

КРАСНАЯ КНИГА КАЗАХСТАНА: *SRAMBE TATARIA* Sebeók.

¹А. Н. Куприянов, ²Б. А. Туралин, ²Н. В. Курбатова, ²М. С. Курманбаева,
²К. Т. Абидулова, ³А.А. Базаргалиева

¹Кузбасский ботанический сад ИЭЦ ФИЦ УУХ СО РАН, Кемерово, Россия

²Казахский национальный университет им. Аль-Фараби, Алматы, Казахстан

³Актюбинский региональный государственный университет имени К. Жубанова,
Актобе, Казахстан

¹650065, г. Кемерово, пр. Ленинградский, 10
e-mail: kupr-42@yandex.ru

²050040, г. Алматы, пр. Аль-Фараби, 71
e-mail: bauke_1982@mail.ru

³030000, г. Актобе, ул. Бр. Жубановых, 263
e-mail: aliya_baz@inbox.ru

Изучено распространение, возрастные состояния, структура популяций *S. tataria* в Казахстане. Основной ареал *S. tataria* в Казахстане находится в отрогах Общего сырта и Актюбинском флористическом округе. В качестве заносного вида отмечен в Тобольско-Ишимском флористическом округе и на территории Западного мелкосопочника.

Ценофлора *S. tataria* включает 141 вид, принадлежащий к 33 семействам и 95 родам. Ведущими семействами являются: Asteraceae (34 вида), Brassicaceae (17 видов), Fabaceae (10 видов), Poaceae (9 видов). Ведущими родами являются *Allium*, *Astragalus*, *Artemisia*, *Centaurea*, *Achillea*. Состав ценофлоры отражает экологические условия кальцефитных, а отчасти глинистых местообитаний в которых формируются популяции *S. tataria*. Экобиологический анализ подтвердил пустынно-степной характер ценофлоры с небольшим участием луговых видов. Антропогенная нарушенность ценофлоры выражается в довольно большом количестве сорных видов (11 видов, или 7,9 %).

В онтогенезе *S. tataria* выделено три периода и 8 возрастных состояний. Растения обладают большой семенной продуктивностью, но около половины семян повреждаются вредителями. Семена обладают эндогенным покоем, прорастание свежесобранных семян не происходит. Семяна, прошедшие естественную стратификацию, имеют всхожесть 10 %. Продолжительность онтогенеза от проростков до старого генеративного состояния составляет от 12 до 30 лет. Онтогенез не полный, поскольку в наиболее засушливых условиях растения остаются в виргинильном состоянии неопределенно долгое время, не приступая к цветению. Вегетативные почки закладываются только у молодых генеративных особей, у средневозрастных и старых генеративных особей они не закладываются.

Подводя итог анализа возрастной структуры популяций *S. tataria*, следует отметить, что интерпретация конкретного онтогенетического спектра должна проводиться с учетом и пониманием экологии места произрастания *S. tataria*. Как показали исследования, оптимальными местообитаниями являются каштановые и светло-каштановые полноразвитые почвы с наличием включений в виде мела. С другой стороны, *S. tataria* способен образовывать инвазионно-регрессивные ценопопуляции в экстремальных почвенно-экологических условиях вершин и южных склонов меловых возвышенностей. Варьирование структуры ЦП не приводит к снижению устойчивости популяций, оно подчеркивает высокую пластичность вида внутри меловых возвышенностей.

Grambe tataria — редкий южноевропейско-средиземноморский вид, произрастает на юге России, в Австрии, Чехии, Словакии, Венгрии, Румынии, Болгарии, Турции. На территории России встречается в степной зоне, южном Предуралье и в предгорьях Кавказа, в Крыму. В северной части ареала вид не заходит севернее южной части лесостепной зоны, на востоке распространение вида ограничено Уральским хребтом; на юге — горами Кавказа [Доброкачева, 1987; Гейдеман, 1975; Гросгейм, 1950; Губанов и др., 2003; Маевский, 2006; Михайлова, 2015]. В юго-западной части Европы вид распространен в Украине, Молдове, Венгрии, на юге Австрии. В качестве заносного вида он спорадически встречался на юге Западной Сибири [Черняковская, 1939], в Челябинской [Куликов, 2010], Омской областях [Мальшев, 1994], отмечен для Московской области [Майоров и др., 2012] и на юге Италии, куда попал в IX–X века во время нашествия гуннов [Prina, 2009].

Практически по всему ареалу растение очень редкое. Основными угрозами для существования вида является разрушение природных местообитаний, что послужило причиной внесения *S. tataria* в Красные книги Казахстана [2014], Молдовы [Teleuta, 2015], Украины [Ильинская и др., 2009], России [Колчанов, Маслова, 2005; Негроров, 2018; Теймуров, 2017; Шишлова, Шмаряева, 2014].

В словаре-справочнике Н.Ф. Реймерса [1988] Красная книга определена как «список редких и находящихся под угрозой уничтожения организмов; аннотированный перечень видов и подвидов с указанием современного и прошлого распространения, численности и причин ее сокращения, особенностей воспроизводства, уже принятых и необходимых мер охраны видов». Изучение современного распространения, ценотического окружения, структуры популяций и возрастных состояний крайне необходимо для оценки состояния растений и разработки мероприятий по их охране. Несмотря на чрезвычайную редкость *S. tataria*, внесение его в Красную книгу Казахстана [2014], сведения о распространении, ценофлоре, особенностях возрастных состояний, структуре популяций на территории Казахстана крайне недостаточны или отсутствуют. Целью данной работы было всестороннее изучение биологии этого растения в природных условиях.

Для выяснения реального распространения *S. tataria* на территории Казахстана были изучены гербарные фонды АА, КГ, КУЗ, МНА, МВ, LE, ТК.

Изучение биологических особенностей проводилось на территории Актюбинской области. Исследование флористического состава ценопопуляций *S. tataria* выполнялось на стандартных площадках 100 м². Исследования осуществлялись весной (2–5 мая), летом (19–20 июня и 1–2 августа 2019 г.). Общая площадь ценопопуляции определялась с помощью GPS. Для флористических описаний подбирались участки с высокой плотностью *S. tataria*, обследовано 7 ценопопуляций.

ЦП-1: 20 км западнее с. Акраб, 220 м н.у.м., 50°51836' с.ш., 54°93359' в.д. вершины меловых сопок. Почвы неполноразвитые, практически без гумусового горизонта, сверху покрыты чехлом мелких обломков мела. Площадь популяции 1000 м², общее проективное покрытие (ОПП) — 10 %, ОПП *G. tataria* — 1 %, ЦП насчитывает 22 вида. Наибольшее участие в растительном покрове имеют *Anabasis truncata* (Schrenk) Bunge, *Anthemis trotziana* Claus ex Bunge, *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., *Matthiola superba* Conti, *Poa bulbosa* L., *Seseli eriocephalum* (Pall. ex Spreng.) Schischk.

ЦП-2: там же, 226 м н.у.м., 50°51792' с.ш., 54°32769' в.д. юго-восточные склоны меловых сопок, склон 20°. Почвы неполноразвитые, без гумусового горизонта, сверху покрыты чехлом мелких обломков мела. Площадь популяции 300 м², ОПП — 15 %, ОПП *S. tataria* — 1 %, сообщество маловидовое, насчитывает 20 видов. Наибольшее участие в растительном покрове имеют *Anabasis truncata*, *Anthemis trotziana*, *Centaurea sibirica* L., *Echinops meyeri* (DC.) Iljin, *Nanophyton erinaceum* (Pall.) Bunge, *Rindera tetraspis* Pall., *Rhammatophyllum pachyrhizum* (Kar. & Kir.) O.E. Schulz.

ЦП-3: 40 км от с. Уил, сопки Акшатау, 160 м н.у.м., 49°93420' с.ш., 54°51433' в.д., восточный склон меловых сопок, лощина, склон 20°. Почвы светло-каштановые, полноразвитые, рыхлые, суглинистые, с включением обломков чистого мела. Площадь ценопопуляции 1000 м², ОПП — 30 %, ОПП *G. tataria* — 5 %, сообщество насчитывает 38 видов. В сложении растительности наибольшее участие имеют: *Allium decipiens* Fisch. ex Schult. & Schult. f., *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit. ex

Willd., *Anthemis trotzkiana*, *Artemisia aralensis* Krasch., *A. salsaloides* Willd., *Astragalus aktubiensis* Knjasev, *A. varius* S.G. Gmel, *Ferula caspica* M. Bieb., *Limonium caspium* (Willd.) Gams, *Taraxacum turgaicum* Schischk.

ЦП-4: там же, 143 м н.у.м., 49°33529' с.ш., 54°50869' в.д., лощина, занятая кустарниковыми зарослями по берегам временного водотока. Почвы каштановые, полноразвитые, суглинистые. Площадь ценопопуляции 1000 м², ОПП – 100 %, ОПП *G. tataria* – 5 %, сообщество насчитывает 33 вида. В сложении растительности наибольшее участие имеют: *Achillea nobilis* L., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Camphorosma monspeliaca* L., *Centaurea kasakorum* Iljin, *Echinops meyeri*, *Ephedra distachya* L., *Euphorbia microcarpa* Prokh., *Ranunculus polyrhizos* Steph., *Rhinopetalum karelinii* Fisch. ex Alexander, *Scorzonera tuberosa* Pall., *Tanacetum santolina* C. Winkl., *Tragopogon ruber* S.G. Gmel., *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult. f.

ЦП-5: 15 км северо-восточнее с. Акшатау, 126 м н.у.м., 49°33475' с.ш., 54°51334' в.д., северные склоны меловых сопок. Почвы каштановые, полноразвитые, с большим количеством включений в виде мела. Площадь ценопопуляции 2500 м², ОПП – 30 %, ОПП *S. tataria* – 3 %, сообщество насчитывает 32 вида. В сложении растительности наибольшее участие имеют: *Achillea micrantha* Willd., *A. millefolium* L., *Adonis wolgensis* Steven, *Artemisia marschalliana* Spreng., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Chaerophyllum prescottii* DC., *Chorispora tenella* (Pall.) DC., *Galatella villosa* (L.) Rchb. f.

