

ЭНДЕМИЧНЫЙ КАЛЬЦЕФИТ *PIMPINELLA TRAGIUM* VILL.
(*APIACEAE*) НА МЕЛАХ СРЕДНЕГО ДОНА¹

Е. М. Олейникова

Воронежский государственный аграрный университет, Россия

Поступила в редакцию 26 октября 2010 г.

Аннотация: Впервые для Центральной России изучен онтогенез эндемичного вида *Pimpinella tragiум* в природных местообитаниях Воронежской области. Приведено морфологическое описание 4 периодов и 9 онтогенетических состояний. Изучена онтогенетическая структура ценопопуляций *Pimpinella tragiум*, выявлен тип базового спектра.

Ключевые слова: *Pimpinella tragiум*, онтогенез, ценопопуляции, меловые обнажения, эндемичный вид, онтогенетическая структура, Воронежская область.

Abstract: For the first time in Central Russia the ontogenesis of endemic species *Pimpinella tragiум* in natural habitats of the Voronezh region is studied. Morphological description of four ontogenesis periods and nine ontogenetic states is presented. The ontogenetic structure of coenopopulations *Pimpinella tragiум* is studied and the type of the base spectrum is revealed.

Key words: *Pimpinella tragiум*, ontogenesis, coenopopulations, chalk layers, endemic species, ontogenetic structure, Voronezh region.

Проблема изучения и эффективного сохранения биоразнообразия растительного покрова является одной из самых актуальных проблем современности. В связи с этим несомненный интерес вызывает исследование уникального растительного мира меловых обнажений, в составе которого присутствует целый ряд эндемичных, редких и исчезающих видов [10, 11, 14].

Растительный покров меловых обнажений Воронежской области представляет особый интерес для исследователей уже почти три сотни лет [6, 7, 8, 14]. В течение длительного времени в процессе его познания предпочтение отдавалось дискуссионному вопросу происхождения и возраста меловой флоры, тогда как сама флора и особенно растительность долгое время были изучены недостаточно. Лишь начиная со второй половины XX в. появились работы, благодаря которым растительный покров меловых обнажений нашей области можно считать изученным достаточно хорошо [1, 2, 10, 14].

© Олейникова Е. М., 2011

¹ Доклад представлен на Международную конференцию «Интродукция и экология растений, проблемы сохранения биоразнообразия» проходившую 15-20 сентября 2010 г. в Воронежском госуниверситете.

Целью настоящей работы явилось изучение онтогенеза и структуры популяций эндемика меловых и известняковых склонов *Pimpinella tragiум* Vill. (бедренца скального). В Европейской части России вид приурочен к долинам Волги и Дона, черноморскому побережью Кавказа. Для Воронежской области отмечен на северной границе ареала [1]. Облигатный кальцефит, на меловых обнажениях юга, запада и северо-запада области встречается повсеместно: на подвижных осыпях, коренных обнажениях плотного мела, шлейфах и конусах выноса, а так же на обнажениях с примесью гумуса и мелкозема. К. Ф. Хмелев и Т. И. Кунаева в своей работе [14] выделяют особый тип открытых группировок растительности – известколюбиво-бедренничники (по используемому ранее видовому названию), в которых *P. tragiум* может выступать доминантом. Сбор материала для исследований проводился в 2004-2009 гг. в Лискинском, Каменском, Острогжском, Подгоренском, Верхнемамонском и Кантемировском районах Воронежской области, территория которой составляет почти 90% бассейна Среднего Дона [1].

Для выделения онтогенетических состояний бедренца были использованы общепринятые ме-



Рис. 1. Возрастные состояния *Pimpinella tragium*

тодики [9, 12, 15]. Онтогенетическую структуру и численность анализировали на учетных площадках в 1 м², заложенных систематическим способом [5]. В качестве счетной единицы выступала особь семенного происхождения. Построение онтогенетических спектров ценопопуляций (ЦП) и определение типов ЦП проведено по методикам А.А. Уранова [12], его учеников и последователей [5, 13, 15, 16]. При анализе структуры ЦП вычисляли индекс восстановления I_g [4] и индекс старения I_c [3], служащие важными популяционными параметрами. I_g отражает долю участия подростка в ЦП (или сколько потомков в данный момент времени приходится на одну генеративную особь), а I_c – долю участия состарившейся фракции в общей выборке.

Онтогенез вида для Центральной России был описан нами впервые.

