

На правах рукописи



Брынза Екатерина Андреевна

**СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ РОДА *ONOBRYCHIS* MILL.
В КРЫМУ**

03.02.01 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Ялта - 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад - Национальный научный центр РАН»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор,
Корженевский Владислав Вячеславович

Официальные оппоненты: **Абрамова Лариса Михайловна**
доктор биологических наук, профессор,
заслуженный деятель науки Республики
Башкортостан, заведующий лабораторией
дикорастущей флоры и интродукции
травянистых растений ФГБУН «Ботанический
сад- институт Уфимского научного центра РАН»

Фардеева Марина Борисовна
доктор биологических наук, доцент кафедры
экологии Института экологии и природопользования
Федерального государственного автономного
образовательного учреждения высшего
образования Казанский (Приволжский)
федеральный университет

Ведущая организация: **Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки Центральный сибирский
ботанический сад Сибирского отделения
Российской академии наук.**

Защита состоится «31» января 2018 г. в 14 часов
на заседании диссертационного совета Д 900.011.01, ФГБУН «Ордена Трудового Красного
Знамени Никитский ботанический сад - Национальный научный центр РАН» по адресу: 298648,
Российская Федерация, Республика Крым, г.Ялта, пгт Никита, спуск Никитский, 52; e-mail:
dissovet.nbs@yandex.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН «Ордена Трудового
Красного Знамени Никитский ботанический сад - Национальный научный центр РАН» по
адресу: 298648, Российская Федерация, Республика Крым, г.Ялта, пгт Никита, спуск
Никитский, 52, адрес сайта [http: //nbgnsipro.com](http://nbgnsipro.com)

Автореферат разослан « ___ » _____ 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,

Корженевская Юлия Владиславовна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Среди глобальных проблем современности особое место принадлежит проблеме изучения и сохранения биоразнообразия. Видовое разнообразие, сформировавшееся в ходе длительного процесса эволюции, представляет собой основу целостности экосистем различного уровня, а также биосферы в целом. Выпадение даже одного биологического вида в результате антропогенной деятельности приводит к нарушению целостности и, как следствие, к разрушению экосистем. Поэтому еще в 1992 году на международной конференции в Рио-де-Жанейро была сформулирована парадигма, утверждавшая, что от биоразнообразия на всех его уровнях зависит устойчивость биосферы, а, следовательно, и само существование человеческой цивилизации.

Сохранение биологического разнообразия растений, решение вопросов их охраны и естественного возобновления требует изучения всех аспектов, в которых проявляется многомерность растительных организмов, в том числе, таксономической и популяционно-видовой структуры, морфологической, экологической и генетической дифференциации, адаптивных свойств, механизмов устойчивости, типа функционирования в связи с существующими и возможными факторами угроз и т.д. (Жукова, 1995; Миркин, Наумова, 1998; Популяционная экология..., 2003).

В настоящее время методы популяционного анализа являются надежным способом, позволяющим проводить диагностику состояний популяций разных видов растений в природных и искусственных сообществах. Кроме того, данная совокупность методов обеспечивает исследователю уход от субъективных визуальных оценок состояний растений и растительных сообществ путем применения точного количественного учета, отражающего внутреннюю пластичность и изменчивость растений (Жукова, Полянская, 2013; Черемушкина, Асташенков, 2014).

Согласно сводке С.К. Черепанова (1995) на Крымском полуострове произрастает 8 видов рода *Onobrychis* Mill. Объектами наших исследований были выбраны природные популяции четырех из них: *Onobrychis pallasii* (Willd.) M.Bieb. и *Onobrychis jailae* Czernova – эндемики Крыма, *Onobrychis viciifolia* Scop. – неофит флоры, *Onobrychis miniata* Stev. – наиболее широко распространенный на Крымском полуострове вид эспарцетов. Помимо общебиологической значимости (как элементы биологического разнообразия полуострова), данные виды имеют и практическое значение как декоративные, кормовые, медоносные, противоэрозийные и т.д. растения.

Степень разработанности темы исследования. В Крыму изучение популяционной структуры видов рода *Onobrychis* Mill. в природных условиях не проводилось. Однако данные исследования, как указывалось выше, имеют важное значение, позволяющее оценить и спрогнозировать поведение видов в природе, а также разработать рекомендации по их охране и рациональному использованию.

Цель настоящей работы: определить синэкологические, ценоотические и соэкологические особенности популяций видов рода *Onobrychis* Mill. в Крыму для оценки их жизненного состояния в условиях антропогенной трансформации среды обитания.

Для достижения данной цели поставлены следующие **задачи**:

1. Установить места локализации популяций видов рода *Onobrychis* Mill. в Крыму.
2. Провести геоботаническое обследование растительных сообществ с участием эспарцетов;
3. Дать экологическую характеристику местообитаний популяций видов рода *Onobrychis* Mill.
4. Изучить особенности онтогенеза видов рода *Onobrychis* Mill.
5. Установить онтогенетическую, пространственную структуры, а также виталитетные спектры популяций эспарцетов.
6. Оценить семенную продуктивность видов рода *Onobrychis* Mill.

Научная новизна полученных результатов. На основании впервые проведенных популяционных исследований видов рода *Onobrychis* Mill. на Крымском полуострове

установлены достоверные морфологические признаки особей эспарцета, позволяющие дифференцировать онтогенетические состояния. Выявлена поливариантность развития для двух видов рода.

Дана комплексная оценка ценопопуляций эспарцетов в различных эколого-ценотических условиях, по итогам которой составлены онтогенетические спектры ценопопуляций *Onobrychis pallasii*, *O. viciifolia*, *O. miniata*, *O. jailae*., охарактеризована горизонтальная пространственная структура, оценено жизненное состояние ценопопуляций видов рода, определены потенциальная и реальная семенная продуктивность видов рода *Onobrychis*.

Впервые дана экологическая характеристика местообитаний изученных популяций видов рода с использованием оригинальных экологических шкал. Составлены уточненные картосхемы распространения *Onobrychis pallasii*, *O. viciifolia*, *O. miniata*, *O. jailae* в Крыму.

Теоретическая и практическая значимость работы состоит в расширении представления о биологии и экологии видов рода *Onobrychis* Mill. в Крыму, механизмах адаптаций растений к среде обитания. Полученные данные позволяют оценить и спрогнозировать поведение изученных видов рода *Onobrychis* Mill. в природе и разработать рекомендации по их рациональному использованию и охране. Кроме того, результаты работы могут стать дополнением к фундаментальным теоретическим разделам ботаники.

Подготовлено описание *Onobrychis pallasii* для Красной книги Республики Крым (2015).

Методология и методы исследования. Работа выполнена на основании полевых исследований, проведенных автором и направленных на изучение биоморфологических, эколого-ценотических особенностей видов рода *Onobrychis*, а также современного состояния их ценопопуляций в Крыму. Указанные исследования проводились общепринятыми методами биоморфологии, популяционной биологии, фитоценологии, статистики на организменном, популяционном, ценотическом уровнях организации растительных систем. На организменном уровне изучался онтогенез особей и их морфологические особенности, на популяционном – онтогенетическая, пространственная, виталитетная структуры, численность, плотность, а также семенная продуктивность, на ценотическом – оценка емкости местообитаний видов рода.

Положения, выносимые на защиту:

1. В настоящее время изученные популяции видов рода *Onobrychis* находятся в относительно устойчивом состоянии, исключением являются популяции *Onobrychis pallasii*, находящиеся в уязвимом состоянии.

2. Для изученных видов рода *Onobrychis* характерно исключительно семенное размножение, а также полночленный онтогенез с длительным генеративным периодом и наличием постгенеративного периода. Базовый онтогенетический спектр для изученных видов рода *Onobrychis* центрированный с пиком на средневозрастных генеративных особях.

3. Увеличение общего проективного покрытия травостоя местообитаний в следствие задернения снижает общее жизненное состояние особей эспарцетов, а также приводит к гибели молодой части популяции.

4. Большинство изученных видов рода *Onobrychis* по отношению к совокупности действующих на них экологических факторов относятся к гемистенобионтам.

Степень достоверности и апробация результатов. Результаты работы докладывались на конференциях: "Пятый открытый съезд фитобиологов Причерноморья" (Херсон, 25 апреля 2013 г.); Международная научно-практическая конференция молодых ученых "Проблемы и перспективы исследований растительного мира" (Ялта, 13-16 мая 2014г.); Международная научная конференция, посвященная 100-летию национального заповедного дела и Году экологии в России (Пенза, 23-25 мая 2017 г.); Международная научно-практическая конференция "Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования", посвященная 85-летию Астраханского государственного университета (Астрахань, 21-26 августа 2017 г.). По теме работы опубликовано 10 работ, в том числе, и с соавторами, из них 5 – входящих в перечень ВАК, 2 – тезисы материалов конференции.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 разделов, выводов, списка литературы, приложения и изложена на 261 страницах. Текст сопровождается 59

таблицами и 46 оригинальными рисунками. Список литературы содержит 435 цитируемых источника, из которых 68 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному руководителю, доктору биологических наук, профессору Корженевскому Владиславу Вячеславовичу за чуткое руководство и помощь в планировании и проведении исследований. Автор выражает особую признательность кандидату биологических наук, доценту Вахрушевой Людмиле Павловне за методическую помощь и передачу знаний во время совместных полевых исследований.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

РАЗДЕЛ 1 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *ONOBRYCHIS* MILL.

Биологические особенности рода *Onobrychis* Mill., его филогения и систематика. Род *Onobrychis* Mill. относится к трибе Hedysareae, подсемейству Бобовые (Мотыльковые) (Faboidea), входящему в одно из самых больших семейств цветковых растений – Бобовые (Fabaceae), порядка бобовоцветные (Fabales) (Тахтаджан, 1966, 1987; Яковлев, 1981; Polhill, Raven, 1981). В современной флоре род представлен 170 видами, которые широко распространены в треугольнике Анатолия-Иран-Кавказ (Nixon, 2006; Emin, Kuddisi, 2010).

Описанием и систематикой рода занимались австрийский ботаник Гандель-Мацети (Васильченко, 1930), Г.И. Ширяев (1931), А.А. Гроссгейм (1926, 1929, 1948), И.Т. Васильченко (1930), А.А. Матевосян (1958) и другие. Современная систематика на основании морфологии подразделяет род *Onobrychis* на два подрода (Yidiz et al., 1999): *Onobrychis*, который включает в себя четыре секции (*Dendrobrychis*, *Lophobrychis*, *Onobrychis*, *Laxiflorae*) *Sisyrosema* (*Hymenobrychis*) (Флора Европейской части СССР, 1987), включающий пять секций (*Antillium*, *Afghanicae*, *Heliobrychis*, *Hymenobrychis*, *Insignes*).

По данным М.Г. Попова (1929) род *Onobrychis* произошел от рода *Hedysarum*, который является типичным родом третичного периода.

Представители рода *Onobrychis* – однолетние и многолетние травянистые растения, реже колючие кустарники. Корневая система стержневого типа (Мишустин, Шильникова, 1973; Corby, 1981). Стебли прямостоячие или приподнимающиеся с непарноперистосложными листьями. Цветки собраны в кисти на пазушных цветоносах. Цветки обоеполые, хазмогамные, пентамерные, зигоморфные (Флора Европейской части СССР, 1987). Бобы одно, реже двух-трех семенные, одногнездные, невскрывающиеся (Дудик, 1979; Левина, 1987). Семена продолговато-почковидные, с плотной, блестящей, темно-коричневой спермодермой, которая практически водонепроницаема и придает представителям этого рода свойство твердосемянности (Попцов, 1976).

Опыление перекрестное энтомофильное. Роль опылителей в основном выполняют представители отряда перепончатокрылые (Культиасов, 1974; Панков, 2009).

Основное число хромосом рода *Onobrychis* от $x=7$ до $x=8$ (Ghanavati et al., 2010).

Обитают представители рода на открытых степных, луговых и каменистых склонах гор, лесных опушках и прибрежных лугах (Флора СССР 1948; Флора Европейской части СССР, 1989; Голубев, 1996).

