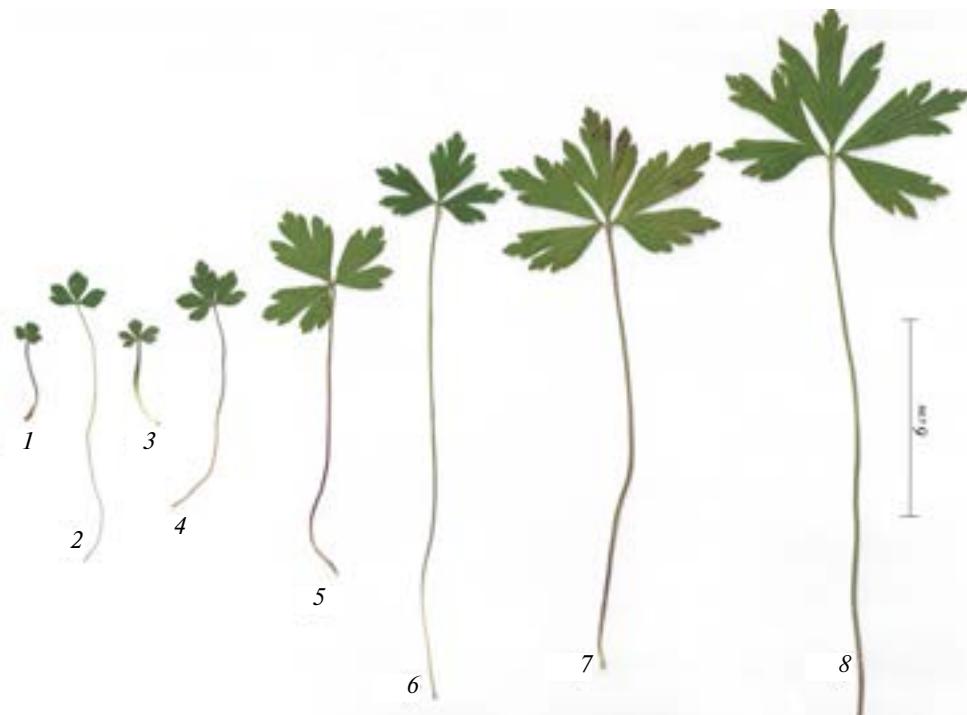


Рис. 3. Форма листьев *Anemonoides sylvestris*: 1–3 – листья ювенильного типа, 4–6 – листья полувзрослого типа, 7–8 – листья взрослого типа.

Fig. 3. Shape of *Anemonoides sylvestris* leaves: 1–3 – leaves of juvenile type, 4–6 – leaves of semi-adult type, 7–8 – leaves of adult type.

Молодые генеративные растения (g₁). Корне-отпрысковые особи *A. sylvestris* обычно зацветают на пятый год (см. табл. 2). Они представлены разветвленными двупобеговыми партокулами (см.рис. 1). Весной из верхушечной почки побега n -го порядка развивается генеративный полу-розеточный побег, у которого трогается в рост боковая почка, расположенная в пазухе верхнего розеточного листа (рис. 4A; табл. 2). Побег n -го порядка следует отнести к монокарпическим побегам полициклического типа, так как от момента начала его развития из адвентивной почки до цветения проходит несколько лет. Удлиненная часть полурозеточного побега несет мутовку из трех листьев. Эти листья в литературе называют покрывалом (Starostenkova, 1976; Barykina, Potapova, 1994). Они имеют тройчато рассеченные пластинки на коротких черешках. Два нижних сегмента листовой пластинки несут по две доли. Завершается побег одним актиноморфным цветком с простым окольцветником, многочисленными тычинками и плодолистиками, расположенными по спирали. Иногда из пазухи одного из листьев покрывала образуется еще один цветок. В розеточной части побега формируется

силлептический боковой побег возобновления ($n + 1$)-го порядка – вегетативный розеточный (рис. 4C). Обычно он несет два зеленых листа взрослого типа (по нашим наблюдениям – 1–3), которые сохраняются до осени, затем – отмирают (Starostenkova, 1976). Побеги возобновления, в основном, относятся к дициклическим. Верхушечная почка такого побега к осени содержит сформированный генеративный побег следующего года (Starostenkova, 1976). После рассеивания семян надземная часть побега n -го порядка отмирает, сохраняется только его базальная осевая часть, которая встраивается в многолетнюю структуру корневища. После отмирания побега n -го порядка моноподиальное нарастание особи сменяется на симподиальное. На второй год жизни побег возобновления зацветает, повторяя в своей структуре генеративный побег предыдущего порядка, его основание также встраивается в корневище. Корневище молодых генеративных особей ортотропное небольших размеров (см. табл. 2), с расположенными на нем придаточными корнями. На этих корнях впервые развиваются адвентивные почки, благодаря которым *A. sylvestris* размножается вегетативно. Обычно

