

УДК 635.574.3: 581.4: 581.5

ЭКОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CAMPANULA BONONIENSIS* L. (CAMPANULACEAE)

© 2025 г. Г. О. Османова

Марийский государственный университет, ул. Осипенко, 60, Йошкар-Ола, 422002 Россия
E-mail: gyosmanova@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.04.2024 г.

После доработки 24.12.2024 г.

Принята к публикации 25.12.2024 г.

Изучена структура ценопопуляций *Campanula bononiensis* L. в окрестностях Ульяновска в различных экологических условиях в 2010 г. и прослежено ее изменение через 12 лет. Даны оценка местообитаний по почвенным шкалам Д.Н. Цыганова. Результаты показали, что *C. bononiensis* можно охарактеризовать как гемистенобионтный вид, а по фактору освещенности-затенения – мезобионтный. Это означает, что для *C. bononiensis* все почвенные факторы являются лимитирующими. Выявлены морфологические изменения вегетативных (растяжение элементов метамера) и генеративных органов (появление соцветия – метелки, не характерного для *C. bononiensis*). Установлено, что в ценопопуляциях 1 (ЦП1) и 2 (ЦП2) молодые генеративные растения (g_1) *C. bononiensis* по морфологическим признакам (ширина листовой пластинки, длина побега до соцветия, длина соцветия, число цветков) и зрелые генеративные растения (g_2) по признакам – длина побега до соцветия и число цветков достоверно не различаются. Также нет различий по признаку “число узлов на побеге” в ценопопуляции 2 между растениями g_1 и g_2 состояний. В остальных случаях по всем анализируемым признакам (длина черешка, длина и ширина листовой пластинки, длина побега до соцветия, длина соцветия, число цветков) при сравнении между собой g_1 и g_2 в ЦП1; g_1 в ЦП1 и ЦП2; g_2 в ЦП1 и ЦП2; g_1 и g_2 в ЦП2 – получены высоко значимые различия. Согласно классификации “дельта-омега” Л. А. Животовского, ЦП1 была зрелой в 2010 году, а ЦП2 – переходной. Через 12 лет (2022 г.) обе ЦП стали стареющими.

Ключевые слова: *Campanula bononiensis*, экологические шкалы, потенциальная экологическая валентность, реализованная экологическая валентность, бионтность, морфология, ценопопуляция, онтогенетическая структура

DOI: 10.31857/S1026347025040094

Усиливающийся антропогенный прессинг на экосистемы приводит к необходимости проведения исследований по выявлению и сохранению биоразнообразия, а без всестороннего изучения популяционной биологии видов это практически невозможно. Определяющим фактором в жизни любой популяции являются условия среды обитания, изменение которых, вызванные сегодня, прежде всего, хозяйственной деятельностью человека, – важная причина исчезновения популяций и целых видов. Это касается в первую очередь редких сообществ и видов, популяции которых произрастают на краю ареала. Зная биологию вида и структуру ценопопуляций, можно прогнозировать ход их развития и реакцию на неблагоприятное воздействие среды.

Виды рода *Campanula* L. представляют интерес как ценные декоративные растения. Изучение их биологии необходимо для разработки методов

выращивания этих малораспространенных многолетников. По данным А. А. Федорова (1978), род *Campanula* объединяет около 400 видов, распространенных в умеренных зонах северного полушария. По данным В. П. Викторова (2006) система рода *Campanula* в границах бывшего СССР включает 67 видов и 33 подвида (для России – 32 вида и 25 подвидов). Недавние филогенетические исследования североамериканских видов колокольчиков, выявившие их полифилетичность, позволили внести изменения в их таксономию (Morin, 2020).

Объект изучения – колокольчик болонский (*Campanula bononiensis* L.) – многолетнее коротко-корневищное травянистое растение (Серебряков, 1962), гемикриптофит (Raunkiaer, 1934), европейско-западносибирско-среднеазиатский лесо-лугово-степной вид (Абрамов, 2000). Жизненная форма *C. bononiensis* до сих пор трактуется неоднозначно.

Большинство авторов считает *C. bononiensis* коротко-корневищным (Старикова, 1984; Раков, 2008), стержнекорневым (Алексеев и др., 1992), корневищно-кистекорневым (Шулькина, 1980; Аллаярова, 2011) или корнеотпрысковым (Алексеев и др., 1992; Бакин и др., 2000; Раков, 2007). Ю. Е. Алексеев с соавторами (1992) выделяют даже каудекс как видоизменение подземных побегов.

По феноритмотипу *C. bononiensis* относится к летне-зеленым многолетникам с зимним периодом покоя. Произрастает на сухих лугах, лесных опушках и полянах, в зарослях кустарников, в степях.

Встречается в Европе и Азии. У *C. bononiensis*, имеющего в Польше статус редкого вида, изучена биология цветения, формирование и качество пыльцы, а также консортивные взаимоотношения (Denisow, 2014). В России произрастает во всех областях центральной части, в черноземной полосе — обычно, севернее встречается редко; отмечен в Западной Сибири и на Кавказе (Федоров, 1978; Губанов и др., 2004). В Республике Марий Эл *C. bononiensis* выявлен в правобережье Горномарийского и Мари-Турекском районах и занесен в Красную книгу Республики Марий Эл (2013, 2023) как вид, находящийся на северной границе ареала (статус 3).

Побеги *C. bononiensis* в период цветения очень декоративны и интенсивно обламываются в букеты, поэтому этот вид находится на грани исчезновения и нуждается в защите.

Цель работы определена недостаточной изученностью *C. bononiensis* с точки зрения экологических предпочтений, морфологии и организации популяций.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Первые исследования *C. bononiensis* были проведены в 2010 г. в окр. Ульяновска в разных экологических условиях. Спустя 12 лет, в 2022 г., мы возобновили изучение онтогенетической структуры ценопопуляций (ЦП) *C. bononiensis* в тех же местообитаниях. Следует отметить, что в Красную книгу Ульяновской области (2015) *C. bononiensis* не входит. Материал был собран в окр. Ульяновска на территории Винновской рощи в двух точках, в соответствии с методами, принятыми в популяционных исследованиях (Работнов, 1950).

