

УДК 574.3

**СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ СПОРОФИТА УЖОВНИКА
ОБЫКНОВЕННОГО – *ORHIOGLOSSUM VULGATUM* L.
(ORHIOGLOSSACEAE) В НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ
«ОРЛОВСКОЕ ПОЛЕСЬЕ»**

Ж.Г. Силаева¹, Н.М. Державина², М.Н. Абадонова³

¹Орловский государственный аграрный университет им. Н.В. Парахина, Орел

²Орловский государственный университет им. И.С. Тургенева, Орел

³Национальный парк «Орловское полесье, п. Жудерский,
Орловская область

Впервые на территории Орловской области проведена оценка современного состояния ценопопуляции (ЦП) спорофитов *Ophioglossum vulgatum* L. ЦП спорофитов ужовника обыкновенного исследована в 2017 году на территории НП «Орловское полесье». Особенностью демографической структуры изученной ЦП является высокая плотность особей, отсутствие субсенильной и сенильной онтогенетических групп и высокая численность виргинильных растений. Показано, что в исследованном ценозе *ужовник* образует нормальные, дефинитивные ЦП. Самоподдержание обеспечивается высокой продолжительностью жизни спороносящих растений и вегетативным размножением с омоложением потомства. Установлено, что важным лимитирующим фактором в распространении вида является трофность и увлажнение почвы. Устойчивое сосуществование с конкурентами возможно благодаря фитопатентности вида, а его экопатентность обеспечивает оптимальное использование скудных условий экотопа. Исследование ЦП позволяет говорить о волнообразно-сукцессивном типе ее динамики.

Ключевые слова: *Ophioglossum vulgatum*, онтогенез, онтогенетическая структура, виталитет, динамика, стратегия вида.

DOI: 10.26456/vtbio78

Введение. Катастрофически сокращающееся мировое биоразнообразие требует в качестве первоочередной задачи сохранение как отдельных исчезающих видов, так и целых экосистем. Значительное место в наши дни в числе нуждающихся в охране занимают редкие виды растений. Для разработки мер по охране и восстановлению популяций этих видов необходима комплексная оценка и мониторинг их состояния.

В ботанической литературе приводятся обширные сведения о ценопопуляциях (ЦП) редких видов цветковых растений, занесенных в

Красные книги разного ранга. Споровые растения, в том числе и папоротники, в этом смысле остаются малоизученной группой.

В качестве объекта исследования избрана ЦП спорофита равноспорового папоротника *Ophioglossum vulgatum* L. – ужомника обыкновенного. Этот циркумбореальный вид распространен в Евразии, Северной и Южной Америке, Северной и Южной Африке, на Индостане (Филин, 1995). В России встречается в европейской части, на Урале, в Западной и Восточной Сибири (Шмаков, 2009). Ужомник обыкновенный, как редкое растение, включен в Красные книги многих областей России (Красная книга Смоленской области, 1997; Красная книга Нижегородской области, 2005; Красная книга Калининградской области 2010; Красная книга Республики Татарстан, 2016; Красная книга Волгоградской области, 2017) и др.

В силу своей древности представители семейства *Ophioglossaceae* существенно отличаются от других равноспоровых папоротников, прежде всего, своеобразием двух фаз цикла воспроизведения (гаметофитов и спорофитов) и, вытекающими отсюда, специфическими чертами популяционной жизни. Одна из таких особенностей *Ophioglossum vulgatum* – наличие в цикле воспроизведения бесхлорофилльных облигатно микоризных подземных гаметофитов, живущих от 8 до 10 лет (Арнаутова, 2008). Поскольку их изучение требует перекапывания всей территории луга, мы не ставили перед собой задачу анализа их поселений.

Фотосинтезирующий дефинитивный спорофит тоже имеет ряд существенных черт, отличающих его от других равноспоровых папоротников. На коротком ортотропном эпигеогенном ризоме из его верхушечной почки ежегодно развивается обычно одна гемидиморфная вайя, у которой отсутствует "улиткообразное листосложение". Она дифференцирована на структурно и функционально разные части: стерильную и фертильную. Стерильная включает: влагалищевидное основание (защитная функция), общий черешок, называемый филломофором, который несет трофофор, эллиптической, яйцевидной или узко-яйцевидной формы (ассимиляционная функция). Фертильная часть – это спорофор: колосок на ножке (спороносящая функция) (Филин, 1995). Заложение вайи и выход ее на поверхность напоминает интравагинальные побеги цветковых растений, поскольку вайя, выходя из-под земли, пробивает влагалище предшествующей вайи.