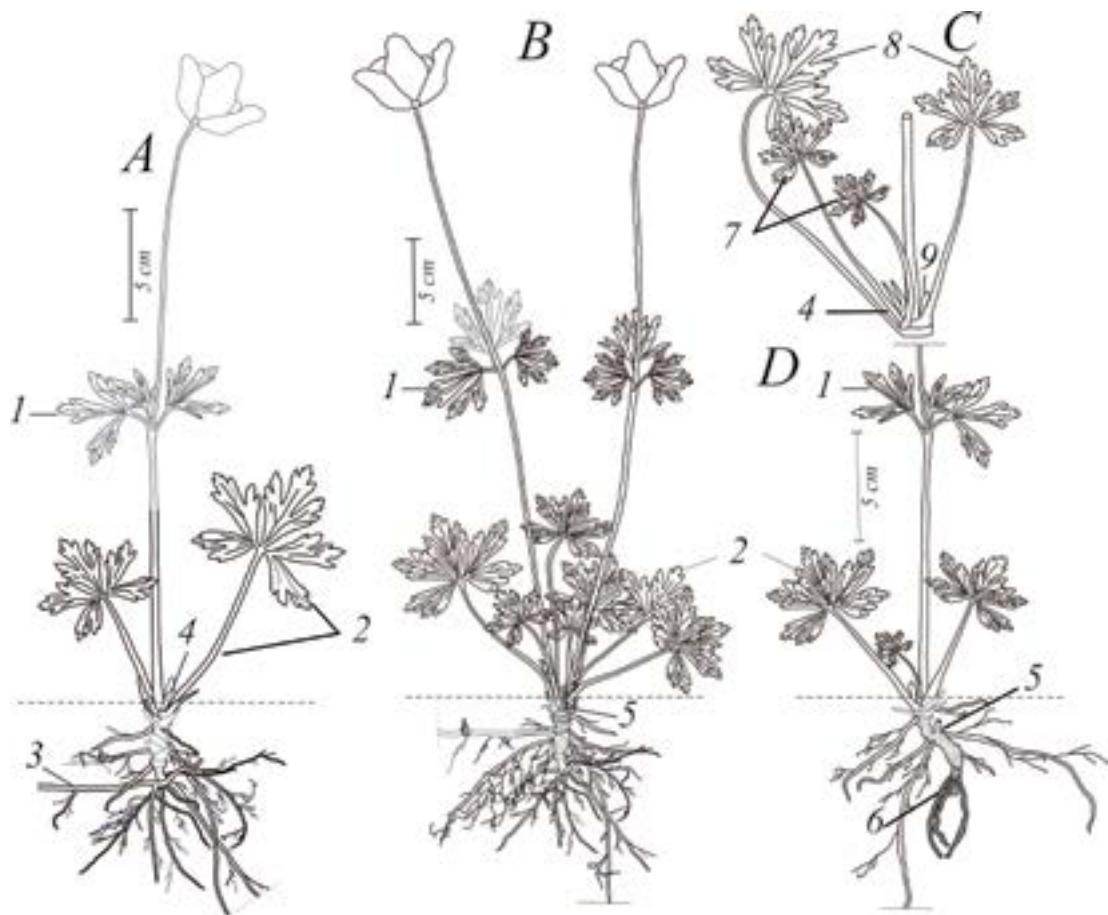


Рис. 4. Развитие растений *Anemone sylvestris* вегетативного происхождения в генеративном периоде: *A* – генеративная молодая особь, *B* – генеративная средневозрастная особь, *C* – схема развития побегов возобновления генеративной особи, *D* – старая генеративная особь.

1 – лист генеративного побега; *2* – лист взрослого типа; *3* – корень материнского растения; *4* – вегетативный укороченный боковой побег возобновления; *5* – отмерший стебель; *6* – отмершая часть корневища; *7* – лист розеточного побега возобновления; *8* – лист полурозеточного вегетативно-генеративного побега; *9* – почка возобновления. Пунктиром обозначен уровень почвы и отсутствующие части растений.

Fig. 4. Development of *Anemone sylvestris* individuals of vegetative origin in reproductive period: *A* – young reproductive individual, *B* – mature reproductive individual, *C* – scheme of regeneration shoot development in reproductive individual, *D* – old reproductive individual.

1 – leaf of reproductive shoot; *2* – leaf of adult type; *3* – root of mother plant; *4* – rosette shoot of reproduction; *5* – dead generative stem; *6* – dead part of rhizome; *7* – leaf of rosette shoot of reproduction; *8* – leaf of semirosette vegetative and generative shoot; *9* – renewal bud.

Soil level and missing parts of plants are indicated by dotted lines.

находили растения с одной почкой. Условный возраст молодых генеративных партнеков от трех до восьми (в среднем – пять) лет.

Плод *A. sylvestris* – многоорешек. В нем формируется 200–300 орешков овальной формы. Они легкие и густо покрыты длинными тонкими извилистыми волосками. Благодаря этому орешки переносятся ветром. В литературе показано, что значительная часть диаспор *A. sylvestris* опадает с цветоложа скоплениями (комочками), ко-

торые обычно не поднимаются воздушным потоком и остаются рядом с материнским растением (Levina, 1957). Наши исследования показали, что отдельные орешки при штиле переносятся совсем недалеко от плодоносящей особи, но при увеличении скорости ветра могут преодолевать большие расстояния, в некоторых случаях – даже 50 м (рис. 5). Это указывает на то, что при средних скоростях ветра (0.3–0.7 м/с) орешки *A. sylvestris* могут перемещаться за пределы це-

