

УДК 571.5

МОНИТОРИНГ ПОПУЛЯЦИЙ ЛУННИКА ОЖИВАЮЩЕГО

М.В. Марков

Тверской государственный университет
кафедра физической географии и экологии

Lunaria rediviva L. (Cruciferae) редкий вид в Красной книге СССР был отмечен как исчезающий с сокращающимся ареалом, но не был представлен в вышедшей позднее Красной книге России. Несмотря на это, он был включен в некоторые региональные Красные книги (Московской и Тверской областей) и объявлен растением, находящимся под угрозой исчезновения. Такая неопределенность статуса делает весьма интересным мониторинг природных популяций вида в целях выявления лимитирующих факторов. В статье приводится и обсуждается соответствующая информация о структуре и семенном возобновлении в популяциях лунника на территории Центрального лесного заповедника.

Ключевые слова: статус редкого вида, лимитирующие факторы, мониторинг популяций

Лунник оживающий *Lunaria rediviva* L. (сем. Cruciferae), занесенный в Красную книгу бывшего СССР [7] как редкий и исчезающий вид с сокращающимся ареалом, не был включен в несколькими годами позже изданную Красную книгу РСФСР. В ряде региональных Красных книг, включая Красные книги Московской [8] и Тверской [9] областей, он вновь фигурирует среди рекомендованных к охране. Такая неопределенность статуса очень хорошо, на наш взгляд, отражена в очерке Т. О. Яницкой, посвященном луннику, в разделе о численности и тенденциях ее изменения: «...отмечается некоторая тенденция к локальному увеличению численности, но в ряде ранее известных местонахождений вид определенно исчез» [16, стр. 399]. Этот комментарий настолько понравился составителям Красной книги Тверской области, что он, впрочем, как и многие другие, дословно и без ссылки воспроизведен в анонимном очерке о луннике оживающем [9, стр. 92].

Именно неопределенность статуса делают популяции лунника весьма интересными объектами для внимательного изучения и мониторинга.

Lunaria rediviva – европейский вид, третичный реликт широколиственных лесов, нашедший себе убежище во время оледенения на правобережной возвышенности Средней Волги [2]. Современный ареал его на севере доходит до Балтийского моря; на западе – до Португалии, на юге – до Италии и Югославии. В России растет почти по всей европейской части, северная граница распространения проходит по территории

Ленинградской области. На востоке доходит до р. Волги. В Московской области известно около 10 изолированных местонахождений во всех ее частях, кроме восточной части [16]. В Тверской области лунник оживающий выявлен в Жарковском, Торопецком, Андреапольском, Оленинском, Западнодвинском, Нелидовском, Кувшиновском, Старицком, Фировском, Пеновском, Осташковском, Рамешковском и Селижаровском районах. Наиболее крупные популяции обнаружены в Андреапольском и Торопецком районах [9; 10].

Лунник оживающий декоративен как во время цветения, когда бывает усыпан лиловыми цветками до 1.5 см в диаметре, так и после обсеменения, когда наружные створки стручков опадают, семена осыпаются, но остаются перегородки стручков серебристо-лунного цвета, с перламутровым отливом, придающие растению нарядный привлекательный вид [1]. Возможно, поэтому лунник и получил родовое латинское название, которое происходит от латинского luna – «луна». Декоративность, однако, имеет и свою негативную сторону, делая вид привлекательным и потому уязвимым.

Всего известно 3 вида *Lunaria*, из которых на территории России встречается 2 вида – лунник оживающий (*Lunaria rediviva* L.) и лунник однолетний (*Lunaria annua* L.), а на территории Тверской – только один первый.

Являясь видом, приверженным в первую очередь к широколиственным лесам с характерной для них свитой растений травяного яруса, лунник встречается и в хвойно-широколиственных, сосновых и мелколиственных лесах.

Отдельными авторами он упоминается как редкое, исчезающее растение [2; 5–7] и включен в число охраняемых растений в Молдавии, Белоруссии и Литве. В настоящее время лунник оживающий охраняется в Беловежской пуще, Приокско-Террасном заповеднике, в Центральном-лесном государственном биосферном заповеднике [10; 11]. На территории последнего его популяции известны из заказников: «Пойма реки Белейки», «Ландшафт Сосноватка», «Урочище Провеленное» и ботанического заказника «Федоровский» в Нелидовском районе.

Еще четыре местообитания выделены как памятники природы: «Местообитание лунника оживающего Сосвятское (ручей)» и «Александровский ольс» – в Западнодвинском районе, «Пстородовское» – в Кувшиновском районе, «Лес Обуховский» – в Жарковском районе [9; 10].

Для сохранения этого редкого вида целесообразно ограничить хозяйственную деятельность человека в лесах, где произрастает лунник. Можно также вводить растение в культуру, расселять его в парках с подходящими экологическими условиями, что уже имело определенный успех.

Целью настоящей работы было исследование состояния популяций лунника оживающего и его двухлетний мониторинг на территории ЦЛБГЗ и охранной зоны в кварталах 83 и 72 (пойма р. Межи), в квартале 147 (пойма р. Ночны) и квартале 85 (пойма р. Жукопы) на постоянных площадках, расположенных в нескольких разнящихся типах местообитаний.

Конкретными задачами было: изучение морфологических и анатомических особенностей особей лунника оживающего, находившихся в разных онтогенетических состояниях, и выявление условий предпочитаемых им местообитаний по их растительному покрову; анализ численности и онтогенетических спектров пяти изучаемых популяций лунника; исследование важнейших биоморфологических показателей у особей в популяциях: высоты, числа побегов, а у каждой генеративной особи – числа плодов и семян; оценка жизнеспособности свежесобранных семян и семян из почвенного банка путем их проращивания.