ЦП-6: 15 км на северо-восток от с. Акшатау, горы Мукаштау (комплекс меловых гор Акшатау), 192 м н.у.м., 49°43102 с.ш., 54°59277' в.д., юго-западный склон меловых сопок. Почвы каштановые, неполноразвитые, с большим количеством включений в виде мела. Площадь популяции 200 м², ОПП – 20 %, ОПП *G. tataria* – 3 %, сообщество насчитывает 29 вида. В сложении растительности наибольшее участие имеют: *Allium inderiense* Fisch. ex Bunge, *Anthemis trotzkiana*, *Artemisia lerchiana* Weber, *Echinops meyeri*, *Ephedra lomatolepis* Schrenk, *Glycyrrhiza korshinskyi*, *Onosma simplicissima* L., *Rhammatophyllum pachyrhizum*, *Scorzonera pubescens* DC., *Seseli eriocephalum*, *Zygophyllum pinnatum* Cham.

ЦП-7: там же, 125 м н.у.м., 49°42394' с.ш., 54°58876' в.д., крутой северный склон ме-

ловых сопок, 30°. Почвы каштановые, полноразвитые, суглинистые, рыхлые, с большим количеством включений в виде мелких кусочков мела. Площадь ценопопуляции 3000 м², ОПП – 35 %, ОПП *G. tataria* – 5 %, сообщество насчитывает 26 видов. В сложении растительности наибольшее участие имеют: *Agropyron cristatum*, *Astragalus testiculatus* Pall., *Caragana laeta* Kom., *Centaurea kasakorum* Iljin, *Goldbachia laevigata* (M. Bieb.) DC., *Nepeta cataria* L., *Serratula gmelinii* Tausch., *Verbascum phoeniceum* L.

Особенности возрастных состояний и онтогенетическую структуру изучали *in situ* согласно методическим указаниям Т.А. Работнова [1950], А.А. Уранова [1975], О.В. Смирновой и др. [1984].

Тип популяции определяли по Т.А. Работнову [1950], классификацию «дельта-омега» по Л.А. Животовскому [2001].

Индекс возрастности популяции (Δ) вычисляется по формуле:

$$\Delta = \sum K_i m_i / \sum K_i,$$

где $\sum K_i$ – сумма растений всех возрастных состояний, m_i – возрастность особей.

Индекс эффективности (ω) определяли по формуле:

$$\omega = \sum p_i e_i,$$

где $p_i = n_i / n$ – доля растений i -того состояния в данной популяции, n_i – абсолютное число растений i -того состояния, $n = \sum n_i$ – общее число растений, e_i – энергетическая эффективность.

Индекс восстановления (I) определялся по формуле:

$$I = \sum j \rightarrow v / \sum g1 \rightarrow g3,$$

где $\sum j \rightarrow v$ – сумма растений всех возрастных состояний прегенеративного периода, $\sum g1 \rightarrow g3$ – сумма растений всех возрастных состояний генеративного периода [Жукова, 1987].

Распространение

Для территории Казахстана А.Н. Васильева [1961] приводит *S. tataria* для отрогов Общего Сырта (1), Тобольско-Ишимского (2) и Прикаспийского (6) флористических районов. Последующие исследователи [Айпеисова, 2012; Дарбаева, 2002] включают *S. tataria* в Актюбинский (7) и Эмбенский (8) флористические районы по меловым обнажениям. В качестве заносного он

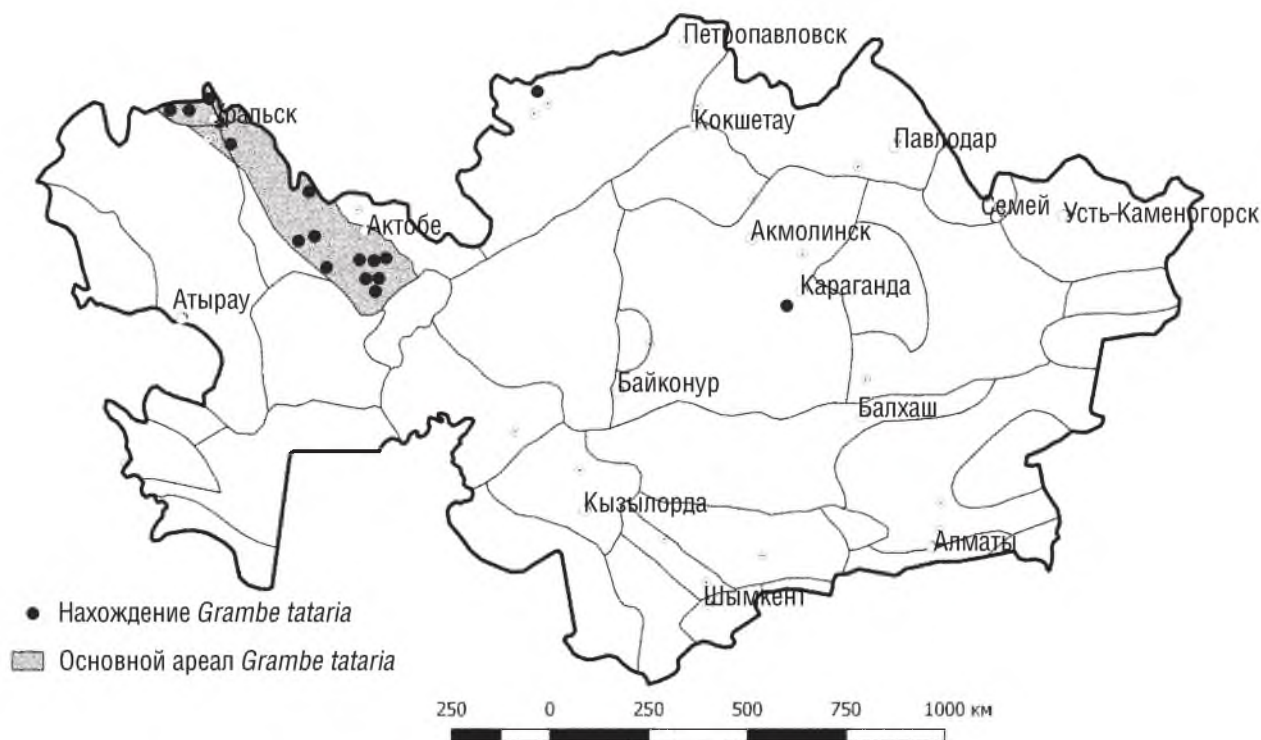


Рис. 1. Распространение *G. tataria* в Казахстане

найден на территории Западного мелкосопочника [Эбель и др., 2014]. П.Н. Крылов [1931], ссылаясь на П.С. Палласа, указывал *S. tataria* для Зайсанской котловины, но современные исследования казахстанской части Алтая и Зайсана не подтверждают нахождение *S. tataria* на Алтае и в Зайсанской котловине [Котухов, 2005; Аралбай, 2015].

В гербариях АА, КГ, КУЗ, МНА, МВ, ЛЕ, ТК сборы *S. tataria* с территории Казахстана составили 17 листов. Распределение растений показано по флористическим районам, разработанным И.А. Линчевским, Н.И. Рубцовым и П.П. Поляковым, детализированным и уточненным М.Г. Поповым [Принципы..., 1956]. Нахождение *S. tataria* отмечено в четырех флористических районах (рис. 1).

1. Отроги Общего Сырта: Уральский округ, Каменский район, окрестности поселка Каменовка, на песках, 31 V 1931, А. Дмитриева (АА); там же: окр. хутора Зеленого, степь у подножья щебнистых холмов, 06 VI 1929, Рубцов Н.И. (АА); там же: по дороге к Шипову на мергелистой почве, 23 VI 1924, Ларин И.В., Мусатова К.М. (АА); там же: северный склон Сырта в 5-6 км к западу от а. Тыксай-тюбе, 04 VI 1930, Н.И. Рубцов (АА).

2. Тобольско-Ишимский флористический район: Кустанайский округ, Кельаральская волость, найдено на песчаной почве по склону в п. Грачевка, 20 VI 1923, А. Дмитриева (АА).

7. Актюбинский флористический район: Западно-Казахстанская обл. (восток), меловые горы у с. Миргородка, 50°49'14" с.ш., 53°21'32" в. д., 11 V 2012, В. Онопченко (МВ); Уральская губ., Лажамбейтинский у., меловая гора Турат-бас у р. Утвы, 21 VI 1927, Рожевиц Р.Ю., Жежель Н.Г. (АА); там же: окр. пос. Приречного, склон сырта в долину Улькун-Ащесай, 23 V 1930, Н.И. Рубцов (АА); там же: северный склон сырта в 5-6 км к западу от а. Тыксай-тюбе, 04 VI 1930, Н.И. Рубцов (АА); 150 км восточнее г. Актюбинска, по меловым горкам, 21 VI 1978, М. С. Байтенов (АА); Актюбинская обл., северо-восточнее пос. Уил, меловая возвышенность Акшатау, 17 VI 1965, Г.И. Черкасова (ЛЕ); там же: окр. пос. Акраб, меловой хребет Ишкаргантау, ур. Карасай, 15 VI 1962, Г.И. Черкасова (ЛЕ); там же: северо-восточнее пос. Уил, меловая возвышенность Теректытау, 12 VI 1965, Г. И. Черкасова (ЛЕ); там же Хобдинский р-н, меловой хребет Ишкаргантау, ур. Суук Булак, 18 VI 1962, Г. И. Черкасова (ЛЕ); Хобдинский р-н, 20 км западнее с. Акраб,

220 м н.у.м., 50°51836' с.ш., 54°93359' в.д., северные склоны меловых сопок, 02 V 2019, А. Куприянов, Б. Туралин (КУЗ); там же: Актобинская обл., Хобдинский р-н, 21 км западнее с. Акраб, 226 м н.у.м., 50°51792' с.ш., 54°32769' в.д., северо-восточные склоны меловых сопок, 02 V 2019, А. Куприянов, Б. Туралин (КУЗ); там же: Уилский р-н, 40 км от с. Уил, сопки Акшатау, 160 м н.у.м., 49°93420' с.ш., 54°51433' в.д., восточный склон меловых сопок, 03 V 2019, А. Куприянов, Б. Туралин (КУЗ); там же: Уилский р-н, 40 км от с. Уил, сопки Акшатау, 143 м н.у.м., 49°33529' с.ш., 54°50869' в.д., лощина, занятая кустарниковыми зарослями по берегам временного водотока, 03 V 2019, А. Куприянов, Б. Туралин (КУЗ); Уилский р-н, окр. с. Акшатау, 126 м н.у.м., 49°33475' с.ш., 54°51334' в.д., 03 V 2019, северные склоны меловых сопок, А. Куприянов, Б. Туралин (КУЗ); Актобинская обл., Уилский р-н, 15 км на северо-восток от с. Акшатау, горы Мукаштау (комплекс меловых горок Акшатау), 192 м н.у.м., 49°43102' с.ш., 54°59277' в.д., 04 V 2019, юго-западный склон меловых сопок, А. Куприянов, Б. Туралин (КУЗ); Актобинская обл., Уилский р-н, 15 км на северо-восток от с. Акшатау, горы Мукаштау (комплекс меловых горок Акшатау), 125 м н.у.м., 49°42394' с.ш., 54°58876' в.д., 04 V 2019, северный склон меловых сопок, 30°, А. Куприянов, Б. Туралин (КУЗ).

