

Кононова Ольга Анатольевна

**РЕДКИЕ И ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ
ВЕРХНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА
(БИОМОРФОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ)**

03.02.01 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина», Институт естественных наук.

- Научный руководитель: **Шушпанникова Галина Сергеевна**, кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии ФГБОУ ВО «Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина», Институт естественных наук.
- Официальные оппоненты: **Баранова Ольга Германовна**, доктор биологических наук, профессор, заведующая кафедрой ботаники и экологии растений Удмуртского государственного университета, г. Ижевск.
- Тетерюк Людмила Владимировна**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН.
- Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Башкирский государственный университет», г. Уфа.

Защита состоится 21 июня 2017 года в 15.30 на заседании диссертационного совета Д 004.007.01 в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ГСП–2, ул. Коммунистическая, 28.

E-mail: dissovet@ib.komisc.ru , сайт института: www.ib.komisc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми научного центра Уральского отделения РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24.

Автореферат разослан «__» _____ 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Алевтина Григорьевна Кудяшева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Изучение редких и исчезающих видов заслуживает особого внимания в связи с тем, что сохранение биологического разнообразия в последние десятилетия стало одной из глобальных проблем человечества (Вахрамеева, 1988; Конвенция о биологическом разнообразии..., 1992; Национальная стратегия..., 2001). Редкими называют виды с ограниченным количеством популяций, локализованных в пределах узкого ареала и не проявляющих тенденции к его изменению или рассеянно распространенных отдельными популяциями на более значительной территории. Исчезающие виды могут быть и редкими, и довольно часто встречающимися, но ареал этих видов сокращается, местонахождения уничтожаются, условия местообитания изменяются, численность уменьшается (Борисова, Маракаев, 2015). Особое значение в программах по сохранению растений (Global Strategy..., 2003; Европейская стратегия..., 2003) отводится оценке состояния охраняемых редких и эндемичных видов на популяционном уровне и научному обоснованию их мер охраны. Эти виды являются наиболее уязвимыми компонентами биоценозов и первыми реагируют на нарушения экологического равновесия сокращением численности (Мэгарран, 1992). По изменению их популяционных характеристик можно в целом судить о степени устойчивости сообществ, в которых они обитают.

В Вологодской области более 350 видов сосудистых растений нуждается в охране или биологическом контроле (Постановление правительства Вологодской области..., 2015). В ней создана крупная сеть особо охраняемых природных территорий, где осуществляется их контроль и охрана, однако, в Великоустюгском районе площадь охраняемых земель составляет всего 2 % от его общей площади, в связи с чем администрацией района был зарезервирован участок поймы верхнего течения р. Северная Двина для создания здесь новой особо охраняемой природной территории (Постановление Главы Великоустюгского муниципального района..., 2008). Этот участок был выбран исследователем полигоном.

Данные о местонахождении и состоянии ценопопуляций редких растений в этом районе неполные или отсутствуют, подробные флористические и популяционные исследования сосудистых растений ранее здесь не проводились. Их инвентаризация и уточнение местонахождений, а также изучение структурно-морфологических особенностей и состояния их ценопопуляций в верхнем течении реки Северная Двина (в пределах Великоустюгского района Вологодской области) необходимы для разработки их мер охраны.

Цель и задачи исследований. Цель настоящей работы – изучение биоморфологических и популяционных характеристик редких видов растений, произрастающих в верхнем течении реки Северная Двина.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Провести инвентаризацию редких видов растений в районе исследования, охарактеризовать их систематическое положение, ареалы распространения, фитоценоотическую и экологическую приуроченность.
2. Изучить биоморфологию, структурную и динамическую поливариантность отдельных видов в разных эколого-фитоценоотических условиях.
3. Исследовать численность, плотность, онтогенетическую и виталитетную структуру ценопопуляций, семенную продуктивность особей некоторых редких видов.
4. Провести оценку состояния ценопопуляций и разработать рекомендации по охране изученных видов.

Научная новизна. Впервые в бассейне верхнего течения реки Северная Двина выявлен 71 редкий вид сосудистых растений; десять из них (*Allium oleraceum* L., *Epilobium tetragonum* L., *Gagea granulosa* Turcz., *Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl., *Dactylorhiza cruenta* (O.F.Mull.) Soo, *Lathyrus tuberosus* L., *Malus sylvestris* Mill., *Nymphaea tetragona* Georgi,

Saponaria officinalis L., *Tragopogon orientalis* L.) ранее не были отмечены в Великоустюгском районе Вологодской области. Найдено 109 ранее неизвестных мест произрастания этих редких видов, составлены карты-схемы их распространения в районе исследования. Впервые детально описан онтоморфогенез *Tragopogon orientalis*. Установлено, что продолжительность его жизненного цикла в луговых сообществах подзоны средней тайги варьирует от 15 до 22 месяцев за счёт развития двух групп проростков (яровых и озимых) и двух групп ювенильных растений (с периодом зимнего покоя и без него). Определены факторы, снижающие семенную продуктивность *T. orientalis* на северной границе ареала его распространения. Установлено наличие надземного банка семян у *Gentiana cruciata* L. Значительные колебания семенной продуктивности у данного вида на границе ареала, связанные с перерывами в цветении и активностью насекомых-семяеда, не влияют на плотность его ценопопуляций.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследований вносят вклад в фундаментальные теоретические разделы ботаники: биоморфологию, популяционную биологию, учение о поливариантности развития растительных организмов. Приведенные в работе примеры структурно-морфологической поливариантности могут быть использованы при разработке мер по охране редких растений.

Собранные материалы использованы при составлении Красной книги Вологодской области. На основании их внесен в новое издание Красной книги (Постановление правительства Вологодской области..., 2015) вид *Gagea granulosa*, подготовлены авторские тексты по четырем видам (*Gentiana cruciata*, *Gagea granulosa*, *Allium oleraceum*, *Libanotis sibirica* (L.) С.А.Мей). Результаты работы были учтены при изменении статусов редкости видов *Allium oleraceum*, *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Campanula cervicaria* L., *Gagea lutea*, *Gentiana cruciata*, *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. s.str., *Lotus corniculatus* L. s.l.

Предложено организовать биологический контроль и наблюдение за редкими видами *Pinus sibirica* Du Tour, *Cicuta virosa* L., *Impatiens noli-tangere* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Viburnum opulus* L., *Lathyrus tuberosus*, *Clinopodium vulgare* L., *Epilobium tetragonum*, *Listera ovata* (L.) R. Br., *Viola mirabilis* L., *Viola rupestris* F. W. Schmidt C. Serg. Для этих видов характерны комплексные причины редкости: большая часть из них произрастает в Вологодской области на границе своего ареала, у некоторых из них сложная биология прорастания семян, узкая экологическая амплитуда, многие обладают хозяйственно-ценными свойствами.

Установленные особенности биологии редких видов растений и оценка современного состояния их ценопопуляций могут служить основой для ботанического обоснования новой особо охраняемой природной территории и разработки системы регионального мониторинга в данном районе. Полученные результаты представляют интерес для разработки мер по охране уникальных популяций редких растений (*Anemonoides altaica* (С.А.Мей.) Holub, *Gentiana cruciata*, *Gagea granulosa*).

Материалы исследований могут быть использованы при преподавании лекционных и практических занятий по биологическим дисциплинам в ВУЗах («Ботаника с основами фитоценологии», «Экология растений», «Экология популяций и сообществ», «Флора Вологодской области», «Концепции сохранения биоразнообразия»), при написании курсовых и выпускных квалификационных работ, а также при проведении экскурсий и полевых практик со школьниками в летних экологических лагерях.