Характеристика района исследования, материалы и методы

Речная сеть на территории заповедника имеет слабо врезанные русла, ограниченный водосбор и слабо дренируемую территорию. Почвенно-грунтовые воды подходят близко к поверхности и даже в сухие годы не опускаются глубже 3 – 3.5 м. Однако уровень их сильно колеблется в зависимости от климатических условий и характера рельефа.

В заповеднике сохранилось естественное разнообразие почв южной тайги. Наиболее широкое распространение имеют подзолистые, позолисто-болотные и болотные почвы. Дерново-подзолистые почвы встречаются локально (занимают не более 10 % площади). Наиболее богатые гумусом почвы формируются в нижних частях дренированных склонов за счет дополнительного притока питательных веществ с более высоких элементов рельефа. На умеренно и слабо дренированных плоских или слегка выпуклых участках водоразделов формируются оторфованные бело-подзолистые и торфяно-сероподзолистые почвы. В прирусловых частях долин ручьев и речек с хорошо выраженными водотоками и дренированными склонами долин формируются дерново-глеевые, а в ложбинах стока со слабо выраженными водотоками – перегнойно-подзолисто-глеевые и перегнойно-глеевые почвы.

Территория заповедника расположена в переходной полосе между Западно-европейским и Восточно-европейским районами континентальной области умеренного климата. В этой полосе преобладают воздушные атлантические потоки, которые часто прерываются вторжениями с севера холодных масс арктического воздуха. В розе ветров преобладают ветра южных направлений, многолетняя средняя приземная скорость ветра составляет 3.2 м/с. За год, преимущественно в теплый период года, выпадает около 740 мм осадков. Общее количество осадков

превышает суммарное испарение, при том что средняя относительная влажность воздуха равна 80 %. Средняя многолетняя температура воздуха +3.6 °С. Максимальное ее значение +38 °С, а минимальное –50 °С. Среднемесячная температура июля +17.5° С, а января –9.5 °С. Устойчивый снежный покров держится около 130 дней при средней глубине снежного покрова около 35 см.

Характерные особенности растительного покрова заповедника определяются водораздельным положением его территории. Доминирующее положение в нем (45.6 %) занимают еловые леса, которые сохранили первичную структуру и типичны для водораздельных пространств центральной части Русской равнины. По схемам ботанико-географического районирования заповедник входит в зону хвойно-широколиственных лесов, для которой характерно сложное сочетание собственно хвойно-широколиственных лесов со смешанными древостоями. В настоящее время в ЦЛГБЗ ельники представлены 18 типами леса, объединенными в 4 группы: ельники неморальные, зеленомошные, сфагновые, травяно-болотные. На территории заповедника господствуют не зональные широколиственно-еловые леса, а еловые леса южно-таежного типа. Наряду с этим сами широколиственно-еловые леса с участием липы, реже также клена, ясеня, вяза и дуба к настоящему времени сильно изменили свой характер из-за частых сплошных и выборочных рубок. В липово-еловых лесах насаждения ели достигают 1 и даже 1а класса бонитета. В древесных ярусах часто встречается осина, нередко клен остролистный, по берегам рек и ручьев – вяз голый. Из кустарников здесь представлены жимолость, волчье лыко, реже лещина. В травяном ярусе господствуют представители неморального флористического комплекса. Обычно доминирует медуница, которой сопутствуют осоки, копытень и другие виды. На менее дренируемых почвах основной фон создает ясенник пахучий с сопутствующими ему звездчаткой жестколистной и пролесником многолетним, а также рядом других видов. Из еловых лесов ЦЛГБЗ прежде всего следует указать на упомянутый выше тип елового леса с подлеском, образуемым лещиной, который приурочен к хорошо дренированным склонам и характеризуется так же, как и липово-еловые леса, господством в травяном ярусе неморальных видов – копытень, печеночница и другие виды.

Особое положение в рельефе среди еловых лесов ЦЛГБЗ занимают так называемые приручьевые ельники. Еловые насаждения в таких высокотравных ельниках имеют обычно 1-й и 2-й класс бонитета. Сомкнутость 0.6 – 0.7. Возраст колеблется от 170 до 240 лет. Из кустарников здесь нередко смородина черная. В густом ярусе высокотравья господствуют аконит, пролесник, цинна; характерны для него и папоротники: кочедыжник женский, щитовник игольчатый. Нижние части склонов заняты первичными страусниковыми сероольшаниками. В при-

террасной зоне поймы речных долин в ЦЛГБЗ расположены узкими полосами черноольхово-еловые топи.

Таким образом, хотя территория заповедника и относится к зоне хвойно-широколиственных лесов, по типологическому составу и структуре экологических рядов еловые леса относятся к южно-таежному типу с явным преобладанием растительных сообществ бореального характера. Их особенностью является отсутствие лесов неморальной структуры на водораздельных участках и слабое участие широколиственных пород в формировании древесного яруса.

В полевые сезоны 2003 – 2004 гг. исследования ценопопуляций лунника оживающего проводили на территории Центрально-лесного государственного биосферного заповедника и его охранной зоны (в Нелидовском районе по рекам Межа, Ночна, Жукопа).