10. Западный мелкосопочник: Жезказганская обл., окр. с. Просторное (Аккой), 3 VI 1993, В. Михайлов (КГ).

Основной ареал *G. tataria* в Казахстане находится в отрогах Общего Сырта (4 местонахождения) и Актобинском флористическом районе (11 местонахождений). Для Тобольско-Ишимского флористического района имеется один сбор на границе с Россией. На заносной характер растений указывает не характерное местообитание «на песках». Нахождение *G. tataria* на территории Западного мелкосопочника в окр. пос. Аккой, возможно, также имеет заносной характер.

Ценофлора

Ценофлора – совокупность видов растений, формирующих сообщества любого ранга и любого типа растительности; это объединение флористически и экологически однообразных, но разобщенных парциальных флор синтаксонов. Ценофлора *S. tataria* – со-

вокупность видов растений типичных местообитаний данного вида.

Участки, на которых обитает *S. tataria*, на территории исследований представлены северо-восточными, северными склонами сопок, сложенных мелями. Характерными видами с высокой встречаемостью являются *Agropyron cristatum*, *Alyssum tortuosum*, *Anthemis trotzkiana*, *Astragalus albicans*, *A. testiculatus*, *Centaurea kasakorum*, *Echinops meyeri*, *Ephedra lomatolepis*, *Glycyrrhiza korshinskyi*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Rindera tetraspis*, *Taraxacum turgaicum*, *Verbascum phoeniceum*, *Zygophyllum pinnatum*.

Ценофлора *Crambe tataria* включает 141 вид, принадлежащий к 33 семействам и 95 родам (табл. 1).

На долю 10 ведущих семейств приходится 64 вида, что составляет 43,8 % от общего состава ценофлоры. Наиболее богаты по видовому составу семейства Asteraceae (34 вида), Brassicaceae (17 видов), Fabaceae (10 видов), Poaceae (9 видов) (табл. 2). Ведущими родами являются *Allium*, *Artemisia* и *Astragalus* по 6 видов; *Centaurea* – 5 видов; *Achillea* – 4 вида.

По сравнению со флорой Актобинской области [Айпеисова, 2013] вторую строчку по числу видов занимает Brassicaceae, которое во флоре АО находится на третьем месте. Это происходит за счет большей доли пустынных видов (35 % от общего числа семейства). По этой же причине на V место поднялось семейство Liliaceae с 7 видами, Alliaceae – на VI место с 6 видами.

Эти особенности ценофлоры хорошо коррелируют с экологическими условиями кальцефитных, а отчасти глинистых местообитаний, в которых формируются популяции *S. tataria*.

Наибольшее количество видов относится к многолетним видам (118), одно-двулетники составляют 18 видов, а эфемеры – 4 вида (*Arabidopsis toxophylla*, *Ceratocarpus utriculosus*, *Goldbachia laevigata*, *Tauscheria lasiocarpa*).

Среди древесных видов более всего полукустарников – 12 видов, кустарников – 7 и кустарничков – 4 вида соответственно. Среди травянистых растений более всего стержнекорневых видов – 54, далее в убывающем порядке следуют длиннокорневищные (22 вида), клубнелуковичные (13 видов), короткокорневищные (11 видов), корнеклубневые (5 видов), кистекорневые (4 вида), поликарпика с побега-

Таблица 1

Состав ценофлоры *Crambe tataria* Sebeok

Виды растений	1*	2	3	4
Семейство Ephedraceae Dumort.				
<i>Ephedra distachya</i> L.	Мн	Ку	К	Степной
<i>E. lomatolepis</i> Schrenk	Мн	Ку	К	Пустынный
Семейство Ranunculaceae Juss.				
<i>Adonis wolgensis</i> Steven	Мн	Кк	КМ	Степной
<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	Мн	Кк	КМ	Степной
<i>Ranunculus polyrhizus</i> Steph	Мн	Ки	КМ	Степной
Семейство Fumariaceae DC.				
<i>Fumaria vaillantii</i> Loisel.	О-Д	Ск	КМ	Сорный
Семейство Caryophyllaceae Juss.				
<i>Gypsophila altissima</i> L.	Мн	Ск	КМ	Луговой
<i>Elisanthe viscosa</i> (L.) Rupr.	Мн	Ск	КМ	Степной
<i>Silene wolgensis</i> (Hornem.) Bess. ex Spreng.	О-Д	Ск	КМ	Степной
Семейство Chenopodiaceae Vent.				
<i>Anabasis truncata</i> (Schrenk) Bunge	Мн	Ск	К	Пустынный
<i>Camphorosma monspeliaca</i> L.	Мн	Ск	К	Степной
<i>Ceratocarpus utriculosus</i> Bluk.	Э	Ск	М	Пустынный
<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.	Мн	Пк	К	Степной
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i> (L.) Gueldenst.	Мн	Пк	К	Степной
<i>Nanophyton erinaceum</i> (Pall.) Bunge	Мн	Пк	К	Пустынный
Семейство Polygonaceae Juss.				
<i>Atraphaxis decipiens</i> Jaub. et Spach	Мн	К	КМ	Степной
<i>A. replicata</i> Lam.	Мн	К	К	Степной
Семейство Primulaceae Vent.				
<i>Androsace maxima</i> L.	О-Д	Ск	КМ	Сорный
Семейство Limoniaceae Lincz.				
<i>Limonium caspium</i> (Willd.) Gams	Мн	Ск	К	Степной
<i>L. coralloides</i> (Tausch.) Lincz.	Мн	Ск	К	Степной
Семейство Brassicaceae Burnett				
<i>Alyssum tortuosum</i> Waldst. et Kit. ex Willd.	Мн	Ку	К	Степной
<i>Arabidopsis toxophylla</i> (M. Bieb.) N. Busch	Э	Ск	М	Степной
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	О-Д	Ск	КМ	Сорный
<i>Chorispora tenella</i> (Pall.) DC.	О-Д	Ск	М	Степной

Таблица 1 (Продолжение)

Виды растений	1*	2	3	4
<i>Crambe tatarica</i> Sebeók	Мн	Ск	КМ	Степной
<i>Galitzkya spathulata</i> (Steph. ex Willd.) V.Boczantzeva	Мн	Ск	К	Степной
<i>Goldbachia laevigata</i> (M. Bieb.) DC.	Э	Ск	М	Пустынный
<i>Isatis costata</i> C.A. Mey.	О-Д	Ск	КМ	Степной
<i>I. sabulosa</i> Steven ex Ledeb.	О-Д	Ск	КМ	Пустынный
<i>I. tinctoria</i> L.	О-Д	Ск	КМ	Степной
<i>Lepidium perfoliatum</i> L.	Э	Ск	М	Степной
<i>L. songaricum</i> Schrenk	Мн	Кк	КМ	Степной
<i>Matthiola superba</i> Conti	Мн	Ск	К	Пустынный
<i>Rhammatophyllum pachyrhizum</i> (Kar. ex Kir.) O.E. Schulz	Мн	Пк	К	Пустынный
<i>Sisymbrium wolgensense</i> M. Bieb. ex Fourn.	Мн	Ск	КМ	Сорный
<i>Sterigmostemum tomentosum</i> (Willd.) M.Bieb.	О-Д	Ск	К	Пустынный
<i>Tauscheria lasiocarpa</i> Fisch. ex DC.	Э	Ск	КМ	Пустынный
Семейство Violaceae Batsch				
<i>Viola rupestris</i> F.W. Schmidt.	Мн	Кк	КМ	Степной
Семейство Euphorbiaceae Juss.				
<i>Euphorbia humilis</i> C.A. Mey. ex Ledeb.	Мн	Ск	К	Степной
<i>Euphorbia microcarpa</i> (Prokh.) Kryl.	Мн	Дк	КМ	Степной
<i>E. uralensis</i> Fisch. ex Link	Мн	Дк	КМ	Сорный
Семейство Crassulaceae DC.				
<i>Pseudosedum lievenii</i> (Ledeb.) A.Berger	Мн	Ки	К	Степной
Семейство Rosaceae Juss.				
<i>Cerasus fruticosa</i> (Pall.) G. Woron.	Мн	К	КМ	Степной
<i>Potentilla arenaria</i> Borkh.	Мн	Дк	К	Степной
<i>P. chrysantha</i> Trevir.	Мн	Ск	М	Луговой
<i>Rosa majalis</i> Herrm.	Мн	К	М	Лесной
<i>Spiraea hypericifolia</i> L.	Мн	К	КМ	Степной
Семейство Fabaceae Lindl.				
<i>Astragalus aktubiensis</i> Sytin	Мн	Пк	К	Степной
<i>A. albicans</i> Bohg.	Мн	Пк	К	Степной
<i>A. buchtormensis</i> Pall.	Мн	Ск	КМ	Степной
<i>A. testiculatus</i> Pall.	Мн	Ск	К	Степной
<i>A. varius</i> S.G.Gmel.	Мн	Пк	К	Пустынный
<i>A. virgatus</i> Pall.	Мн	Пк	К	Пустынный