Корневая система – первично гоморизная, из примитивных слабо суккулентных контрактильных корней, лишенных корневых волосков. Поглощение веществ из почвенного раствора происходит благодаря облигатной эндотрофной везикулярно-арбускулярной микоризе (Berch, Kendrick, 1982). Еще одна особенность спорофита –

корнеотпрысковость: способность к эффективному вегетативному размножению посредством придаточных почек на корнях (Филин, 1995) (рис. 1, 2). Н. К. Goswami (2007) пишет, что новые растения у ряда уховников (в том числе и уховника обыкновенного) образуются на подземных столонах. Эта точка зрения, безусловно, требует уточнения.



Рис. 1. Корневой отпрыск *Ophioglossum vulgatum* на фрагменте корня материнского спорофита



Рис. 2. Онтогенез спорофита *Ophioglossum vulgatum*: 1 – ювенильное, 2 – имматурные, 3 – виргинильные, 4 – спороносящие растения

С учетом вышесказанного можно считать, что по жизненной форме спорофит *Ophioglossum vulgatum* представляет собой короткочерешный, корнеотпрысковый, летнезеленый геофит.

Для названия свободноживущих поселений спорофитов и гаметофитов Н.И. Шорина (1991) предлагает термин "гемипопуляция". Особи проходят онтогенез в пределах гемипопуляций спорофитов и гемипопуляций гаметофитов, соответственно. Онтогенез спорофитов начинается с зиготы и заканчивается отмиранием данного экземпляра, онтогенез гаметофитов начинается со споры и завершается его отмиранием после оплодотворения, этапов развития спорофита или естественного старения. Однако термин «гемипопуляция» не распространяется на вариант, когда спорофиты и гаметофиты обитают в разных средах одного фитоценоза, как в случае с ужом обыкновенным. Помимо термина «гемипопуляция» для поселений каждой из фаз цикла предлагали разные названия: «популяция» (Науялис, 1989), «семипопуляция» (Барабанщикова, 2002), «субпопуляция» (Гуреева, 2001), считая, что субпопуляции спорофитов и гаметофитов состоят из отдельных локусов. Однако термин «субпопуляция» уже использован А.А.Урановым (1977) как раз для названия ценопопуляционных локусов растений, которые представляют собой любые участки ЦП.

В связи с занятостью предлагаемых терминов в своей работе мы пользуемся термином «ценопопуляция» спорофитов как «конкретная совокупность организмов в ценозе» (Ценопопуляции растений, 1988) и говорим о поселениях спорофитов и гаметофитов в ее пределах.

Мы поставили перед собой задачу оценить важнейшие особенности современного состояния ЦП спорофитов: структурные (демографию, размещение особей в пространстве, жизненность); количественные (численность и плотность) и некоторые функциональные (способ самоподдержания) и на этой основе дать оценку перспектив ее развития.

Методика. ЦП спорофитов ужом обыкновенного изучена в 2017 году на территории НП «Орловское полесье»: Хотынецкий р-н, окрестности д. Изморознь, юго-западный край квартала 67 Тургеневского участкового лесничества. Координаты: 53⁰13' 849" с. ш., 35⁰20'682" в. д.

Популяция входит в состав мезофитного злаково-разнотравного закустаренного ивами луга, общей площадью около 50 кв. м. Из древесной растительности помимо ив (*Salix aurita* L., *Salix cinerea* L., *Salix myrsinifolia* Salisb.), присутствуют: *Ulmus glabra* Huds., *Rubus caesius* L (рис. 3).



Рис. 3. Вид фитоценоза, в котором изучена ЦП *Ophioglossum vulgatum* L.

Сообщество имеет общее проективное покрытие порядка 90%. Видовая насыщенность луга довольно велика – 70 видов. Высота травяного яруса – от 30 до 50 см. Преобладающие травянистые растения: *Alchemilla vulgaris* L., *Carex contigua* Норре, *Carex hirta* L., *Campanula patula* L., *Equisetum arvense* L., *Festuca pratensis* Huds., *Geum rivale* L., *Geranium palustre* L., *Geranium pratense* L. *Lysimachia nummularia* L., *Poa pratensis* L., *Viola canina* L.

