

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 581.9(476)
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-3-302-310>

Поступила в редакцию 21.11.2018
Received 21.11.2018

В. Н. Ильина

Самарский государственный социально-педагогический университет, Самара, Российская Федерация

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ТИПЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КОПЕЕЧНИКА КРУПНОЦВЕТКОВОГО (*HEDYSARUM GRANDIFLORUM* PALL.) В БАСЕЙНЕ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

Аннотация. Не вызывает сомнений необходимость изучения современного состояния ценоотических популяций редких видов растений в природе для сохранения флористического и фитоценоотического разнообразия на региональном и мировом уровнях. Цель нашего исследования – изучение современного состояния ценоотических популяций редкого в бассейне Средней Волги *Hedysarum grandiflorum* Pall. Для характеристики онтогенетической структуры ценопопуляций применяли общепринятые демографические показатели: индекс восстановления, индекс замещения, индекс старения. Оценка популяций проведена по критерию «дельта-омега».

Выделены основные пути онтогенеза видов – нормальный, ускоренный и замедленный, отмечены перерывы в развитии особей, их омоложение и проявление квазисенильности. Большинство особей *H. grandiflorum* развиваются в нормальном и ускоренном темпе. Основным показателем для определения современного состояния популяций и их локусов является онтогенетическая структура. В качестве примера приведены сведения по онтогенетическому составу некоторых ценопопуляций *H. grandiflorum* на Чубовской Красной горке (Высокое Самарское Заволжье, Россия). Для популяций характерно преобладание генеративных особей. Из зарегистрированных ценопопуляций 11 характеризуется как зрелые, 9 – переходные, 2 – зрелые, 1 – молодая. Для пространственной структуры особей копеечника крупноцветкового свойственна агрегированность.

Для вида свойственны относительно узкий диапазон эколого-фитоценоотических условий произрастания, большей частью патиентный тип жизненной стратегии. К числу лимитирующих развитие популяций экологических факторов следует отнести такие, как положение их на границе ареала, неконтролируемый выпас скота на участках, чрезмерную рекреацию территорий и степные пожары, карьерные разработки известняковых и меловых склонов, возникновение стихийных свалок бытового и строительного мусора, прокладку грунтовых дорог и строительство.

Ключевые слова: *Hedysarum grandiflorum* Pall., Fabaceae, ценопопуляция, тип популяций, онтогенетическая структура, базовый онтогенетический спектр, Красная книга, Самарская область, Волжский бассейн

Для цитирования: Ильина, В. Н. Онтогенетическая структура и типы ценопопуляций копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) в бассейне Средней Волги / В. Н. Ильина // Вес. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2019. – Т. 64, № 3. – С. 302–310. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-3-302-310>

V. N. Ilyina

Samara State University of Social Sciences and Education, Samara, Russian Federation

ONTOGENETIC STRUCTURE AND TYPES OF CENOPOPULATION OF *HEDYSARUM GRANDIFLORUM* PALL. IN THE MIDDLE VOLGA BASIN

Abstract. The need to study the current state of cenotic populations of rare plant species in nature is not in doubt for the conservation of floristic and phytocenotic diversity at the regional and world levels. The purpose of our study is to study the current state of the cenotic populations of Rare in the Middle Volga basin *Hedysarum grandiflorum* Pall. To characterize the ontogenetic structure of the cenopopulations, generally accepted demographic indicators were used: the recovery index (the ratio of growth to the generative fraction is calculated), the replacement index (the ratio of growth and the sum of generative and post-regenerative fractions), and the aging index (post-generative to the adult part of the cenotic populations). The population estimation was carried out by the criterion “delta-omega”.

A relatively narrow range of ecological and phytocenotic growth conditions is characteristic of the species, for the most part a patient type of life strategy. Among the limiting factors for the development of populations of environmental factors are their location at the border of the area, uncontrolled grazing in areas, excessive recreation of territories and steppe fires (natural origin and pala) in phytocenoses with the participation of a penny, career development of limestone and Cretaceous slopes, and construction debris, the appearance of dirt roads and the construction of various objects in the points of growth of the model species.

The main ways of ontogenesis of the species are identified – normal, accelerated and delayed, breaks in the development of individuals, their rejuvenation and the manifestation of quasisenility were noted. The majority of *H. grandiflorum* develop

at a normal and accelerated rate. The main indicator for determining the current state of populations and their loci is the ontogenetic structure. As an example, information on the ontogenetic composition of some cenopopulations of *H. grandiflorum* at the Chubovskaya Krasnaya Gorka (High Samara Zavolzhye, Russia) is given. Populations are characterized by the predominance of generative individuals. Of the registered cenopopulations, 11 is characterized as mature, 9 – transitional, 2 – ripening, 1 – young. Aggregation is characteristic of the spatial structure of *H. grandiflorum*.

