

Отногенетическая характеристика локальных популяций *Linum flavum* L. (Linaceae) в Пензенской области

Ю. А. Фатюнина¹, А. Е. Щеглов², О. Е. Суркова³,
Л. А. Новикова⁴, С. Н. Артемова⁵

^{1,2,4,5}Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

³Средняя общеобразовательная школа № 71 города Пензы, Пенза, Россия

¹vyal81@mail.ru, ²vip.artem458@mail.ru, ³sur-ok1967@mail.ru,

⁴la_novikova@mail.ru, ⁵art-serafima@yandex.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Сравнение отногенетических показателей локальных популяций редкого для Пензенской области растения льна желтого *Linum flavum* L. имело целью оценку их современного состояния как основу дальнейшего мониторинга и разработки мероприятий по охране вида для сохранения биоразнообразия Пензенской области. *Материалы и методы.* В условиях режима охраны (памятник природы «Урочище Чердак») и в условиях восстановления степных сообществ на залежи (урочище Ухтинские степи) изучена плотность, численность, онтогенетическая структура локальных популяций льна желтого, а также фитоценотическая приуроченность вида и вклад в структуру сообществ на разных стадиях восстановительной сукцессии. *Результаты.* В изученных сообществах настоящих и луговых степей, остепненных и настоящих лугов *Linum flavum* формирует каудексовую факультативно-корнеотпрысковую биоморфу. Проявляет черты эксплерентности. При высокой сомкнутости растительного покрова выступает в роли ассектатора с проективным покрытием 2–4 %, популяции отличаются низкой плотностью (2,5 шт/м²). В нарушенных сообществах доминирует и содоминирует (проективное покрытие 20–25 %), увеличивая плотность на порядок за счет особой прегенеративного периода. Онтогенетические спектры в обоих случаях двувёршинные – с максимумом на ювенильных и генеративных особях; в слабо нарушенных сообществах основной вклад в структуру вносят зрелые и старые генеративные особи, а на залежи – ювенильные особи (популяции по классификации «Δ – ω» переходная и молодая соответственно). *Выводы.* Современное состояние обеих локальных популяций устойчивое. Для сохранения популяции *Linum flavum* и других редких видов (*Salvia verticillata* L., *Senecio schvetzovii* Korsh., *Aster amellus* L., *Gypsophila altissima* L.) в окрестностях с. Ухтинки рационально ограничить хозяйственную деятельность путем организации памятника природы «Ухтинские степи».

Ключевые слова: онтогенетическая структура, редкие растения, жизненная форма, плотность популяции

Для цитирования: Фатюнина Ю. А., Щеглов А. Е., Суркова О. Е., Новикова Л. А., Артемова С. Н. Онтогенетическая структура локальных популяций *Linum flavum* L. (Linaceae) в Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2024. № 2. С. 32–47. doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-3

Ontogenetic characteristics of local populations of *Linum flavum* L. (Linaceae) in Penza region

Yu.A. Fatyunina¹, A.E. Shcheglov², O.E. Surkova³, L.A. Novikova⁴, S.N. Artemova⁵

^{1,2,4,5}Penza State University, Penza, Russia

³Secondary School No.71 of Penza, Penza, Russia

¹vyal81@mail.ru, ²vip.artem458@mail.ru, ³sur-ok1967@mail.ru,

⁴la_novikova@mail.ru, ⁵art-serafima@yandex.ru

Abstract. *Background.* Comparison of ontogenetic indicators of local populations of the yellow flax plant *Linum flavum* L., rare for the Penza region, was aimed at assessing their current state as the basis for further monitoring and development of measures to protect the species to preserve the biodiversity of the Penza region. *Materials and methods.* Under the conditions of the protection regime (the natural monument “Urochische Cherdak”) and in the conditions of the restoration of steppe communities on fallow land (the Ukhtinsky steppes tract), the density, numbers, and ontogenetic structure of local populations of yellow flax were studied, as well as the phytocenotic location of the species and its contribution to the structure of communities at different stages restorative succession. *Results.* In the studied communities of true and meadow steppes, steppe and true meadows, *Linum flavum* forms a caudex facultative-root-sprouting biomorph. Shows traits of exserpence. When the vegetation cover is highly dense, it acts as an assectator with a projective cover of 2–4 %; populations have a low density (2.5 pcs/m²). In disturbed communities it dominates and co-dominates (projective cover 20–25%), increasing the density by an order of magnitude due to individuals of the pregenerative period. Ontogenetic spectra in both cases are two-peaked – with a maximum in juvenile and generative individuals; in weakly disturbed communities, the main contribution to the structure is made by mature and old generative individuals, and in fallows – by juvenile individuals (populations according to the “Δ – ω” classification are transitional and young, respectively). *Conclusions.* The current state of both local populations is stable. To preserve the population of *Linum flavum* and other rare species (*Salvia verticillata*, *Senecio schvetzovii*, *Aster amellus*, *Gypsophila altissima*) in the vicinity of the village. In Ukhtinka village it is rational to limit economic activity by organizing the natural monument “Ukhtinskiye stepi”.

Keywords: ontogenetic structure, rare plants, biomorph, population density

For citation: Fatyunina Yu.A., Shcheglov A.E., Surkova O.E., Novikova L.A., Artemova S.N. Ontogenetic characteristics of local populations of *Linum flavum* L. (Linaceae) in the Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2024;(2):32–47. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2024-2-3

Лен желтый (*Linum flavum* L.) – европейский лесостепной вид, распространен преимущественно в Черноземье [1], в Нечерноземье встречается только по долине р. Ока [2]. За пределами нашей страны известен для Средней и Южной Европы. Вид отмечен для лугов и степей разных типов, лесных опушек, зарослей кустарников, выходов щебня, карбонатных пород [1].