Экологическая оценка местообитаний *Ophioglossum vulgatum* проведена на основе геоботанических описаний по традиционным методикам. Флористические списки обработаны по индикаторным шкалам Д.Н. Цыганова (1983) в компьютерной программе EcoScaleWin (авторы: Грохлина, Ханина, 2006). Рассчитаны: реализованная (REV) экологическая валентность, которая сопоставлена с потенциальной (PEV) по шкалам Д.Н. Цыганова (1983), а также коэффициенты экологической эффективности (*K ec. Eff*), индексы толерантности по климатическим (*It клим.*) и эдафическим факторам (*It почв.*) и обобщенный индекс толерантности (*It₀*) (Жукова, 2004).

В пределах ценопопуляции проанализированы 10 пробных площадок размером 1м². Как видно на фото 2, *Ophioglossum vulgatum* – гомобластное растение, поэтому четко идентифицировать растения разных онтогенетических состояний прегенеративного периода весьма затруднительно. Сложно ориентироваться и на комплекс критериев, базирующихся на анализе выкопанных растений (размеры трофофора, число придаточных корней и степень выраженности ризома), которые использовали М.А. Полянская и Л.А. Жукова (2011), описавшие онтогенез спорофита этого папоротника. Учитывая вегетативную подвижность уховника, мы воспользовались фитоценотической счетной единицей: числом надземных частей растений (материнских спорофитов и корневых отпрысков), поскольку ее применение не требует раскопок.

Для интегральной оценки ЦП использованы различные демографические показатели: индекс возрастности (Δ) (Уранов, 1975), индекс эффективности (ω) (Животовский, 2001), индекс восстановления (I_v) (Жукова, 1995). Тип ЦП определен по классификациям А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и «дельта-омега» (Животовский, 2001). Жизненность (виталитет) ЦП оценена по методике Ю.А. Злобина (1989).

Результаты и обсуждение. В данном фитоценозе ужовник предпочитает достаточно освещенные участки луга, произрастая равномерно по всей площади. По краям фитоценоза, под пологом кустарников были отмечены и слабо агрегированные скопления, состоящие преимущественно из молодых растений (рис. 4).

Общая численность надземных частей спорофитов составила 170 шт. Средняя высота виргинильных растений (как наиболее многочисленной группы) варьировала в пределах $8,51 \pm 0,17$ см., а спороносящих – $11,1 \pm 0,4$ см. На начало июня спороносные колоски у репродуктивных растений уже были сформированы, но спороношение еще не наступило (рис. 4).



Рис. 4. Скопление *Ophioglossum vulgatum* L.

Анализ экологической амплитуды *O. vulgatum* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) позволил установить потенциальные границы толерантности вида по отношению к основным экологическим факторам (табл. 1). Оказалось, что *O. vulgatum* обладает довольно широкими потенциями по отношению к комплексу экологических факторов и выступает в качестве стеновалента (СВ) лишь по факторам тропности и увлажнения почвы. По омброклиматическому фактору –

занимает позиции гемистеновалента. По шкалам континентальности и богатства почв он гемизэвивалентен. По температурному и криоклиматическому показателям папоротник мезовалентен и лишь по шкале континентальности и освещенности эвивалентен, охватывая достаточно широкий диапазон условий (табл. 1).

Однако в реальности исследованная ЦП приурочена к более узкому диапазону как климатических, так и почвенных условий, о чем свидетельствуют результаты обработки геоботанических описаний местообитания ЦП с помощью программного комплекса EcoScaleWin.

Коэффициенты экологической эффективности указывают на то, что наибольшее экологическое пространство освоено видом по криоклиматическому (Cr) (К.ес.эфф.=75%) и термоклиматическому (Тм) (К.ес.эфф.=69%) факторам, наименьшее – по омброклиматическому (Om) фактору (К.ес.эфф.= 49%). Обобщенный индекс толерантности ($I_t=0,56$) позволяют заключить, что *O. vulgatum* мезобионтен (МБ) по отношению к комплексу факторов (табл.1).

