

РАЗВИТИЕ *FILIPENDULA ULMARIA* (ROSACEAE) И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЕГО ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Е.К. Комаревцева, В.А. Черёмушкина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,

630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru, cher.51@mail.ru

Приведены результаты исследований пяти ценопопуляций *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. на юге Западной Сибири и в Горном Алтае. Изучен онтогенез корнеотпрысковой короткокорневищной жизненной формы вида. Основная структурная единица взрослой особи – дциклический полурозеточный монокарпический побег, встречаются побеги неполного цикла (скрытогенеративные). Выявлены два типа онтогенетических спектров ценопопуляций: центрированный в сильно задернованных сообществах и левосторонний при умеренной пастбищной нагрузке. Наибольшей мощности растения достигают в пойменных сообществах.

Ключевые слова: жизненная форма, корневище, монокарпический побег, лабазник вязолистный, онтогенетический спектр ценопопуляции, юг Западной Сибири.

DEVELOPMENT OF *FILIPENDULA ULMARIA* (ROSACEAE) AND ONTOGENETIC STRUCTURE OF IT'S COENOPOPULATIONS IN THE SOUTH OF WEST SIBERIA

E.K. Komarevtseva, V.A. Cheryomushkina

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,

630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru; cher.51@mail.ru

The results of the investigation of five coenopopulations of *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. in the south of West Siberia and Mountain Altai are presented. Ontogenesis of the soboliferous short-rhizome life form was studied. The main structural individual unit of an adult individual is a dicyclic mesorosular monocarpic shoot, there are shoots with incomplete development cycle (latent generative shoots). Two types of populations ontogenetic spectra were revealed: unimodal spectrum in strongly sward coenoses and left-hand spectrum at moderate grazing pressure. The most powerfull plants grow in the floodplain coenoses.

Key words: life form, rhizome, mesorosular monocarpic shoot, meadowsweet, coenopopulation ontogenetic spectrum, south of West Siberia.

ВВЕДЕНИЕ

Filipendula ulmaria (L.) Maxim. (лабазник вязолистный) – короткокорневищный полурозеточный травянистый поликарпик из сем. *Rosaceae*. Вид хорошо известен как лекарственное растение, обладающее жаропонижающим, седативным, противовоспалительным, обезболивающим, диуретическим, вяжущим и противосудорожным действиями (Растительные ресурсы..., 1987). Лабазник вязолистный – евроазиатский вид, распространенный в Европе, Малой и Средней Азии, в Западной и Восточной Сибири, Северной Монголии, произрастает по берегам водоемов, на низинных лугах и травяных болотах, в пойменных и влажных лесах, на суходольных лугах, в березовых колках и на вырубках (Выдрина, 1988). Вид полиморфный, выделено четыре подвида, различающиеся степенью опушенности надземной части растения и мелкими признаками цветка (Камелин, 2001). Кроме

того, отмечается биоморфологическая изменчивость *F. ulmaria*. В европейской части России выделены две жизненные формы вида: вегетативно подвижное короткокорневищное растение в заболоченных лесах и вегетативно неподвижное дерновинное, образующее кочку на низинных болотах (Потапова, 2009). Для вида характерны два типа корневища по способу формирования – эпигеогенное (Серебряков, Серебрякова 1965) и гипогенное (Савиных, Михайлова, 2013), а также выявлена корнеотпрысковость (Шанцер, 1988).

Цель работы – описать онтогенез *F. ulmaria* на юге Западной Сибири, изучить онтогенетическую структуру его ценопопуляций, а также определить зависимость основных морфологических параметров генеративных особей *F. ulmaria* от условий произрастания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

F. ulmaria – вид с широкой экологической амплитудой по фактору увлажнения (57–73 балла по шкале Раменского). На территории Западной Сибири он встречается в заболоченных лесах и на травяных болотах, а также в расположенных на дренированных водоразделах мезофитных и остепненных лесах, остепненных лесных, долинных лугах и в луговых степях. В лесостепных предгорьях и низкогорьях Алтае-Саянской горной области *F. ulmaria* присутствует практически во всех сообществах, кроме крупнодерновинных и вторичных мелкодерновинных степей. Среди степных сообществ этот вид единично встречается только в составе самых влажных богаторазнотравных степей. Оптимум вида (65 баллов) – заболоченные и сырые луга, где он обычно выступает доминантом или содоминантом. По отношению к засолению экологическая амплитуда вида намного уже: *F. ulmaria* засоление выносит слабо. По отношению к деградации степень толерантности вида зависит от режима увлажнения: при избыточном и постоянном достаточном увлажнении он сохраняется в травостое при средней нагрузке, в условиях переменного или недостаточного увлажнения на стадии средней деградации обычно выпадает из травостоя.