Ценопопуляция 1 (ЦП1) была расположена на склоне волжского косогора в северной части Винновской рощи в экотонном сообществе на границе лесного массива и суходольного луга на темно-серых оподзоленных почвах. Растительность здесь типично луговая. Через 100 м от конца лесного массива заканчивается граница Винновской рощи и начинаются жилые дома г. Ульяновска.

Рядом с участком проходит тропинка, а через 50 м от него — широкая тропа. Почва здесь сухая. Участок характеризуется средней степенью освещенности, так как занимает возвышенное положение на склоне.

Ценопопуляция 2 (ЦП2) была расположена в глубине леса на лесной опушке в северо-восточной части Винновской рощи на склоне волжского косогора в кулуарном его понижении. От него примерно в 50 м вдоль тропинки протекает маленький ручеек. Почвы здесь черноземные и влажные из-за просачивания на поверхность грунтовых вод и стоку воды со склонов. Участок менее освещен вследствие затенения кронами, граничащих с ним деревьев и кустарников.

В каждом местообитании были сделаны геоботанические описания с учетом обилия видов в баллах по шкале Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Флористические списки обработаны по программе EcoScaleWin (Зубкова и др., 2008) методом средневзвешенной середины интервала по почвенным экологическим шкалам Д. Н. Цыганова (1983): Hd — увлажнения почвы, Тг — солевого режима почв, Nt — богатства почв азотом, Rc — кислотности почв, fH — переменности увлажнения и Lc — освещенности-затенения.

Используя подходы Л. А. Жуковой с соавт. (2010), рассчитали: потенциальную экологическую валентность вида (PEV), реализованную экологическую валентность (REV), коэффициент экологической эффективности ($K_{e,eff}$), индекс толерантности (I_t).

Морфологический анализ растений проводили по И. Г. Серебрякову (1962).

Сравнительный анализ морфологических признаков молодых и зрелых генеративных особей *C. bononiensis* проводили в ЦП1 и ЦП2 в 2010 г. Для изучения внутривидовой изменчивости признаков у вегетативно-генеративных побегов *C. bononiensis* измеряли длину вегетативной части побега до соцветия (см), длину соцветия (см) и считали число цветков (шт). Кроме этого, у каждого 5-го листа измеряли длину черешка (мм), длину и ширину листовой пластинки (мм), диаметр побега (мм) и считали число узлов на вегетативной части побега до соцветия (шт). Объем выборки по каждому признаку составил от 25 до 50 растений.

Полученные данные обработаны с использованием стандартных статистических показателей: средняя арифметическая и ее ошибка ($M \pm m_x$), стандартное отклонение. Различия средних оценивали по t-критерию Стьюдента на 5%-м уровне значимости (Зайцев, 1973).

При определении онтогенетических состояний растений опирались на представления Т. А. Работнова (1950) и А. А. Уранова (1975). В каждом местообитании *C. bononiensis* было заложено по 20 площадок размером 50×50 (см).

Для характеристики онтогенетической структуры ЦП *C. bononiensis* использовали пакет ExOS (Животовский, 2023а), позволяющий автоматически вычислять индексы возрастности (Δ) (Уранов, 1975) и эффективности (ω) (Животовский, 2001); индексы, характеризующие этапы развития ЦП – молодости (I_v) и зрелости (I_g) (Животовский, Османова, 2019), старости (I_{ct}) (Глотов, 1998), индексы восстановления (I_b) и замещения (I_z) (Жукова, 1987), оценивающие процессы самоподдержания в ЦП. Типы спектров даны по Л.Б. Заугольновой (1976) и бинарной классификации (Животовский, 2023б). Тип ЦП определяли по классификациям, основанным на критерии абсолютного максимума (Жукова, Ермакова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969) и “дельта-омега” (Животовский, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Экологические условия *C. bononiensis* оценены с позиций разных шкал (Раменский и др., 1956; Landolt, 1977; Цыганов, 1983; Ellenberg, 1991). В соответствии с представлениями разных авторов экологические предпочтения *C. bononiensis* очень разнообразны. Он относительно светолюбив и засухоустойчив, в пределах природных территорий может служить индикатором засоления лугов (Красная книга ..., 2001). Это растение чаще произрастает в условиях полутени (3-я ступень шкалы Ландольта), полусвета (7-я ступень шкалы Элленберга), полуоткрытых пространств (3-й балл шкалы Цыганова). По данным Г. И. Халиповой (2005) *C. bononiensis* – теневынослив.

По отношению к влаге *C. bononiensis* – мезофит (Черемис, 2004) или ксеромезофит (Овеснов, 1977), произрастает на сухих и свежих почвах (3-я ступень шкалы Элленберга, 2-я ступень шкалы Ландольта, 36-я шкалы Раменского); к богатству почв (особенно азота) относится двояко: может расти как на бедных почвах (2-я ступень шкалы Элленберга и Ландольта), так и довольно богатых (7–11-я ступени шкалы Раменского, 7-я ступень шкалы Цыганова). Растет преимущественно на слабокислых (8-й балл по шкале Цыганова), нейтральных и щелочных почвах (4-я ступень по шкале Ландольта, 8-я ступень по шкале Элленберга); предпочитает супесчаные, хорошо аэрируемые почвы (3-я ступень по шкале Ландольта).

Согласно литературным данным (Водолазская, 1975; Цвелеев, Саксонов, 1994; Абрамов, 2008), этот вид может обитать на сухих известняковых склонах и быть приурочен к обнажениям известняка вдоль оврагов и речных долин. Анализ результатов обработки геоботанических описаний по почвенным шкалам (табл. 1) показал, что ЦП *C. bononiensis* по фактору влажности почвы находились в пограничных условиях – от лугово-степного/сухолугового до сухолугового/влажно-лесолугового (9.64–11.95).