Для оценки условий местообитания популяций лунника оживающего по растительному покрову и эколого-ценотического анализа сопутствующих видов по общепринятой методике было сделано 18 геоботанических описаний. Степень количественного участия видов (обилия или проективного покрытия) оценивали в баллах по шкале Браун-Бланке. Размер площади описания для лесных ценозов составлял 100 м², а для луговых – 6 м². В геоботаническом описании для каждого вида из списка проставляли баллы, взятые по большинству факторов из точечных или оптимумных экологических шкал Х. Элленберга, а по богатству и засоленности почв – из амплитудных шкал Л. Г. Раменского. Балльные оценки, характеризующие отношение видов к экологическим факторам, либо усредняли без учета обилия, либо умножали на зарегистрированное в сообществах фактическое обилие видов, выраженное в баллах шкалы Й. Браун-Бланке, принимая при этом балл «плюс» (+) за балл 1. Полученные цифры суммировали, а результат делили на сумму балльных оценок всех видов в описании, чтобы вычислить, таким образом, средний балл выраженности фактора по формуле

$$X = \frac{K_1 X_1 + \dots + K_n X_n}{K_1 + K_2 + K_3 + \dots + K_n} = \frac{\sum KX}{\sum X},$$

где X – средний балл выраженности фактора; K₁ – K_n – баллы обилия видов по шкале Браун-Бланке; X₁ – X_n – баллы по экологическим шкалам факторов. Эвритопные виды не использовали в оценке местообитаний, поскольку они индикаторной ценностью не обладают.

Эколого-ценотический анализ растительности включал построение спектров жизненных форм по К. Раункиеру и И.Г. Серебрякову [14]. Суммарный размер площадей, на которых проводили учет особей лунника, определялся общим размером его популяций и онтогенетическим состоянием учитываемых особей. Взрослые особи учитывали на площадках размером 1 м², а молодые особи (проростки, ювенильные, имма-

турные) – на площадках размером 0.5 м². Учетные площади выделяли на трансектах шириной в один метр, ориентированных перпендикулярно основному руслу реки, т. е. по профилю поймы.

Основной учет проводили в середине июля, в августе и начале сентября. У каждой особи измеряли высоту, у генеративных особей подсчитывали число побегов, число плодов и семян.

В начале ноября 2004 г. были собраны семена с пробных площадей № 3 (15 семян), № 4 (20 семян) и № 5 (20 семян) с целью их проращивания и определения их жизнеспособности.

Предварительный анализ морфологических особенностей проводили непосредственно в полевых условиях, анализируя семена, подземные и надземные вегетативные органы лунника оживающего. Для этого подсчитывали число годичных побегов и количество узлов на годичном побеге, определяли емкость почек возобновления.

Для выяснения особенностей онтогенеза лунника оживающего анализировали разновозрастные особи. Признаками, характеризующими онтогенетические состояния, считали способность к цветению, число цветоносов прошлых лет, диаметр и длину годичных приростов корневища, степень ветвления и т. д. Выделение онтогенетических (возрастных) состояний проводили по методике, предложенной Т.А. Работным [12].

На основе дискретного описания онтогенеза определяли и сравнивали спектры онтогенетических состояний разных популяций лунника оживающего, прогнозируя их устойчивость.

Для расчета плотности особей, побегов взрослого типа и уровня семенной продуктивности в пересчете на 1 м² применяли стандартные статистические параметры.

Морфологические особенности онтогенетических состояний лунника

Семена у лунника оживающего коричневые, плоские с кожистым крылом, почковидной формы, 1 мм толщиной, 10 мм длиной и 7 мм шириной. В одном плоде (сплюснутом со стороны спинок стручочке) завязывается от 1 до 4 семян. Стручочки лунника повислые, эллиптические или продолговатые, на обоих концах заостренные, до 4 – 5 см длиной и до 2.5 см шириной (рис. 1).

Семена большей частью (если не все) прорастают уже весной следующего года, т. е. после одной зимовки в почве. Прорастание надземное. Гипокотиль выносит на поверхность земли 2 семядоли овальной формы, слабо выемчатые на верхушке, с основанием, суженным в черешок (рис. 2, 3).

Длина главного корня на первом году жизни особи составляет 8–15 см при диаметре около 2 мм, и при этом по всей длине наблюдается

его ветвление. Уже к концу первого года на гипокотиле развиваются придаточные корни, которые совмещают контрактильную и всасывающую функции. Формирование системы таких корней обуславливает относительную недолговечность главного корня, который обычно отмирает не позднее 4–6-го года жизни.

В первый год жизни особь лунника, минуя стадию проростка, которая завершается отмиранием семядолей, переходит в ювенильное состояние, формирует вегетативный побег, нарастающий моноподиально и имеющий в основании несколько укороченных междоузлий (рис. 4) и две пары накрест лежащих супротивных листьев. Высота ортотропного побега ювенильного растения к концу сезона вегетации вместе с эпикотилем может составлять всего 3–5 см. Верхняя его часть к зиме отмирает, а на базальной части формируются 1–2 пазушные почки возобновления. Таким образом, в первый же год жизни намечается перевершинивание и переход к симподиальному нарастанию [4]. В верхнем из сближенных узлов базальной части формируется вегетативная почка возобновления, а базальная часть побега образует первое звено корневища. Таким образом, моноциклические побеги в первые годы жизни имеют неполный цикл развития и пониженную вегетативную мощность, но для побегов последующих порядков характерно постепенное усиление. Высота побегов взрослых растений составляет обычно 100–110 см.

Листья ювенильных растений (рис. 4, 5), а также нижние листья взрослых особей располагаются супротивно. В целом же листорасположение очередное. На полностью сформированном годичном побеге лунника оживающего присутствуют листья трех формаций: низовые – чешуевидные (наружные листья почки возобновления), срединные и верхушечные. Срединные листья – черешковые, сердцевидной формы, с неравномерно-острозубчатым краем пластинки (рис. 6) отличаются от листьев ювенильного типа более глубокой выемкой в основании и более острым окончанием, но преимущественно – более крупными размерами.

