

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.52

doi: 10.17072/1994-9952-2024-1-32-41

**Эколого-биологические особенности *Adonis apennina* L.
(Ranunculaceae) на юге Томской области**

Алексей Сергеевич Прокопьев^{1✉}, Татьяна Николаевна Катаева²

^{1,2} Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия

^{1✉} rareplants@list.ru

² gentianka@mail.ru

Аннотация. Изучены три локальные ценопопуляции *Adonis apennina* L. на юге Томской обл. (окр. с. Коларово, Томский р-н), где вид встречается среди лугово-лесного разнотравья. Плотность особей на исследованных локальных участках низкая – от 0.7 до 2.8 ос./м². Для онтогенетического состава свойственна неполноценность: отсутствуют особи прегенеративного периода или стареющей фракции. Установлен слабо реализуемый репродуктивный потенциал, семенная продуктивность отдельного побега относительно невелика. В антропогенно нарушенных сообществах продуктивность особей снижается более чем в два раза. Возобновление и поддержание численности особей в природных условиях осуществляется исключительно семенным путем. Сравнительный анализ морфологических характеристик *A. apennina* в различных эколого-ценотических условиях показал, что наиболее крупные особи развиваются в почти ненарушенных сообществах или испытывающих слабое антропогенное воздействие. Расположенные в окр. с. Коларово две особо охраняемые природные территории – ландшафтный памятник природы «Коларовские водно-болотные угодья» и ботанический памятник природы «Склон с реликтовой растительностью у с. Коларово» – занимают сравнительно небольшие площади и не способны охватить все места локализации редкого вида. На основе проведенных исследований даны рекомендации по охране адониса апеннинского на территории Томской обл.

Ключевые слова: редкий вид, *Adonis apennina*, фитоценоз, онтогенетическая структура, семенная продуктивность, морфология, Томская область

Для цитирования: Прокопьев А. С., Катаева Т. Н. Эколого-биологические особенности *Adonis apennina* L. (Ranunculaceae) на юге Томской области // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2024. Вып. 1. С. 32–41. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2024-1-32-41>.

Благодарности: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

BOTANY

Original article

**Ecological and biological features of *Adonis apennina* L.
(Ranunculaceae) in the south of the Tomsk region**

Alexey S. Prokopyev^{1✉}, Tatjana N. Kataeva²

^{1,2} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

^{1✉} rareplants@list.ru

² gentianka@mail.ru

Abstract. Three local cenopopulations of *Adonis apennina* L. were studied in the south of the Tomsk region (environment of the village of Kolarovo, Tomsk region), where the species occurs among meadow-forest herbs. The density of individuals in the studied local areas is low – from 0.7 individuals/m² to 2.8 individuals/m². The age composition is characterized by incompleteness: there are no individuals of the pregenerative period or the aging fraction. The reproductive potential has been poorly realized; the seed productivity of an individual shoot is relatively low. In anthropogenically disturbed communities, the productivity of individuals is reduced by more than half. Renewal and maintenance of the number of individuals in natural conditions is carried out exclusively by seed. A comparative analysis of the morphological characteristics of *A. apennina* in various ecological and cenotic conditions showed that the largest individuals develop in undisturbed communities or those experiencing weak anthropogenic impact. Located in the vicinity. With. Kolarovo has two specially protected natural areas – the landscape nat-

ural monument “Kolarovo wetlands” and the botanical natural monument “Slope with relict vegetation near the village. Kolarovo” occupy relatively small areas and are not able to cover all locations of rare species. Based on the research, recommendations were given for the protection of *Adonis apennina* in the Tomsk region.

Keywords: rare species, *Adonis apennina*, phytocenosis, ontogenetic structure, seed productivity, morphology, Tomsk region

For citation: Prokopyev A. S., Kataeva T. N. [Ecological and biological features of *Adonis apennina* L. (Ranunculaceae) in the south of the Tomsk region]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 1 (2024): pp. 32–41. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2024-1-32-41>.

Acknowledgments: the study was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FSWM-2020-0019).

Введение

Среди основных направлений изучения и сохранения ценных и редких объектов растительного мира важное место занимает популяционный уровень. Это обусловлено тем, что в природе любой вид растения существует как самостоятельная локальная популяция. Именно процессы, происходящие в локальных популяциях, определяют их устойчивость и динамику развития [Злобин, Скляр, Клименко, 2013]. Популяционные исследования предполагают комплексный подход, который включает ежегодный учет численности и морфологических параметров особей, изучение пространственной, онтогенетической структуры и способов самоподдержания локальных популяций, а также исследование влияния антропогенного фактора на устойчивость этих видов в природных местообитаниях. Зная биологию и реакцию растения на неблагоприятные воздействия внешней среды, можно в дальнейшем рекомендовать меры по его охране.