Таблица 1 (Продолжение)

Виды растений	1*	2	3	4
<i>Caragana laeta</i> Kom.	Мн	К	К	Степной
<i>Glycyrrhiza korshinskyi</i> Grig.	Мн	Дк	К	Степной
<i>Medicago falcate</i> L.	Мн	Ск	КМ	Степной
<i>Vicia subvillosa</i> (Ledeb.) Boiss.	Мн	Дк	КМ	Степной
Семейство Geraniaceae Juss.				
<i>Geranium transversale</i> (Kar. et Kir.) Vved.	Мн	Ккл	М	Пустынный
Семейство Zygophyllaceae R. BR.				
<i>Zygophyllum pinnatum</i> Cham.	Мн	Ск	К	Пустынный
Семейство Peganaceae (Engl.) Tiegh. ex. Takht.				
<i>Peganum harmala</i> L.	Мн	Ск	КМ	Степной
Семейство Rhamnaceae Juss.				
<i>Rhamnus cathartica</i> L.	Мн	К	М	Лесной
Семейство Valerianaceae Batsch				
<i>Valeriana tuberosa</i> L.	Мн	Клу	КМ	Степной
Семейство Dipsacaceae Juss.				
<i>Scabiosa isetensis</i> L.	Мн	Ск	КМ	Степной
Семейство Apiaceae Lindl.				
<i>Chaerophyllum prescottii</i> DC.	О-Д	Ккл	КМ	Сорный
<i>Ferula caspica</i> M. Bieb.	Мн	Ккл	К	Степной
<i>Seseli eriocephalum</i> (Pall. ex Spreng.) Schischk.	Мн	Дк	К	Пустынный
Семейство Campanulaceae Juss.				
<i>Campanula sibirica</i> L.	О-Д	Ск	КМ	Степной
Семейство Asteraceae Juss.				
<i>Achillea micrantha</i> Willd.	Мн	Дк	К	Пустынный
<i>A. millefolium</i> L.	Мн	Дк	КМ	Луговой
<i>A. nobilis</i> L.	О-Д	Кк	КМ	Степной
<i>A. setacea</i> Waldest. et. Kit.	Мн	Дк	К	Степной
<i>Anthemis trotzkiana</i> Claus ex Bunge	Мн	Пк	К	Пустынный
<i>Artemisia aralensis</i> Krasch.	Мн	Пк	К	Пустынный
<i>A. austriaca</i> Jacq.	Мн	Дк	КМ	Степной
<i>A. dracunculus</i> L.	Мн	Кк	КМ	Луговой
<i>A. lerchiana</i> Web. ex Stechm.	Мн	Ку	К	Пустынный
<i>A. marschalliana</i> Spreng.	Мн	Пк	КМ	Степной
<i>A. salsaloides</i> Willd.	Мн	ПК	К	Пустынный

Таблица 1 (Продолжение)

Виды растений	1*	2	3	4
<i>Gentaurea apiculata</i> Ledeb.	Мн	Ск	КМ	Степной
<i>C. kasakorum</i> Iljin	Мн	Ск	К	Степной
<i>C. lasiopoda</i> M. Pop. et Kult.	Мн	Ск	К	Степной
<i>C. scabiosa</i> L.	Мн	Ск	КМ	Сорный
<i>C. sibirica</i> L.	Мн	Ск	К	Степной
<i>Galatella villosula</i> Novopokr.	Мн	Кк	К	Степной
<i>Echinops meyeri</i> (DC.) Iljin	Мн	Ск	К	Степной
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	Мн	Дк	К	Степной
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	Мн	Ск	КМ	Степной
<i>H. virosum</i> Pall.	Мн	Ск	КМ	Луговой
<i>Scorzonera pubescens</i> DC.	Мн	Ск	КМ	Луговой
<i>Scorzonera tuberosa</i> Pall.	Мн	Ккл	К	Степной
<i>S. stricta</i> Hornem.	Мн	Ск	КМ	Степной
<i>Senecio erucifolius</i> L.	Мн	Кк	КМ	Луговой
<i>S. jacobaea</i> L.	О-Д	Ск	КМ	Степной
<i>Serratula cardunculus</i> (Pall.) Schischk.	Мн	Дк	КМ	Степной
<i>S. gmelinii</i> Tausch	Мн	Кк	КМ	Степной
<i>Takhtajiantha pusilla</i> (Pall.) Nazarova	Мн	Ккл	К	Степной
<i>Tanacetum santolina</i> C.Winkl.	Мн	Дк	К	Степной
<i>T. turlanicum</i> (Pavl.) Tzvel.	Мн	Дк	К	Степной
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	О-Д	Ск	М	Сорный
<i>T. turgaicum</i> Schischk.	Мн	Ск	М	Пустынный
<i>Tragopogon ruber</i> S.G.Gmel.	Мн	Ск	М	Степной
Семейство Rubiaceae Juss.				
<i>Galium verum</i> L.	Мн	Кк	КМ	Степной
Семейство Cuscutaceae Dumort.				
<i>Cuscuta europaea</i> L.	О-Д	П	М	Сорный
Семейство Boraginaceae Juss.				
<i>Lappula microcarpa</i> (Ledeb.) Guerke	О-Д	Ск	КМ	Сорный
<i>Lithospermum officinale</i> L.	О-Д	Ск	КМ	Луговой
<i>Onosma simplicissimum</i> L.	О-Д	Дк	К	Степной
<i>Rindera tetraspis</i> Pall.	Мн	Ск	К	Пустынный
<i>Rochelia retorta</i> (Pall.) Lipsky	О-Д	Ск	КМ	Степной

Таблица 1 (Продолжение)

Виды растений	1*	2	3	4
Семейство Scrophulariaceae Juss.				
<i>Linaria altaica</i> Fisch. ex Kuprian.	Мн	Дк	К	Степной
<i>L. incompleta</i> Kuprian.	Мн	Дк	К	Пустынный
<i>Pedicularis dasystachys</i> Schrenk	Мн	Ск	КМ	Степной
<i>Verbascum phoeniceum</i> L.	Мн	Ск	КМ	Степной
<i>Veronica spuria</i> L.	Мн	Дк	КМ	Степной
Семейство Lamiaceae Lindl.				
<i>Nepeta cataria</i> L.	Мн	Ск	КМ	Степной
<i>Salvia deserta</i> Schang.	Мн	Ск	К	Степной
<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	Мн	Дк	КМ	Степной
Семейство Liliaceae Juss.				
<i>Fritillaria ruthenica</i> Wikstr.	Мн	Кл	КМ	Луговой
<i>Gagea bulbifera</i> (Pall.) Roem. et Schult.	Мн	Кл	КМ	Степной
<i>G. pusilla</i> (Schmidt.) Roem. et Schult.	Мн	Кл	КМ	Степной
<i>Rhinopetalum karelinii</i> Fisch. ex Alexand.	Мн	Кл	КМ	Пустынный
<i>Tulipa biebersteiniana</i> Schult. ex Schult. fil.	Мн	Кл	КМ	Степной
<i>T. biflora</i> Pall.	Мн	Кл	КМ	Степной
<i>T. schrenkii</i> Regel	Мн	Кл	КМ	Степной
Семейство Alliaceae J. Agardh				
<i>Allium decipiens</i> Fisch. ex Schult. et Schult. fil.	Мн	Кл	К	Степной
<i>A. delicatulum</i> Sievers. ex Schult. et Schult. fil.	Мн	Кл	К	Степной
<i>A. inderiense</i> Fisch. ex Bunge	Мн	Кл	К	Пустынный
<i>A. lineare</i> L.	Мн	Кл	К	Степной
<i>A. pallasii</i> Murr.	Мн	Кл	К	Степной
<i>A. rubens</i> Schrad. ex Willd.	Мн	Кл	К	Степной
Семейство Asparagaceae Juss.				
<i>Asparagus brachyphyllus</i> Turcz.	Мн	Ки	КМ	Степной
<i>A. officinalis</i> L.	Мн	Ки	М	Луговой
Семейство Iridaceae Juss.				
<i>Iris glancesceus</i> Bunge	Мн	Дк	К	Степной
Семейство Poaceae Barnhart				
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	Мн	Пл	К	Степной
<i>A. desertorum</i> (Fisch. ex Link) Schult.	Мн	Пл	К	Пустынный
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	Мн	Дк	КМ	Степной

Таблица 1 (Окончание)

Виды растений	1*	2	3	4
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	Мн	Дк	М	Сорный
<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	Мн	Кк	К	Степной
<i>Poa bulbosa</i> L.	Мн	Клу	КМ	Степной
<i>Stipa lessingiana</i> Trin. et. Rupr.	Мн	Пл	К	Степной
<i>S. orientalis</i> Trin.	Мн	Пл	К	Степной
<i>S. pennata</i> L.	Мн	Пл	КМ	Степной

*В колонке 1 приведена длительность жизни особей: Мн – многолетники; О-Д – длительно вегетирующие одно-двулетники; Э – эфемеры – коротко вегетирующие однолетники.

В колонке 2 представлены жизненные формы: Д – дерево; К – кустарник; Пк – полукустарник; Ку – кустарничек; Дк – длиннокорневищные травы; Кк – короткорневищные травы; Ккл – корнеклубневидные травы; Клу – клубнеобразующие травы; Кл – клубнелуковичные травы; Ск – стержнекорневые травы; Ки – кистекорневые травы; ПК – плотнокустовые травы; ПС – поликарпики с побегами суккулентного типа; П – сапрофитные и паразитные травы.

В колонке 3 приведены экологические группы растений по отношению к влагообеспеченности местообитаний; К – ксерофиты; КМ – ксеромезофиты; М – мезофиты.

В колонке 4 приведены эколого-ценотические группы.

ми суккулентного типа и паразитные травы по одному виду.