Хозяйственное использование видов рода *Onobrychis* Mill. Представители рода *Onobrychis* имеют очень важное хозяйственное значение. первую очередь, как корм для скота. Также они являются медоносными растениями с высокой нектаропродуктивностью. Кроме того, надземная часть культивируемых эспарцетов содержит большое количество биологически активных веществ, и поэтому их отвары применяются в фитотерапии (Goplen et al., 1980). Являются прекрасными сидератами и перспективны при освоении деградированных склоновых земель (Терехина, 2000; Турусов и др., 2012). Большинство видов рода *Onobrychis* обладают высокими декоративными качествами (Чекель, 2005).

В настоящее время в культуре широко используется три вида эспарцетов: эспарцет виколистный, посевной (*Onobrychis viciifolia* Scop.), эспарцет песчаный (*Onobrychis arenaria*

(Kit. ex Willd.) DC.), эспарцет закавказский (*Onobrychis transcaucasica* Grossh.) (Борисова, 1952; Левахин, Мещеряков, 2000).

Род *Onobrychis* Mill. в Крыму. Описание видов рода *Onobrychis*, произрастающих в Крыму, встречается в трудах Х.Х. Стевена (1856), И.Ф. Шмальгаузена (1895), Г.И. Ширяева (1926) А.А. Гроссгейма (1948).

В середине 20 века Н.М. Чернова и А.Г. Борисова изучали бобовые растения, в том числе эспарцеты, Крымского полуострова. Обобщенный анализ этого семейства и рода был изложен во «Флоре Крыма» (1960). Кроме того, в 1953 году Н.М. Чернова описывает узкоэндемичный, встречающийся только на крымских яйлах, вид – *Onobrychis jailae* Czernova. И.В. Крюкова (1969) дает критический анализ дикорастущих эспарцетов Крыма.

В последующем описание и систематика крымских эспарцетов были рассмотрены Л.И. Васильевой во «Флоре Европейской части СССР» (1987), В.Н. Голубевым «Биологической флоре Крыма» (1996), в "Legumes of Northern Eurasia" (1996), а также А.В. Еной в «Природной флоре Крымского полуострова» (2012).

РАЗДЕЛ 2 РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Краткий очерк условий Крымского полуострова. В разделе описывается географическое положение, рельеф, геологическое строение Крымского полуострова, особенности почвы, климата, растительного мира, при этом отмечается, что благодаря особому географическому положению (расположение на юге умеренного пояса примерно на одинаковом расстоянии от северного полюса и экватора), наличие границы с субтропическим поясом и почти "островное" изолированное положение обеспечивает Крыму большое разнообразие природных условий, а также наличие большого количества редких и эндемичных видов как в растительном, так и в животном мире (Багрова, 1999).

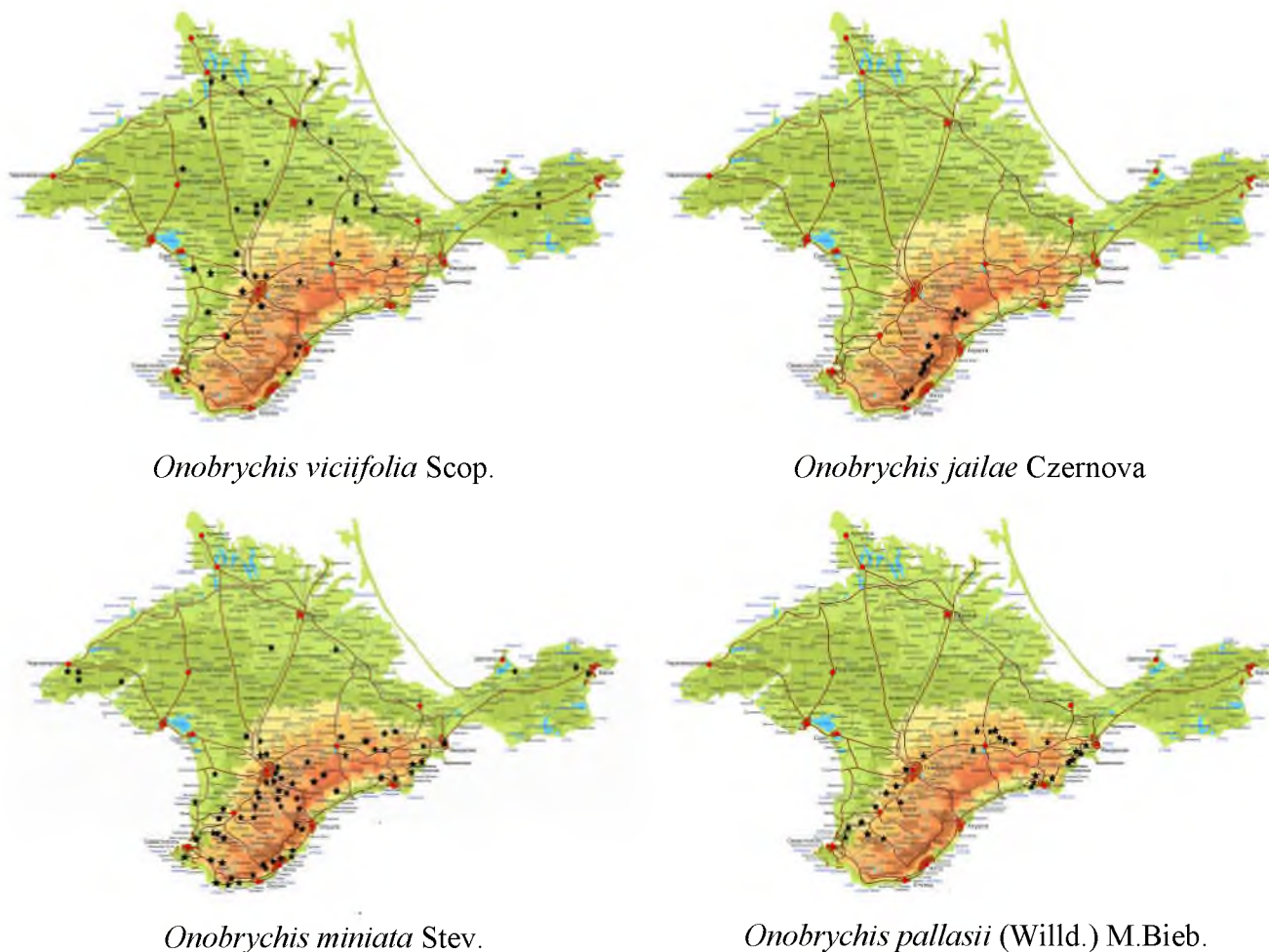
Объекты исследования. Приводится характеристика *Onobrychis pallasii* (Willd.) M.Bieb., *Onobrychis jailae* Czernova, *Onobrychis miniata* Stev., *Onobrychis viciifolia* Scop., в которой рассматриваются морфолого-биологические особенности видов, особенности размножения, географический ареал, фитоценотическая приуроченность, представление о происхождении видов, а также хозяйственное значение.

Для комплексного анализа были выбраны модельные ценопопуляции указанных видов эспарцетов, произрастающие в наиболее типичных для видов рода местообитаниях с различной степенью антропогенной нагрузки: Приведена краткая эколого-ценотическая характеристика ценопопуляций, в которой отмечено точное местоположение ценопопуляции согласно данным GPS, тип фитоценоза, особенности рельефа, общее проективное покрытие травостоя, сопутствующие виды.

На основании изучения гербарных материалов (YALT, CSAU), литературных источников по флоре Крыма (Флора СССР, 1948; Флора Крыма, 1960; Крюкова, 1969а,б; Определитель высших растений Крыма, 1972; Ялтинский горно-лесной..., 1980; Карадагский государственный заповедник, 1982; Государственный заповедник "Мыс Мартьян", 1985; Флора европейской части СССР, 1987; Голубев, 1996; Карадаг..., 2004; Бондарева, 2013 и др.), а также маршрутных описаний, выполненных автором, составлены карты распространения изученных видов рода *Onobrychis* на Крымском полуострове (рисунок 1).

Методы исследований. Работа основана на результатах полевых исследований, выполненных автором на протяжении 2004-2008, 2013-2016 годов, а также изучении литературных источников и фондов гербариев YALT, CSAU.

Полевые исследования проводились маршрутными и стационарными методами. В изучаемых ценопопуляциях закладывались ленточные трансекты, которые делились на пробные площадки площадью 1 м² каждая (Полевая геоботаника, 1964; Малиновский, Работнов 1974; Миркин, Розенберг, 1978; Заугольнова, 1986). За единицу учета принималась особь, которая представляет собой физически обособленное, морфологически целостное и физиологически независимое образование.



★ – популяции видов

Рисунок 1 – Распространение видов рода *Onobrychis* Mill. на Крымском полуострове

Экологическую характеристику местообитаний видов рода *Onobrychis* определяли с использованием экологических шкал Д.Н. Цыганова (1985). Коррекция оригинальной шкалы с учетом региональной специфики проведена с учетом методических рекомендаций В.В. Корженевского (1987). В ходе работы использовали оригинальную программу "Pover" (Плугатарь, 2016; Корженевский, Плугатарь, 2016). Анализ дифференциации экологических ниш видов рода *Onobrychis* проводили с использованием базы "Экодата" (Корженевский, 1990, 1999). Экологическая валентность и степень выраженности стено- и эврибионтности видов рода дана по методике Л.А. Жуковой (2004).

Дифференциация особей по онтогенетическим группам основывалась на качественном и количественном анализе морфологических признаков растений с последующей идентификацией онтогенетических состояний по классификационной схеме Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова (1967, 1975) и их последователей (Ценопопуляции ..., 1976, 1977, 1988; Диагнозы ..., 1983; Динамика ..., 1985; Смирнова, 1987; Жукова, 1995; Онтогенетический ..., 1997, 2000, 2002, 2004, 2007).

Для каждой исследуемой ценопопуляции построен онтогенетический спектр, который отражает процентное соотношение особей всех онтогенетических групп и свидетельствует об определенном этапе развития ценопопуляции (Уранов, 1975; Заугольнова, 1976, 1978; Заугольнова и др., 1993; Заугольнова, 1994). При анализе онтогенетической структуры популяций использованы определенные показатели (параметры). Общепринятым параметром, оценивающим онтогенетический спектр ценопопуляции, является предложенный А.А. Урановым (1975) индекс возрастности, который обеспечивает представление о вкладе каждой онтогенетической группы в общую возрастность ценопопуляции.

Кроме того, определялись также и такие показатели: индекс восстановления (Iв), индекс замещения (Iз) (Жукова, 1987, 1995), индекс старения (Iс) (Глотов, 1998), определялась физическая плотность ценопопуляции (М), которая сравнивалась с эффективной (Me) (Животовский, 2001).

На основании анализа онтогенетических спектров определяли тип исследуемых ценопопуляций, используя классификации Т.А. Работного (1950), Л.А. Жуковой (1967), А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001).

Анализ пространственной структуры ценопопуляций проведен в соответствии с принципами Ю. Одума (1975) и В.Гранта (1984). При оценке пространственной структуры ценопопуляций на всей протяженности трансекты картировались все особи изучаемого вида с указанием их онтогенетических состояний (Шорина, 1970; Заугольнова, Шорина, 1971; Заугольнова, 1974а, 1976а, 1982а,б; Григорьева и др., 1977). С использованием полученных данных оценены и проанализированы общепринятые показатели (средняя протяженность особей в пределах скоплений – Ma; протяженность скоплений по трансекте – La; степень ограниченности скоплений – Dm; степень отдаленности скоплений – D1), которые характеризуют пространственную структуру ценопопуляции (Заугольнова, 1994; Ценопопуляции растений, 1977).

Анализ жизненного состояния особей проводился с использованием маркерных показателей, к которым относятся: высота растения, количество побегов, число листьев на побеге, число соцветий на генеративном побеге, число цветков на растении, масса растения (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2006).

При ранжировании по жизненному состоянию ряд особей был разбит на три группы: а (процветающего класса), в (нормального класса) и с (угнетенного класса). Данные значения были использованы для построения виталитетных спектров ценопопуляций, расчета индекса Q и последующего анализа жизненных состояний исследуемых ценопопуляций эспарцета (Злобин, 1989).

При изучении размножения определялись такие показатели, как потенциальная (ПСП) и реальная (РСП) семенная продуктивность (Вайнагий, 1974; Злобин, 1989), коэффициент (процент) семенификации (Злобин, 2000). С целью определения энергии и процента прорастания семян проводилось их лабораторное проращивание в чашках Петри (Голубев, Молчанов, 1978).

