

УДК [582.736:581.55]:470.57

DOI: 10.24412/2072-8816-2023-17-2-165-177

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *LINUM FLAVUM* (LINACEAE) В УРОЧИЩЕ УХТИНСКИЕ СТЕПИ (ПЕНЗЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2023 Ю.А. Фатюнина*, С.Н. Артемова**, А.Е. Щеглов

Пензенский государственный университет

ул. Красная, 40, Пенза, 440026, Россия

*e-mail: vyal81@mail.ru

**e-mail: art-serafima@yandex.ru

Аннотация. В урочище Ухтинские степи *Linum flavum* входит в состав разнотравных настоящих лугов, длиннокорневищных остепненных лугов, разнотравных луговых степей, разнотравных настоящих степей. В слабо нарушенных сообществах вид играет роль ассектатора с проективным покрытием не более 2–4%. В нарушенных разреженных сообществах его присутствие возрастает до 10–20 абс. %. Онтогенез *L. flavum* включает 3 периода и 9 возрастных состояний; морфогенез состоит из фазы первичного побега и первичного куста. Ценопопуляция характеризуется высокой экологической плотностью, бимодальными спектрами с высоким участием ювенильных и/или имматурных первой подгруппы особей и раннегенеративных и зрелых генеративных особей, высокой способностью к самоподдержанию численности путем семенного размножения.

Ключевые слова: онтогенез, онтогенетическая структура, ценопопуляция, *Linum flavum*, редкий вид

Поступила в редакцию: 23.12.2022. **Принято к публикации:** 15.04.2023.

Для цитирования: Фатюнина Ю.А., Артемова С.Н., Щеглов А.Е. 2023. Демографические особенности ценопопуляции *Linum flavum* (Linaceae) в урочище Ухтинские степи (Пензенская область). — Фиторазнообразие Восточной Европы. 2023. 17(2): 165–177. DOI: 10.24412/2072-8816-2023-17-2-165-177

ВВЕДЕНИЕ

Linum flavum L. – редкий вид флоры европейской части России (Gubanov et al., 2003). Включен в 16 региональных Красных книг, в том числе в четырех субъектах со статусом 1 «вид под угрозой исчезновения» (Voronkina, 2015; Oktyabryova, 2018; Sokolov, Sokolova, 2019; Senator, Gafurova, 2020); в пяти субъектах со статусом 2 «сокращающийся в численности вид» (Levin, 2003; Nedosekina, 2014; Semenishchenkov, 2016; Votnikov, 2017; Sheremeteva, 2020), в пяти субъектах со статусом 3 «редкий вид» (Agafonov, 2011; Zernov, 2013; Теумуров, 2017; Kazakova, 2021), в том числе и в Пензенской области (Leonova, Zaplatin, 2013); в Самарской области имеет статус 5 «восстанавливающийся в численности вид» (Mitroshenkova et al., 2017); в Белгородской области – статус 6 «особо ценный вид» (Kolchanov, 2007).

Уязвимость вида в современной биосфере связывают с особенностями его экологии. Ареал этого степного и лесостепного вида резко сократился в результате распашки, палов, чрезмерного выпаса (Zernov, 2013; Теумуров, 2017). Вместе с тем, неблагоприятно сказывается на состоянии популяций и полное отсутствие выпаса с последующим олуговением, в результате чего вид вытесняется луговыми травами и кустарниками (Ка-

zakova, 2021). В северной части ареала, где вид занимает преимущественно хорошо прогреваемые южные склоны на выходах карбонатных пород, местообитаниям угрожает добыча строительных материалов (Levin, 2003; Kolchanov, 2007). Из-за декоративности генеративных особей популяции страдают от сбора растений на букеты (Nedosekina, 2014).

В Пензенской области *L. flavum* приурочен к ковыльным и луговым степям, сухим и остепненным лугам, лесным полянам и опушкам, предпочитая черноземные карбонатные почвы, особенно меловые субстраты (Solyanov, 1998; Novikova, 2012; Vasjukov, Saksonov, 2020). Известно 13 местообитаний (Leonova, Zaplatin, 2013). Местообитание в урочище Ухтинские степи обнаружено относительно недавно и еще не изучено. В связи с этим, цель работы – выявить демографические особенности ценопопуляции *L. flavum* в урочище Ухтинские степи для оценки ее состояния.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось в июле – сентябре 2022 г. Изучение жизненной формы осуществлялось по методикам И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962; Serebryakov, 1964) и Т.И. Серебряковой (Serebryakova, 1972). Изучение онтогенеза и описание возрастных состояний проводилось на основе метода, разработанного Т.А. Работновым (Rabotnov, 1960); дополненного А.А. Урановым (Uranov, 1975). Всего изучено около 50 растений разных возрастных состояний.

Для изучения возрастного спектра ценопопуляции были заложены 13 учетных площадей (УП) размером 2×2 м (4 м²). На каждой из них посчитано количество особей ювенильного (j), имматурного (im1, im2), виргинильного (v1, v2) и генеративного (g1, g2, g3) возрастных состояний.

Для характеристики ценопопуляции использовали следующие коэффициенты: индекс возрастности Δ по А.А. Уранову (Uranov, Smirnova, 1969) с уточнениями Л.А. Животовского (Zhivotovskiy, 2001), индекс эффективности ω по Л.А. Животовскому, индекс возобновляемости, индекс генеративности (Zlobin et al., 2013).

Для определения фитоценотической приуроченности на каждой УП было выполнено полное геоботаническое описание по традиционной методике: определено общее проективное покрытие (ОПП) и проективное покрытие отдельных видов (ПП). Принадлежность фитоценоза к растительной ассоциации определяли на основании эколого-фитоценотической классификации растительности на доминантной основе (Ipatov, Mirin, 2000). Латинские названия растений приводятся в соответствии со стандартами, принятыми в базе данных International Plant Names Index (IPNI).

