

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ГОРЕЧАВКОВЫХ В КАВКАЗСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Сиротюк Э. А., Чич С. К., Бахарева Т. Г.

Горечавковые – семейство цветковых растений, довольно широко представленное во флоре Кавказа. А. А. Гроссгейм (1967) выделяет 5 родов и 31 вид. В 1993 г. Н. Н. Цвелев указывает для Кавказа 8 родов и 46 видов, из которых 30 видов отмечены на Западном Кавказе. Для Кавказского заповедника в недавно изданной флоре (Семагина, 1999) приведено 17 видов горечавковых, 8 из них являются эндемичными для кавказской флоры.

Нами сделана попытка применить ценопопуляционный подход к изучению некоторых многолетних видов семейства *Gentianaceae* Juss., произрастающих в различных функциональных зонах Кавказского заповедника. Целью данной работы является оценка современного состояния популяций некоторых видов горечавковых, характеризующихся различной встречаемостью и приуроченностью к разнообразным экотопам. Нами использованы следующие параметры: возрастной спектр и показатели плотности, которые являются наиболее информативными биологическими характеристиками вида (Работнов, 1950). В качестве объектов исследования выбраны популяции представителей двух родов семейства, а именно видов рода *Gentiana* L.: *G. paradoxa* Albov – эндемичный, узкоареальный вид, *G. dshimilensis* C. Koch, *G. septemfida* Pall., *G. schistocalyx* (C. Koch) C. Koch – типичные высокогорные виды с широким диапазоном толерантности, и рода *Swertia* L.: *S. iberica* Fisch. et Mey – эндемичный вид.

Материалы и методика

Исследования проводились на горных массивах: Лагонакское нагорье, г. Тыбга, г. Абаго, хр. Пастбище Абаго, отроги г. Малый Бамбак, хр. Малый Бамбак, г. Ятыргварта, в бассейнах рек Белая и Малая Лаба. Были обследованы 32 ценопопуляции (ЦП) в альпийских, субальпийских и лесных фитоценозах, которые расположены в диапазоне высот от 860 до 2750 м н.у.м. В пределах каждой ценопопуляции закладывались пробные площадки размером от 1 до 10 м², на которых выполнялись геоботаническое описание, учет и картирование особей исследуемых видов согласно общепринятой методике (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Денисова, Никитина и др., 1986).

Под параметрами, характеризующими ценопопуляции, нами понимается: возрастной спектр – графическое отображение возрастного состава ценопопуляции, т. е. соотношения числа особей разных возрастных групп (его структура в значительной степени определяется биологическими характеристиками вида, в частности, способом самоподдержания популяции, степенью омоложения зачатков, продолжительностью отдельных возраст-

ных состояний); Δ – показатель, оценивающий возрастность популяции (варьирует в диапазоне от 0 до 1, чем выше его значение, тем больший процент особей в популяции приходится на группу взрослых и старых растений); P – плотность, число особей на единицу площади.

Результаты и их обсуждение

Общие сведения, характеризующие ценопопуляции изучаемых видов, представлены в таблице 1. Их анализ показывает, что рассматриваемые виды горечавковых характеризуются широкой экологической амплитудой, встречаются на разных высотах, в различных типах ассоциаций и экологических условиях.

G. paradoxa Albov – западно-кавказский вид из секции *Pneumonanthe* Neck. (Гроссгейм, 1967). Он является редким третичным реликтом и узкоареальным эндемиком Западного Кавказа, представлен двумя географическими популяциями: колхидской и малопалаеостровской. В пределах своего ареала горечавка необыкновенная встречается в скальных, сложенных известняковыми породами, злаково-осоковых дубравах со слабо выраженным подлеском на высотах от 80 до 2200 м н.у.м.

Нами исследованы 4 ценопопуляции вида, локализованные на хр. Малый Бамбак (бассейн М. Лабы), которые приурочены к средне-лесному поясу и находятся в охранный зоне Кавказского заповедника.

Горечавка необыкновенная является растением, которое в процессе онтогенеза формирует подземный орган побегового происхождения – каудекс. Ей как каудексовому растению свойственна партикуляция, поэтому в растительных сообществах вид может встречаться как одиночными особями, так и в составе клонов.