На территории 16 субъектов Российской Федерации вид включен в региональные Красные книги [3–9], в том числе в Пензенской области – со статусом 3 «редкий вид» [10]. Чаще всего виду угрожает уничтожение местообитаний из-за распашки, палов, чрезмерного выпаса [3, 9], добычи строительных материалов [5, 6]. В заповедных условиях на состоянии популяций неблагоприятное влияние оказывают процессы мезофитизации (вытеснение луговыми

травянистыми растениями) и сylvатизация (распространение лесостепных кустарников) [4]. Отмечено также негативное влияние на состояние популяций сбора растений на букеты [8].

В Пензенской области *L. flavum* приурочен к настоящим и луговым степям, остепненным лугам, лесным полянам и опушкам, предпочитая черноземные карбонатные почвы, особенно меловые субстраты [11, 12]. Известно 13 местонахождений этого вида [10].

Изучение локальных популяций *L. flavum* в различных местообитаниях, сравнение особенностей онтогенеза растений и онтогенетической структуры популяций в разных условиях позволяет глубже понять биологию и экологию вида для разработки эффективных мер по его охране. В связи с этим цель работы оценить современное состояние локальных популяций *L. flavum* в урочище Ухтинские степи и на территории памятника природы (ПП) «Урочище Чердак» (Пензенская область).

Материалы и методы

Исследования проводились в урочище Ухтинские степи (Бессоновский район) и на территории памятника природы «Урочище Чердак» (Лунинский район) в 2022–2023 гг.

Изучение онтогенеза и описание онтогенетических состояний проводилось на основе метода, разработанного Т. А. Работновым [13], дополненного А. А. Урановым [14]. Всего изучено около 50 растений разных онтогенетических состояний в урочище Ухтинские степи и около 30 растений в ПП «Урочище Чердак». Для уточнения жизненной формы наряду с особями, собранными на исследуемых территориях, изучили гербарный материал растений *L. flavum* (125 листов), хранящийся в Гербарии им. И. И. Спрыгина Пензенского государственного университета (РКМ).

Для изучения онтогенетической структуры локальных популяций было заложено по 13 учетных площадей 2×2 м (4 м²) в каждом из урочищ. В урочище Чердак 11 учетных площадей находятся на территории памятника природы, и еще 2 – близ южной границы за его пределами. На каждой из учетных площадей учтено число особей: ювенильного, имматурного (первой подгруппы, второй подгруппы), виргинильного, генеративного (молодых, зрелых и старых), субсенильного онтогенетических состояний с учетом признаков, выявленных ранее (характер нарастания побега, высота и число побегов, число листьев, их размеры, число цветков, соотношение отмерших и вновь образующихся частей органов) [15].

Популяции *L. flavum* характеризовали, используя классификацию Л. А. Животовского «дельта – омега» ($\Delta - \omega$), рассчитывали индекс возобновляемости [16]. Статистическая обработка включала определение средней арифметической и ошибки репрезентативности.

Для выявления фитоценотической приуроченности *L. flavum* были выполнены геоботанические описания на учетных площадях размером 10×10 м (100 м²): определили общее проективное покрытие (ОПП), в том числе участие каждого вида (абсолютное проективное покрытие – АПП), а также удельное проективное покрытие (УПП), если общую сомкнутость растительного покрова принять за 100 %. Принадлежность фитоценоза к растительной ассоциации определяли на основании эколого-фитоценотической классификации

растительности на доминантной основе [17]. Латинские названия растений приводятся в соответствии со стандартами, принятыми в базе данных International Plant Names Index (IPNI).

Оба урочища расположены в ландшафтной провинции лесостепь Приволжской возвышенности. ПП «Урочище Чердак» (площадь 11,5 га) находится на северо-востоке Пензенской области, в 3 км к северу от с. Большой Вьяс в 5 км от границы с Республикой Мордовия. Как особо охраняемая природная территория функционирует с 2000 г. В геоморфологическом отношении территория представляет собой денудационный уступ, отделяющий верхнее плато Приволжской возвышенности с олигоцен-миоценовой поверхностью выравнивания от нижнего плато с плиоцен-плейстоценовой поверхностью выравнивания. Положение на границе разновозрастных геологических структур (песчано-щебнистых отложений палеогенового моря высокого плато и кремнисто-карбонатных пород мелового моря низкого плато) обусловили высокое ландшафтное разнообразие. Степной участок урочища Чердак расположен на нижнем пологом склоне останцово-водораздельной поверхности высокого плато (196–220 м, средний уклон 6°), переходящем в склон речной долины р. Вьяс (левый приток р. Суры). Высокая эрозионная расчлененность речной долины р. Вьяс в верхнем течении и мягкие формы эрозионного рельефа свидетельствуют о сложном геологическом строении с участием карбонатных пород. Коренными породами являются морские карбонатно-глинистые отложения верхнего мела, представленные нерасчлененными толщами маастрихского, кампанского и сантонского отделов: известковистые глины, мергель, светло-серый и белый мел. Маломощные четвертичные отложения представлены делювиальными суглинками, на которых формируются смытые черноземы.

Флора и растительность ПП «Урочище Чердак» хорошо изучены. Выявлено 190 видов сосудистых растений, из которых 18 – виды Красной книги Пензенской области, в том числе один – вид Красной книги Российской Федерации [18–20].

Несмотря на небольшую площадь участка, характер растительности сильно меняется в зависимости от крутизны и экспозиции склона. По результатам исследования 2014 г. [19] в верхней части склона южной экспозиции развивалась **перистоковыльно-разнотравная** ассоциация луговых степей, с преобладанием среди разнотравья *Vupleurum falcatum*, *Echinops ruthenicus*; в средней части – **тырсово-разнотравная** ассоциация луговых степей с доминированием *Centaurea ruthenica*, *E. ruthenicus*; в нижней – разнотравная ассоциация луговых степей с преобладанием *E. ruthenicus*, *L. flavum*. Склон западной экспозиции в верхней части был покрыт **тырсово-разнотравной** ассоциацией луговых степей, где среди разнотравья доминировали *Artemisia campestris*, *E. ruthenicus*, *Falcaria vulgaris*. Склон северной экспозиции в верхней части занимала **перистоковыльно-береговокострецово-разнотравная** ассоциация луговых степей с доминированием среди разнотравья *Fragaria viridis*, которая ниже по склону сменялась **береговокострецово-бобовой** ассоциацией остепненных лугов с преобладанием *Astragalus cicer*.