Жизненную стратегию вида характеризовали на основе классификации Раменского-Грайма (Раменский, 1971; Grime, 1979).

Описание растительных сообществ с участием видов рода *Onobrychis* проводили согласно общепринятым геоботаническим методам (Миркин, Наумова, 1998; Методы изучения..., 2002). Латинские названия видов приведены по сводке С.К. Черепанова (1995).

Все определяемые показатели для выявления общих закономерностей и подтверждения достоверности подвергались статистическому анализу (Вайнагий, 1973; Зайцев, 1991). Обработку данных проводили с использованием пакета программ «STATISTICA 6,0», «MS EXCEL». Полученные данные достоверны при уровне значимости $P \leq 0,95$ (Рокицкий, 1973).

РАЗДЕЛ 3 ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ОСОБЕЙ ВИДОВ РОДА *ONOBRYCHIS* MILL., ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА КРЫМСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

Основные этапы онтогенеза *Onobrychis vicifolia* Scop.

Семена (se) почковидной формы, 3,5-4 мм длиной и 1,2-1,5 мм шириной. Масса 1000 семян – 19,5±0,32 г. Плод – невскрывающийся односемянной округлый боб 7-9 мм длиной.

Проростки (р) имеют семядоли округлой формы 0,5 - 0,8 см в диаметре. Образуется один простой лист на длинном черешке (до 3 см), а затем 2 - 3 тройчатосложных листа (таблица 1).

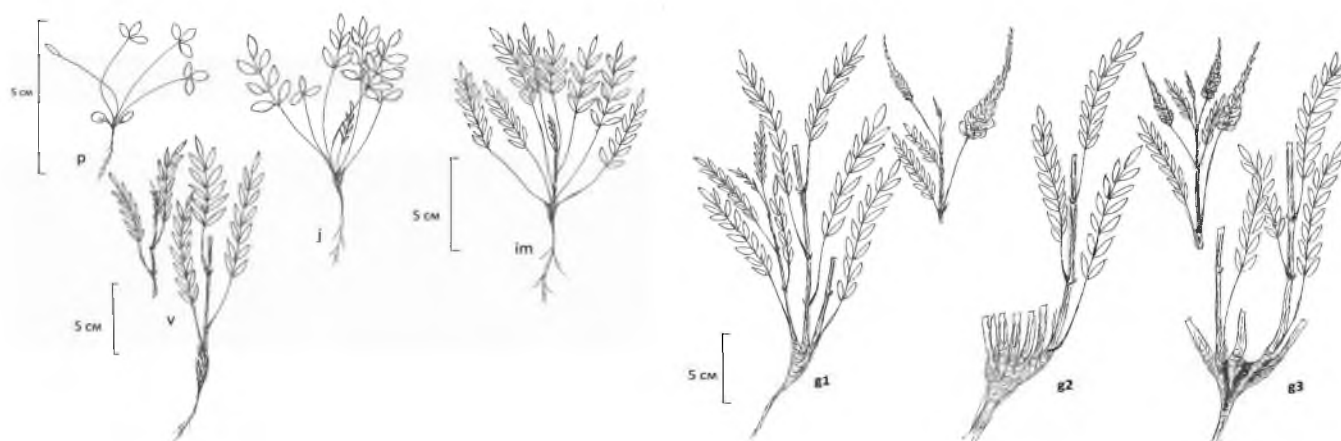
Ювенильные растения (j) формируют розеточный побег. Листья непарноперистосложные. Контрактильная деятельность главного корня приводит к началу образования каудекса (рисунок 2).

У имматурных растений (im) побеги полурозеточные, ветвление не наблюдается. На боковых корнях происходит активное развитие клубеньков астрагалоидного типа.

У виргинильных растений (v) побеги имеют полурозеточную структуру. У растений продолжает формироваться каудекс.

Таблица 1 – Морфологические признаки онтогенетических групп *Onobrychis viciifolia* Scop.

| Онтогенетические состояния | Число побегов, шт | | Длина генеративного побега (растения) см | Число листьев на генеративном побеге (растения), шт. | Число листовых пластинок в сложном листе, шт. | Число соцветий на генеративном побеге, шт. | Длина листовых пластинок, см | Ширина листовых пластинок, см | Масса растения, г |
|----------------------------|-------------------|--------------|--|--|---|--|------------------------------|-------------------------------|-------------------|
| | вегетативных | генеративных | | | | | | | |
| p | 1,0±0,0 | 0 | 4,29±1,20 | 2,0±0,28 | 3,0±0,00 | 0 | 0,97±0,12 | 0,94±0,01 | 0,17±0,04 |
| j | 1,0±0,0 | 0 | 6,99±0,079 | 7,6±0,52 | 6,3±0,52 | 0 | 1,25±0,18 | 0,51±0,06 | 0,08±0,01 |
| im | 1,0±0,0 | 0 | 15,07±0,74 | 10,0±0,88 | 11,5±1,46 | 0 | 1,49±0,02 | 0,57±0,07 | 0,28±0,06 |
| v | 1,0±0,0 | 0 | 18,99±0,67 | 11,3±1,97 | 14,93±1,52 | 0 | 3,34±0,22 | 0,54±0,04 | 1,42±0,03 |
| g1 | 0,7±0,02 | 2,30±0,63 | 53,40±9,21 | 5,92±1,44 | 19,3±0,09 | 2,60±0,86 | 2,97±0,02 | 0,66±0,36 | 9,94±2,85 |
| g2 | 0 | 9,52±2,25 | 68,4±7,84 | 7,50±1,70 | 20,41±0,48 | 3,82±1,56 | 3,05±0,19 | 0,66±0,04 | 54,32±7,53 |
| g3 | 1,10±0,58 | 4,1±1,14 | 58,10±3,77 | 7,15±1,46 | 20,11±0,96 | 3,15±0,99 | 2,85±0,31 | 0,65±0,04 | 36,80±4,09 |
| ss, s | 2,31±0,96 | 0 | 13,26±1,81 | 13,18±1,33 | 12,06±0,95 | 0 | 2,98±0,49 | 0,64±0,08 | 19,56±2,61 |



p – проростки, j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g1 – молодые генеративные, g2 – зрелые генеративные, g3 – старые генеративные

Рисунок 2 – Онтогенетические состояния *Onobrychis viciifolia* Scop.

У молодых генеративных особей (g₁) каудекс до 1 см диаметром, имеет обратноконусовидную форму, наблюдается его ветвление. Количество ортотропных монокарпических генеративных побегов 1 – 4, часто сохраняются один-два вегетативных побега. Ортотропные генеративные побеги ветвятся и формируют 1 - 4 кистевидных соцветия.

Для средневозрастных генеративных растений (g₂) характерно наличие 8 - 15 живых вегетирующих генеративных побегов, а также на каудексе сохраняются остатки 2 - 6 отмерших побега с предыдущего вегетационного сезона. Генеративные побеги несут 3 – 5 (9) соцветий.

Старые генеративные растения (g₃) характеризуются наличием 3 - 5 (7) живых генеративных побегов и 6 - 10 (12) остатков отмерших. Из спящих почек у некоторых особей появляются вегетативные побеги. Соцветий на генеративном побеге 1 – 3(5). Каудекс многоглавый диаметром до 2,5 см, приобретает развалистую форму.

Что касается постгенеративного онтогенетического периода (сенильное и субсенильное возрастные состояния), то его дифференциация у *Onobrychis viciifolia* затруднена. Признаки данных онтогенетических состояний описаны на основании изучения нескольких особей. Установлено, что спящие почки каудекса таких растений дают начало 2-3 вегетативным побегам с листьями имматурного и ювенильного типов. Ткани каудекса у этих особей продолжают свое разрушение под влиянием некротических процессов, однако старческая партикуляция не наблюдается.

Основные этапы онтогенеза *Onobrychis jailae* Czernova

Семена (se) имеют округло-почковидную форму, их длина не превышает 2,5-3 мм, а ширина 1,5-2 мм. Масса 1000 семян – 9,3±0,59 г. Плод – боб, нескрывающийся, по брюшному шву прямой, по диску невооруженный, густоопушенный.

Проростки (p) имеют две неравнобокие, неопушенные, зеленые, с ровными краями семядоли округлой формы, диаметром 6-8 мм. Простой первый настоящий лист на черешке 2,5-3,2 см. Далее у проростка образуется 3-4 тройчатосложных листа (таблица 2).

Ювенильные растения (j) – состоят из первичного побега розеточного типа, на котором образуется 3-5 непарноперистосложных листа (рисунок 3).

Имматурные особи (im) характеризуются розеточной структурой побега, при этом образуется 6-9 непарноперистосложных листа. На боковых корнях формируются клубеньки. Базальная часть растения дает начало формированию обратноконусовидного каудекса.

Надземная часть виргинильных растений (v) достигает высоты 9,5-10 см, на каудексе формируется 3-4 розеточных побега.

Переход в генеративное состояние у *O. jailae* обычно происходит на второй год после прорастания, однако при совокупности неблагоприятных факторов замедляет онтогенез растения, при этом особи из виргинильного состояния переходят в скрытогенеративное, в котором могут находиться 2-3 года.

У молодых генеративных растений (g₁) формируется 3-4 вегетативных розеточных побега и 1-2(5) ортоплагиатропных генеративных полурозеточных монокарпических побегов. На генеративных побегах формируется 1-2 кистевидных соцветия. Каудекс имеет диаметр 1,0-1,5 см.

Растения в средневозрастном генеративном состоянии (g₂) имеют 10-15 (27) генеративных побегов, на каждом из них формируется 2-3(4) соцветия.

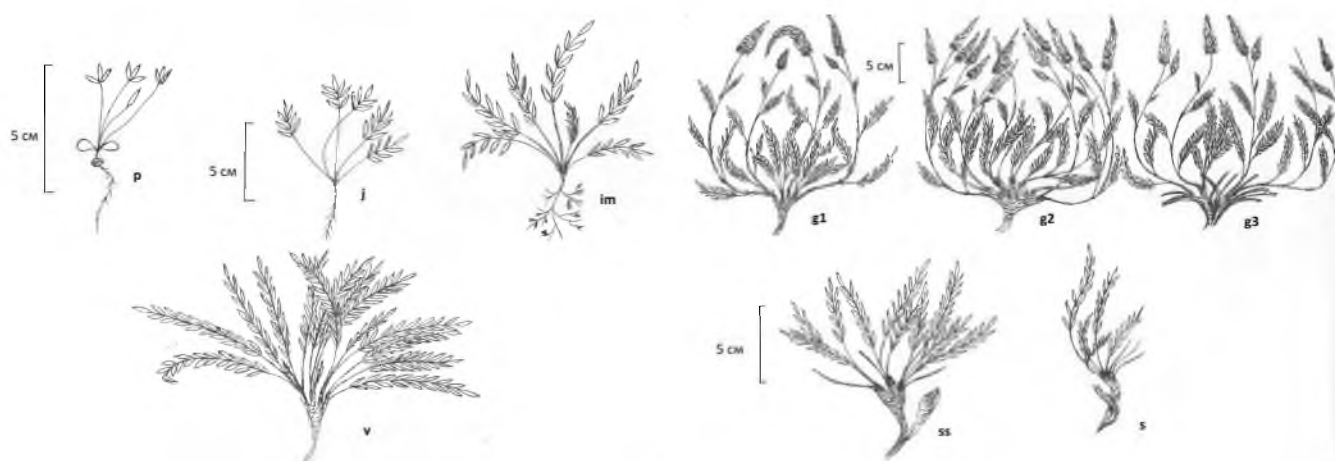
Для старых генеративных растений (g₃) характерно снижение числа генеративных побегов до 5-6(8), при этом формируются нецветущие побеги (1-2). На генеративных побегах образуется 1-2 соцветия. Каудекс многоглавый и состоит из 2-3 каудикул. За счет акронекроза тканей происходит частичная партикуляция каудекса, которая затрагивает и основание главного корня, который расщепляется на высоту 2-3 (5) см.