Keywords: *Hedysarum grandiflorum* Pall., Fabaceae, cenopopulation, type of populations, ontogenetic structure, basic ontogenetic spectrum, Red Data Book, Samara Region, Volga basin

For citation: Ilyina V. N. Ontogenetic structure and types of cenopopulation of *Hedysarum grandiflorum* Pall. in the Middle Volga basin. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnych navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2019, vol. 64, no. 3, pp. 302–310 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2019-64-3-302-310>

Введение. Изучение природных популяций растений уже длительное время является неотъемлемой частью экологического мониторинга растительного покрова и оценки состояния биологических макросистем [1–7]. В качестве объектов исследования авторами чаще всего избираются эндемичные, редкие, уязвимые виды растений. Научная и практическая значимость таких работ не вызывает сомнений. Данные многоаспектного мониторинга популяций растений в природе, а также при интродукции, в том числе оригинальный материал по онтоморфогенезу, экологической пластичности, пространственно-онтогенетической структуре и динамике популяций, их жизненной стратегии, позволяют оценить состояние природных комплексов, рассмотреть возможные пути сукцессионных изменений фитоценозов с участием модельных видов растений и дать рекомендации по дальнейшей охране редких растений, растительных сообществ и объектов природного наследия. В Самарской области (Россия) изучение биологии и экологии видов на популяционном и ценотическом уровне организации осуществляется более 20 лет [8–13]. Исследователями за эти годы собран богатый фактический материал, раскрывающий особенности биологии и экологии редких видов растений региона.

Среди большого числа интересных в научном и практическом плане растений в регионе – копеечник крупноцветковый (*Hedysarum grandiflorum* Pall., Fabaceae). Это травянистый стержнекорневой каудексный многолетник высотой 15–35 см. Листья непарноперистые, с обеих сторон серебристо-волосистые. Листочки в числе 2–5 пар продолговатые или эллиптические. Крупные цветки собраны в густые кисти. Венчики длиной до 2–2,5 см, беловато-желтые. Цветет в мае–июне. Размножение семенное.

В Самарской области *H. grandiflorum* Pall. включен в региональную Красную книгу с категорией 5 – восстанавливающийся вид [14]. Встречается в Восточной Европе, в том числе на Украине и в Казахстане. В регионе произрастает на северной границе ареала. Включен в Красную книгу РФ (категория 3в) [15]. Находится под охраной в Республике Татарстан (категория 3) [16], Оренбургской (категория 1) [17], Саратовской (категория 3) [18] и Ульяновской (категория 2) областях [19]. Включен в первое издание Красной книги Самарской области (категория 5/Г – условно редкий вид со стабильной численностью) [20].

Ксерофит. Гелиофит. Кальцефил. Произрастает *H. grandiflorum* в каменистых степях, по кустарниковым опушкам на склонах известняковой, меловой, доломитовой, мергелистой литологии. Как правило, приурочен к выходам пород верхнепермской системы. По данным автора, популяции в большинстве случаев зрелые нормальные полночленные с одновершинным спектром с максимумом на зрелых генеративных особях (43 %) [8, 10–13]. На территории Самарской и сопредельных областей зарегистрированы неустойчивые (95 %) и перспективные (5 %) популяции *H. grandiflorum*.

Для вида свойственны относительно узкий диапазон эколого-фитоценотических условий произрастания, большей частью пациентный тип жизненной стратегии. В числе лимитирующих развитие популяций экологических факторов следует назвать положение их на границе ареала, неконтролируемый выпас скота на участках, чрезмерную рекреацию территорий и степные пожары (естественного происхождения и палы) в фитоценозах с участием копеечника, карьерные разработки известняковых и меловых склонов, возникновение стихийных свалок бытового и строительного мусора, прокладку грунтовых дорог и строительство различных объектов в пунктах произрастания модельного вида.

Цель данного исследования – изучение современного состояния ценогенетических популяций редкого в бассейне Средней Волги копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall.).

В задачи работы входило определение онтогенетического состава природных популяций, выявление базового онтогенетического спектра и основных демографических характеристик популяций, выявление типа исследованных ценопопуляций (ЦП) модельного вида с использованием критерия возрастности-эффективности («дельта-омега»).

Материалы и методы исследования. Нами изучена структура более 1000 природных ЦП *H. grandiflorum* в период 2000–2018 гг. Территория исследований охватывает бассейн Средней Волги в правобережье Самарской и Ульяновской областей (включая Самарскую Луку) и в левобережье Самарской, Оренбургской, Ульяновской областей (бассейны рек Самара, Сок, Урал).

В ходе работ применяли традиционные популяционно-онтогенетические методы [1–8]. Для изучения демографической структуры и плотности ЦП в каждой из них на трансекте закладывали 10–100 пробных площадок размером 1 м². Порядок заложения (линейный или шахматный) зависел от площади конкретной популяции. В случае малочисленности популяций учет особей производили в реальном контуре фитоценоза. Определяли основные популяционные характеристики, такие как общая плотность особей и онтогенетический состав.

При определении возрастной структуры ЦП, согласно стандартным критериям [1–5, 21, 22], учитывали следующие возрастные (онтогенетические) состояния: проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые генеративные (*g*₁), средневозрастные генеративные (*g*₂), старые генеративные (*g*₃), субсенильные (*ss*), сенильные (*s*).

Для характеристики онтогенетической структуры ЦП применяли общепринятые демографические показатели: индекс восстановления (рассчитывается как соотношение подростка и генеративной фракции), индекс замещения (соотношение подростка и суммы генеративных и постгенеративных фракций), индекс старения (соотношение постгенеративной и взрослой части особей в ЦП). Оценка популяций проведена по критерию «дельта-омега» [23].

Для оценки фитоценогенетической приуроченности ЦП выполняли геоботаническое описание сообщества на площадках 25–100 м² ленточной или квадратной формы с использованием традиционных геоботанических методов [24].