Практически одинаковое количество ксерофитов (61 вид) и ксеромезофитов (63 вида), небольшое количество мезофитов (17 видов) подчеркивает пустынно-степной характер ценофлоры. К мезофитам нами отнесены пустынно-степные эфемеры (*Arabidopsis toxophylla*, *Ceratocarpus utriculosus*, *Chorispora tenella*, *Goldbachia laevigata*, *Lepidium perfoliatum*, *Taraxacum turgaicum*) и эфемероид (*Geranium transversale*), которые развиваются в ранневесенний период во время хорошего увлажнения. Другие мезофитные виды отмечены по берегам временного водотока (*Asparagus officinalis*, *Potentilla chrysantha*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa majalis*), а также рудеранты *Elytrigia repens* и *Taraxacum officinale*.

Среди ценотических групп доминируют степные виды (92 вида, или 65,7%), далее – пустынные виды (26 видов, или 17,8%), сорные виды (11 видов, или 7,9%), луговые виды (10 видов, или 7,8%). Только два вида (*Rhamnus cathartica*, *Rosa majalis*) нами отнесены к лесным видам. Наличие сравнительно большой доли сорных видов свидетельствует о значительных антропогенных нарушениях местообитаний, связанных с выпасом скота.

Т.Е. Дарбаева [2003] относит сообщества с *C. tataria* к ковыльниково-эколого-истори-

ческой свите, куда входит большинство видов хорошо сформированных степных сообществ, и к этой свите она относит 116 видов. Исследования ценофлоры *C. tataria* показали, что наряду с ковыльниково-формацией она содержит полукустарниковые и кустарничковые виды, более характерные для северотуранско-полукустарниково-пустынной свиты (*Artemisia salsaloides*, *Ephedra lomatolepis*, *Kochia prostrata*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Nanophyton erinaceum*, *Rhammatophyllum pachyrhizum* и др.).

Возрастные состояния

Изучение возрастных состояний является необходимым для оценки состояния популяций и разработки мероприятий по его охране. На протяжении всего ареала *C. tataria* встречается редко, его местообитания часто разрушаются, и растение нуждается в повсеместной охране. Несмотря на высокую степень редкости и угрозы уничтожения растений в природных популяциях, сведений об особенностях возрастных состояний *C. tataria* чрезвычайно мало.

Латентный период. Соцветие *C. tataria* метельчато-ветвистое, у средневозрастных генеративных особей формируется от 3 до 12 цветущих побегов, каждый из которых имеет от 5 до 13 шт. боковых побегов первого порядка,

Таблица 2

Ведущие семейства ценофлоры *C. tataria* по числу видов

Семейство	Ценофлора <i>C. tataria</i>			Флора Актюбинского флористического района [Айпеисова, 2013]	
	Место по числу видов	Число родов/ % от общего числа	Число видов/ % от общего числа	Место по числу	Число видов/ % от общего числа
Asteraceae Bercht. et J. Presl	I	15/10,1	34/23,5	I	220/16,8
Brassicaceae Burnett	II	14/10,0	17/12,1	IV	79/6,5
Fabaceae Lindl.	III	5/3,5	10/7,1	II	114/8,7
Poaceae Barnhart	IV	6/4,2	9/6,4	III	106/8,1
Liliaceae Juss.	V	4/2,8	7/5	XV	10/0,8
Chenopodiaceae Vent.	VI	6/4,2	6/4,2	V	78/5,9
Alliaceae J. Agardh	VII	1/0,71	6/4,2	XVII	13/0,10
Rosaceae Juss.	VIII	4/2,8	5/3,5	VII	50/0,38
Boraginaceae Juss.	IX	5/3,5	5/3,5	XII	35/0,26
Scrophulariaceae Juss.	X	4/2,8	5/3,5	VIII	47/0,36
Всего	140	64/43,81	103/73	1306	969/64,4

на которых формируются побеги второго порядка, несущие 6–10 цветков. Плод – неясно-четырёхгранный, сетчато-морщинистый, деревянистый, нераскрывающийся, двусемянный, почти шаровидный стручок 4–5 мм в диам. (рис. 2А). Вес 1000 плодов в разных популяциях от 6,76 до 7,16 г. Семена мелкие, светло-желтые, плотно прилегающие к оболочке плода. Количество плодов на средневозрастном растении может достигать 3900 шт., из которых только 45 % содержат нормально развитые, неповрежденные семена, 26 % плодов с неполноразвитыми семенами, а 29 % плодов повреждены вредителями из рода *Phyllotreta*, *Eurydema*, *Meligethes*.

Виргинильный период начинается с момента прорастания (первичный корешок достиг половины длины семени) до появления первых репродуктивных органов. В этом периоде растения проходят несколько возрастных состояний.

Проростки (р) – возрастное состояние от прорастания до отмирания семядолей. Семена обладают эндогенным покоем. Прорастания свежесобранных семян не происходит. Семени, прошедшие естественную стратификацию в течение зимнего периода, собранные весной следующего года, имеют грунтовую всхожесть

10 %, период прорастания две недели. Прорастание семян надземное: над поверхностью почвы появляется крючковидно изогнутый гипокотиль, затем он выпрямляется, вынося на поверхность околоплодник. Семядоли мелкие, овальные, позднее они увеличиваются в размерах, приобретают листовидную форму и сохраняются длительное время. У проростков происходит опережающее развитие главного корня, который в этом возрастном состоянии достигает 7 см, значительно превышая длину надземной части. На подземной части гипокотили появляются придаточные корни (рис. 2В).

Первый настоящий лист цельный, слегка лопастной, длинночерешковый, 2–3 см дл. и до 1,5 см шириной (рис. 3А), следующие листья глубоко перисто-лопастные, образующие небольшую розетку. Корневая система представлена стержневым маловетвящимся корнем. После появления розеточного побега из настоящих листьев гипокотиль укорачивается, приближая розетку листьев к поверхности почвы, на нем появляется поперечная морщинка. Засыхают семядоли после появления в розетке 3–4 настоящих листьев (рис. 3А).

Для ювенильных особей (j) характерна простота организации, несформированность при-

знаков и свойств, присущих взрослому состоянию. В этом возрастном состоянии формируется розетка из 3–4 крупных листьев, направленных косо вверх. Первые листья лопатные, последующие глубоколопатные. Характерной чертой ювенильных особей является отсутствие жесткого опушения, характерного для последующих возрастных состояний. Корневая система представлена стержневым корнем до 12 см дл. (рис. 3). В природе ювенильные особи встречаются чрезвычайно редко и с наступлением майской жары засыхают. В условиях культуры растения находятся в ювенильном состоянии около месяца.

В имматурном состоянии (*imm*) у *C. tataria* образуются довольно крупные листья 4–5 см дл. от лопатных до практически перисто-раздельных (основание листочка низбегают на черешок). Корень стержневой, в основании розетки листьев образуется укороченное розеточное корневище, переходящее в длинный стержневой корень.

Виргинильное возрастное состояние (*v*) начинается с момента появления перисто-лопатных листьев с долями, низбегающими на черешок листа. Длится это возрастное состояние в неблагоприятных условиях меловых возвышенностей более десяти лет. На второй год после появления всходов растения в природных условиях находятся в виргинильном состоянии (рис. 4).

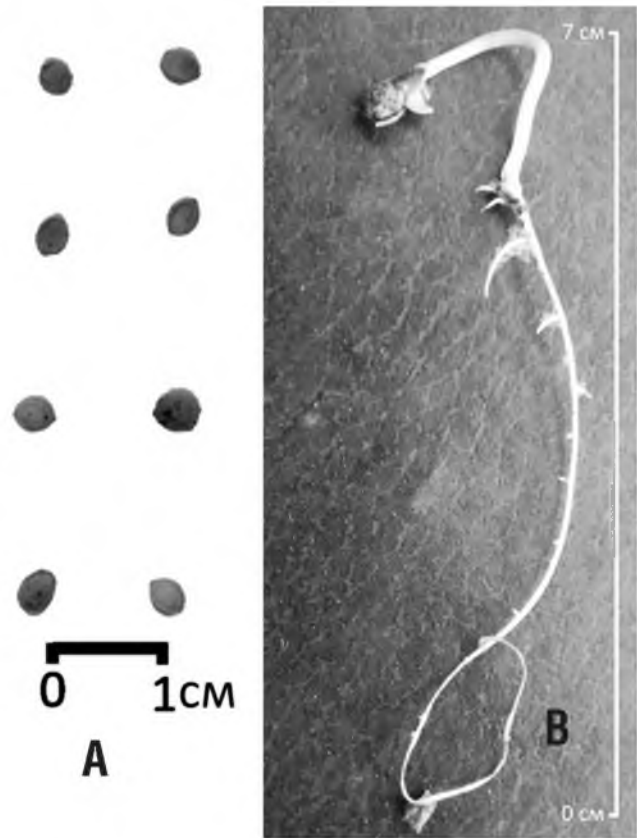


Рис. 2. Плоды (А); проросток (В)