Урочище Ухтинские степи расположено на западной окраине с. Ухтинка (Бессоновский район Пензенской области), на левобережном склоне долины р. Пензятка южной экспозиции. Участок включает Ухтинский овраг и примыкающую к нему с востока залежь общей площадью около 0.5 га. Овраг представляет собой результат длительного процесса эрозии – большой объем пролювиальных отложений в конусе выноса свидетельствует о не менее чем 300-летнем возрасте оврага. На современном этапе активные эрозионные процессы протекают в средней части оврага (7 крупных отвершков – результат боковой эрозии) и на склонах оврага (крутые стенки с обнажениями). Вершины отвершков растут как сверху (эрозионный тип), так и снизу в результате вымывания мелкозема подземными водами (ендовидный тип). На склонах происходят активные оползневые процессы. В устье оврага наблюдается процесс затухания эрозии и превращения его в балку. В днище оврага есть выход грунтовых вод. В верхней части происходит зарастание склонов. Овраг расположен на землях сельскохозяйственного назначения. В верховьях на пологом склоне водораздела водосборная площадь занята пашней. Склоны речной долины в основном залужены. Приняты активные меры по борьбе

с ростом оврага: в верхней части – водорегулирующее сооружение (обваловка), на склонах – лесополоса, созданная, судя по возрасту деревьев, 15–20 лет назад. В настоящее время эрозионные процессы захватывают лесополосу (эффект «пьяного леса»).

Эрозионные процессы обусловлены особенностями геологического строения речной долины р. Пензятка. Коренные породы верхнего мела (иссинская толща) сложены в основном известковистыми глинами (карбонатными). Склоны водораздела в верховьях перекрыты четвертичными отложениями – древним делювием, представленным суглинками с лессоидами и прослоями песка и щебня, играющим роль материнских пород для распространенных здесь черноземов. Присутствие мелкодисперстных частиц (лесса) способствует вымыванию их подземными водами (суффозии), что ведет к росту оврага эндовидного типа. Известковистая глина, выступает в роли водоупора, набухает и является скользящей поверхностью, что способствует оползневым процессам. Кроме того, восточная часть Приволжской возвышенности испытывает медленные процессы поднятия, вызывая вторичные врезания оврага.

В период активного сельскохозяйственного использования окружающих территорий крутые склоны оврага стали убежищем для ряда степных и луговых видов, уничтоженных при распашке остальных участков; некоторые виды, среди которых и *L. flavum* сейчас восстанавливают свои позиции на залежи.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фитоценотическая приуроченность. *L. flavum* в Ухтинских степях наиболее часто обнаруживается в составе сообществ разнотравных луговых степей (табл. 1) с доминированием льна желтого (асс. *шалфеевомутовчато-желтольнов*ая – УП № 1, асс. *типчакково-желтольнов*ая – УП № 2), асс. *желтольнов*ая – УП № 2а, УП № 11, асс. *обыкновеннорепешоково-желтольнов*ая – УП №3, асс. *узколистномятликово-желтольнов*ая – УП № 9, УП № 10) и астры итальянской (асс. *тырсовобереговокострецово-итальяноастров*ая – УП №5, асс. *тырсово-итальяноастров*ая – УП № 8). Кроме того, *L. flavum* принимает участие в формировании дерновиннозлаковых (асс. *итальяноастрово-тырсов*ая – УП №4) и разнотравных настоящих степей (асс. *обыкновеннорепешоково-мутовчатошалфеев*ая – УП № 7), а также разнотравных настоящих лугов (асс. *узколистномятликово-узколистнопогремков*ая – УП № 6) и длиннокорневищных остепненных лугов (асс. *желтольново-наземнойейников*ая – УП № 2б).

Роль льна желтого в изученных сообществах сильно варьирует в зависимости от их строения. Число растений *L. flavum* на 1 м² изменяется от 7 до 60, в среднем – 25. В слабо нарушенных выпасом луговых степях со *Stipa tirs*a Steven и *Aster amellus* L. (УП № 4, УП № 5) с ОПП 60–70%, лен желтый играет роль ассектатора, его доля не превышает 2–3%. В разнотравных настоящих степях с высоким участием *Salvia verticillata* L. и *Agrimonia eupatoria* L. (УП №7, ОПП 80%), доля *L. flavum* тоже низкая – 4%.

В сообществах, развивающихся на залежах, *L. flavum* увеличивает присутствие до 10–20%. Чем ниже сомкнутость растительного покрова, тем заметнее участие *L. flavum*. При уменьшении сомкнутости растительного покрова до 40% (УП № 2, УП № 3) – 20% (УП № 2а, УП № 11) доля льна желтого возрастает до трети и даже половины общего проективного покрытия.

Важно отметить, что *L. flavum* даже какое-то время может удерживаться в сообществах остепненных лугов с таким мощным конкурентом как *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth (УП № 2б), выступая в роли содоминанта. Таким образом, на залежах разного возраста *L. flavum* ведет себя как содоминант и доминант, проявляя признаки эксплерентной стратегии.

Таблица 1. Характеристика ценопопуляции *L. flavum* в «Ухтинских степях»
Table 1. Characteristics of the *L. flavum* cenopopulation in the «Ukhtinskie stepi»