Результаты наших исследований ценопопуляций горечавки необыкновенной показывают, что на пробных площадках представлены особи следующих возрастных групп: имматурные, виргинильные и генеративные (рис. 1). Следует отметить, что во всех исследованных ценопопуляциях проростки и ювенильные растения встречаются, но крайне редко – только под материнскими растениями и на скалистых участках с сильно разреженным почвенным покровом. Таким образом, популяции не зависят от заноса зачатков извне и способны к самоподдержанию семенным и вегетативным путем. Они отнесены нами к полночленным популяциям нормального типа. Незначительное участие в спектре изученных ценопопуляций проростков и ювенильных растений объясняется малой длительностью этих возрастных состояний, периодичностью семенного возобновления в популяциях *G. paradoxa* по годам. Имматурные растения во всех ЦП составляют в среднем 21,7%. Относительно небольшое участие имматурных особей указывает на быстрые темпы превращения их во взрослые. В трех ценопопуляциях доминируют виргинильные растения – 40,0%, что вызвано как большой длительностью этого возрастного состояния, так и переходом части молодых генеративных рас-

тений в состояние вторичного покоя.

Таблица 1. Характеристика ценопопуляций некоторых видов горечавковых в различных функциональных зонах Кавказского заповедника

Вид	№ ЦП	Высота над уровнем моря, м	Место обитания	Экспозиция	Общее процентное покрытие растительности, %	Балл покрываемости макрон и мезофитов	Способность к вег. Размножению, %	Δ	P, экз./м ²
<i>C. parviflora</i>	ЦП1	750	дубрава	З	63	1	5,4	0,287	3,8
	ЦП2	700	дубрава	Ю-З	70	1	25,8	0,270	3,4
	ЦП3	680	дубрава	Ю-В	73	1	30,2	0,332	7,1
	ЦП4	680	дубрава	Ю-З	63	1	данные отс.	0,235	12,3
<i>C. schistocalyx</i>	ЦП1	1850	берез. криволесье	С-З	95	1	данные отс.	0,549	2,4
	ЦП2	1890	субальп. дуг	С-В	95	1	данные отс.	0,545	4,0
	ЦП3	1750	открытые осыпные участки букново-пихт. леса	С-В	55	1	данные отс.	0,213	1,8
	ЦП4	1700	открытые осыпные участки субальп. полян	С-В	60	1	данные отс.	0,156	24,4
	ЦП5	1740	сосн. редколесье	Ю-В	65	3	данные отс.	0,349	2,8
	ЦП6	1720	опушка леса	Ю-В	95	1	данные отс.	0,648	1,5
	ЦП7	1690	открытые осыпные участки субальп. полян	Ю	85	1,5	данные отс.	0,308	10,7
<i>C. septemfida</i>	ЦП1	1640	субальп. дуг	Ю-В	55	1,5	57,4	0,396	11,5
	ЦП2	1800	субальп. дуг	С	95	1,5	82,1	0,399	15,25
	ЦП3	1890	субальп. дуг	С-В	98	1	данные отс.	0,215	3,1
	ЦП4	1850	субальп. дуг	С-З	100	1	данные отс.	0,601	8,0
	ЦП5	2500	альп. дуг	С-В	100	2,5	данные отс.	0,292	47,0
	ЦП6	2300	альп. дуг	Ю-В	100	2,0	данные отс.	0,223	22,0
	ЦП7	1750	берез. криволесье	Ю-В	90	1,5	данные отс.	0,354	6,0
<i>C. dshimikensis</i>	ЦП1	2430	альп. дуг	Ю-З	95	0,5	100	0,32	18
	ЦП2	2125	альп. дуг	С-З	100	3	97,1	0,36	14,4
	ЦП3	2400	альп. дуг	С	85	1	72,5	0,299	27
	ЦП4	2570	альп. дуг	С-В	83	1,5	74,7	0,30	38
	ЦП5	2300	альп. дуг	С-З	90	2	76,9	0,225	24
	ЦП6	2250	альп. дуг	С-З	80	1	71,6	0,235	47,5
<i>S. thurua</i>	ЦП1	2750	альп. дуг	С-З	70	1	35,7	0,214	1,85
	ЦП2	2050	субальп. дуг	С	100	2	63,1	0,262	10,3
	ЦП3	1750	берез. криволесье	Ю-В	90	1,5	41,4	0,234	12,7
	ЦП4	1780	берез. криволесье	С	90	1,5	35,5	0,250	9,3
	ЦП5	1740	сосн. редколесье	Ю-В	95	3	65,6	0,342	6,1
	ЦП6	1720	опушка леса	Ю-В	98	1	46,9	0,128	8,3
	ЦП7	1800	субальп. дуг	Ю-З	95	1,5	65,3	0,225	12,25