В экологическом ряду по фактору солевого режима почв ЦП *C. bononiensis* произрастают на разных почвах – от довольно богатых до богатых (6.26–8.47). Это обеспечивает приуроченность его к гликосемиэвтрофной и гликоэвтрофной экологическим группам. По факторам двух шкал – богатства почв азотом и кислотности почв, полученные нами баллы, выходят за пределы приводимых Д. Н. Цыгановым для этого вида

Таблица 1. Экологическая характеристика местообитаний *Campanula bononiensis*

Экологические шкалы*	Экологическая позиция вида по шкале фактора	Оценка местообитаний (min/max)	Потенциальная экологическая валентность (PEV)	Реализованная экологическая валентность (REV)	Коэффициент экологической эффективности ($K_{ec, eff.}$, %)	Индекс толерантности (I_t)
Hd (1–23)	5–13	9.64–11.95	0.39 ГСВ	0.14	35.9	0.35 ГСВ I _t общий 0.38 ГСВ
Tr (1–19)	5–9	6.26–8.47	0.26 СВ	0.17	65.4	
Nt (1–11)	1–5	5.52–6.21	0.45 ГСВ	0.15	33.3	
Rc (1–13)	7–11	6.97–7.89	0.38 ГСВ	0.15	39.5	
fH (1–11)	5–7	5.22–6.82	0.27 СВ	0.24	88.9	
Lc (1–9)	1–5	2.86–4.88	0.56 МВ	0.36	64.3	0.56 МВ

Примечание. *Экологические шкалы: Hd – увлажнения почвы, Tr – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности-затенения; фракции валентности: СВ – стеновалентные, ГСВ – гемистеновалентные, МВ – мезовалентные; группы толерантности: ГСВ – гемистенобионтные, МВ – мезобионтные.

значений. По богатству почв азотом значения находятся в диапазоне от бедных до достаточно обеспеченных азотом почв (5.52–6.21). Местообитания ЦП *C. bononiensis* характеризуются слабо переменным / умеренно переменным увлажнением (5.22–6.82), а ЦП произрастают в условиях полуоткрытых пространств / редколесий до открытых / полуоткрытых пространств (2.86–4.88).

Следовательно, анализ местообитаний по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова (1983) показал, что по факторам почвенных шкал и шкалы освещенности-затенения ЦП *C. bononiensis* встречаются на лугах и в редколесьях, произрастают на кислых и слабокислых, бедных и довольно богатых азотом почвах с сухолесолуговым и влажнолесолуговым увлажнением. Шкалу богатства почв азотом можно расширить вправо на 1.21 ступень в сторону достаточно обеспеченных азотом почв, а шкалу кислотности почв – на 0.03 ступени влево в сторону слабокислых почв.

Потенциальная экологическая валентность *C. bononiensis*, обуславливающая способность этого вида занимать определенную часть шкалы рассматриваемых факторов, варьирует от 0.26 до 0.56, реализованная экологическая валентность находится в диапазоне от 0.14 до 0.36 (табл. 1).

Рассчитанные показатели позволяют определить коэффициент экологической эффективности (табл. 1), который показывает эффективность освоения экологического пространства ЦП *C. bononiensis*. Максимальные значения этого показателя были получены по фактору переменности

увлажнения (88.9%), солевого режима почв (65.4%) и освещенности-затенения (64.3%). По остальным факторам почвенных шкал значения коэффициента экологической эффективности несколько ниже и находятся в диапазоне от 33.3% (Hd), 35.9% (Nt) до 39.5% (Rc).

По факторам трех шкал (Hd, Nt, Rc) *C. bononiensis* является гемистеновалентным видом, по двум (Tr, fH) – стеновалентным, а по фактору освещенности-затенения – мезовалентным. Для всех почвенных шкал индекс толерантности составил 0.35, т.е. в целом *C. bononiensis* можно охарактеризовать как гемистенобионтный вид, а по фактору освещенности-затенения – мезобионтный (0.56). Это означает, что для *C. bononiensis* все почвенные факторы являются лимитирующими. Ранее нами (Османова, Лаврик, 2012) фитоиндикационным методом была дана оценка местообитаний *C. bononiensis*, произрастающих в условиях г. Ульяновска и Республики Марий Эл (РМЭ) по шкалам Д.Н. Цыганова (1983). Результаты показали, что для г. Ульяновска шкалу кислотности почв для этого вида можно расширить на 0.03 ступень влево, а шкалу богатства почв азотом – на 1.21 ступень вправо. Для РМЭ шкала богатства почв азотом также может быть расширена для этого вида на 0.31 ступень вправо.

Онтогенез *C. bononiensis* был описан ранее М.В. Лаврик и Г.О. Османовой (2011). В ходе этого было выделено четыре периода (латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный) и десять онтогенетических состояний: семя (se),

Таблица 2. Морфологические признаки генеративных особей *Campanula bononiensis*

№	Признаки	Ценопопуляция 1		Ценопопуляция 2	
		g1	g2	g1	g2
1	Длина побега до соцветия, см	$M \pm m_x$	65.4 ± 1.9	79.6 ± 2.4	65.05 ± 4.1
		σ	9.5	12.3	17.9
2	Число узлов на побеге до соцветия, шт	$M \pm m_x$	13.61 ± 0.6	17.3 ± 1.1	14.26 ± 1.32
		σ	4.21	4.95	5.79
3	Диаметр побега, мм	$M \pm m_x$	3.1 ± 0.1	4.5 ± 0.2	4.4 ± 0.3
		σ	0.81	0.92	1.18
4	Длина черешка, мм	$M \pm m_x$	9.5 ± 0.52	15.3 ± 1.46	14.32 ± 0.95
		σ	3.83	6.54	4.15
5	Длина листовой пластиинки, мм	$M \pm m_x$	66.2 ± 2.5	85.65 ± 3.53	87.47 ± 4.6
		σ	18.38	15.82	20.1
6	Ширина листовой пластиинки, мм	$M \pm m_x$	19.76 ± 0.77	25.5 ± 1.53	31.05 ± 1.87
		σ	5.67	6.84	8.17
7	Длина соцветия, см	$M \pm m_x$	13.4 ± 1.3	19.9 ± 1.8	12.9 ± 2.7
		σ	6.5	9.1	11.7
8	Число цветков, шт	$M \pm m_x$	15.6 ± 1.7	30.7 ± 2.3	11.9 ± 2.2
		σ	8.7	11.4	9.6

Примечание. $M \pm m_x$ – среднее арифметическое и ее ошибка, σ – стандартное отклонение.