Урочище Ухтинские степи расположено на западной окраине с. Ухтинка севернее г. Пензы, на южной экспозиции левобережного склона долины р. Пензятка. Урочище включает Ухтинский овраг и примыкающую к нему

с востока залежь общей площадью около 50 га. Эрозионные процессы, сформировавшие овраг, по-прежнему активны, о чем свидетельствует увеличение длины его отвершков как вверх (эрозионный тип), так и вглубь в результате вымывания мелкозема подземными водами (эндовидный тип). Участок образован коренными породами верхнего мела (иссинская толща), представленными в основном карбонатными глинами, перекрытыми древним делювием – суглинками с лессоидами и прослоями песка и щебня. Благодаря значительному присутствию мелкодисперстных частиц развита суффозия, что ведет к росту оврага эндовидного типа. На склонах происходят активные оползневые процессы. На примыкающей к оврагу залежи выражена плоскостная эрозия, приведшая в условиях распашки к резкому уменьшению мощности гумусового горизонта черноземов, из-за чего, видимо, участок был исключен из хозяйственного использования.

Окружающие овраг и залежь территории распаханы; залежь с востока непосредственно примыкает к жилой застройке. Крутые склоны оврага служили убежищем для ряда степных и луговых видов, уничтоженных при распашке остальных участков; некоторые виды, среди которых и *L. flavum*, сейчас восстанавливают свои позиции на залежи. В настоящее время залежь испытывает незначительное антропогенное воздействие в виде рекреационной нагрузки.

Растительность и флора данного участка слабо изучены. Вызывает интерес присутствие здесь наряду со *L. flavum* таких редких для Пензенской области видов растений, как *Salvia verticillata* L., *Senecio schvetzovii* Korsh., *Aster amellus* L., *Gypsophila altissima* L.

Результаты и обсуждение

Особенности формирования жизненной формы. L. flavum – стержнекорневой каудексообразующий поликарпик [1]. Каудекс начинает формироваться в онтогенезе очень рано – при переходе к имматурному первой подгруппы онтогенетическому состоянию, обычно на втором году жизни. В условиях Ухтинских степей среди изученных нами особей *L. flavum* всех онтогенетических состояний – от имматурных первой подгруппы до старых генеративных – вариативности биоморфы обнаружено не было. В урочище Чердак были обнаружены единичные старые генеративные растения *L. flavum* с несколькими (1–3) корневыми отпрысками. Они характеризуются нормальной жизненностью, большим числом боковых побегов на мощном многоглавом каудексе. Дочерние побеги, формирующиеся на корневых отпрысках, сохраняют связь с материнским растением, удалены от него на 8–10 см и имеют облик молодых генеративных особей (рис. 1).

При изучении гербарного материала генеративных растений *L. flavum*, хранящегося в Гербарии имени И. И. Спрыгина ПГУ (РКМ) было установлено, что корневые отпрыски формируются у 12 % (из 108 шт.) экземпляров зрелых и старых генеративных растений, собранных в разные годы с территории современных Оренбургской, Самарской, Ульяновской, Пензенской областей и Республики Мордовия. Таким образом, жизненная форма *L. flavum* может быть определена как каудексовая факультативно-корнеотпрысковая. Выявление причин, инициирующих образование у части генеративных растений *L. flavum* корневых отпрысков вообще и в условиях урочища Чердак

в частности, требуют дальнейших исследований. Насколько типична корнеотпрысковость для *L. flavum* в данном местообитании точно установить не удалось, так как это требует подкапывания большого числа экземпляров редкого для области вида с сопутствующим риском их повреждения. Но по косвенным признакам можно предположить, что в поддержании численности популяции корнеотпрысковость не играет большой роли, так как связь между дочерней и материнской особью сохраняется долго (не менее 2–3-х лет) и глубокого омоложения дочерних особей не происходит. Тем не менее на крутых склонах урочища Чердак со скелетными почвами формирование корневых отпрысков, видимо, позволяет противостоять эрозии почвы, а также ослаблять конкуренцию побегов при обильном ветвлении из спящих почек на каудексе.



Рис. 1. Старое генеративное растение *L. flavum* с корневым отпрыском (показано стрелкой) в урочище Чердак

Фитоценотическая приуроченность. *L. flavum* в исследуемых местообитаниях входит в состав настоящих и луговых степей, а также остепненных и настоящих лугов (табл. 1, 2).

Таблица 1

Фитоценотическая приуроченность и плотность локальной популяции *L. flavum* в урочище Ухтинские степи

Название ассоциации	ОПП, %	АПП <i>L. flavum</i> , %	УПП <i>L. flavum</i> %	Плотность, (в т.ч. g-особей), шт/м ²
1	2	3	4	5
1. Шалфеевомутовчато-желтольновое разнотравных луговых степей	55	20	36	24,5 (6,0)
2. Типчаково-желтольновое разнотравных луговых степей	45	14	31	31,8 (1,3)
3. Желтольновое разнотравных луговых степей	20	10	50	55,0 (3,8)

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
4. Желтольново-наземнойниковая длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов	45	13	29	59,8 (4,8)
5. Обыкновеннорепешоково-желтольновое разнотравных луговых степей	40	20	53	21,0 (6,5)
6. Итальяноострово-тырсовая дерновиннозлаковых настоящих степей	60	2	3	7,0 (0,8)
7. Тырсово-итальяноостровое разнотравных луговых степей	70	3	4	15,0 (2)
8. Нутовоастрало- узколистнопогремковая разнотравных настоящих лугов	40	5	13	11,5 (3,5)
9. Обыкновеннорепешоково- мутовчатопалеевая разнотравных настоящих степей	80	4	5	15,8 (3,3)
10. Тырсово-итальяноостровое разнотравных луговых степей	55	6	11	28,0 (3,5)
11. Узколистномятликово-желтольновое разнотравных луговых степей	45	20	44	22,5 (3,5)
12. Узколистномятликово-желтольновое разнотравных луговых степей	30	7	23	13,8 (1,3)
13. Желтольновое разнотравных луговых степей	25	10	40	18,5 (3,8)