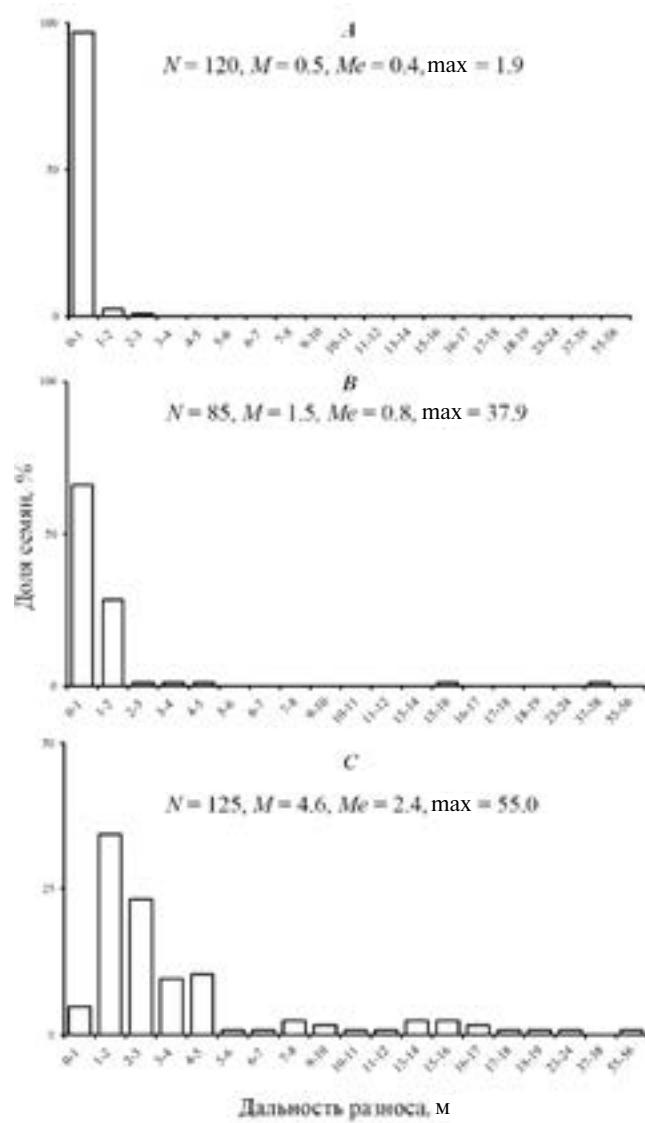


Рис. 5. Распределение семян *Anemoneoides sylvestris* по дальности разноса ветром при разной скорости ветра: A – штиль, B – 0,3 м/с с порывами до 3 м/с, C – 0,7 м/с с порывами до 5 м/с.

По оси абсцисс – дальность разноса, м, по оси ординат – доля семян, %.

Fig. 5. The distribution of *Anemoneoides sylvestris* seeds according to the distance of wind dispersion at different wind speed: A – calm, B – 0.3 m/s with gusts to 3 m/s, C – 0.7 m/s with gusts to 5 m/s.

X-axis – range of seed dispersion, m, Y-axis – percentage of the total number of seeds.

ноза и внедряться в другие. Однако для успешного прорастания семян и приживания молодых семенных особей в новых сообществах необходимо соблюдение следующих условий: разреженный травяной покров, достаточная его освещенность (более 60% от полной) и отсутствие

палов (Ruchinskaya, 2019).

Средневозрастные генеративные растения (g_2) представляют собой разветвленные многопобеговые партикулы (см. рис. 1), которые состоят из нескольких генеративных полурозеточных побегов (2–7) и боковых вегетативных розеточных побегов возобновления (рис. 4B). Структура генеративного побега и силлептического вегетативного бокового побега такая же, как у особей молодого генеративного состояния. В пазухах некоторых листьев розетки генеративного побега формируются почки, за счет которых происходит базитоническое ветвление побеговой системы растения. Побеги обычно дициклические, реже – трициклические. Подземная часть растений представлена ортотропным разветвленным корневищем с придаточными корнями, часть из которых выполняет функцию корней размножения. Именно у g_2 растений на корнях чаще образуются почки, максимальное число обнаруженных почек – 9. Средневозрастные особи цветут ежегодно и характеризуются высокой интенсивностью ростовых процессов. О первом свидетельствует наличие следов генеративных побегов прошлых лет на корневище, о втором – максимальные значения таких признаков, как число генеративных побегов, число почек возобновления, длина годичного прироста корневища, число придаточных корней и др. (табл. 2; Ruchinskaya, 2019). Условный возраст средневозрастных генеративных партикул – от четырех до одиннадцати (в среднем – семь) лет.

Старые генеративные растения (g_3) образуются в результате партикуляции центральной части корневища средневозрастных генеративных особей. Они представляют собой двупобеговые партикулы, каждая из которых несет генеративный побег и вегетативный побег возобновления (рис. 1, рис. 4D). В результате партикуляции образуется клон, состоящий из 2–7 особей. Направление роста корневища *A. sylvestris* в почве со временем меняется с ортотропного на анизотропное, что связано с отмиранием его старой ортотропной части и анизотропным положением базальной части отделившейся партикулы. Побеги старых генеративных особей ди-, три- и полициклические, т. е. часть старых генеративных растений становится временно нецветущими. Они отличаются от виргинильных растений наличием следов предыдущих цветений в осевой

многолетней части побеговой системы, которые можно обнаружить при раскапывании особей. Косвенно их можно определить по сближенному положению партикул между собой, поскольку они образовались в ходе распада средневозрастных генеративных особей. У старых генеративных растений уменьшаются размеры листьев розетки и длина годичных приростов корневища (см. табл. 2), а также отмирает его проксимальная часть. Кроме того, у особей исчезает способность образовывать корневые отпрыски. Условный возраст *A. sylvestris* в g_3 -состоянии – от трех до одиннадцати (в среднем – шесть) лет.

Субсенильные растения (ss) – это однопобеговые партикулы, которые утратили способность к образованию генеративных органов (см. рис. 1). Их розеточный побег несет листья имматурного

или взрослого типа (рис. 6A; табл. 1). Подземная часть растений состоит из анизотропного укороченного корневища с ветвящимися придаточными корнями. Проксимальная часть корневища отмирает, ткани разрушаются и не функционируют, поскольку у растения недостаточно веществ для их поддержания (уменьшается число листьев, их размеры, что снижает интенсивность фотосинтеза). У большинства особей сохраняются следы прошлых цветений в побеговой системе в виде остатков отмерших цветоносов (рис. 6). К ss-состоянию нарастание становится моноподиальным, так как растения больше не формируют генеративных органов. Условный возраст особей от четырех до девяти (в среднем – пять) лет.