Материал собран в июле 2013–2014 гг. на юге Западной Сибири в лесостепной зоне (Новосибирская область, Алтайский край) и в низкогорной части Горного Алтая в следующих местообитаниях.

ЦП 1 располагается на осоково-разнотравном пойменном лугу (окр. с. Улус-Черга, Горный Алтай) в пойме р. Улус-Черга с общим проективным покрытием травостоя (ОПП) 100 %. *F. ulmaria* образует заросль с проективным покрытием (ПП) 60 %. Из злаков доминируют *Bromopsis inermis* (Leys), *Holub*, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, из разнотравья – *Carex caespitosa* L., *Puccinellia altaica* Tzvelev, *Geranium pratense* L., *Inula helenium* L., *Linaria vulgaris* Miller.

ЦП 2 произрастает на разнотравно-злаковом суходольном лугу (Новосибирская обл., окр.

пос. Каменушка), расположенном в березовых колках. ОПП травостоя – 100 %, *F. ulmaria* формирует заросль с ПП 30 %. Злаковая основа луга представлена *Dactylis glomerata* L., *Phleum pratense* L., *Elytrigia repens*, из разнотравья преобладают *Aegopodium podagraria* L., *Galium boreale* L., *Veronica chamaedrys* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Trollius asiaticus* L.

ЦП 3 находится в сосново-березовом лесу со злаково-разнотравным покровом (Горный Алтай, окр. с. Камлак,) в пойменной части р. Сема. ОПП травостоя – 80–100 %, ПП *F. ulmaria* – 20 %. Из злаков доминируют *Agrostis gigantea* Roth., *Phleum pratense*, в травостое – *Geum aleppicum* Jacq., *Scirpus sylvaticus* L., *Alchemilla sibirica* Zamelis, *Urtica dioica* L.

ЦП 4 произрастает в составе злаково-разнотравной луговой степи (Алтайский край, окр. с. Алтайское), расположенной на северо-западном склоне, в верхней его трети. ПП *F. ulmaria* невысокое – 5 %. Злаковую основу составляют виды: *Bromopsis inermis*, *Phleum pratense*, *Festuca pratense*, *Dactylis glomerata*. Разнотравье представлено *Geranium pratense*, *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Potentilla chrysantha* Trev. и др.

ЦП 5 располагается на разнотравно-вейниковом лугу (Алтайский край, окр. с. Алтайское) в пойме искусственного озера. ОПП травостоя – 100 %. *F. ulmaria* произрастает спорадически группами, ПП – 5 %. Для луга характерно активное разрастание злаков: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Festuca pratensis* Huds., *Poa pratensis* L., *Dactylis glomerata*. Из видов разнотравья выделяются *Urtica dioica*, *Lavatera thuringiaca* L., *Vicia cracca* L., *Sanguisorba officinalis* L.

Онтогенез рассматривается согласно методическим подходам Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова (1967) и его учеников (Смирнова и др., 1976). Морфогенез побега описан по методике, предложенной Т.И. Серебряковой (1971). Структурная организация побеговой системы описана по представлениям W. Troll (1964) и И.В. Борисовой, Т.А. Поповой (1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наши исследования показали, что на юге Западной Сибири *F. ulmaria* образует корнеотпрысковую короткокорневищную жизненную форму с корневищем смешанного происхождения. Самоподдержание ценопопуляций происходит корневыми отпрысками ювенильного типа, появляющимися в генеративном периоде. Проростки единичные, встречаются только в местах с нарушенным покровом. Ценопопуляция состоит в основном из особей вегетативного происхождения, их развитие рассматривается в этой статье (рис. 1).