К концу каждого вегетационного периода происходит отмирание верхней части побега. Базальная часть сохраняется, являясь зоной возобновления. Совокупность сохраняющихся базальных частей (резидов) последовательно образующихся побегов составляет подземное многолетнее тело растения. Сохраняющаяся базальная часть включает 5–6 укороченных междоузлий. Зона возобновления находится в верхних узлах базальной части. Наибольшего развития достигает одна почка, в крайнем случае – две. Это свидетельствует о том, что вегетативное размножение лунника оживающего выражено слабо. Поскольку базальная часть стебля втягивается в почву, то почка возобновления закладывается под землей, а корневище становится гипогеегенным. Цветение может наступить на 8–9-м году жизни.

У генеративных растений почка возобновления приобретает большие размеры (24–40 мм). В ней присутствуют 2 чешуевидных листа, 15–20 зачатков срединных листьев и 5 прицветников с недифференцированными цветками. Таким образом, по степени сформированности побега будущего года лунник оживающий можно отнести к группе растений, в почках возобновления которых к концу лета или осени побег сформирован полностью, включая соцветия и отдельные цветки. Число зачатков срединных листьев говорит о том, что растение зацветает со второй половины июня. Поскольку величина чешуевидных листьев мала (10–15 мм) и они не выполняют функции защиты, почку можно считать открытой. Величина прочих пазушных почек не превышает 1–2 мм, емкость почек – 4–5 зачатков; чаще они отмирают, не трогаясь в рост.

В сенильном состоянии у лунника оживающего образуются вновь вегетативные побеги, не проходящие полного цикла. Определить календарный возраст взрослых растений трудно, так как параллельно нарастанию происходит постепенное отмирание корневища в базальной его части. По данным некоторых исследователей, длительность жизни особи лунника оживающего может достигать 24 лет и более.

На основе установленных морфологических признаков были выделены следующие онтогенетические (возрастные) состояния растений лунника оживающего: проростки, ювенильные, имматурные, молодые вегетативные и генеративные растения.

Проростки имеют стержневую корневую систему, 2 зеленые семядоли, выносимые на поверхность (рис. 1) и 2–4 настоящих листа. Листья располагаются супротивно, первые междоузлия укорочены.

Ювенильные растения отличаются наличием придаточных корней, побегами с укороченными базальными и удлиненными верхними междоузлиями, супротивным листорасположением, небольшой высотой – от 8 до 30 см. В природных условиях этот возрастной период длится 5–6 лет. В лабораторных условиях ювенильные особи сильно поражались трипсами (см. рис. 4–5) и, в итоге, погибали после отмирания большей части листовых пластинок.

У *молодых вегетативных* особей происходит отмирание главного корня и корневая система целиком становится придаточно стеблеродной. Высота побегов увеличивается, но обычно не превышает 50 см. Наблюдается переход к очередному листорасположению в верхней части побега.

Генеративные особи имеют хорошо сформированное, крупное корневище, диаметром до 2 см, побеги достигают в высоту 80 – 120 см.

Ведущим способом размножения является семенное размножение при почти облигатном перекрестном опылении [17]. Каждое взрослое растение образует от 1 до 30 плодов и до 75 семян. Данные В.А.Романовой [13] о том, что одна особь лунника в условиях Москов-

ской области способна сформировать от 10 до 98 плодов и от 30 до 380 семян представляются нам несколько завышенными, тем более что автор и сама отмечает невысокий процент семян, которые вызревают из тех, что завязываются. Наибольшее число проростков отмечено на открытых пространствах или же на участках с небольшой густотой произрастания лунника оживающего. Это означает, что семенное возобновление лунника под пологом или при соседстве взрослых растений этого вида затруднено. Видимо, сказывается тормозящее влияние на всходы физиологически активных выделений корней. Устойчивость популяций обеспечивается регулярным возобновлением многолетнего растения.

На основе проведенного нами морфологического анализа можно заключить, что лунник оживающий на территории Тверской области – травянистый симподиально возобновляющийся короткокорневищный поликарпический многолетник, временнорозеточный гемикриптофит.

Анатомическая структура надземных и подземных органов лунника

Главный корень лунника оживающего в первичной структуре диархный, причем первичная структура быстро заменяется вторичной. Вторичная ксилема располагается двумя отчетливыми группами, чередуясь с широкими первичными радиальными лучами. Паренхима подвергается лишь частичному одревеснению, камбиальная зона выражена слабо. Все клетки паренхимы заполнены крахмалом. Перидерма образована 7–8 слоями клеток, клетки перидермы подвергаются слабому опробковению, из-за чего реакция на суберин отсутствует. Придаточные корни сходны по структуре с главным корнем, но деятельность камбия здесь более заметна, как и формирование многочисленных (до 9) вторичных радиальных лучей [15].

Гипокотиль имеет стеблевое строение и мощную первичную кору, образованную 9–10 слоями крупных паренхимных клеток с межклетниками. Сердцевина состоит из 12–16 клеток по радиусу. В области ксилемы образуется одно одревесневшее кольцо с небольшим количеством первичных и вторичных сосудов. Проводящие элементы флоэмы также образуют сплошное кольцо. Во внутреннем слое коры хорошо выражена эндодерма. Наружные оболочки периферических клеток коры имеют колленхиматозные утолщения. Если первичная кора покрыта эпидермисом, то при вторичных преобразованиях первичная кора сдувается и образуется перидерма.

Интересно проследить анатомические особенности монокарпического побега и сравнить верхнюю отмирающую часть с базальной, остающейся в составе многолетнего тела растения.

Стебель в верхней своей части покрыт эпидермисом. Под ним располагается 1–2 слоя колленхимных клеток, которые в области ребер лежат в 4–5 слоев.

