

Г.Ж. Султангазина<sup>1\*</sup>, А.Н. Куприянов<sup>2</sup>, О.А. Куприянов<sup>2</sup>, Е.Б. Раимбеков<sup>1</sup><sup>1</sup>Костанайский государственный университет им. А. Байтурсынова, Казахстан;<sup>2</sup>Кузбасский ботанический сад; Федеральный исследовательский центр угля и углекислоты СО РАН, Кемерово, Россия

(\*E-mail: gul\_sultan@mail.ru)

## Онтогенез и структура ценопопуляций *Pulsatilla uralensis* в условиях Северного Казахстана

Изучение редких и исчезающих растений регионов Казахстана имеет важное практическое значение для сохранения биологического разнообразия и мониторинга состояния растительности. Одним из показателей состояния популяций является изучение структуры фаз развития растений. Цель исследования — проведение исследования этапов онтогенеза *Pulsatilla uralensis* (Zam.) Tzvel. на территории Северного Казахстана. В статье приведены итоги изучения возрастных особенностей онтогенеза и структуры ценопопуляций *Pulsatilla uralensis* на территории Костанайской области. Ценопопуляции *P. uralensis* приурочены к лесным опушкам или вторичным степным сообществам на месте старых гарей на почвах легкого механического состава. В онтогенезе выделено три периода и 8 возрастных состояний: проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое, средневозрастное, старовозрастное генеративное, субсенильное состояния. Особенностью возрастных состояний *P. uralensis* по сравнению с сибирскими и якутскими популяциями является более раннее разделение корневищ на отдельные парцеллы с образованием рыхлого каудекса, наблюдаемое в средневозрастном генеративном состоянии. В разреженном сосновом лесу формируется нормальная популяция с преобладанием генеративных особей, относящаяся к зрелым популяциям с низким индексом восстановления. В популяциях, сформированных в условиях вторичной псаммофитной степи на месте сгоревшего соснового леса, произрастает левосторонняя инвазионная популяция с преобладанием имматурных и виргинильных особей, обладающая высоким индексом восстановления.

**Ключевые слова:** *Pulsatilla uralensis* (Zam.) Tzvel., ценопопуляции, Северный Казахстан, возрастная структура, онтогенез, жизненные формы.

### Введение

Изучение популяций редких и исчезающих растений в Казахстане необходимо для понимания современного их состояния, организации мониторинга и мероприятий по охране данных видов. Среди оценочных показателей важную роль играют онтогенетические исследования, так как изучение соотношения фаз онтогенеза является важным показателем не только современного состояния популяции растения, но и динамики развития в будущем.

В «Красной книге Казахстана» [1] приводится *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz. Эту комбинацию предложил С.В. Юзепчук (1937) во «Флоре СССР», но оказалось, что видовой эпитет «*flavescens*» в роде *Pulsatilla* уже был использован для другого вида, в этом случае «Кодексом ботанической номенклатуры» [2] предусматривается создание новой номенклатурной комбинации. Н.Н. Цвелев [3] предложил использовать название *Pulsatilla uralensis* (Zam.) Tzvel., для которого характерны околоцветники желтой гаммы окраски, узкие клиновидные к основанию листочки, черешок у верхней доли или очень короткий, или его нет.

Распространён *P. uralensis* в европейской части России, а именно Волжско-Камском районе, Южном Урале [3–5]. В Казахстане он встречается в Тобол-Ишимском, Семипалатинском боровом, Кокчетавском флористических районах, на севере Западного мелкосопочника и Тургайского флористического района [6]. Ценоареалы *P. uralensis*, в основном, приурочены к степным, опушечным фитоценозам на почвах легкого механического состава [3–5]. Особенностью Костанайской области является то, что *P. uralensis* с небольшим обилием встречается в сосновых лесах на песках и супесях [7]. Несмотря на довольно широкий ареал *P. uralensis*, встречается довольно редко, хозяйственное освоение территорий и, прежде всего, распашка земель привели к тому, что в Казахстане и некоторых субъектах Российской Федерации этот вид включен в «Красные книги» [1, 8–10]. Несмотря на редкость вида, сокращение численности популяций исследований биологических особенностей *P. uralensis* на территории Казахстана не проводилось.

Целью наших исследований являлось изучение онтогенеза и структуры популяций *P. uralensis* на территории Костанайской области.