Внутри малочисленной популяции наблюдается следующая закономерность. Максимальное число имматурных и виргинильных особей отмечено в ЦП4 (27,0% – 45,9%), минимальное – в ЦП3 (20,9% – 34,8%). Генеративные растения преобладают в ЦП3 (44,2%), меньше всего их в ЦП4 (27,0%). Как видим, максимальное участие генеративных растений при минимальном количестве имматурных наблюдается в ЦП3, что свидетельствует: 1) о соответствии экологических условий местообитания биологическим требованиям вида (Работнов, 1950, 1969); 2) о наибольшей эффективности вегетативного размножения, поскольку имматурная и виргинильная группы у горечавки необыкновенной пополняются, в основном, семенным способом, а генеративная (особенно ее старая часть) – как семенным, так и вегетативным. Именно поэтому в ЦП1, ЦП2 и особенно в ЦП4 (в последней вообще отсутствуют особи вегетативного происхождения) доминирует группа виргинильных особей и более высока доля имматурных.

В группе генеративных растений во всех ЦП преобладают молодые (43,4% от числа всей группы генеративных). Сенильные особи отсутствуют.

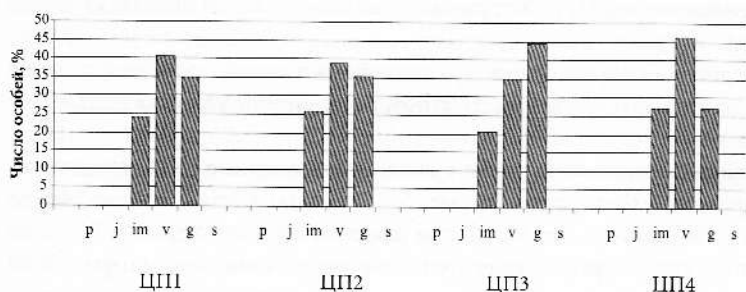


Рис. 1. Возрастные спектры ценопопуляций *G. paradoxa*.

Ценопопуляции *G. paradoxa* резко неравночисленны. Плотность варьирует в пределах 3,4 – 12,3 экз./м². Наивысшая плотность наблюдается в ЦП4 (12,3 экз./м²), наименьшая – в ЦП2 (3,4 экз./м²), причем наблюдается следующая закономерность: чем выше доля семенного воспроизводства в ценопопуляции, тем выше ее плотность. В ЦП4, с лучшими экотопическими условиями для семенного возобновления, плотность генеративных особей также самая высокая (3,3 экз./м²). В ЦП1 и ЦП2, с неоптимальными для особей горечавки экологическими условиями, плотность генеративных растений наименьшая – 1,4 экз./м² и 2,2 экз./м² соответственно. В ЦП3, где условия экотопа приближаются к оптимальным, общая плотность (7,1 экз./м²) и доля в ней генеративных растений составляет (3,1 экз./м²). Таким образом, плотность популяций *G. paradoxa* зависит как от эколого-ценотических условий места произрастания, так и от способа воспроизводства

особей.

Многолетние наблюдения позволили выявить тенденцию сокращения численности ценопопуляций *G. paradoxa*, прежде всего, возобновляющихся семенным способом, что вызвано нарушением местообитаний вида в результате хозяйственной деятельности и особенно увеличения рекреационной нагрузки в районе произрастания малолабинской популяции.