Результаты и их обсуждение. Оценка состояния популяций растений и определение динамических тенденций возможны с использованием предварительного описания стадий большого жизненного цикла модельных видов. Первый этап нашего исследования заключался в выявлении состояний онтогенеза копеечника крупноцветкового. В большом жизненном цикле вида в условиях Средней Волги отмечено 10 онтогенетических состояний (семена, проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное; молодое, зрелое и старое генеративные; субсенильное и сенильное). Продолжительность полного онтогенеза определялась как сумма длительности всех состояний, пройденных особями. Для *H. grandiflorum* она составляет 10–38, а возможно, и более лет.

Выделены основные пути онтогенеза видов – нормальный, ускоренный и замедленный, отмечены перерывы в развитии особей, их омоложение и проявление квазисенильности. Большинство особей *H. grandiflorum* развиваются в нормальном и ускоренном темпе. Течение онтогенеза замедляется при большой плотности растений. Установлено, что вторичный покой не наступает на ранних стадиях развития, а возможен только после достижения особями виргинильного состояния. Переход имматурных растений сразу в зрелые генеративные, минуя виргинильное состояние, не наблюдался. Субсенильные особи никогда не «омолаживаются» до молодой и зрелой онтогенетических стадий, а лишь способны на короткое время переходить в зрелое генеративное или в подобное виргинильному состояние.

Основным показателем для определения современного состояния популяций и их локусов является онтогенетическая структура. В качестве примера приведем данные по онтогенетическому составу некоторых ЦП *H. grandiflorum* на Чубовской Красной горке (входит в состав памятника природы регионального значения «Чубовская степь» на территории Кинельского района Самарской области) (табл. 1).

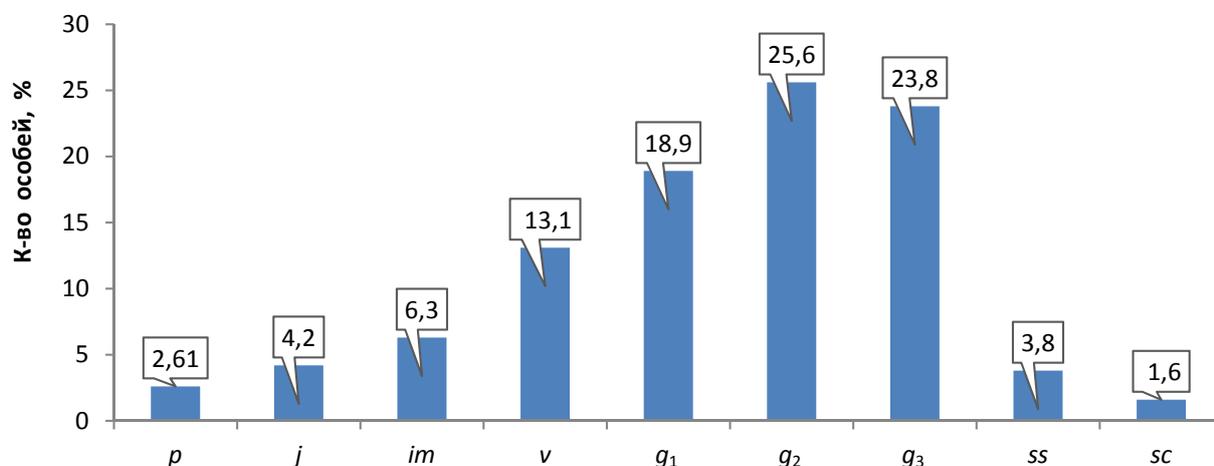
Таблица 1. Онтогенетическая структура ценопопуляций *H. grandiflorum*

Table 1. Ontogenetic structure of cenopopulations of *H. grandiflorum*

| Характеристика сообщества | Онтогенетическая группа особей ценопопуляций, % | | | | | | | | |
|--|---|----------|-----------|----------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------|----------|
| | <i>p</i> | <i>j</i> | <i>im</i> | <i>v</i> | <i>g</i> ₁ | <i>g</i> ₂ | <i>g</i> ₃ | <i>ss</i> | <i>s</i> |
| Петрофитная степь, верхняя часть ЮЗ склона, 5–7°, ковылково-копеечниковое сообщ., ОПП – 25–27 % | 7,8 | 6,4 | 5,7 | 10,2 | 16,8 | 17,9 | 25,3 | 2,4 | 7,5 |
| | 3,3 | 12,6 | 13,8 | 10,4 | 11,3 | 20,7 | 21,4 | 3,7 | 2,8 |
| | 6,0 | 6,7 | 3,6 | 12,5 | 28,6 | 28,2 | 7,1 | 5,1 | 2,2 |
| | 10,3 | 8,8 | 3,4 | 14,8 | 17,9 | 23,8 | 17 | 2,3 | 1,7 |
| Петрофитная степь, верхняя часть Ю склона, 8–9°, ковылково-солонечниковое сообщ., ОПП – 20–22 % | 4,2 | 5,3 | 8,6 | 3,3 | 26,4 | 30,7 | 17,4 | 2,2 | 1,9 |
| | 2,5 | 2,5 | 2,8 | 18,5 | 20,2 | 22,9 | 28,3 | 1,8 | 0,5 |
| | 6,2 | 6,1 | 8,0 | 6,8 | 12,5 | 26,5 | 33,9 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 9,6 | 26,6 | 10,2 | 30,6 | 16,4 | 6,6 | 0 |
| Петрофитная степь, бровка Ю склона, 2°, ковылково-пыльчковое сообщ., ОПП – 20–22 % | 0 | 0 | 5,9 | 12,6 | 24,3 | 25 | 26,7 | 1,4 | 4,1 |
| | 0 | 0 | 0 | 10,1 | 16,4 | 32,8 | 31,6 | 5,6 | 3,5 |
| | 0 | 9,8 | 4,4 | 10,6 | 15,9 | 22,8 | 30,7 | 5,8 | 0 |
| | 5 | 6,4 | 2,9 | 10,8 | 36,8 | 16,9 | 19,4 | 1,8 | 0 |
| Петрофитная степь, бровка В склона, 2–4°, ковылково-разнотравное сообщ., ОПП – 30 % | 2,9 | 6,8 | 13,5 | 11,1 | 8,9 | 22,7 | 28,9 | 3,4 | 1,8 |
| | 0 | 0 | 5,3 | 14,7 | 20,7 | 22,6 | 32,7 | 4 | 0 |
| | 0 | 0,2 | 10,4 | 12,2 | 15,1 | 29,8 | 26,1 | 6,2 | 0 |
| | 0 | 0 | 4,8 | 7,4 | 15,7 | 33,7 | 33,5 | 4,9 | 0 |
| Петрофитная степь, верхняя часть В склона, 10–12°, ковылково-копеечниковое сообщ., ОПП – 10–12 % | 0 | 0 | 6,4 | 15,3 | 22,7 | 33,1 | 15,6 | 6,9 | 0 |
| | 0 | 5,9 | 4,6 | 28,4 | 13,2 | 18,9 | 20,6 | 8,4 | 0 |
| | 0 | 0,9 | 6,9 | 13,3 | 24,5 | 14,8 | 39,6 | 0 | 0 |
| | 2,7 | 5,2 | 7,4 | 22,1 | 30,5 | 20,6 | 10,7 | 0,8 | 0 |
| Среднее значение | 0 | 0 | 3,9 | 12,8 | 24,6 | 29,9 | 26,6 | 2,2 | 0 |
| | 2,6 | 4,2 | 6,3 | 13,1 | 18,9 | 25,6 | 23,8 | 3,8 | 1,6 |