Сенильные растения (s). Они представляют собой однопобеговые партикулы, которые несут

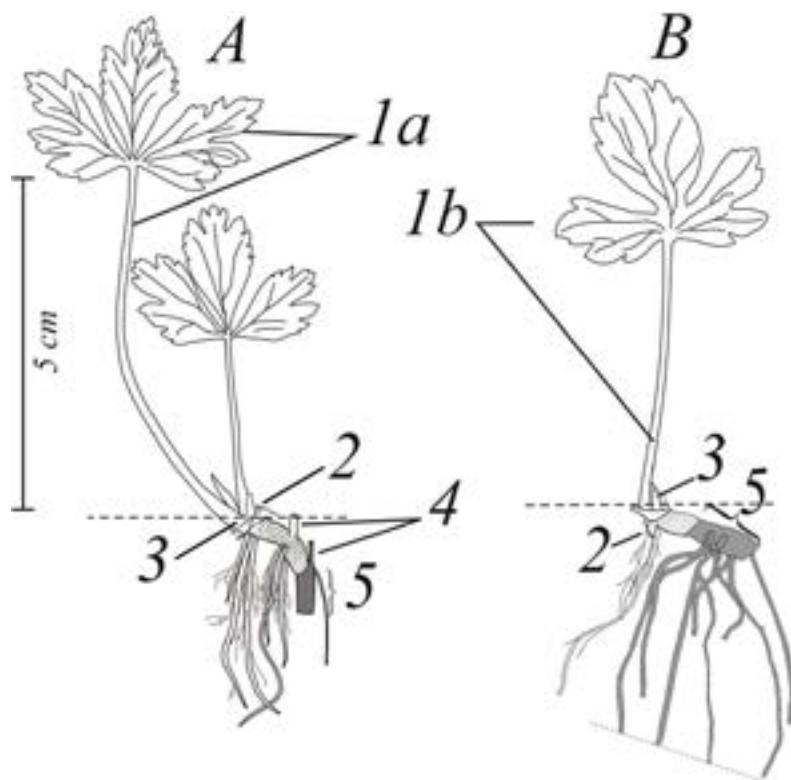


Рис. 6. Особи *Anemoneoides sylvestris* вегетативного происхождения в постгенеративном периоде: A – субсенильная, B – сенильная.

1a – лист полуувзрослого типа; 1b – лист ювенильного типа; 2 – годичный прирост этого года; 3 – почка возобновления; 4 – отмерший стебель; 5 – отмершая часть корневища.

Пунктиром обозначен уровень почвы.

Fig. 6. *Anemoneoides sylvestris* plants of vegetative origin in post-reproductive period: A – subsenile, b – senile.

1a – leaf of semi-adult type; 1b – leaf of juvenile type; 2 – rhizome annual growth of current year; 3 – renewal bud; 4 – dead generative stem; 5 – dead part of rhizome.

Soil level is indicated by dotted line.

1–2 листа ювенильного типа (рис. 6В; табл. 1). Подземная часть сенильных растений состоит из участка полуразрушенного плахиотропного корневища с несколькими живыми придаточными корнями. Молодые корни не всегда формируются на приросте текущего года. Если почка возобновления розеточного побега нежизнеспособна, то растение погибает. Условный возраст сенильных особей три года.

В онтогенезе особей *Anemoneoides sylvestris* вегетативного происхождения выделено восемь возрастных состояний. Вегетативное размножение заключается в формировании глубоко омоложенных особей – корневых отпрысков. Сарментация начинается у молодых генеративных растений и достигает максимума к средневозрастному генеративному состоянию, исчезает в старом генеративном. Отделяются корневые отпрыски уже в ювенильном состоянии, поскольку способны существовать отдельно от материнской особи. В своем развитии растения проходят следующий ряд: от неразветвленной однобеговой партикулы (*j*, *im*, *v*) к двупобеговой при переходе к цветению (*g*₁). Затем формируется многобеговая партикула (*g*₂), которая по прошествию нескольких лет распадается с образованием клона, в который входят двупобеговые партикулы (*g*₃). Стареющие особи со временем вновь становятся однобеговыми (*ss*, *s*).

Длительность полного онтогенеза *A. sylvestris* характеризуют как непродолжительную без указания конкретных сроков (Starostenkova, 1976). Глубоко омоложенные отпрыски увеличивают большой жизненный цикл. Данные о возрасте корнеотпрысковых растений позволяют предположить, что способность к сарментации удлиняет онтогенез *A. sylvestris* на 10 лет (зафиксированный возраст особей средневозрастных генеративных растений). При переходе в старое генеративное состояние выявить абсолютный возраст партикулы невозможно, поскольку проксимальная часть корневища к этому состоянию уже разрушена.

Состояние ценопопуляций *Anemoneoides sylvestris*

На исследуемой территории *Anemoneoides sylvestris* встречается в двух типах сообществ: полидоминантных остепненных лугах и полидоминантных остепненных лугах с одиночными генеративными деревьями. Ниже рассмотрим со-

стояние ценопопуляций *A. sylvestris* в этих сообществах.

Полидоминантные остепненные луга. На этих лугах из-за того, что пожары происходят не каждый год, создаются наиболее подходящие условия для развития устойчивой ценопопуляции *A. sylvestris*. Ее плотность составляет 75 партикул на 1 м². Онтогенетический спектр вегетативно-полночленный левосторонний (рис. 7, 1) с максимумом на *im* растениях (37% особей). Изученная ценопопуляция характеризуется высокими показателями индексов восстановления и замещения (табл. 3). Это указывает на высокую эффективность ее самоподдержания. По классификации “дельта-омега” Л.А. Животовского (Zhivotovsky, 2001) ценопопуляция относится к переходным. Отсутствие особей семенного происхождения, вероятно, связано с пожарами. Огонь может наносить значительный вред молодым семенным растениям, поскольку их почки возобновления находятся на поверхности почвы, у них отсутствует резерв спящих почек, и корневая система недостаточно развита для образования корней размножения. В этих условиях *A. sylvestris* поддерживается вегетативным способом – корни размножения с адвентивными почками, расположенные в почве, могут выступать резервом для сохранения ценопопуляции после губительного воздействия огня. Благодаря достаточной освещенности на полидоминантных остепненных лугах, корнеотпрысковые партикулы способны накапливать достаточно питательных веществ для перехода в генеративное состояние, в котором растения формируют развитую корневую систему. Это позволяет ценопопуляции успешно удерживать пространство. Размеры элементарной демографической единицы на полидоминантных остепненных лугах составляют 5.3 м², при численности – 150 партикул. При таких размерах ЭДЕ на полидоминантных остепненных лугах может поддерживаться устойчивый оборот поколений в ценопопуляции *A. sylvestris*.