Ювенильные особи (j) – это однопобеговые растения, образующиеся на придаточных корнях зрелого генеративного растения. В зависимости от глубины залегания материнского корня первые 1–3 междоузлия корневого отпрыска могут быть удлиненными или укороченными. Если материнский корень залегает близко к поверхности, то из придаточной почки образуется розеточный побег с листьями ювенильного типа: трехлопастная листовая пластинка почковидной формы с зубчатым краем. В случае глубокого расположения корня

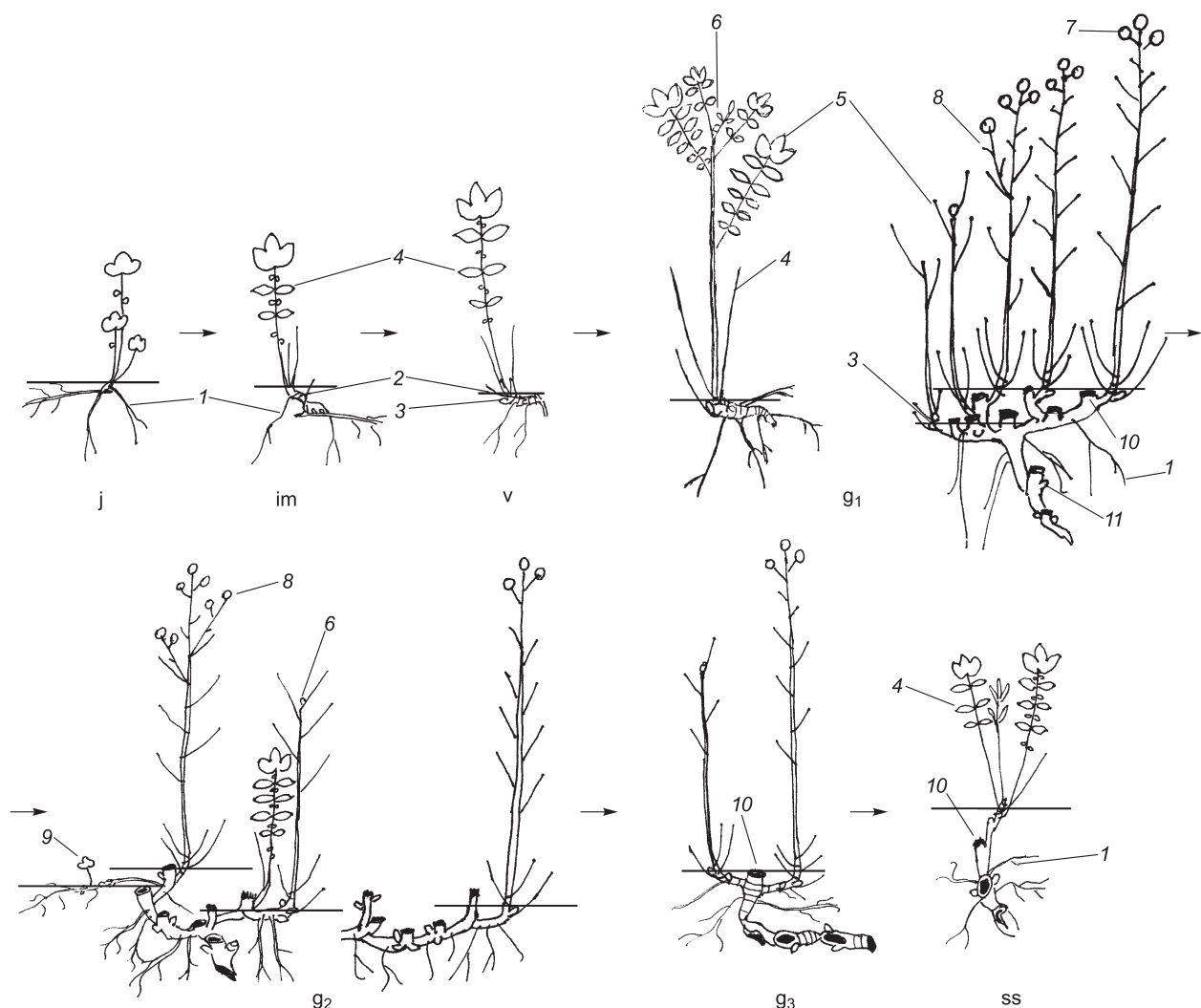


Рис. 1. Онтогенез *Filipendula ulmaria*:

1 – придаточные корни; 2 – корневище; 3 – почка возобновления; 4 – розеточный лист; 5 – стеблевой лист; 6 – зачаточное соцветие; 7 – главное соцветие; 8 – паракладий; 9 – корневой отпрыск; 10 – базальная часть отмершего монокарпического побега; 11 – спящие почки; j-ss – онтогенетические состояния.