Примечание. ОПП – общее проективное покрытие почвы травостоем.

Базовым для изученного вида является онтогенетический спектр ЦП с максимумом на зрелом генеративном состоянии (в Чубовской степи – 25,6 %) (см. табл. 1, рисунок). Это определяется длительностью состояния и накоплением генеративных особей в сообществах, обычно составляющих «ядро» популяции. Вторую позицию в ЦП занимают старые генеративные растения – 23,8 %, на третьем месте обычно находятся молодые генеративные особи – 18,9 %.



Базовый онтогенетический спектр *H. grandiflorum*

The basal ontogenetic spectrum of *H. grandiflorum*

Таблица 2. Основные демографические показатели и тип ценопопуляций *H. grandiflorum*Table 2. Main demographic indicators and type of cenopopulations of *H. grandiflorum*

| № ЦП | Демографический показатель | | | | | | | | Тип ЦП |
|------------------|----------------------------|---------------|------------|-------|-------|----------|----------|----------|------------|
| | $p-v$, % | g_1-g_3 , % | $ss-s$, % | I_3 | I_b | $I_{ст}$ | Δ | ω | |
| 1 | 30,1 | 60 | 9,9 | 0,43 | 0,50 | 0,11 | 0,43 | 0,59 | Переходная |
| 2 | 40,1 | 53,4 | 6,5 | 0,67 | 0,75 | 0,07 | 0,37 | 0,56 | Переходная |
| 3 | 28,8 | 63,9 | 7,3 | 0,40 | 0,45 | 0,08 | 0,35 | 0,65 | Переходная |
| 4 | 37,3 | 58,7 | 4 | 0,59 | 0,64 | 0,04 | 0,35 | 0,60 | Зреющая |
| 5 | 42 | 52,5 | 5,5 | 0,72 | 0,80 | 0,06 | 0,32 | 0,57 | Молодая |
| 6 | 21,4 | 74,5 | 4,1 | 0,27 | 0,29 | 0,04 | 0,40 | 0,70 | Зрелая |
| 7 | 26,3 | 71,4 | 2,3 | 0,36 | 0,37 | 0,02 | 0,42 | 0,70 | Зрелая |
| 8 | 27,1 | 72,9 | 0 | 0,37 | 0,37 | 0 | 0,43 | 0,68 | Переходная |
| 9 | 36,2 | 57,2 | 6,6 | 0,57 | 0,63 | 0,07 | 0,39 | 0,67 | Переходная |
| 10 | 12,7 | 76,9 | 10,4 | 0,15 | 0,17 | 0,12 | 0,49 | 0,76 | Зрелая |
| 11 | 18,5 | 76 | 5,5 | 0,23 | 0,24 | 0,06 | 0,46 | 0,73 | Зрелая |
| 12 | 10,1 | 80,8 | 9,1 | 0,11 | 0,13 | 0,10 | 0,54 | 0,78 | Зрелая |
| 13 | 24,8 | 69,4 | 5,8 | 0,33 | 0,36 | 0,06 | 0,45 | 0,68 | Переходная |
| 14 | 25,1 | 73,1 | 1,8 | 0,34 | 0,34 | 0,02 | 0,36 | 0,67 | Переходная |
| 15 | 34,3 | 60,5 | 5,2 | 0,52 | 0,57 | 0,05 | 0,42 | 0,62 | Переходная |
| 16 | 20 | 76 | 4 | 0,25 | 0,26 | 0,04 | 0,46 | 0,73 | Зрелая |
| 17 | 22,8 | 71 | 6,2 | 0,30 | 0,32 | 0,07 | 0,45 | 0,72 | Зрелая |
| 18 | 12,2 | 82,9 | 4,9 | 0,14 | 0,15 | 0,05 | 0,51 | 0,78 | Зрелая |
| 19 | 21,7 | 71,4 | 6,9 | 0,28 | 0,30 | 0,07 | 0,42 | 0,74 | Зрелая |
| 20 | 38,9 | 52,7 | 8,4 | 0,64 | 0,74 | 0,09 | 0,39 | 0,62 | Переходная |
| 21 | 21,1 | 78,9 | 0 | 0,27 | 0,27 | 0 | 0,45 | 0,72 | Зрелая |
| 22 | 37,4 | 61,8 | 0,8 | 0,60 | 0,61 | 0,01 | 0,30 | 0,64 | Зреющая |
| 23 | 71,2 | 81,1 | 2,2 | 0,20 | 0,21 | 0,01 | 0,45 | 0,77 | Зрелая |
| Среднее значение | 28,70 | 68,57 | 5,10 | 0,36 | 0,38 | 0,05 | 0,42 | 0,68 | |