Первичная кора состоит из 10–12 слоев клеток с относительно крупными межклетниками. В коре встречаются одиночные волокна. Перициклическая зона выражена слабо и представлена паренхимой. Первичная пучковая структура скоро становится сплошной, одревесневает, межпучковый камбий образует волокна либриформа. Сердцевинные лучи узкие. Флоэма располагается отчетливыми группами, на месте протофлоэмы формируются волокна. Возникает сердцевинная полость.

Базальная часть стебля отличается рядом особенностей. Благодаря тому, что в перициклической паренхиме закладывается феллоген, перидерма из трех слоев клеток формируется очень скоро, а первичная кора слущивается. Камбий работает активно и образует более широкое кольцо ксилемы и флоэмы. Деятельность камбия сохраняется и в последующие годы, благодаря чему образуются отчетливо выраженные годовичные кольца. Со временем деятельность камбия затухает, а годовичные кольца становятся уже.

Эколого-ценотический анализ местообитаний лунника оживающего

Об экологических условиях, свойственных местообитаниям лунника оживающего, можно судить по экологическим предпочтениям видов растений, с которыми лунник делит эти местообитания. Здесь будут информативными сведения о биоморфологии сопутствующих видов, которые представлены в виде спектров жизненных форм и морфологических типов, а также сведения об отношении этих видов к основным экологическим факторам, полученные из классификаций экологических групп и из экологических шкал.

В табл. 1 приведены данные о распределении видов растений в изученных сообществах с лунником по экологическим группам, выделяемым на основе отношения к условиям влажности, а в табл. 2 – по экологическим группам, выделяемым на основе отношения к освещенности.

Судя по данным табл. 1, в фитоценозах, предпочитаемых лунником оживающим, увлажнение достаточное или влажно-лесное, которое свойственно лесам, расположенным на хорошо дренируемых участках пойм рек.

Для всех трех типов местообитаний характерна высокая доля мезофитов. В сероольшаниках это адокса мускусная (*Adoxa moschatellina*), копытень европейский (*Asarum europaeum*), зеленчук желтый (*Lamium galeobdolon*), пролесник многолетний (*Mercurialis perennis*) и др. Значительно участие мезогигрофитов, среди которых таволга вя-

золистная (*Filipendula ulmaria*), недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere*), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*). На пойменных лугах по сравнению с другими двумя местообитаниями резко возрастает (до 18 %) доля гигрофитов и среди них: селезеночник очереднолистный (*Chrysosplenium alternifolium*), подмаренник болотный (*Galium palustre*), страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*).

Таблица 1

Соотношение экологических групп растений по отношению к влажности в травостое фитоценозов с участием лунника оживающего (в %)

Экологические группы	Сероольхово-разнотравные леса		Пойменные луга		Ельник липово-широкотравный	
	Число видов	% к общ.числу видов	Число видов	%	Число видов	%
Мезофиты	44	70.0	19	41.0	19	64.0
Мезогигрофиты	17	27.0	19	41.0	10	33.0
Гигрофиты	2	3.0	9	18.0	1	3.0

Хорошо понимая некоторую субъективность и потому условность выделения трех названных групп, соотнесем эти данные с данными точечных экологических шкал (по фактору F), приведенными в табл. 1. Согласно этим данным в ельнике липово-широкотравном почвы среднеувлажненные (ступени 6.3–6.4), а в сероольхово-разнотравных лесах (6.0–6.9) и луговых местообитаниях (6.2–6.8) влажные не просыхающие.

Во всех исследованных местообитаниях лунника (табл. 2) преобладали теневыносливые виды растений (майник двулистный *Maianthemum bifolium*, кислица обыкновенная *Oxalis acetosella*, вороний глаз четырехлистный *Paris quadrifolia* и др), что свидетельствует о создании в них условий значительного затенения.

Анализируя видовой состав в эколого-ценотическом отношении, можно отметить следующее.

В сероольшаниках преобладали травы неморального комплекса (табл. 3), такие, как бор развесистый (*Milium effusum*), борец высокий (*Aconitum exselsum*), воронец колосистый (*Actaea spicata*), пролесник многолетний, хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*), страусник обыкновенный, колокольчик широколистный (*Campanula latifolia*), медуница неясная (*Pulmonaria obscura*), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*), фиалка удивительная (*Viola mirabilis*). На втором месте находились виды растений черноольшаниковой свиты: дудник лесной (*Angelica sylvestris*), кочедыжник женский, бодяк огородный (*Cirsium*

oleraceum), таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria*), гравилат речной (*Geum rivale*), звездчатка дубравная (*Stellaria nemorum*). Вместе с тем в травостое участвовало немало бореальных видов (аюкса мускусная, сныть обыкновенная, чистец лесной (*Stachys sylvatica*)) и растений пойменных лугов (ежа сборная (*Dactylis glomerata*), луговик дернистый (*Deschampsia caespitosa*), будра плющевидная (*Glechoma hederacea*), чина луговая (*Lathyrus pratensis*), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys*)).

В ельнике липово-широкотравном преобладали растения черноольшаниковой свиты, травы неморального комплекса и бореальных лесов. Встречались также виды пойменных и суходольных лугов – горичет кукушкин *Coronaria flos-cuculi* – и экотонных сообществ – «опушечники» (герань лесная *Geranium sylvaticum*).

В травостое пойменных лугов доминировали водно-болотные растения (растения низинных болот и сырых лугов) – полевица побегоносная (*Agrostis stolonifera*), вейник седеющий (*Calamagrostis canescens*), хвощ болотный (*Equisetum palustre*), ситник развесистый (*Juncus effuses*), вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris*), двукисточник тростниковый (*Phalaroides arundinacea*), горец перечный (*Polygonum hydropiper*), шлемник обыкновенный (*Scutellaria galericulata*). Были представлены многие виды растений черноольшаниковой свиты и пойменных лугов, а также сорные растения (яснотка пурпурная (*Lamium purpureum*) и пикульник обыкновенный (*Galeopsis tetrahit*)) и растения «опушечники».