Полидоминантные остепненные луга с одиночными генеративными деревьями. В этих сообществах плотность ценопопуляции *A. sylvestris* меньше почти в шесть раз и составляет 13 партикул на 1 м². Онтогенетический спектр вегетативно-полночленный левосторонний (рис. 7, 2), но максимум смешен на *v* растения (46% особей). Низкая плотность особей обусловлена затенением

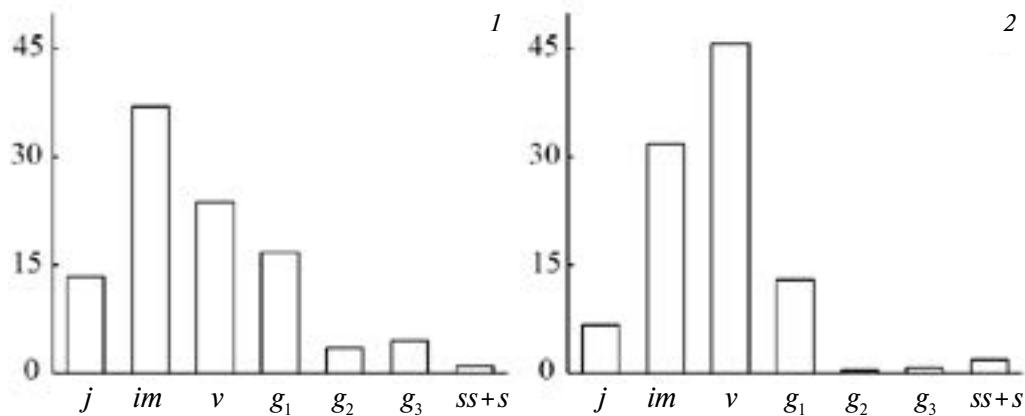


Рис. 7. Онтогенетический спектр ценопопуляций *Anemonoides sylvestris* в разных сообществах. По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – доля особей, %.

Сообщества: 1 – полидоминантные оstepненные луга, 2 – полидоминантные оstepненные луга с одиночными генеративными деревьями. Онтогенетические состояния особей: *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g₁* – молодое генеративное, *g₂* – зрелое генеративное, *g₃* – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное.

Fig. 7. Ontogenetic spectra of *Anemonoides sylvestris* coenopopulations in different variants of plant communities. Ontogenetic stages are indicated on the X-axis, and the percentage of the total number of individuals on the Y-axis.

Communities: 1 – polydominant steppe meadows, 2 – steppe meadow sites under single generative trees. Ontogenetic stages: *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginile, *g₁* – young reproductive, *g₂* – mature reproductive, *g₃* – old reproductive, *ss* – subsevenile, *s* – senile.

Таблица 3. Качественные показатели ценопопуляций *Anemonoides sylvestris* на оstepненных лугах памятника природы “Меловицкие склоны”

Table 3. Quantitative indicators of *Anemonoides sylvestris* coenopopulations on steppe meadows of “Melovitskiye Slopes” Natural Monument

Сообщества Communities	<i>N</i>	<i>I_b</i>	<i>I₃</i>	Δ	ω
Полидоминантные оstepненные луга Polydominant steppe meadows	75	2.997	2.877	0.153	0.383
Полидоминантные оstepненные луга с одиночными генеративными деревьями Polydominant steppe meadows with single generative trees	13	6.00	5.302	0.124	0.373

Примечание. *N* – плотность, *I_b* – индекс восстановления, *I₃* – индекс замещения, Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности популяции.

Note. *N* – density, *I_b* – recovery index, *I₃* – replacement index, Δ – age index, ω – index of population efficiency.

деревьями. Освещенность под их кронами составляет около 60% от полной. Известно, что на лугах, зарастающих древесной растительностью, *A. sylvestris* может существовать на первых этапах сукцессии, затем ее ценопопуляция постепенно исчезает (Kwiatkowska-Falinska, Falinsky, 2007). По сравнению с полидоминантными оstepненными лугами онтогенетическая структура ценопопуляции отличается: здесь выше участие виргинильных особей, растений генера-

тивного периода меньше в десятки раз. По классификации “дельта-омега” эта ценопопуляция относится к переходным, как и предыдущая. Показатели популяционных значений характеризуют ее как высокоэффективную, поскольку более 80% особей относится к прегенеративному периоду. Это указывает на возможность перехода растений в генеративное состояние. Однако в таких фитоценотических условиях увеличение численности возможно только при их изменении:

улучшении светового довольствия напочвенного покрова, возникновении зоогенных микросайтов (пороев, выбросов и др.), которые необходимы для семенного и вегетативного размножения. Площадь элементарной демографической единицы для полидоминантных оステненных лугов с одиночными генеративными деревьями возрастает до 12 м² при численности – 180 партикул.

На территории памятника природы “Меловицкие склоны” *A. sylvestris* возобновляется преимущественно вегетативным способом. Оптимальные условия для развития ее ценопопуляции создаются на полидоминантных оステненных лугах. Здесь формируется вегетативно-полночленный онтогенетический спектр левостороннего типа с максимумом на имматурных особях, при котором поддерживается устойчивый оборот поколений. В полидоминантных сообществах с деревьями показатели плотности значительно снижаются. Однако спектр остается полночленным, что говорит о хорошем потенциале ценопопуляции. Сравнение размеров ЭДЕ в этих сообществах позволяет прийти к выводу о том, что для поддержания ценопопуляции *A. sylvestris* вегетативным способом необходимо 150–180 особей. Такая численность достигается на меньшей площади при большей освещенности обитаемого пространства.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение *Anemoneoides sylvestris* на территории памятника природы “Меловицкие склоны” позволило выявить некоторые свойства поведения, согласно типам, которые предложены О.В. Смирновой (1987). У вида отмечены следующие признаки реактивных видов – большое число легких семян, которые разносятся ветром, способность к вегетативному размножению глубоко омоложенными партикулами. При этом *A. sylvestris* имеет также свойства, которые характерны толерантным видам: достаточно позднее начало вегетативного размножения, низкая интенсивность процессов роста, небольшие размеры. Благодаря сочетанию черт реактивных и толерантных видов у *A. sylvestris* появляется возможность длительное время удерживать территорию за счет многочисленных особей вегетативного происхождения. Это осуществляется благодаря резерву в виде почек на придаточных корнях взрослых растений, который обеспечивает приток новых партикул