Постгенеративные растения (сенильные и субсенильные) в надземной сфере имеют облик имматурных и виргинильных особей, из спящих почек формируются 2-3 ослабленных вегетативных побега. У большинства особей наблюдается сенильная партикуляция как следствие распада старого материнского растения, приводящая к отделению отдельных

партикул, однако образуемые партикулы нежизнеспособны и погибают по окончании вегетационного сезона.

Таблица 2 – Морфологические признаки онтогенетических групп *Onobrychis jailae* Czernova

| Онтогенетические состояния | Число побегов, шт | | Длина генеративного побега (растения) см | Число листьев на генеративном побеге (растении), шт. | Число листовых пластинок в сложном листе, шт. | Число соцветий на генеративном побеге, шт. | Длина листовых пластинок, см | Ширина листовых пластинок, см | Масса растения, г |
|----------------------------|-------------------|--------------|--|--|---|--|------------------------------|-------------------------------|-------------------|
| | вегетативных | генеративных | | | | | | | |
| p | 1,0±0,0 | 0 | 4,57±0,17 | 3,87±0,063 | 2,98±0,03 | 0 | 0,54±0,08 | 0,27±0,05 | 0,039±0,006 |
| j | 1,0±0,0 | 0 | 4,92±0,09 | 4,68±0,15 | 6,62±0,19 | 0 | 0,69±0,03 | 0,38±0,08 | 0,074±0,007 |
| im | 1,0±0,0 | 0 | 7,36±0,55 | 7,84±0,15 | 8,21±0,14 | 0 | 0,75±0,05 | 0,37±0,04 | 0,57±0,06 |
| v | 3,42±0,16 | 0 | 9,81±0,19 | 17,62±0,88 | 20,91±0,26 | 0 | 0,81±0,09 | 0,36±0,07 | 3,64±0,38 |
| g1 | 3,29±0,67 | 3,13±0,92 | 20,53±2,68 | 3,43±0,57 | 23,42±1,36 | 1,65±0,59 | 1,45±0,37 | 0,42±0,09 | 6,59±0,95 |
| g2 | 0 | 13,30±2,43 | 36,03±4,38 | 3,89±0,45 | 25,56±0,74 | 2,18±0,37 | 1,56±0,21 | 0,50±0,12 | 18,29±3,34 |
| g3 | 2,31±0,12 | 5,69±0,82 | 27,84±1,75 | 3,58±0,26 | 22,27±1,16 | 1,55±0,15 | 1,51±0,26 | 0,49±0,19 | 10,52±2,33 |
| ss | 2,57±0,83 | 0 | 8,17±0,65 | 16,51±0,19 | 18,61±0,69 | 0 | 0,79±0,12 | 0,41±0,09 | 9,74±1,51 |
| s | 1,26±0,59 | 0 | 5,61±0,12 | 6,92±0,18 | 8,15±0,76 | 0 | 0,62±0,07 | 0,37±0,09 | 8,12±0,97 |



p – проростки, j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g1 – молодые генеративные, g2 – зрелые генеративные, g3 – старые генеративные, ss - субсенильные; s – сенильные особи

Рисунок 3 – Онтогенетические состояния *Onobrychis jailae* Czernova

Основные этапы онтогенеза *Onobrychis miniata* Stev.

Семена (se) имеют почковидную форму, коричневую семенную кожуру. Длина – 2-3 мм, ширина – 1,5-2,0 мм. Масса 1000 семян – 10,5±0,31 г (таблица 3).

Проростки (p) формируют округлой формы, неравнобокие семядоли диаметром 5-7 мм. На растении образуется один простой настоящий лист, а затем 3-4 тройчатосложных листа (рисунок 4).

Ювенильные растения (j) формируют розеточный побег с 3-5 непарноперистосложными листьями.

Таблица 3 – Морфологические признаки онтогенетических групп *Onobrychis miniata* Stev.

| Онтогенетические состояния | Число побегов, шт | | Длина генеративного побега (растения) см | Число листьев на генеративном побеге (растения), шт. | Число листовых пластинок в сложном листе, шт. | Число соцветий на генеративном побеге, шт. | Длина листовых пластинок, см | Ширина листовых пластинок, см | Масса растения, г |
|----------------------------|-------------------|--------------|--|--|---|--|------------------------------|-------------------------------|-------------------|
| | вегетативных | генеративных | | | | | | | |
| p | 1,0±0,0 | 0 | 4,9±0,15 | 4,2±0,06 | 3,0±0,05 | 0 | 0,6±0,12 | 0,3±0,09 | 0,037±0,001 |
| j | 1,0±0,0 | 0 | 5,2±0,57 | 4,5±0,11 | 6,5±0,74 | 0 | 0,8±0,05 | 0,32±0,05 | 0,069±0,005 |
| im | 1,0±0,0 | 0 | 8,7±0,92 | 10,8±0,54 | 8,5±0,41 | 0 | 0,8±0,11 | 0,39±0,08 | 0,43±0,09 |
| v | 3,9±0,52 | 0 | 17,9±1,39 | 19,5±1,94 | 11,6±1,59 | 0 | 1,4±0,95 | 0,5±0,14 | 2,05±0,37 |
| g1 | 3,2±0,55 | 4,2±0,51 | 34,3±2,81 | 4,2±0,21 | 17,27±0,33 | 3,5±0,36 | 1,6±0,57 | 0,5±0,09 | 7,84±1,35 |
| g2 | 0 | 12,46±2,14 | 40,33±3,0 | 4,71±0,37 | 20,08±0,32 | 3,42±0,28 | 1,3±0,81 | 0,5±0,15 | 13,12±2,93 |
| g3 | 0 | 7,87±1,56 | 35,57±3,48 | 4,31±0,22 | 18,81±0,46 | 2,54±0,25 | 1,2±0,52 | 0,5±0,12 | 6,01±1,56 |
| ss | 1,38±0,45 | 0,21±0,05 | 19,69±4,52 | 4,32±0,56 | 12,54±0,69 | 0,27±0,03 | 0,9±0,15 | 0,4±0,09 | 4,13±0,58 |

Имматурные (im) имеют розеточную структуру. Растение образует 9-11 сложных листа. В почве формируется каудекс, который состоит из одного резиды. Одной из отличительных особенностей этого состояния является активное формирование клубеньков (1-2 мм) на боковых корнях.

Виргинильные (v) особи формируют 3-5 розеточных побега. Каудекс хорошо развит, имеет диаметр 0,5-1,0 см, обратноконусовидной формы.

У молодых генеративных растений (g₁) сохраняются 3-4 розеточных вегетативных побега, а также формируются 2-5 полурозеточных генеративных. На каждом генеративном побеге образуется 1-4 кистевидных соцветия. Каудекс имеет обратноконусовидную форму и диаметр – 0,8-1,2 см.



р – проростки, j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g1 – молодые генеративные, g2 – зрелые генеративные, g3 – старые генеративные, ss - субсенильные; а) партикуляция с неполным разделением каудекса

Рисунок 4 – Онтогенетические состояния *Onobrychis miniata* Stev.

Средневозрастные генеративные растения (g₂) имеют 14-25 (41) вегетирующих побегов на растении, при этом могут сохраняться остатки сухих прошлогодних побегов в числе 4-9 (11) на растении. Соцветий на генеративном побеге – 3-5 (6).

У старых генеративных растений (g₃) ежегодно образуются 6-12 генеративных побега и сохраняются остатки 9-15 (28) сухих прошлогодних. На генеративных побегах формируется 2-3 соцветия. Каудекс приобретает развалистую форму.

Для особей субсенильного онтогенетического состояния (ss) характерно замедлением ростовых процессов. Растение формирует 1-2 розеточных побега. У некоторых растений наблюдается старческая партикуляция с неполным разделением отдельных глав каудекса, которые обособляются на высоту 3-4 см, однако целостность структуры сохраняется.

Основные этапы онтогенеза *Onobrychis pallasii* (Willd.) M.Bieb.

Семена (se) продолговато-почковидные 4-6 мм длиной. Семенная кожура плотная, блестящая, темно-коричневая. Рубчик маленький, округлый. Масса 1000 семян – 12,7±0,54 г.

Проростки (р) образуют зеленые, неопушенные, мясистые овальной формы семядоли, длиной их 0,5-0,7 см, шириной 0,4-0,6 см. Далее образуется в начале один, а затем еще два настоящих листа на черешках 3-3,5 см длиной, имеющих по одной округлоэллипсоидной листовой пластинке (таблица 4).

Ювенильное (j) состояние характеризуется наличием моноподиально нарастающего розеточного побег с 5-6 цельными листьями. Листовые пластинки округлоэллипсоидной формы, сверху голые, снизу – шелковисто опушенные (рисунок 5).

В имматурном (im) онтогенетическом состоянии растения имеют 6-7 тройчатосложных листов. Листовые пластинки продолговатоэллипсоидные. При этом у некоторых особей могут развиваться 1-2 простых листа с округлоэллипсоидными листочками. Базальная часть розеточного побега формирует одноглавый каудекс диаметром 0,5-0,8 см.

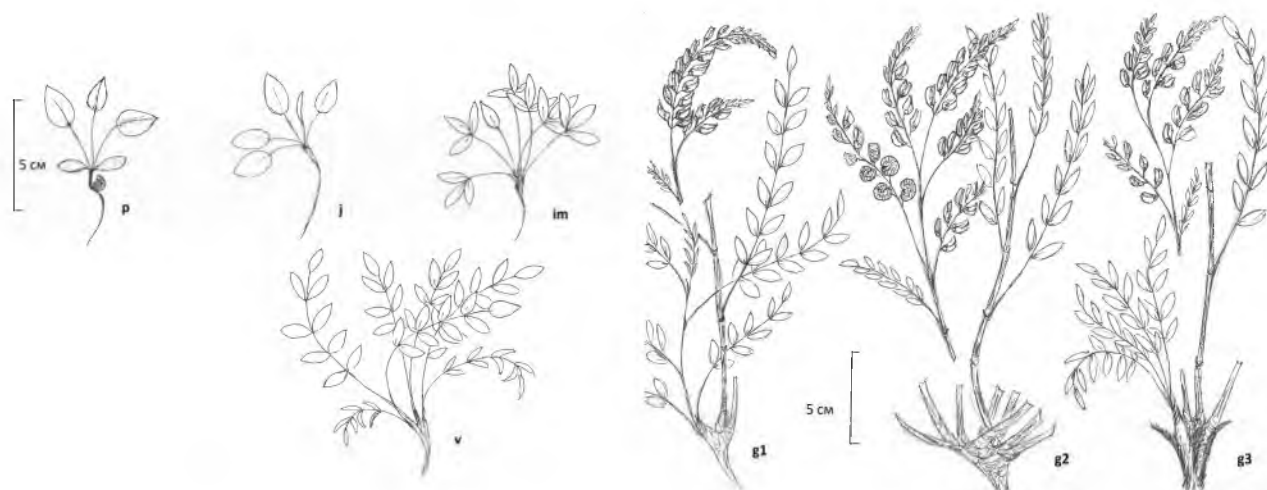
Виргинильные растения (v) сохраняют розеточную структуру, однако происходит ветвление каудекса и образование 2-3 розеточных побегов с 3-4 непарнопериостосложными листьями. Каудекс обратноконусовидной формы, диаметром 1,5-2 см.

Для молодых генеративных (g₁) характерна полурозеточная структура надземных побегов. На растении формируются 1-5 удлиненных монокарпических ортотропных побегов. Количество соцветий на одном молодом генеративном растении может колебаться от 1 до 5.

Каудекс формирует 3-4 главы, имеет диаметр 2,0-2,5 см и сохраняет обратноконусовидную форму.