| УП Ас cou nti ng are а | Плот ность, шт/м ² Densit у, pcs/m ² | Название ассоциации – ОПП, % (доля <i>L. flavum</i> , %) Association name – total projec tive cover, % (share of <i>L. flavum</i> , %) | Абс. макси мум, % Absolute maxi mum, % | Δ | ω | Тип ЦП по клас сифика ции «Δ – ω» Type of cenopor pulation by classi fication «Δ – ω» | I _{воз.} % I _{age} % | I _{ген.} % I _{gen} % |
|--|---|--|---|------|------|---|---|---|
| 1 | 24.5 | Шалфеевомутовчато-желтольновья разнотравных луговых степей – 56 (20) | im1 (28.6) g1 (16.3) | 0.15 | 0.33 | Молодая | 76 | 25 |
| 2 | 31.8 | Типчаково-желтольновья разнотравных луговых степей – 43 (14) | j (78.7) | 0.04 | 0.13 | Молодая | 96 | 4 |
| 2а | 55.0 | Желтольновья разнотравных луговых степей 21 (9.5) | j (84.5) g1 (4.0) | 0,04 | 0,14 | Молодая | 93 | 7 |
| 2б | 59.8 | Желтольново-наземнойниковая длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов – 45 (13) | j (89.1) g2 (3.7) | 0.06 | 0.14 | Молодая | 92 | 8 |
| 3 | 21.0 | Обыкновеннорепешоково-желтольновья разнотравных луговых степей – 38 (20) | j (58.3) g2 (23.8) | 0.15 | 0.36 | Молодая | 69 | 31 |
| 4 | 7.0 | Итальяноострово-тырсовая дерновиннозлаковых луговых степей – 59 (2) | j (46,4) | 0.09 | 0.22 | Молодая | 89 | 11 |
| 5 | 15.0 | Тырсо-береговокострецово-итальяноостровья разнотравных луговых степей 70 (3) | j (88.0) g1 (10.0) | 0.07 | 0.19 | Молодая | 87 | 13 |
| 6 | 11.5 | Узколистномятликово-узколистнопогремковая разнотравных настоящих лугов – 40 (5) | j (52.7) g2 (15.9) | 0.17 | 0.34 | Молодая | 70 | 30 |
| 7 | 15.8 | Обыкновеннорепешоково-мутовчатошалфеевая разнотравных настоящих степей – 80 (4) | j (71.4) g2 (20.6) | 0.12 | 0.28 | Молодая | 79 | 21 |
| 8 | 28.0 | Тырсово-итальяноостровья разнотравных луговых степей – 55 (6) | j (86.6) g2 (8.1) | 0.08 | 0.18 | Молодая | 88 | 12 |
| 9 | 22.5 | Узколистномятликово-желтольновья разнотравных луговых степей – 46 (20) | j (74.4) g1 (8.8) | 0.08 | 0.21 | Молодая | 84 | 16 |
| 10 | 13.8 | Узколистномятликово-желтольновья разнотравных луговых степей 30 (7) | j (72.7) g1 (3.6) | 0.06 | 0.15 | Молодая | 93 | 7 |
| 11 | 18.5 | Желтольновья разнотравных луговых степей – 25 (10) | j (68.9) g1 (13.5) | 0.10 | 0.23 | Молодая | 80 | 20 |

Особенности онтогенеза. *L. flavum* – это многолетнее стержнекорневое каудексное травянистое растение. В урочище Ухтинские степи было выделено 3 возрастных периода и 9 возрастных состояний (табл. 2).

Таблица 2. Онтогенез *L. flavum* в урочище «Ухтинские степи»
Table 2. Ontogeny of *L. flavum* in the tract «Ukhtinskie stepi»

| Признак Feature | j | im1 | im2 | v | g1 | g2 | g3 |
|---|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|----------------|--------------|
| Высота вегетативного побега, см Vegetative shoot height, cm | 1.5 ±0.3 | 6.6 ±0.8 | 12.8 ±0.4 | 21.4 ±0.4 | 15.7 ±0.6 | 18.9 ±1.6 | – |
| Высота генеративного побега, см Height of generative shoot, cm | – | – | – | – | 37.7 ±1.7 | 48.2 ±1.6 | 33.6 ±1.2 |
| Число вегетативных побегов, шт. Number of vegetative shoots, pcs. | 1.0 ±0.0 | 1.0 ±0.0 | 2.3 ±0.2 | 1.6 ±0.4 | 2.5 ±0.3 | 1.7 ±0.6 | – |
| Число генеративных побегов, шт. Number of generative shoots, pcs. | – | – | – | – | 1.2 ±0.2 | 7.9 ±2.9 | 1.8 ±0.4 |
| Число листьев на побеге*, шт. Number of leaves on the shoot*, pcs. | 3.5 ±0.5 | 9.6 ±1.1 | 12.6 ±0.6 | 17.6 ±1.2 | 25.7 ±0.8 | 27.2 ±0.7 | 26.4 ±1.0 |
| Число листьев на растении*, шт. Number of leaves on the plant*, pcs. | 3.5 ±0.5 | 9.6± 1.1 | 29.5 ±3.2 | 35.1 ±6.5 | 40.0 ±3.7 | 253.4 ±77.7 | 49.6 ±9.5 |
| Длина листа, см Sheet length, cm | 0.6 ±0.1 | 1.4 ±0.1 | 2.7 ±0.1 | 3.8 ±0.2 | 3.7 ±0.2 | 3.3 ±0.1 | 2.9± 0.1 |
| Ширина листа, мм Sheet width, mm | 3.0 ±0.1 | 4.6 ±0.3 | 8.0± 0.3 | 10.4 ±0.3 | 8.3 ±0.2 | 7.4 ±0.2 | 6.3 ±0.4 |
| Число боковых корней, шт. Number of lateral roots, pcs. | 10.0 ±1.0 | 12.0 ±3.0 | 13.0 ±3.0 | 13.0 ±2.5 | 15.0 ±1.2 | 17.0 ±3.2 | 14.0 ±1.1 |
| Длина корня, см Root length, cm | 4.0 ±0.8 | 10.0 ±1.0 | 12.3 ±0.8 | 17.2 ±0.8 | 19.0 ±2.1 | 20.0 ±1.2 | 21.0 ±1.9 |
| Число цветков на побеге, шт. Number of flowers on the shoot, pcs. | – | – | – | – | 18.0 ±1.9 | 17.9 ±2.0 | 18.2 ±1.6 |
| Число цветков на растении, шт. Number of flowers on the plant, pcs. | – | – | – | – | 23.1 ±4.2 | 183.9 ±38.5 | 35.3 ±3.2 |

*для генеративных особей – без учета вегетативных побегов

*for generative individuals – excluding vegetative shoots

Латентный период представлен семенем. Семена 0.3–0.4 см в длину, 0.1–0.2 см в ширину, яйцевидной форм, с блестящей поверхностью, гладкие; окраска темно-коричневая, к краям переходящая в светло-бурую или желтую.