#### Объекты и методика исследований

Объектом исследования были ценопопуляции *P. uralensis*, расположенные в Костанайской области. Для изучения ценопопуляций (ЦП) в мае 2018 и 2019 гг. подбирались участки с высокой плотностью цветущих особей. О.Е. Сушенцов [11], изучавший структуру популяций *P. uralensis* и *P. patens* на Урале, на большом статистическом материале показал, что между двумя этими видами образуется «серая зона» в виде переходных популяций, обладающих промежуточными значениями признаков. Поэтому выбирались только те ценопопуляции, в которых желтоцветковых особей было 100 %. Проводилось флористическое описание ЦП с указанием количества видов, общего и парциального проективного покрытия *P. uralensis*.

Границы популяции определяли общепринятыми методами [12], площадь изучалась с помощью GPS. Флористические описания проводились стандартным методом на площади 100 м<sup>2</sup>, оценивались видовой состав, общее и частное проективное покрытие каждого вида. Внутри популяции закладывалось 10 модельных площадок по 1 м<sup>2</sup>, на которых подсчитывалось количество особей всех возрастных состояний. В качестве счетной единицы использовали особь *P. uralensis* любого возрастного состояния. Возрастные состояния выделены, согласно методическим указаниям Т.А. Работнова [13], А.А. Уранова [14], О.В. Смирновой и других [12]. Поскольку проростки и ювенильные растения в полевых условиях найти не удалось, они описывались по экземплярам, полученным при посеве свежесобранными семенами. Тип ценопопуляции определяли по Т.А. Работнову [13], классификацию популяций по «дельта-омега» по Л.А. Животовскому [15].

Индекс возрастности ценопопуляции ( $\Delta$ ) вычисляется по формуле

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

где  $\sum K_i$  — сумма растений всех возрастных состояний;  $m_i$  — возрастность особей [15].

Индекс эффективности ( $\omega$ ) определяли следующим образом:

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

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

Индекс восстановления ( $I$ ) определялся по формуле

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

где  $\sum j \rightarrow v$  — сумма растений всех возрастных состояний прегенеративного периода;  $\sum g1 \rightarrow g3$  — сумма растений всех возрастных состояний генеративного периода [16].

#### Результаты и обсуждение

**Латентный период.** Плод *P. uralensis* — многоорешек. Каждый орешек удлинненно-конический, заостренный, 3–4 мм длиной, с волосистой остью 15–20 мм дл. Созревание орешков происходит в конце мая. В середине июня они осыпаются. Орешки, снабженные остью, могут планировать на некоторое расстояние от материнского растения. На влажной почве они втыкаются в почву и в результате раскручивания ости ввинчиваются в почву на глубину до 2 см. Семенная продуктивность 140–170 орешков на плод. Реальная семенная продуктивность составляет в природных условиях 500–600 орешков, что согласуется с результатами, полученными у близкородственных видов [17, 18] (рис. 1).

**Виргинильный период.** Проростки (р). Семена не имеют периода покоя, они могут прорасти осенью, но чаще всего прорастают в конце апреля следующего года. Грунтовая всхожесть высокая, около 50 %, лабораторная — 85 %. Прорастание надземное, семядоли продолговатые короткочерешковые, из пазухи которых появляется двулопастной первый настоящий лист. Ниже семядолей располагается гипокотиль, переходящий в первичный стержневой корешок. В состоянии проростков формируется розеточный побег из 3–5 листочков разной сложности (рис. 2, р).

В ювенильном состоянии (j) формируется розеточный побег из 4–5(6) листьев, в основании которых закладываются почки возобновления. Листья трехраздельные, рассеченные на крупные доли, которые, в свою очередь, надрезаны на зубцы. Корневая система представлена стержневым корнем и многочисленными корнями второго порядка (рис. 2, j).

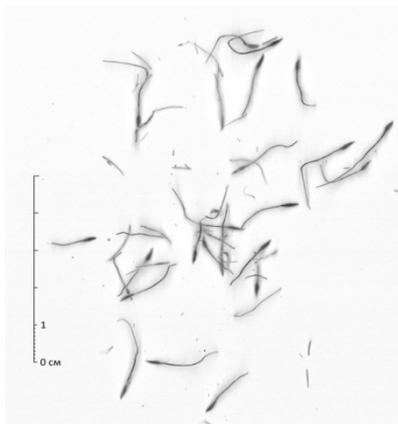


Рисунок 1. Плоды *P. uralensis*. Внешний вид



*p* — проростки; *j* — ювенильное состояние; *im* — имматурное состояние

Рисунок 2. Возрастные состояния *P. uralensis*

Е.А. Сивцева [19] обозначает жизненную форму *P. uralensis* в этих возрастных состояниях как растения со стержневой корневой системой, вегетативным моноподиально нарастающим розеточным побегом.