Таблица 2

Фитоценотическая приуроченность и плотность локальной популяции
L. flavum в памятнике природы «Урочище Чердак»

Название ассоциации	ОПП, %	АПП <i>L. flavum</i> , %	УПП <i>L. flavum</i> , %	Плотность, (в т.ч. g-особей), шт/м ²
1	2	3	4	5
1. Бобово-береговокострецовая дерновинно-злаковых луговых степей	75	3	4	2,3 (0,3)
2. Бобово-беззостокострецовая с шиповником длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов	80	3	4	0,8 (0,8)
3. Бобово-перистоковыльная дерновинно-злаковых луговых степей	60	3	5	1,8 (1,3)
4. Бобово-перистоковыльно- обыкновеннорепешоковая разнотравных луговых степей	80	4	5	2,3 (1,5)
5. Рускомордовниковая разнотравных настоящих степей	55	3	5	1,8 (0,8)
6. Рускомордовниковая разнотравных настоящих степей	55	2	4	4,0 (1,0)
7. Желтольново-обыкновеннорепешоковая с шиповником разнотравных настоящих лугов	50	6	12	4,5 (2,0)

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
8. Бобово-обыкновеннорепешоково-беззостокострецовая длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов	70	3	4	0,8 (0,8)
9. Бобово-беззостокострецово-зеленоземляничная разнотравных остепненных лугов	65	4	6	1,3 (1,3)
10. Бобово-обыкновеннорепешоково-беззостокострецовая длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов	70	2	3	1,3 (1,3)
11. Шалфеевомутовчато-желтольновоя разнотравных луговых степей	40	10	25	7,8 (3,5)
12. Желтольново-нутоваастроголово-беззостокострецовая длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов	80	8	10	2,0 (1,5)
13. Желтольново-наземнойникова длиннокорневищно-злаковых остепненных лугов	70	8	11	3,0 (2,5)

Настоящие степи с *L. flavum* в окрестностях с. Ухтинки развиваются по бровке и в верхних частях склона оврага. Они представлены ассоциациями дерновинно-злаковых степей со *Stipa capillata* L. (УП № 6) и разнотравных степей с доминированием *Salvia verticillata* (УП № 9). ОПП варьирует от 60 до 80 %, абсолютное участие *L. flavum* 2–4 АПП %, относительное – 3–5 % УПП. На территории урочища Чердак настоящие степи также формируются на наиболее приподнятом и сильно дренируемом участке останца и представлены ассоциацией разнотравных степей с доминированием *Echium russicum* J. E. Gmel (УП № 5, УП № 6). Растительный покров более разреженный (ОПП 55 %), абсолютное и относительное участие *L. flavum* не превышает 3 и 5 % соответственно. Таким образом, роль льна желтого в этих сообществах может быть оценена как роль ассектатора.

Луговые степи с *L. flavum* близ с. Ухтинка представлены разнотравными вариантами (6 ассоциаций). При высокой сомкнутости растительного покрова (ОПП 70 %), обусловленной доминированием *Aster amellus* при участии *Stipa capillata*, *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub (УП № 7), доля *L. flavum* не превышает 3 % АПП (4 % УПП). На залежи уменьшение сомкнутости растительного покрова до 20–55 % приводит к усилению роли *L. flavum* в нем до 6–20 % АПП и до 11–50 % УПП. Вид становится содоминантом вместе с *Salvia verticillata* (УП № 1), *Agrimonia eupatoria* L. (УП № 5), *Poa angustifolia* L. (УП № 11, УП № 12). В наиболее разреженных фитоценозах (УП № 3, УП № 13; ОПП 21–25 %) *L. flavum* доминирует, при этом его участие возрастает до 50 % УПП.

Луговые степи урочища Чердак с *L. flavum* представлены дерновинно-злаковыми и разнотравными вариантами. Первые формируются в верхней и средней части склона северной экспозиции и образованы *Bromopsis riparia* (УП № 1) и *Stipa pennata* L. (УП № 3) при существенной роли бобовых *Astragalus cicer* L., *Onobrychis arenaria* Kit. (DC). При высокой сомкнутости (ОПП 60–75 %) участие *L. flavum* также не превышает 3 % АПП (4–5 % УПП). Разнотравные луговые степи развиваются в основании холма, рядом с проселочной

дорогой, которая с запада граничит с территорией памятника природы. Здесь более разреженный растительный покров (ОПП 40 %), *L. flavum* содоминирует вместе со *Salvia verticillata* (УП № 11) – его участие возрастает до 10 % АПП и до 25 % УПП.

Луга с *L. flavum* в урочище Ухтинские степи развиваются на залежи и представлены двумя ассоциациями: ассоциацией с доминированием *Rhinanthus angustifolius* C.C. Gmel. и *Astragalus cicer* L. разнотравных настоящих лугов (УП № 8) и **желтольново-наземноейниковой** ассоциацией длиннокорневищных остепненных лугов (УП № 4). ОПП в них 40–45 %, доля *L. flavum* в них колеблется в диапазоне 5–13 % АПП и 13–29 % УПП.

В урочище Чердак также формируются настоящие и остепненные луга с участием *L. flavum*. Первые (УП № 7) формирует *Agrimonia eupatoria*; они характеризуются разреженным ярусом из *Rosa majalis* Herrm. высотой до 70 см. При сомкнутости растительного покрова 50 % ОПП доля *L. flavum* составляет 6 % АПП и 12 % УПП.