Положения, выносимые на защиту:

1. Ритмологическая и временная поливариантность онтогенеза *Tragopogon orientalis* – важная организменная адаптация вида, способствующая его выживанию в разных эколого-фитоценологических условиях.

2. Значительные колебания семенной продуктивности *Gentiana cruciata* связаны с активностью насекомых-семяеда и перерывами в цветении. Количество семян, сохраняемых в надземном банке, достаточно для поддержания ценопопуляции.

Апробация работы. Основные результаты исследований были доложены и обсуждены на заседаниях кафедры биологии Института естественных наук СыктГУ им. П. Сорокина, представлены на Всероссийской конференции «Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий» (Екатеринбург, 2012), межрегиональной музейной научно-практической конференции «История и культура Великого Устюга» (Великий Устюг, 2012), IV и V Всероссийских научно-практических конференциях «Эколого-географические проблемы регионов России» (Самара, 2013, 2014), X Международной научно-практической конференции «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики» (Тольятти, 2013), I Всероссийской научно-практической конференции «Ботаническое образование в России: прошлое, настоящее, будущее» (Новосибирск, 2013), VIII Международной конференции «Систематические и флористические исследования Северной Евразии», посвящённой 85-летию со дня рождения проф. А. Г. Еленевского (Москва, 2013), Международной научно-практической конференции «Наука третьего тысячелетия» (г. Уфа, 2013), Международной научно-практической конференции «Интеграция науки и образования» (г. Уфа, 2014), IX Международной конференции по экологической морфологии растений к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова (Москва, 2014).

Личный вклад автора. Диссертация является результатом многолетних (2006–2016 гг.) исследований, выполненных лично автором. Проведена инвентаризация редких видов флоры в бассейне верхнего течения р. Северная Двина, выполнено 70 геоботанических описаний. Автором лично проведены полевые исследования 20 ценопопуляций редких видов растений, последующая камеральная обработка, анализ, обобщение и интерпретация результатов.

Научные публикации по теме диссертации. По теме диссертации опубликовано 16 работ, из них – 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК МОН РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка использованной литературы и 13 приложений. Работа изложена на 233 страницах машинописного текста, содержит 10 таблиц и 51 рисунок. Список литературы насчитывает 310 источников, в том числе 29 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Приведена краткая характеристика геологического строения, рельефа, климата, гидрологических условий, почв, ландшафтной структуры и растительности района исследования. Территория района входит в северо-западную подобласть атлантико-континентальной лесной климатической области умеренного пояса (Алисов, 1956). Средняя температура января – минус 14.3 °С, июля – плюс 17.2°С, среднегодовое количество осадков – 500-650 мм (Шевелев, Полякова, 2007). В почвенном покрове доминируют среднеподзолистые и дерново-среднеподзолистые почвы на бескарбонатной морене, пойменные дерновые почвы на аллювиальных отложениях (Комиссаров, 1987).

Район расположен в Северодвинской физико-географической подпровинции Северо-европейской провинции Евразийской таёжной области в подзоне средней тайги (Исаченко, Лавренко, 1980; Зоны и типы..., 1999). Для него характерен моренный среднетаёжный ландшафт (Максутова, Воробьев, 2007). Характерным типом растительности являются хвойные и смешанные леса, суходольные и пойменные луга, низинные и верховые болота. Отличительная черта растительного покрова – его разнообразие и сложная мозаичность распределения типов растительности.

Глава 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор полевого материала проводили в 2006-2016 гг. в бассейне верхнего течения р. Северная Двина на территории Шемогодского сельского поселения Великоустюгского

района Вологодской области. Здесь расположены уникальные для области ландшафты с выходами на поверхность мергелей и глин верхнепермского периода. В районе исследования были выделены четыре участка, наименее подверженных антропогенному воздействию (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика исследованных участков

№ участка	I	II	III	IV
Местонахождение	Район геологического памятника природы «Обнажение «Аристово»»	Пойма реки Северная Двина	Район бывшего населенного пункта Веретенниково	Территория вдоль западной границы Шемогдского заказника
Площадь, га	500	700	600	2200
Характерные типы растительности	Суходольные луга, ельники-сероольшаники, ивняки.	Пойменные луга, ивняки.	Суходольные и пойменные луга, ельники-осинники.	Суходольные луга, сосняки, ельники, березняки ольшаники.
Число редких видов	29 (26)*	16 (14)	29 (21)	30 (26)

Примечание. В скобках указано число редких видов, занесённых в Красную Книгу Вологодской области и приложение к ней (Постановление правительства Вологодской области ..., 2015).

В работу вошли также результаты стационарных исследований *Gentiana cruciata* на постоянных пробных площадках в бассейне нижнего течения реки Луженьга в окрестностях д. Власово Великоустюгского района Вологодской области. Эти сведения дополняют данные, полученные в бассейне верхнего течения реки Северная Двина, и позволяют более детально проанализировать популяционную биологию *G. cruciata*.

2.1. Объекты исследования. Объектами исследований являются редкие сосудистые растения (71 вид), принадлежащие к 34 семействам. В список вошли 60 видов, занесённых в Красную Книгу Вологодской области и приложение к ней (Постановление правительства Вологодской области..., 2015), что составляет 17.0% от числа сосудистых растений, включённых в неё. Изучены также 11 видов, потенциальных для включения в Красную книгу области. Большая часть из них находится здесь на границе своего распространения и охраняется на сопредельных территориях (Ярославская, Московская, Костромская области, Республика Коми).

Значительное число изученных видов имеет высокий статус редкости. Три вида (*Allium oleraceum*, *Anemonoides altaica*, *Gagea granulosa*) относятся к исчезающим (1/EN и 2/EN), их численность на территории области имеет критический уровень, известно по два-три их местонахождения. Пять видов (*Dactylorhiza cruenta*, *Gentiana cruciata*, *Iris sibirica* L., *Nymphaea tetragona* и *Lithospermum officinale* L.) являются уязвимыми (2/VU), это виды с сокращающейся численностью. Семь видов (*Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin., *Cacalia hastata* L., *Cotoneaster melanocarpus* Lodd. и др.) относятся к потенциально уязвимым (3/NT), так как имеют малое количество особей в ценопопуляциях (ЦП), узкую экологическую амплитуду или находятся на границах своих ареалов. Десять видов (*Abies sibirica* Ledeb., *Anthyllis vulneraria* L. s.l., *Botrychium lunaria* (L.) Sw. и др.) требуют внимания (3/LC), их ЦП в настоящее время имеют стабильную численность, но по причине нарушения местообитаний могут стать уязвимыми.

Среди обследованных участков концентрация редких видов значительно выше на коренных склонах правого берега р. Северная Двина в районе геологического обнажения

«Аристово» и бывшего населенного пункта Веретенниково (табл. 1). Благодаря сложному микрорельефу местности и увлажнению мягкими гидрокарбонатными родниковыми водами, здесь представлены своеобразные экотопы, ставшие местами обитания редких видов.