На территории Томской обл. выявлена целая группа видов, в том числе с высокой хозяйственной ценностью, которые имеют единичные местонахождения, невысокую численность особей, характеризуются узкой экологической амплитудой или находятся на пределе своего распространения. При этом не все из них имеют природоохранный статус на территории области и поэтому нуждаются в проведении дополнительных исследований. Среди таких видов стоит отметить *Adonis apennina* L. – высокодекоративное и ценное лекарственное растение природной флоры Сибири. Несмотря на достаточно обширный ареал, его распространение на территории Томской обл. очень ограничено. Известные местонахождения этого вида уже длительное время испытывают интенсивное антропогенное воздействие, связанное с хозяйственным освоением территорий. Вблизи населенных пунктов вследствие большой популярности среди местного населения адонис продолжает массово уничтожаться (растения выкапываются или собираются на букеты). В связи с этим целью нашего исследования явилась оценка современного состояния природных ценопопуляций адониса апеннинского (*Adonis apennina* L.) на юге Томской обл. и разработка рекомендаций по его охране.

Объект и методы исследования

Adonis apennina L. (= *Adonis sibirica* (Patrin ex DC.) Ledeb.) – адонис апеннинский, горлицевид, стародубка (сем. Ranunculaceae). Многолетнее травянистое короткокорневищно-кистекарневое поликарпическое растение с удлинённым прямостоячим побегом, гемикриптофит. Стебли обычно в числе 1–6, редко встречаются многопобеговые особи (до 10 побегов и больше), в верхней части разветвленные, в начале цветения 15–20 см высотой, в период плодоношения вытягиваются до 55–77 см. Стеблевые листья сидячие, с перисто рассеченной пластинкой и узкими конечными долями. Нижние стеблевые листья в виде пленчатых чешуй. Цветки крупные, одиночные, золотисто-желтые, диаметром 3.5–5 см. Плод сборный – многоорешек (рис. 1).

A. apennina – евразийский лесостепной вид с обширным, но разорванным ареалом. Встречается в европейской части России (Архангельская обл. и Республика Коми), Сибири, Средней Азии, Монголии и северо-восточном Китае [Тимохина, 1993; Сенников, 2001]. В сибирской части ареала адонис апеннинский широко распространен от Урала до Байкала, преимущественно в лесостепной и южной части лесной зоны. По бассейну р. Лены проникает в северные широты Якутии до Северного полярного круга [Пошкурлат, 2000]. Растет в негустых лесах, на полянах, опушках мелколиственных и смешанных лесов, суходольных и остепненных лугах, лесистых склонах, в зарослях кустарников [Редкие ..., 1980].

В Томской обл. встречается преимущественно по югу: в окрестностях г. Томска, с. Коларово и Яр (Томский р-н). По берегам р. Оби проникает далее на север области. Единичные местонахождения отмечаются в Колпашевском, Кривошеинском и Молчановском р-нах области [Щеголева, 2014]. В условиях юга Томской обл. адонис апеннинский больших зарослей не образует, встречается рассеянно, преимущественно изолированными ценопопуляциями.



Рис. 1. *Adonis apennina* в окрестностях с. Коларово (Томский р-н)
[*A. apennina* in the vicinity of the Kolarovo village (Tomsk district)]

A. apennina – ценное декоративное и лекарственное растение. Широко применяется в народной медицине при сердечно-сосудистых, желудочных и неврологических заболеваниях. Лекарственные свойства вида определяются содержанием в надземной части растения гликозидов кардиотонического и седативного действия. В медицинской практике горичвет апеннинский нередко используется как заменитель фармокопейного вида – горичвета весеннего (*A. vernalis*), хотя биологическая активность препаратов из него сравнительно ниже [Полезные ..., 1989].

Наряду с лекарственными свойствами адонис уже давно завоевал популярность как высокодекоративное растение. На территории России этот вид широко введен в культуру, выращивается во многих ботанических садах и интродукционных центрах. Как красивое раноцветущее растение с крупными желтыми цветами может быть использовано в декоративном садоводстве в ландшафтных и групповых посадках [Интродукция ..., 2017].

Вследствие большой популярности среди местного населения вид становится уязвимым, его природные популяции подвергаются уничтожению. Поэтому адонис апеннинский включен во многие региональные красные книги России (Архангельская, Амурская, Вологодская, Иркутская, Кировская, Курганская, Тюменская обл., Республики Бурятия, Коми, Саха (Якутия), Удмуртия, Ханты-Мансийский автономный округ, Забайкальский край).

Полевые исследования *A. apennina* проводились в 2023 г. в окр. с. Коларово (Томский р-н). Район исследования расположен на правом берегу р. Томи, который, согласно схеме геоморфологического районирования восточной половины Томской обл. и сопредельных с ней территорий, относится к области «Предалтайской расчлененной равнины». Эта неоднородная и сложная в геоморфологическом отношении территория представляет собой переходную ступень от Алтае-Саянских гор к Западно-Сибирской равнине. Здесь происходит смыкание разнообразных геотектонических структур: северных отрогов Алтае-Саянских горных сооружений с Чулымо-Енисейским бассейном, Кольвань-Томской складчатой зоны и Западно-Сибирской плиты. Сложность геологического строения крайнего юго-востока Томской обл. сказалась на рельефе, который из сравнительно плоской и заболоченной равнины центральной части Западно-Сибирской низменности, становится более возвышенным и рассеченным [Рагозин, 1951]. Гипсометрические отметки междуречных пространств, как правило, превышают 200 м над ур. м. Рельеф приобретает холмисто-увалистый характер с густым и глубоким эрозионным расчленением. Относительные высоты увалов и возвышенностей над понижениями достигают 70–80 м. Очень много глубоких интенсивно развивающихся оврагов с крутыми, часто обрывистыми склонами. Почти повсеместно в долинах рек встречаются выходы палеозойских пород [Земцов, 1966].