Остепненные луга непосредственно на территории памятника природы представлены тремя ассоциациями (УП № 2, УП № 8, УП № 9, УП № 10), где доминантом является *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, из разнотравья выделяются *Agrimonia eupatoria*, *Fragaria viridis* (Duch.) Weston, из бобовых – *Medicago romanica* Prodan, *Onobrychis arenaria*. Иногда присутствует *Rosa majalis* (УП № 2). Сомкнутость растительного покрова высокая (ОПП 65–80 %), а участие льна не превышает 2–4 % АПП и 3–6 % УПП. Южнее границы ООПТ по обочинам грунтовой дороги развиваются нарушенные длиннокорневищно-злаковые остепненные луга с *Bromopsis inermis* (УП № 12) и *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. (УП № 13), ОПП 70–80 %. Доля *L. flavum* в них увеличивается до 8 % АПП (10–11 % УПП).

Таким образом, в изученных сообществах *L. flavum* проявляет черты эксплерентной эколого-фитоценотической стратегии – увеличивает свое присутствие на нарушенных территориях, реагируя на уменьшение сомкнутости растительного покрова и снижение напряженности конкуренции.

Таким образом, в урочище Ухтинские степи *L. flavum* участвует в формировании 10 ассоциаций: 6 – луговых степей, 2 – настоящих степей и по 1 – остепненных и настоящих лугов. В урочище Чердак обнаружено 11 ассоциаций с *L. flavum*: 5 – остепненных лугов, 4 – луговых степей, и по 1 – настоящих степей и настоящих лугов. Несмотря на небольшую площадь памятника природы, условия формирования сообществ здесь более разнообразны из-за более дифференцированного рельефа (крутизна и экспозиция склонов останца). Определенную роль в поддержании разнообразия растительного покрова вносит установленный здесь режим охраны.

Особенности онтогенеза. В урочище Чердак были обнаружены особи *L. flavum* четырех онтогенетических периодов девяти онтогенетических состояний: латентного (семена), прегенеративного (ювенильные, имматурные первой подгруппы, имматурные второй подгруппы, виргинильные), генеративного (молодые, зрелые и старые генеративные), постгенеративного (субсенильные). Таким образом, онтогенез *L. flavum* в этих условиях полный завершённый. В локальной популяции *L. flavum* урочища Ухтинские степи не было обнаружено особей субсенильного состояния, видимо, по причине ее молодости.

Онтогенетическая структура локальных популяций. Изученные локальные популяции *L. flavum* резко отличаются друг от друга по числу особей отдельных онтогенетических состояний и по онтогенетической структуре в целом (рис. 2).

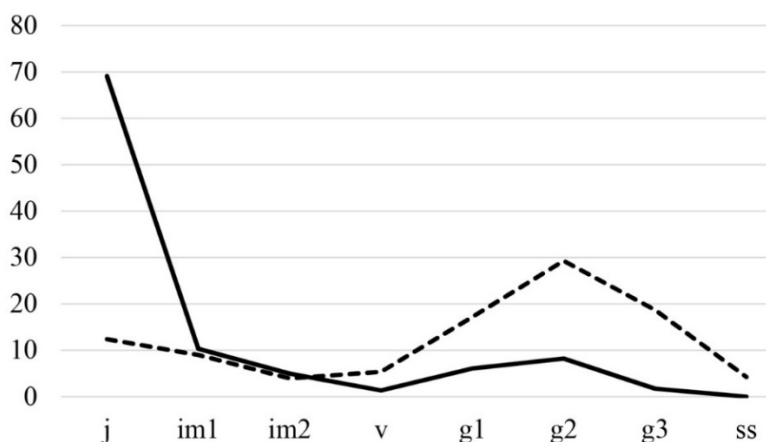


Рис. 2. Онтогенетические спектры локальных популяций *L. flavum* в урочище Ухтинские степи (сплошная линия) и в урочище Чердак (пунктир)

Усредненный онтогенетический спектр локальной популяции *L. flavum* в урочище Ухтинские степи двувёршинный. Основной максимум приходится на ювенильные особи. Их число в разных ассоциациях варьирует от 3,3 до 53,3 шт./м² (в среднем 18,3 шт./м²), что составляет от 26,5 до 89,1 % особей (в среднем 69,1 %). Это свидетельствует об успешном семенном размножении. Большинство ювенильных особей погибает в первый же год жизни, поэтому наблюдается уменьшение числа имматурных особей первой подгруппы в среднем до 1,8 шт./м² (с вариацией от 0,0 до 7,0 шт./м²), что составляет в среднем 10,3 % (с вариацией от 0,0 до 39,2 %). Число имматурных особей второй подгруппы варьирует от 0,0 до 4,0 шт./м² (в среднем 1,1 шт./м²), таким образом их участие составляет в среднем 5,0 % (с колебаниями в разных ассоциациях от 0,0 до 17,3 %). Наименьший вклад в структуру популяции вносят виргинильные растения: их число на квадратный метр варьирует от 0 до 1,5 экземпляров (в среднем 0,3), что составляет от 0,0 до 4,7 % (в среднем 1,3 %). Это обусловлено небольшой продолжительностью данного онтогенетического состояния.

Дополнительный максимум на большинстве учетных площадей (62 %) наблюдается на зрелых генеративных особях, что обусловлено увеличением продолжительности жизни в этом возрастном состоянии по сравнению с предшествующими, наиболее полной реализацией растениями этого возраста своих адаптивных возможностей. Число зрелых генеративных особей колеблется от 0,3 до 5,0 шт./м² (в среднем 1,6 шт./м²), вклад в структуру сообщества – от 1,5 до 23,8 % (в среднем 8,2 %).

В нескольких ассоциациях (38 % УП) дополнительный максимум был отмечен на молодых генеративных особях. Их число варьирует от 0,0 до 4,0 шт./м² (в среднем 1,4 шт./м²), что составляет от 0 до 16,3 % всех особей (в среднем 6,1 %).

Доля старых генеративных особей в Ухтинских степях варьирует от 0,0 до 6,8 %, в среднем 1,7 % (0,0–1,5 шт./м², в среднем 0,4 шт./м²).

Онтогенетический спектр локальной популяции *L. flavum* в урочище Чердак также двувёршинный, однако основной максимум образован зрелыми генеративными особями, дополнительный (относительно скромный) – ювенильными особями.