G. schistocalyx (С. Koch) С. Koch – типичный горный вид секции *Pneumonanthe* Neck., распространенный во всех флористических районах Кавказа, а также на Балканах и в Малой Азии. Встречается под пологом леса и на опушках, по осыпям и высокотравным полянам до верхнего горного пояса. В составе наиболее характерных для вида экотопов исследовано 7 ценопопуляций. Три из них расположены в зоне ядра КГБПЗ: ЦП1 – (березовое криволесье на г. Ятыргварта), ЦП2 (субальпийский среднетравный луг хр. Пастбище Абаго); ЦП3 (открытые осышные участки буково-пихтового леса хр. Пастбище Абаго); остальные четыре – в охранной зоне заповедника: ЦП4 (открытые осышные участки на северо-восточном склоне хр. Азиш-Тай), ЦП5 (сосновое редколесье хр. Каменное море), ЦП6 (опушка леса хр. Каменное море), ЦП7 (открытые осышные участки южных склонов хр. Азиш-Тай).

G. schistocalyx образует среди травянистого полога скопления, реже встречаются одиночные растения. Плотность в ценопопуляциях варьирует от 1,8 до 24,4 экз./м².

Возрастной состав ценопопуляций данного вида, кроме ЦП4, характеризуется преобладанием генеративных особей, которые составляют от 14,8 до 83,3% (рис. 2). Показатель возрастности изменяется в пределах от 0,156 до 0,648, что свидетельствует о значительной вариабельности возрастного спектра.

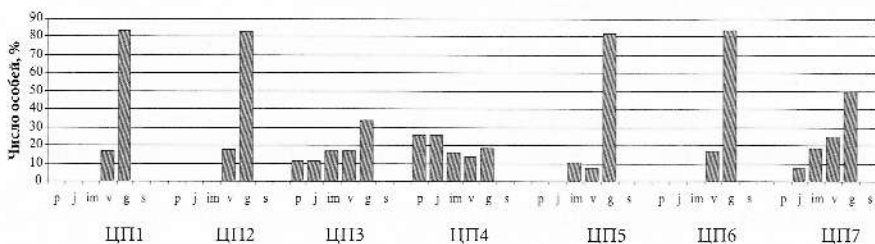


Рис. 2. Возрастные спектры ценопопуляций *G. schistocalyx*.

Возрастные спектры ценопопуляций можно разделяются на две группы. В ЦП1, ЦП2, ЦП5, ЦП6 практически отсутствуют проростки, ювенильные и имматурные растения. Численность генеративных особей (82,5–83,3%) в несколько раз превышает количество виргинильных (16,7–17,5%), причем

обе эти группы вегетативного происхождения с высокой степенью жизнеспособности. Это, по-видимому, можно объяснить тем, что в данных местообитаниях наблюдается высокая степень сомкнутости травостоя на субальпийском лугу и мохово-лишайникового покрова в лесных сообществах. Это препятствует прорастанию семян и способствует успешному вегетативному размножению вида. Данные ценопопуляции можно отнести к неполноценным популяциям нормального типа.

Иная картина наблюдается в ЦП3, ЦП4, ЦП7, здесь доля молодых вегетативных растений ($p+j+im$) высокая и варьирует от 25,4 до 66,9%, доля генеративных растений – в пределах от 14,8 до 49,6%, причем это особи в основном семенного происхождения. По-видимому, оползневые и осыпные процессы, происходящие на крутых склонах, где произрастают данные ценопопуляции, способствует разрыхлению почвенного покрова, прорастанию семян и дальнейшему развитию растений. В целом данные ценопопуляции являются полноценными нормального типа с интенсивным семенным возобновлением.

G. septemfida Pall. – типичный высокогорный вид секции *Pneumonanthe* Neck., обычный для всех районов Кавказа. Встречается также на севере Малой Азии и в Северном Иране. *G. septemfida* входит в состав самых разнообразных луговых формаций от верхнего лесного до альпийского пояса, предпочитая более или менее развитые горнолуговые задерненные почвы.