Прегенеративный период. Для вида характерно надземное прорастание. В период наблюдений проростки отсутствовали, так как уже достигли следующего – ювенильного – возрастного состояния. J-особь представляет собой удлиненный побег высотой до 2 см, в том числе эпикотиль 4–5 мм, гипокотиль 15 мм. Семядоли 2–3 мм в длину и 1 мм в ширину; во вторую декаду июля желтые или бурые сухие. Настоящих листьев 3–5, до 6 мм в длину, до 3 мм в ширину. Подземные органы представлены стержневой корневой системой; главный корень длиной 5 см, диаметром до 0.5 мм. Боковые корни тонкие, в числе 9–12. Продолжительность j-состояния 1 год. На следующий год растения переходят к имматурному состоянию, либо отмирают.

Имматурные особи ясно дифференцируются на 2 подгруппы: im1 – однопобеговые растения высотой 4.5–9.5 см, с 8–14 листьями длиной 12–16 мм, шириной 4–5 мм. По-

бег развивается из почки на гипокотиле, нарастание симподиальное. Начинает формироваться каудекс – главный корень сокращается и втягивает основание побега в почву, закладываются почки возобновления. Возраст особей ясно определяется по числу перевершиниваний. Продолжительность этого этапа онтогенеза – от 1–2 года до 4 лет в условиях затенения. С началом ветвления растения переходят к im2-возрастному состоянию. Ежегодно трогаются в рост 2–3 почки на каудексе, следовательно, число побегов увеличивается до 2–3. Продолжительность этого состояния определить труднее, видимо, от 1 до 2–3-х лет. Высота побегов увеличивается до 9.0–14.5 см. По числу листьев на каждом побеге (8–17) im2-особи практически не отличаются от im1-растений, но листья крупнее – длиной 2.3–3.0 см, шириной 7–9 мм. Главный корень удлиняется до 15 см. Некоторые исследователи не видят оснований для дифференцировки имматурного возрастного состояния на подгруппы (Klimachyeva, 2018), но, по нашему мнению, это оправдано.

Виргинильные растения формируют от 1 (редко, обусловлено пониженной жизнеспособностью) до 4 побегов высотой до 17.5–23.0 см, количество листьев на побеге возрастает до 11–23, размеры листа увеличиваются до 3.0–5.0 см в длину и 9–12 мм в ширину. Продолжительность состояния от нескольких месяцев до нескольких лет. Таким образом, в наиболее благоприятных условиях лен желтый на третий год с момента прорастания семени может перейти к генеративному периоду онтогенеза.

Генеративные особи ясно дифференцируются на 3 подгруппы. У раннегенеративных растений 1–2 генеративных побега высотой 28–45 см и 1–4 вегетативных побега виргинильного облика высотой 9–17 см. Диаметр стебля составляет 1–2 мм. Каудекс небольшой, диаметром до 1.5–3.0 мм, с небольшим числом следов отмерших прошлогодних побегов. Число листьев в префлоральной части генеративных побегов составляет от 22 до 30. Длина листа варьирует от 3.3 до 4.4 см, ширина – от 7 до 10 мм. На генеративных побегах листья несколько мельче, чем на виргинильных. Число цветков на побеге колеблется от 8 до 25, на растении от 8 до 38.

У g2-особей вегетативные побеги встречаются намного реже, их число всегда намного меньше, чем генеративных побегов. Количество генеративных побегов варьирует от 4 до 25, высота – от 29 до 59 см. Диаметр стебля несколько увеличивается по сравнению с g1 до 1.5–3.0 мм. Диаметр каудекса – от 4.5 до 8.0 мм. По облиственности генеративного побега в префлоральной части g1- и g2-особи достоверно не отличаются, но из-за увеличения числа побегов облиственность особи возрастает до 106–712 листьев. Длина листа варьируют значительно больше, чем у g1-особей, но средние значения близки. По среднему числу цветков на побеге g1- и g2-особи достоверно не отличаются (при большем диапазоне изменчивости у g2-особей – от 5 до 72). Но из-за значительного увеличения числа побегов общее число цветков на растении существенно возрастает до 75–378 (в среднем почти в 8 раз). Это период максимального расцвета растения и его наибольшей семенной продуктивности. По мере старения, растение переходит к позднегенеративному состоянию.

Позднегенеративные особи обнаруживают сходство g1-особями по числу генеративных побегов (1–2), их высоте (22–39 см), диаметру стебля (1–2 мм), облиственности особи (25–109), по числу цветков у одной особи (10–30). Однако есть 2 существенных отличия, по которым их можно дифференцировать без выкапывания. У g3-особей отсутствуют вегетативные побеги. Кроме того, g3-особь имеет вид более рыхлого куста (в отличие от компактного у g1-особей) за счет того, что побеги на каудексе формируются только по периферии, а его центральная часть несет многочисленные следы отмерших побегов. Диаметр каудекса всегда больше 10 мм. Партикуляция, свойственная другим видам данной жизненной формы в этом возрасте, нами не была отмечена, видимо, из-за в целом небольшого диаметра каудекса и малочисленности побегов.

Растения на постгенеративном этапе развития, обычно свойственные каудексным поликарпикам (Zaugolnova, Smirnova, 1978; Zhukova, 1995), нами обнаружены не были,

хотя самарские исследователи обнаружили в небольшом количестве субсенильные особи (Klimachyeva, 2018).

Онтогенетический анализ показал (рис. 1), что онтогенетические спектры *L. flavum* двувёршинные. Первый максимум наблюдается на j- и, отчасти, на im1-особях. Число j-особей изменяется от 3 до 53 экз./м² – (в среднем 18 экз./м²), что составляет от 26 до 89 % особей (в среднем 69 %). Это связано с большим количеством мелких семян, которые ежегодно образуются и прорастают, особенно укрытые степным войлоком. Число im1-особей уже заметно ниже – 0–7, в среднем 1,8 экз./м², или 0,0–15,9 %, (за исключением УП №1 и УП №4, где участие im1-особей остается значительным – до 28,6–39,2%). Таким образом, в среднем на долю im1-растений приходится 10,3%.