Число ювенильных особей в среднем составляет 0,4 шт./м² (0,0–2,5 шт./м²), т.е. в 45 раз меньше, чем в ухтинской локальной популяции. На их долю приходится в среднем 12,4 % всех особей. Ювенильные особи отсутствуют на 58,3 % учетных площадей. Имматурные особи первой подгруппы также не обнаружены более чем на половине учетных площадей. Их число варьирует от 0,0 до 2,5 шт./м², в среднем 0,3 шт./м², что составляет 0,0–33,3 %, в среднем 9,0 % всех особей. Имматурные особи второй подгруппы не выявлены на 66,7 % учетных площадей. Их число изменяется от 0,0 до 1,3 шт./м², в среднем 0,2 шт./м², т.е. 0,0–16,1 % всех особей, в среднем 3,9 %. Виргинильные особи отсутствуют на 58,3 % учетных площадей. Их насчитывается в среднем 0,2 шт./м² (0,0–0,8 шт./м²), вклад в онтогенетическую структуру составляет в среднем 1,3 % (0,0–4,7 %).

Таким образом, на 91,7 % учетных площадей отсутствуют особи хотя бы одного онтогенетического состояния прегенеративного периода онтогенеза; причем на трети всех УП совсем не обнаружено прегенеративных растений. Следовательно, если учитывать среднюю продолжительность жизни особей каждого из этих онтогенетических состояний, последние как минимум 3 года в данной популяции семенное размножение было затруднено.

На 42,7 % учетных площадей преобладают зрелые генеративные особи. Их число варьирует от 0,0 до 0,8 шт./м², в среднем 0,5 шт./м², или 11,1–60,0 % всех особей (в среднем 29,3 %). На 16,7 % учетных площадей преобладают молодые генеративные особи. Их число колеблется от 0,0 до 1,5 шт./м², в среднем 0,4 шт./м², что составляет 0,0–42,9 % всех особей (в среднем 17,2 %). На 41 % учетных площадей генеративные особи разных возрастных состояний представлены одинаковым числом особей. Число старых генеративных особей варьирует от 0,0 до 0,8 шт./м², в среднем 0,3 шт./м²; их вклад в структуру сообщества колеблется от 0,0 до 66,6 %, в среднем 18,7 %. По числу генеративных особей на 1 м² локальная популяция урочища Чердак в 2,6 раза уступает ухтинской ($1,3 \pm 0,2$ шт./м² и $3,4 \pm 0,5$ шт./м² соответственно).

В отличие от Ухтинских степей здесь на 16,7 % учетных площадей обнаружены субсенильные особи до 1,0 шт./м², в среднем 0,1 шт./м², их вклад в структуру популяции 4,2 %, но на отдельных учетных площадях повышается до 28,6 %.

Выявленные нами онтогенетические спектры пензенских локальных популяций *L. flavum* отличаются от таковых на территории Самарской области. Так, в памятнике природы «Самарская Лука» они центрические с максимумом на зрелых генеративных особях (31,8 %), значительном участии старых и молодых генеративных особей (25,6 и 18,3 % соответственно), заметной ролью виргинильных растений (17,7 %) и очень скромным вкладом в структуру популяции проростков, ювенильных и имматурных особей (1,3, 1,0 и 2,4 % соответственно) [21]. Из другой части Самарской области описаны правосторонние онтогенетические спектры, с максимумом на старых генеративных особях [7].

Таким образом, для вида характерна лабильность базовых онтогенетических спектров в зависимости от условий обитания.

По классификации « $\Delta - \omega$ » ухтинская популяция *L. flavum* принадлежит к группе молодых ($\Delta -0,09$; $\omega - 0,22$), что коррелирует с высоким индексом возобновляемости (84 %). Локальная популяция в урочище Чердак относится к группе переходных ($\Delta -0,38$; $\omega - 0,65$), индекс возобновляемости 31 %.

Выявленные закономерности обуславливают различия в плотности изученных локальных популяций.

Плотность. Важнейшим показателем состояния популяции является плотность. Изученные локальные популяции *L. flavum* заметно отличаются по этому признаку. В Ухтинских степях плотность варьирует от 7 до 59,8 шт./м², в среднем $24,9 \pm 4,4$ шт./м². Это на порядок больше, чем в урочище Чердак (0,8–7,8 шт./м², в среднем $2,5 \pm 0,6$ шт./м²). Главным образом, это обусловлено количеством особей прегенеративного периода. Обнаруженная нами в локальной популяции урочища Чердак плотность особей *L. flavum* сходна с таковой в устойчивых и благополучных популяциях этого вида в Самарской [7] и Липецкой [8] областях.

Заключение

В Пензенской области *L. flavum* образует две жизненные формы: каудексовую стержнекорневую и каудексовую факультативно-корнеотпрысковую. В исследованных местообитаниях он входит в состав настоящих и луговых степей, а также остепненных и настоящих лугов (в общей сложности не менее 20 ассоциаций), проявляя черты эксплерентной эколого-фитоценотической стратегии. В слабонарушенных сообществах с высокой сомкнутостью растительного покрова, сильным задернением почвы вид играет роль ассектатора с абсолютным проективным покрытием 2–4 % (3–5 % УПП). При возникновении нарушений способен осваивать временно неиспользуемые другими видами ресурсы, играть роль содоминанта и доминанта, увеличивая свое присутствие до 10–20 % АПП и 25–50 % УПП.

Учитывая площади местообитаний в урочище Чердак (с прилегающими к памятнику природы с юга территориями) и близ с. Ухтинка и среднюю плотность популяций (2,5 шт./м² и 24,9 шт./м² соответственно), популяции можно оценить как многочисленные (не менее 250 тысяч и 6 млн особей соответственно). Основной способ самоподдержания численности популяций семенной.

Как в памятнике природы «Урочище Чердак», так и в Ухтинских степях *L. flavum* формирует полночленные популяции с двувёршинными онтогенетическими спектрами с максимумами на зрелых генеративных и ювенильных особях. Однако в условиях режима охраны основной максимум приходится на зрелые генеративные особи, а в местообитании, значительную часть которого занимает залежь, – на ювенильные растения (переходная и молодая популяции по классификации « $\Delta - \omega$ » соответственно).