Важным лимитирующим фактором в распространении вида является трофность и увлажнение почвы. О зависимости вида от богатства почвы свидетельствует тот факт, что большое число молодых растений (ювенильных и имматурных) обнаружено на кучках лосиного помета. А его фитоценотическая приуроченность – мезофитный луг – указывает на потребность в достаточном увлажнении и аэрируемости почвы. Эти сведения подтверждаются наблюдениями и данными, приводимыми другими авторами (Филин, 1995; Куприянов, 2009; Разживина, Байдарова, 2009; Любезнова, Мардашова, 2017).

Таким образом, в целом в НП «Орловское полесье» амплитуда экологического пространства ЦП *Ophioglossum vulgatum* не выходит за пределы диапазонов экологического ареала вида.

Кроме этого, важно учитывать, что потенциальная экологическая ниша этого вида может быть уже освоена конкурентами, что, несомненно, ограничивает его экологическое пространство. В этом случае проявляет себя правило конкурентного исключения. Говоря о консортивных связях, необходимо упомянуть, *O. vulgatum* – облигатный микотроф и его питание зависит от гриба рода *Fusarium* (Филин, 1997).

Известно, что наиболее отзывчивыми на изменение эколого-ценотической обстановки среды является возрастная и виталитетная структуры популяций.

Особенность демографической структуры изученной ЦП – высокий процент виргинильных растений, отсутствие субсенильной и сенильной онтогенетических групп и достаточно высокая плотность особей.

Численность уховника варьировала на разных площадках от 7 до 36 особей на 1 м². Обнаружены участки с высокой плотностью (до 36 шт/кв.м.), возрастной состав таких площадок включал растения прегенеративных онтогенетических состояний. Участки с низкой плотностью (до 7 шт/кв.м.) характеризовались более «зрелым» возрастным составом.

Таблица 1

Потенциальные, реализованные экологические валентности (PEV, REV), коэффициенты экологической эффективности (K.ec.eff.) и индексы толерантности (It) по климатическим и эдафическим факторам *Ophioglossum vulgatum* L. по шкалам Д.Н. Цыганова (1983)

Фактор	Диапазон значений по Цыганову	PEV	It	Диапазон значений изученной ЦП	REV	K.ec.eff. (%)	It ₀
Tm	4-13	0,59 ГЭВ	0,6 ГЭВ	5-12	0,41	69	0,56 МБ
Kп	3-11	0,60 ГЭВ		5-10	0,33	55	
Om	3-12	0,67 ЭВ		5-10	0,33	49	
Cr	6-13	0,53 МБ		7-13	0,40	75	
Hd	11-15	0,22 СВ	0,51 МБ	12-15	0,13	59	
Tr	5-7	0,16 СВ		6-7	0,10	63	
Nt	1-9	0,82 ЭВ		3-7	0,45	55	
Rc	1-11	0,85 ЭВ		4-10	0,46	54	
Lc	1-5	0,56 МБ	-	2-5	0,33	59	

Примечание. Факторы: Tm – термоклиматический; Kп – континентальности климата; Om – омброклиматический; Cr – криоклиматический; Hd – увлажнения почвы; Nt – обеспеченности почвы азотом; Tr – богатства почвы; Rc – кислотности почвы; Lc – освещенности-затенения. ГСВ – гемистеновалент, ГЭВ – гемизвравалент, МБ – мезовалент, СВ – стеновалент.

Исходя из литературных данных и собственных наблюдений, можно заключить, что возрастная структура ЦП спорофитов уховника, определяется: биологическими свойствами (тип биоморфы, специфика размножения), а так же ценотическими и антропогенными условиями (выпас, сенокошение).

С учетом этих факторов, были выделены 2 варианта онтогенетических спектров (рис. 5):

– одновершинный с пиком на виргинильной группе особей (площадки №1,2,3,4,6,9). Численность особей на площадках варьировала от 10 шт/ м² до 28 шт/ м². Преобладание виргинильных растений в данном случае, может быть связано с возможным переходом части спороносящих растений в состояние покоя sp_n. По

сведениям ряда авторов: В.Р. Филина (1995), А.В. Горнова (2005) спороносящие растения при наступлении неблагоприятных условий способны впадать в состояние временно неспороносящих (взрослые вегетирующие растения, у которых не сформирован спорофор). Это же состояние было отмечено и И.Г. Криницыным (2004) для некоторых представителей рода гроздовник;

– бимодальный с высокой численностью как имматурных, так и виргинильных растений (№5,7,8, 10). Численность особей на площадках варьировала от 9 шт/ м² до 33 шт/ м². Такие спектры формируется под влиянием вегетативного размножения, сопровождающегося омоложением потомства.