По зонально-провинциальному делению растительного покрова Западно-Сибирской равнины исследуемая территория входит в геоботаническую подзону мелколиственных лесов (подтайги). Это своеобразная полоса коренных мелколиственных лесов, развитая в южной части таежной зоны. Основу расти-

тельного покрова составляют смешанные, березовые и березово-осиновые леса, которые характеризуются хорошо развитым злаково-разнотравным покровом (представлен вейником, коротконожкой, василисником, снытью, дудником) и участием представителей таежного мелкотравья. Эти леса часто чередуются с участками суходольных лугов. К ним примыкают острова темнохвойной тайги, проникающие сюда из Кузнецкого Алатау [Ильина, 1985].

Выявление фитоценотической приуроченности ценопопуляций *A. apennina* выполняли с использованием традиционных геоботанических подходов [Полевая геоботаника, 1964]. Количественное обилие видов оценивали с применением шкалы Друде [Drude, 1890]. Латинские названия видов приведены согласно Конспекту флоры Азиатской России [2012].

При изучении сезонного ритма развития вида использовали подходы, предложенные в работах И.В. Борисовой [1972] и И.Н. Бейдемана [1974].

Популяционные исследования проводили с применением подходов, принятых в современной популяционной биологии растений [Работнов, 1950; Уранов, 1975; Заугольнова и др., 1988; Злобин, Скляр, Клименко, 2013]. Онтогенетические состояния исследуемых видов выделены нами на основании комплекса качественных морфологических и биологических признаков.

Для изучения плотности и онтогенетической структуры ценопопуляций в сообществах регулярным способом закладывали трансекты, разделенные на учетные площадки. Подсчитывали общее число особей на единицу площади для выявления экологической и эффективной плотности ценопопуляций и число особей каждого онтогенетического состояния для построения онтогенетических спектров. Тип ценопопуляций устанавливали на основе классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского [2001].

При изучении семенной продуктивности *A. apennina* придерживались методики Т.А. Работнова [1960] с рекомендациями И.В. Вайнагий [1974] и Р.Е. Левиной [1981]. В качестве основных показателей учитывались: потенциальная семенная продуктивность (ПСП), реальная семенная продуктивность (РСП), коэффициент продуктивности (Кпр). Потенциальную (ПСП) и реальную (РСП) семенную продуктивность определяли как среднее количество семязачатков и семян на генеративный побег. Коэффициент продуктивности (Кпр) рассчитывали как процентное отношение РСП к ПСП.

Морфология семян (орешков) описана с учетом работ З.Т. Артюшенко [1990] и В. Броувера, А. Штелина [2010]. Масса 1000 семян определялась на электронных весах DX-200 (A&D, Япония) с ценой деления 0.001 гр. в соответствии с ГОСТ 34221-2017¹.

Результаты и их обсуждение

Были изучены три локальные ценопопуляции (далее ЦП) в различных эколого-ценотических условиях. Первая ценопопуляция (ЦП 1) расположена в широкой долине р. Томи, рядом с границами ООПТ «Коларовские водно-болотные угодья». Особи *A. apennina* встречаются среди мезофильного лугового разнотравья, формирующего узкую полосу растительности вдоль вытянутого контура озера. С одной стороны ценоз вплотную примыкает к зарослям береговых ивняков, с другой стороны соседствует с участком обработанной пашни. Две другие ценопопуляции (ЦП 2 и ЦП 3) исследованы на пологовыпуклом склоне междуречной равнины среди разреженного березняка (рис. 2). Они размещены на территории горнолыжной базы «Эдельвейс» и находятся в зоне постоянного антропогенного воздействия. Участок с местом обитания ЦП 2 находится рядом с грунтовой дорогой, зимой расчищается от снега и используется под стоянку автомобильного транспорта. Верхний слой почвы местами нарушен и снят вместе с растительностью. ЦП 3 расположена дальше от дороги, ближе к горнолыжным спускам. Травяной покров здесь менее нарушен. Далее приводится краткое описание фитоценозов, в которых был изучен *A. apennina*.

ЦП 1 – разнотравно-злаковый высокотравный луг. Из древесных пород единично, по краю сообщества, отмечаются: *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Salix caprea*, из кустарников – *Rosa acicularis*, *Lonicera tatarica*, *Spiraea media*. Травяной покров густой, сомкнутый, с общим проективным покрытием (ОПП) от 85 до 100%. Средняя высота травостоя составляет 50 см, максимальная – до 1.7 м. Сенокосение и признаки других антропогенных нарушений в исследуемом сообществе не выявлены, но оно граничит с участком обрабатываемой пашни, на котором ранее также располагалась часть исследуемой ценопопуляции *A. apennina*. В напочвенном слое присутствует обильная ветошь. Доминируют злаки *Dactylis glomerata*, *Calamagrostis epigeios*, *Brachypodium pinnatum*, из разнотравья выделяются *Ligularia glauca*, *Hemerocallis minor*, *Dasystephana septemfida*, *Brunnera sibirica*, *Thalictrum simplex*, *T. flavum*, *Equisetum pratense*, *Fragaria viridis*, *Galium boreale*, *Inula salicina*. Участие остальных видов, в том числе *Adonis apennina*, незначительно. Всего в сообществе насчитывается 54 вида.