Возобновление природных популяций *H. grandiflorum* осуществляется в большей степени за счет семян в возрасте до 1–2 лет. Несмотря на невысокие показатели реальной семенной продуктивности и средние показатели индексов восстановления ($I_b = 0,38$), замещения особей ($I_3 = 0,36$) и индекса старения популяций ($I_{ст} = 0,05$), часто копечник крупноцветковых занимает субдоминирующее или даже доминирующее положение в фитоценозах (ЦП № 1–5: петрофитная степь, верхняя часть ЮЗ склона, 5–7°, ковылково-копеечниковое сообщество, общее проективное покрытие почвы травостоем – 25–27 %; ЦП № 16–20: петрофитная степь, бровка В склона, 2–4°, ковылково-разнотравное сообщество, ОПП – 30 %; ЦП № 21–23: петрофитная степь, верхняя часть В склона, 10–12°, ковылково-копеечниковое сообщество, ОПП – 10–12 %).

С помощью критерия «дельта-омега» [23] выявлено, что на Чубовской Красной горке 11 зарегистрированных ЦП характеризуется как зрелые, 9 – переходные, 2 – зреющие, 1 – молодая. В целом эти данные согласуются с полученными в Волго-Уральском регионе [13, 25–29].

Определение виталитетного состояния особей проводили на основе анализа высоты экземпляров, количества побегов, числа цветоносов, диаметра каудекса, длины листьев, размеров листочков, количества цветков в соцветии и некоторых других признаков. После проведения статистической обработки полученных данных выделено три класса виталитета. Установлено, что в ЦП *H. grandiflorum* преобладают особи второго (среднего) уровня жизненности.

Пространственная структура ЦП характеризуется агрегированным типом размещения особей, со скоплениями виргинильных растений вокруг генеративных. Выделено три уровня агрегированности; мелкие агрегации входят в состав более крупных, образуя центры скопления. Удалось выявить «всплески» и «провалы» числа особей в популяциях на единицу площади. Благоприятным следует считать нахождение на 1 м² 6–7 взрослых особей *H. grandiflorum*. В малочисленных популяциях размеры скоплений невелики по сравнению с расстоянием между этими

скоплениями. В промежутках между агрегациями зафиксированы единичные особи, в других случаях скопления расположены дискретно и отдельных особей между ними нет.

Оптимальные местообитания копеечника характеризуются разреженным травостоем с активным покрытием почвы не более 10–35 %. В этом случае виды могут стабильно удерживать территорию, проявляя высокую конкурентную способность и виолентные черты. В угнетенных ЦП *H. grandiflorum* отмечен пациентный тип жизненной стратегии.

H. grandiflorum обладает вторичным типом жизненной стратегии, является конкурентоспособным стресс-толерантом по системе эколого-ценотических стратегий Д. Грайма [30].

На стационарных площадках средняя плотность особей в расчете на 1 м² составляет 3,55 экземпляра различного возраста. По онтогенетическим фракциям наблюдается следующее распределение: с достаточно высокой плотностью располагаются виргинильные и зрелые генеративные растения, со средней произрастают имматурные, молодые и старые генеративные экземпляры, низкая плотность характерна при размещении субсенильных особей и проростков (по данным на конец июля). В начале сезона при массовом появлении проростков плотность последних может достигать 20–40 особей на 1 м², однако в дальнейшем наблюдается их элиминация.

Для пространственной структуры особей копеечника крупноцветкового свойственна агрегированность. В среднем в скопления входит около 60–70 % особей от общей численности в популяции. Средняя величина скоплений экземпляров составляет 30–60 см в диаметре, хотя наиболее крупные агрегации достигают 2 м в длину и 1,5 м в ширину (иногда и более, вплоть до почти равномерного размещения).

Что касается распределения по фракциям внутри скоплений, то в них преобладают растения в зрелом генеративном состоянии, остальные фракции хоть и уступают, но незначительно. Таким образом, основные онтогенетические группы представлены равномерно. Это свидетельствует о стабильности популяций в регионе в ряде пунктов. Однако для этих популяций свойственны и некоторые различия в структуре, что говорит также о лабильности онтогенетических спектров и пространственной организации.

Около 30–40 % особей не входят в состав скоплений, но играют значимую роль в сложении популяции и фитоценоза в целом. Чаще всего вне скоплений произрастают виргинильные и зрелые генеративные растения. Оценивая промежутки между скоплениями, следует отметить, что более или менее равномерно в популяциях размещаются зрелые генеративные и виргинильные особи.