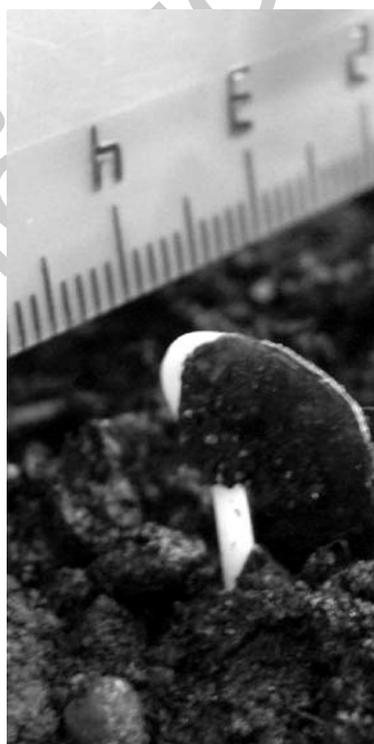
Таблица 2

Спектр экологических групп растений по их отношению к освещенности в травостое фитоценозов с участием лунника оживающего

Экологические группы	Сероольшово-разнотравные леса		Пойменные луга		Ельник липово-широкотравный	
	Число видов	% от общ. числа видов	Число видов	%	Число видов	%
Теньвыносливые	37	58.7	27	67.5	21	70.0
Тенелюбивые	22	35.0	10	25.0	8	26.7
Светолюбивые	4	6.3	3	7.5	1	3.3



Р и с . 1. Стручочки лунника со зрелыми семенами



Р и с . 2. Надземное прорастание семени лунника



Р и с . 3. Проростки лунника





Р и с . 5. Первый настоящий лист (со следами повреждения трипсами)



Р и с . 6. Взрослая вегетативная особь лунника

Характеризуя фитоценозы сравниваемых местообитаний по спектру жизненных форм К. Раункьера, следует во всех трех случаях отметить ожидаемое преобладание гемикриптофитов (табл. 4) и довольно высокий процент корневищных геофитов. В спектре сероольшаников были также представлены травянистые хамефиты, а в спектре пойменных лугов – нанофанерофиты. Во всех трех местообитаниях встречались лишь немногочисленные виды однолетников терофитов.

Т а б л и ц а 3

Эколого-ценотическая характеристика травостоя в исследованных местообитаниях лунника

Эколого-ценотические группы	Серо-ольшово-разнотравные леса		Пойменные луга		Ельник липово-широкотравный	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
Неморальные (Nm)	17	25.3	2	4.5	8	27.6
Растения черноольшаников (Nt)	14	21	9	20.5	12	41.4
Бореальные (Br)	9	13.4	7	16	5	17.2
Растения пойменных лугов (MFr)	10	15	5	11.4	2	7
Водно-болотные (Wt)	5	7.5	13	29.6	-	-
Растения суходольных лугов (MDr)	3	4.5	2	4.5	1	3.4
Растения сухих боров (Pn)	4	6.0	2	4.5	-	-
Сорные растения (Rd)	2	2.9	2	4.5	-	-
«Опушечники» (E _x E _d)	2	2.9	2	4.5	1	3.4
Растения олиготрофных болот (Olg)	1	1.5	-	-	-	-

Данные по соотношению биоморфологических типов травянистых растений в исследуемых фитоценозах представлены в табл. 5. Из них явствует преобладание во всех сообществах с участием лунника длинно- и короткокорневищных многолетних растений. Все остальные

биоморфологические типы были представлены лишь небольшим числом видов.

Таблица 4

Спектр жизненных форм по К. Раункиеру для травостоев исследуемых местообитаний

Биологические типы по Раункиеру	Серо-ольховоразнотравные леса		Пойменные луга		Ельник липово-широколистный	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
Гемикриптофиты (Н)	39	60.0	27	61.4	21	72.5
Геофиты (G)	10	15.0	5	11.3	4	13.8
Гемикриптофиты и геофиты (Н,G)	7	11.0	6	13.6	3	10.3
Терофиты (Т)	1	2.0	3	6.8	1	3.4
Хамефиты травянистые (С)	4	6.0	-	-	-	-
Хамефиты (Z)	1	2.0	-	-	-	-
Терофиты и полупаразиты (Т,V)	1	2.0	-	-	-	-
Нанофанерофиты (N)	-	-	1	2.3	-	-
Хамефиты и нанофанерофиты (Z, N)	-	-	1	2.3	-	-
Гидрофиты и геофиты (А, G)	1	2.0	-	-	-	-

В сероольшанике были заложены пробные площади № 3 и № 5. Здесь в древостое, кроме ольхи серой, единично встречались ель, береза повислая, вяз голый. Своеобразие этому местообитанию придавала высокая сомкнутость подлеска и подроста при большом видовом разнообразии подлеска и травяно-кустарничкового яруса. Среднее обилие лунника оживающего здесь составило 2 – 3 балла по шкале Браун-Бланке, что позволило ему войти в число доминантов травяно-кустарничкового яруса.

Липово-широколистный ельник, где была заложена пробная площадь № 2, представлял собой достаточно редкий фрагмент пойменного леса с содоминированием липы и вяза шершавого в древесном ярусе. Сомкнутый подлесок здесь отсутствует, а травяно-кустарничковый ярус имеет невысокое проективное покрытие и мень-

шее по сравнению с предыдущим ценозом видовое разнообразие. Единственным ярко выраженным доминантом можно считать лунник оживающий. Поскольку здесь вообще отсутствует возобновление ели европейской, можно предположить в перспективе смену ее широколиственными породами.