2.2. Методы исследования. Изучение флоры в полевых условиях проводили традиционным маршрутным методом (Толмачев, 1959). На каждом из участков маршруты прокладывали три раза за вегетационный сезон: в начале-середине мая, в середине-конце июня, в середине июля или начале августа. Их общая протяженность составила около 1500 км. Были проложены также дополнительные маршруты по возможным местам обитания редких видов растений (склоны, обрывы, овраги). Определение видов сосудистых растений проводили с использованием определителей: «Определитель высших растений Вологодской области» (Орлова, 1997), «Флора Северо-востока Европейской части СССР» (1974-1977), «Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области)» (Цвелев, 2000), «Определитель высших растений средней полосы Европейской части СССР» (Губанов и др., 1981). Латинские названия видов и семейств в работе приведены по последней сводке С.К. Черепанова (1995). При изучении растительных сообществ использовали фитоценотические методы (Воронов, 1973; Нешатаев, 1987). Почвенные разрезы заложены автором согласно ГОСТ 56-81-84, образцы почв для анализа взяты из гумусово-аккумулятивного горизонта согласно ГОСТ 28168-89. Химический анализ почв проведен лаборантом испытательной лаборатории ФГУ «Государственный центр агрохимической службы «Вологодский»» в г. Вологда, с. Молочное. Экологические характеристики редких видов определены по экологическим шкалам Г. Элленберга (1991, 1996) и Д.Н. Цыганова (1983). Описания биоморф растений (10-30 особей) проведены непосредственно в полевых или лабораторных условиях с использованием современной терминологии (Жмылев и др., 2005) на основе классификации К. Раункиера (1934), эколого-морфологической классификации (Серебряков, 1962, 1964; Серебрякова, 1972) и классификации жизненных форм по особенностям пространственной организации взрослых особей (Смирнова с соавт., 1976). При исследовании видов на популяционном уровне применяли методы популяционно-онтогенетических исследований сосудистых растений (Корчагин, 1964; Работнов, 1950, 1960, 1964, 1969, 1975; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975; Воронцова, Заугольнова, 1978; Заугольнова и др., 1988, 1993; Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Денисова и др., 1986; Жукова, 1967, 1973, 1987, 1995, 2001, 2004; Животовский, 2001; Поливариантность..., 2006).

В ЦП редких видов были заложены учетные площадки в количестве 25-30 штук размером $1 \times 1 \text{ м}^2$ и $0.5 \times 0.5 \text{ м}^2$ в зависимости от биоморф растений. Размеры площадок определяли по условному критерию, предложенному для популяционных исследований А.А. Урановым (1975).

На основе ценотического подхода выделяли две биологических счетных единицы: морфологическую (единицу онтогенетического развития) и фитоценотическую (единицу воздействия на среду). При исследовании моноцентрических видов эти единицы совпадали. При изучении неявно- и явнополицентрических особей в зависимости от этапа онтогенеза проводили одновременно подсчет морфологических единиц – особей (генет) и фитоценотических – рамет (Harper, 1977). Учитывали следующие параметры, характеризующие состояние ЦП: площадь, численность особей, среднюю (физическую) и эффективную плотность, индексы восстановления (I_B), старения (I_C), возрастности (Δ) и эффективности (ω). Оценка численности особей для большинства ЦП проведена по балловой шкале (Денисова и др., 1986). Средняя плотность ЦП выражена числом особей на м^2 .

При изучении поливариантности развития растений использовали классификацию Л.А. Жуковой (1995, 2001, 2004). Для ряда редких растений (*Corydalis solida* (L.) Clairv., *Gentiana cruciata*, *Tragopogon orientalis* и др.) проведена оценка виталитетного состава ЦП с использованием метода определения критерия виталитета Q (Злобин, 2009) и индекса виталитета ЦП IVС (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). При исследовании семенной продук-

тивности особей применяли методики Т.А. Работнова (1960) и И.В. Вайнагий (1974). Определяли число генеративных побегов на особь, число цветков, плодов, семязачатков и выполненных семян на побег, на основе этих данных рассчитывали величину потенциальной (ПСП) и реальной семенной продуктивности (РСП). При измерении морфометрических показателей использовали линейку (ГОСТ 17435 – 72).

Фотографирование местообитаний видов и биоморф растений выполнено автором цифровым фотоаппаратом «Canon Power Short A495», определение координат проведено с помощью навигатора «Garmin nüvi 1310». Картосхемы подготовлены на основе материалов из интернет-источника (URL: <https://yandex.ru/maps>, Россия, Вологодская область, Великоустюгский район). Рисунки, представленные в работе, выполнены лично автором. Статистическая обработка материала проведена с использованием стандартного пакета MS Excel '03 (пакета описательной статистики). Для выявления пределов варьирования морфометрических признаков определяли среднее арифметическое, ошибку среднего арифметического, коэффициент вариации (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Глава 3. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

3.1. Систематическое положение редких видов. Изученные растения (71 вид) относятся к четырем отделам (Lycopodiophyta, Polypodiophyta, Pinophyta, Magnoliophyta), 34 семействам, 61 роду. Среди них преобладают покрытосеменные растения (Magnoliophyta), насчитывающие 63 вида (88.7 %). Споровые (Lycopodiophyta, Polypodiophyta) представлены пятью видами (7.1 %), голосеменные (Pinophyta) – тремя (4.2 %). В семейственно-видовом спектре лидирующее положение занимают семь семейств: Orchidaceae (шесть видов, пять родов), Apiaceae (5 видов, 5 родов), Asteraceae (5 видов, 5 родов), Fabaceae (4 вида, 3 рода), Ranunculaceae (4 вида, 4 рода), Rosaceae (4 вида, 3 рода), Violaceae (4 вида, 1 род). В остальных семействах от одного до трех представителей. Большинство родов (55 из 61) представлены одним видом.

3.2. Ареалы распространения редких видов. Среди редких растений доминируют виды бореальной широтной группы, ареалы которых охватывают области Бореального подцарства Голарктического царства, как в Западном, так и в Восточном полушарии. Вместе с бореально-неморальными элементами их доля в спектре составляет 62 %. Среди бореальных и бореально-неморальных элементов преобладают виды с евроазиатским типом ареала (30 и 20 % соответственно). Их лидирующее положение объясняется местонахождением района в подзоне средней тайги рядом с границей южной тайги. На границе своего ареала расположено 32 % редких видов: 21 % видов находится на северной границе и 11 % на западной границе ареалов своего распространения. Среди редких растений есть виды, сохранившиеся на данной территории со времен климатического оптимума голоцена. К ним относятся реликтовые европейские неморальные виды *Ulmus glabra* Huds., *Lathyrus pisiformis* L., неморально-лесостепной вид *Allium oleraceum*, сибирский таежный вид *Nymphaea tetragona*, популяции которых пространственно удалены от их основных ареалов.

3.3. Эколого-ценотическая приуроченность редких видов. Выявленные в районе исследования редкие растения принадлежат к трем группам: лесной (включая опушечно-полянны виды), луговой и водно-болотной. Ценотический анализ был проведен с использованием двух систем классификаций (Смирнов, Ханина, Бобровский, 2006; Дегтева, Новаковский, 2011). Согласно той и другой классификации наибольшее число растений (47 видов, 66%) относится к лесным и опушечно-полянны. В пределах этой группы 25 видов (35 %) относится к неморальной (Смирнов, Ханина, Бобровский, 2006) ЭЦГ (*Gagea lutea*, *Corydalis solida*, *Dianthus superbus* L., и др.), 13 видов (18 %) относится к бореальной (Смирнов, Ханина, Бобровский, 2006) или таежно-лесной (Дегтева, Новаковский, 2011) (*Abies sibirica*, *Crepis sibirica* L., *Lycopodium clavatum* L. и др.). Другие лесные виды (боро-

вая и нитрофильная (ольшаниковая) ЭЦГ) составляют четыре и восемь % соответственно. Представленность луговых видов в три раза меньше, чем лесных (11 видов, 16 %). Среди них 10 видов занимают промежуточное положение, они относятся одновременно к влажно-луговой и лугово-степной ЭЦГ (*Allium angulosum* L., *Libanotis sibirica*, *Lotus corniculatus* и др.).