В результате исследований в онтогенетическом развитии *Pimpinella tragium* нами выделено 4 периода и 9 возрастных состояний (рис. 1).

Эмбриональный период. Семянки (se) темно-коричневые, грушевидные, с широким основанием и суженной вершиной, на которой формируется надпестичный диск в виде утолщенной головки. Поверхность покрыта тонкими нитевидными ребрышками. Длина и ширина – 1,5-2,5 см.

Прегенеративный период. Проростки (p). Прорастание надземное. Гипокотиль короткий. Семядоли овально-продолговатые, 10-15 мм длиной, 3-5 мм толщиной, на сросшихся основа-

ниями черешках. Первые листья очередные, округлые, в очертании трех-пятиугольные, с острыми зубцами. Черешки до 35-40 мм длиной, при основании розово-фиолетовые. Третий лист слабо трехраздельный, с широкими зубчатыми долями. Длина корня до 30-50 мм, боковые корни отсутствуют.

Ювенильные (j) растения имеют розеточный побег с 3-5, редко 7 листьями на черешках до 4-6 мм длиной. Листовая пластинка пальчато-рассеченная, дольки треугольные. Длина корня до 15-20 см, он слабо сбежист, боковые корни первого порядка образуются в нижней трети.

Благодаря контрактильной деятельности корня каудекс появляется и ветвится очень рано и уже у иматурных (im) особей возможно образование 2-3 розеточных побегов с 5-7 листьями и черешками от ранее отмерших. Диаметр каудекса 3-4 мм, на нем хорошо заметны поперечные складки. Длина черешков до 20 мм. Главный корень проникает до 20-25 см, на глубине 2-5 см образуются боковые скелетные корни до 2 мм толщиной.

Виргинильные (v) растения имеют от 2 до нескольких розеточных побегов с многочисленными листьями, листовые пластины без опушения, в очертании продолговатые или яйцевидные, вместе с черешком 3-8 см длиной и 1-2,5 см шириной, дважды перисто-рассеченные, первичные доли в очертании яйцевидные, 3-8 мм длиной и 1-4 мм шириной. Каудекс ветвистый, диаметром до 20 мм, высота отдельных глав 10-15 мм, они густо покры-

ты черешками отмерших листьев. По мере развития виргинильных особей корень постепенно углубляется до 70 см – 1 м, на всем протяжении от него отходят немногочисленные тонкие боковые корни 1-3 порядка.

Генеративный период. Молодые генеративные (g_1) растения очень сильно варьируют по мощности, поэтому могут иметь от 2-3 до 5 и более полурозеточных ортотропных побегов высотой 15-40 см. Прикорневые листья черешковые, полностью совпадают по морфологии с листьями виргинильного типа. Стеблевые листья немногочисленные, более мелкие. Зонтики диаметром 2-4 см, с 10-15 голыми, почти одинаковыми по длине лучами, зонтики в поперечнике 5-8 мм. Лепестки белые, около 1 мм длиной, снаружи коротко опушенные. На одном побеге 1-3 зонтика. Главы каудекса до 25 мм высотой, главный корень длиной 1 м и более, в базальной части он густо испещрен поперечными складками. Окраска корня очень светлая, серовато-белая. В g_1 -состоянии особи обычно пребывают 3-4 года.

Средневозрастные генеративные (g_2) растения при оптимальных условиях развития достигают максимальной мощности и могут содержать до 15-20 полурозеточных ортотропных генеративных побегов, отдельные побеги только розеточные. Число зонтиков на одном побеге увеличивается в среднем до 5-7, возрастает число лучей в каждом, что существенно повышает семенную продуктивность особи. Каудекс диаметром до 20 см, высота глав достигает 6 см и более. Одновременно с переходом особей в g_2 -состояние начинается постепенное частичное разрушение каудекса, связанное с переходом отдельных глав ко вторичной вегетации, а затем и отмиранию. Однако в целом у средневозрастных растений процессы новообразования существенно превышают отмирание. Длится это состояние 5-8 и более лет. Напротив, у старых генеративных (g_3) растений процессы отмирания приобретают все большее значение. Ткани отмирают не только в каудексе, но и глубже, в главном корне, в образовавшиеся полости набивается меловой субстрат, смешанный, в зависимости от типа, с частицами почвы, мелким щебнем и т.п. Приуроченность бедренца скального к склонам с крутизной 10-50° и подвижность верхнего слоя мелового субстрата способствуют механическому отрыву слабо закрепленных ветвей каудекса, его диаметр уменьшается до 10-15 см. Все большее число побегов уже не способно образовывать цветоносные стебли, число полноценно вызревающих

плодов сокращается. Кора корня в отдельных участках отмирает и постепенно слущивается.