развивается отбег длиной до 1.5–1.8 см из 2–3 удлиненных междоузлий. Если в этот вегетационный сезон отбег не достигает поверхности почвы, то он зимует, сохраняя верхушечную почку.

На следующий год образуется еще один удлиненный прирост, состоящий из 2–3 удлиненных и 3–4 сближенных метамеров с чешуевидными листьями. Так образуется гипогоегенное корневище длиной до 2 см, обнаруженное более чем у трети всех ювенильных особей. При случайном отмирании верхушечной почки (по экзогенным причинам) пробуждается одна из почек, расположенных в пазухах покрывающих почку катафиллов. Моноподиальный тип нарастания побега замещения сохраняется. При достижении поверхности почвы из верхушечной почки разворачивается розеточный побег с 2–4 листьями ювенильного типа длиной до 16 см. Таким образом, отбег растет подземно

1–2 года. Связь корневой отпрыска с материнским растением прерывается в год прорастания или позже, после разворачивания розеточного побега и появления собственной придаточной корневой системы. Осенью после отмирания листьев осевая часть побега втягивается в почву: формируется корневище эпигеогенного или гипозепигеогенного (смешанного) типа. В этом состоянии растение находится 1–2 года.

На 2–3-й год жизни особи переходят в **имматурное** состояние (im). На годичном розеточном побеге разворачиваются 2–5 непарноперистых листьев переходного типа длиной 8.5–34.0 см, состоящих из верхней трехлопастной доли и 1–2 пар боковых листочков. Подземная часть представлена смешанным корневищем длиной 1.0–3.3 см, в укороченной части утолщенным до 0.3 см и покрытым длинными (до 9 см) придаточными кор-

ниями. Начинается постепенное отмирание корневища с дистального конца. В пазухах листьев закладываются почки, одна из которых пробуждается только при повреждении верхушечной почки. Происходит перевершинивание побега, причем в дальнейшем моноподиальное нарастание особи сохраняется. Состояние длится 1–2 года.

С появлением розеточных листьев взрослого типа растение переходит в следующее онтогенетическое состояние, которое длится до 3 лет. У **виргинильных** (v) особей на розеточном побеге ежегодно образуется 3–6 непарноперистых листьев взрослого типа длиной 34,5–67,0 см с 3 парами боковых листочков. Край листа двоякопильчатый. На его нижней стороне появляется войлочное опушение, характерное для взрослых растений. Годичные приросты (до 0,8 см) розеточного побега входят в состав корневища обратно-конусовидной формы диаметром до 0,7 см и густо покрытого длинными (до 18 см) придаточными корнями. Гипогеогенная часть корневища почти полностью отмирает, и корневище становится только эпигеогенным, занимая апогеотропное положение.

На 5–7-й год из верхушечной почки полициклического розеточного побега развивается полурозеточный побег, и особь переходит в **молодое генеративное** состояние (g_1). Растение однопобеговое. После отмирания надземной части первичного полурозеточного побега моноподиальное нарастание особи сменяется на симподиальное. Побег возобновления полурозеточный дициклический монокарпический, с полным или неполным циклом развития (скрытогенеративный), развивается из почки в пазухе одного из нижних розеточных листьев побега предыдущего порядка. Цветущий побег высотой 122–130 см состоит из 3 укороченных метамеров с чешуевидными листьями, 3–5 укороченных метамеров с розеточными листьями, 10–12 удлинённых метамеров с листьями срединной формации и верхушечным соцветием. Нередко у побега возобновления по экзогенным причинам не вытягиваются метамеры удлинённой части побега, оставаясь в зачаточном состоянии, иногда не доразвивается лишь верхушечное соцветие. В первом случае образуется только розеточная часть полурозеточного побега с розеточными листьями длиной 45–62 см и с 4 парами боковых листочков, во втором – полурозеточный побег высотой 78–86 см.