Таким образом, современное состояние изученных локальных популяций *L. flavum* можно оценить как устойчивое. В урочище Ухтинские степи при сохранении нынешнего способа природопользования и вектора восстановительных процессов растительного покрова на залежи можно прогнозировать постепенное уменьшение роли *L. flavum* в фитоценозах до свойственной ему в слабонарушенных лугах и степях функции ассектатора. При этом мы

прогнозируем сдвиг онтогенетического спектра данной локальной популяции вправо за счет усиления значения зрелых, старых генеративных и субсенильных особей. Вместе с тем вызывает опасение местоположение залежи непосредственно вблизи зоны активной застройки с. Ухтинка – вовлечение изученного участка в процесс застройки уничтожит большую часть локальной популяции *L. flavum*. А поскольку наряду с *L. flavum* здесь обнаружены популяции и других редких видов растений Пензенской области (*Salvia verticillata*, *Senecio schvetzovii*, *Astera mellus*, *Gypsophila altissima*), рационально для их сохранения ограничить хозяйственную деятельность путем введения режима охраны и организации особо охраняемой природной территории в ранге регионального памятника природы под названием «Ухтинские степи».

Для прогноза дальнейшего состояния локальной популяции *L. flavum* в урочище Чердак необходимо выявить изменения состояния растительного покрова после введения здесь режима абсолютной заповедности. Необходимо оценить темпы мезофитизации и сивилизации охраняемых степных сообществ в условиях Пензенской области, которые могут стать угрозой фактором существованию популяций *L. flavum*.

Список литературы

1. Юзепчук С. В. Семейство Linaceae // Флора СССР. Т. XIX. М.-Л. : АН СССР, 1949. С. 135–139.
2. Октябрева Н. Б. Лен желтый // Красная книга Московской области. М. : ПФ Верховье, 2018. С. 593.
3. Зернов А. С. Лен желтый // Красная книга Карачаево-Черкесской Республики. Черкесск : Нартиздат, 2013. С. 102.
4. Казакова М. В. Лен желтый // Красная книга Рязанской области. Ижевск : ООО «Принт», 2021. С. 377.
5. Колчанов Р. А. Лен желтый // Красная книга Белгородской области. Белгород, 2007. С. 172.
6. Левин В. К. Лен желтый // Красная книга Республики Мордовия. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Саранск : Мордовское книжное издательство, 2003. С. 152.
7. Митрошенкова А. Е., Ильина В. Н., Сенатор С. А. Лен желтый // Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений и грибов. Самара : Изд-во Самарской государственной областной академии (Наяновой), 2017. С. 156.
8. Недосекина Т. В. Лен желтый // Красная книга Липецкой области. Растения, грибы, лишайники. Липецк : Веда социум, 2014. С. 368–369.
9. Теймуров А. А. Лен желтый // Красная книга Курской области: редкие и исчезающие виды животных, растений и грибов. Калининград ; Курск : ИД РОСТ-ДОАФК, 2017. С. 218.
10. Леонова Н. А. Заплатин П. И. Лен желтый // Красная книга Пензенской области. Грибы, лишайники, мхи и сосудистые растения. Пенза : ОАО ИПК Пензенская правда, 2013. Т. 3. С. 181.
11. Солянов А. А. Флора Пензенской области. Пенза : ПГПУ, 2001. С. 80.
12. Васюков В. М., Саксонов С. В. Конспект флоры Пензенской области // Флора Волжского бассейна. Тольятти : Анна, 2020. Т. IV. С. 128.
13. Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. 1960. Т. 2. С. 141–149.
14. Уранов А. А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.

15. Фатюнина Ю. А., Артемова С. Н., Щеглов А. Е. Демографические особенности ценопопуляции *Linum flavum* L. (Linaceae) в урочище Ухтинские степи (Пензенская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2023. № 17 (2). С. 165–177.
16. Османова Г. О., Животовский Л. А. Онтогенетический спектр как индикатор состояния ценопопуляций растений // Известия РАН. Серия биологическая. 2020. № 2. С. 144–152.
17. Ипатов В. С., Мирин Д. М. Описание фитоценоза: метод. рекомендации / под ред. В. С. Ипатова. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2000. 55 с.
18. Письмаркина Е. В. Материалы к флоре особо охраняемых природных территорий Пензенской области: памятник природы «Урочище Чердак» // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2016. Т. 10, № 3. С. 39–45.
19. Новикова Л. А., Леонова Н. А. Современное состояние кальцефитной растительности Пензенской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2014. Т. 16, № 5. С. 158–163.
20. Об утверждении Перечня объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации : приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 23.05.2023 № 320 (Зарегистрирован 21.07.2023 № 74362). URL: <http://publication.pravo.gov.ru/document/0001202307210008?index=10>
21. Климачева Е. А. Онтогенетическая структура ценоценозов некоторых редких растений Яблоневого геосистемы (Самарская Лука) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27, № 4 (1). С. 266–270.