На основе экологических шкал Г. Элленберга (1991) и Д.Н. Цыганова (1983) виды были поделены на экологические группы по отношению к свету, увлажнению, кислотности и трофности почвы. Проведенный анализ показал, что современная эколого-фитоценотическая обстановка в районе исследования наиболее благоприятна для произрастания мезофильных (73 %), мезотрофных (36 %), олиготрофных (36 %), нейтрофильных и базинейтрофильных (72 %), светолюбивых (44 %) и теневыносливых (56 %) редких видов, приуроченных к лесным и луговым фитоценозам. Неблагоприятные условия для них создаются при нарушении светового и водного режимов вследствие рубки леса в местах их обитания.

Глава 4. БИОМОРФОЛОГИЯ И ОНТОМОРФОГЕНЕЗ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

4.1. Биоморфология редких видов растений. Изученные редкие растения согласно эколого-морфологической классификации (Серебряков, Серебрякова, 1962, 1964, 1972) принадлежат к 21 жизненной форме. Среди них преобладают травянистые растения (54 вида), к древесным относится 15 видов, к полудревесным принадлежат *Rubus caesius* L. и *Rubus arcticus* L. Большинство растений являются поликарпическими травами (44 вида), из них к короткокорневищным и длиннокорневищным относится 14 и семь видов соответственно. Среди редких растений преобладают криптофиты (42 %) и гемикриптофиты (25 %), есть виды, которые одновременно принадлежат к криптофитам и гемикриптофитам (*Cenolophium denudatum* и др.), к гемикриптофитам и хамефитам (*Rubus arcticus*). Согласно классификации О.В. Смирновой с соавт. (1976) большая часть редких растений имеет биоморфы моноцентрического типа – 41 вид (58 %). Неявнополицентрические биоморфы имеют 10 видов (14 %) и явнополицентрические – 19 видов (27%). Для ряда редких растений характерна размерная и морфологическая поливариантность вегетативных и генеративных органов. Некоторые из них в районе исследования имеют биоморфы, существенно отличающиеся от описанных в литературе (табл. 2).

Таблица 2

Биоморфы некоторых редких видов

Название вида	Изученные ранее биоморфы	Биоморфы, выявленные в районе исследования
<i>Campanula trachelium</i> L.	стержнекорневая с одноглавым или многоглавым каудексом (Викторов, 2000)	короткокорневищно-стержне-кистекокорневая
<i>Saponaria officinalis</i>	короткокорневищная (Ведерникова, 2002).	длиннокорневищная
<i>Cenolophium denudatum</i>	короткокорневищная (Голубев 1962, 1964; Алексеев и др., 1992 и др.), вынужденная длиннокорневищная (Петрова, 2008)	стержнекорневая с многоглавым каудексом
<i>Libanotis sibirica</i>	стержнекорневая с одноглавым или слабоветвистым каудексом (Былова, Тихомиров, 1978)	короткокорневищно-стержнекорневая

Имеются виды (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Cenolophium denudatum*, *Impatiens noli-tangere* L. и др.), образующие в пределах одного или разных сообществ района две различные биоморфы. Аэроксильный гемипростратный кустарничек *A. uva-ursi* обра-

зует подушковидную форму на просеках, но не образует её под пологом деревьев. На прибрежном вале пойменного луга *C. denudatum* имеет стержнекорневую биоморфу с многоглавым надземным каудексом и главным корнем длиной более одного метра. На бечевнике реки этот вид формирует длиннокорневищно-стержнекорневую биоморфу с эпигеогенным корневищем длиной более 20 см (рис. 1). На образование вынужденной длиннокорневищной биоморфы у данного вида в условиях пойменного луга указывают и другие исследователи (Петрова, 2008).

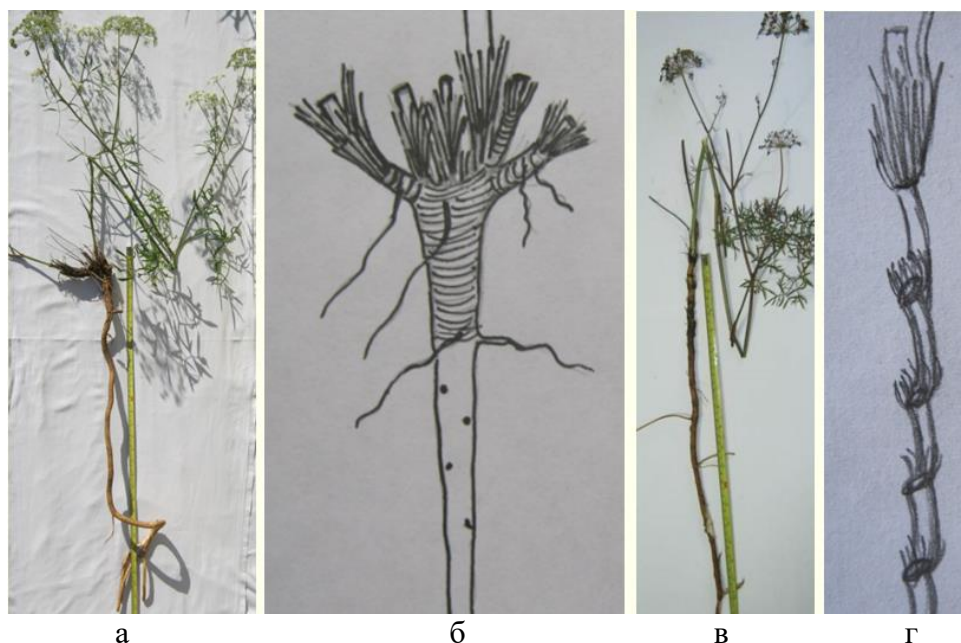


Рисунок 1. Биоморфы *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin: а, б – стержнекорневая с многоглавым каудексом; в, г – длиннокорневищно-стержнекорневая.

Размерная и морфологическая поливариантность генеративных и вегетативных органов в пределах одной ЦП выявлена у *Impatiens noli-tangere* (рис. 2).