в сообщество. Однако вид плохо переносит снижение освещенности и теряет свои позиции при затенении древесными растениями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа Е.В. Ручинской и А.В. Горнова выполнена в рамках темы ГЗ ЦЭПЛ РАН за счет средств государственного задания по теме “Биоразнообразие и экосистемные функции лесов” (Регистрационный номер НИОКР 124013000750-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Barykina] Барыкина Р.П. 1995. Поливариантность способов естественного вегетативного размножения и расселения в семействе Ranunculaceae. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 100(5): 53–64.
- [Barykina, Potapova] Барыкина Р.П., Потапова Н.Ф. 1994. Биоморфологический анализ видов рода *Anemone* L. флоры бывшего СССР в ходе онтогенеза. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 99 (5): 124–137.
- [Bobrov] Бобров Ю.А. 2012. Определительный ключ для системы жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962). – В кн.: Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров. С. 79–91.
- [Caucasian...] Конспект флоры Кавказа. 2012. СПб., М. Т. 3(2). 623 с.
- [Conpectus...] Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. 2012а. Новосибирск. 640 с.
- [Conpectus...] Конспект флоры Восточной Европы. 2012б. Т. 1. М., СПб. 630 с.
- [Evstigneev et al.] Евстигнеев О.И., Ручинская Е.В., Горнов А.В. 2018. Изменение оステненных лугов в широколиственно-лесной зоне под воздействием палов и хозяйственной деятельности (Брянская обл.). – Бот. журн. 103 (12): 1552–1564. <https://doi.org/10.1134/S0006813618120049>
- [Glotov] Глотов С.В. 2013–2014. Растения Северного Урала. – Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007–2019. <http://www.plantarum.ru/page/flora/id/42.html>
- [Gornov et al.] Горнов А.В., Панасенко Н.Н., Комарова М.В., Тарасенко А.В. 2013. Некоторые особенности популяционной биологии *Anemone sylvestris* L. (Ranunculaceae) в Брянской области. – Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. 1(1): 25–30.
- [Gornov et al.] Горнов А.В., Ручинская Е.В., Евстигнеев О.И., Панасенко Н.Н. 2020. Памятник природы “Меловицкие склоны”: структура и динамика растительного покрова. М. 126 с.
- [Gornova, Evstigneev] Горнова М.В., Евстигнеев О.И. 2016. Онтогенез и состояние ценопопуляций *Melan-*

- drium dioicum* (Caryophyllaceae) в высокотравных ельниках зоны широколиственных лесов (Брянская область). — Бот. журн. 101 (8): 896–910.
<https://doi.org/10.1134/S0006813616080020>
- [Il'ina] Ильина В.Н. 2009. Некоторые результаты исследований ценопопуляций *Anemone sylvestris* L. (Ranunculaceae) в Самарском Заволжье. — Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 18 (4): 159–170.
- Jackowiak B., Celka Z., Chmiel J., Latowski K., Zukowski W. 2007. Red list of vascular flora of Wielkopolska (Poland). — Biodiv. Conserv. 5–8: 95–127.
- [Krasnaya...] Красная книга Калужской области. 2015а. Т. 1. Калуга. 536 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Курской области. Редкие и исчезающие виды растений и грибов. 2002. Т. 2. Тула. 165 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Московской области. 2018. Издание третье. М.О. 810 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Беларусь. Растения: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений. 2015б. Минск. 448 с.
- Kwiatkowska-Falinska A.J., Falinski J.B. 2007. Conditions of the Occurrence of *Anemone sylvestris* in a Kettle Hole in North-Eastern Poland. — Acta Societatis Botanico-rum Poloniae. 76(2): 133–140.
<https://doi.org/10.5586/asbp.2007.017>
- [Levina] Левина Р.Е. 1957. Способы распространения плодов и семян. М. 358 с.
- [Metodicheskie...] Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки. 2010. М. 383 с.
- [Odum] Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М. 376 с.
- [Osmanova, Zhivotovsky] Османова Г.О., Животовский Л.А. 2020. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений. — Известия РАН. Серия Биологическая. 2: 144–152.
- [Panasenko et al.] Панасенко Н.Н., Евстигнеев О.И., Горнов А.В., Ручинская Е.В. 2015. К флоре памятника природы “Меловицкие склоны” (Брянская область). — Бюллентень Брянского отделения РБО. 2 (6): 17–25.
- [Postanovlenie...] Постановление правительства РФ от 10 ноября 2015 г. № 1213 “О внесении изменений в правила противопожарного режима в Российской Федерации”.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Труды БИН АН СССР. Серия 3. Геоботаника. М.-Л. 6: 7–204.
- [Red...] Красная книга Брянской области. 2016. 2-е издание. Брянск. 432 с.
- [Red...] Красная книга Смоленской области. 2012.
<http://www.redbook67.ru/> (дата обращения 15.05.2019)
- [Ruchinskaya] Ручинская Е.В. 2019. Структурное и видовое разнообразие растительности остепненных лугов в зоне широколиственных лесов (на примере памятника природы “Меловицкие склоны”, Брянская обл.): Дис. ... канд. биол. наук. М. 197 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М. 378 с.
- [Smirnova] Смирнова О.В. 1967. Жизненный цикл пролески сибирской (*Scilla sibirica* Andr.). — Биологические науки. 9: 76–84.
- [Smirnova] Смирнова О.В. 1987. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. 208 с.
- [Smirnova, Togoropova] Смирнова О.В., Торопова Н.В. 2004. Общие представления популяционной биологии и экологии растений. — В кн.: Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М. Кн. 1. С. 154–164.
- [Starostenkova] Старостенкова М.М. 1976. Род ветренница. — В кн.: Биол. флора Московской области. М. С. 119–138.
- [Tsenopopulatsii...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 184 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Науч. докл. Высш. школы. Биол. науки. 2: 7–34.
- [Vostochnoevropoeiskie...] Восточноевропейские широколиственные леса. 1994. М. 364 с.
- [Zaugolnova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Дис. ... докт. биол. наук. СПб. 70 с.
- [Zaugolnova et al.] Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комаров А.С., Ханина Л.Г. 1993. Мониторинг фитопопуляций. — Успехи современной биологии. 113(4): 402–414.
- [Zhivotovsky] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. — Экология. 1: 3–7.
- [Zhukova] Жукова Л.А. 1987. Динамика популяции луговых растений: Автореф. дис. д-ра биол. наук. Новосибирск. 32 с.
- [Zozulin] Зозулин Г.М. 1959. Подземные части основных видов растений и ассоциаций плакоров среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. — Тр. Центрально-Черноземного гос. заповедника. Курск. 5: 3–314.