Исследования 7 ценопопуляций проводились в фитоценозах наиболее типичных местообитаний. Три из них расположены в зоне ядра Кавказского заповедника: ЦП5, ЦП6 – на альпийском лугу и ЦП7 – в березовом криволесье г. Ятыргварта. Остальные четыре находятся в буферной зоне: ЦП1, ЦП2 – на субальпийском лугу плато Лагонаки, ЦП3, ЦП4 – в субальпийском поясе хр. Пастбище Абаго.

Вид в составе фитоценозов произрастает группами, редко – одиночными растениями. Плотность в ценопопуляциях варьирует от 3,1 до 47,0 разновозрастных особей на 1 м², число растений вегетативного происхождения колеблется в пределах от 57,4 до 82,1%. Показатель возрастности изменяется в пределах от 0,215 до 0,601, что свидетельствует о значительной варибельности структуры возрастного спектра (рис. 3).

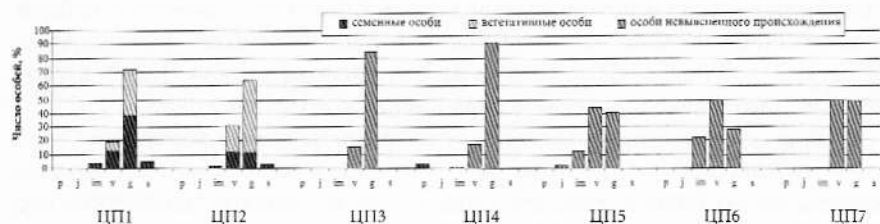


Рис. 3. Возрастные спектры ценопопуляций *G. septemfida*.

Анализ возрастных спектров показывает, что в ЦП17, произрастающей в березовом криволесье, при равной доле генеративных и виргинильных особей, отсутствуют все остальные возрастные группы, возобновление преимущественно семенное.

В ценопопуляциях субальпийских луговых сообществ преобладают генеративные растения. В ЦП3, ЦП4 (хр. Пастбище Абаго) в ненарушенных ценозах с высокой степенью сомкнутости травянистой растительности число генеративных особей превышает долю виргинильных в 6–7 раз, плотность составляет 3,1–8,0 экз./м². А в ЦП1, ЦП2 (плоскогорье Лагонаки) с явными следами выпаса наблюдается увеличение плотности до 11,5–15,25 экз./м² и возрастает доля особей вегетативного происхождения. Численность генеративных растений в них превышает долю виргинильных в 3–4 раза. Это обусловлено, по всей видимости, двумя факторами. Во-первых, при нарушении целостности задернения снижается уровень конкуренции в сообществах, особенно со стороны доминирующих видов – злаковых и осоковых. Во-вторых, особи горечавки семираздельной из-за содержания в них горечей не поедаются животными. Следовательно, можно сделать вывод о том, что благодаря пластичности вида пастбищные нагрузки не оказывают дестабилизирующего влияния на его ценопопуляции.

В ЦП5, ЦП6, приуроченных к фитоценозам альпийских низкотравных лугов, растения проходят все возрастные состояния, причем доля семенного возобновления преобладает над вегетативным. Плотность возрастает до 22,0–47,0 экз./м². По-видимому, фитоценотический оптимум для *G. septemfida* складывается в альпийских сообществах.

Таким образом, ценопопуляции *G. septemfida* в субальпийских и альпийских ценозах по возрастной структуре можно отнести к нормальному типу с той или иной степенью полночленности.

G. dshimilensis C. Koch – кавказско-малоазиатский вид из секции *Chondrophylla* Vge. Это типичный высокогорный вид, характерный для всех флористических районов Кавказа. Встречается в альпийском и субальпийском поясах, на лугах, щебнистых склонах, в составе ковровой растительности и на заболоченных участках. Но наиболее типичным местообитанием для него являются фитоценозы низкотравных альпийских лугов и лишайниковых пустошей, в составе которых были исследованы 6 ценопопуляций (табл. 1). Они расположены на г. Малый Бамбак (ЦП1), г. Абаго (ЦП2, ЦП3), г. Тыбга (ЦП4, ЦП5) и на Лагонакском нагорье (ЦП6), все эти местообитания находятся в зоне ядра Кавказского заповедника.