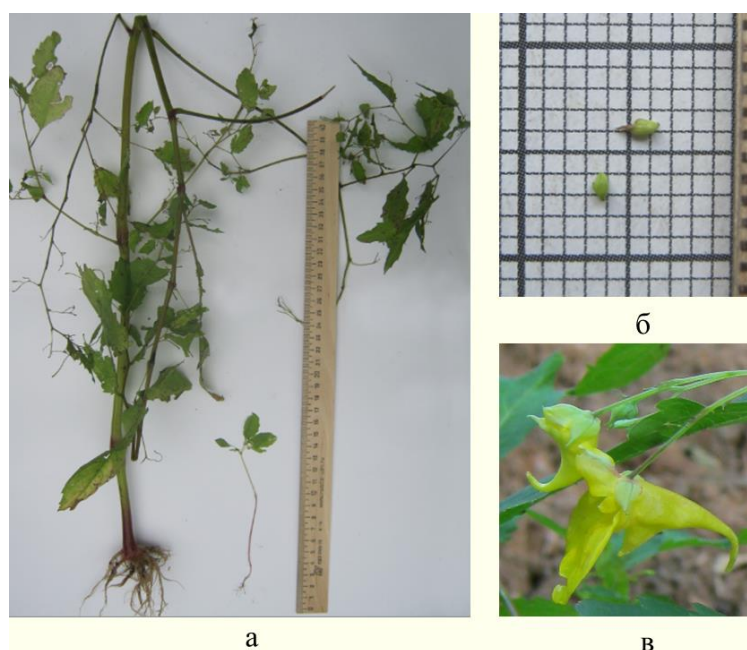


Рисунок 2. Биоморфы *Impatiens noli-tangere* L.: а – растения, выросшие в окнах древесного полога (слева) и зарослях крапивы (справа); б – клейстогамные цветки; в – хазмогамные цветки.

В зарослях *Urtica dioica* L. формируются растения *I. noli-tangere* высотой 10-30 см, на которых образуются только клейстогамные (нераскрывающиеся) цветки, способные к самоопылению. Растения, произрастающие в окнах древесного полога (вдоль обочин дорог), высотой 50-90 см, несут преимущественно хазмогамные (раскрывающиеся) цветки, приспособленные к энтомофильному опылению.

Возникновению поливариантности у данных растений способствуют ценотические факторы, они создают в сообществах определенные экологические условия, вызывая у растений изменчивость признаков генеративной и вегетативной сферы. У *Arctostaphylos uva-ursi* и *Impatiens noli-tangere* основным фактором, вызывающим изменчивость является свет, у *Cenolophium denudatum* – наносные субстраты.

4.2. Онтоморфогенез *Tragopogon orientalis* L. Изучение онтоморфогенеза *T. orientalis* было проведено параллельно с исследованием структуры его ЦП. В онтогенезе *T. orientalis* (не учитывая эмбриональный период) были выделены латентный, прегенеративный и генеративный периоды и шесть онтогенетических состояний: покоящиеся семена (se), проростки (p), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v) и генеративные растения (g) (рис. 3).



Рисунок 3. Онтогенез *Tragopogon orientalis*: se – семена, p - проростки, j – ювенильные растения, im – имматурные растения, v – виргинильные растения, g – генеративные растения. Пунктиром изображены отмершие листья, штриховкой отмечен уровень почвы.

В онтоморфогенезе данного вида нами выделены три фазы и три онтобиоморфы.

Фаза I (формирование семени) начинается с момента образования зиготы и продолжается до прорастания семени, на протяжении её формируется *первая онтобиоморфа* – семя.

Фаза II (формирование розеточного растения) начинается с момента прорастания семени и продолжается до наступления виргинильного состояния. За это время формируется *вторая онтобиоморфа* – вегетативно-неподвижное моноцентрическое розеточное стержнекорневое моноподиально нарастающее вегетативное растение. Эта фаза включает стадии проростка, ювенильного и имматурного растений (рис. 3 p, j, im).

Фаза III (формирование одноосного полурозеточного растения) начинается с виргинильного состояния и продолжается до конца жизни растения. За этот период формируется третья онтобиоморфа – вегетативно-неподвижное моноцентрическое полурозеточное стержнекорневое моноподиально нарастающее вегетативно-генеративное растение с одним ортотропным, акротонно ветвящимся в генеративном состоянии, побегом. Эта фаза онтоморфогенеза соответствует виргинильному состоянию прегенеративного периода и генеративному периоду онтогенеза (рис. 3 v, g). Онтогенез *Tragopogon orientalis* относится к А-типу, А₁-подтипу по Л.А. Жуковой (1995).

Установлено, что продолжительность жизненного цикла *T. orientalis* в подзоне средней тайги в условиях пойменного и суходольного луга варьирует от 15 до 22 месяцев вследствие разной продолжительности начальных этапов развития. Выявлено две группы проростков (яровые и озимые) и две группы ювенильных растений (с периодом зимнего покоя и без него). Динамическая поливариантность (ритмологическая и временная) возникла под влиянием разных ценотических и абиотических условий в местах произрастания вида, способствовавших появлению всходов в разное время года.

Глава 5. СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ И ИХ СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

5.1. Структура ценопопуляций некоторых редких видов. Важными показателями состояния ЦП растений являются плотность, их онтогенетические спектры и индексы возрастной, эффективности и восстановления. Большинство изученных ЦП характеризуются активными процессами возобновления, о чём свидетельствуют значения эффективной плотности, более низкие по сравнению с физической (табл. 3), а также левосторонние и центрированные онтогенетические спектры (табл. 4). По положению абсолютного максимума в возрастном спектре являются «молодыми» 14 ЦП и 13 ЦП являются «молодыми» по положению в системе координат «дельта-омега». Тип большинства ЦП по положению абсолютного максимума совпадает с их типом по положению в системе координат «дельта-омега», так как они характеризуются одновершинными спектрами.

Значения индексов восстановления (I_B) свидетельствуют о хорошей способности к самоподдержанию 15 ЦП (табл. 3), для данных ЦП они больше единицы. Процессы возобновления затруднены и нестабильны в ЦП *Gentiana cruciata*, *Lotus corniculatus* и *Tragopogon orientalis* (значения I_B этих ЦП меньше единицы). Причинами служат острая межвидовая конкуренция (деятельность фитофагов, зарастание луговых фитоценозов), нестабильный режим увлажнения, затрудняющий процесс реализации семян во всходы в летне-осенний период, когда наблюдается прорастание семян у *L. corniculatus* (Писковацкова, Михайловская, 1983), *T. orientalis* и *G. cruciata* (данные автора).

Анализ виталитетной структуры десяти ЦП шести редких видов (*Anemonoides altaica*, *Allium oleraceum*, *Corydalis solida*, *Dianthus superbus*, *G. cruciata*, *T. orientalis*) с использованием метода определения критерия Q Ю. А. Злобина (2009) показал, что все они относятся к депрессивным. Лимитирующим фактором для *T. orientalis* является низкое содержание гумуса в почве и кислая реакция её среды, данный вид согласно шкалам Г. Эленберга (1996) предпочитает слабощелочные, богатые или умеренно богатые азотом почвы. Виталитет особей *C. solida* и *D. superbus* снижен в связи с высокой плотностью их ЦП. Анализ виталитетной структуры с использованием индекса виталитета ЦП IVC (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004) свидетельствует, что в ЦП *G. cruciata*, *C. solida*, *T. orientalis*, расположенных в сообществах, где проводится сенокошение и умеренный выпас, по сравнению с неиспользуемыми луговыми сообществами, лучше условия для формирования признаков, выбранных для расчёта виталитета (высота растений, количество цветов и плодов). Для поддержания благоприятных условий для произрастания этих видов в интразональных (луговых) сообществах подзоны средней тайги, необходимы умеренные антропогенные нагрузки в виде сенокошения и выпаса. Они предотвращают зарастание лугов

древесной растительностью и создают условия, благоприятные для возобновления этих видов (уменьшают накопление ветоши на почве, чем способствуют прорастанию семян).

Таблица 3

Характеристика структуры ценопопуляций редких видов (2013 г.)