AGE STAGES AND STATE OF COENOPOPULATIONS OF *ANEMONOIDES SYLVESTRIS* (RANUNCULACEAE) IN STEPPE MEADOWS (BRYANSK REGION)

E. V. Ruchinskaya^{1,*}, A. V. Gornov¹, N. S. Barabanshchikova²

¹Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences
Prosoyuznaya Str., 84/32, Moscow, 117997, Russia

²Moscow Pedagogical State University, Institute of Biology and Chemistry
Kibalchicha Str., 6, Moscow, 129164, Russia

*e-mail: Ruchinskaya@cepl.rssi.ru

The particular ontogeny of *Anemonoides sylvestris* was studied in the territory of the Melovitskiye Slopes Natural Monument (south-east of the Bryansk Region). 8 ontogenetic stages (juvenile, immature, virginile, young reproductive, mature reproductive, old reproductive, subsenile, senile) were distinguished in the development of root sprouts. The state of *A. sylvestris* coenopopulations was estimated in polydominant steppe meadows and steppe meadows with single generative trees. The ontogenetic spectra of *A. sylvestris* belong to left-hand type. The turnover of generations in the *A. sylvestris* populations can take place only when this ontogenetic structure is maintained. For both types of communities, minimum area and minimum number of the individuals for successful turnover have been identified. 150–180 individuals are needed to maintain the coenopopulations of *A. sylvestris* vegetatively. This number may be achieved on a smaller area with greater illuminance of the habitat.

Keywords: *Anemonoides sylvestris*, ontogeny, coenopopulation, characteristic ontogenetic spectrum, elementary demographic unit, steppe meadow, Bryansk Region, distance of seed dispersal

ACKNOWLEDGEMENTS

The work of E.V. Ruchinskaya and A.V. Gornov was carried out within the framework of the State contract with CEPF RAS “Biodiversity and ecosystem functions of forests” (№ 124013000750-1).

REFERENCES

- Barykina R.P. 1995. Multivariety of methods of natural vegetative reproduction and expansion in the family Ranunculaceae. – Byulleten' MOIP. Otdelenie biologicheskoe. 100(5): 53–64 (In Russ.).
- Barykina R.P., Potapova N.F. 1994. Biomorphological analysis of *Anemone* L. species during ontogenesis. – Byulleten' MOIP. Otdelenie biologicheskoe. 99 (5): 124–137 (In Russ.).
- Bobrov Yu.A. Opredelitel'nyi klyuch dlya sistemy zhiznennykh form I.G. Serebryakova (1962) [The key to the system of life forms of I.G. Serebryakov]. – In: Aktual'nye problemy sovremennoi biomorfologii [Actual problems of modern biomorphology]. Kirov. P. 79–91 (In Russ.).
- Caucasian flora conspectus. 2012. Saint-Petersburg, Moscow. Vol. 3(2). 623 p.
- Conspectus florae Rossiae Asiaticae: plantae vasculares. 2012a. Novosibirsk. 640 p. (In Russ.).
- Conspectus florae Europae Orientalis. 2012b. Vol. 1. Moscow, St. Petersburg. 630 p. (In Russ.).
- Evstigneev O.I., Ruchinskaya E.V., Gornov A.V. 2018. Changes of steppe meadows in broad-leaved forest zone under impact of grass burning and economic activities (Bryansk region). – Bot. Zhurn. 103 (12): 1552–1564 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S000681361820049>
- Glotov S. 2013–2014. Rasteniya Severnogo Urala [Plants of North Ural]. – Plantarium: open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries. 2007–2019 (In Russ.).
<http://www.planarium.ru/page/flora/id/42.html>
- Gornov A.V., Ruchinskaya E.V., Evstigneev O.I., Panasenko N.N. 2020. Pamyatnik prirody “Melovitskie sklyony”: struktura i dinamika rastitelnogo pokrova (The natural monument “Melovitskie slopes”: Structure and dynamics of vegetation cover). Moscow. 126 p. (In Russ.).
- Gornov A.V., Panasenko N.N., Komarova M.V., Tarasenko A.V. 2013. Some features of the population biology of *Anemone sylvestris* L. (Ranunculaceae) in the Bryansk region. – Bulletin of Bryansk dpt. of RBS. 1(1): 25–30 (In Russ.).
- Gornova M.V., Evstigneev O.I. 2016. Ontogeny and state of coenopopulations of *Melandrium dioicum* (Caryophyllaceae) in tall herb spruce forests in broadleaved forest zone (Bryansk region). – Bot. Zhurn. 101(8): 896–910 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813616080020>