проросток (p), ювенильное (j), имматурное (im), виргинильное (v), молодое генеративное (g_1), зрелое генеративное (g_2), старое генеративное (g_3), субсенильное (ss) и сенильное (s) состояния. Основными диагностическими признаками были: тип побега, форма листовой пластинки, наличие или отсутствие генеративных побегов, тип корневой системы, наличие корневища и его состояние, наличие или отсутствие запасающих придаточных корней.

При сравнительном изучении морфологических признаков молодых и зрелых генеративных особей *C. bononiensis* (табл. 2) выявлена внутривидовая изменчивость признаков (табл. 3).

Сравнение g_1 растений *C. bononiensis* в ЦП1 и ЦП2 по морфологическим признакам (ширина листовой пластинки, длина вегетативной части побега до соцветия, длина соцветия, число цветков) и g_2 растений в этих же ЦП по признакам – длина и число узлов вегетативной части побега до соцветия и число цветков, а так же сравнение в ЦП 2 g_1 и g_2 особей по числу узлов на вегетативной части побега показало, что достоверные различия отсутствуют (табл. 3). Во всех остальных случаях по всем анализируемым признакам получены статистически значимые различия (табл. 3).

При изучении особей *C. bononiensis* выявлены морфологические изменения вегетативных

Таблица 3. Внутривидовая изменчивость признаков *Campanula bononiensis*

№	Признак		t-экспериментальное	v – число степеней свободы	P-значение
1	Длина черешка, мм	1*	4.62	72	$1.59 \cdot 10^{-5}$
		2	3.47	26	0.001
		3	4.53	71	$2.25 \cdot 10^{-5}$
		4	3.11	27	0.004
2	Длина листовой пластинки, мм	1	4.13	72	$9.496 \cdot 10^{-5}$
		2	2.66	26	0.01
		3	4.17	71	$8.304 \cdot 10^{-5}$
		4	3.25	27	0.003
3	Ширина листовой пластинки, мм	1	3.56	72	0.0006
		2	0.81	26	0.421
		3	6.50	71	$9.50 \cdot 10^{-9}$
		4	3.08	27	0.004
4	Длина побега до соцветия, см	1	4.46	48	$4.799 \cdot 10^{-5}$
		2	0.08	42	0.936
		3	1.58	32	0.123
		4	3.11	26	0.004
5	Число узлов на побеге до соцветия, шт	1	3.13	72	0.002
		2	2.66	26	0.01
		3	0.51	71	0.61
		4	1.59	27	0.12
6	Диаметр побега, мм	1	6.36	72	$1.58 \cdot 10^{-9}$
		2	4.71	26	$7.15 \cdot 10^{-5}$
		3	5.38	71	$8.76 \cdot 10^{-7}$
		4	5.31	27	$1.31 \cdot 10^{-5}$
7	Длина соцветия, см	1	2.82	48	0.006
		2	0.19	41	0.848
		3	3.48	32	0.001
		4	3.77	25	0.0008
8	Число цветков, см	1	5.15	48	$4.813 \cdot 10^{-6}$
		2	1.29	42	0.201
		3	1.39	32	0.173
		4	3.96	26	0.0005

Примечание. Варианты сравнения: 1 – ЦП1 g_1 / ЦП1 g_2 ; 2 – ЦП1 g_1 / ЦП2 g_1 ; 3 – ЦП1 g_2 / ЦП2 g_2 ; 4 – ЦП2 g_1 / ЦП2 g_2 .



Рис. 1. Удлинение междуузлий побега *Campanula bononiensis* (A).

и генеративных органов (Жукова, 1995). В вегетативной сфере особей *C. bononiensis* эти изменения проявились в удлинении элементов метамера побега в результате переноса точки роста (рис. 1).

Такие особи были обнаружены в ЦП 2 *C. bononiensis*, расположенной в глубине леса Винновской рощи. Очевидно, что удлинению междуузлий способствовало засыпание розеточного побега опавшими листьями. Соцветие *C. bononiensis* представлено кистью (рис. 2а). В генеративной сфере морфологические изменения выражаются в формировании нетипичного для этого вида соцветия – метелки (рис. 2б).

Частота встречаемости растений *C. bononiensis* с метельчатым соцветием в ЦП1 составила 2.5%, а в ЦП2 – 17.2%. Было замечено, что в тенистых и более влажных местообитаниях наблюдается большее образование боковых соцветий *C. bononiensis*. Ранее Н.П. Балабанова и В.П. Викторов (2008) отмечали, что при повреждении верхушки генеративного побега *C. bononiensis* (обламывание на букеты, откусывание животными) в пазухах листьев образуются боковые удлиненные побеги длиной около 10–20 см с небольшим числом цветков (4–5 шт.).

Таким образом, формирование двух типов соцветий у *C. bononiensis* носит адаптивный характер. Размножение *C. bononiensis* преимущественно семенное, но, как показали наши исследования, оно может быть и вегетативным в результате неспециализированной партикуляции, которая происходит в результате разрушения корневища (рис. 3). Развитие придаточных почек на корневище происходит в основном вблизи уже сформированного запасающего корня. Партикулы отделяются после полной фрагментации корневища и могут продолжать свое развитие как с омоложением, так и без. Они представлены однопобеговыми растениями с 2–4 листьями имматурного или ювенильного типа в прикорневой розетке, внешне напоминающими виргинильную особь.

Онтогенетический состав является одной из важнейших характеристик популяции. Он определяет ее стабильность и способность к самообеспечению. Онтогенетическая структура ЦП *C. bononiensis* была изучена в двух местообитаниях: в экотонном сообществе и на опушке леса. Ценопопуляция *C. bononiensis* (ЦП1), произрастающая в экотонном сообществе в 2010 и 2022 гг., была нормальной, неполночленной (рис. 4).