У имматурных особей (*im*) происходит формирование удлиненного корневища, с сохранением остатков прошлогодних листьев (по числу которых обычно определяется календарный возраст растений [20]). Сохраняется стержневой корень, который ветвится на глубине 5–7 см на корни второго порядка. Из почек возобновления, находящихся в пазухе нижних настоящих листьев, образуется 1–3 розеточных побегов. Листья трехраздельные, доли первого порядка трехлопастные (рис. 2, *im*).

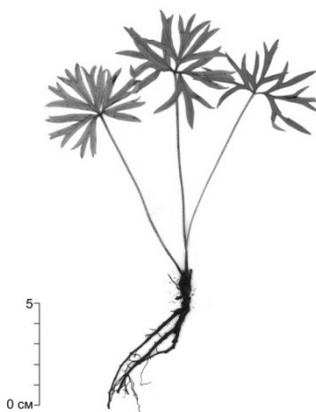


Рисунок 3. Возрастные состояния *P. uralensis*: *v* — виргинильное состояние

В виргинильном состоянии (*v*) происходит нарастание количества почек возобновления и розеточных модулей Н.А. Цыбанова [20] называет их узлами кушения), формирование вертикального корневища с многочисленными почками возобновления. У молодых виргинильных особей насчитывается 4–6 шт. листьев, на поздних стадиях их количество возрастает до 9–12 шт. (рис. 3, *v*).

**Генеративный период.** Первые цветки, характеризующие переход растений в молодое генеративное состояние (*g*<sub>1</sub>), появляются из верхушечной почки, из боковых пазушных почек, к концу цветения генеративного побега появляются 1–2 вегетативных розеточных побега. В молодом генеративном состоянии образуются 1–2 цветущих побега, высотой 15–17 см, при плодах увеличивается до 23–28 см. В этом возрасте отмечено разветвление корневища (рис. 4, *g*<sub>1</sub>).



Рисунок 4. Возрастные состояния *P. uralensis*: *g*<sub>1</sub>, *g*<sub>2</sub>, *g*<sub>3</sub> — генеративное состояние

В среднем генеративном состоянии (*g*<sub>2</sub>) корневище представлено многоглавым каудексом, продолжается его интенсивное ветвление на отдельные парцеллы. В отличие от *P. uralensis* и *Pulsatilla multifida* (G. Prinz.) Juz., в Якутии [19] ветвление корневищ происходит на глубине до 10 см, образуя несколько парциальных модулей. Каждый из них несет 1–3 генеративных побегов и 4–6 розеточных побегов, образующих рыхлую дернину (рис. 4, *g*<sub>2</sub>). В этом возрасте растение остается вегетивно малоподвижным, и мы не наблюдали корневых отпрысков, обнаруженных у *P. patens* [20].

У старовозрастных генеративных особей (*g*<sub>3</sub>) происходит полная или частичная мацерация корневища с образованием 3–6 парциальных кустов I-го порядка, которые образуют парциальные кусты II-го порядка. Образование вегетативных розеточных побегов продолжается, но снижается количество генеративных побегов, которые образуются не в каждом парциальном кусте (рис. 4, *g*<sub>3</sub>).

Субсенильные особи (*s*) представлены системой отмирающих корневищ, с одиночными вегетативными розетками. Листовые пластинки сохраняют видовую специфичность, но они более мелкие, количество зубцов на листьях уменьшается (рис. 5, *s*).

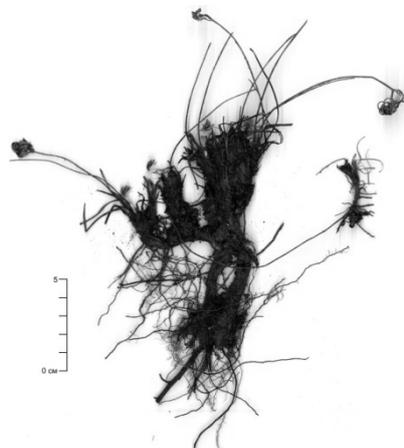


Рисунок 5. Возрастные состояния *P. uralensis*: *s* — субсенильная особь

Необходимо отметить, что имеются некоторые отличия возрастных состояний популяций *P. uralensis* в Северном Казахстане от якутских популяций [19]. Они касаются более раннего ( $g_2$ ) разделения корневищ на отдельные парцеллы с образованием рыхлого каудекса.

По классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова [21], *P. uralensis* является многолетним травянистым коротко-стержневым многоглавым поликарпиком. В отличие от других видов, *Pulsatilla* Mill. *P. uralensis* характеризуется парциальной системой побегов, с разделением корневищ на значительной глубине почв.