ЦП 2 – разнотравно-злаковый луг по краю разреженного березняка. Древесный ярус составлен *Betula*

¹ ГОСТ 34221-2017. Семена лекарственных и ароматических культур. Сортовые и посевные качества. Общие технические условия. М: Стандартинформ, 2017. 27 с.

pendula и *Populus tremula*. Подлесок не развит, но местами присутствует *Salix caprea*. Травяной ярус невысокий, в среднем от 40 до 50 см, с выраженными антропогенными нарушениями. ОПП травостоя до 70%. Доминируют *Festuca rubra*, *Thalictrum minus*, *Hieracium umbellatum*, *Vicia unijuga*, *Equisetum pratense*, *Adonis apennina*, *Cimicifuga foetida*, *Rubus saxatilis*. Всего в сообществе насчитывается 24 вида.



Рис. 2. Местообитание *A. apennina* в окрестностях с. Коларово (Томский р-н), май 2023 г.

[*A. apennina* habitat in the vicinity of the Kolarovo village (Tomsk district), may 2023]

ЦП 3 – разнотравно-орляковый разреженный березняк. Деревянный ярус составлен высокорослыми зрелыми деревьями *Betula pendula*, высотой до 15 м с сомкнутостью крон 0.4. Травостой густой, высокий, в среднем до 80 см, с ОПП до 100%. Признаки антропогенного нарушения слабо выражены, несмотря на близость к трассе с горнолыжным спуском. В почвенном слое присутствует обильная ветошь. Доминируют *Pteridium pinetorum*, *Calamagrostis epigeios*, из разнотравья *Thalictrum simplex*, *Polygonatum odoratum*, *Adonis apennina*, *Rubus saxatilis*, *Pulmonaria mollis*. Всего в сообществе насчитывается 29 видов.

Многолетние наблюдения за сезонным ритмом развития *A. apennina*, проведенные нами на юге Томской обл., показали, что этот вид – длительно вегетирующее весенне-летнезеленое растение. Отрастание начинается после полного схода снежного покрова, обычно это происходит во второй половине апреля. Но в годы с ранней и теплой весной, а также на склонах южной и юго-западной ориентации первые надземные побеги адониса начинают появляться еще раньше, в начале апреля. Одновременно с разворачивающимися листьями на поверхность почвы выносятся бутоны, что объясняется тем, что будущий цветоносный побег формируется с осени предыдущего года. Поэтому период от начала вегетации до цветения очень короток и составляет в среднем 22 дня. Отдельные особи переходят к фазе цветения в первых числах мая, массовое цветение приходится на середину мая. Продолжительность цветения в среднем составляет 2 недели. В годы с холодной затяжной весной период цветения может сдвигаться на начало или середину июня. Семена созревают в первой половине июля и очень быстро осыпаются. В августе побеги начинают медленно желтеть, легают и к началу октября полностью усыхают. Иногда усыхание происходит раньше, в первой половине сентября.

Основные демографические характеристики ценопопуляций *A. apennina* в различных эколого-ценотических условиях приведены в табл. 1. Экологическая плотность особей *A. apennina* на обследованных участках изменяется в незначительных пределах – от 0.7 ос./м² (ЦП 1) до 2.8 ос./м² (ЦП 2), что соответствует 1–1.5% покрытия площади обитания вида. Наибольшее количество особей отмечено в разнотравно-злаковом сообществе с выраженными признаками антропогенного влияния – ЦП 2. Минимальные значения плотности свойственны ЦП 1, приуроченной к лугово-лесному высокотравью в долине р. Томи. При общих относительно невысоких показателях экологической плотности (*M*), эффективная плотность (*M_e*) в ценопопуляциях еще ниже и составляет от 0.6 до 1.4 ос./м². Менее всего этот показатель по отношению к обычной, физической плотности, уменьшается у ЦП 1, состоящей преимущественно из хорошо развитых взрослых особей виргинильного и генеративного состояний.

Тип онтогенетического спектра для ЦП 1 определяется как левосторонний с максимумом на молодых генеративных особях. В онтогенетическом спектре полностью отсутствуют особи начальных стадий онтогенеза (j и im) и постгенеративного периода ($ss-s$). Отсутствие в составе ценопопуляции младшей онтогенетической группы свидетельствует о слабой интенсивности семенного возобновления, связанной с характером местообитания – высоким травостоем и обилием ветоши, препятствующими закреплению проростков. Медленное возобновление ведет к накоплению в демографическом составе ЦП 1 особей генеративной фракции. В целом, несмотря на потерю части территории местообитания вида (в настоящее время занята пашней), исследуемая ценопопуляция сохраняет в своем составе значительную часть особей генеративной фракции, обеспечивающих ее самоподдержание. У ЦП 2 также онтогенетический спектр левостороннего типа с двумя пиками – на иматурных и молодых генеративных особях. В целом в ценопопуляции отмечается высокая доля особей молодой фракции ($j-g_1$) и полное отсутствие особей стареющей фракции (g_3-s). Малочисленность зрелых генеративных растений в ценопопуляции связана с неоднократно происходящими нарушениями целостности растительного покрова при строительстве и благоустройстве горнолыжной базы, что, вероятнее всего, и привело к сокращению зрелых особей в ценопопуляции. Впоследствии снижение антропогенной нагрузки (территория летом практически никак не использовалась) и наличие сохранившихся взрослых плодоносящих особей адониса стимулировало процесс семенного возобновления, на что указывает большой процент молодых растений в составе ценопопуляции. Для ЦП 3 выявлен центрированный тип спектра с равноценным максимумом на молодых и зрелых генеративных особях. Значительное участие в спектре принимают особи прегенеративного периода ($j-v$) и так же, как и в первых двух ЦП, не обнаружены особи постгенеративного периода ($ss-s$).