В луговых сообществах прируслового вала и средней по высоте части центральной поймы были заложены две постоянные пробные площади (№ 1 и № 4). Эти сообщества отличает сравнительно небольшое видовое разнообразие и чередование фрагментов, в которых травостой сформирован одним – тремя основными доминантами, дающими практически 100%-проективное покрытие. В роли этих доминантов могут выступать таволга вязолистная, крапива двудомная, страусник, двукосточник и лунник оживающий. Здесь в условиях наибольшего богатства почвы лунник занимает доминирующее положение на небольших по площади участках (8–10 м²), обычно соседствуя с таволгой вязолистной и страусником, есть варианты содоминирования его с нитрофилом – крапивой двудомной.

Таблица 5

Соотношение биоморфологических типов травянистых растений в исследуемых местообитаниях

Жизненные формы	Серо-ольхово-разнотравные леса		Пойменные луга		Ельник липово-широколистный	
	Число видов	% от общ. числа видов	Число видов	%	Число видов	%
Длиннокорневищные (Dk)	26	40.6	24	54.5	12	40.0
Коротkokорневищные (Kk)	19	29.5	11	25.0	10	33.3
Рыхлодерновинные (Rd)	4	6.3	1	2.3	3	10.0
Монокарпические малолетники (Mo)	1	1.6	3	6.8	1	3.3
Наземноползучие (Np)	6	9.4	2	4.5	1	3.3
Кистекорневые (Kc)	3	4.7	-	-	1	3.3
Стержнекорневые (Ck)	1	1.6	-	-	2	6.8
Плотнодерновинные (Pd)	1	1.6	1	2.3	-	-
Кустарнички (Ks)	2	3.1	-	-	-	-
Луковичные (L)	1	1.6	-	-	-	-

Травянистые лианы (Li)	-	-	1	2.3	-	-
------------------------	---	---	---	-----	---	---

Спектры онтогенетических состояний пяти исследуемых популяций лунника оживающего

В табл. 6 представлены спектры возрастных (онтогенетических) состояний для пяти популяций лунника оживающего, которые можно сопоставить между собой, оценивая их теперешнее состояние, а также провести сравнение с результатами прошлых лет.

Таблица 6

Спектры онтогенетических (возрастных) состояний для популяций лунника оживающего на постоянных пробных площадках

Возрастные состояния	S - 1		S - 2		S - 3		S - 4		S - 5	
	Число	В % от общ. числа	Число	%	Число	%	Число	%	Число	%
Проростки	8	6.4	8	7.7	20	5.6	30	9.0	18	11.2
Ювенильные	38	29.6	23	22.1	100	28.1	80	23.8	35	21.7
Имматурные	30	23.4	31	29.8	89	25.0	73	21.9	37	23.0
Виргинильные	16	12.5	18	17.3	69	19.3	72	21.5	25	15.6
Генеративные	36	28.1	24	23.1	78	22.0	80	23.8	46	28.5

Пробная площадь № 1 включает локус луговой популяции лунника оживающего, расположенный на участке прируслового вала р. Межа. Участок регулярно затопляется в период весеннего и осеннего паводков на срок порядка 2–5 дней, расположен в непосредственной близости от русла у реки. Локусом представлена полночленная популяция нормального типа, в возрастном спектре которой фигурируют особи всех возрастных состояний. Плотность популяции в среднем составляет 2.6 ± 0.1 особей /м², или 3.1 ± 0.1 побегов (как счетных единиц). Виргинильные особи составляют 87 %, причем основная их часть приходится на ювенильные. Уровень семенной продуктивности в этой популяции значительно менялся по годам. Если в 2004 г. на один квадратный метр в среднем формировалось 38.4 ± 0.1 семян, то в 2003 г. этот показатель составил 289 ± 0.2 семян/м². По данным 1994 г., плотность популяции, число побегов взрослого типа и уровень семенной продуктивности были выше – 5.3 ± 1.9 особей /м², 11.4 ± 4.7 побегов /м² и соответственно 498.5 ± 0.3 семян/м².

Пробная площадь № 2 заложена для описания популяции лунника оживающего в липово-широкотравном ельнике, который расположен

на участке центральной поймы (р. Межа), по-видимому, регулярно, но не надолго заливаемом в период паводков. Почва здесь имеет тяжелый гранулометрический состав (средний суглинок). Особи данной популяции лунника имеют низкие показатели мощности, семенной продуктивности, равной 26 ± 0.1 семян/ m^2 , и средней плотности – 2.6 ± 0.1 особей/ m^2 . Побеги взрослого типа составляют 1.6 ± 0.1 . Найдены стареющие генеративные и субсенильные особи. Как и в 1994 г., в спектре возрастных состояний преобладали виргинильные (ювенильные и имматурные) особи. Значение семенной продуктивности составляло 0.6 ± 0.5 семян/ m^2 . Плотность активной части популяции была низкой.

Пробная площадь № 3 была заложена в сероольшанике. Здесь русло реки подходит непосредственно к краю долины, а прирусловый вал плавно переходит в надпойменную террасу, притом остальные элементы поймы не выражены. Популяция лунника оживающего расположена на прирусловом валу, и фрагменты ее простираются в сторону русла и выходят на террасу долины. Ее граница проходит в одном метре от уреза воды на склоне северо-восточной экспозиции (уклон 3). В южной граница полностью совпадает с границей сероольшаника и ельника, расположенного на первой надпойменной террасе долины р. Ночны. Данная территория частично заливается на непродолжительное время только во время высоких паводков. Популяция имеет среднюю плотность – 3.6 ± 0.2 особи/ m^2 , 3.8 ± 0.1 побегов/ m^2 . Общая площадь популяции относительно велика, по сравнению с другими, и составляет около $200 m^2$. Ее возрастной спектр имеет большое сходство со спектром луговой популяции (пробная площадь № 1), и так же в нем преобладает виргинильная группа особей. Вместе с тем популяцию можно отнести к нормальному и полночленному.