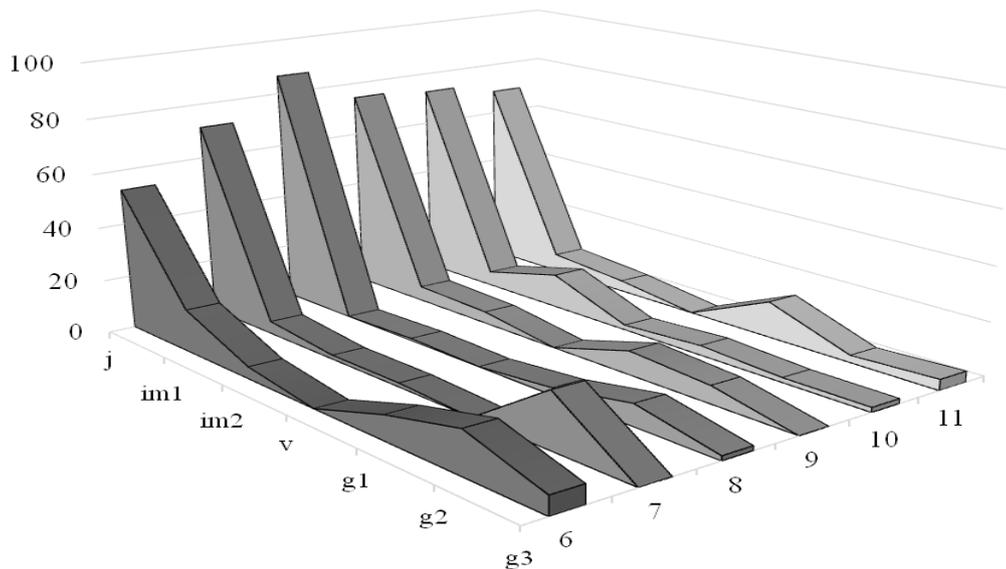
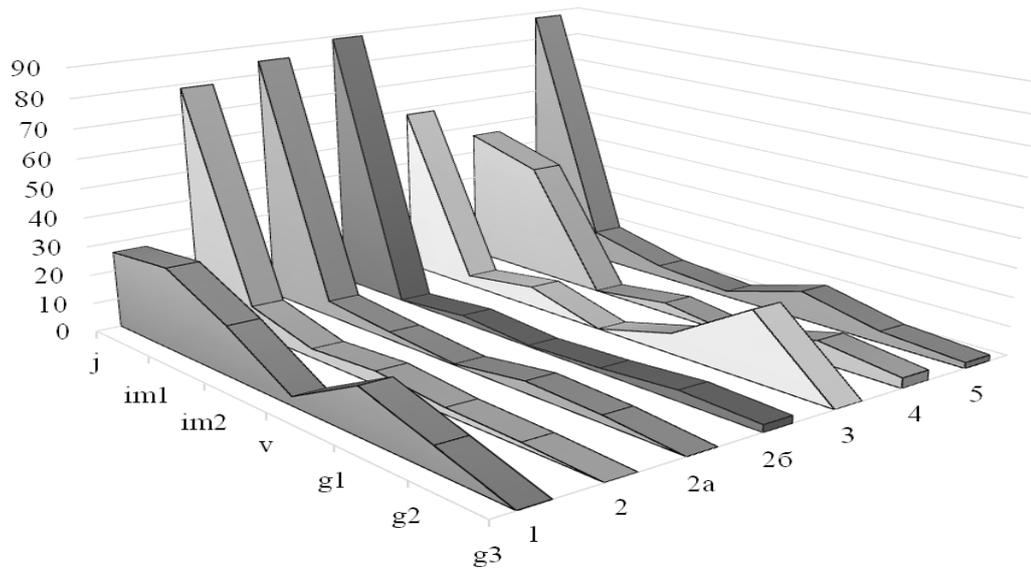


Рис. Онтогенетические спектры *L. flavum* в «Ухтинских степях», %.

Fig. Ontogenetic spectra of *L. flavum* in the «Ukhtinskies stepi», %

Число im2-особей также снижается до 0,0–4,3 экз./м² (в среднем 1,1 экз./м²) – то есть до 0–17 % (в среднем 5%). Наименее многочисленна группа v-растений – до 0,0–1,5 экз./м² (в среднем 0,3 экз./м²); v-особи не обнаружены на 5 площадках из 13-ти изученных. Их вклад в структуру популяции – от 0 до 6% (в среднем 1,3 %).

Второй максимум наблюдается на g1- (5 учетных площадей) или g2-особях (8 учетных площадей). Это связано с увеличением продолжительности пребывания в этом состоянии по сравнению с особями прегенеративного периода.

Число g1-особей изменяется от 0 до 4 экз./м² (в среднем 1.4 экз./м²), или 0.0–16.3 % (в среднем 6.1 %). Число g2-особей – от 0.3 до 5 экз./м² (в среднем 1,6 экз./м²), их доля варьирует в диапазоне от 1.5 до 23.8 % (в среднем 8.2 %).