Изучена возрастная структура двух ЦП *P. uralensis*, расположенных на территории Костанайской области:

ЦП-1. Костанайская обл., окр. с. Озерное, Новонеженское л-во, кв. 21, N52.43971°, E64.09279°,  $h = 213$  м н. у. м.; разреженный сосновый лес на песках. Площадь популяции — 2000 м<sup>2</sup>, ОПП — 40 %, ОПП *P. uralensis* — 20 %, сообщество насчитывает 21 вид. В сложении растительности наибольшее участие имеют: *Agropyron cristatum*, *Betula pendula*, *Centaurea ruthenica*, *Cerasus fruticosa*, *Eremogone longifolia*, *Festuca beckeri*, *Jurinea cyanoides*, *Otites wolgensis*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Ranunculus polyanthemos*, *Stellaria graminea*.

ЦП-2. Костанайская обл., окр. с. Щербаково, N53.20453°, E64.21550°,  $h = 193$  м н. у. м.; вторичная псаммофитная степь на месте сгоревшего соснового леса. Площадь популяции — 3000 м<sup>2</sup>, ОПП — 100 %, ОПП *P. uralensis* — 10 %, сообщество насчитывает 27 видов. В сложении растительности наибольшее участие имеют: *Achillea millefolium*, *A.setacea*, *Artemisia campestris*, *A. scoparia*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios*, *Conioselinum tataricum*, *Helichrysum arenarium*, *Koeleria glauca*, *Melilotus officinalis*.

Ценопопуляции *P. uralensis* приурочены к лесным опушкам или вторичным степным сообществам на месте старых гарей на почвах легкого механического состава. Популяции не очень большие по площади, 2–3 тыс. шт./100 м<sup>2</sup>, их плотность 5–6 шт./м<sup>2</sup> (см. табл.), что вполне соответствует норме для корнестержневых многолетников [22].

В возрастных спектрах ЦП-1 наибольшая доля принадлежит генеративным особям, поэтому спектры правосторонние, одновершинные с максимумами на молодых и средневозрастных генеративных растениях (рис. 6), что вполне согласуется с результатами, полученными для других видов *Pulsatilla* [23].

Т а б л и ц а

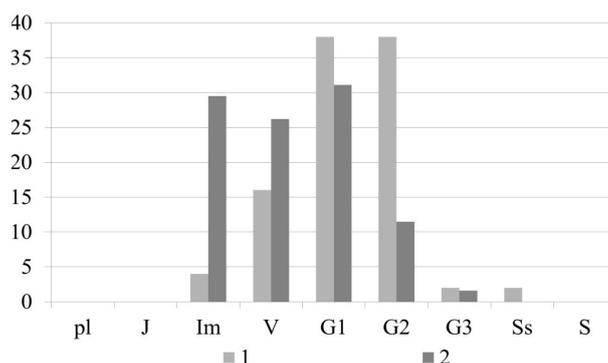
Характеристика ценопопуляций *P. uralensis*

№ ЦП	ОПП, %	ОПП <i>P. uralensis</i> , %	Площадь ЦП, м <sup>2</sup>	Плотность особей, шт./1 м <sup>2</sup>	Количество особей в ЦП, шт.	$\Delta$	$\Omega$	I
ЦП-1	40	20	2000	6,10	$12,2 \times 10^3$	0,54	0,83	0,16
ЦП-2	100	10	3000	5,00	$15 \times 10^3$	0,35	0,74	0,53

В ЦП-2 доля иматурных и виргинильных особей составляет более 50 %, и возрастной спектр становится левосторонним, что связано с тем, что популяция сформировалась на вторичном экотопе и в отсутствии конкурентности со стороны других растений. В ценопопуляциях длительно живущих стержнекорневых многолетников могут доминировать средневозрастные генеративные особи в связи с наибольшей продолжительностью этого периода и наименьшей элиминацией в это время [24]. Всходы и ювенильные особи в популяциях не обнаружены (рис. 6).

Доля постгенеративных растений незначительна, что неоднократно отмечалось у стержнекорневых травянистых поликарпиков [23, 24].

Индекс возрастности оценивает онтогенетический уровень ЦП в конкретный момент времени. Он может иметь значения от 0 до 1,0. Чем выше его показатель, тем старше исследуемая ценопопуляция [14, 15]. Возрастность в ЦП-1 соответствует зрелым популяциям, а в ЦП-2 — молодым. Индекс эффективности (энергетическая нагрузка на среду, вызываемая «средним» растением [15]), в ЦП-1 составляет 0,83, в ЦП-2 — 0,74. По классификации популяций «дельта — омега» обе популяции относятся к зрелым.