Таблица 1

Демографические характеристики ценопопуляций *A. apennina* в окр. с. Коларово (Томский р-н)
[Demographic characteristics of *A. apennina* coenopopulations in the vicinity of Kolarovo village (Tomsk district)]

№ ЦП	Онтогенетическое состояние, %								Демографические показатели				
	j	im	v	g_1	g_2	g_3	ss	s	M , ос./м ²	M_e , ос./м ²	Δ	ω	Тип ЦП
1	0	0	9.1	54.5	27.3	9.1	0	0	0.7	0.6	0.36	0.81	зрелая
2	21.2	27.3	9.1	27.2	15.2	0	0	0	2.8	1.3	0.18	0.47	молодая
3	7.1	14.3	7.1	28.6	28.6	14.3	0	0	2.0	1.4	0.34	0.68	зреющая

Примечание. ЦП – ценопопуляция; онтогенетическое состояние: j – ювенильное, im – иматурное, v – виргинильное, g_1 – молодое генеративное, g_2 – зрелое генеративное, g_3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; M – экологическая плотность, M_e – эффективная плотность, Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности; ос./м² – количество особей на 1 м².

Таким образом, ценопопуляции *A. apennina* в природных условиях юга Томской обл. (окр. с. Коларово) являются нормальными, характеризуются неполным онтогенетическим составом: ни в одной из ЦП не обнаружены особи постгенеративного периода, а у ЦП 1 также отсутствуют особи начальных стадий онтогенеза. По классификации «дельта-омега» ($\Delta-\omega$) ЦП 1 относится к зрелой, ЦП 2 – к молодой, ЦП 3 – к зреющей (табл. 1).

В природных местообитаниях для адониса апеннинского (как и для большинства представителей рода *Adonis*) характерна большая продолжительность жизни, которая занимает несколько десятков лет [Нухимовский, 1997]. Базовым онтогенетическим спектром *A. apennina* является центрированный тип спектра с максимумом на особях генеративного периода, что определяется значительной продолжительностью нахождения особей в этом периоде. Как правило, из-за затрудненного в природных условиях семенного возобновления очень слабо представлена группа начальных стадий онтогенеза. Крайне редко также можно встретить в природе особи постгенеративного периода. Исследование ценопопуляций *A. apennina* на юге Томской обл. выявило, что в ненарушенных или слабо нарушенных сообществах онтогенетическая структура ценопопуляций сохраняет характерный для вида тип спектра с максимумом на особях генеративного периода. При антропогенных воздействиях, сопровождающихся кратковременным нарушением целостности растительного покрова (частичное снятие верхнего слоя почвы, временное использование территории под стоянку автотранспорта и т. д.), в ценопопуляциях происходит накопление особей молодой фракции и, соответственно, формируется левосторонний тип спектра.

A. apennina – вегетативно неподвижный вид, поэтому в естественных условиях обитания большое значение для его самоподдержания имеет семенное размножение. Средневозрастные особи (g_2) адониса апеннинского формируют от 4 до 10 генеративных побегов (в среднем по 3–5), разветвленных до осей 3-го порядка. Количество цветков и плодов на одном побеге варьирует от 1 до 5 шт. Максимальное количество соплодий формируется в ЦП 1 (в среднем 2.7 шт. на побег), минимальные значения – в ЦП 2 (1.4 шт.). Величина плодоцветения (ППЦ) высокая, в среднем превышает 96%. В одном соплодии развивается от 47.6 до 74.7 семязачатков и от 14.4 до 41.0 семян (орешков). Только половина или меньше полови-

ны семязачатков превращаются в полноценные семена, т. е. коэффициент продуктивности (Кпр) побега составляет от 28.4 до 54.9%. Таким образом, для данного вида характерен слабо реализуемый репродуктивный потенциал, семенная продуктивность отдельного побега относительно невелика. В антропогенно нарушенных сообществах продуктивность особей снижается более чем в два раза (табл. 2).