Таблица 4 – Морфологические признаки онтогенетических групп *Onobrychis pallasii* (Willd.) M.Bieb.

| Онтогенетические состояния | Число побегов, шт | | Длина генеративного побега (растения) см | Число листьев на генеративном побеге (растении), шт. | Число листовых пластинок в сложном листе, шт. | Число соцветий на генеративном побеге, шт. | Длина листовых пластинок, см | Ширина листовых пластинок, см | Масса растения, г |
|----------------------------|-------------------|--------------|--|--|---|--|------------------------------|-------------------------------|-------------------|
| | вегетативных | генеративных | | | | | | | |
| p | 1,0±0,0 | 0 | 5,32±0,19 | 2,96±0,032 | 1,0±0,0 | 0 | 1,7±0,12 | 0,84±0,15 | 0,29±0,03 |
| j | 1,0±0,0 | 0 | 6,15±0,025 | 5,17±0,26 | 1,0±0,0 | 0 | 2,33±0,65 | 1,69±0,21 | 0,41±0,05 |
| im | 1,0±0,0 | 0 | 6,51±0,37 | 6,31±0,17 | 2,97±0,09 | 0 | 1,64±0,55 | 0,72±0,13 | 0,88±0,09 |
| v | 2,61±0,86 | 0 | 19,13±0,57 | 9,61±0,32 | 13,74±0,26 | 0 | 2,36±0,18 | 1,73±0,29 | 9,65±0,38 |
| g1 | 0,91±0,15 | 3,66±0,84 | 72,34±1,28 | 7,26±0,91 | 12,11±0,51 | 3,81±0,25 | 2,57±0,19 | 1,92±0,36 | 75,81±3,16 |
| g2 | 0 | 10,51±1,37 | 87,46±9,36 | 9,62±1,81 | 14,55±0,92 | 6,71±0,89 | 2,66±0,24 | 1,66±0,54 | 127,95±5,47 |
| g3 | 2,42±0,18 | 7,55±0,69 | 48,74±2,24 | 9,37±1,96 | 18,12±0,99 | 4,25±0,16 | 2,97±0,36 | 1,61±0,23 | 125,36±3,84 |
| ss, s | 3,51±0,46 | 0 | 25,38±0,93 | 14,27±1,58 | 12,57±0,61 | 0 | 2,47±0,22 | 1,57±0,85 | 40,18±1,66 |



p – проростки, j – ювенильные, im – имматурные, v – виргинильные, g1 – молодые генеративные, g2 – зрелые генеративные, g3 – старые генеративные

Рисунок 5 – Онтогенетические состояния *Onobrychis pallasii* (Willd.) M.Bieb.

Зрелые генеративные растения (g₂) формируют 5-13 (18) зеленых генеративных побега, а с предыдущего вегетационного сезона сохраняются остатки 3-14 сухих генеративных побега.

Количество листьев на генеративном побеге 9-13 (17). На одном генеративном побеге развивается 5-9 соцветий. Каудекс – 3,0-4,0 см диаметром.

Старые генеративные особи (g_3) образуют 2-3 розеточных вегетативных побега и от 6-10 полурозеточных генеративных побега. При этом на растении сохраняется 9-15(18) остатков сухих генеративных побегов. Количество листьев на побеге 8-12. Соцветий на генеративном побеге может формироваться от 3 до 6.

Сенильные и субсенильные особи формируют 3-4 розеточных побега. Листья виргинильного типа. Каудекс 2-2,3 см в диаметре, партикуляция не наблюдается, на нем сохраняется от 14 до 20 отмерших генеративных побега прошлых лет, которые травмируют растение и приводят к его отмиранию.

В ходе исследований была обнаружена неравномерность развития особей *Onobrychis pallasii* по длительности пребывания в одном и том же онтогенетическом состоянии. В частности, в наших наблюдениях отмечено выпадение некоторых онтогенетических состояний из индивидуального развития растения, так у некоторых особей имела место поливариантность развития: растения не цвели 2-3 года, уже находясь в зрелом виргинильном состоянии, а затем переходили в зрелое генеративное состояние, минуя фазу g_1 .

Проанализировав онтогенез изученных видов рода *Onobrychis*, можно сделать следующие выводы:

- В онтогенезе изученных видов рода *Onobrychis* выделено 4 периода и 9 (у некоторых видов 10) онтогенетических состояния.

- Основные пути онтогенеза: первичный побег → первичный куст → рыхлый куст, либо первичный побег → первичный куст. При этом взрослые формы представляют собой элементарные источники фитогенного поля, а отсутствие вегетативного размножения приводит к совпадению у растений рода *Onobrychis* морфологической и фитоценотической единицы.

- Каудекс в ходе онтогенеза претерпевает следующие изменения: каудекс обратноконусовидной формы → каудекс развалистой формы → партикуляция с неполным разделением каудекса (наблюдается не у всех видов рода).

- Согласно классификации Л.А. Жуковой (1995) онтогенез у всех изученных видов рода *Onobrychis* можно отнести к I надтипу, А-типу и А₂-подтипу.

- У *O. pallasii* и *O. jailae*, особи которых произрастают в относительно экстремальных условиях, выявлена поливариантность темпов развития. Она является результатом реализации жизненности особей указанных видов, а также элементом их адаптивной стратегии.

РАЗДЕЛ 4 ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ РОДА *ONOBRYCHIS* MILL. В КРЫМУ

Онтогенетическая структура ценопопуляций видов рода *Onobrychis* Mill. в Крыму

На основании морфологических критериев онтогенетических состояний составлены онтогенетические спектры исследованных ценопопуляций видов рода *Onobrychis*, которые проанализированы с использованием классификаций Уранова-Смирновой, дополненной Животовским ("дельта-омега").

Для ценопопуляций видов рода *Onobrychis* установлено большое разнообразие онтогенетических спектров (таблица 5).

Так изученные ценопопуляции *Onobrychis viciifolia* являются неполночленными, среди них встречаются молодые, зрелые, стареющие. Онтогенетические спектры относятся к левостороннему и центрированным типам.

Большинство изученных ценопопуляций *Onobrychis jailae* также являются неполночленными, согласно классификации «дельта-омега» среди них выявлены переходные, зреющие и стареющие. Онтогенетические спектры центрированные или правосторонние.

Ценопопуляции *Onobrychis miniata* являются как полночленными, так и непоночленными, молодыми или зрелыми. Онтогенетические спектры левостороннего или центрированного типа. Умеренная антропогенная нагрузка в виде выпаса скота не оказывает негативного влияния на онтогенетическую структуру изученных ценопопуляций вида.

Колебания численности молодой фракции популяций в основном связано с естественными процессами самоизреживания.

Среди изученных ценопопуляций *Onobrychis pallasii* встречаются как полночленные так и неполночленные, молодые, зреющие, стареющие. Онтогенетические спектры центрированного типа. Однако, в отличие от *Onobrychis miniata*, антропогенное влияние в виде нерегулируемой рекреации, наблюдаемое в некоторых изученных ценопопуляциях *Onobrychis pallasii*, может негативно повлиять на их способность к самовосстановлению и самоподдержанию, так как омоложение указанных популяций вида представляет собой длительный процесс.

Таблица 5 – Некоторые демографические показатели ценопопуляций видов рода *Onobrychis* Mill.

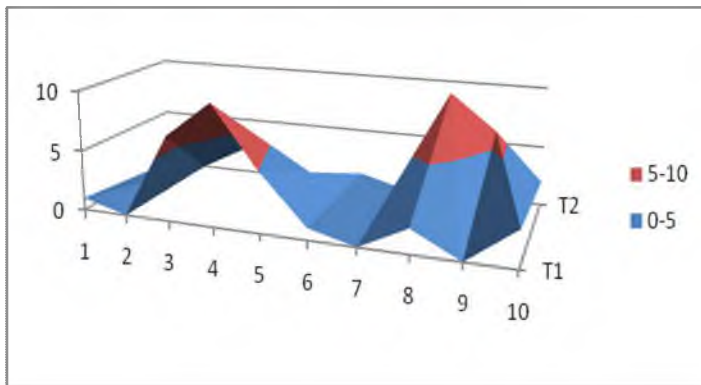
| Название вида | Ценопопуляция | Численность ценопопуляции (на пробной) | Плотность ценопопуляции, на 1 м ² | Соотношение онтогенетических групп, % (p+j+im+v): (g1+g2+g3) : (ss+s) | Соотношение онтогенетических групп, % g1:g2:g3 | Индекс возрастной (Δ) | Индекс эффективности (ω) | Тип ценопопуляции по критерию "дельта-омега" |
|------------------------------|---------------|--|--|---|--|--------------------------------|-----------------------------------|--|
| <i>Onobrychis pallasii</i> | ЦП 1 | 105 | 3,3±0,4 3 | 31,8:68,2:0 | 11,5:54,4: 2,3 | 0,34 | 0,73 | зреющая |
| | ЦП 2 | 56 | 1,5±0,1 4 | 10,6:62:21, 2 | 4,6:40,9:2 2,7 | 0,59 | 0,76 | стареющая |
| | ЦП 3 | 83 | 5,6±0,5 4 | 53,9:45,0:1, 1 | 17,2:25,5: 2,3 | 0,23 | 0,53 | молодая |
| <i>Onobrychis viciifolia</i> | ЦП 1 | 96 | 5,3±0,6 1 | 71,8:28,2:0 | 13,0:15,2: 0 | 0,15 | 0,39 | Молодая |
| | ЦП 2 | 51 | 2,8± 0,17 | 23,0:77,0:0 | 20,0:57,0: 0 | 0,85 | 0,80 | Стареющая |
| | ЦП 3 | 71 | 3,9±0,7 | 39,5:60,5:0 | 16,0:39,1: 5,4 | 0,30 | 0,65 | Зреющая |
| <i>Onobrychis jailae</i> | ЦП 1 | 207 | 5,6±0,5 7 | 24,7:68,0:7, 3 | 24,6:9,1:3 4,3 | 0,45 | 0,66 | переходная |
| | ЦП 2 | 118 | 4,7±0,7 7 | 2,6:66,9:30, 5 | 2,5:14,4:5 0 | 0,72 | 0,86 | стареющая |
| | ЦП 3 | 121 | 5,0±0,4 5 | 18,2:80,2:1, 6 | 50,4:17,4: 12,4 | 0,34 | 0,72 | зреющая |
| <i>Onobrychis miniata</i> | ЦП 1 | 320 | 9,2±0,7 | 48,15:50,44 :1,41 | 28,82:18,9 9:2,63 | 0,23 | 0,51 | молодая |
| | ЦП 2 | 246 | 6,5±0,9 2 | 28,5:65:6,5 | 14:26:25 | 0,43 | 0,65 | зрелая |
| | ЦП 3 | 218 | 3,7±0,9 8 | 83,45:16,55 :0 | 4,46:8,28: 3,81 | 0,3 | 0,58 | молодая |

Onobrychis pallasii: ЦП 1 – юго-западная часть г. Симферополя; ЦП 2 – урочище Бакла с. Скалистое; ЦП 3 – окрестности с. Куйбышева Бахчисарайского района; *Onobrychis viciifolia*: ЦП 1 – северо-восточная часть г. Симферополя; ЦП 2 – окрестности с. Живописное Симферопольского района; ЦП 3 – с. Изобильное (г. Алушта); *Onobrychis jailae*: ЦП 1– Ай-Петри (яйла); ЦП 2 – верхнее плато Чатырдага (Ангар-Бурун); ЦП 3 – Долгоруковская яйла; *Onobrychis miniata*: ЦП 1 – Залесье (Ак-Мечеть); ЦП 2 – окрестности Ангарского перевала; ЦП 3 – с. Заречное Симферопольского района

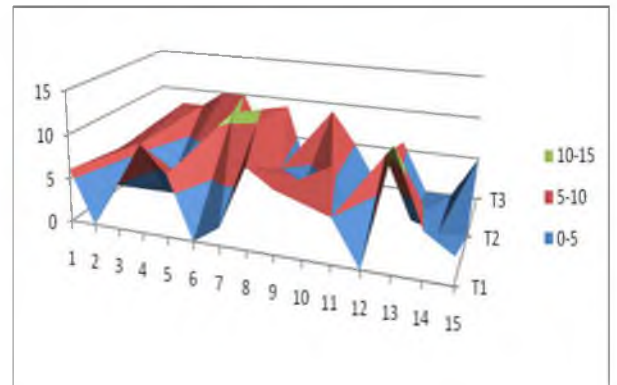
Несмотря на достаточно большое многообразие онтогенетических спектров, изученных ценопопуляций видов рода *Onobrychis*, характерным спектром для них будет центрированный тип с пиком на средневозрастных генеративных растениях. Такой тип спектра определяется особенностями биологии видов рода: относительно низкая всхожесть семян (характерная для большинства изученных видов), значительная доля гибели молодой фракции популяции, относительно быстрый переход к цветению и плодоношению (чаще всего на следующий год после прорастания), замедленные темпы развития особей в генеративном периоде, (от 3-4 лет (*Onobrychis viciifolia*) до 6-8 (10) лет (у других изученных видов)), а также непродолжительный постгенеративный период.

