

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования

ПЕНЗЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Факультет
физико-математических
и естественных наук

Кафедра
«Общая биология и биохимия»

Направление подготовки 44.03.01 Педагогическое образование

Профиль подготовки Биология

Форма обучения заочная

ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА

на тему:

**«ИНТРОДУКЦИЯ *FRITILLARIA RUTHENICA* WIKSTR.
В ПЕНЗЕНСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ»**

Студент

Эмирусейнова Алеся Владимировна

Руководитель

Фатюнина Ю.А.

Нормоконтролер

Клыченков С.В.

Работа допущена к защите (протокол заседания кафедры от 30.06.22 № 16)

Заведующий кафедрой

Карпова Г.А.

Работа защищена с отметкой

хорошо
(протокол заседания ГЭК от 12.07.22 № 10)

Секретарь ГЭК

Клыченков С.В.

Пенза, 2022

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	5
1.1. Особенности биологии видов рода <i>Fritillaria</i> L.	5
1.2. Особенности биологии <i>Fritillaria ruthenica</i> Wikstr.	23
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	44
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	49
3.1. Результаты инвентаризация коллекции	49
3.2. Особенности фенологии <i>Fritillaria ruthenica</i> в культуре	51
3.3. Особенности онтогенеза <i>Fritillaria ruthenica</i> в условиях культуры	57
3.4. Особенности внутреннего строения вегетативных органов	64
3.5. Консортивные связи и интродукционная оценка	68
3.6. <i>Fritillaria ruthenica</i> как объект научно-исследовательской деятельности школьников	70
ВЫВОДЫ	71
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	73

ВВЕДЕНИЕ

Пензенский ботанический сад имени И.И. Спрыгина, как и другие ботанические сады России, реализует важную задачу сохранения биоразнообразия и генофонда растений *ex situ* [26].

Рябчик русский *Fritillaria ruthenica* Wikstr. – эндемик флоры СНГ, чрезвычайно уязвимый вид, численность которого сократилась за последние десятилетия настолько, что потребовалось внесение его в **Красную книгу РФ** (категория и статус 3б – редкий вид) [49].

В связи с эти **цель работы**: выявить особенности биологии *Fritillaria ruthenica* в условиях культуры в Пензенской области.

Задачи: 1. По литературным данным изучить особенности биологии рода *Fritillaria*, том числе *Fritillaria ruthenica* в природных популяциях и культуре, выявить наименее изученные аспекты для дальнейшего изучения.

2. Освоить методы изучения биологии *Fritillaria ruthenica* в культуре.

3. Провести инвентаризацию особей *Fritillaria ruthenica*.

4. Выявить особенности прохождения фенофаз *Fritillaria ruthenica* разного происхождения.

5. Изучить онтогенез *Fritillaria ruthenica* в условиях Пензенского ботанического сада.

6. Изучить особенности внешнего и внутреннего строения вегетативных органов в условиях интродукции.

7. Произвести интродукционную оценку вида и дать практические рекомендации по культивированию *Fritillaria ruthenica* в условиях Пензенской области.

8. Оценить возможности вида как объекта научно-исследовательской работы со школьниками.

В этой связи в качестве **объекта нашего исследования** были выбраны особи *Fritillaria ruthenica* разных возрастных состояний и происхождения

коллекции луковичных растений Пензенского ботанического сада имени И.И. Спрыгина.

Предмет исследования: факторы, влияющие на успешность интродукции *Fritillaria ruthenica*.

Теоретическая значимость работы: впервые для Пензенской области представлены данные по интродукции *Fritillaria ruthenica*.

Практическая значимость: результаты проведенного нами исследования легли в основу разработки рекомендаций в целях интродукции *Fritillaria ruthenica* в природно-климатических условиях Пензенской области.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Особенности биологии видов рода *Fritillaria* L.

Род *Fritillaria* L. – один из крупнейших в семействе *Liliaceae*, насчитывает, по разным оценкам около 100 видов [31]. По данным сайта The Plant List [56], на сегодняшний день насчитывается 156 видов и подвидов рябчика. По другим данным, число видов с подвидами составляет не менее 179 [4]. На территории России и сопредельных государств, отмечено 25 видов рода *Fritillaria* L. [52].

Первое упоминание о *Fritillaria* L. относится к XVI в. Научное латинское название рода происходит от наименования стаканчика для игры в кости (*fritillus*), с которым по форме схож цветок. По другим данным – от слова *fritillus* – шахматная доска [7]. Русское название связано с пёстрой окраской венчика наиболее распространённого в нашей стране вида *Fritillaria ruthenica* [25].