Образование ювенильных и имматурных растений в результате формирования проростков на гаметофитах в данной популяции, по нашему мнению, затруднено, поскольку маловероятно совпадение комплекса факторов, благоприятствующих развитию подземных гаметофитов. Прежде всего, споры должны оказаться в темноте, погрузившись в лесную подстилку или почву. На первых этапах онтогенеза они должны образовать с грибами-фикомицетами микоризу и дать начало спорофитам на почвах с кислой или слабокислой реакцией. Не маловажную роль играют атмосферная и почвенная влажность: спорофиты лучше развиваются при средней и достаточной атмосферной влажности. Этой же точки зрения придерживается В.Р. Филин (1995).

Базовый онтогенетический спектр (одновершинный) показал стабильность ЦП при доминировании виргинильной группы растений (рис.6).

На основе расчета основных демографических показателей и классификаций разных авторов можно дать оценку состояния исследованной ЦП. Она неполночленная, поскольку в онтогенетическом составе отсутствуют субсенильные и сенильные растения; молодая (по классификациям А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969) и классификации «дельта-омега» Л.А. Животовского (2001), т.к. в ней велика доля растений, не достигших генеративного состояния. Это положение подтверждается и значением индекса возрастности (0,17) (табл. 2).

Индекс восстановления достаточно высок – 5,64. Это, указывает на активное вегетативное размножение с омоложением потомства, способного в будущем заместить репродуктивную группу растений.

В самоподдержании ЦП споровое возобновление маловероятно и носит эпизодический характер, когда складываются оптимальные абиотические и биотические условия. Вегетативное размножение осуществляется за счет формирования корневых отпрысков. Самоподдержание ЦП вида обеспечивается высокой

продолжительностью жизни спороносящих растений (до 16 лет) и их вегетативным размножением с омоложением потомства.