Анализ онтогенетических спектров позволяет оценить состояние популяции (Zhukova, 1967; Zaugolnova, 1976; Smirnova et al., 1976; Populyatsionnaya ..., 1994; Smirnova, 2004; Osmanova, Zhivotovskiy, 2020). Сопоставляя полученные нами результаты с данными самарских экологов, можно прийти к выводу, что онтогенетические спектры льна желтого в Ухтинских степях кардинально отличаются от таковых в «Самарской Луке», где наблюдаются одновершинные спектры с максимумом на g2-особях (31.8 %), при значительном участии g3- и g1-особей (25.6 и 18.3 % соответственно), заметной ролью v-растений (17.7%) и очень скромным вкладом в структуру популяции проростков, ювенильных и имматурных особей (1.3, 1.0 и 2.4 % соответственно) (Klimachyeva, 2018). Так как авторы больше не приводят никаких характеристик популяции (плотности популяции, фитоценотической приуроченности), то интерпретировать эти различия трудно. Возможно, низкая доля проростков и ювенильных особей связана с высокой сомкнутостью растительных сообществ, значительной конкуренцией, отсутствием нарушений по сравнению с «Ухтинскими степями», где постоянно образующиеся нарушения почвенно-растительного покрова снижают конкуренцию и создают условия для приживаемости семян. Также благоприятны и зоогенные нарушения, создаваемые муравьями. Хотя это не объясняет большой доли ювенильных особей на ненарушенных хорошо задернованных участках Ухтинских степей (УП№4, УП№5). Еще одной возможной причиной может быть флуктуационная динамика, поэтому требуются дальнейшие наблюдения.

По классификации «Δ – ω» ценопопуляция *L. flavum* в урочище Ухтинские степи принадлежит к группе молодых (показатель Δ варьирует от 0.04 до 0.17, в среднем 0.09; показатель ω – от 0.13 до 0.36, в среднем 0.22). Об этом же свидетельствуют и высокие индексы возобновляемости (69–96%, в среднем 84%) в сочетании с низкими индексами генеративности (4–31%, в среднем 16%) (табл. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, онтогенез *L. flavum* в Ухтинских степях включает 3 периода и 9 возрастных состояний; постгенеративный период онтогенеза не выражен. Морфогенез *L. flavum* как каудексного поликарпика состоит из двух фаз: первичного побега (онтогенетические состояния: p, j, im1) и первичного куста (онтогенетические состояния: im2, v, g1, g2, g3). Вид имеет моноцентрическую биоморфу, так как размножается только семенами, вегетативно неподвижен.

L. flavum в Ухтинских степях входит в состав разнообразных сообществ от разнотравных настоящих лугов, длиннокорневищных остепненных лугов до разнотравных луговых и настоящих степей. В слабо нарушенных сообществах он играет роль ассектатора с ПП не более 2–4%. В нарушенных разреженных сообществах его присутствие возрастает до 10–20 абс.%, *L. flavum* играет роль содоминанта и доминанта, демонстрируя, таким образом, признаки эксплерентной стратегии.

Ценопопуляция *L. flavum* в Ухтинских степях характеризуется высокой экологической плотностью. Анализ онтогенетической структуры (бимодальные спектры с высоким участием j- и/или im1-особей с одной стороны и g1- и g2- особей с другой стороны) и показателей возрастности, эффективности, возобновляемости и генеративности позволяет говорить о высокой способности к самоподдержанию численности ценопопуляции, о ее стабильном состоянии. Геолого-геоморфологические условия (карбонатные

почвогрунты, высокая эрозионная расчлененность) благоприятны для сохранения ареала распространения вида. Антропогенная нагрузка умеренная: территория не используется для выпаса; сенокошение практически отсутствует; отмечена несанкционированная свалка бытовых отходов; заметна небольшая рекреационная нагрузка; осуществляется сбор плодов клубники, сбор растений на букеты, но в целом явной угрозы существованию ценопопуляции в настоящий момент не обнаружено. Однако вид нуждается в постоянном мониторинге, так как ценопопуляция расположена в непосредственной близости от активно расстраивающегося населенного пункта.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят доктора биологических наук, профессора кафедры общей биологии и биохимии Педагогического института имени В.Г. Белинского Любовь Александровну Новикову, а также биолога-любителя, энтузиаста в изучении флоры Пензенской области Сергея Шитова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Agafonov] Агафонов В.А. 2011. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Воронежской области. Воронеж. С. 162–163.
- [Gubanov et al.] Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2003. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 2: Покрытосеменные (двудольные раздельнолепестные). М. С. 513.
- [Ipatov, Mirin] Ипатов В.С., Мирин Д.М. 2000. Описание фитоценоза: методические рекомендации. СПб. 55 с.
- [Kazakova] Казакова М.В. 2021. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Рязанской области. Ижевск. С. 377.
- [Klimachyeva] Климачева Е.А. 2018. Онтогенетическая структура ценологических популяций некоторых редких растений Яблоневого геосистемы (Самарская Лука). — В кн.: Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 27. № 4(1). С. 266–270.
- [Kolchanov] Колчанов Р.А. 2007. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Белгородской области. Белгород. С. 172.
- [Levin] Левин В.К. 2003. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Республики Мордовия. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Саранск. С. 152.
- [Leonova, Zaplatin] Леонова Н.А. Заплатин П.И. 2013. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Пензенской области. Грибы, лишайники, мхи и сосудистые растения. Пенза. Т.3. С. 181.
- [Mitroshenkova et al.] Митрошенкова А.Е., Ильина В.Н., Сенатор С.А. 2017. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений и грибов. Самара. С. 156.
- [Nedosekina] Недосекина Т.В. 2014. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Липецкой области. Растения, грибы, лишайники. Липецк. С. 368–369.
- [Novikova] Новикова Л.А. 2012. Структура и динамика травяной растительности лесостепной зоны на западных склонах Приволжской возвышенности и пути ее оптимизации. Дис. ... доктора биол. наук. Пенза. 537 с.
- [Oktjabryova] Октябрева Н.Б. 2018. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Московской области. Московская область. С. 593.
- [Osmanova, Zhivotovskiy] Османова Г.О., Животовский Л.А. 2020. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений. — Известия РАН. Серия Биологическая. 2:144–152.

[Populyatsionnaya Ekologia rasteniy] Популяционная экология растений. 1994. Йошкар-Ола. 88 с.

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1960. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений. — В кн.: Полевая геоботаника. М.-Л. Т. 2. С. 141–149.

[Semenishchenkov] Семенищенков Ю.А., Панасенко Н.Н. 2016. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Брянской области. Брянск. С. 102.