Название вида / сообщество	М, экз./ м ²	М _е , экз./ м ²	Δ	ω	I _в	Δ-ω
<i>Anemonoides altaica</i> / овражно-лощинный луг	161.3	72.6	0.2	0.5	6.0	М.
<i>Allium oleraceum</i> / пойменный луг	103.9	45.7	0.2	0.4	1.9	М.
<i>Cenolophium denudatum</i> / бечевник реки	12.0	3.6	0.1	0.3	9.0	М.
<i>Corydalis solida</i> / сероольшаник	334.9	40.2	0.04	0.1	24.6	М.
<i>Corydalis solida</i> / пойменный луг	133.3	27.6	0.08	0.2	5.9	М.
<i>Corydalis solida</i> / окраина ельника-осинника	64.5	23.2	0.14	0.4	2.4	М.
<i>Crepis sibirica</i> / ельник-осинник	9.1	3.3	0.1	0.4	8.5	М.
<i>Dactylorhiza cruenta</i> / овражно-лощинный луг	—	—	0.26	0.6	1.2	М.
<i>Gentiana cruciata</i> / суходольный пастбищный луг	4.5	2.7	0.3	0.6	0.7	Зр.
<i>Gentiana cruciata</i> / суходольный зарастающий луг	6.5	3.0	0.5	0.5	0.8	П.
<i>Gagea granulosa</i> / суходольный луг	150.1	69.1	0.2	0.5	1.1	М.
<i>Lotus corniculatus</i> / бечевник реки	3.6	2.5	0.2	0.7	0.3	Зр.
<i>Libanotis sibirica</i> / пойменный луг	17.5	2.3	0.04	0.1	62.3	М.
<i>Pulmonaria obscura</i> / ельник-сероольшаник	16.1	8.4	0.4	0.5	2.2	П.
<i>Pulmonaria obscura</i> / ельник-осинник	21.7	10.0	0.2	0.5	1.5	М.
<i>Tragopogon orientalis</i> / суходольный луг	5.6	4.0	0.3	0.7	0.6	Зр.
<i>Tragopogon orientalis</i> / пойменный луг	5.1	3.7	0.4	0.7	0.6	З.
<i>Viola collina</i> Bess. / ельник-сероольшаник	7.2	2.7	0.1	0.4	9.6	М.
<i>Viola collina</i> / ельник-осинник	4.4	1.7	0.1	0.4	4.5	М.

Обозначения. М – физическая плотность; М_е – эффективная плотность; Δ – индекс возрастной; ω – индекс эффективности; I_в – индекс восстановления. Δ-ω – тип ЦП по критерию «дельта-омега»: М. – молодая; П. – переходная; Зр. – зреющая; З. – зрелая.

Таблица 4

Распределение редких видов по типам возрастных спектров

Способ самоподдержания / тип биоморфы	Тип онтогенетического спектра по положению абсолютного максимума (Уранов, Смирнова, 1969) / тип ценопопуляции		
	Левосторонний / молодая	Центрированный / зрелая	Правосторонний / стареющая
Семенной / моноцентрическая	<i>Corydalis solida</i> , <i>Libanotis sibirica</i> , <i>Cenolophium denudatum</i> , <i>Crepis sibirica</i> , <i>Dactylorhiza cruenta</i>	<i>Tragopogon orientalis</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Gentiana cruciata</i>	<i>Gentiana cruciata</i>
Смешанный / моноцентрическая	<i>Allium oleraceum</i>		
Вегетативный / моноцентрическая	<i>Gagea granulosa</i>		
Смешанный / неяснополицентрическая	<i>Anemonoides altaica</i> , <i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Viola collina</i>		

5.2. Семенная продуктивность некоторых редких видов растений.

Исследован урожай семян, средняя потенциальная и реальная семенная продуктивность особей в девяти ЦП пяти редких растений: *Anemonoides altaica*, *Allium oleraceum*, *Corydalis solida*, *Gentiana cruciata*, *Tragopogon orientalis*. Урожай *T. orientalis* в условиях пойменного и суходольного луга в районе исследования составил 466 и 872 шт./м² соответственно, что в 4-5 раз меньше, чем в сообществах Воронежской области (Ильичёва, 2009). Семенная продуктивность этого вида значительно снижена экзогенными факторами: от 20 до 68 % генеративных особей в его ЦП поражены головней (Кононова, 2014).

Существенные отличия в потенциальной (77 шт.) и реальной (16 шт.) семенной продуктивности отмечены у *Allium oleraceum*, что компенсируется образованием в соцветиях вегетативных диаспор – луковичек.

Прослежена восьмилетняя динамика (2006–2013 гг.) плотности (табл. 5), онтогенетической структуры ЦП и семенной продуктивности *Gentiana cruciata* (табл. 6).

Таблица 5

Динамика плотности особей в ценопопуляции *Gentiana cruciata* (ЦП 2)

Показатели	Годы исследования							
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Общая плотность ЦП, экз./м ²	4.4±1.3 1-9 95	5.4±1.2 1-11 69	6.0±1.5 1-13 77	6.6±1.5 1-14 74	7.6±1.6 2-17 68	6.7±1.5 1-15 69	6.5±1.5 1-14 74	6.7±1.5 1-14 72
Плотность прегенеративных особей, экз./м ²	0.5±0.2 0-2 140	0.8±0.3 0-2 100	1.4±0.4 0-3 89	2.0±0.6 0-4 88	3.0±0.7 0-8 78	1.9±0.5 0-4 80	1.9±0.6 0-6 92	2.2±0.7 0-8 109
Плотность генеративных особей, экз./м ²	3.0±0.9 0-7 82	3.1±0.7 1-7 69	3.0±0.7 1-7 75	2.5±0.6 1-7 71	3.1±0.8 1-8 78	3.2±0.7 1-7 71	2.5±0.6 1-7 78	3.0±0.8 1-7 85

Примечание. В таблице приведены среднее значение ± стандартная ошибка, минимальное и максимальное значения плотности на пробных площадках, коэффициент вариации (%).

Таблица 6

Динамика семенной продуктивности в ценопопуляции *Gentiana cruciata* (ЦП 2)

Годы	g ₁			g ₂			g ₃			Урожай семян на 1 м ²
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
2006	1.6	474	758.4	0.5	810	405.0	0.9	474	426.6	1590.0
2007	1.7	1264	2148.8	0.3	4050	1215.0	0.2	1264	252.8	3616.6
2008	1.7	1343	2283.1	0.5	16058	8029.0	0.4	5642	2256.8	12568.9
2009	0.6	0	0	0.1	0	0	1.8	0	0	0
2010	0.7	1458	1020.6	0.1	0	0	1.9	1323	2513.7	3534.3
2011	0.8	961	768.8	0.2	2268	453.6	1.7	929	1579.3	2801.7
2012	—	—	—	1.0	—	—	1.6	902	1443.2	1443.2
2013	0.1	4200	420.0	нецв.	—	—	3.0	3182	9546.0	9966.0

Обозначения. g₁ — показатели молодых генеративных особей, g₂ — показатели зрелых генеративных особей, g₃ — показатели старых генеративных особей, 1 — плотность особей на 1 м², 2 — реальная семенная продуктивность одной особи, 3 — урожай семян на 1 м², нецв. — нецветущая особь.

Плотность растений имеет высокий уровень варьирования (табл. 5), что связано со способом распространения семян *Gentiana cruciata*. Большая их часть высыпается из плода-коробочки, раскрывающегося только в верхней части, когда он падает на землю, что способствует контагиозному размещению всходов.