 Рисунок 6. Структура популяций *P. uralensis*, %

Индекс восстановления определяется содержанием в популяциях доли особей прегенеративного периода и изменяется от 0 до 1,0. В ЦП-1 он очень низок и составляет 0,16, это свидетельствует о старении популяции. В ЦП-2 он достаточно высок — 0,53, что говорит об инвазионном характере популяции и ее неустойчивости.

### Заключение

*Pulsatilla uralensis* (Zam.) Tzvel. (= *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz.) относится к многолетним травянистым коротко-стержневым многоглавым поликарпикам. Он распространён в европейской части России (Волжско-Камский район, Южный Урал) а также в северо-западных областях Казахстана. Растения встречаются в степной зоне, местообитания приурочены к степным травянистым сообществам, степным борам и опушкам леса. Особенностью возрастных состояний *P. uralensis* в Северном Казахстане является разделение корневищ на глубине 10 см с образованием нескольких парциальных модулей и формированием рыхлого каудекса с полициклическими побегами.

На структуру ценопопуляций большое влияние оказывают условия формирования. В разреженном сосновом лесу оказывается нормальная популяция с преобладанием генеративных особей, относящаяся к зрелым популяциям с низким индексом восстановления.

В популяциях, сформированных в условиях вторичной псаммофитной степи на месте сгоревшего соснового леса, наблюдается левосторонняя инвазионная популяция с преобладанием иматурных и виргинильных особей, обладающая высоким индексом восстановления.

Результаты данных исследований могут использоваться для мониторинга степной растительности на особо охраняемых природных территориях Костанайской области.

Работа выполнялась в рамках Проекта грантового финансирования Министерства образования и науки Республики Казахстан на 2018–2020 гг. № AP05132458 «Молекулярно-генетический анализ генофондов популяций редких видов растений Северного Казахстана» (номер гос. регистрации 0118PK00404 и гос. задания № 0352–2016–0002 «Оценка состояния и охрана флористического разнообразия под влиянием антропогенных и техногенных факторов *in situ* и *ex situ*»; USU 508667 «Гербарий КузБС» (KUZ)).

### Список литературы

- 1 Красная книга Казахстана. — Т. 2. Растения / гл. ред. И.О. Байтулин; отв. ред. Г.Т. Ситпаева. — 2-е изд. перераб. и доп. — Астана: «Арт-Print XXI» Ltd, 2014 — 452 с.
- 2 Международный кодекс ботанической номенклатуры (Венский кодекс). — М.; СПб., 2009. — 282 с.
- 3 Цвелев Н.Н. Триба 7. Anemoneae DC / Н.Н. Цвелев // Флора Восточной Европы. — М.; СПб.: Мир и семья, 2001. — Т. 10. — С. 77–95.
- 4 Куликов П.В. Определитель сосудистых растений Челябинской области / П.В. Куликов. — Екатеринбург: Ботсад УрО РАН, 2010. — 968 с.
- 5 Науменко Н.И. Флора и растительность Южного Зауралья / Н.И. Науменко. — Курган: Изд-во Курган. гос. ун-та, 2008. — 511 с.
- 6 Гамаюнова А.П. Род Прострел — *Pulsatilla* Mill. / А.П. Гамаюнова // Флора Казахстана. — Т. 4. — Алма-Ата, 1961. — С. 66–70.
- 7 Пугачев П.Г. Сосновые леса Тургайской впадины / П.Г. Пугачев. — Кустанай, 1994. — 408 с.