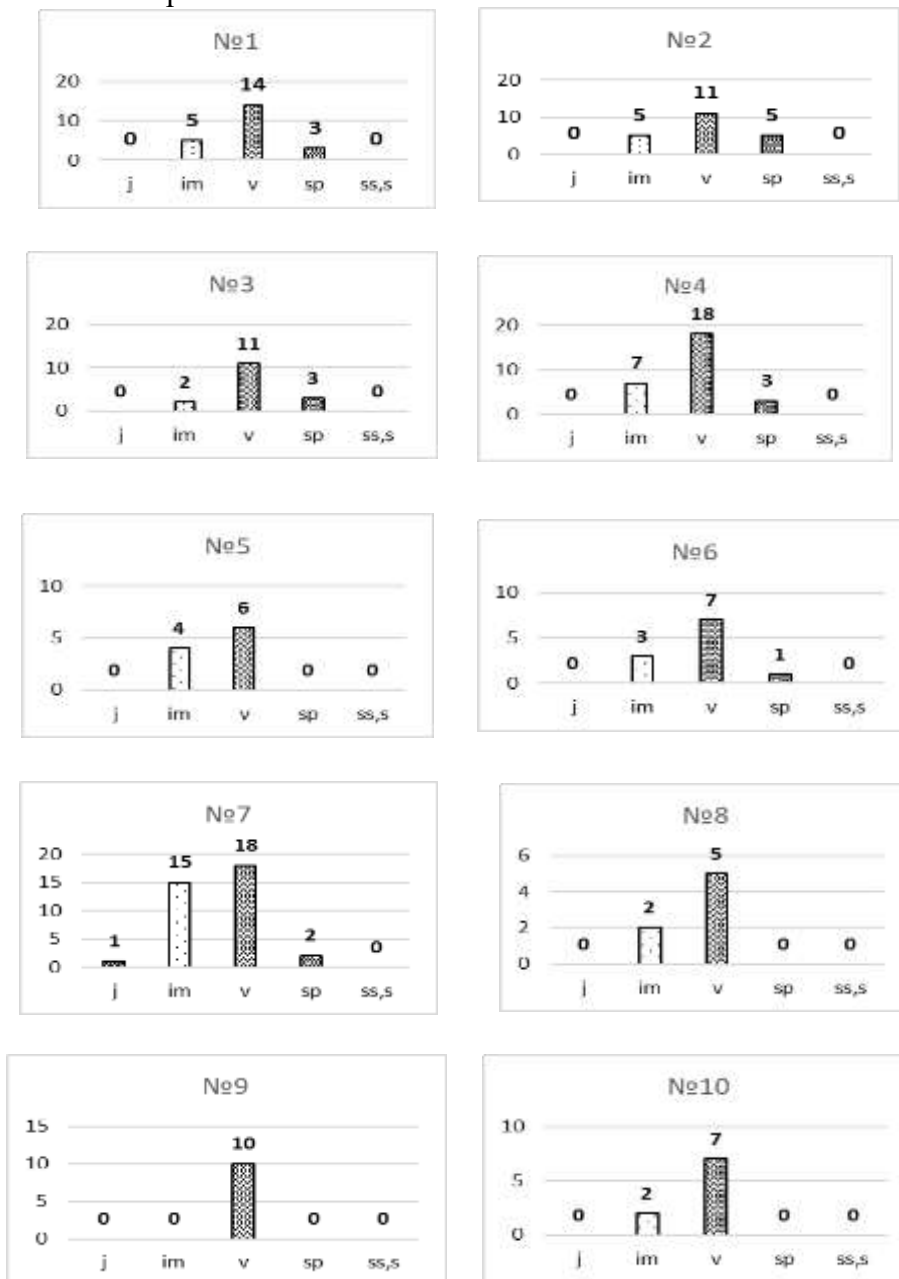


Рис. 5. Онтогенетический спектры *Ophioglossum vulgatum* на 10 площадках
j – ювенильные растения, *im* – имматурные растения, *v* – виргинильные растения, *sp* – спороносящие растения, *ss* – субсенильные и сенильные растения

Таким образом, удержание площади ЦП, а также расселение вида в другие местообитания происходит вегетативным путем. Способность же спороносящих растений впадать в состояние покоя, позволяет говорить о волнообразно-сукцессивном типе динамики ЦП

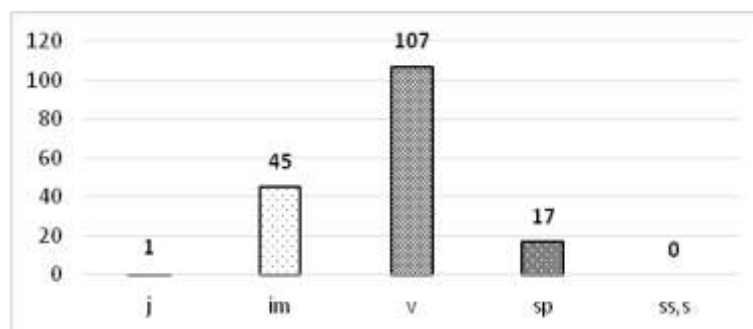


Рис. 6. Базовый онтогенетический спектр *Ophioglossum vulgatum* L. *j* – ювенильные растения, *im* – имматурные растения, *v* – виргинильные растения, *sp* – спороносящие растения, *ss* – субсенильные и сенильные растения

Таблица 2

Демографические показатели ЦП *Ophioglossum vulgatum*

№ площадки	Численность	Экологическая плотность шт/м ²	Δ	ω	I_B	Тип популяции по классификации «дельта-омега»	Тип популяции и полночленность	Тип популяции по жизненному состоянию
1	22	17	0,17	0,4	5,64	Молодая	Нормальная, дефицитная, молодая, неполночленная	Равновесная класс «а»/класс «б»/класс «с» 23% / 47% / 35%
2	21							
3	16							
4	28							
5	10							
6	11							
7	36							
8	7							
9	10							
10	9							

Оценка виталитетной структуры позволила выявить как состояние изучаемых растений, так и их экологическую роль и ресурсный потенциал. Анализировали 17 спороносящих растений (столько включала данная ЦП), так как эта возрастная группа играет существенную фитоценотическую роль. В качестве морфометрических показателей использованы: высота спороносного колоска и длина вегетативной части вайи. Средняя высота вегетативной части вайи составила $11,1 \pm 0,4$ см; спороносного колоска – $4,11 \pm 0,61$ см.