Пространственная структура ценопопуляций видов рода *Onobrychis* Mill. в Крыму

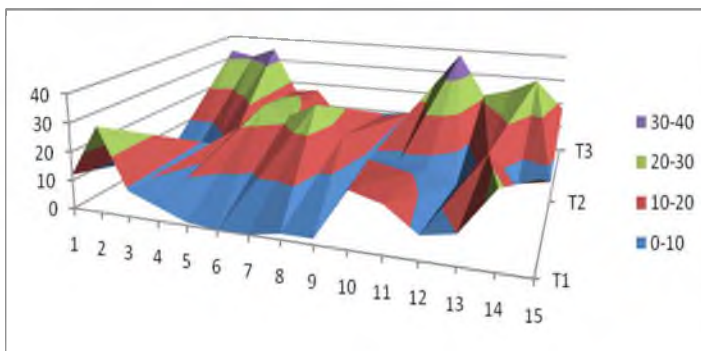
Изучение пространственной структуры ценопопуляций видов рода *Onobrychis* проводили методом картирования. На пробных площадях закладывали трансекты длиной 15 м и шириной 1 м, которые делили на учетные площадки площадью 1 м² каждая. На основании учета всех особей внутри каждой площадки получены трехмерные модели (рисунок 6), которые наглядно иллюстрируют пространственную организацию ценопопуляций.



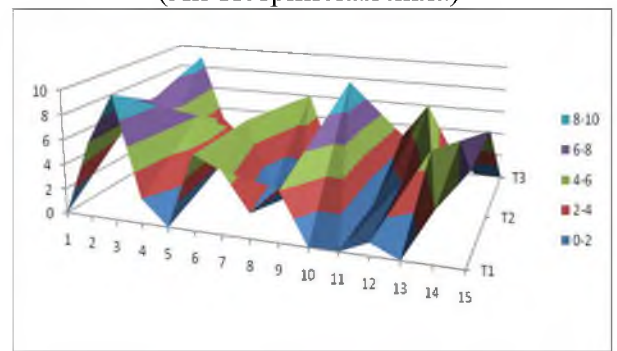
Пространственное размещение особей *Onobrychis viciifolia* Scop. (с. Изобильное, Алушта)



Пространственное размещение особей *Onobrychis jailae* Czernova (Ай-Петринская яйла)



Пространственное размещение особей *Onobrychis miniata* Stev. (окрестности Залесья (Ак-Мечеть))



Пространственное размещение особей *Onobrychis pallasii* (Willd.) M.Bieb. (юго-западная окраина г. Симферополя)

По оси X – число площадок по 1 м² в трансекте; по оси Y – число особей на метровых площадках; по оси Z – трансекты с порядковыми номерами

Рисунок 6 – Пространственная модель распределения особей видов рода *Onobrychis* Mill.

Установлено, что пространственное размещение особей в изученных ценопопуляциях видов рода контагиозное (групповое) с относительно высокой степенью агрегации скоплений. На формирование дискретных скоплений влияет и способ распространения зачатков эспарцетов, плоды у которых опадают недалеко от материнских особей и задерживаются в неровностях микрорельефа. Таким образом, в результате формируются четко выраженные

локусы особей – скопления, которые можно рассматривать как первичные элементы пространственной структуры ценопопуляций видов рода. Рассчитанный коэффициент дисперсии во всех исследованных ценопопуляциях больше единицы (таблица 6).

Для ценопопуляций *Onobrychis pallasii* и *Onobrychis viciifolia*, характеризующихся невысокой численностью, довольно высокая степень агрегации скоплений позволяет поддерживать гомеостаз путем смыкания фитогенных полей особей и обеспечения более высокой вероятности перекрестного опыления.

Таблица 6 – Основные показатели пространственной структуры ценопопуляций видов рода *Onobrychis* Mill.

| Вид | ЦП | Ма раст./м ² , всех онтогенетических групп | La, м | Dm | Dl | Коэффициент дисперсии (агрегации) (A)* | Коэффициент плотности центра скоплений |
|------------------------------|----|--|-------|------|------|---|---|
| <i>Onobrychis viciifolia</i> | 1 | 8,3±0,21 | 1,65 | 1,0 | 0,61 | 2,4 | 3,5 |
| | 2 | 4,1±0,13 | 1,6 | 0,93 | 0,62 | 3,2 | 3,1 |
| | 3 | 6,2±0,07 | 1,9 | 0,88 | 0,53 | 3,6 | 3,9 |
| <i>Onobrychis jailae</i> | 1 | 8,1±0,45 | 1,8 | 0,96 | 0,40 | 3,1 | 1,7 |
| | 2 | 8,8±0,54 | 2,1 | 1 | 0,50 | 4,8 | 1,6 |
| | 3 | 7,9±0,38 | 2,2 | 0,93 | 0,43 | 3,2 | 2,2 |
| <i>Onobrychis miniata</i> | 1 | 28,6±0,12 | 4,3 | 0,64 | 0,57 | 1,5 | 2,1 |
| | 2 | 11,7±0,54 | 1,3 | 0,87 | 0,46 | 4,3 | - |
| | 3 | 8,8±0,37 | 2,9 | 0,90 | 0,62 | 3,5 | 4,4 |
| <i>Onobrychis pallasii</i> | 1 | 5,07±0,22 | 3,2 | 0,87 | 0,39 | 2,6 | 4,6 |
| | 2 | 4,4±0,37 | 1,8 | 0,98 | 0,71 | 3,8 | - |
| | 3 | 9,5±0,34 | 1,6 | 0,88 | 0,63 | 2,3 | 3,1 |

Примечание: $A = \sigma^2/\bar{x}$; при случайном распределении $A=1$, при равномерном (регулярном) – $A<1$, при групповом (контагиозном) – $A>1$ (Грейг-Смит, 1967);

Ma – средняя плотность особей в пределах скоплений, Dm – степень отграниченности скоплений друг от друга, Dl – степень отдаленности скоплений, La – протяженность скоплений по трансекте.

На горизонтальную структуру изученных ценопопуляций *Onobrychis jailae* существенное влияние оказывает довольно большая концентрация эдификаторов, которая приводит к значительному задернению субстрата, препятствующему появлению молодых растений эспарцета.

Ценопопуляции *Onobrychis miniata*, проявляя признаки пациентности, демонстрируют переход от группового пространственного размещения особей к диффузно-групповому. При этом наблюдается постепенное развитие пространственной структуры популяций путем постепенного смыкания скоплений разных порядков.

Анализ онтогенетических спектров скоплений исследованных ценопопуляций видов рода свидетельствует об асинхронности их развития, что является одним из условий стабильности ценопопуляций при неоднородности ценотических условий местообитания (таблица 7). Кроме того, из-за низкой ценотической конкурентоспособности максимальное скопление особей прегенеративного онтогенетического состояния *Onobrychis* наблюдается на участках фитоценоза с небольшим проективным покрытием и на достаточном расстоянии от взрослых растений эспарцета.

Таблица 7 – Онтогенетические спектры скопления изученных ценопопуляций *Onobrychis viciifolia* Scop., %

| Ценопопуляция | № скопления | p | j | im | v | g1 | g2 | g3 |
|--------------------------------|-------------|-----|------|------|------|------|------|-----|
| 1 (Изобильное) | 1 | 7,1 | 14,0 | 18,1 | 1,8 | 10,2 | 13,4 | - |
| | 2 | 4,8 | - | 7,2 | 18,9 | 2,8 | 1,8 | - |
| 2 (окрестности Симферополя) | 1 | - | - | - | 8,6 | 11,4 | 20 | - |
| | 2 | - | - | - | 8,6 | - | - | - |
| | 3 | 2,8 | - | - | - | 8,6 | 28,6 | - |
| 3 (Живописное) | 1 | 9,1 | - | - | 8,2 | - | - | - |
| | 2 | - | 4,1 | - | - | 10,2 | 28,6 | 6,2 |
| | 3 | - | - | - | 2,0 | 10,2 | 8,2 | - |

Виталитетная структура ценопопуляций видов рода *Onobrychis* Mill. в Крыму.

Оценка жизненного состояния проводилась нами в ходе анализа основных морфологических параметров особей зрелого генеративного онтогенетического состояния, у которых они максимально развиты, в следствии которого проводили ранжирование особей эспарцетов по классам виталитетов (таблица 8).

Таблица 8 – Количественные показатели особей зрелого генеративного онтогенетического состояния видов рода *Onobrychis* Mill. разного уровня жизненности

| Морфологический признак | <i>Onobrychis viciifolia</i> | | | <i>Onobrychis jailae</i> | | | <i>Onobrychis miniata</i> | | | <i>Onobrychis pallasii</i> | | |
|--|------------------------------|----------------------|-----------------------|--------------------------|----------------------|-----------------------|---------------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------------|-----------------------|----------------------|
| | Уровень виталитета особи | | | Уровень виталитета особи | | | Уровень виталитета особи | | | Уровень виталитета особи | | |
| | а | в | с | а | в | с | а | в | с | а | в | с |
| Длина генеративного побега, см | 75,85 ±2,41 | 69,58 ±1,55 | 42,55 ±1,61 | 42,33 ±1,87 | 38,92 ±1,15 | 32,18 ±2,56 | 51,38 ±1,33 | 42,53 ±1,94 | 35,05 ±0,88 | 93,54 ±5,61 | 75,37 ±2,95 | 42,54 ±3,65 |
| Количество генеративных побегов у особи | 13,61 ±1,92 | 9,87± 0,57 | 5,27± 0,39 | 15,96 ±1,31 | 12,66 ±0,39 | 8,43± 0,92 | 19,96 ±3,54 | 11,99 ±1,15 | 9,61± 0,44 | 19,71 ±3,45 | 12,56 ±2,84 | 9,96± 0,83 |
| Количество листьев на генеративном побеге | 8,92± 0,25 | 7,34± 1,83 | 6,65± 0,54 | 4,58± 0,64 | 4,22± 0,67 | 3,01± 0,19 | 5,36± 1,35 | 4,72± 0,81 | 4,01± 0,71 | 10,52 ±2,61 | 9,74± 1,41 | 7,34± 0,46 |
| Количество соцветий на генеративном побеге | 4,27± 1,65 | 3,69± 1,19 | 3,06± 0,71 | 3,05± 0,88 | 2,27± 0,06 | 2,07± 0,38 | 4,07± 0,42 | 3,57± 0,64 | 2,95± 0,17 | 9,03± 1,59 | 7,58± 0,06 | 5,15± 0,92 |
| Количество цветков на особи | 2917, 36±5 9,19 | 2385, 73± 56,8 | 1861, 75± 32,16 | 2651, 05±1 07,69 | 2237, 05± 94,8 | 1856, 31±8 1,35 | 3171, 64±1 12,37 | 2585, 61± 95,55 | 1754, 83± 92,65 | 1380, 42± 67,59 | 1088, 33± 55,64 | 882,0 4± 11,51 |
| Масса растения, г | 71,22 ±3,85 | 52,38 ±2,91 | 38,05 ±1,20 | 25,94 ±2,73 | 18,61 ±1,54 | 12,25 ±2,77 | 20,48 ±2,19 | 12,97 ±1,34 | 8,35± 0,49 | 207,3 6± 19,41 | 112,8 4± 12,71 | 71,46 ±5,69 |

На основании о жизненном состоянии особей изученных ценопопуляций видов рода *Onobrychis* составлены виталитетные спектры (таблица 9).