[Senator, Gafurova] Сенатор С.А., Гафурова М.М. 2020. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Чувашской Республики. Том 1. Часть 1. Редкие виды растений и грибов. М. С. 112.

[Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.

[Serebryakov] Серебряков И.Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. Л. С. 146–205.

[Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1972. Учение о жизненных формах растений на современном этапе. — В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника. Т.1. С. 84–169.

[Sheremeteva] Шереметьева И.С. 2020. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Тульской области. Растения и грибы. Тула. С. 125–126.

[Smirnova] Смирнова О.В. 2004. Оценка состояния популяции по типу онтогенетического спектра. — В кн.: Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М. Т. 1. С. 159–161.

[Smirnova et al.] Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. 1976. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. 217 с.

[Sokolov, Sokolova] Соколов А.С., Соколова Л.А. 2019. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Тамбовской области: мхи, сосудистые растения, грибы, лишайники. Тамбов. С. 146–147

[Solyanov] Солянов А.А. 2001. Флора Пензенской области. Пенза. С. 80.

[Teymurov] Теймуров А.А. 2017. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Курской области: редкие и исчезающие виды животных, растений и грибов. Калининград; Курск. С. 218.

[Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7–34.

[Uranov, Smirnova] Уранов А.А., Смирнова О.В. 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. 79(1): 119–135.

[Vasjukov, Saksonov] Васюков В.М., Саксонов С.В. 2020. Конспект флоры Пензенской области. Флора Волжского бассейна. Т. IV. Тольятти. С. 128.

[Voronkina] Воронкина Н.В. 2015. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Калужской области. Т. 1. Растительный мир. Калуга. С. 342.

[Vorotnikov] Воротников В.П. 2017. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Нижегородской области. Т. II. Сосудистые растения, моховидные, водоросли, лишайники и грибы. Калининград. С. 93.

[Zaugolnova] Заугольнова Л.Б. 1976. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве. — Бот. журн. 61(2): 187–196.

[Zaugolnova, Smirnova] Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. 1978. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика. — Журнал общей биологии. 39(6): 849–857.

[Zernov] Зернов А.С. 2013. Лен желтый. — В кн.: Красная книга Карачаево-Черкесской Республики. Черкесск. С. 102.

[Zlobin et al.] Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы. 439 с.

[Zhivotovskiy] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. — Экология. 21: 3–7.

[Zhukova] Жукова Л.А. 1967. Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на окских лугах при различной продолжительности выпаса. — Биологические науки. 7: 67–72.

[Zhukova] Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.

DEMOGRAPHIC PECULIARITIES OF THE *LINUM FLAVUM* (LINACEAE) CENOPOPULATION IN THE UKHTINSKY STEPPE STATE (PENZA REGION)

© 2023 Yu.A. Fatyunina*, S.N. Artyomova**, A.E. Shcheglov

Penza State University
40, str. Krasnaya, Penza, 440026, Russia
*e-mail: vyal81@mail.ru
**e-mail: art-serafima@yandex.ru

Abstract. In the tract Ukhtinskie stepi *Linum flavum* is a part of forb real meadows, long-rhizomatous steppe meadows, forb meadow steppes, forb real steppes. In weakly disturbed communities, it plays the role of an assessor with a projective coverage of no more than 2–4%. In disturbed sparse communities, its presence increases to 10–20 abs.%. The ontogeny of *L. flavum* includes 3 periods and 9 age states; morphogenesis consists of the phase of the primary shoot and the primary bush. The cenopopulation is characterized by high ecological density, bimodal spectra with a high participation of juvenile and / or immature first subgroup individuals and early generative and mature generative individuals, a high ability to self-maintain the population through seed reproduction.

Key words: ontogeny, ontogenetic structure, cenopopulation, *Linum flavum*, rare species

Submitted: 23.12.2022. **Accepted for publication:** 15.04.2023.

For citation: Fatyunina Yu.A., Artyomova S.N., Shcheglov A.E. 2023. Demographic peculiarities of the *Linum flavum* (Linaceae) cenopopulation in the Ukhtinsky steppe state (Penza region). — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 17(2): 165–177. DOI: 10.24412/2072-8816-2023-17-2-165-177

REFERENCES

Agafonov V.A. 2011. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Voronezhskoy oblasti. Voronezh. P. 162–163.

Gubanov I.A., Kiseleva K.V., Novikov V.S., Tikhomirov V.N. 2003. *Illyustrirovannyi opredelitel rasteniy Sredney Rossii. T.2: Pokrytosemennyy (dvudolnye razdelnolepестnye)*. [Illustrated guide to plants of Central Russia. Volume 2: Angiosperms (dicotyledonous dicotyledonous)]. Moscow. P. 513.

Ipatov V.S., Mirin D.M. 2000. *Opisanie fitotsenosa: metodicheckie rekomendatsii*. [Description of phytocenosis: guidelines]. St. Petersburg. 55 p.

Kazakova M.V. 2021. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Ruazanskoy oblasti. Izhevsk. P. 377.

Klimachyeva E.A. 2018. *Ontogeneticheskaya struktura tsenoticheskikh populyatsiy nekotorykh redkikh rasteniy Yablonevoy geosistemy (Samarskaya Luka)*. [Ontogenetic Structure of Coenotic Populations of Some Rare Plants of the Yabloneva Geosystem (Samarskaya

Luka)] — In: Samarskaya Luka: problemy regionalnoy i globalnoy ekologii. T. 27. № 4(1). P. 266–270.

Kolchanov R.A. 2007. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Belgorodskoy oblasti. Belgorod. P. 172.

Levin V.K. 2003. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Respubliki Mordoviya. Redkiye vidy rasteniy, lishaynikov i gribov. Saransk. P. 152.

Leonova N.A., Zaplatin P.I. 2013. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Penzenskoy oblasti. Griby, lishayniki, mkhi i sosudistyeye rasteniya. Penza. T.3. P. 181.

Mitroschenkova A.E., Ilyina V.N., Senator S.A. 2017. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Samarskoy oblasti. T. 1. Redkiye vidy rasteniy i gribov. Samara. P. 156.