Виталитетный спектр (табл. 2) показал значительную долю растений с высокими морфометрическими показателями на площадках, достаточно инсолируемых, со средней плотностью особей. Напротив, спороносящие растения, растущие под пологом древесно-кустарниковой растительности и на участках с высокой плотностью, обладали более низкими морфометрическими показателями.

Наличие растений с высокой жизненностью, свидетельствует о высоком ресурсном потенциале и на способности ЦП *Ophioglossum vulgatum* как к споровому, так и вегетативному самоподдержанию. Наличие особей с низким уровнем виталитета – об удержании территории и формировании резерва ЦП.

Говоря о стратегии вида, следует заключить, что его спорофиты и гаметофиты обладают чертами как эко-, так и фитопатентности. Спорофиты способны пережить стрессовые условия среды (пожар, вытаптывание, кошение и др.), впадая в состояние вторичного покоя, а гаметофиты – замедляя темпы развития. Фитопатентность обеспечивает устойчивое сосуществование с конкурентами, а экопатентность – оптимальное использование скудных и ограниченных условий экотопа.

В исследованном ценозе складывается диапазон условий и ресурсов, позволяющих *ужовнику* занимать второстепенное положение и образовывать нормальные, дефинитивные ЦП, существующие на протяжении определенного времени.

Заключение. Если говорить о перспективах развития изученной ЦП, то следует заметить, что поблизости от данного местообитания активно захватывает пространство агрессивный вид *Heracléum sosnówskyi* Manden., вытесняя другие растения. Вопрос о том, сможет ли сохраниться в таких условиях *Ophioglossum vulgatum*, остается открытым. Поэтому актуальны рекомендации по уничтожению борщевика (Якимович, 2011) поблизости от ЦП *ужовника*. Кроме этого, луг, на котором растет папоротник, довольно быстро заселяется ивами, что может повлечь в дальнейшем смену фитоценоза и выпадение этого папоротника из травостоя.

Список литературы

- Арнаутова Е.М. 2008. Гаметофиты равноспоровых папоротников. СПб: Изд-во СПб ун-та. 454 с.
- Барабанищикова, Н.С. 2002. Биология спорового размножения некоторых папоротников Подмосковья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МПГУ. 16 с.
- Горнов А.В. 2006. Онтогенез уховника обыкновенного в Неруссо-Деснянском Полесье // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Материалы по ведению Красной книги Брянской области. Брянск. Изд-во: «Десяточка». С. 13-20.
- Гуреева И.И. 2001. Равноспоровые папоротники Южной Сибири (систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология). Томск: Изд-во Томского университета. 158 с.
- Животовский А.А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация растений // Экология. № 1. С. 3-7.
- Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар». 224 с.
- Жукова Л.А. 2004. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука. Книга 1, раздел 3,5. С. 256–270.
- Злобин Ю.А. 1989. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань: Изд-во Казанского ун-та. 146 с.
- Красная книга Волгоградской области. Растения и другие организмы. 2017. Воронеж: Изд-во ООО «Издат-Принт». 268 с.
- Красная книга Калининградской области. 2010. Калининград: Изд-во РГУ им. И. Канта. 333 с.
- Красная книга Нижегородской области. Сосудистые растения, водоросли, лишайники, грибы. 2005. Нижний Новгород. Т.2. 328 с.
- Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). 2016. Казань: Изд-во Идел-Пресс. 760 с.
- Красная книга Смоленской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 1997. Смоленск: Изд-во СГПИ. 294 с.
- Кривицын И.Г. 2004. Онтогенез и структура популяций спорофитов некоторых видов рода *Botrychium* Sw. в подзонах южной тайги и подтайги Европейской России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Барнаул: Алт. гос. ун-т. 19 с.
- Куприянов А.Н. 2009. Уховник обыкновенный (*Ophioglossum vulgatum* L.) на юге Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. № 2 (6). С. 13-16.
- Любезнова Н.В., Мардашова М.В. 2017. Особенности произрастания *Ophioglossum vulgatum* L. на побережье Белого моря // Фиторазнообразии Восточной Европы. Т. 11. № 1. С. 74–80.
- Науялис И.И. 1989б. Организация популяций гаметофитов папоротников // Бот. журн. Т. 74. № 7. С. 994–1002.
- Полянская М.А., Жукова Л.А. 2011. Онтогенез уховника обыкновенного (*Ophioglossum vulgatum* L.). Онтогенетический атлас растений. Йошкар-