Таблица 2

Репродуктивные показатели генеративных побегов *A. arvensis* в окр. с. Коларово (Томский р-н)
[Reproductive indicators of *A. arvensis* in the vicinity of Kolarovo village (Tomsk district)]

№ ЦП	Число цветков на побег, шт.	Число соплодий на побег, шт.	ППЦ	Число семязачатков в цветке, шт.	Число орешков в соплодии, шт.	ПСП побега	РСП побега	Кпр, %
1	2.7±0.4	2.7±0.4	100	74.7±4.0	41.0±5.1	201.7±32.3	110.7±19.1	54.9±5.0
2	1.5±0.2	1.4±0.3	96.7±3.3	47.6±3.4	14.5±4.3	71.5±10.3	20.2±5.7	28.3±7.0
3	1.7±0.3	1.7±0.3	100	60.2±4.8	27.0±2.5	102.3±20.5	45.9±9.8	44.9±4.6

Примечание. ЦП – ценопопуляция, ППЦ – процент плодоцветения, РСП – реальная семенная продуктивность, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, Кпр – коэффициент продуктивности; среднее значение ± ошибка среднего значения.

Плоды (орешки) односемянные, 4.0–4.4 мм длиной, 2.7–3.0 мм шириной и 2.1–2.3 мм толщиной; масса 1000 шт. – 7.54–9.59 г. По форме – обратнойцевидные, шаровидно уплощенные, в верхней части с боковым крючкообразно изогнутым коротким носиком – стилодием, который является остатком пестика. Поверхность орешков морщинистая, покрыта редкими светлыми волосками, при созревании желтовато-зеленая. Статистический анализ размеров орешков адониса не выявил существенных различий между образцами разного происхождения, в то время как по их массе отмечается заметное снижение этого показателя у ЦП 2, находящаяся в условиях высокой антропогенной нагрузки (рис. 3, табл. 3).



Рис. 3. Орешки *A. arvensis*, собранные в окрестностях с. Коларово (Томский р-н)
 [*A. arvensis* nuculeus, collected in the vicinity of the village of Kolarovo (Tomsk region)]

На юге Томской обл. *A. arvensis* характеризуется типичным габитусом. Сравнительный анализ морфологических характеристик вида в различных эколого-ценотических условиях показал, что наиболее крупные особи развиваются в почти ненарушенных сообществах (ЦП 1) или испытывающих слабое антропогенное воздействие (ЦП 3). Они формируют наибольшее количество генеративных побегов (от 3.2 до 3.4) с максимальным числом разветвлений 1-го порядка (4.1–4.3) и большим количеством цветков на одном побеге (от 1.7 до 2.7). В то же время, в условиях значительного антропогенного прессинга (ЦП 2) большинство морфологических параметров вида заметно снижены (табл. 2, 4).

Таблица 3

Морфология орешков *A. apennina*, собранных в окр. с. Коларово (Томский р-н)**[Morphology of *A. apennina* nuculeus, collected in the vicinity of Kolarovo village (Tomsk district)]**

№ ЦП	Длина орешка, мм	Ширина орешка, мм	Толщина орешка, мм	Масса 1000 шт. орешков, г.
1	4.0±0.05	2.8±0.03	2.2±0.02	9.33±0.16
2	4.1±0.03	2.7±0.05	2.1±0.03	7.54±0.06
3	4.4±0.04	3.0±0.04	2.3±0.02	9.59±0.05

Примечание. Среднее значение ± ошибка среднего значения.

Таблица 4

Морфологические особенности *A. apennina* в окр. с. Коларово (Томский р-н)**[Morphological features of *A. apennina* in the vicinity of Kolarovo village (Tomsk district)]**

№ ЦП	Число генеративных побегов, шт.	Число вегетативных побегов, шт.	Длина побега, см	Число листьев, шт.	Длина листа, см	Ширина листа, см	Число разветвлений 1-го порядка, шт.
1	3.2±1.0	2.2±0.5	54.5±2.2	58.6±2.7	6.8±0.2	5.3±0.2	4.1±0.3
2	2.5±0.9	1.7±0.3	43.5±2.0	45.5±4.5	8.6±0.4	7.1±0.6	3.5±0.7
3	3.4±1.2	1.1±0.1	58.2±2.0	53.0±4.8	10.0±0.5	7.0±0.5	4.3±0.9

Примечание. Среднее значение ± ошибка среднего значения.

Заключение

Таким образом, на юге Томской обл. *Adonis apennina* встречается небольшими группами или отдельными особями, неравномерно рассредоточенными среди травостоя. Плотность особей *A. apennina* на исследованных локальных участках в окр. с. Коларово низкая – от 0.7 ос./м² (ЦП 1) до 2.8 ос./м² (ЦП 2). Для онтогенетической структуры свойственна неполночленность: отсутствуют особи или прегенеративного периода, или стареющей фракции. В ЦП 1 и ЦП 3 преобладают хорошо развитые генеративные особи, ежегодно цветущие и завязывающие полноценные семена. ЦП 2 представлена в основном молодыми растениями, в том числе прегенеративного периода. Семенная продуктивность особей относительно невелика. В антропогенно нарушенных сообществах продуктивность особей адониса апеннинского может снижаться более чем в два раза (ЦП 2). Возобновление и поддержание численности особей в природных условиях осуществляется семенным путем, который в значительной степени определяется факторами природного характера (высоким плотным травостоем, обилием ветоши в надземном слое почвы). Факты вегетативного размножения в природе не наблюдались.