Особи *G. dshimilensis* имеют ползучие разветвленные корневища и активно партикулируют, поэтому вид в альпийских луговых ассоциациях встречается в основном в составе клонов, реже встречаются одиночные растения. Плотность в популяциях колеблется от 18,0 до 47,5 экз./м², число особей, имеющих вегетативное происхождение, – в пределах от 71 до 100%,

численность растений в клоне может достигать 9–13 особей. Анализ возрастных спектров показывает, что их структура довольно стабильна (рис. 4), показатель возрастности Δ варьирует незначительно – от 0,225 до 0,360.

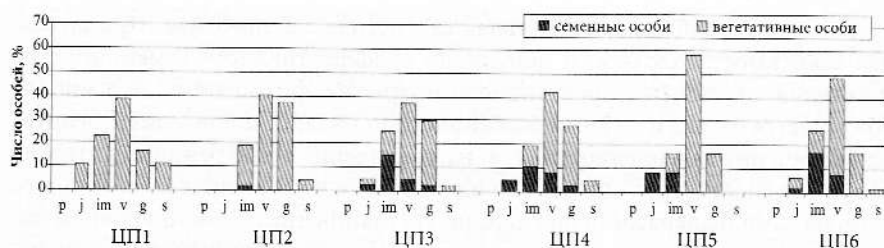


Рис. 4. Возрастные спектры ценопопуляций *G. dshimilensis*.

Группа генеративных растений составляет от 16 до 37%. Все ЦП имеют устойчивый максимум в виргинильной группе – 37–58% от общего числа растений. Эта группа взрослых вегетативных растений преобладает в возрастном спектре вследствие активного вегетативного размножения, которое начинается уже в виргинильном возрасте, и перехода части генеративных особей во временно нецветущее состояние. Доля молодых вегетативных растений (j+im) довольно высока и составляет от 18 до 33%, причем и среди них чаще преобладают особи вегетативного происхождения, что, по-видимому, объясняется достаточно глубокой степенью омоложения вегетативных зачатков. В целом популяции *G. dshimilensis* можно отнести к нормальному полночленному (гомеостатическому) типу, что свидетельствует о высокой жизненности и устойчивости вида в пределах альпийских фитоценозов.

Для оценки связи параметров P , Δ , показателя эффективности семенного размножения – S , с основными характеристиками местообитаний, был проведен корреляционный анализ (Лакин, 1990). Значения коэффициентов корреляции приведены в таблице 2.

Таблица 2. Корреляция между значениями параметров и основными характеристиками местообитаний *G. dshimilensis*

Параметры	P				Δ				S			
	r	p	r_s	p	r	p	r_s	p	r	p	r_s	p
Общее проективное покрытие растительности	-0,93	<0,01	-1,0	<0,001	0,65	<0,2	0,6	<0,2	-0,90	<0,05	0,89	<0,01
Возрастность ЦП, Δ	-0,61	<0,2	-0,6	<0,2	-	-	-	-	-0,71	<0,1	-0,6	<0,2
Плотность ЦП, P	-	-	-	-	-0,61	<0,2	-0,6	<0,2	0,78	<0,1	0,88	<0,02
Высота н.у.м., м	0,27		0,25		-0,05		-0,03		-0,27		-0,2	
Экспозиция	-0,15		-0,21		-0,22		-0,15		0,37		-0,29	
Балл покрытия мхами и лишайниками	-0,39		-0,31		0,28		0,06		-0,21		0,12	

Примечание: P – плотность, D – возрастность, S – эффективность семенного размножения, r – коэффициент корреляции, r_s – коэффициент корреляции Спирмена (рангов), p – уровень значимости.