Появление скрытогенеративных побегов не связано с нарушениями внутривидового развития, так как все исследованные нами весенние верхушечные почки имели зачаточный побег со сформированным соцветием. Недоразвитие побега связано, по-видимому, с погодными условиями (холодная, затяжная весна), а также с жизненным состоянием особи, чаще встречаясь в молодом и

старом генеративных состояниях, реже в зрелом. В подземной сфере за счет втягивания метамеров с чешуевидными и розеточными листьями формируется эпигеогенное корневище, покрытое многочисленными придаточными корнями и состоящее из годичных приростов первичного розеточного побега и базальных частей 3–4 побегов возобновления длиной до 1,2 см, последовательно сменяющих друг друга. Судя по числу остатков побегов возобновления, это состояние длится 3–4 года. На 4–5-й год после смены типа нарастания происходит одновременное развитие двух полурозеточных побегов из почек, находящихся в апогеотропной части побега предыдущего порядка – развивается куст, и особь переходит в средневозрастное генеративное состояние.

Зрелая генеративная особь (g_2) в возрасте 9–14 лет – это куст с 2–5 полурозеточными побегами, из которых 1–2 побега с метельчатым соцветием и 1–3 скрытогенеративные побеги. Побег состоит из геофильной плагиотропной части (4–9 укороченных метамеров с катафиллами), надземной ортотропной с 3–5 укороченными метамерами с розеточными листьями и 7–19 удлинёнными с листьями срединной формации, заканчивается побег верхушечным соцветием. Розеточные непарноперистые листья имеют верхний трехлопастный сегмент, 3–5 пар боковых листочков и несколько пар вставочных сегментов. Стеблевые листья отличаются уменьшением размеров и числа боковых листочков по направлению к верхушке побега. В пазухе каждого листа, кроме нижних 2–3 катафиллов, закладывается почка.

На монокарпическом побеге выделены следующие *структурно-функциональные зоны*: *нижняя зона торможения* – 3–6 укороченных метамеров геофильной части с катафиллами; *зона возобновления* – 1–3 верхних укороченных метамеров геофильной части и 1–2 нижних метамеров розеточной части, в пазухах которых почки достигают наибольшего развития и впоследствии дают начало побегам возобновления следующих порядков; *средняя зона торможения* – 2–3 укороченных метамера и 5(6)–14 удлинённых метамеров; *зона обогащения* выделяется не на всех монокарпических побегах, состоит из 1–3 верхних удлинённых метамеров, на которых образуются параклади; *верхняя зона торможения* занимает 1–2 метамера, находящихся непосредственно под главным соцветием; *верхушечное соцветие* – антела.

Монокарпический побег проходит следующие *фазы морфогенеза*. 1. *Фаза почки*. Почки появляются в июне в зоне возобновления побега предшествующего порядка. 2. *Фаза геофильного побега*. С середины июля 1–2 почки начинают свой рост – удлинняются метамеры с катафиллами, образуя базальную часть будущего побега возобновления.

Если трогается в рост почка из пазухи розеточно-го листа (надземная часть растения), то развившаяся из нее базальная часть втягивается в почву к осени за счет образования в течение лета множества придаточных корней, становясь эпигеогенным участком корневища. При развитии почки из пазухи катафилла базальная часть побега развивается сразу как геофильная и образует гипогеогенный участок корневища. В сентябре в верхушечной почке будущего побега возобновления насчитывается до 9 катафиллов, до 5–6 зачатков розеточных и до 7 зачатков стеблевых листьев. В пазухах листьев в заложённых с июня почках следующего порядка насчитывается до 4 зачаточных листьев.

3. Фаза полурозеточного побега. В апреле–мае следующего вегетационного сезона в верхушечной почке завершается закладка листьев и формируется зачаточное соцветие. В мае разворачиваются розеточные листья, в июне отрастает удлиненная часть побега, в середине июля начинается цветение. Возможно развитие скрытогенеративных побегов.