Реальная семенная продуктивность особей почти ежегодно в два раза меньше потенциальной вследствие того, что плоды повреждают насекомые-семяеды. В годы их массового развития урожай семян может снижаться до нуля (табл. 6).

В ходе мониторинговых наблюдений установлено, что создаваемый растением надземный банк семян поддерживает плотность растений на одном уровне на протяжении нескольких последующих лет. При значительном снижении в эти годы семенной продуктивности особей в связи с деятельностью фитофагов, а также перерывом в цветении некоторых генеративных растений, количество всходов сохраняется приблизительно на одном уровне.

5.3. Оценка состояния и рекомендации по охране изученных ценопопуляций.

Оценка состояния ЦП редких видов проведена по методике А. Р. Ишбирдина, М. М. Ишмуратовой (2009). Состояние ЦП шести моноцентрических видов (*Cenolophium denudatum*, *Crepis sibirica*, *Dactylorhiza cruenta*, *Gagea granulosa*, *Lotus corniculatus*, *Libanotis sibirica*) и двух неявнополицентрических видов (*Pulmonaria obscura*, *Viola collina*) было оценено на основе анализа численности, плотности и возрастной структуры ЦП. Оценка состояния ЦП *Allium oleraceum*, *Anemonoides altaica*, *Corydalis solida*, *Dianthus superbus*, *Gentiana cruciata*, *Tragopogon orientalis* проведена на основе анализа численности, плотности, онтогенетической и виталитетной структуры, семенной продуктивности особей.

По результатам исследований большинство ЦП (15 из 20) находятся в стабильном или относительно стабильном состоянии (*C. denudatum*, *C. sibirica*, *D. cruenta*, *G. granulosa*, *P. obscura*, *L. sibirica*, *V. collina*, *A. oleraceum*, *A. altaica*, *C. solida*). Их благополучие поддерживается высокой продуктивностью семенных (*C. solida*, *G. cruciata*) или вегетативных диаспор (*A. oleraceum*, *A. altaica*, *G. granulosa*). К уязвимым относятся ЦП 1 *G. cruciata*, расположенная на пастбищном лугу, а также ЦП *T. orientalis* и *D. superbus*, так как в них затруднены процессы семенного самоподдержания. Близко к критическому по изменениям онтогенетической структуры состояние ЦП *L. corniculatus* на бечевнике реки и ЦП 2 *G. cruciata*, расположенной в зарастающем древесным подростом луговом сообществе.

Среди рассмотренных характеристик наиболее важными для оценки состояния ЦП редких растений являются: численность, плотность, онтогенетическая структура, индекс восстановления (I_B), и семенная продуктивность особей. Эти показатели могут служить основой для разработки режима охраны редких видов, так как позволяют определить, как реализуются их биологические и экологические потенции («тип их функционирования» - по: Заугольнова и др., 1992).

К общим мерам охраны для изученных видов следует отнести введение ограничений на сбор этих растений и сохранение в неизменном состоянии их местообитаний. Эти меры будут способствовать их семенному возобновлению. Они предполагают проведение сенокосов в луговых сообществах в местах нахождения ЦП редких видов с целью предотвращения их зарастания древесной растительностью, а также сохранение сопредельных лесных сообществ с целью поддержания существующего на данной территории гидрологического режима.

ГЛАВА 6. ЭКОЛОГО-БОТАНИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ОСОБО ОХРАНЯЕМОЙ ПРИРОДНОЙ ТЕРРИТОРИИ, ПЛАНИРУЕМОЙ К СОЗДАНИЮ В ВЕРХНЕМ ТЕЧЕНИИ Р. СЕВЕРНАЯ ДВИНА

Вопрос о необходимости расширения границ особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в Великоустюгском районе Вологодской области рассматривается админи-

страцией района на протяжении уже нескольких лет. Общая площадь охраняемых земель в районе занимает сравнительно небольшую часть: 15296.89 га, что соответствует 2.0 % от общей площади района (Паспорт Великоустюгского района..., 2015). Для устойчивого развития региона Европейской экономической комиссией ООН рекомендован показатель доли площади ООПТ в общей площади субъекта Российской Федерации не менее 10-15 %. В связи с чем, схемой территориального планирования до 2027 г. предусмотрено расширение сети ООПТ. Наиболее подходящим для создания охраняемой территории участком является бассейн правого берега р. Северная Двина. Ботанические исследования этого района показали, что на данной территории произрастает 60 редких видов сосудистых растений, занесенных в Красную книгу Вологодской области и приложение к ней (Постановление правительства Вологодской области..., 2015): 30 охраняемых и 30 видов, требующих биологического контроля. Их доля в общем числе видов сосудистых растений, занесенных в Красную книгу области, составляет 17.0 %. Многие редкие растения на данной территории имеют высокий природоохранный статус и есть уникальные находки редких видов (*Gagea granulosa*), поэтому новой ООПТ необходимо установить охранный статус с категорией «Государственный природный заказник». Оптимизация охраны и рационального использования данной территории предполагает установление дифференцированного режима, то есть выделение участков (функциональных зон), имеющих разный режим охраны в соответствии с выполняемой функцией.

На территории планируемого заказника можно рекомендовать выделить следующие функциональные зоны: а) заповедную (площадью приблизительно 830 га), б) особо охраняемую (6.5 тыс. га), в) рекреационную (50 га), г) хозяйственного использования (3.8 тыс. га) (рис. 4).



Рисунок 4. Карта-схема примерного функционального зонирования территории предлагаемого природного заказника.

Заповедная зона предназначена для сохранения и восстановления менее нарушенных природных комплексов. На её территории должна быть исключена любая деятельность, которая может нанести ущерб охраняемым ботаническим объектам. *Особо охраняемая зона* должна иметь наибольшую площадь и должна включать водоохранные территории, к которым относятся сохранившиеся и восстанавливающиеся лесные массивы по ложбинам стока талых вод. Функции этой зоны: природоохранная, эколого-просветительская, научная, ресурсоохранная. *Рекреационная зона* предназначена для обеспечения регламентации туризма, размещения соответствующей инфраструктуры и оборудования. Её функции: рекреационная и эколого-просветительская. *Зона хозяйственного использования* должна быть создана главным образом в границах существующих сельхозугодий с целью поддержания рационального характера природопользования. Её функции: ресурсно-эксплуатационная, ресурсоохранная, буферная.

ВЫВОДЫ

1. В ходе инвентаризации в бассейне верхнего течения реки Северная Двина в пределах Великоустюгского района Вологодской области выявлен 71 редкий вид сосудистых растений. Встречаемость ценопопуляций редких видов выше на коренных склонах правого берега реки Северная Двина в районе геологического памятника природы «Обнажение «Аристово»» и бывшего населенного пункта Веретенниково ввиду уникальности представленных на этих территориях ландшафтов. Большинство редких видов (89 %) относятся к цветковым растениям. Наиболее многочисленны представители семейств Orchidaceae, Apiaceae, Asteraceae, Fabaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Violaceae (по четыре-шесть видов). Среди редких растений преобладают виды бореальной и бореально-неморальной широтных групп, составляющие в совокупности 62 %. По долготному распространению преобладают евроазиатские виды (69 %). Среди них 21 % находится на северной границе и 11 % на западной границе ареалов своего распространения. Современная эколого-фитоценотическая обстановка в районе исследования наиболее благоприятна для произрастания лесных (66 %) и луговых (16 %) видов.