- 8 Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа — Югры. — Екатеринбург: Баско, 2013. — 460 с.
- 9 Красная книга Свердловской области: Животные, растения, грибы. — Екатеринбург: Мир, 2018. — 450 с.
- 10 Красная книга Республики Башкортостан: [В 2 т.]. — Т. 1: Растения и грибы. — Уфа: Медиа-Принт, 2011. — 384 с.
- 11 Сушенцов О.Е. Структура популяций видов *Pulsatilla* (Ranunculaceae) на Урале / О.Е. Сушенцов // Бот. журн. — 2007. — Т. 92, № 4. — С. 493–505.
- 12 Смирнова О.В. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоморф / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Н.А. Торопова, Л.Д. Фаликов // Ценопопуляции растений. (Основные понятия и структура). — М.: Наука, 1976. — С. 14–44.
- 13 Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в лесных ценозах / Т.А. Работнов // Тр. БИНа АН СССР. Сер. 3. — 1950. — Вып. 6. — С. 7–204.
- 14 Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических процессов / А.А. Уранов // Биологические науки. — 1975. — № 2. — С. 7–34.
- 15 Животовский Л.А. Онтогенетические спектры, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л.А. Животовский // Экология. — 2001. — № 1. — С. 3–7.
- 16 Жукова Л.А. Динамика популяций луговых растений в естественных фитоценозах / Л.А. Жукова // Динамика ценопопуляций травянистых растений: сб. науч. тр. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 9–19.
- 17 Косюкова О.В. Семенное размножение *Pulsatilla patens* (L.) Mill. и *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. / О.В. Косюкова, Ю.А. Демочко, Н.А. Петрова, И.В. Шилова // Бюл. Бот. сада Саратов. ун-та. — 2014. — Т. 12, Вып. 1. — С. 110–119.
- 18 Панин А.В. Семенная продуктивность *Pulsatilla patens* (L.) Mill. и *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. в условиях г. Саратова / А.В. Панин, Л.П. Худякова // Репродуктивная биология редких и исчезающих растений: тез. докл. Всерос. науч. конф. — Сыктывкар: Коми науч. центр УрО РАН, 1999. — С. 124.
- 19 Сивцева Е.А. Модульная организация и модели побегообразования *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz и *Pulsatilla multifida* (G. Printz.) Juz. в Якутии / Е.А. Сивцева // Вестн. СВФУ им. М.К. Аммосова. — 2019. — № 2(70). — С. 19–25.
- 20 Цибанова Н.А. Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (Ranunculaceae) в Северной степи / Н.А. Цибанова // Бот. журн. — 1976. — Т. 61, № 9. — С. 1272–1276.
- 21 Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных / И.Г. Серебряков. — М.: Высш. шк., 1962. — 380 с.
- 22 Заугольнова Л.Б. Ценопопуляция растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров, О.В. Смирнова. — М.: Наука, 1988. — 184 с.
- 23 Шаповалова А.А. Динамика возрастной структуры прострела лугового (*Pulsatilla pratensis* Mill.) в Балашовском районе Саратовской области / А.А. Шаповалова // Экосистемы. — 2016. — Вып. 8. — С. 59–62.
- 24 Заугольнова Л.Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений / Л.Б. Заугольникова // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). — М.: Наука, 1976. — С. 81–92.

Г.Ж. Султангазина, А.Н. Куприянов, О.А. Куприянов, Е.Б. Раимбеков

### Солтүстік Қазақстандағы *Pulsatilla uralensis* онтогенезі және ценопопуляцияның құрылымы

Қазақстан өңірлерінің сирек кездесетін және жойылып бара жатқан өсімдіктерін зерттеу биологиялық әртүрлілікті сақтауда және өсімдіктер жай-күйінің мониторингі үшін практикалық маңызы зор. Популяция жағдайының көрсеткіштерінің бірі өсімдіктердің даму кезеңдерінің құрылымын зерттеу болып табылады. Зерттеудің мақсаты — Солтүстік Қазақстан аумағындағы *Pulsatilla uralensis* (Zam) онтогенезінің кезеңдерін зерттеу. Мақалада Қостанай облысы аймағындағы *Pulsatilla uralensis* (Zam.) Tzvel. ценопопуляциясының құрылымы және онтогенездің жас ерекшеліктерін зерттеудің қорытындысы берілген. *P. uralensis* ценопопуляциясы механикалық құрамы жеңіл топырақтардағы ескі өртендердің орнына орман отырғызу немесе қайталама дала қауымдастықтарын құру қарастырылған. Онтогенез үш кезеңге және 8 жас жағдайына бөлінген: өскіндер, ювенильді, имматурлы виргинилді, жас, орта жастағы, ескі жастағы генеративті, қосалқы жағдай. Сібір және якут популяцияларымен салыстырғанда *P. uralensis*-тің жасқа байланысты күйінің ерекшелігі — орта жастағы генеративті күйде байқалатын жеке парцеллаларда неғұрлым ерте бөлінген тамыр сабақтар мен борпылдақ каудекстің пайда болуы. Кесілген қарағайлы орманда генеративтік дарактардың басым болуымен қалыпты популяция қалыптасады, бұл қалпына келу индексі төмен жетілген популяцияларға қатысты болады. Популяция қайталама пессамофитті дала жағдайында өртенген қарағай орманының орнына қалыптастырылған, қалпына келу индексі жоғары инвазионды популяцияның сол жағында имматурлы және виргинилді дарактар қалыптасады.