По мере роста и взросления особей в ЦП обычно их число изреживается. Так, вокруг зрелых генеративных растений (с учетом фитогенных полей) в среднем произрастает 1,5–2 особи любого возраста, в некоторых популяциях – до 6.

Заключение. Выделены основные пути онтогенеза видов – нормальный, ускоренный и замедленный, отмечены перерывы в развитии особей, их омоложение и проявление квазисенильности. Большинство особей *H. grandiflorum* развиваются в нормальном и ускоренном темпе.

Изученные в условиях Высокого Самарского Заволжья (на отрогах Бугульмино-Белебеевской возвышенности) ценотические популяции *H. grandiflorum* в основном характеризуются как зрелые (48 %) и переходные к зрелому типу (39 %). Они отмечены в составе сообществ петрофитных степей (верхняя часть ЮЗ склона, 5–7°, ковылково-копеечниковое сообщество, ОПП – 25–27 %; верхняя часть Ю склона, 8–9°, ковылково-солонечниковое сообщество, ОПП – 20–22 %; бровка Ю склона, 2°, ковылково-полынковое сообщество, ОПП – 20–22 %; бровка В склона, 2–4°, ковылково-разнотравное сообщество, ОПП – 30 %; верхняя часть В склона, 10–12°, ковылково-копеечниковое сообщество, ОПП – 10–12 %) и испытывают антропогенную нагрузку при рекреации, выпасе крупного рогатого скота, степных палаш. Пространственная структура ЦП характеризуется агрегированным типом размещения особей.

Для копеечника свойственна стенобионтность относительно эколого-фитоценотических условий произрастания и пациентный тип жизненной стратегии. Лимитируют развитие популяций расположение на границе ареала, неконтролируемый выпас скота, значительная рекреация и степные пожары, карьерные разработки известняка и мела, а также стихийные свалки бытового и строительного мусора, прокладка грунтовых дорог и строительство.

Список использованных источников

1. Работнов, Т. А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа / Т. А. Работнов // Бот. журн. – 1945. – Т. 30, № 4. – С. 167–176.
2. Работнов, Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С. 77–204.
3. Работнов, Т. А. К методике наблюдения над травянистыми растениями на постоянных площадках / Т. А. Работнов // Бот. журн. – 1951. – Т. 36, № 6. – С. 643–646.
4. Ценопопуляции растений : Основные понятия и структура / Л. И. Воронцова [и др.] ; отв. ред. Т. И. Серебрякова. – М. : Наука, 1976. – 216 с.
5. Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения / А. Г. Богданова [и др.] ; отв. ред. Т. И. Серебрякова. – М. : Наука, 1977. – 134 с.
6. Ценопопуляции растений : (Очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова [и др.] ; отв. ред. Т. И. Серебрякова, Т. Г. Соколова. – М. : Наука, 1988. – 181 с.
7. Жукова, Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений / Л. А. Жукова // Экология. – 2001. – № 3. – С. 169–176.
8. Ильина, В. Н. Онтогенетические спектры ценопопуляций некоторых кальцефитов Самарской Луки / В. Н. Ильина // Экологические, морфофизиологические особенности и современные методы исследования живых систем : сб. материалов / Казан. гос. пед. ун-т [и др.]. – Казань, 2003. – С. 17–20.
9. Ильина, В. Н. О роли квазисенильных особей в популяциях кальцефильных видов растений в степях бассейна Средней Волги / В. Н. Ильина // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы III Всерос. науч. конф., 27 янв. – 1 февр. 2008 г., г. Йошкар-Ола / Мар. гос. ун-т ; отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола ; Пушкино, 2008. – С. 335–336.
10. Ильина, В. Н. Структура и динамика популяций некоторых кальцефитов Средней Волги / В. Н. Ильина // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы V Междунар. науч. конф., 9–13 дек. 2013 г., г. Йошкар-Ола : в 2 ч. / Мар. гос. ун-т ; отв. ред. : О. Л. Воскресенская, Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола, 2013. – Ч. 1. – С. 266–268.
11. Ильина, В. Н. Определение природоохранного статуса редких видов растений Красной книги Самарской области (второе издание) на основе особенностей их онтогенеза и популяционной структуры / В. Н. Ильина // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2014. – Т. 8, № 4. – С. 98–113.
12. Ильина, В. Н. Изменения базовых онтогенетических спектров популяций некоторых редких видов растений Самарской области при антропогенной нагрузке на местообитания / В. Н. Ильина // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2015. – Т. 24, № 3. – С. 144–170.
13. Сравнительный анализ структуры популяций *Hedysarum grandiflorum* (Fabaceae) в Самарской области и Республике Башкортостан / Л. М. Абрамова [и др.] // Раст. ресурсы. – 2016. – Т. 52, № 2. – С. 225–239.
14. Ильина, В. Н. Копеечник крупноцветковый (*Hedysarum grandiflorum* Pall) / В. Н. Ильина, С. В. Саксонов, Г. Н. Родионова // Красная книга Самарской области. – Тольятти, 2007. – Т. 1 : Редкие виды растений, лишайников и грибов / под ред. Г. С. Розенберга, С. В. Саксонова. – С. 128.
15. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / редкол. : Ю. П. Трутнев [и др.]. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 855 с.
16. Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы) / гл. ред. А. А. Назиров. – Казань : Изд-во «Идеал-Пресс», 2016. – 760 с.
17. О внесении изменений в постановление Правительства Оренбургской области от 26 января 2012 г., № 67-п : постановление Правительства Оренбургской области, 16 апр. 2014 г., № 229-п [Электронный ресурс] // КОДЕКС. Электронный фонд правовой и нормативно-технической документации. – Режим доступа : <http://docs.cntd.ru/document/460292488>. – Дата доступа : 27.05.2019.
18. Красная книга Саратовской области. Грибы. Лишайники. Растения. Животные / науч. ред. : Г. В. Шляхтин. – Саратов : Изд-во Торг.-промышл. палаты Саратов. обл., 2006. – 526 с.
19. Красная книга Ульяновской области / под науч. ред. Е. А. Артемьевой, А. В. Масленникова, М. В. Корепова. – М. : Изд-во «Буки Веди», 2015. – 549 с.
20. Плаксина, Т. И. Астрагал длинноножковый (*Astragalus macropus* Bunge) / Т. И. Плаксина, Н. С. Ильина, В. Н. Ильина // Красная книга Самарской области. – Тольятти, 2007. – Т. 1 : Редкие виды растений, лишайников и грибов / под ред. Г. С. Розенберга, С. В. Саксонова. – С. 121.
21. Уранов, А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
22. Жукова, Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола ; М. : Гос. ком. Рос. Федерации по высш. образованию, 1995. – 224 с.
23. Животовский, Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
24. Шенников, А. П. Введение в геоботанику / А. П. Шенников. – Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1964. – 447 с.
25. Ильина, В. Н. Эколого-биологические особенности и структура ценопопуляций редких видов рода *Hedysarum* L. в условиях бассейна Средней Волги : автореф. дис. ... канд. биол. наук 03.00.16 / В. Н. Ильина ; Ин-т экологии Волж. бассейна Рос. акад. наук. – Тольятти, 2006. – 19 с.
26. Ильина, В. Н. Онтогенез копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) / В. Н. Ильина // Онтогенетический атлас растений / отв. ред. Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола, 2007. – Т. 5. – С. 126–132.