4. Фаза вторичной деятельности. В октябре надземная часть побега отмирает, его надземная розеточная и геофильная части входят в состав корневища, постепенно отмирающего с дистального конца, сохраняясь 5–8 лет. В течение первых 5–6 лет цветения в подземной части сохраняется участок эпигеогенного корневища, образованного в молодом генеративном состоянии. В связи с тем, что в состав корневища входят участки различного происхождения (эпи- и гипогеогенные), корневище относится к смешанному типу. Оно густо покрыто длинными (до 25 см) придаточными корнями. На их горизонтальных частях в июне–июле появляются корневые отпрыски (по 2–8) с 2–4 розеточными листьями ювенильного типа. Большая часть их отмирает. Разрушение первичного куста идет с дистальной части корневища и постепенно доходит до места первого ветвления, в результате чего образуется клон из нескольких партикул. Несмотря на разрушение куста, партикулы активно нарастают, ветвятся в подземной части и образуют в надземной части 1–3 мощных цветущих полурозеточных побега высотой 82–196 см. Генеративная функция усиливается как за счет увеличения массы соцветия (от 0.8 г в молодом генеративном состоянии до 1.5 г в зрелом генеративном), так и за счет появления 1–3 паракладий.

Итак, особь *F. ulmaria* в начале зрелого генеративного состояния представлена первичным кустом, а в конце – кустящейся партикулой. После распада куста определить абсолютный возраст особи невозможно. Условный возраст партикулы составляет 5–9 лет. Со временем происходит ослабление генеративной функции особи: все чаще образуются скрытогенеративные розеточные или

полурозеточные побеги высотой 32–124 см. Растение переходит в старое генеративное состояние.

Старое генеративное растение (g_3) – партикула с 1–3 полурозеточными побегами, из которых 1–2 скрытогенеративные, а подземная часть представлена корневищем в разломах, условный возраст которого 5–9 лет. Со временем образуются только скрытогенеративные полурозеточные побеги, которые затем сменяются на скрытогенеративные розеточные. Появление настоящих розеточных побегов без зачаточной удлиненной части означает переход растения в постгенеративный период, в котором отмечено только субсенильное состояние.

Субсенильное растение (ss) – партикула с 1–2 розеточными побегами, несущими 2–3 листа взрослого типа, и полуразрушенным корневищем, состоящим из 3–6 остатков побегов возобновления прошлых лет. При переходе в субсенильное состояние происходит возврат к моноподиальному типу нарастания особи. Годичные приросты колеблются от 0.5 до 1.2 см. В этом онтогенетическом состоянии особь находится 4–5 лет, после чего (в связи с некрозом тканей корневища) растение отмирает. Общая продолжительность онтогенеза составляет не менее 20 лет. Таким образом, на юге Западной Сибири в отличие от местобитаний в европейской части России *F. ulmaria* образует корнеотпрысковую короткорневищную жизненную форму. Онтогенез особей сложный. Самоподдержание ценопопуляций происходит корневыми отпрысками ювенильного типа, появляющимися в зрелом генеративном состоянии.

Структура ценопопуляций *F. ulmaria* нередко характеризуется образованием заросли вида. Увеличение ее размеров тесно связано с особенностями вегетативного размножения особей. В центре заросли, как правило, сконцентрированы генеративные особи. Кусты и клоны увеличиваются в размерах за счет ежегодного образования полурозеточных побегов из почек возобновления и формирования толстых корневищ, покрытых множеством длинных придаточных корней, что создает сильное задернение почвы. Плотность генеративных особей в центре заросли доходит до 4.7 ос./м². Насыщение почвы корнями и корневищами препятствует нормальному развитию корневых отпрысков, поэтому они продолжают развиваться в основном на периферии заросли и это способствует постепенному увеличению ее площади. Подтверждением этому могут служить данные ЦП 2 (рис. 2). Анализ распределения особей по онтогенетическим состояниям в центре и на периферии заросли показывает, что в первом случае преобладают зрелые генеративные, а во втором – ювенильные особи.