В настоящее время значительная часть территории в окр. с. Коларово с выявленными местообитаниями редких и охраняемых видов вовлечена в хозяйственный оборот. Ведется активная жилая застройка долины р. Томи, прокладывается сеть автомобильных дорог, под застройку вырубается целые массивы пойменных лесов. Также сохраняется отрицательное влияние рекреационной нагрузки от соседства с горнолыжной базой «Эдельвейс», приводящей к вытаптыванию и деградации растительного покрова склонов с реликтовыми степными видами. Срывы при ее строительстве склоны и сейчас продолжают разрушаться оползевыми процессами. Расположенные в окр. с. Коларово две особо охраняемые природные территории – ландшафтный памятник природы «Коларовские водно-болотные угодья» и ботанический памятник природы «Склон с реликтовой растительностью у с. Коларово» – занимают сравнительно небольшие площади и не способны охватить все места локализации редких видов.

Необходимо проводить поиск новых местонахождений редкого вида, ежегодно осуществлять контроль за состоянием известных ценопопуляций и разработать предложения по расширению границ существующих на этой территории ООПТ. *A. apennina* стоит рекомендовать для включения в следующее издание Красной книги Томской обл. со статусом редкости 3 – редкий вид.

Список источников

1. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Семя. Л.: Наука, 1990. 204 с.
2. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 156 с.
3. Борисова И.В. Сезонная динамика растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 5–94.
4. Броувер В., Штелин А. Справочник по семеноведению сельскохозяйственных, лесных и декоративных культур с ключом для определения важнейших семян. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 694 с.

5. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
6. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация ценопопуляций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
7. Заугольнова Л.Б. и др. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
8. Земцов А.А. Географическое положение и рельеф // Природные биологические ресурсы Томской области и перспективы их использования. Томск, 1966. С. 23–34.
9. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Ун-тская кн., 2013. 439 с.
10. Ильина И.С. Основные географические закономерности растительного покрова Западно-Сибирской равнины // Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1985. С. 8–18.
11. Интродукция растений природной флоры Сибири / науч. ред. А.Н. Куприянов, Е.В. Банаев. Новосибирск: Гео, 2017. 495 с.
12. Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 640 с.
13. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений: обзор проблемы. М.: Наука, 1981. 96 с.
14. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. М.: Недра, 1997. Т. 1: Теория организации биоморф. 632 с.
15. Полевая геоботаника / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. 530 с.
16. Полезные растения Хакасии. Ресурсы и интродукция / отв. ред. К.А. Соболевская. Новосибирск: Наука, 1989. 271 с.
17. Пошкурлат А.П. Род Горичвет – *Adonis* L. Систематика, распространение, биология. М.: Наука, 2000. 199 с.
18. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
19. Работнов Т.А. Методы изучения семенной продуктивности травянистых растений в сообществах. // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 20–38.
20. Рагозин Л.А. Материалы к геоморфологическому районированию восточной половины Томской области и сопредельных территорий // Вопросы географии Сибири. Томск, 1951. Сб. 2. С. 195–218.
21. Редкие и исчезающие растения Сибири / отв. ред. Л.И. Малышев, К.А. Соболевская. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с.
22. Сенников А.Н. Желтоцвет – *Chrysoscyathus Falconer* // Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья, 2001. Т. 10. С. 178–179.
23. Тимохина С.А. *Adonis* L. – Стародубка // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1993. Т. 6: *Portulacaceae* – *Ranunculaceae*. С. 206–207.
24. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
25. Щеголева Н.В. Лютиковые – *Ranunculaceae* Juss. // Определитель растений Томской области / отв. ред. А.С. Ревушкин. Томск, 2014. С. 59–71.
26. Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart: J. Engelhorn, 1890. Vol. 16. 582 p.

References

1. Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel'noj morfologii vysšich rastenij: Semja* [Atlas of descriptive morphology of higher plants: Seed]. Leningrad, Nauka Publ., 1990. 204 p. (In Russ.).
2. Bejdeman I.N. *Metodika izučenija fenologii rastenij i rastitel'nych soobščestv* [Methodology for studying the phenology of plants and plant communities]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1974. 156 p. (In Russ.).
3. Borisova I.V. [Seasonal dynamics of plant communities]. *Polevaja geobotanika* [Field geobotany]. Leningrad, Nauka Publ., 1972. V. 4. pp. 5-94. (In Russ.).
4. Brouwer V., Shtelin A. *Spravočnik po semenovedeniju sel'skochozjajstvennyh, lesnyh i dekorativnyh kul'tur s ključom dlja opredelenija važnejšich semjan* [Handbook on seed science of agricultural, forestry and ornamental crops with a key for identifying the most important seeds]. Moscow, KMK Publ., 2010. 694 p. (In Russ.).
5. Vainagiy I.V. [On the methodology for studying seed productivity of plants]. *Botaničeskij žurnal*. V. 59, No. 6 (1974): pp. 826-831. (In Russ.).
6. Zhivotovsky L.A. [Ontogenetic state, effective density and classification of coenopopulations]. *Ėkologija*. No 1 (2001): pp. 3-7. (In Russ.).
7. Zaugolnova L.B., Zhukova L.A., Komarov A.S., Smoironova O.V. *Cenopopuljácii rastenij* [Plant coenopopulations (essays on population biology)]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 184 p. (In Russ.).
8. Zemtsov A.A. [Geographical position and relief]. *Prirodnye biologičeskie resursy Tomskoj oblasti i perspektivy ich ispol'zovanija* [Natural biological resources of the Tomsk region and prospects for their use]. Tomsk, Izd-vo TGU Publ., 1966, pp. 23-34. (In Russ.).
9. Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. *Populjácii redkich vidov rastenij: teoretičeskie osnovy i metodika izučenija* [Populations of rare plant species: theoretical foundations and study methods]. Sumy, Univ. kn. Publ., 2013. 439 p. (In Russ.).