Как видно, наблюдается сильная статистически значимая отрицательная зависимость плотности популяции и эффективности семенного размножения от степени проективного покрытия фитоценоза. Это вполне объясняется биологическими особенностями вида: *G. dshimilensis* реагирует на увеличение задерненности, т. е. на увеличение конкуренции (интерференции) в сообществе, снижением численности и усилением вегетативного способа самоподдержания популяции. Регуляция численности уровнем интерференции в ценозе является типичной реакцией фитоценологических пациентов, к которым, очевидно, относится и горечавка джимильская. Однако именно в условиях наибольшего проективного покрытия в сообществе ценопопуляции вида имеют возрастной спектр с максимальным количеством генеративных растений, что по мнению Т. А. Работнова (1950), свидетельствует о приближении свойств экотопа к оптимальным.

Максимальное обилие семенных растений наблюдается в популяциях с наименьшим проективным покрытием и наибольшей плотностью. Зависимость возрастности отрицательно, но статистически недостоверно, коррелирует с плотностью и положительно – с сомкнутостью травяного покрова. Иными словами, при уменьшении проективного покрытия растительности, что, в свою очередь, приводит к увеличению популяционной плотности, уменьшается и показатель возрастности, т. е. в популяции повышаются доля молодых и взрослых вегетативных растений.

S. iberica Fisch. et Mey – кавказско-колхидский вид из секции *Pentameria* Grossh., эндемик Кавказа. Распространен на территории Главного Кавказского хребта. Встречается в альпийском и субальпийском поясах, в горных лесах. Ареал вида ограничен не только высотными пределами, но и определенными условиями увлажнения: являясь типичным гигромезофитом, произрастает по берегам горных рек и ручьев в местах постоянного подтока грунтовых или снежных вод. Нами обследовано 7 ценопопуляций, произрастающих в различных эколого-фитоценологических условиях: на альпийских и субальпийских лугах, в березовом криволесье, сосновом редколесье (табл. 1). Пять из них находятся в зоне ядра КГБПЗ: ЦП1, ЦП2, ЦП3, ЦП4 – на г. Ятыргварта и ЦП7 – на субальпийском лугу высокогорного плато Лагонаки. Две ценопопуляции находятся в буферной зоне: ЦП5 – в сосновом редколесье и ЦП6 – на хр. Каменное море.

S. iberica в фитоценозах встречается преимущественно грушами. Плотность в ценопопуляциях варьирует от 1,85 до 12,7 особей на 1 м², вегетативное происхождение наблюдается у 35,7–66,6% растений. Вид представлен в ценопопуляциях проростками, ювенильными, имматурными, виргиниль-

ными и генеративными особями (рис. 5). Показатель возрастности Δ варьирует незначительно от 0,214 до 0,342, что свидетельствует о относительной стабильности возрастной структуры ценопопуляций и о преобладании в них молодых и взрослых вегетативных растений.

В большинстве ценопопуляций максимум численности приходится на группу виргинильных особей (от 27,6 до 89,2%), что связано с длительностью данного возрастного периода и переходом в нецветущее состояние части генеративных растений.

Возрастные спектры по своей структуре можно разделить на три группы. В фитоценозах открытых местообитаний (ЦП1, ЦП2, ЦП6, ЦП7) численность виргинильных особей (42,9–58,5%) в два раза больше численности генеративных (21,4–28,2%). Доля молодых вегетативных особей (р+j+им) варьирует значительно (13,5–35,6%), причем среди них преобладают растения семенного происхождения, что свидетельствует о хорошем семенном возобновлении и высокой приживаемости ювенильных особей и проростков. Последние встречаются в обследованных ценозах только под материнскими растениями и на участках с сильно разреженным напочвенным покровом. Несколько особняком стоит фитоценоз высокотравного субальпийского луга (ЦП6), в котором максимум приходится на имматурные растения и наблюдается усиление вегетативного возобновления – более половины особей вегетативного происхождения. Это, по-видимому, связано не только с увеличением продолжительности данного состояния в условиях высокотравья, но и со значительной степенью омоложения вегетативных зачатков (до имматурного возрастного состояния).