References

1. Yuzepchuk S.V. Linaceae family. *Flora SSSR. T. XIX = Flora of the USSR. Volume 19.* Moscow-Leningrad: AN SSSR, 1949:135–139. (In Russ.)
2. Oktyabreva N.B. *Linum flavum. Krasnaya kniga Moskovskoy oblasti = The Red book of Moscow region.* Moscow: PF Verkhov'e, 2018:593. (In Russ.)
3. Zernov A.S. *Linum flavum. Krasnaya kniga Karachaevo-Cherkesskoy Respubliki = The Red book of Karachai-Cherkess.* Cherkessk: Nartizdat, 2013:102. (In Russ.)
4. Kazakova M.V. *Linum flavum. Krasnaya kniga Ryazanskoy oblasti = The Red book of Ryazan region.* Izhevsk: ООО «Print», 2021:377. (In Russ.)
5. Kolchanov R.A. *Linum flavum. Krasnaya kniga Belgorodskoy oblasti = The Red book of Belgorod region.* Belgorod, 2007:172. (In Russ.)
6. Levin V.K. *Linum flavum. Krasnaya kniga Respubliki Mordoviya. Redkie vidy rasteniy, lishaynikov i gribov = The Red book of the Republic of Mordovia. Rare species of plants, lichens and fungi.* Saransk: Mordovskoe knizhnoe izdatel'stvo, 2003:152. (In Russ.)
7. Mitroshenkova A.E., Il'ina V.N., Senator S.A. *Linum flavum. Krasnaya kniga Samar-skoy oblasti. T. 1. Redkie vidy rasteniy i gribov = The Red book of Samara region. Volume 1. Rare species of plants and mushrooms.* Samara: Izd-vo Samarskoy gosudarstvennoy oblastnoy akademii (Nayanovoy), 2017:156. (In Russ.)
8. Nedosekina T.V. *Linum flavum. Krasnaya kniga Lipetskoy oblasti. Rasteniya, griby, lishayniki = The Red book of Lipetsk region. Plants, mushrooms, lichens.* Lipetsk: Veda sotsium, 2014:368–369. (In Russ.)
9. Teymurov A.A. *Linum flavum. Krasnaya kniga Kurskoy oblasti: redkie i ischezayushchie vidy zhivotnykh, rasteniy i gribov = The Red book of Kursk region: rare and endangered species of animals, plants and mushrooms.* Kaliningrad; Kursk: ID ROST-DOAFK, 2017:218. (In Russ.)
10. Leonova N.A., Zaplatin P.I. *Linum flavum. Krasnaya kniga Penzenskoy oblasti. Griby, lishayniki, mshi i sosudisty rasteniya = The Red book of Penza region. Fungi, lichens, mosses and vascular plants.* Penza: OAO IPK Penzenskaya pravda, 2013:3:181. (In Russ.)
11. Solyanov A.A. *Flora Penzenskoy oblasti = Flora of Penza region.* Penza: PGPU, 2001:80. (In Russ.)

12. Vasyukov V.M., Saksonov S.V. Abstract of flora of Penza region. *Flora Volzhskogo basseyna* = Flora of the Volga basin. Tolyatti: Anna, 2020;IV:128. (In Russ.)
13. Rabotnov T.A. Methods for determining age and life span in herbaceous plants. *Polevaya geobotanika* = Field geobotany. 1960;2:141–149. (In Russ.)
14. Uranov A.A. Age spectrum of the cenopopulation as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskie nauki* = Biological sciences. 1975;(2):7–34. (In Russ.)
15. Fatyunina Yu.A., Artemova S.N., Shcheglov A.E. Demographic features of the cenopopulation of *Linum flavum* L. (Linaceae) in the Ukhta steppe area (Penza region). *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy* = Phytodiversity of Eastern Europe. 2023;(17):165–177. (In Russ.)
16. Osmanova G.O., Zhivotovskiy L.A. Ontogenetic spectrum as an indicator of the state of plant coenopopulation. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* = Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological series. 2020;(2):144–152. (In Russ.)
17. Ipatov V.S., Mirin D.M. *Opisanie fitotsenoza: metod. rekomendatsii* = Description of phytocenosis: method recommendations. Saint Petersburg: Izd-vo SPbGU, 2000:55. (In Russ.)
18. Pis'markina E.V. Materials on the flora of specially protected natural areas of the Penza region: natural monument "Urochische Cherdak". *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy* = Phytodiversity of Eastern Europe. 2016;10(3):39–45. (In Russ.)
19. Novikova L.A., Leonova N.A. Current state of calciphyte vegetation in Penza region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* = Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 2014;16(5):158–163. (In Russ.)
20. *Ob utverzhdenii Perechnya ob"ektov rastitel'nogo mira, zanesennykh v Krasnuyu knigu Rossiyskoy Federatsii: prikaz Ministerstva prirodnikh resursov i ekologii Rossiyskoy Federatsii ot 23.05.2023 № 320 (Zaregistririvan 21.07.2023 № 74362)* = On approval of the list of plant world objects entered into the Red Book of the Russian Federation: note from the Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation from May 23, 2023 No.320 (Registered on July 21, 2023 No.74362). (In Russ.). Available at: <http://publication.pravo.gov.ru/document/0001202307210008?index=10>
21. Klimacheva E.A. Ontogenetic structure of cenotic populations of some rare plants of the Apple geosystem (Samara Luka). *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii* = Samara Luka: issues of regional and global ecology. 2018;27(4):266–270. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Юлия Александровна Фатюнина

кандидат биологических наук, доцент,
доцент кафедры общей биологии
и биохимии,
Пензенский государственный
университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)
E-mail: vyal81@mail.ru

Yuliya A. Fatyunina

Candidate of biological sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of general biology
and biochemistry,
Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Артём Евгениевич Щеглов

магистрант,
Пензенский государственный
университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)
E-mail: vip.artem458@mail.ru

Artem E. Shcheglov

Master's degree student,
Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Оксана Евгеньевна Суркова

учитель биологии,
Средняя общеобразовательная
школа № 71 города Пензы
(Россия, г. Пенза, ул. Можайского, 1)
E-mail: sur-ok1967@mail.ru

Oksana E. Surkova

Teacher of biology,
Secondary School No.71
of Penza
(1 Mozhaiskogo street, Penza, Russia)

Любовь Александровна Новикова

доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры общей биологии
и биохимии,
Пензенский государственный
университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)
E-mail: la_novikova@mail.ru

Lyubov A. Novikova

Doctor of biological sciences,
associate professor,
professor of the sub-department
of general biology and biochemistry,
Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Серафима Николаевна Артемова

кандидат географических наук, доцент,
доцент кафедры географии,
Пензенский государственный
университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)
E-mail: art-serafima@yandex.ru

Serafima N. Artemova

Candidate of geographical sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of geography,
Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов /

The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 13.02.2024

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 24.06.2024

Принята к публикации / Accepted 06.09.2024