Постгенеративный период. Сенильные (s) особи способны только к постгенеративной вегетации. Побегов не более 5, каждая розетка состоит из 3-7 черешковых листьев, которые по морфологии сходны с листьями имутурных особей. Разрушение каудекса, равно как и отмирание главного корня, ускоряется. Диаметр каудекса не превышает 5-8 см. Общая продолжительность жизни сенильных особей длится не более 3 лет.

Одновременно с онтогенезом была изучена онтогенетическая структура ЦП *Pimpinella tragioides*. Для наблюдений выбраны 5 сообществ с участием бедренца: ЦП 1 и 3 были расположены на склонах южной и юго-западной экспозиций, с обширными участками твердого мела, тогда как ЦП 2, 4 и 5 входили в состав фитоценозов естественного лугового травостоя на меловом щебне с примесью мелкозема, черноземно-карбонатной почве или рыхлых обнажениях мела.

В ЦП 2, 4 и 5 отмечены левосторонние онтогенетические спектры (рис. 2) с максимумами на имутурных или ювенильных особях, локальный максимум на g_1 (ЦП 5) – или (ЦП 2, 4) g_2 – особях. Эти ЦП бедренца входят в состав задернованных меловых сообществ с относительно высоким проективным покрытием (65-75%) и небольшой крутизной рельефа (5-15°). Многолетние наблюдения позволяют говорить об оптимальных для вида сроках прохождения каждого периода онтогенеза. Средняя плотность составляет 45,8 особей на 1 м², I_6 колеблется в пределах 1,17-1,58, I_c – 8,11-9,65. Левосторонний характер спектров обусловлен прежде всего семенным типом самоподдержания вида, при этом динамичность прегенеративной фракции объясняется как непродолжительным развитием особей отдельных возрастных групп, так и неравномерностью инспермации и приживаемости всходов. Колебания численности возрастных групп генеративной фракции зависят от продолжительности молодого, средневозрастного или старого генеративного состояния в онтогенезе. Одновременно на наличие и продолжительность развития особей всех возрастных групп оказывают существенное влияние приживаемость проростков в годы исследований, метеорологические условия конкретных лет, соответствие экологических требований условиям экотопа, антропогенные факторы и т.п.

В ЦП 1 и 3 центрированные возрастные спектры (рис. 2) с максимумом на g_2 – особях. Полага-

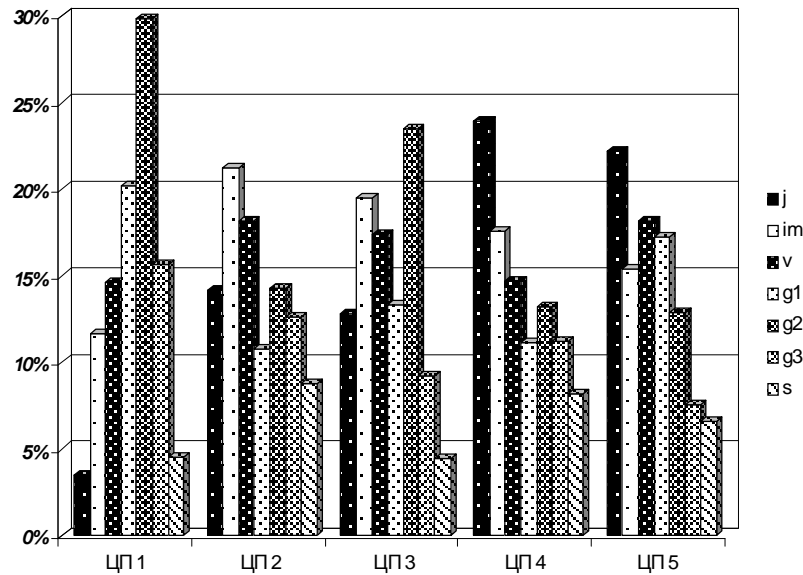


Рис. 2. Онтогенетическая структура ЦП *Pimpinella tragioides*

ем, что данный тип структуры формируется прежде всего в связи с физическими свойствами меловых обнажений, на которых произрастает бедренец. Это твердый меловой субстрат, поэтому закрепиться и прорасти семени очень непросто. Кроме того, верхний слой мела из-за сезонных смен температуры и влажности постепенно разрыхляется и вымывается при таянии снега и осадках.