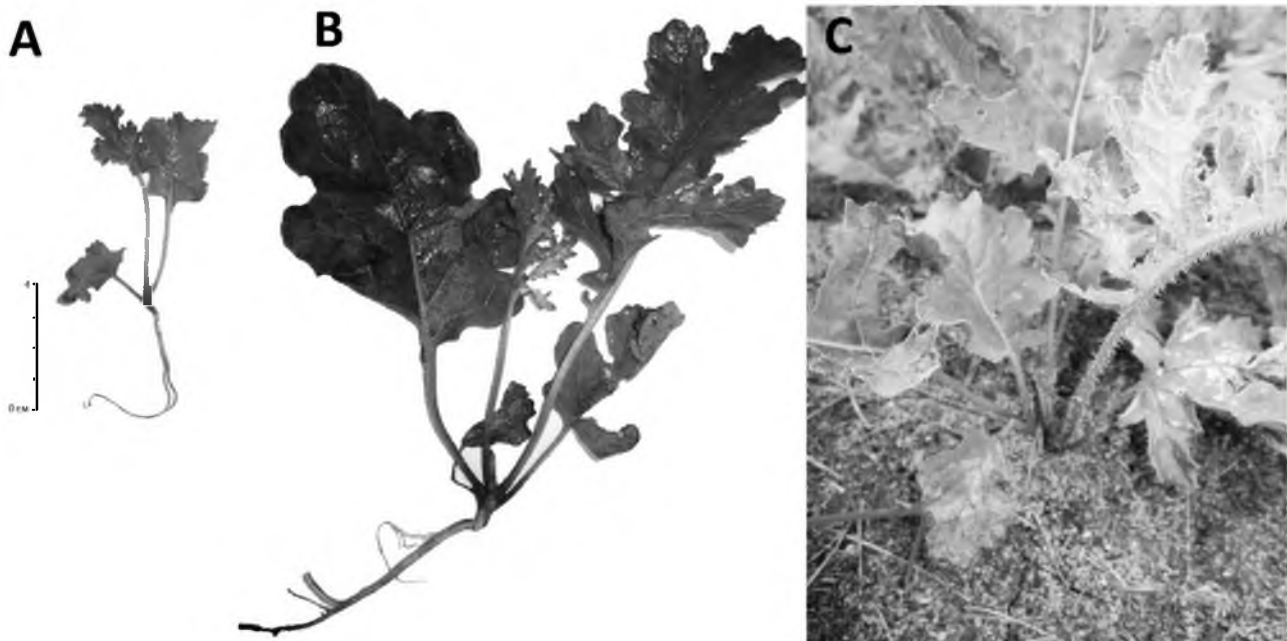


Рис. 3. Возрастные состояния: проросток (А); ювенильное состояние (В); переходная стадия от ювенильного к имматурному состоянию (С)

У молодых виргинильных особей образуется розетка из двух-трех крупных перисто-раздельных листьев с 2–3 парами листочков, принимающих плагитропное состояние (рис. 4А). В этот период формируется укороченное корневище, на котором закладываются вегетативные почки. В последующие годы размеры листьев постоянно увеличиваются. В возрасте 5 лет они достигают 20 см, с 3–4 парами листочков, доли первого порядка рассечены на доли второго порядка (рис. 4В). Максимальный возраст растений в виргинильном состоянии составил 12 лет. В этом возрасте виргинильные листья могут достигать 60 см, с 5–7 парами листочков второго порядка, в свою очередь рассеченных почти до главной жилки (рис. 4). Возраст виргинильных особей определяется количеством небольших рубцов в виде тонкого валика, образующихся на укороченном корневище. Корни 7–9-летних виргинильных особей могут достигать глубины 100 см и иметь толщину в основании розетки 2–2,5 см. Главный корень стержневого типа цилиндрический и маловетвистый. Мощное развитие корня позволяет сохранять мезофитный облик растения в крайне засушливых условиях выходов мела. Переход из виргинильного состояния в генеративный на юго-западных и южных склонах, очевидно, происходит крайне редко. В крайне неблагоприятных условиях произрастания нами не отмечено ни одной цветущей особи.

Генеративный период – это время от первого до последнего цветения. В лощинах, на северных и северо-восточных склонах переход из виргинильного в генеративное состояние происходит достаточно быстро, в 5–7-летнем возрасте (рис. 6). На укороченном розеточном побеге, помимо вегетативных почек, закладываются 1–2 терминальных почки, из которых развиваются генеративные побеги. В отличие от других стержнекорневых розеточных видов [Былова, 1974, 1976], в дальнейшем вегетативные почки закладываются только у молодых генеративных особей, у средневозрастных генеративных осо-

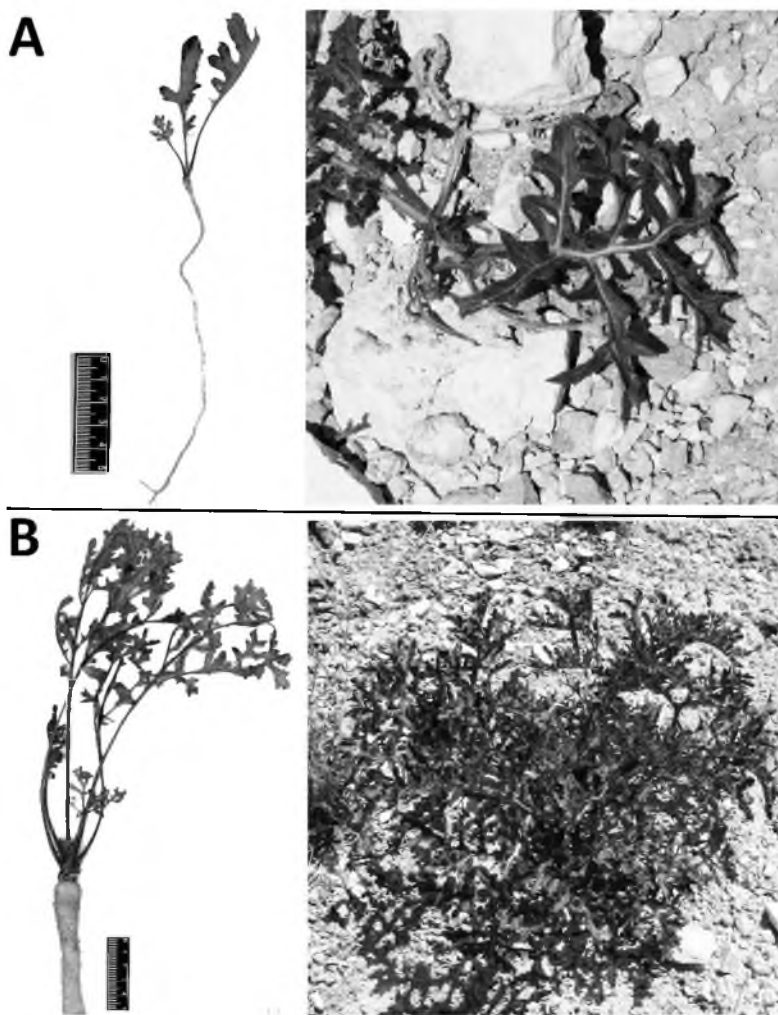


Рис. 4. Виргинильное состояние *C. tataria*

бей они не закладываются, происходит резкая смена морфологии листьев. Стеблевые листья широколанцетные, 7–12 см, перисто-раздельные, имеют 3–7 пар рассеченных листочков (рис. 5D), они во много раз меньше вегетативных листьев. На подземном укороченном побеге хорошо заметны возрастные валики, а под ними на месте отмерших побегов генеративные почки. С возрастом подземное корневище разветвляется на две, очень редко на три части (рис. 7).

Быстрый рост генеративных побегов в последней декаде апреля обеспечивается мощным стержневым корнем, уходящим на глубину 150 см.

У средневозрастных генеративных особей отмечено интенсивное ветвление побегов: на побеге первого порядка образуется по 4–6 побегов второго порядка, которые несут многочисленные побеги третьего порядка. Корневая система представлена толстым цилиндриче-

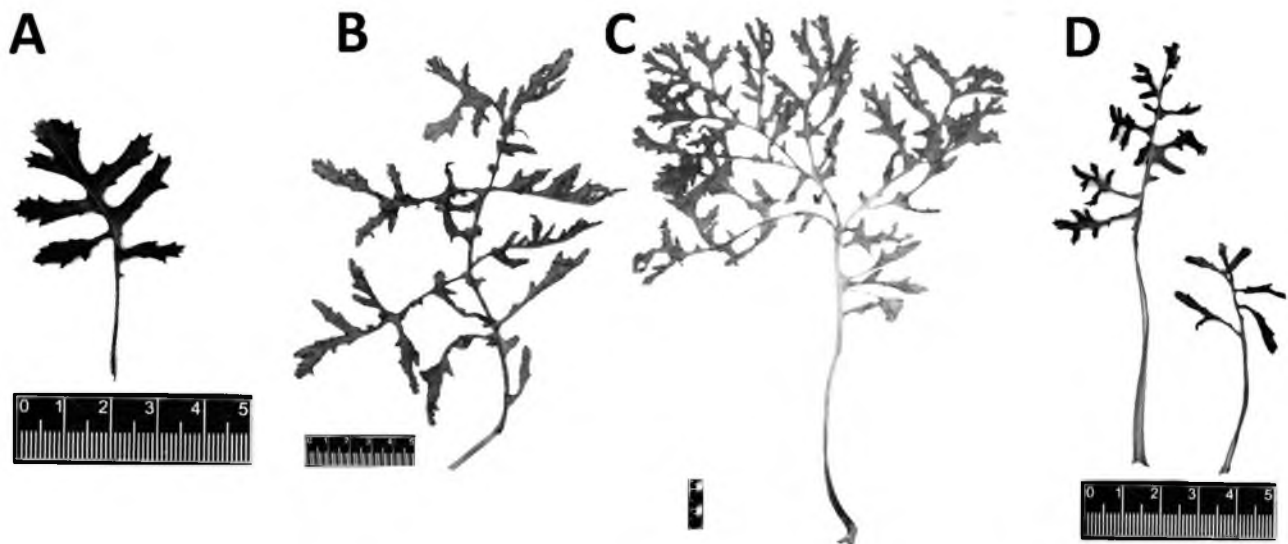


Рис. 5. Возрастные состояния: имматурное состояние: (imm) 2–3 года (A); виргинильное состояние (v), 3–6 лет (B), 7–12 лет (C); средневозрастных генеративных особей (D)

ским стержневым маловетвящимся корнем диаметром до 5–7 см, уходящим в глубину почвы свыше 150 см.

У старовозрастных генеративных особей наблюдается уменьшение количества стеблевых листьев и их размеров, слабое ветвление побегов и уменьшение количества цветков на побегах третьего порядка. Укороченный побег представлен разросшимся каудексом, в котором некоторые партикулы начинают отмирать, а на некоторых вновь появляются слабо развитые розеточные побеги. Возраст самого старого растения, обнаруженного нами, составлял более тридцати лет. Растений в сенильном состоянии мы не обнаружили.

Структура популяций

Возрастная структура представляет собой один из существенных признаков популяции, так как обеспечивает способность популяционной системы к самоподдержанию и определяет ее устойчивость [Смирнова, Заугольнова, 1976].