Семенная продуктивность в 2004 г. составила 41.4 ± 0.1 семян/ m^2 и в 2003 г. – 32.4 ± 0.3 семян/ m^2 . По данным 1994 г., эта популяция также была отнесена к нормальному типу, но основные ее показатели были намного выше. Так, плотность особей составляла 7.9 ± 1.7 на $1 m^2$, плотность побегов взрослого типа – 11.8 ± 2.0 на $1 m^2$, а уровень семенной продуктивности 133.6 ± 0.02 семян/ m^2 .

Пробная площадь № 4 располагалась на повышении центральной поймы, ограниченном старицами, в семи метрах от основного русла р. Жукопы. Данную популяцию лунника оживающего можно отнести к нормальному типу. Плотность особей здесь составила 3.4 ± 0.01 на $1 m^2$ при плотности побегов взрослого типа – 1.9 ± 0.1 на $1 m^2$. Спектр возрастных состояний имеет два нечетко выраженных максимума: первый приходится на ювенильные, второй – на взрослые генеративные особи. Значение семенной продуктивности составило 44.1 ± 0.6 семян/ m^2 . Поскольку ранее лунник на данной площади не исследовали и учет особей не проводили, сопоставить эти данные было не с чем.

В результате проведенных исследований нами было обнаружено, что чаще всего лунник оживающий встречается в сероольхово-разнотравных лесах и на пойменных лугах. Намного реже это редкое растение можно найти в ельнике липово-широколистном. В качестве основной причины сокращения численности лунника оживающего и сужения его ареала были указаны крупные сборы декоративного растения для продаж (Красная книга СССР, 1978). На сегодняшний день главными лимитирующими факторами являются: вырубка лесов, изменение гидрологического режима рек в результате осушения болот, уплотнение почвы – выпас и прогон скота, вытаптывание (Красная книга Тверской области, 2002). Исчезновение лунника оживающего также связано с меняющимися естественными условиями произрастания, главным образом с вырубкой широколиственных и смешанных лесов. На месте вырубок вырастают мелколиственные и хвойные леса, поэтому происходит смена травостоя – неморальные виды сменяются бореальными. В новых условиях возобновление может быть ограничено и насекомыми-фитофагами, способными погубить даже ювенильные растения.

Автор благодарен дипломнице ТИЭП Ж.Я. Михайлюк за помощь в проведении наблюдений в природных популяциях лунника.

Список литературы

1. Бесков И. Зимний букет // Юный натуралист. 1976. №11. С. 46.
2. Буш. Н. А. Ботанико-географический очерк Европейской части СССР и Кавказа. М.: АН СССР, 1936. 326 с.
3. Быков Б. А. Ботанический словарь. 2-е изд. Алма-Ата: Наука, 1973. 214 с.
4. Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И. Ботаника: Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1978. 480 с.
5. Денисова Л. В., Белоусова Л.С. Редкие и исчезающие растения. М.: Лесная промышленность, 1974. 151 с.
6. Котов М. И. Редкие, эндемичные и исчезающие виды растений и необходимость их охраны // Охрана природы и заповедное дело. 1962, №7. С. 50–53.
7. Красная книга: дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / под ред. акад. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1975. 204 с.
8. Красная книга Московской области. М.: Аргус: Рус. ун-т, 1998. 560 с.
9. Красная книга Тверской области. Тверь: ООО «Вече Твери»: ООО «Изд-во АНТЭК», 2002. 256 с.

10. Марков М.В. Редкие и нуждающиеся в охране сосудистые растения Тверской области: материалы к Красной книге Тверской области. Тверь: ТИЭП, 2001. 160 с.
11. Миняев Н. А., Конечная Г. Ю. Флора ЦЛГЗ. М.: АН СССР: Ботаник-ин-т им. В.Л. Комарова: Наука, 1976. 104 с.
12. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника / под ред. Е. М. Лавренко и др. М.; Л.: АН СССР, 1950. Вып. 6. С. 7 – 204.
13. Романова В.А. Лунник оживающий // Биологическая флора Московской области. 1984. Вып. 7. С. 98 – 110.
14. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника / под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. М.; Л.: Наука, 1964. Страницы
15. Эзау К. Анатомия семенных растений / под ред. А. Л. Тахтаджяна. М.: Мир, 1980. 558 с.
16. Яницкая Т.О. Лунник оживающий // Красная книга Московской области. М., 1998. С. 399–400.
17. Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München, 1928. Bd. 6, Abt. 1.

GEOGRAPHY AND ECOLOGY OF LUNARIA REDIVIVA

M.V. Markov

Tver State University

Lunaria rediviva L. (Cruciferae) a rare species from the Red book of the former USSR was mentioned as disappearing with a decrease of a distribution area but wasn't presented in the published later Red book of Russia. Nevertheless it was then presented again in some regional Red books (Moscow, and Tver regions) and declared as endangered plant. Such uncertain status makes it of interest to monitor some natural populations of this species to reveal factors responsible for limitation of its distribution area. Some reliable information on a population structure and seed reproduction in the Central Forest Reserve is presented and discussed.

Keywords: *status of a rare species, limiting factors, population monitoring*

Об авторах:

МАРКОВ Михаил Витальевич – д. б. н., профессор кафедры физической географии и экологии ТвГУ, e-mail: markovsmail@gmail.com