27. Ильина, В. Н. О биоэкологических особенностях копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall., Fabaceae) в Самарской области / В. Н. Ильина // Самар. науч. вестн. – 2013. – № 4. – С. 78–80.
28. Ильина, В. Н. Структура и состояние популяций средневолжских видов рода *Hedysarum* L. (Fabaceae) / В. Н. Ильина // Самар. науч. вестн. – 2014. – № 2. – С. 37–40.
29. Ильина, В. Н. Характеристика растительных сообществ с участием редких копеечников (*Hedysarum* L., Fabaceae) / В. Н. Ильина, В. И. Матвеев // Изв. Самар. науч. центра Рос. акад. наук. – 2005. – Т. 7, № 1. – С. 199–205.
30. Grime, J. P. Plant strategies and vegetation processes / J. P. Grime. – Chichester : Wiley and Sons, 1979. 222 p.

References

1. Rabotnov T. A. Biological observations in the subalpine meadows of the North Caucasus. *Botanicheskii zhurnal* = *Botanical Journal*, 1945, vol. 30, no. 4, pp. 167–176 (in Russian).
2. Rabotnov T. A. The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Trudy Botanicheskogo instituta Akademii nauk SSSR. Seriya 3. Geobotanika* [Proceedings of the Botanical Institute of the Academy of Sciences of USSR. Series 3. Geobotany], 1950, iss. 6, pp. 77–204 (in Russian).
3. Rabotnov T. A. To the technique of observation of herbaceous plants on permanent sites. *Botanicheskii zhurnal* = *Botanical Journal*, 1951, vol. 36, no. 6, pp. 643–646 (in Russian).
4. Vorontsova L. I., Gattsuk L. E., Egorova V. N., Ermakova I. M., Zhukova L. A., Zaugol'nova L. B. [et al.]. *Cenopopulation of plants: Basic concepts and structure*. Moscow, Nauka Publ., 1976. 216 p. (in Russian).
5. Bogdanova A. G., Grigor'eva N. M., Egorova V. N. [et al.]. *Cenopopulation of plants. Development and relationships*. Moscow, Nauka Publ., 1977. 134 p. (in Russian).
6. Zaugol'nova L. B., Zhukova L. A., Komarov A. S., Smirnova O. V. *Cenopopulation of plants (essays of population biology)*. Moscow, Nauka Publ., 1988. 181 p. (in Russian).
7. Zhukova L. A. The diversity of pathways of ontogenesis in plant populations. *Ekologiya = Ecology*, 2001, no. 3, pp. 169–176 (in Russian).
8. Il'ina V. N. Ontogenetic spectra of cenopopulations of some calcephites of the Samara Luke. *Ekologicheskije, morfofiziologicheskie osobennosti i sovremennye metody issledovaniya zhivykh sistem: sbornik materialov* [Ecological, morphophysiological features and modern methods for the study of living systems: a collection of materials]. Kazan, 2003, pp. 17–20 (in Russian).
9. Il'ina V. N. On the role of quasisenylids in populations of calcephilous plant species in the steppes of the Middle Volga basin. *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya: materialy III Vseros. nauch. konf. (27 yanvarya–1 fevralya 2008 goda, Ioshkar-Ola)* [Principles and methods of biodiversity conservation: materials of III All-Russian scientific conference (January 27–February 1, 2008, Yoshkar-Ola)]. Yoshkar-Ola, Pushchino, 2008, pp. 335–336 (in Russian).
10. Il'ina V. N. Structure and dynamics of populations of some of the Middle Volga calcephites. *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya: materialy V Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii (9–13 dekabrya 2013 goda, Ioshkar-Ola). Chast' I* [Principles and methods of biodiversity conservation: Proceedings of the V International scientific conference (December 9–13, 2013, Yoshkar-Ola). Part I]. Yoshkar-Ola, 2013, pp. 266–268 (in Russian).
11. Il'ina V. N. Determination of the conservation status of rare species of plants in the Red Book of the Samara Region (second edition) on the basis of the features of their ontogeny and population structure. *Fitoraznoobraziye Vostochnoi Evropy = Phytodiversity of Eastern Europe*, 2014, vol. 8, no. 4, pp. 98–113 (in Russian).
12. Il'ina V. N. Changes in the basic ontogenetic spectra of populations of some rare plant species in the Samara region under anthropogenic load on habitats. *Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii* [Samara Luke: problems of regional and global ecology], 2015, vol. 24, no. 3, pp. 144–170 (in Russian).