По экологическим условиям произрастания местообитания *S. tataria* можно условно разделить на благоприятные и неблагоприятные. К благоприятным местообитаниям *S. tataria* отнесены ЦП-3, ЦП-4, ЦП-5, ЦП-7. Как правило, они расположены на северо-восточных, северных склонах или в ложинах, имеют полноразвитые, довольно рыхлые почвы. К неблагоприятным местам произрастания отнесены ЦП-1 ЦП-2 ЦП-6. Местообитания этих популяций рас-



Рис. 6. Молодая генеративная особь (G1)

положены на вершинах, южных или юго-западных склонах, почвы неполноразвитые, щебнистые, с высокой влагопроницаемостью, большей частью засолены.

Наибольшее общее проективное покрытие (ОПП) отмечено в ложнине по краям водотока – 100 %, для *C. tataria* это не совсем характерное местообитание, его особи располагаются довольно узкой полосой вдоль задернованного участка степной растительности, его доля в общем проективном покрытии составляет 5 %. В остальных местообитаниях ОПП составляет от 10 до 35 %. Наибольшая доля *C. tataria* в ОПП отмечена в ЦП-3 (17 %) и ЦП-7 (14 %), в остальных популяциях она составляет 6–10 % (табл. 3).

Размещение ценопопуляций на меловых возвышенностях не равномерное. Наиболее крупная ценопопуляция 2500–3000 м² расположена на северных и северо-восточных склонах, более защищенных от прямой солнечной инсоляции, с более развитым почвенным горизонтом. На вершинах меловых возвышенностей, в зоне делювиального смыва, в западинах отмечены единичные экземпляры, не образующие целостных популяций.

Наибольшая плотность особей, более 100 на 100 м², отмечена в ЦП, расположенных в более благоприятных экологических условиях ЦП-3 и ЦП-4, исключение составляет ЦП-1, в которой отмечено большое количество виргинильных особей.

В популяционно-демографических исследованиях большое внимание уделяется спектру возрастных (онтогенетических) состояний, который представляет собой результат внутрипопуляционного распределения особей в зависимости от экологических условий [Баранова, 2006]. Определенное соотношение возрастных групп в популяциях дает достаточно четкое представление об общем жизненном состоянии популяции, ее способности к самовоспроизведению и перспективах развития.

Возрастные спектры исследованных популяций представлены на рис. 8. Все популяции



Рис. 7. Средневозрастное состояние

являются неполночленными, нами не найдены экземпляры, которые могли бы быть отнесены к старым ЦП или отмирающим. Типы возрастных спектров в большинстве случаев левосторонние. Исключение составляет ЦП-5 и ЦП-7, которая имеет правосторонний характер. ЦП-2 обладает бимодальным распределением с максимумами у имматурных и молодых генеративных особей (рис. 8).

Исследованные популяции *C. tataria*, согласно классификации по спектрам возрастного состава, относятся к нормальным, так как способны к самоподдержанию семенным путем и не зависят от заноса зачатков извне. Практически все популяции, кроме П-7, являются инвазионными, поскольку в них преобладают особи прегенеративного состояния. Обычно такие популяции характеризуют молодые расширяющиеся популяции [Пархоменко, Кашин, 2009], но на меловых сопках это связано с формированием особей в неблагоприятных условиях для развития растений. И, скорее всего, неполночленность ЦП связана с тем, что растения на вершинах, южных и юго-западных склонах отмирают в виргинильном и даже имматурном состоянии, не переходя в генеративное. Такие ЦП называют инвазионно-регрессивными [Глазырина и др., 2016]. Существование этих популяций возможно длительное время, если будет осуществляться постоянное поступление семян растений извне. А с учетом того, что *C. tataria*

Таблица 3

Характеристика популяций *C. tataria*

Показатель	П-1	П-2	П-3	П-4	П-5	П-6	П-7
Проективное покрытие, %	10	15	30	100	30	20	35
Проективное покрытие, <i>C. tataria</i> %	1	1	5	5	3	3	5
Площадь ЦП, м ²	1000	300	1000	1000	2500	200	3000
Плотность особей, шт./ 100 м ²	140	10	150	115	98	40	50
Количество репродуктивных особей в ЦП, шт.	530	0	200	300	1650	20	1800
Индекс возрастности ценопопуляции (Δ)	0,18	0,15	0,11	0,16	0,31	0,13	0,15
Индекс эффективности (ω)	0,50	0,47	0,34	0,46	0,70	0,42	0,55
Индекс восстановления (I)	1,64	0	6,50	2,83	0,48	3,00	0,11

имеет жизненную форму «перекати-поле», занос семян вполне возможен.

По классификации «дельта-омега» практически все ЦП являются молодыми. Некоторое исключение имеет ЦП-5, которая относится к молодой по классификации Л.А. Животовского [2001], но близкой к зрелой (табл. 3). Индекс эффективности (ω) также характерен для молодых популяций и имеет значения менее 0,6, и только в П-7 он составляет 0,70, что приближает ее к переходному типу.

Индекс восстановления (I), как правило, больше единицы, исключение составляют ЦП-2, ЦП-5 и ЦП-7, в которых он меньше единицы, а в ЦП-2 – равен нулю, поскольку генеративные особи не обнаружены.

Подводя итог анализа возрастной структуры популяций *C. tataria*, следует отметить, что интерпретация конкретного онтогенетического спектра должна проводиться с учетом и пониманием экологии места произрастания. Как показали исследования, оптимальными местобитаниями являются каштановые и светло-каштановые полноразвитые почвы с наличием включений в виде мела. С другой стороны, *G. tataria* способен образовывать инвазионно-регрессивные популяции в экстремальных почвенно-экологических условиях вершин и южных склонов меловых возвышенностей. Варьирование структуры не приводит к снижению устойчивости популяций, она подчеркивает высокую пластичность вида внутримеловых возвышенностей.

Заключение

По данным гербарных сборов, имеющих в гербариях АА, КГ, КУЗ, ЛЕ, МНА, МВ, ТК, основной ареал *C. tataria* в Казахстане находится в отрогах Общего Сырта (4 местонахождения) и Актюбинском флористическом районе (11 местонахождений). Для Тобольско-Ишимского флористического района имеется один сбор на границе с Россией. На заносной характер растений указывает нехарактерное местообитание «на песках». Нахождение *G. tataria* на территории Западного мелкосопочника в окр. пос. Аккой, возможно, также имеет заносной характер.

Ценофлора *C. tataria* включает 141 вид, принадлежащий к 33 семействам и 95 родам. Ведущими семействами являются: Asteraceae (34 вида), Brassicaceae (17 видов), Fabaceae (10 видов), Poaceae (9 видов). Ведущими родами являются *Allium*, *Astragalus*, *Artemisia*, *Centaurea*, *Achillea*. Состав ценофлоры отражает экологические условия кальцефитных, а отчасти глинистых местообитаний, в которых формируются популяции *C. tataria*. Экобиологический анализ подтвердил пустынно-степной характер ценофлоры с небольшим участием луговых видов. Антропогенная нарушенность ценофлоры выражается в довольно большом количестве сорных видов (11 видов, или 7,9 %).

В онтогенезе *C. tataria* выделено три периода и 8 возрастных состояний. Растения обладают большой семенной продуктивностью, но около половины семян повреждаются вредителями.

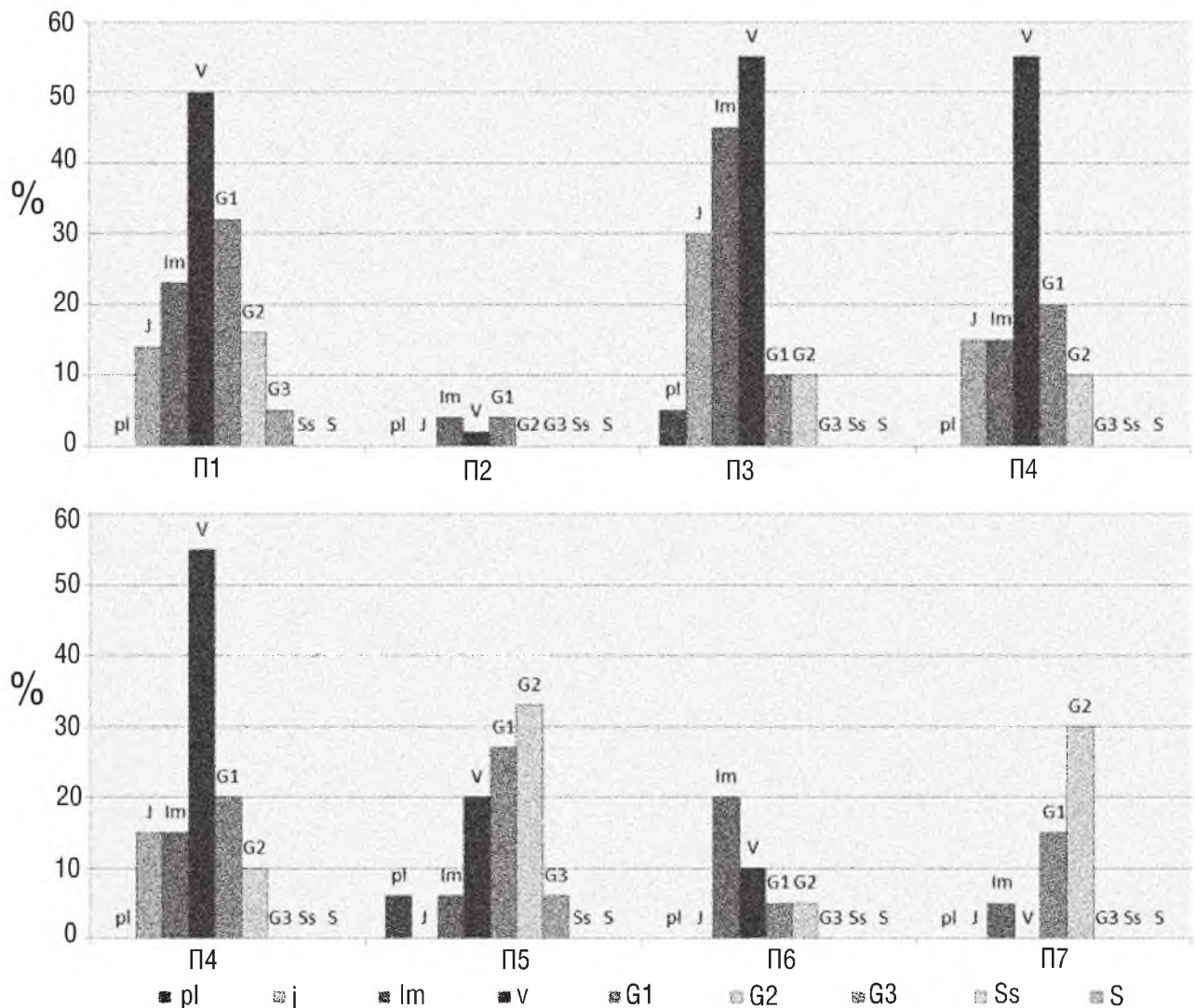


Рис. 8. Средневозрастное состояние

Семена обладают эндогенным покоем, прорастания свежесобранных семян не происходит. Всхожесть семян, прошедших естественную стратификацию, составляет – 10 %. Продолжительность онтогенеза от проростков до старого генеративного состояния составляет от 12 до 30 лет. Онтогенез не полный, поскольку в наиболее засушливых условиях растения остаются в виргинильном состоянии неопределенно долгое время, не приступая к цветению. Вегетативные почки закладываются только у молодых генеративных особей, у средневозрастных и старых генеративных особей они не закладываются.