Крутизна склонов на отдельных участках составляет 45-500 градусов. Проективное покрытие обнажений не превышает 55%, а в отдельных локусах – 5-20%. Постепенное смещение верхнего слоя мелового субстрата приводит к постоянной гибели особей всех возрастных групп. Небольшие по размерам особи прегенеративной фракции либо вымываются, либо меловая жижа завивает точки роста прикорневой розетки; у особей генеративной фракции наблюдается как блокирование точек роста побега меловой жижей, так и достаточно сильное – до 10 см – оголение каудекса и корня, что существенно снижает срок жизни растения. Постгенеративные особи ($I_c - 4,63-4,76$) гибнут не только вследствие снижения жизнеспособности организма, но и потому, что некротические процессы в каудексе позволяют при любом механическом воздействии (талые воды, осадки, ветер и т.п.) отрываться как отдельным розеточным побегам, так и главам каудекса. Среди выбранных ЦП бедренца наиболее ярко подобные процессы проявились в ЦП 1 (плотность – 9, 92 шт./на 1 м², $I_g - 0,45$).

Таким образом, на формирование онтогенетической структуры ценопопуляций *Pimpinella*

tragioides, наряду с особенностями онтогенеза, накладывают существенный отпечаток физические свойства субстрата, а значит, физиологические особенности данного вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агафонов В. А. Степные, кальцефильные, псаммофильные и галофильные эколого-флористические комплексы Бассейна Среднего Дона: их происхождение и охрана / В. А. Агафонов. – Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 2006. – 250 с.
2. Виноградов Н. П. Донское Белогорье – новый район снежных альп Среднерусской возвышенности / Н. П. Виноградов, С. В. Голицын, Ю. А. Доронин // Ботан. журн. – 1960. – Т. 45, №4. – С. 524-532.
3. Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений / Н. В. Глотов // Жизнь популяций в гетерогенной среде. – Йошкар-Ола: МарГу, 1998. – С. 146-149.
4. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола: РИИК Ланар, 1995. – 223 с.
5. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. – М.: Моск. гос. пед. ин-т, 1986. – 74 с.
6. Козо-Полянский Б. М. В стране живых ископаемых: Очерк из истории горных боров на степной равнине ЦЧО / Б. М. Козо-Полянский. – М.: Учпедгиз, 1931. – 184 с.
7. Липшиц С. Ю. Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь / С. Ю. Липшиц. – М.: Изд-во МОИП, 1940. – Т. 1. – 335 с.
8. Липшиц С. Ю. Русские ботаники. Биографо-библиографический словарь / С. Ю. Липшиц. – М.: Изд-во МОИП, 1947. – Т. 2 – 336 с.
9. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов

// Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С. 7-204.

10. Радыгина В.И. Кальцефильная флора Среднерусской и Приволжской возвышенностей и некоторые вопросы ее истории: дис ... д-ра. биол. наук. / В.И. Радыгина. – М., 2002. – 690 с.

11. Слугинова И.С. Эколого-биологический анализ флоры меловых обнажений бассейна р. Полной (Ростовская область) и вопросы ее охраны: автореф. дис ... канд. биол. наук / И.С. Слугинова. – Ростов-н/Д, 2009. – 22 с.

12. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических вол-

новых процессов / А.А. Уранов // Биол. науки. – 1975. – №2. – С. 7-34.

13. Уранов А.А. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений / А.А. Уранов, О.В. Смирнова // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74, вып. 1. – С. 119-134.

14. Хмелев К.Ф. Растительный покров меловых обнажений бассейна Среднего Дона / К.Ф. Хмелев, Т.И. Кунаева. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. аграрн. ун-та, 1999. – 214 с.

15. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.

16. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). – М.: Наука, 1988. – 236 с.

Олейникова Елена Михайловна

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений Воронежского государственного университета им. К.Д. Глинки, г. Воронеж, т. (473)253-77-88, E-mail: cichor@agronomy.vsau.ru

Oleynikova Yelena Mikhailovna

Candidate of Biology, Associate Professor of Botany and Plant Physiology Chair, Voronezh State Agricultural University named after K.D. Glinka, Voronezh, tel. (473)253-77-88, E-mail: cichor@agronomy.vsau.ru