13. Abramova L. M., Il'ina V. N., Karimova O. A., Mustafina A. N. Comparative analysis of the structure of populations of *Hedysarum grandiflorum* (Fabaceae) in the Samara region and the Republic of Bashkortostan. *Rastitel'nye resursy = Plant resources*, 2016, vol. 52, no. 2, pp. 225–239 (in Russian).
14. Il'ina V. N., Saxonov S. V., Rodionova G. N. *Hedysarum grandiflorum* Pall. *Red Book The Red Book of the Samara Region. Vol. 1. Rare species of plants, lichens and fungi*. Tolyatti, 2007, p. 128 (in Russian).
15. Trutnev Yu. P. (ed.). *The Red Book of the Russian Federation (plants and fungi)*. Moscow, Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2008. 855 p. (in Russian).
16. Nazirov A. A. (ed.). *The Red Book of the Republic of Tatarstan (animals, plants, mushrooms)*. Kazan, Ideal-Press Publ., 2016. 760 p. (in Russian).
17. On Amendments to the Decree of the Government of the Orenburg Region of January 26, 2012 No. 67-p: Decree of the Government of the Orenburg Region, April 16, 2014, No. 229-p. *CODEX. Electronic Fund of legal and regulatory technical documentation*. Available at: <http://docs.cntd.ru/document/460292488> (accessed 05.27.2019) (in Russian).
18. Shlyakhtin G. V. (ed.). *Red Book of the Saratov Region. Mushrooms Lichens. Plants. Animals*. Saratov: Publisher Chamber of Commerce of the Saratov region, 2006. 526 p. (in Russian).
19. Artem'eva E. A., Maslennikov A. V., Korepov M. V. (ed.). *Red Book of the Ulyanovsk Region*. Moscow, Buki Vedi Publ., 2015. 550 p. (in Russian).
20. Plaksina T. I., Il'ina N. S., Il'ina V. N. *Astragalus macropus* Bunge. *Red Book The Red Book of the Samara Region. Vol. 1. Rare species of plants, lichens and fungi*. Tolyatti, 2007, p. 121 (in Russian).
21. Uranov A. A. Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskije nauki = Biological sciences*, 1975, no. 2, pp. 7–34 (in Russian).

22. Zhukova L. A. *Population life of meadow plants*. Yoshkar-Ola, Moscow, Publishing House State Committee of the Russian Federation for Higher Education, 1995. 224 p. (in Russian).
23. Zhivotovskii L. A. Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations. *Ekologiya = Ecology*, 2001, no. 1, pp. 3–7 (in Russian).
24. Shennikov A. P. *Introduction to geobotany*. Leningrad, Publishing House of Leningrad University, 1964. 447 p. (in Russian).
25. Il'ina V. N. *Ecological and biological features and the structure of cenopopulations of rare species of the genus Hedysarum L. in the conditions of the Middle Volga basin*. Abstract. of Ph. D. diss. Tolyatti, 2006. 19 p. (in Russian).
26. Il'ina V. N. Ontogenesis of *Hedysarum grandiflorum* Pall. *Ontogenetic atlas of plants. Vol. 5*. Yoshkar-Ola, 2007, pp. 126–132 (in Russian).
27. Il'ina V. N. On the bioecological features of *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) in the Samara Region. *Samarskii nauchnyi vestnik = Samara journal of science*, 2013, no. 4, pp. 78–80 (in Russian).
28. Il'ina V. N. The structure and status of populations of Middle Volga species of the genus *Hedysarum* L. (Fabaceae). *Samarskii nauchnyi vestnik = Samara journal of science*, 2014, no. 2, pp. 37–40 (in Russian).
29. Il'ina V. N., Matveev V. I. The characteristics of plant communities with the participation of rare pennies (*Hedysarum* L., Fabaceae). *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk = Proceedings of the Samara scientific center of the Russian Academy of Sciences*, 2005, vol. 7, no. 1, p. 199–205 (in Russian).
30. Grime J. P. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester, Wiley and Sons, 1979. 222 p.

Информация об авторе

Ильина Валентина Николаевна – канд. биол. наук, доцент. Самарский государственный социально-педагогический университет (ул. Максима Горького, 65/67, 443099, г. Самара, Российская Федерация). E-mail: Siva@mail.ru

Information about the author

Valentina N. Ilina – Ph. D. (Biol.), Assistant Professor. Samara State University of Social Sciences and Education (65/67, Maxim Gorky Str., 443099, Samara, Russian Federation). E-mail: Siva@mail.ru