Подводя итог анализа возрастной структуры популяций *C. tataria*, следует отметить, что интерпретация конкретного онтогенетического спектра должна проводиться с учетом и пониманием экологии места произрастания.

Как показали исследования, оптимальными местообитаниями являются каштановые и светло-каштановые полноразвитые почвы с наличием включений в виде мела.

С другой стороны, *C. tataria* способен образовывать инвазионно-регрессивные ценопопуляции в экстремальных почвенно-экологических условиях вершин и южных склонов меловых возвышенностей. Варьирование структуры ЦП не приводит к снижению устойчивости популяций, она подчеркивает высокую пластичность вида внутримеловых возвышенностей.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания № 0352-2016-0002; УНУ гербарий Кузбасского Ботанического сада (Кузбасс); гранта Министерства образования и науки Республики Казахстан 6D061300.

ЛИТЕРАТУРА

- Айпеисова С.А. Конспект флоры Актюбинского флористического округа. Актюбе, 2012. 175 с.
- Айпеисова С.А. Флора Актюбинского флористического округа. Актюбе, 2013. 227 с.
- Аралбай Н.К. Флора Зайсанской котловины. Алматы: КазНПУ им. Абая, 2015. 320 с.
- Баранова О.Г. Изучение ценопопуляций растений «Красной Книги Удмуртской Республики» в природе и при интродукции. Ижевск, 2006. 74 с.
- Былова А.М. Василек шероховатый // Биологическая флора Московской области. Вып. 3. 1976. М.: Изд-во МГУ. С. 151–161.
- Былова А.М. Свербига восточная // Биологическая флора Московской области. Вып. 1. 1974. М.: Изд-во МГУ. С. 52–77.
- Васильева А.Н. Катран – *Crambe* L. // Флора Казахстана. Т. IV. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 1961. С. 303–305.
- Гейдеман Т.С. Определитель высших растений Молдавской ССР. Кишинев: Штиинц, 1975. С. 225.
- Глазырина М.А., Филимонова Е.И., Лукина Н.В., Чибрик Т.С. Изучение популяций растений на промышленных отвалах. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2016. 228 с.
- Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. 2-е изд. Т.4. Nymphaeaceae – Platanaceae. Баку: Изд-во АЗАН СССР, 1950. С. 175–176.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). Т. 2. М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. С. 501.
- Дарбаева Т.Е. Конспект флоры меловых возвышенностей Северо-Западного Казахстана. Уральск, 2002. 107 с.
- Дарбаева Т.Е. Эколого-исторические свиты флоры меловых возвышенностей Северо-Западного Казахстана // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 9. С. 66–80.
- Доброчаева Д.Н., Котов М.И., Прокудин Ю.Н. Определитель высших растений Украины. Киев: Наукова думка, 1987. С. 113.
- Животовский Л.А. Онтогенетические спектры, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. Киев: Наукова думка, 1987. С. 9–19.
- Ильинская А.П., Коротченко И.А., Кагалло О.О. Катран татарский – *Crambe tataria* Sebeok // Красная книга Украины. Растительный мир Национальной АН Украины. Киев: Изд-во «Глобалконсалтинг», 2009. С. 365.
- Колчанов А.Ф., Маслова Е.В. Катран татарский – *Crambe tataria* Sebeok // Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные. Белгород, 2005. С. 148.
- Котов М.И. Катран – *Crambe* L. // Флора Европейской части СССР. Т. 4. 1979. С. 48–52.
- Котухов Ю.А. Список сосудистых растений Казахского Алтая // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул. Вып. 11. 2005. С. 11–83.
- Красная книга Казахстана. Т.2, Ч. 2. Растения (2-е изд., исправленное и дополненное). Астана: LTD «Art-Print XXI», 2014. 452 с.
- Красная книга КазССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезающие виды животных и растений. Ч. 2. Растения. Алма-Ата, 1981. 260 с.
- Крылов П. *Crambe* L. – Катран. // Флора Западной Сибири. Вып. VI. Papaveraceae – Saxifragaceae. Томск, 1931. С. 1294–1295.
- Куликов П.В. *Crambe* L. – Катран // Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. С. 301.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 600 с.
- Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Адвентивная флора Москвы и Московской области. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. С. 158.
- Малышев Л.И. *Crambe* L. – Катран // Флора Сибири в 14 томах, Т. 7. Berberidaceae-Grossulariaceae. Новосибирск: «Наука», 1994. С. 137.
- Михайлова О.А. Катран татарский – *Crambe tataria* Sebeok. // Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли, грибы. Симферополь: ООО «ИТ Ариал», 2015. С. 192.
- Негробов В.В. Катран татарский // Красная книга Воронежской области. Т. 1. Растения. Лишайники. Грибы. Воронеж: Центр духов-

ного возрождения Черноземного края, 2018. С. 90.

Пархоменко В.М., Кашин А.С. Возрастная и виталитетная структура ценопопуляций *Hypericum perforatum* L. на территории национального парка «Хвалынский» // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Самарская Лука. 2009. Т. 18, № 2. С. 196–202.

Принципы составления «Флоры» // Флора Казахстана. Т. 1. Алма-Ата, 1956. С. 30–32.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в лесных ценозах. Тр. БИНа АН СССР. Сер. 3, вып. 6. М.-Л., 1950. С. 7–204.

Реймерс Н.Ф. Основные биологические понятия и термины. М., 1988. 319 с.

Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б. Популяции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.

Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квасисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журнал общей биологии. 1984. Т. 45, № 2. С. 216–225.

Теймуров А.А. *Crambe tataria* Sebeók // Красная книга Курской области: редкие и исчезающие виды животных, растений и грибов. Калининград - Курск, 2017. С. 195.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Черняховская Е.Г. Катран – *Crambe* // Флора СССР. Т.8. М.: Изд-во АН СССР. 1939. С. 474–491.

Шишлова Ж.Н., Шмараева А.Н. Катран татарский – *Crambe tataria* Sebeók Красная книга Ростовской области. Т. 2. Растения. Ростов-на-Дону, 2014. С. 787.

Эбель А.Л., Герман Д.А., Куприянов А.Н., Хрусталева И.А. Обзор крестоцветных (Brassicaceae) флоры Казахского мелкосопочника // Сист. зам. по мат. герб. Том. ун-та. Вып. 109. 2014. С. 20–39.

Prina A. Taxonomic review of the genus *Crambe* sect. *Crambe* (Brassicaceae, Brassiceae). *Anales Jard. Bot. Madrid*. 2009. 66(1). P. 7–24.

Teleuta A. Crambe tataria Sebeók // The Red Book of the Republic of Moldovii. 2015. P. 37.

SUMMARY

Kupriyanov A.N., Turlin B.A., Kurbatova N.V., Kurmanbayeva M.S., Abidkulova K.T., Bazargaliev A.A. THE RED BOOK OF KAZAKHSTAN: *CRAMBE TATARIA* Sebeók

Distribution, age-related conditions, structure of populations *Crambe tataria* Sebeók in Kazakhstan were studied. The main range of *C. tataria* in Kazakhstan is located in the spurs of the Common Syrt, and Aktobe floral district. As a species recorded in the Tobolsk-Ishim floral district and on the territory of the Western upland The coenophlora of *C. tataria* includes 141 species belonging to 33 families and 95 genera. The leading families are: Asteraceae (34 species), Brassicaceae (17 species), Fabaceae (10 species), Poaceae (9 species).

The study of age-related conditions is necessary to assess the state of populations and develop the measures for its protection. *C. tataria* is rare throughout the range, its habitats are often destroyed and the plant needs widespread protection. Despite the high degree of rarity and threat of plant destruction in natural populations, there is extremely little information about the characteristics of age-related states of *C. tataria*. The aim of our research was to study the age-related states of *C. tataria* in the northwestern part of Kazakhstan. Three periods and 8 age-related states were distinguished in the ontogenesis of *C. tataria*. The duration of ontogenesis from seedlings to the old generative state makes from 12 to 30 years. In the most arid conditions, plants remain in a virgin state indefinitely without starting to bloom, forming invasive-regressive ceno-populations. Vegetative buds on a shortened shoot are formed only among young generative species; they are not formed among middle-aged and old generative species. The incompleteness of age-related conditions does not provide population stability decrease and indicates a high plasticity of the species under extreme conditions of Cretaceous hills.

The structure of seven populations of rare endangered species *C. tataria* was studied in the Aktobe Region. The optimum habitat conditions for this species are northern and northeast slopes of chalk uplands, chestnut and light-chestnut soils. In unfavorable conditions of summits and southern slopes of lime uplands, *C. tataria* can form invasive-regressive populations with the prevalence of virgin plants. The variation of the structure of the populations does not lead to a decrease in their resistance, which highlights high plasticity of the species within chalk uplands.