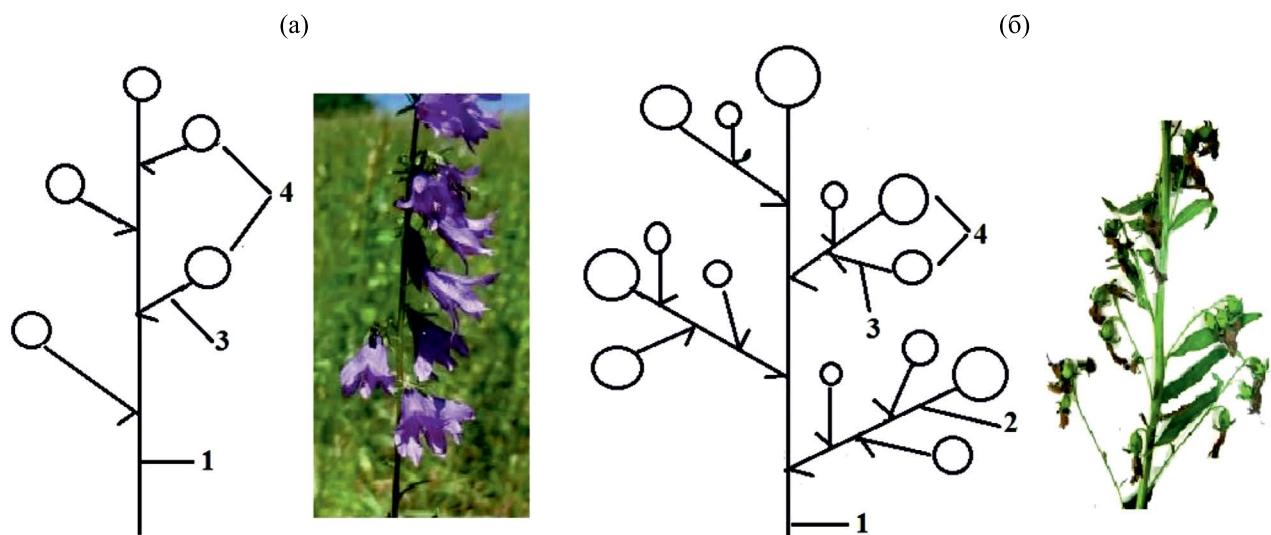


Рис. 2. Соцветия *Campanula bononiensis*: (а) – кисть, (б) – метелка, 1 – главная ось, 2 – боковая ось, 3 – цветоножки с прицветниками, 4 – цветки.



Рис. 3. Особь *Campanula bononiensis* на стадии партикуляции: стрелкой показан участок корневища, соединяющий два розеточных побега.

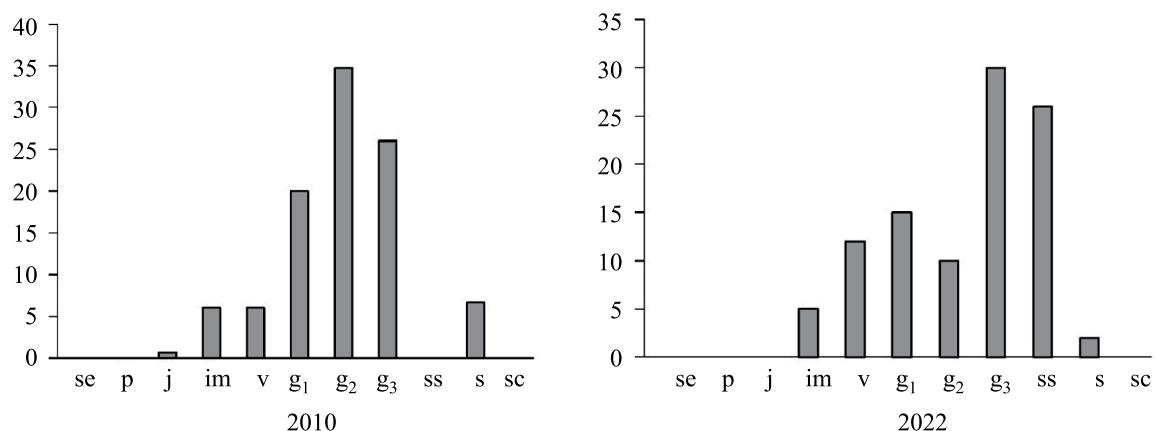


Рис. 4. Онтогенетический спектр ценопопуляции 1 *Campanula bononiensis*: по оси абсцисс – онтогенетические состояния (se – семя, p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g₁ – молодое генеративное, g₂ – зрелое генеративное, g₃ – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное, sc – отмирающее; по оси ординат – доля особей, %).

Отсутствие проростков в ЦП можно объяснить их лабильностью, а в 2010 г. к тому же аномально жарким летом. Демографические показатели *C. bononiensis* в ЦП1 и 2 за 2010 и 2022 гг. представлены в табл. 4.

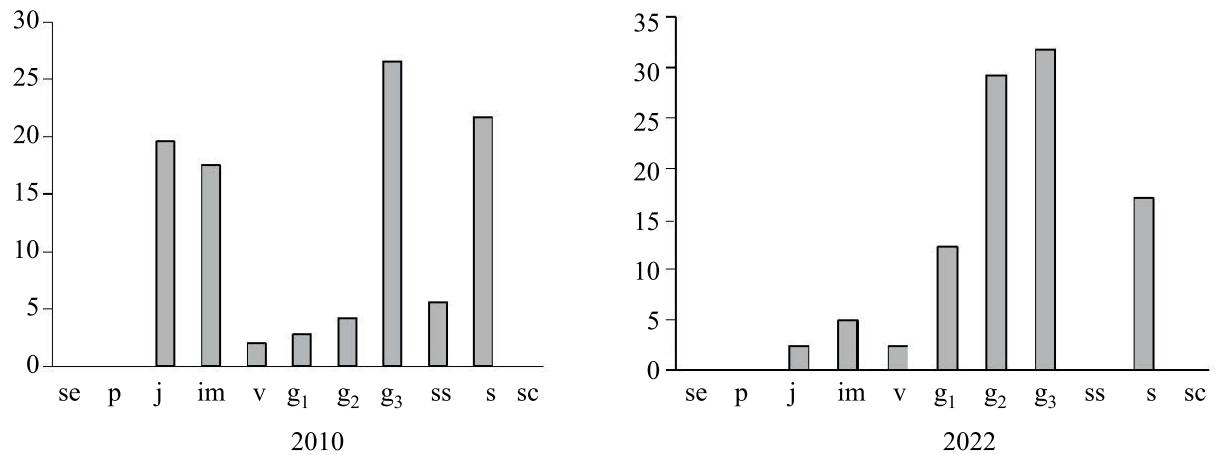
В ЦП1 *C. bononiensis* процессы восстановления и замещения в 2010 г. и через 12 лет наблюдений идут слабо, значения этих индексов не высокие (табл. 4). Подобным образом ведет себя ЦП2 *C. bononiensis*. В 2022 г. происходит снижение интенсивности семенного возобновления *C. bononiensis* по сравнению с 2010 г. по процессам восстановления в 8.7 раза, а по замещению – в 6.1 раза.