Таблица 9 – Характеристика жизненности и виталитетного типа ценопопуляций *Onobrychis* Mill.

| Вид | № ЦП | Особь по классу виталитета, % | | | Q | I _Q | Индекс виталитета ЦП (IVC) | Виталитетный тип ценопопуляции |
|------------------------------|------|-------------------------------|------|------|-------|----------------|----------------------------|--------------------------------|
| | | а | в | с | | | | |
| <i>Onobrychis viciifolia</i> | 1 | 31,1 | 60,7 | 8,2 | 0,46 | 5,6 | 1,18 | Процветающая |
| | 2 | 28,8 | 49,2 | 22,0 | 0,39 | 1,8 | 1,15 | Процветающая |
| | 3 | 18,8 | 33,4 | 47,8 | 0,31 | 0,64 | 0,91 | Депрессивная |
| <i>Onobrychis jailae</i> | 1 | 12,8 | 61,7 | 25,5 | 0,37 | 1,46 | 1,17 | Процветающая |
| | 2 | 6,3 | 59,5 | 34,2 | 0,33 | 0,96 | 1,05 | Равновесная |
| | 3 | 46,4 | 20,6 | 33,0 | 0,34 | 1,02 | 1,02 | Равновесная |
| <i>Onobrychis miniata</i> | 1 | 32,5 | 52,5 | 15 | 42,5 | 2,83 | 1,04 | Процветающая |
| | 2 | 30,8 | 53,9 | 15,3 | 42,35 | 2,77 | 1,02 | Процветающая |
| | 3 | 12,8 | 59 | 28,2 | 35,9 | 1,27 | 0,93 | Процветающая |
| <i>Onobrychis pallasii</i> | 1 | 30 | 26,7 | 43,3 | 0,28 | 0,65 | 0,92 | Депрессивная |
| | 2 | 10 | 23,3 | 66,7 | 0,17 | 0,25 | 0,91 | Депрессивная |
| | 3 | 11,5 | 56 | 32,5 | 0,34 | 1,04 | 0,99 | Равновесная |

Установлено, что большинство изученных ценопопуляций *O. viciifolia* находятся в процветающем виталитетном состоянии, характерном для популяций видов, которые входят в состав нарушенных, рудеральных сообществ. При этом антропогенная деятельность приводит к формированию открытых участков, которые вследствие практически полного отсутствия конкуренции со стороны сопутствующих видов, занимаются особями эспарцета.

В свою очередь для большинства проанализированных ценопопуляций *O. jailae* характерно равновесное жизненное состояние, при котором складывающиеся взаимоотношения между особями с низкой, средней и высокой жизненностью, приводят к формированию эффекта группы, который повышает шансы выживания отдельных особей популяции.

Ценопопуляции *O. miniata* находятся в процветающем виталитетном состоянии, доля особей среднего класса виталитета колеблется в пределах 52,5-59%, что свидетельствует о высокой конкурентноспособности растений данного вида в ценозе, позволяющей успешно противостоять неблагоприятным факторам окружающей среды, в том числе и антропогенным.

Большинство изученных ценопопуляций *O. pallasii* находятся в угнетенном виталитетном состоянии. Причиной депрессивности указанных популяций вида может являться усиливающее негативное антропогенное влияние (строительство, выпас скота, рекреация). Растения эспарцета, произрастая в специфических ценологических условиях, обладают чертами стенобионтности по отношению к комплексу экологических факторов, при этом, даже незначительное угнетение, происходящее в ценозе, приводит к снижению жизненности особей данного вида.

Оценка семенной продуктивности популяций видов рода *Onobrychis* Mill. в Крыму

Для эспарцетов, произрастающих в Крыму, характерно исключительно семенное размножение, определены основные его параметры для изученных популяций видов рода. К таким показателям относятся потенциальная и реальная семенная продуктивность, коэффициент семенификации, репродуктивный успех. Усредненные значения указанных показателей для молодых, зрелых и старых генеративных особей представлены в таблице 10.

Следует отметить такой показатель, как коэффициент семенификации, представляющий собой отношение показателей реальной семенной продуктивности к потенциальной, колеблется в пределах от 9,3% для *O. pallasii* до 45% для *O. miniata*.

Таблица 10 – Показатели репродукции видов рода *Onobrychis* Mill.

| Вид | | ПСП, семязачатков на растении $\bar{x} \pm Sx / Cv$ | РСП, семян на растении $\bar{x} \pm Sx / Cv$ | Коэффициент семенификации $\bar{x} \pm Sx / Cv$ |
|------------------------------|----|--|--|---|
| <i>Onobrychis viciifolia</i> | g1 | 214,7±20,4/ 31,5 | 87,7±29,6 /55,2 | 36,6±3,8 /36,3 |
| | g2 | 1818,1±196,7/ 35,4 | 527,1±64,8/ 37,9 | 30,8±2,5/ 27,7 |
| | g3 | 219,4±97,4/ 71,0 | 73,9±12,5 /54,1 | 33,7±2,8 /26,6 |
| <i>Onobrychis miniata</i> | g1 | 531,4±24,1 /16,5 | 164,8±22,7 /41,9 | 34,3±44,1/42,9 |
| | g2 | 2168,2±136,6/ 20,3 | 932,9±74,9/ 25,4 | 44,6±2,7/ 19,2 |
| | g3 | 836,9±69,5 /25,4 | 144,7±21,6/ 44,1 | 16,1±2,4 /47,9 |
| <i>Onobrychis jailae</i> | g1 | 335,2±25,3/ 29,1 | 98,4±13,5/ 38,6 | 27,5±1,9/ 24,8 |
| | g2 | 2392,9±86,3/ 11,9 | 750,7±31,4/ 14,3 | 31,8±4,1/ 43,7 |
| | g3 | 529,4±18,4/ 11,7 | 101,5±6,7/19,5 | 17,9±1,4/ 25,2 |
| <i>Onobrychis pallasii</i> | g1 | 143,6±6,1/ 15,9 | 19,2±3,8 /48,4 | 13,4±2,7/ 55,2 |
| | g2 | 2199,6±53,2/ 7,8 | 197,4±17,2/ 28,3 | 9,3±1,1/ 31,5 |
| | g3 | 967,4±27,5/ 6,2 | 85,7±14,2/ 39,6 | 9,3±0,7/24,3 |

Примечание: \bar{x} – средняя арифметическая, Sx – ошибка средней арифметической, Cv – коэффициент вариации, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, РСП – реальная семенная продуктивность

Лабораторное проращивание семян показало, что тип прорастания семян всех изученных видов эспарцетов – надземный. Первые проростки появляются на 4 сутки у *O. viciifolia* – 7 сутки у *O. pallasii*, основная масса семян проросла на 11-15 сутки.

Доля проросших нормальных семян составила от 94% – *O. viciifolia*, до 1,5-2% – у *O. pallasii* (рисунок 2).

Анализ основных показателей, характеризующих размножение *O. pallasii* позволил сделать нам вывод о том, что процессы семенного размножения данного вида не могут в полной степени обеспечить восстановление оптимальной численности его ценопопуляций, которые подвергаются негативному воздействию, в том числе, и антропогенному. В связи с этим возможно рекомендовать создание искусственных волн омоложения.

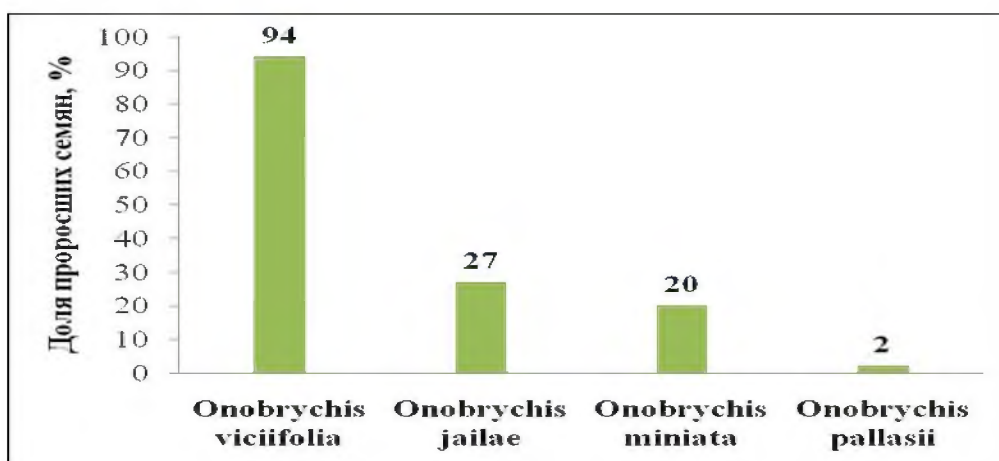


Рисунок 7 – Лабораторная всхожесть семян видов рода *Onobrychis* Mill.

РАЗДЕЛ 5 ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ РОДА *ONOBRYCHIS* MILL. В КРЫМУ

Оценку емкости местообитания видов рода *Onobrychis* проводили на основании анализа флористического состава фрагментов ассоциаций, в которых локализованы ценопопуляции видов рода. Использовали оригинальную программу "Pover", алгоритм для которой был специально разработан в Никитском ботаническом саду. Анализ дифференциации экологических ниш видов рода проводили с использованием базы "Экодата", созданной в лаборатории флоры и растительности сада.

Установлены минимальные и максимальные значения градаций, а также их оптимальные значения для каждой изученной ценопопуляции эспарцетов. На большинстве градиентов точка оптимума близка к модальному значению, что свидетельствует об относительной благоприятности условий местообитаний (рисунок 8).

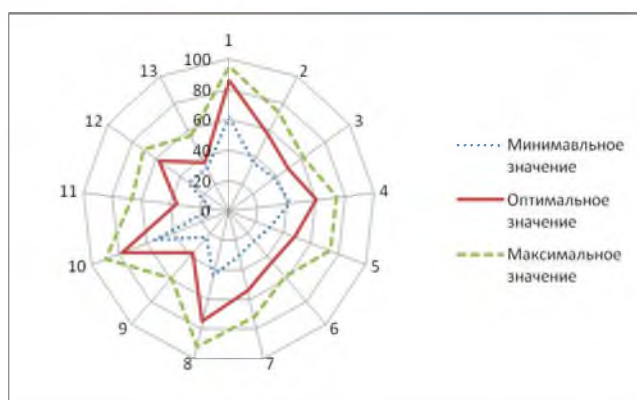
Рассчитан коэффициент асимметрии и эксцесс. В 60-70% случаев коэффициент асимметрии положителен, что свидетельствует о смещении моды в сторону более высокого значения и, как следствие, мы можем считать, что большинство видов в составе изученных фрагментов ассоциаций эутоничны.

Преобладание отрицательных значений коэффициента эксцесса свидетельствуют о наличии свободных регенерационных ниш в изученных ценопопуляциях, а также о том, что номенклатурные описания корректны.

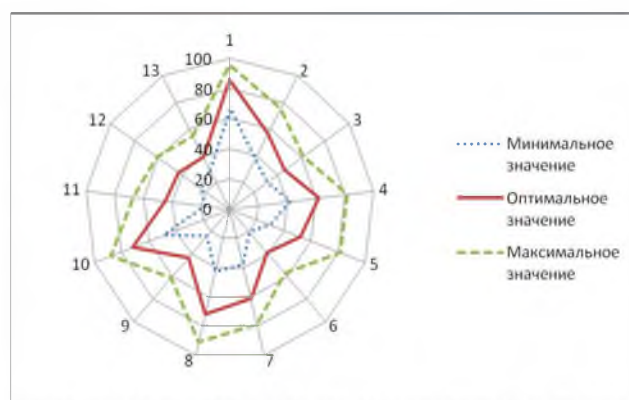
Кроме того, в ходе работы нами определена экологическая валентность (потенциальная и реализованная), а также степень выраженности стено- и эврибионтности видов рода в соответствии с методикой Л.А. Жуковой (2004).

Степень выраженности сено- и эвривалентности у изученных видов рода представлены на таблице 11. Установлено, что основными природными факторами ограничивающими распространение видов рода являются:

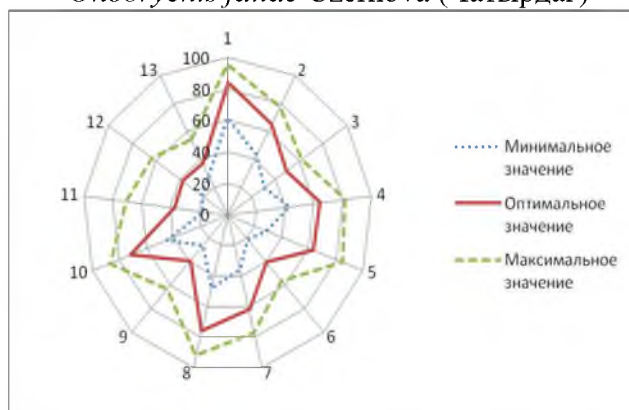
- процент освещения (при этом анализ занятого диапазона данной шкалы позволяет нам отнести исследованные виды рода к экологической группе эугелеофитов);
- омброрезим (соотношение осадков и испарения), при этом *O. viciifolia* и *O. jailae* можно отнести к субгумидной экологической группе, а *O. miniata* и *O. pallasii* – субаридной;
- содержание карбонатов в почве (оптимальное значение которого для эспарцетов колеблется около 5%);
- гранулометрический состав субстрата (оптимальное значение общей аэрации субстрата находится в пределах от 30 до 50%).