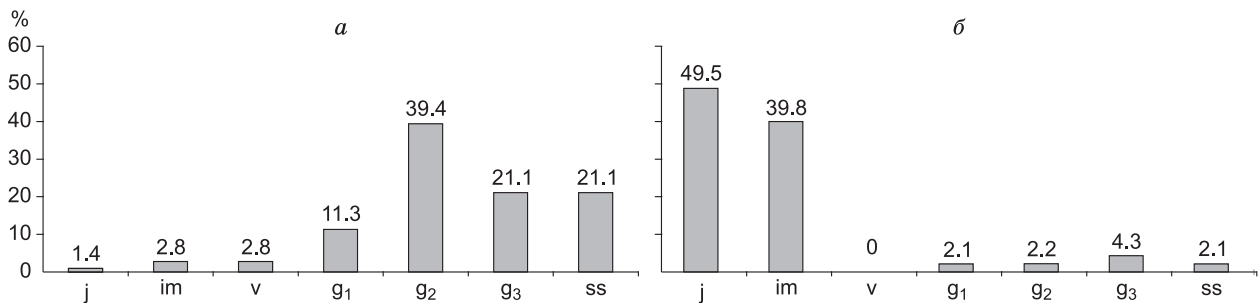


Рис. 2. Распределение особей *Filipendula ulmaria* по онтогенетическим состояниям в ЦП 2:

а – в центре заросли вида; б – на периферии заросли.

В зависимости от наличия или отсутствия условий для развития прегенеративных особей вегетативного происхождения в ценопопуляции преобладают прегенеративные или зрелые генеративные. В исследованных нами ценопопуляциях выявлены два типа онтогенетических спектров: левосторонний (ЦП 1–4) с максимумом на ювенильных (31.4–32.0 %) или имматурных особях (30.1–43.7 %) и центрированный (ЦП 5) с пиком на зрелых генеративных особях (60.3 %) (табл. 1). По классификации “дельта-омега” (Животовский, 2001) ЦП 1–4 – молодые, а ЦП 5 – зрелая. Для левосторонних спектров характерна многовершинность. На пойменном (ЦП 1) и суходольном (ЦП 2) лугах вид формирует заросль. Численность зрелых генеративных особей в этих ценопопуляциях достаточна для ежегодного интенсивного образования корневых отпрысков, что отражается в преобладании в спектре ювенильных и имматурных особей. Задернованность в центре заросли приводит к их элиминации и резкому уменьшению доли виргинильных особей (1.2–14.1 %). На колебание численности особей других состояний оказывают влияние внутривоупуляционная конкуренция и фитоценотическое окружение. Плотность особей в ценопопуляциях высокая, в основном за счет преобладания подростка.

В сосново-березовом лесу (ЦП 3) вид не формирует заросль. В ценопопуляции также преобладают молодые растения. Отсутствие задернения

благоприятно влияет на образование корневых отпрысков и ювенильных особей (31.4 %), но под пологом леса из-за затенения усиливается их элиминация, что приводит к заметному сокращению имматурных (14.4 %) и виргинильных (9.3 %) особей. Пики на зрелых генеративных (12.7 %) и субсенильных (16.1 %) растениях обусловлены увеличением продолжительности этих состояний в условиях недостаточности освещения и слабого фитоценотического давления. ЦП 4, описанная в луговой степи, располагается в верхней трети склона холма. По сравнению с другими ценопопуляциями она находится в более засушливых условиях и подвержена умеренному выпасу. Вследствие отсутствия сильного задернения в спектре преобладают имматурные особи (43.7 %). Постепенное уменьшение доли генеративных растений обусловлено сокращением длительности жизни особей при недостаточном увлажнении. На разнотравно-вейниковом пойменном лугу (ЦП 5) массовое развитие *Calamagrostis epigeios* отрицательно влияет на выживание корневых отпрысков, которые приживаются на немногочисленных нарушенных участках. Ценопопуляция удерживает территорию только за счет развития побегов из

Таблица 2

Организменные параметры средневозрастных генеративных особей *F. ulmaria* в ценопопуляциях (среднеарифметические значения)

Параметр	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 3	ЦП 4	ЦП 5
Высота растения, см	158.4	128.9	141.8	94.3	157.6
Число стеблевых листьев, шт.	12.8	11.9	12.7	13.5	17.7
Число генеративных побегов, шт.	4.1	1.6	2.3	2.9	16.2
Число розеточных побегов, шт.	1.5	0.4	0.5	0.5	4.6
Число полурозеточных нецветущих побегов, шт.	0.6	0.4	0.5	0.5	3.0
Масса главного соцветия, г	0.7	0.7	4.5	2.2	3.0
Масса генеративного побега, г	25.0	17.4	32.4	19.3	40.8

Таблица 1

Популяционные параметры ценопопуляций *F. ulmaria* (%)

ЦП	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	Δ	ω	M
1	32.0	30.1	14.1	11.7	9.7	2.4	0	0.13	0.34	20.6
2	28.8	23.9	1.2	6.2	17.8	11.7	10.4	0.3	0.43	11.6
3	31.4	14.4	9.3	8.5	12.7	7.6	16.1	0.31	0.41	11.8
4	19.2	43.7	11.7	8.5	10.3	3.3	3.3	0.17	0.35	14.2
5	1.6	4.7	0	17.5	60.3	15.9	0	0.47	0.88	1.8

Примечание. M – плотность особей вида в ЦП (ос./м²); Δ – индекс возрастности; ω – индекс эффективности.