Это связано с тем, что в 2022 г. в ЦП2 доля особей *C. bononiensis* прегенеративного периода резко снизилась с 39.1% (2010 г.) до 9.7% (рис. 5).

В то время как чуть более чем в 2 раза возросла доля особей генеративного периода – с 33.6% (2010 г.) до 73.3% (2022 г.). В обеих ЦП *C. bononiensis* в 2010 и 2022 гг. значения индексов молодости и старости низкие, а значение индекса зрелости высокое в ЦП1 (2010 г.) и в ЦП2 (2022 г.), поскольку в эти годы высока доля особей генеративной фракции – 80.6% и 73.3% соответственно (табл. 4). Поэтому значения индекса эффективности тоже высокие в ЦП1 как в 2010 г.,

Таблица 4. Демографические показатели ценопопуляций *Campanula bononiensis*

Показатели		Ценопопуляция 1		Ценопопуляция 2	
		2010 г.	2022 г.	2010 г.	2022 г.
Индексы	восстановления (I_v)	0.158 слабое	0.330 слабое	1.158 умеренное	0.132 слабое
	замещения (I_z)	0.145 слабое	0.217 слабое	0.653 умеренное	0.107 слабое
	молодости (I_v)	0.127 низкий	0.178 низкий	0.395 средний	0.097 низкий
	зрелости (I_g)	0.806 высокий	0.540 средний	0.341 средний	0.733 высокий
	старения (I_{ct})	0.067 низкий	0.282 низкий	0.264 низкий	0.170 низкий
	эффективности (ω)	0.750 высокий	0.619 высокий	0.395 средний	0.691 средний
	возрастности (Δ)	0.491 низкий	0.571 средний	0.487 средний	0.579 средний
Тип спектра	по (Заугольнова, 1976)	центрированный	правосторонний	правосторонний	правосторонний
	по (Животовский, 2023 б)	центрированный левосмещенный ($CL-g_2$)	центрированный правосмещенный ($CR-g_3$)	левосторонний ($L-j$)	центрированный правосмещенный ($CR-g_3$)
Тип ценопопуляции	по (Жукова, Ермакова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969)	зрелая	старая	стареющая	старая
	по (Животовский, 2001)	зрелая	стареющая	переходная	стареющая

Рис. 5. Онтогенетический спектр ценопопуляции 2 *Campanula bononiensis*: по оси абсцисс – онтогенетические состояния (обозначения см. на рис. 4), по оси ординат – доля особей, %.

так и через 12 лет. В ЦП2 *C. bononiensis* этот показатель имеет средние значения как в 2010 г., так и в 2022 г., а значения индекса возрастности (Уранов, 1975) в эти же года были близки,

т.е. наблюдается тенденция к увеличению значений этого показателя (табл. 4). Следовательно, по бинарной классификации (Животовский, 2023б) тип спектра ЦП2 в 2010 г. – левосторонний ($L-j$).

По Л.Б. Заугольновой (1976) спектр онтогенетических состояний ЦП 1 в 2010 г. – центрированный, а по бинарной классификации Л.А. Животовского (2023б) – центрированный левосмещенный (CL–g₂), поэтому ЦП *C. bononiensis* по классификации, основанной на критерии абсолютного максимума (Жукова, Ермакова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969) и классификации “дельта–омега” (Животовский, 2001) – зрелая.

В 2022 г. тип спектра ЦП 1 *C. bononiensis* с центрированного с max на g₂ растениях (2010 г.) сменился на правосторонний с max на g₃ (Заугольнова, 1976). По бинарной классификации такой спектр можно охарактеризовать как центрированный правосмещенный (CR–g₃), а ЦП из зрелой через 12 лет стала старой (Жукова, Ермакова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969). По классификации “дельта–омега” ЦП 1 *C. bononiensis* – стареющая (Животовский, 2001), потому что, несмотря на доминирование старых генеративных растений (29.5%), а в постгенеративном периоде – субсенильных особей (25.9%), доля молодых растений *C. bononiensis* тоже высока – 32.5%.

Тип спектра ЦП2 *C. bononiensis* в 2010 и 2022 гг. был правосторонним (Заугольнова, 1976), а по бинарной классификации в 2010 г. – левосторонним (L–j), т.к. 41.9% приходилось на группу молодых растений, но поскольку в правой части спектра высока доля старых генеративных (26.6%) и сенильных (21.7%) растений, то в системе координат “дельта–омега” ЦП 2 – переходная, хотя по критерию абсолютного максимума (Жукова, Ермакова, 1967; Уранов, Смирнова, 1969) она стареющая. В 2022 г. спектр ЦП2 *C. bononiensis* из левостороннего (L–j) стал центрированным (73.3%) правосмещенным, т.к. max на g₃ растениях (CR–g₃), ЦП2 по критерию абсолютного максимума – старая, а по классификации “дельта–омега” – стареющая (табл. 4).

Процессы самоподдержания в ЦП *C. bononiensis*, судя по низким значениям индексов восстановления и замещения (Жукова, 1995), протекают менее активно (табл. 4). По-видимому, это связано с нерегулярностью семенного возобновления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Число видов растений, нуждающихся в охране, с каждым годом увеличивается. Работы по сохранению и восстановлению численности дикорастущих видов в природных условиях становятся в наше время весьма актуальными. Они призваны необходимым компонентом выполнения решения Международной конвенции ООН по сохранению биоразнообразия и включены в “Стратегию ботанических садов”.