Onobrychis jailae Czernova (Чатырдаг)

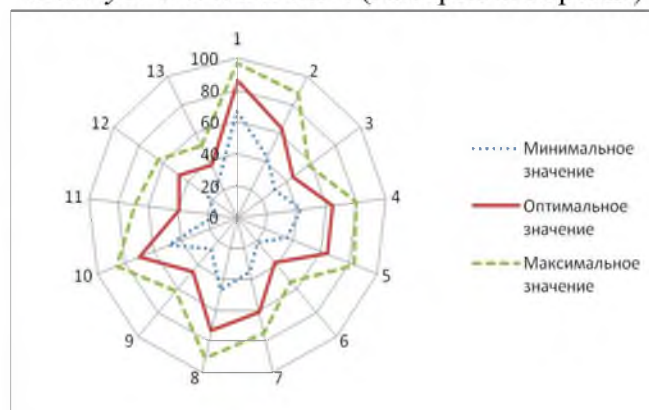


Onobrychis miniata Stev. (Ангарский перевал)



Onobrychis viciifolia Scop.

(с-в. часть г. Симферополя)



Onobrychis pallasii (Willd.) M.Bieb. (Скалистое)

Наименование осей: 1 – освещенность-затенение, 2 – температура воздуха, 3 – аридность-гумидность, 4 – криорежим, 5 – континентальность климата, 6 – увлажнение, 7 – переменность увлажнения, 8 – кислотность субстрата, 9 – солевой режим (анионный состав), 10 – содержание карбонатов, 11 – содержание азота, 12 – содержание гумуса, 13 – гранулометрический (механический) состав субстрата

Рисунок 8 – Ценопопуляции видов рода *Onobrychis* на градиентах факторов среды.

Экологические характеристики местообитаний ценопопуляций видов рода *Onobrychis* в Крыму позволяют проанализировать не только влияние отдельных факторов-ресурсов и факторов-условий, но также оценить воздействие всего комплекса показателей путем расчета индекса толерантности.

Большинство изученных видов рода являются гемистенобионтами по отношению к комплексу факторов-ресурсов и факторов-условий, исключением являются *Onobrychis miniata* и *Onobrychis viciifolia*, которые относятся к мезобионтам по отношению к совокупности климатических или почвенных факторов соответственно (таблица 12).

Таблица 11 – Степень выраженности стено- и эвривалентности у изученных видов рода *Onobrychis* Mill.

| Градиенты факторов-условий и факторов-ресурсов | <i>Onobrychis jailae</i> | <i>Onobrychis miniata</i> | <i>Onobrychis viciifolia</i> | <i>Onobrychis pallasii</i> |
|--|--------------------------|---------------------------|------------------------------|----------------------------|
| Освещенность-затенение | ГСВ | ГСВ | ГСВ | ГСВ |
| Температура воздуха | МВ | МВ | ГСВ | МВ |
| Аридность-гумидность | СВ | ГСВ | СВ | ГСВ |
| Криорежим | ГСВ | МВ | ГСВ | ГСВ |
| Континентальность климата | МВ | ГЭВ | МВ | МВ |
| Увлажнение | ГСВ | ГСВ | ГСВ | ГСВ |
| Переменность увлажнения | МВ | МВ | ГСВ | ГСВ |
| Кислотность субстрата | МВ | МВ | ГСВ | МВ |
| Солевой режим (анионный состав) | ГСВ | МВ | МВ | ГСВ |
| Содержание карбонатов | ГСВ | ГСВ | ГСВ | ГСВ |
| Содержание азота | МВ | МВ | ГЭВ | ГЭВ |
| Содержание гумуса | ГСВ | ГСВ | ГСВ | МВ |
| Гранулометрический состав субстрата | СВ | СВ | СВ | СВ |

Фракции валентности: СВ – стеновалентная, ГСВ – гемистеновалентная, МВ – мезовалентная.

Таблица 12 – Отношение изученных видов рода *Onobrychis* Mill. к комплексу факторов-ресурсов и факторов-условий

| Вид | Климатические факторы | | Почвенные факторы | | Климатические и почвенные факторы | |
|------------------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|-----------------------------------|----------------------|
| | Индекс толерантности | Группа толерантности | Индекс толерантности | Группа толерантности | Индекс толерантности | Группа толерантности |
| <i>Onobrychis jailae</i> | 0,41 | ГСБ | 0,44 | ГСБ | 0,42 | ГСБ |
| <i>Onobrychis miniata</i> | 0,46 | МБ | 0,44 | ГСБ | 0,45 | ГСБ |
| <i>Onobrychis viciifolia</i> | 0,40 | ГСБ | 0,49 | МБ | 0,42 | ГСБ |
| <i>Onobrychis pallasii</i> | 0,45 | ГСБ | 0,44 | ГСБ | 0,44 | ГСБ |

Примечание. Группы толерантности: СВ – стенобионты, ГСБ – гемистенобионты, МБ – мезобионты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Изученные виды рода *Onobrychis* на Крымском полуострове формируют популяции в составе томилляров, разнотравных степей, горных лугов и горных степей. Изученные популяции *Onobrychis miniata*, *Onobrychis viciifolia*, *Onobrychis jailae* находятся в относительно устойчивом состоянии, а *Onobrychis pallasii* – в уязвимом.

2. Изученные виды рода *Onobrychis* можно отнести к моноцентрической стержнекорневой каудексной биоморфе без партикуляции или с частичной поздней неспециализированной дезинтеграцией, с простым, чаще всего, полночленным онтогенезом. Согласно классификации Л.А. Жуковой (1995) онтогенез у всех исследованных видов рода *Onobrychis* можно отнести к I надтипу, А-типу и А2-подтипу.

3. Для *O. pallasii* и *O. jailae* установлена поливариантность развития, заключающаяся в выпадении некоторых стадий из онтогенеза особи или появление в индивидуальном развитии особи скрытогенеративного состояния. Поливариантность является результатом реализации жизненности особей указанных видов, а также элементом их адаптивной стратегии.

4. Несмотря на достаточно большое многообразие онтогенетических спектров, изученных ценопопуляций видов рода *Onobrychis*, характерным спектром для них будет центрированный тип с пиком на средневозрастных генеративных растениях. Такой тип спектра определяется особенностями биологии видов рода: относительно низкая всхожесть семян, значительная доля гибели молодой фракции популяции, относительно быстрый переход к цветению и плодоношению (чаще всего на следующий год после прорастания), замедленные темпы развития особей в генеративном периоде, (от 3-4 лет (*Onobrychis viciifolia*) до 6-8 (10) лет), а также непродолжительный постгенеративный период.

5. Тип размещения особей в ценопопуляциях видов рода *Onobrychis* является агрегированным (контагиозным). Наиболее оптимальные условия для прорастания и дальнейшего развития особей видов рода характеризуются низким проективным покрытием травостоя. Заращение сообществ и образование дерновин у злаков изменяют условия среды и влияют, в первую очередь, на молодую фракцию ценопопуляций, приводя к элиминации и сокращению ее численности.

6. Для всех изученных видов рода, произрастающих в Крыму, характерно исключительно семенное размножение. При этом репродуктивная стратегия видов рода обеспечивается путем самоподдержания ценопопуляций за счет банка семян в почве. Однако процессы семенного размножения *Onobrychis pallasii* не могут в полной степени обеспечить восстановление оптимальной численности ценопопуляций, подвергшихся негативному воздействию, в том числе, и антропогенному. В связи с этим возможно рекомендовать создание искусственных волн омоложения.

7. Большинство исследованных видов рода *Onobrychis* имеют относительно низкие показатели толерантности к экологическим факторам (факторам-ресурсам и факторам-условиям). Такая относительно низкая экологическая толерантность большинства изученных видов рода не дает преимущества в межвидовой конкуренции, препятствует распространению этих видов в неспецифических для них местообитаниях, а также может снижать их устойчивость при антропогенных стрессах.

8. *Onobrychis viciifolia* можно отнести к группе рудералов-пациентов и, таким образом, он имеет важное значение в восстановлении антропогенно нарушенной растительности. *Onobrychis miniata*, в свою очередь, является типичным пациентом или стресс-толерантом, обладает достаточной экологической пластичностью и устойчивостью к умеренной антропогенной нагрузке и может быть рекомендован как кормовое и декоративное растение в условиях обедненных почв и низкой влажности субстрата.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫЙ АВТОРОМ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК

1. Вахрушева, Л.П. Возрастные спектры ценопопуляций *Onobrychis pallasii* (Willd.) M. Bieb. в различных эколого-ценотических условиях Крымского предгорья/ Л.П.Вахрушева, Д.А.Скляренко., **Е.А. Брынза** // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Сборник научных трудов. – 2005. – Вып. 15. – С. 44-49.
2. Вахрушева, Л.П. Дифференциация возрастных состояний *Onobrychis pallasii* (Willd.) M. Bieb. по морфологическим признакам надземных органов/ Л.П. Вахрушева, **Е.А. Брынза**// Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. Сборник научных трудов –2008. – Симферополь. – С. 45-49.
3. **Брынза, Е.А.** Состояние двух ценопопуляций *Onobrychis pallasii* (Willd.) Bieb/ Е.А. Брынза //Бюллетень ГНБС. – 2014. – Вып. 110. – С.20–25.
4. **Брынза, Е.А.** Морфоструктура особей и диагностический комплекс ключевых признаков онтогенетических состояний в ценопопуляциях *Onobrychis viciifolia* Scop./ Е.А. Брынза //Бюллетень ГНБС. – 2014. – Вып. 113. – С.28–34.
5. **Брынза, Е.А.** Онтогенетическая структура ценопопуляций *Onobrychis miniata* Stev. (Fabaceae) в Крыму/ Е.А. Брынза, В.В. Корженевский// Растительный мир Азиатской России. – 2017. – № 2 (26). – С. 19-26.

Статьи в прочих изданиях

6. **Брынза, Е.А.** Семенная продуктивность *Onobrychis pallasii* (Willd.) M. Bieb./ Е.А. Брынза// Пятый открытый съезд фитобиологов Причерноморья (Херсон, 25 апреля 2013 г.). Сборник тезисов докладов. – Херсон: ХДУ, 2013. – С. 41.
7. **Брынза, Е.А.** Динамика ценопопуляций *Onobrychis pallasii* (Willd.) M. Bieb./ Е.А. Брынза// Проблемы и перспективы исследования растительного мира: Материалы международной научно-практической конференции молодых ученых (13-16 мая 2014, г. Ялта). – Ялта, 2014.– 245с.
8. **Брынза, Е.А.** Характеристика ценопопуляций *Onobrychis viciifolia* Scop. в Крыму/ Е.А.Брынза, В.В. Корженевский // Бюлл. Главного бот. сада. – 2015. – № 4. – С.40-45.
9. **Брынза, Е.А.** Пространственная структура узколокального эндемика Крымского полуострова *Onobrychis jailae* Czernova (Fabaceae)/ Е.А. Брынза// Природное наследие России: сб. науч. ст. Междунар. научн. конф., посвящ. 100-летию национального заповедного дела и Году экологии в России (г. Пенза, 23-25 мая 2017 г.)/ под ред. д-ра биол. наук, проф. Л.А. Новиковой. – Пенза: Изд-во ПГУ, 2017.– С. 119-122.
10. **Брынза, Е.А.** Онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций эндемика Крымского полуострова *Onobrychis jailae* Czernova (Fabaceae)/ Е.А. Брынза// Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования // Сборник материалов III Международной научно-практической конференции, посвященную 85-летию Астраханского государственного университета. ФГБОУВО «Астраханский государственный университет», Астрахань, 21-26 августа 2017 г. – Астрахань: Издатель: Сорокин Роман Васильевич, 2017. – С. 22-29.