2. Изученные редкие растения принадлежат к 21 жизненной форме. Среди них преобладают травянистые растения (54 вида, из которых 44 вида – поликарпические травы), к древесным относится 15 видов, к полудревесным – два вида. Среди редких растений преобладают криптофиты (42 %) и гемикриптофиты (25 %). Большинство изученных растений (58 % видов) имеют моноцентрический тип биоморфы и являются вегетативно неподвижными, 14 % видов имеют неявнополицентрический тип биоморфы и относятся к вегетативно малоподвижным. У растений данных биоморф преимущественно семенной способ возобновления, который во многом определяет устойчивость их ценопопуляций. Явнополицентрическую биоморфу имеют 28 % редких видов, это вегетативно подвижные растения, для которых основным способом самоподдержания ценопопуляций является вегетативный.

3. Описана внутривидовая морфологическая поливариантность видов *Cenolophium denudatum*, *Impatiens noli-tangere*, *Campanula trachelium*, *Libanotis sibirica*, *Tilia cordata*, *Saponaria officinalis*, *Nymphaea tetragona*, размерная поливариантность *Gentiana cruciata*, *Tragopogon orientalis* и *Corydalis solida*, ритмологическая и временная поливариантность *Tragopogon orientalis*. Данные виды поливариантности возникли под влиянием совокупности ценологических, абиотических и антропогенных факторов.

4. На основе анализа ценопопуляционных характеристик большинство изученных ценопопуляций (75%) являются стабильными или относительно стабильными. К уязвимым относятся ценопопуляции *Gentiana cruciata*, *Tragopogon orientalis* и *Dianthus superbus*, в которых затруднены процессы семенного самоподдержания. Близким к критическому следует считать состояние ценопопуляций *Lotus corniculatus* на бечевнике реки, и состояние ценопопуляции *G. cruciata*, расположенной в зарастающем древесной растительностью луговом сообществе.

5. Для сохранения ценопопуляций редких видов растений в благополучном состоянии, необходимо поддерживать стабильность экологических условий в местах их нахождения, что предполагает проведение мероприятий, способствующих созданию условий, благоприятных для возобновления этих видов (сенокосение, умеренный выпас и рекреация). Целесообразно создание экспозиций ряда редких видов в целях сохранения генофонда местной флоры и экологического просвещения.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

1. Кононова, О. А. Оценка состояния природных ценопопуляций *Tragopogon orientalis* L. (Asteraceae) в условиях Вологодской области / О. А. Кононова // Вестник Башкирского университета. Серия: Биология. — 2014. — Т. 19. — № 2. — С. 464–469.
2. Кононова, О. А. Оценка виталитетной структуры природных ценопопуляций *Gentiana cruciata* L. (Gentianaceae) в Вологодской области / О. А. Кононова // Перспективы науки. — 2014. — Т. 63. — №12. — С.7–12.
3. Кононова, О. А. Ритмологическая и временная поливариантность *Tragopogon orientalis* L. (Asteraceae) / О. А. Кононова // Вестник Тверского университета. Серия: Биология и экология. — 2017. — № 1. — С. 164–170.

Публикации в других изданиях:

1. Кононова, О. А. Популяционный мониторинг редких растений / О. А. Кононова // Экологическая культура и образование: инновационный опыт Вологодской области. — Вологда: Изд. Центр ВИРО, 2006. — С. 98–101.
2. Кононова, О. А. Опыт проведения популяционных исследований редких видов растений учащимися сельской школы / О. А. Кононова // Ботаническое образование в России: прошлое, настоящее, будущее: материалы I Всероссийской научно-практической конференции (Новосибирск 13–15 мая 2013 г.). — Новосибирск: Изд. НГПУ, 2013а. — С. 184–185.
3. Кононова, О. А. Состояние природных ценопопуляций *Tragopogon orientalis* L. (Asteraceae) в Вологодской области / О. А. Кононова; под общ. ред. В. П. Викторова // труды Международной конференции «Систематические и флористические исследования Северной Евразии» (к 85-летию со дня рождения проф. А.Г. Еленевского). — М.: МГПУ, 2013б. — С. 113–115.
4. Кононова, О. А. Оценка состояния ценопопуляции *Seseli libanotis* (L.) Koch в Вологодской области / О. А. Кононова; отв. ред. А.А. Сукиасян // Наука третьего тысячелетия: сборник статей Международной научно-практической конференции. 14–15 ноября 2013 г., г. Уфа: в 2 ч. Ч.1. — Уфа: РИЦ БашГУ, 2013в. — С.10–14.
5. Кононова, О. А. Оценка состояния ценопопуляции *Allium oleraceum* L. в Вологодской области / О. А. Кононова // Эколого-географические проблемы регионов России: материалы V Всероссийской научно-практической конференции, посвящённой 85-летию естественно-географического факультета. 15 января 2014 г. — Самара: ПГСГА, 2014а. — С. 13–17.
6. Кононова, О. А. Результаты школьных экспедиций по оценке состояния ценопопуляций *Gagea granulosa* Turcz. (Liliaceae) в Вологодской области / О. А. Кононова // Интеграция науки и образования: сборник статей Международной научно-практической конференции (13–14 июня 2014 г., г. Уфа). — Уфа: РИО ОМЕГА САЙНС, 2014б. — С. 9–11.
7. Кононова, О. А. Опыт проведения популяционных исследований редких видов растений обучающимися сельской школы / О. А. Кононова // Вестник педагогических инно-

- ваний. Серия: Образование. Педагогика. Методика преподавания учебных предметов. — 2014в. — № 1. — С. 34–40.
8. Кононова, О. А. Популяционный мониторинг редких видов растений в школе / О. А. Кононова; под общ. ред. В. П. Викторова. // труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). — М.: МГПУ, 2014е. — Т. 1. — С. 250–252.
9. Кононова, О. А. Новые местонахождения редких видов сосудистых растений для флоры Вологодской области / О. А. Кононова, Г. С. Шушпанникова // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: матер. Всеросс. конф. с межд. участием. — Екатеринбург, 2012. — С. 67–68.
10. Кононова, О. А. Мониторинг ценопопуляции *Gentiana cruciata* L. в Вологодской области / О. А. Кононова, Г. С. Шушпанникова // Вестник Сыктывкарского университета. — 2012. — № 2. — С. 131–138.
11. Кононова, О. А. Оценка состояния ценопопуляций *Corydalis solida* (L.) SWARTS в Вологодской области / О. А. Кононова, Г. С. Шушпанникова // Эколого-географические проблемы регионов России: материалы IV Всероссийской научно-практической конференции, посвящённой 130-летию со дня рождения первого заведующего кафедрой географии ПГСГА, профессора К.В. Полякова (15 января 2013 г.) — Самара: ПГСГА, 2013. — С. 273–278.
12. Кононова, О. А. Характеристика возрастного состава природных ценопопуляций и семенная продуктивность особей *Gentiana cruciata* L. в Вологодской области / О. А. Кононова, Г. С. Шушпанникова // Вестник Сыктывкарского университета. — 2013 — № 3. — С. 133–140.
13. Кононова, О. А. Оценка состояния популяций *Gentiana cruciata* L. в Вологодской области / О. А. Кононова, Г. С. Шушпанникова // Материалы X Международной научно-практической конференции «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики» // Актуальные проблемы экологии и охраны окружающей среды. — Тольятти: Волжский университет им. В. Н. Татищева, 2013. — С. 84–92.