Дикорастущие виды рода *Campanula* L., в силу своей декоративности, часто уничтожаются.

Исследуемый нами колокольчик болонский – декоративное и медоносное растение. Самоподдержание популяций *C. bononiensis* происходит семенным способом, поэтому очень важно охранять это вид, особенно во время цветения. А появление у *C. bononiensis* не характерного для него соцветия – метелки, скорее свидетельствует об ответной реакции на повреждение генеративных побегов. Вегетативное размножение *C. bononiensis*, как показали наши исследования, возможно, но очень редко. Таким образом, выявленные нами морфологические изменения вегетативных (растяжение элементов метамера) и генеративных органов *C. bononiensis* – показатель пластиичности этого вида к влиянию разных факторов. Внутривидовая изменчивость всех анализируемых морфологических признаков, кроме числа узлов на вегетативной части побега наиболее ярко проявляется у молодых и зрелых генеративных растений *C. bononiensis* как в ЦП1, так и ЦП2. Молодые и зрелые генеративные растения в ЦП 1 и ЦП2 статистически значимо различаются по признакам: длина черешка и листовой пластинки, число узлов на вегетативной части побега и диаметр побега, а зрелые генеративные растения еще и по ширине листовой пластинки, и длине соцветий.

Тип ценопопуляций *C. bononiensis* (ЦП1 и 2) с момента первого исследования в 2010 г. изменился. По классификации “дельта–омега” Л. А. Животовского ЦП 1 в 2010 г. была зрелой, а ЦП2 – переходной. Через 12 лет (2022 г.) обе ЦП *C. bononiensis* стали стареющими. Пополнение ЦП старыми растениями и малочисленность особей прегенеративного периода свидетельствует о нерегулярности самоподдержания ЦП *C. bononiensis*.

Во многих регионах он занесен в Красные книги. В Республике Марий Эл встречается на северной границе ареала и нуждается в охране. Лимитирующими факторами являются: сбор на букеты, эрозия склонов, выпас скота, распашка и застройка территории, интенсивная рекреационная нагрузка, весенние травяные палы на луговых склонах. Результаты изучения экологических особенностей местообитаний ЦП *C. bononiensis* позволили нам выявить, кроме выше приведенных, и лимитирующие факторы по всем почвенным шкалам.

Изучение биологических особенностей и организации ЦП *C. bononiensis* позволили нам сформулировать рекомендации. Поскольку *C. bononiensis* отрицательно реагирует на вытаптывание и связанное с ним механическое повреждение надземных побегов и почек возобновления, уплотнение почвы, а при усилении рекреационной нагрузки исчезает из природных сообществ, для сохранения этого вида необходимо: проводить воспитательную работу среди населения и пропаганду недопустимости сбора декоративных дикорастущих растений; усилить контроль за соблюдением запрета на сбор, а также продажу *C. bononiensis*; выявлять новые

местообитания этого вида и проводить мониторинг за состоянием его популяций; ввести в культуру и сохранять в коллекциях ботанических садов.

Автор выражает благодарность М.В. Лаврик за помощь в сборе материала и Л.А. Животовскому за обсуждение статьи и конструктивные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Финансирование отсутствует.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Конфликт интересов отсутствует.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В статье отсутствуют исследования с участием людей или животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов Н.В.* Флора Республики Марий Эл: инвентаризация, районирование, охрана и проблемы рационального использования ее ресурсов. Йошкар-Ола: МарГУ, 2000. 164 с.
- Абрамов Н.В.* Флора Республики Марий Эл: справочное издание. Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. 196 с.
- Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Прилепский Н.Г.* Растительный покров окрестностей Пущино. Пущино: ОНТИ ПНЦ, 1992. 178 с.
- Аллаярова И.Н.* Биоморфологические особенности представителей рода *Campanula* при интродукции в Башкирском Предуралье: Автoref. дисс. канд. биол. наук.: Уфа. БГУ, 2011. 18 с.
- Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П.* Сосудистые растения Татарстана. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2000. 496 с.
- Балобанова Н.П., Викторов В.П.* Морфология соцветий рода *Campanula* (*Campanulaceae*). Известия ТСХА. 2008. Вып. 1. С. 175–177.
- Викторов В.П.* Таксономия и изменчивость рода *Campanula* L. (*Campanulaceae*) России и сопредельных стран: Автoref. дисс. д-ра биол. наук.: Саратов. СГУ им. Н.Г. Чернышевского, 2006. 40 с.
- Водолазская Н.И.* Семейство *Campanulaceae* // Конспект флоры Рязанской Мещеры. М.: Лесная пром-сть, 1975. С. 261–263.
- Глотов Н.В.* Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: МарГУ, 1998. Ч. 1. С. 146–149.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н.* Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М.: Т-во науч. изд. КМК, Ин-т технолог. исследований, 2004. 520 с.
- Животовский Л.А.* Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 21. С. 3–7.
- Животовский Л.А.* ExOS: Excel-пакет для анализа онтогенетических спектров популяций растений // Сибирский экологический журнал. 2023 а. № 6. С. 788–794. [*Zhivotovsky L.A.* ExOS: Excel Package for the Analysis of Ontogenetic Spectra of Plant Populations // Contemporary Problems of Ecology, 2023, V. 16, № 6, pp. 720–725]. <https://doi.org/10.1134/S1995425523060227>
- Животовский Л.А.* О типизации ценопопуляций растений по онтогенетическим спектрам // Сибирский экологический журнал. 2023 б. № 3. С. 227–237. [*Zhivotovsky L.A.* Typification of Plant Populations on the Basis of Their Ontogenetic Spectra // Contemporary Problems of Ecology. 2023. V. 16, № 3. P. 265–273]. <https://doi.org/10.1134/S1995425523030137>
- Животовский Л.А., Османова Г.О.* Популяционная биогеография растений. Йошкар-Ола: Вертикаль, 2019. 128 с.
- Жукова Л.А.* Динамика популяций луговых растений: Автoref. дис. д-ра биол. наук. Новосибирск: ЦСБС РАН, 1987. 32 с.
- Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. 224 с.
- Жукова Л.А., Ермакова И.М.* Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa* P.B.) на пойменных и материковых лугах Московской области // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений (ред. А.А. Уранов). М.: Наука, 1967. С. 114–131.
- Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А.* Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / под общ. ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2010. 368 с.
- Зайцев Г.Н.* Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. 1973. 256 с.
- Заугольнова Л.Б.* Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) (ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова). М.: Наука, 1976. С. 81–92.
- Зубкова Е.В., Ханина Л.Г., Грохлина Т.И., Дорогова Ю.А.* Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы “EcoscaleWin” / Мар. гос. ун-т, 2008. Йошкар-Ола. 96 с.