*Кілт сөздер:* *Pulsatilla uralensis*, (Zam.) Tzvel., ценопопуляция, Солтүстік Қазақстан, жас құрылымы, онтогенез, тіршілік формалары.

G.J. Sultangazina, A.N. Kuprijanov, O.A. Kuprijanov, E.B. Raimbekov

**The ontogenesis and structure of coenopopulations of *Pulsatilla uralensis* in the conditions of Northern Kazakhstan**

The age features of ontogenesis and the structure of coenopopulations of *Pulsatilla uralensis* (Zam.) Tzvel., on the territory of Kostanay region were studied. Coenopopulations of *P. uralensis* are confined to forest edges or secondary steppe communities on the site of old hares on soils of light mechanical composition. There are three periods and 7 age States in ontogeny: seedlings, juvenile, immature virginal, young, middle-aged, old-age generative, and sub-senile states. A feature of the age states of *P. uralensis* in comparison with the Siberian and Yakut populations is the earlier division of rhizomes into separate parcels with the formation of a loose caudex, observed in the middle-aged generative state. In a sparse pine forest, a normal population is formed with a predominance of generative individuals, belonging to mature populations with a low recovery index. Populations formed in the conditions of secondary psammophytic steppe on the site of a burned pine forest, a left-sided invasive population is formed with a predominance of immature and virginal individuals, which has a high recovery index.

**Keywords:** *Pulsatilla uralensis* (Zam.) Tzvel., coenopopulations, Northern Kazakhstan, age structure, ontogenesis, life forms.

## References

- 1 Krasnaia kniha Kazakhstana. Rasteniiia [Red Book of Kazakhstan. Plants]. (2014). (Vol. 2, 2nd ed.). Astana: «Art-Print XXI» Ltd [in Russian].
- 2 Mezhdunarodnyi kodeks botanicheskoi nomenklatury (Venskii kodeks) [International Code of Botanical Nomenclature (the Vienna Code)]. (2009). Moscow; Saint Petersburg [in Russian].
- 3 Czvelev, N.N. (2001). Triba 7. Anemoneae DC. [Tribe 7. Anemoneae DC.]. *Flora Vostochnoi Evropy — Flora of Eastern Europe*. Moscow; Saint Petersburgs: Mir i semia, 10, 77–95 [in Russian].
- 4 Kulikov, P.V. (2010). *Opredelitel sosudistykh rastenii Cheliabinskoi oblasti [Determinator of vascular plants in the Chelyabinsk region]*. Ekaterinburg: Botsad URO RAN [in Russian].
- 5 Naumenko, N.I. (2008). *Flora i rastitelnost Yuzhnoho Zauralia [Flora and vegetation of the southern Trans-Urals]*. Kurgan: Kurgan State Univ. Publ. [in Russian].
- 6 Gamaiunova, A.P. (1961). Rod Prostrel — Pulsatilla Mill. [The Pulsatilla genus — Pulsatilla Mill.]. *Flora Kazakhstana — Flora of Kazakhstan* (Vol. 4). Alma-Ata [in Russian].
- 7 Pugachev, P.G. (1994). *Sosnovye lesa Turhaiskoi vpadiny [Pine forests of the Turgay depression]*. Kustanai [in Russian].
- 8 Krasnaia kniha Hanty-Mansiiskoho avtonomnoho okruha — Yuhry [The Red Book of the Khanty-Mansiysk autonomous okrug — Ugra]. (2013). Ekaterinburg: Basko [in Russian].
- 9 Krasnaia kniha Sverdlovskoi oblasti: Zhivotnye, rasteniia, hriby [Red Book of Sverdlovsk Region: Animals, Plants, and Mushrooms]. (2018). Ekaterinburg: Mir [in Russian].
- 10 Krasnaia kniha Respubliki Bashkortostan: [V 2 t.]. T. 1: Rastenii i hriby [The Red Book of the Republic of Bashkortostan. (2 Vols., Vol. 1). Plants and fungi]. (2011). Ufa: Media-Print [in Russian].
- 11 Sushencov, O.E. (2007). Struktura populiatsii vidov *Pulsatilla* (Ranunculaceae) na Urale [Population Structure of *Pulsatilla* (Ranunculaceae) species in the Urals]. *Botanicheskii zhurnal — Botanical Journal*, 92(4), 493–505 [in Russian].
- 12 Smirnova, O.V., Zaugolnova, L.B., Toropova, N.A. & Falikov, L.D. (1976). Kriterii vydeleniia vozrastnykh sostoianii i osobennosti khoda ontogeneza u rastenii raznykh biomorf [The selection criteria of age-related conditions and characteristics of the course of the ontogenesis of plants of various biomorph]. *Tsenopopuliatsii rastenii. (Osnovnye poniatiia i struktura) — Coenopopulation of plants. (Main definitions and structure)*. Moscow: Nauka [in Russian].
- 13 Rabotnov, T.A. (1950). Zhiznennyi tsikl mnoholetnikh travianistykh rastenii v lesnykh tsenozakh [Life cycle of perennial herbaceous plants in forest cenoses]. *Trudy BIN AN SSSR. Serii 3. — Works of Botanical Institute, Series 3*, 7–204 [in Russian].
- 14 Uranov, A.A. (1975). Vozrastnoi spektr fitotsenopopuliatsii kak funktsiia vremeni i enerheticheskikh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes]. *Biologicheskie nauki — Biological Science*, 2, 7–34. [in Russian].
- 15 Zhivotovskii, L.A. (2001). Ontogeneticheskie spektry, effektivnaia plotnost i klassifikatsiia populiatsii rastenii [Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations]. *Ekologiya — Ecology*, 1, 3–7 [in Russian].
- 16 Zhukova, L.A. (1987). Dinamika populiatsii luhovykh rastenii v estestvennykh fitotsenozakh [Dynamics of meadow plant populations in natural phytocenoses]. *Dinamika populiatsii travianistykh rastenii — Dynamics of population of herbal plants*. Kiev: Naukova dumka [in Russian].
- 17 Kosiukova, O.V., Demochko, Ju.A., Petrova, N.A., & Shilova, I.V. (2014). Semennoe razmnozhenie *Pulsatilla patens* (L.) Mill. i *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. [Seed propagation of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. and *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill.]. *Bulleten Botanicheskogo sada Saratovskoho universiteta — Bulletin of Botanical Garden of Saratov University*, 12(1), 110–119 [in Russian].
- 18 Panin, A.V., & Hudiakova, L.P. (1999). Semennaia produktivnost *Pulsatilla patens* (L.) Mill. i *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. v usloviiah h. Saratova [Seed productivity of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. and *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. in the conditions of the