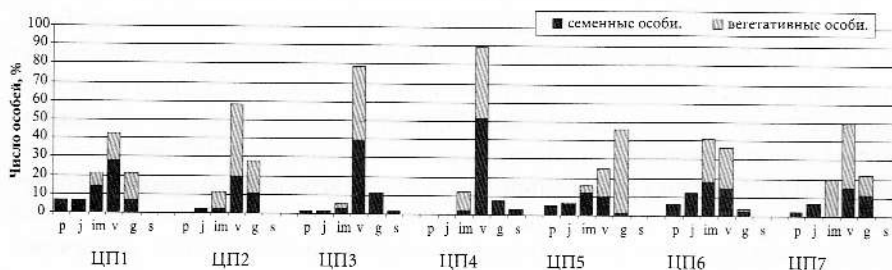


Рис. 5. Возрастные спектры ценопопуляций *S. iberica*.

Вторая группа представлена ценопопуляциями березового криволесья (ЦП3, ЦП4), где наблюдается значительное преобладание виргинильных особей над генеративными (в 8–9 раз), численность особей других возрастных групп незначительна. Впервые в ценопопуляциях присутствуют сильные растения. Доля растений семенного происхождения довольно высока.

Третья группа – ценопопуляция сверции грузинской в условиях соснового редколесья с обильным мохово-липайниковым покрытием (ЦП5). Она характеризуется преобладанием генеративных растений (44,3%) при значительном участии молодых вегетативных (p+j+im) (27,6%) и виргинильных особей (27,6%). Уровень семенного возобновления не высок (34,4%). Такой возрастной спектр соответствует биологическим особенностям вида.

Таким образом, все ценопопуляции *S. iberica* имеют разнообразную возрастную структуру, способны к самоподдержанию семенным и вегетативным путем и являются полночленными популяциями нормального типа.

ВЫВОДЫ

Анализ современного состояния возрастной структуры и плотности популяций некоторых многолетних видов горечавковых в Кавказском заповеднике позволяет сделать следующие выводы:

1. В подавляющем большинстве случаев в различных зонах Кавказского заповедника ценопопуляции изучаемых видов являются нормальными, полночленными, что свидетельствует об их удовлетворительном состоянии. Это обусловлено: во-первых, биологическими особенностями видов (толерантностью); во-вторых, соответствием экологических условий местообитаний биологическим потребностям видов; в-третьих, относительно слабым антропогенным воздействием (например, низкой рекреационной нагрузкой в буферной зоне заповедника, невысокой интенсивностью выпаса скота в альпийском поясе Лагонакского нагорья и др.).

2. Эффективными механизмами устойчивости ценопопуляций видов являются мобильность их стратегии возобновления вида и регуляции плотности. Преобладание семенного или вегетативного способа возобновления в первую очередь зависит от условий конкретного местообитания и от форм антропогенного воздействия. Примером может служить реакция на выпас ценопопуляции *G. septemfida*, расположенной в буферной зоне Кавказского заповедника на субальпийском лугу Лагонакского нагорья: в ответ на пастбищные нагрузки в ценопопуляциях горечавки семираздельной усиливается семенное возобновление и довольно значительно увеличивается плотность.

3. В некоторых случаях наблюдается ухудшение состояния ценопопуляций редкого третичного реликта и эндемика Западного Кавказа *G. paradoxa* в результате увеличения рекреационной нагрузки в местах произрастания (Капустинская балка в охранный зоне заповедника). На наш взгляд необходимо придать участкам территории, где встречается горечавка необыкновенная дополнительный охранный статус и усилить контроль заповедника за ними.

ЛИТЕРАТУРА

- Гроссгейм А. А. Семейство Gentianaceae – горечавковые // Флора Кавказа. – 1967. – Т. 7. – С. 302–316.
- Денисова Л. В., Никитина С. В., Заугольнова Л. Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. – М., 1986. – 34 с.
- Лакин Т. Ф. Биометрия. – М., 1990. – 352 с.
- Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяции для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. – М.;Л., 1950. – С. 465–483.
- Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т. 74. – № 1. – С. 141–149.
- Семагина Р. Н. Флора Кавказского государственного биосферного заповедника (Монография). – Сочи, 1999. – 228 с.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
- Цвелев Н. Н. Обзор видов семейства Gentianaceae флоры Кавказа // Бот. жур. – 1993. – Т. 78. – № 6. – С. 131–138.