- Ола: Изд-во МарГУ. Т. VI. С. 176-180.
- Разживина Т.В., Байдарова Е.Д. 2009. Папоротники класса Ужовниковые в Пензенской области // Известия ПГПУ им. В.Г. Белинского. № 14 (18). С. 31-35.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. Вып. 2. С. 119-134.
- Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научн. докл. высш. шк. Биолог. науки. № 2. С. 7-34.
- Уранов А.А. 1977. Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения М.: Наука. 134 с.
- Филин В.Р. 1995. Ужовник обыкновенный // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. С. 5-37.
- Ценопопуляции растений: (очерки популяционной биологии) 1988 / Л.Б. Заугольнова, Л.А. Жукова, А.С. Комаров и др. М.: Наука. 184 с.
- Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов М.: Наука. 196 с.
- Шмаков А.И. 2009. Определитель папоротников России. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та. 126 с.
- Шорина Н.И. 1991б. Двойственность популяционной биологии равноспоровых папоротников // Экология популяций. М.: Наука. С. 180-198.
- Якимович Е.А. 2011. Методические рекомендации по борьбе с борщевиком Сосновского / Е.А. Якимович, С.В. Сорока, А.А. Ивашкевич; РУП «Ин-т защиты растений». Минск. 76 с.
- Berch S.M., Kendrick, B. 1982. Vesicular-arbuscular mycorrhizae of Southern Ontario ferns and fern-allies // Mycologia. V. 74(5). P. 769-776.
- Goswami H.K. 2007. Biology of *Ophioglossum* L. // Bionature. V. 27 (1 & 2). P.1-73.

**STRUCTURE OF CENOPOPULATIONS OF THE SPOROPHYTE
OPHIOGLOSSUM VULGATUM L. (OPHIOGLOSSACEAE)
IN THE NATIONAL PARK "ORLOVSKOYE POLESYE"**

Z.G. Silaeva¹, N.M. Derzhavina², M.N. Abadonova³

¹Parahin Orel State Agrarian University, Orel

²Turgenev Orel State University, Orel

³National park "Orlovskoye Polesye", Zhudersky settlement, Orel region

The current state of the cenopopulation of the *Ophioglossum vulgatum* L. sporophytes was assessed for the first time in the Orel Region. The cenopopulation sporophytes of *Ophioglossum vulgatum* L. were investigated in 2017 in the National Park "Orlovskoye Polesye". The notable feature of the demographic structure of the investigated cenopopulation is a high density of individuals, the lack of subsenile and senile ontogenetic groups and the high number of virginile plants. The phytocenosis studied is the most typical forms of

the normal, definitive cenopopulation. Self-sustenance is provided by a high lifespan of the spore-plants and vegetative propagation with rejuvenation of the offsprings. Significant limiting factors for the distribution of the species are the abundance of nutrients and soil moisture. Stable coexistence of competitors is possible due to the phytopatience of the species. Its ecopatience ensures the optimal use of poor ecotope conditions. The study of cenopopulations allows us to speak about the wave-successive type of its dynamics.

Keywords: *Ophioglossum vulgatum* L., ontogenesis, ontogenetic structure, vitality, dynamics, species strategy.

Об авторах:

СИЛАЕВА Жанна Геннадьевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ландшафтной архитектуры, ФГБОУ ВО «Орловский государственный аграрный университет им.Н.В. Парахина», 302019, Орел, ул. Генерала Родина, 69, silaevazhanna@rambler.ru.

ДЕРЖАВИНА Нина Михайловна – доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники, физиологии и биохимии растений, ФГБОУ ВО «Орловский государственный университет им. И.С. Тургенева», 302026, Орел, пер. Соляной, д.14, d-nm@mail.ru.

АБАДОНОВА Марина Николаевна – кандидат биологических наук, начальник отдела науки, ФГБУ «Национальный парк «Орловское полесье», 303943, Орловская область, Хотынецкий район, поселок Жудерский, ул. Лесная д. 1, fgbu_sekretar@mail.ru.

Силаева Ж.Г. Структура ценопопуляции спорофита узовника обыкновенного – *Ophioglossum vulgatum* L. (Ophioglossaceae) в национальном парке «Орловское полесье» / Ж.Г. Силаева, Н.М. Державина, М.Н. Абадонова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 2(54). С. 144-158.