- Красная книга Республики Марий Эл. Том “Растения. Грибы” / Сост. Богданов Г.А., Абрамов Н.В., Убранавичюс Г.П., Богданова Л.Г. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. 324 с.
- Красная книга Республики Марий Эл. Растения. Грибы / Л.В. Рыжова, О.В. Жукова, Ю.Г. Сутина, Г.А. Богданов, Г.П. Убранавичюс, М.В. Бекман-суроев; под. ред. О.Г. Барановой, Л.В. Рыжовой, Ю.Г. Сутиной. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2023. 352 с.
- Красная книга Удмуртской республики: Сосудистые растения, лишайники, грибы / под ред. В.В. Туганеева. Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та, 2001. 290 с.
- Красная книга Ульяновской области / под ред. Е.А. Артемьевой, А.В. Масленникова, М.В. Корепова. М.: Изд-во “Буки Веди”, 2015. 550 с.
- Лаврик М.В., Османова Г.О. Онтогенез колокольчика болонского (*Campanula bononiensis* L.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. Т. VI. С. 156–163.
- Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1977. 252 с.
- Османова Г.О., Лаврик М.В. Экологическая характеристика местообитаний *Campanula bononiensis* L. // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1 (7). С. 1808–1811.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. М., Л., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
- Раков Н.С. Флора Винновской рощи в городе Ульяновске // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2007. № 3. С. 148–181.
- Раков Н.С. Материалы к флоре Чердаклинского района. Урочище овраги Воровские (Ульяновское Заволжье) // Бюллетень Самарская Лука. 2008. Т. 17, № 4 (26). С. 735–758.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипов Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства *Hippuridaceae – Lobeliceae*. СПб.: Наука, 1991. 200 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Старикова В.В. Семейство *Campanulaceae* // Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. С. 243–246.
- Уранов А.А. Возрастной состав фитоценопопуляций как функции времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 17–29.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП, отд. биол. 1969. Т. LXXIV. С. 119–134.
- Федоров Ан.А. Род *Campanula* L. / Флора Европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1978. С. 214–232.
- Халипова Г.И. Колокольчики. М.: Астрель: АСТ. 2005. 144 с.
- Цвелев Н.Н., Саксонов С.В. О двух колокольчиках (*Campanula*, *Campanulaceae*) из рода *C. rapunculoides* S. L. // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 10. С. 98–100.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.
- Черемис Е.В. Колокольчик болонский (*Campanula bononiensis* L.) // Красная книга Ярославской области. Ярославль: Александр Рутман, 2004. С. 166–167.
- Шулькина Т.В. Географическое распространение жизненных форм колокольчиков секции *Campanula* флоры СССР // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 1. С. 73–87.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie, 3 Aufl. Wien: Springer-Verlag, 1964. 866 p.
- Denisow B., Wrzesień M., Bożek, Jeżak A., Strzałkowska-Abramek M. Flowering, Pollen characteristics and insect foraging on *Campanula bononiensis* (Campanulaceae), a protected species in Poland // Acta Agrobotanica. Vol. 67 (2), 2014. P. 13–22. <https://doi.org/10.5586/aa.2014.021>
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulisen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa [Indicator values of plants in Central Europe] // Scripta Geobotanics. V. 18. Verlag Erich Goltze KG, Gottingen, 1991. 248 s.
- Landolt E. Oecologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. 1977. H. 64. P. 1–208.
- Morin N.R. Taxonomic changes in North American Campanuloideae (Campanulaceae) // Phytoneuron. 2020. 49. P. 1–46.
- Raunkjaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, at the clarendon press, 1934. 621 p.

Ecology, morphology and ontogenetic structure of the cenopopulations of *Campanula bononiensis* L. (Campanulaceae)

G. O. Osmanova

Mari State University, 60 Osipenko str., Yoshkar-Ola, 424002 Russia
e-mail: gyosmanova@yandex.ru

The structure of the coenopopulations of *Campanula bononiensis* L. in the vicinity of Ulyanovsk under various environmental conditions in 2010 was studied and its change was traced after 12 years. The material was processed using the new ExOS package (Excel Ontogenetic Spectrum). The assessment of habitats according to the soil scales of D.N. Tsyganov is given. The results showed that *C. bononiensis* can be characterized as a hemistenobiont species, and mesobiont in terms of illumination-shading factor. This means that all soil factors are limiting for *C. bononiensis*. Morphological changes in vegetative (stretching of metamer elements) and generative organs (the appearance of a panicle inflorescence, not characteristic of *C. bononiensis*) were revealed. It was found that in coenopopulations 1 and 2, young generative plants (g_1) of *C. bononiensis* do not significantly differ in morphological characteristics (leaf blade width, shoot length to inflorescence, inflorescence length, number of flowers) and mature generative plants (g_2) in terms of shoot length to inflorescence and number of flowers. There are also no differences on the basis of the “number of nodes on the shoot” in coenopopulation 2 between plants of g_1 and g_2 states. In other cases, for all analyzed features (petiole length, leaf blade length and width, shoot length to inflorescence, inflorescence length, number of flowers), when comparing g_1 and g_2 in CP1; g_1 in CP1 and CP2, g_2 in CP1 and CP2, g_1 and g_2 in CP2, highly significant differences were obtained. According to L. A. Zhivotovsky's “delta-omega” classification, CP1 was mature in 2010, and CP2 was transitional. After 12 years (2022), both CPs became aging.

Keywords: *Campanula bononiensis*, ecological scales, potential ecological valence, realized ecological valence, bionality, morphology, cenopopulation, ontogenetic structure