Nedosekina T.V. 2014. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Lipetskoy oblasti. Rasteniya, griby, lishayniki. Lipetsk. P. 368–369.

Novikova L.A. 2012. Structura i dinamika travyanoy rastitelnosti lesostepnoy zony na zapadnykh sklonakh Pivolzhskoy vozbyshennosti i puti yeye optimizatsii. [Structure and dynamics of herbaceous vegetation in the forest-steppe zone on the western slopes of the Volga Upland and ways to optimize it]. Diss. ... Doct. Sci. Penza. 537 p.

Oktyabryova N.B. 2018. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Moskovskoy oblasti. Moskovskaya oblast. P. 593.

Osmanova G.O., Zhivotovskiy L.A. 2020. Ontogeneticheskiy spectr kak indikator sostoyaniya tsenopopulyatsiy rasteniy. [Ontogenetic spectrum as an indicator of the state of plant populations]. — Izvestiya RAN. Seriya Biologicheskaya. 2:144–152.

Populyatsionnaya ekologiya rasteniy [Population ecology of plants] 1994. Yoshkar-Ola. 88 p.

Rabotnov T.A. 1960. Metody opredeleniya vozrasta i dlitelnosti zhizni u travyanistykh rasteniy. [Methods for determining the age and life span of herbaceous plants] — In: Polevaya geobotanika. M.-L. T. 2. P. 141–149.

Semenishchenkov Yu.A., Panasenko N.N. 2016. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Bryanskoy oblasti. Bryansk. P. 102.

Senator S.A., Gafurova M.M. 2020. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Chuvashskoy Respubliki. T. 1. Chast 1. Redkiye vidy rasteniy i gribov. M. P. 112.

Serebryakov I.G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological morphology of plants]. M. 378 p.

Serebryakov I.G. 1964. Zhiznennyye formy vyshikh rasteniy i ikh izucheniye [Life forms of higher plants and their study]. — In: Polevaya geobotanika. T. 3. M.-L. P. 146–205.

Serebryakova T.I. 1972. Ucheniye o zhiznennykh formakh rasteniy na sovremennom etape. [The doctrine of the life forms of plants at the present stage]. — In: Itogi nauki i tekhniki. Botanika. T.1. P. 84–169.

Sheremeteva I.S. 2020. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Tulskey oblasti. Rasteniya i griby. Tula. P. 125–126.

Smirnova O.V. 2004. Otsenka sostoyaniya populyatsii po tipu ontogeneticheskogo spectra. [Assessment of the state of the population by the type of ontogenetic spectrum]. — In: Vostochnoevropeyskiye lesa: istoriya v golotsene i sovremennost. M. T. 1. P. 159–161.

Smirnova O.V., Zaugolnova L.B., Ermakova I.M. 1976. Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnyye ponyatiya i struktura). [Plant cenopopulations (basic concepts and structure)]. M. 217 p.

Sokolov A.S., Sokolova L.A. 2019. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Tambovskoy oblasti: mkhi, sosudistyeye rasteniya, griby, lishayniki. Tambov. P. 146–147

Solyanov A.A. 2001. Flora Penzenskoy oblasti. [Flora of the Penza region]. Penza. P. 80.

Teymurov A.A. 2017. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Kurskoy oblasti: redkie i ischezayushchiye vidy zhivotnykh, rasteniy i gribov. Kaliningrad; Kursk. P. 218.

Uranov A.A. 1975. Vozrastnoy spektr tsenopopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov. [Age spectrum of cenopopulations as a function of time and energy wave processes]. — Biol. nauki. 2: 7–34.

Uranov A.A., Smirnova O.V. 1969. Klassifikatsiya i osnovnyye cherty razvitiya populyatsiy mnogoletnikh rasteniy. [Classification and main features of the development of populations of perennial plants]. — Byull. MOIP. Otd. biol. 79(1): 119–135.

Vasjukov V.M., Saksonov S.V. 2020. Konspekt flory Penzenskoy oblasti. Flora Volzhskogo basseyna. [Synopsis of the flora of the Penza region. Flora of the Volga basin]. T. IV. Tolyatti. P. 128.

Voronkina N.V. 2015. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Kaluzhskoy oblasti. T. 1. Rastitelnyy mir. Kaluga. P. 342.

Vorotnikov V.P. 2017. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Nizhegorodskoy oblasti. T. II. Sosudistyye rasteniya, mokhovidnyye, vodorosli, lishayniki i griby. Kaliningrad. P. 93.

Zaugolnova L.B. 1976. Neodnorodnost stroeniya tsenopopulyatsiy vo vremeni i prostanstve. [Heterogeneity of the structure of cenopopulations in time and space]. — Bot. zhurn. 61(2): 187–196.

Zaugolnova L.B., Smirnova O.V. 1978. Vozrastnaya struktura tsenopopulyatsiy mnogoletnikh rasteniy i yeye dinamika. [Age structure of perennial plant populations and its dynamics]. — Zhurnal obshchey biologii. 39(6): 849–857.

Zernov A.S. 2013. *Linum flavum*. — In: Krasnaya kniga Karachayevo-Cherkesskoy Respubliki. Cherkessk. P. 102.

Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. 2013. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya. [Populations of rare plant species: theoretical foundations and methods of study] Sumy. 439 p.

Zhivotovskiy L.A. 2001. Ontogeneticheskie sostoyania, effektivnaya plotnost i klassifikatsiya populyatsiy rasteniy. [Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations]. — Ekologia. 21: 3–7.

Zhukova L.A. 1967. Izmenenie vozrastnogo sostava populyatsiy lugovika dernistogo na okskikh lugakh pri razlichnoy prodolzhitelnosti vypasa. [Changes in the age composition of populations of meadow grass soddy in the Oka meadows with different grazing durations]. — Biologicheskie nauki. 7: 67–72.

Zhukova L.A. 1995. Populyatsionnaya zhizn lugovykh rasteniy. [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola. 224 p.