- Il'ina V.N. 2009. Some results of researches cenopopulations *Anemone sylvestris* L. (Ranunculaceae) in Samara Zavolzh'e. — Samarskaya Luka: problemy regional'noy ekologii. 18(4): 159–170 (In Russ.).
- Jackowiak B., Celka Z., Chmiel J., Latowski K., Zukowski W. 2007. Red list of vascular flora of Wielkopolska (Poland). — Biodiv. Res. Conserv. 5–8: 95–127.
- Krasnaya kniga Kaluzhskoy oblasti [Red data book of Kaluga region]. 2015a. Vol. 1. Kaluga. 536 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Kurskoy oblasti. Redkie i ischezayushchie vidy rasteniy i gribov [Red data book of Kursk region. Rare and endangered species of plants and fungus]. 2002. Vol. 2. Tula. 165 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Moskovskoy oblasti [Red book of Moscow region]. 2018. Third edition. Moscow region. 810 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Belarus'. Rasteniya: redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoeniya vidy dikorastushchikh rasteniy [Red book of Republic of Belarus. Plants: rare and endangered species of wild plants]. 2015b. Minsk. 448 p. (In Russ.).
- Kwiatkowska-Falinska A.J., Falinski J.B. 2007. Conditions of the Occurrence of *Anemone sylvestris* in a Kettle Hole in North-Eastern Poland. — Acta Societatis Botanicae Poloniae. 76(2): 133–140.
<https://doi.org/10.5586/asbp.2007.017>
- Levina R.E. 1957. Sposoby rasprostranenia plodov i semyan [Dissemination ways of fruits and seeds]. Moscow. 358 p. (In Russ.).
- Metodicheskie podhody k ekologicheskoy otsenke lesnogo pokrova v basseyne maloy reki. 2010 [Methodical approaches to the ecological assessment of forest cover in small river basin]. Moscow. 383 p. (In Russ.).
- Odum E. 1986. Ecology. Vol. 2. Moscow. 376 p. (In Russ.).
- Osmanova G.O., Zhivotovsky L.A. 2020. Ontogenetic spectrum as an indicator of the status of plant populations. — Biology Bulletin. 47(2): 141–148.
- Panasenko N.N., Evstigneev O.I., Gornov A.V., Ruchinskaya E.V. 2015. Flora of the Natural Monument "Melovitskie sklony" (Bryansk region). — Byulleten' Brianskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obchetsva. 2: 17–25 (In Russ.).
- Postanovlenie pravitel'stva RF ot 10 noyabrya 2015 g. № 1213 "O vnesenii izmenenii v pravila protivopozharnogo rezhima v Rossiiskoi Federacii" [Decree of the Russian Federation Government of November 10, 2015 No. 1213 "On amendments to the fire regulations in the Russian Federation"] (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1950. Life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses. — Trudy BIN RAN SSSR. Seria 3. Geobotanika. Moscow-Leningrad. 6: 77–204 (In Russ.).
- Red book of Smolensk region. 2012.
<http://www.redbook67.ru/> (accessed 15 May 2019) (In Russ.).
- Red data book of Bryansk region. Second edition. 2016. Bryansk. 432 p. (In Russ.).
- Ruchinskaya E.V. 2019. Strukturnoe i vidovoe raznobrazie rastitel'nosti ostepennennukh lugov v zone shirokolistvennykh lesov (na primere pamiatnika prirody "Melovitskie sklony", Bryanskaya oblast') [Structural and species diversity of steppe meadow vegetation in the deciduous forest zone (on the example "Melovitskie slopes" natural monument, Bryansk region): Diss. ... Kand. Sci. Moscow. 197 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rastenii. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoynykh [Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms and conifers]. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Smirnova O.V. 1967. Zhiznenyi tsikl proleski sibirskoi (*Scilla sibirica* Andr.) [Life cycle of Siberian bluebell (*Scilla sibirica* Andr.)]. — Biologicheskie nauki. 9: 76–84 (In Russ.).
- Smirnova O.V. 1987. Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennykh lesov [The structure of deciduous forests grass cover]. Moscow. 208 c. (In Russ.).
- Smirnova O.V., Palenova M.M., Komarov A.S. 2002. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations. — Ontogenet. 33(1): 5–15 (In Russ.).
- Smirnova O.V., Toropova N.V. 2004. Obshchie predstavleniya populyatsionnoi biologii i ekologii rastenii [General views of population biology and plant ecology]. In: Vostochnoevropskie lesa [Eastern European forests]. Moscow. B. 1. P. 154–164 (In Russ.).
- Starostenkova M.M. 1976. Rod vetrenitsa [Genus anemone]. — In: Biol. flora Moskovskoi oblasti. Moscow. P. 119–138 (In Russ.).
- Tsenopopulatsii rasteniy (ocherki populyatsionnoy biologii) [Coenopopulations of plants (essays of plant population biology)]. 1988. Moscow. 184 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsia vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [The age spectrum of coenopopulations as a function of time and energy wave processes]. — Nauchnye doklady Vysshey shkoly. Biologicheskie nauki. 2: 7–34 (In Russ.).
- Vostochnoevropskie shirokolistvennye lesa [East-European broad-leaved forests]. 1994. Moscow. 364 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B. 1994. The structure of seed plants populations and the problems of its monitoring: Diss. ... Doct. Sci. St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).
- Zaugolnova L.B., Smirnova O.V., Komarov A.S., Khani-na L.G. 1993. Monitoring of fitopopulations. — Uspekhi sovremennoy biologii. 113(4): 402–414 (In Russ.).
- Zhivotovsky L.A. 2001. Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations. — Russian Journal of Ecology. 32(1): 1–5.

Zhukova L.A. Dinamika populyatsii lugovykh rasteniy [Population dynamics of meadow plants]: Abstr. ... Diss. Doct. Sci. Novosibirsk. 1987. 32 p. (In Russ.).

Zozulin G.M. 1959. Podzemnye chasti osnovnyh vidov rasteniy i assotsiatsiy plakorov srednerusskoy lesostepi v svyazi s voprosami formirovaniya rastitel'no-

go pokrova [The underground parts of the main plant species and associations of the plains of the Central Russian forest-steppe in connection with the formation of vegetation]. — Trudy Tsentral'no-Chernozemnogo gosudarstvennogo zapovednika. Kursk. 5: 3—314 (In Russ.).