city of Saratov]. Proceedings from Reproductive biology of rare and disappeared plants: *Vserossiiskaia nauchnaia konferentsiia — Allrussian scientific conference*. (p. 124). Syktyvkar: Komi sci. centre of Ural branch of Rus. acad. of sci. [in Russian].

19 Sivceva, E.A. (2019). Modulnaia orhanizatsiia i modeli pobehoobrazovaniia *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz i *Pulsatilla multifida* (G. Printz.) Juz. v Yakutii [Modular organization and models of shoot formation of *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz and *Pulsatilla multifida* (G. Prints.) Juz. in Yakutia]. *Vestnik SVFU — Bulletin of SVFU*, 2(70), 19–25 [in Russian].

20 Cibanova, N.A. (1976). Zhiznennyi tsikl i vozrastnaia struktura tsenopopuliatsii *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (*Ranunculaceae*) v Severnoi stepi [Life cycle and age structure of coenopopulations of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (*Ranunculaceae*) in the Northern steppe]. *Botanicheskii zhurnal — Botanical Journal*, 61(9), 1272–1276 [in Russian].

21 Serebriakov, I.G. (1962). *Ekolohicheskaia morfolohiia rastenii. Zhiznennye formy pokrytosemennykh i khvoinykh [Ecological morphology of plants. Life forms of angiosperms and conifers]*. Moscow: Vysshiaia shkola [in Russian].

22 Zaugolnova, L.B., Zhukova, L.A., Komarov, A.S., & Smirnova, O.V. (1988). *Tsenopopuliatsiia rastenii (ocherki populiatsionnoi biologii) [The Coenopopulations of Plants. Essays of Population Biology]*. Moscow: Nauka [in Russian].

23 Shapovalova, A.A. (2016). Dinamika vozrastnoi struktury prostrela luhovoho (*Pulsatilla pratensis* Mill.) v Balashovskom raione Saratovskoi oblasti [Dynamics of the age structure of the lumbago meadow (*Pulsatilla pratensis* Mill.) in the Balashov district of the Saratov region]. *Ekosistemy — Ecosystems*, 8, 59–62 [in Russian].

24 Zaugolnova, L.B. (1976). Tipy vozrastnykh spektrov normalnykh tsenopopuliatsii rastenii [Types of age spectra of normal plant coenopopulations]. *Tsenopopuliatsii rastenii. (Osnovnye poniatii i struktura) — Coenopopulations of plants. (The main definitions and structure)*. Moscow: Nauka [in Russian].