10. Ilyina I.S. [Basic provisions of the vegetation cover rule of the West Siberian border]. *Rastitel'nyj pokrov Zapadno-Sibirskoj ravniny* [Vegetation cover of the West Siberian Plain]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1985, pp. 8-18. (In Russ.).
11. Kupriyanov A.N., Banaev E.V., eds. *Introdukcija rastenij prirodnoj flory Sibiri* [Introduction of plants of the natural flora of Siberia]. Novosibirsk, Geo Publ., 2017. 495 c. (In Russ.).
12. Baykov K.S., ed. *Konspekt flory Aziatskoj Rossii. Sosudistyje rastenija* [Abstract of the flora of Asian Russia: Vascular plants]. Novosibirsk, SO RAN Publ., 2012. 640 p. (In Russ.).
13. Levina R.E. *Reproduktivnaja biologija semennyh rastenij: obzor problemy* [Reproductive biology of seed plants: a review of the problem]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 96 p. (In Russ.).
14. Nukhimovsky E.L. *Osnovy biomorfologii semennyh rastenij. T. 1: Teorija organizacii biomorf* [Fundamentals of biomorphology of seed plants. V. 1: Biomorph organization theory]. Moscow, Nedra Publ., 1997. 632 p. (In Russ.).
15. Lavrenko E.M., Korchagina A.A., eds. *Polevaja geobotanika* [Field geobotany]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1964. V. 3. 530 p. (In Russ.).
16. Sobolevskaya K.A., ed. *Poleznye rastenija Chakasii. Resursy i introdukcija* [Useful plants of Khakassia. Resources and introduction]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1989. 271 p. (In Russ.).
17. Poschkurlat A.P. *Rod Goricyvet – Adonis L. Sistematika, rasprostranenie, biologija* [The Genus *Adonis* L. – pheasant's eye. Systematic, distribution, biology]. Moscow, Nauka Publ., 2000. 199 p. (In Russ.).
18. Rabotnov T.A. [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Ser. 3, Geobotanika*. Iss. 6 (1950): pp. 7-204. (In Russ.).
19. Rabotnov T.A. [Methods for studying seed productivity of herbaceous plants in communities]. *Polevaja geobotanika* [Field geobotany]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1960. V. 2. pp. 20-38. (In Russ.).
20. Ragozin L.A. [Materials for geomorphological zoning of the eastern half of the Tomsk region and adjacent territories]. *Voprosy geografii Sibiri* [Questions of geography of Siberia]. Tomsk, 1951, Iss. 2, pp. 195-218. (In Russ.).
21. Malyshev L.I., Sobolevskaya K.A., eds. *Redkie i ischezajuschie rastenija Sibiri* [Rare and endangered plants of Siberia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1980. 224 p. (In Russ.).
22. Sennikov A.N. [Chrysocyathus Falconer.]. *Flora Vostočnoj Evropy* [Flora of Eastern Europe]. St-Peterburg, Mir i sem'ja Publ., 2001, V. 10, pp. 178-179. (In Russ.).
23. Timokhina S.A. [*Adonis* L.] *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1993. V. 6: Portulacaceae – Ranunculaceae, pp. 206-207. (In Russ.).
24. Uranov A.A. [Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes]. *Biologičeskie nauki*. No. 2 (1975): pp. 7-34. (In Russ.).
25. Shchegoleva N.V. [Ranunculaceae Juss.] *Opredelitel' rastenij Tomskoj oblasti* [Identifier of plants of the Tomsk region]. Tomsk: Izd-vo Tom. un-ta Publ., 2014, pp. 59-71. (In Russ.).
26. Drude O. *Handbuch der Pflanzengeographie*. Stuttgart, J. Engelhorn, 1890. V. XVI. 582 p.

Статья поступила в редакцию 10.01.2024; одобрена после рецензирования 06.02.2024; принята к публикации 05.03.2024.

The article was submitted 10.01.2024; approved after reviewing 06.02.2024; accepted for publication 05.03.2024.

Информация об авторах

А. С. Прокопьев – канд. биол. наук, доцент, ст. науч. сотр. лаб. редких растений Сибирского ботанического сада ТГУ;
Т. Н. Катаева – инженер лаб. редких растений Сибирского ботанического сада ТГУ.

Information about the authors

A. S. Prokopyev – candidate of biology, associate professor, senior researcher of the laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University;
T. N. Kataeva – engineer of the laboratory of rare plants, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University.

Вклад авторов:

Прокопьев А. С. – концепция исследования; полевые исследования; обработка материала; написание и редактирование текста; заключение.

Катаева Т. Н. – полевые исследования; обработка материала; написание текста; заключение.

Contribution of the authors:

Prokopyev A. S. – research concept; field studies; material processing; writing and editing text; conclusion.

Kataeva T. N. – field studies; material processing; writing text; conclusion.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.