большого запаса почек возобновления у зрелых генеративных особей, образующих мощные клоны диаметром до 2 м.

Сравнение зрелых генеративных особей из разных ценопопуляций показывает, что наибольшей мощности особи *F. ulmaria* достигают в местообитаниях с избыточным увлажнением почвы – пойменные луга (ЦП 1, 5) и сосново-березовый лес в пойме реки (ЦП 3). Масса цветущего побега здесь колеблется в пределах 25.0–40.8 г, а высота его – от 141.8 до 158.4 см (табл. 2). Особенно вы-

деляются особи из ЦП 5, достигающие максимальных значений практически по всем морфологическим параметрам. Значительно уступают по своему развитию зрелые генеративные особи, произрастающие в условиях недостаточного увлажнения. Средняя высота особей в луговой степи (ЦП 4) составляет 94.3 и 128.9 см на суходольном лугу (ЦП 2), а масса генеративного побега 19.3 и 17.4 г соответственно, что почти в 2 раза ниже по сравнению с особями из пойменных местообитаний.

ВЫВОДЫ

Таким образом, на юге Западной Сибири *F. ulmaria* образует корнеотпрысковую короткорневищную жизненную форму. В ходе онтогенеза формируется корневище смешанного типа (гипоэпигеогенное), реже эпигеогенное. Основной структурной единицей особи является дициклический монокарпический побег, встречаются побеги неполного цикла развития (скрытогенеративные). Особи вида проходят сложный онтогенез, в ходе которого образуется клон из нескольких партикул. Генеративные особи вида образуют сплошную заросль или располагаются диффузно. Самоподдержание ценопопуляций происходит корневыми отпрысками ювенильного типа, появляющимися в зрелом генеративном состоянии. Высокая задернованность ценоза препятствует их развитию и способствует формированию центрирован-

ного онтогенетического спектра ценопопуляции. При невысокой задернованности корневыми отпрысками развиваются по периферии заросли, и образуется левосторонний спектр ценопопуляции. По классификации “дельта-омега” ценопопуляции с левосторонним спектром относятся к молодым, с центрированным – к зрелым. Наибольшей мощности особи *F. ulmaria* достигают в пойменных сообществах, в условиях избыточного увлажнения.

Благодарности. Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук Н.И. Макуниной за любезно предоставленные материалы по фитоценотической характеристике вида.

Работа выполнена при финансовой поддержке СО РАН в рамках научно-интеграционного проекта № 20.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисова И.В., Попова Т.А.** Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1426.
- Выдрин С.Н.** *Filipendula Miller* – Лабазник // Флора Сибири. *Rosaceae*. Новосибирск, 1988. Т. 8. С. 97–100.
- Животовский Л.А.** Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
- Камелин Р.В.** Род лабазник, таволга – *Filipendula Mill.* // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 314–317.
- Потапова М.С.** Особенности онтоморфогенеза *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. в различных экологических условиях // Вестн. РУДН. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. 2009. № 3. С. 37–45.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. *Hydrangeaceae* – *Haloragaceae* / Под ред. П.Д. Соколова. Л., 1987. С. 45–47.**
- Савиных Н.П., Михайлова Е.А.** Побегообразование таволги вязолистной *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. // Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем: Материалы XI Всерос. науч.-практ. конф. Киров, 2013. С. 259–262.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.** О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. МОИП. 1965. Т. 70, вып. 2. С. 67–81.
- Серебрякова Т.И.** Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д.** Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М., 1976. С. 14–43.
- Уранов А.А.** Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3–8.
- Шанцер И.А.** О жизненных формах у *Filipendula* // Бюл. ГБС. 1988. Вып. 151. С. 83–86.
- Troll W.** Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. 1. 615 p.