Филогенетически род *Fritillaria* близок к роду *Lilium*, от которого, по всей видимости, произошел в процессе ускорения онтогенеза и перехода к эфемероидному образу жизни. Наиболее примитивные виды, сходные с *Lilium*, приурочены к влажным субтропическим лесам Восточной Азии, наиболее продвинутые виды встречаются в Западной Азии [31].

Ареалы некоторых видов рябчиков (европейско-западноазиатских) приведены на рисунке 1. Как видно, один из центров наибольшего разнообразия видов, а, значит, и центр видообразования связан с засушливыми районами Передней Азии, где отбор закреплял приспособления, определяющие эфемероидный образ жизни как адаптацию к ярко выраженной аридности этого региона. Таким образом, общая ярко выраженная черта всех видов рода – полуэфемероидный и эфемероидный образ жизни.

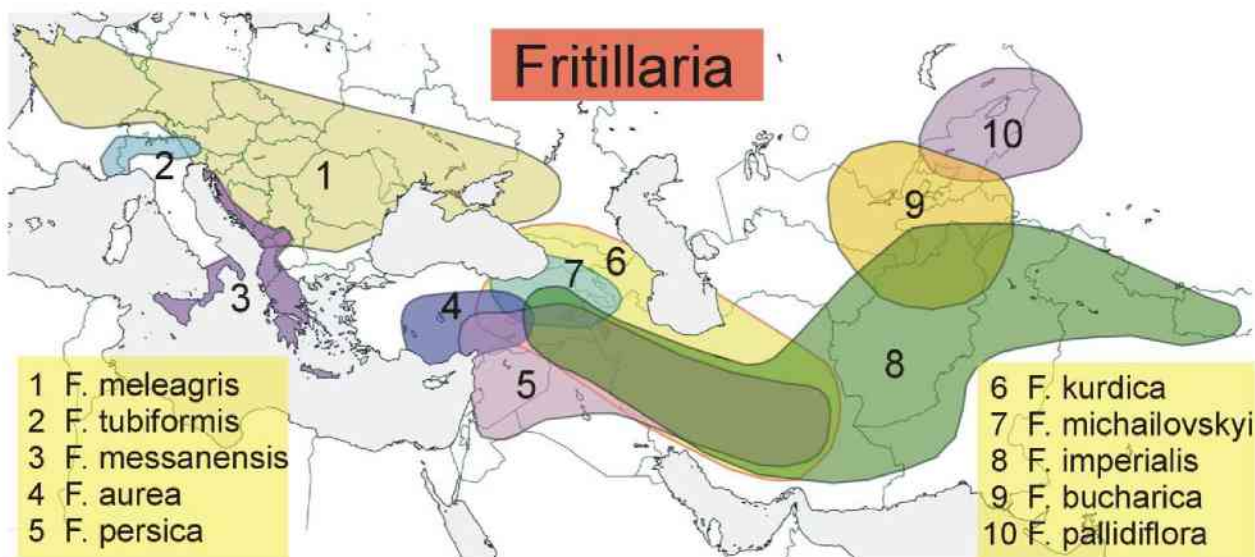


Рисунок 1. Ареалы некоторых видов рода *Fritillaria* [57]

Особенности луковицы рябчиков заключаются в том, что они ежегодно возобновляются. Обычно луковицы не имеют покровных сухих чешуй, а образованы сочными низовыми чешуями. У видов более древнего подрода *Liliorhiza* луковицы рыхлые, из множества мелких чешуй. Например, у *F. camschatcensis* чешуи мелкие, сильно вздутые и напоминают рисовые зерна. Они способны легко отсоединяться от донца и образовывать придаточные корни, то есть напоминают дочерние луковички. Но с точки зрения морфологии, это утолщенные основания низовых чешуй, верхняя часть которого засохла, и на её месте образовался рубец. Замещающая луковица выносятся на поверхность почвы на толстом столоне. Расположение луковиц поверхностное, так как контрактильные корни еще отсутствуют. Эволюция шла по пути редукции числа чешуй. Поэтому у большинства *Fritillaria* луковица образована одной – четырьмя мясистыми широкими чешуями. При этом выделяют 2 варианта луковиц: полутуникатные – из двух – трёх несросшихся или немного сросшихся чешуй; и туникатные – из одной – четырёх чешуй, сросшихся как минимум наполовину, или целиком. У видов, обитающих в засушливых условиях, луковицы покрыты сухими прошлогодними чешуями. У большинства видов образуются контрактильные корни, способные заглубить луковицу на

глубину до 25 см для защиты почки возобновления от потери влаги. Замещающая луковица формируется внутри материнской.

Побеги у большинства видов прямостоячие, слабо ветвящиеся в основании. Листорасположение очередное, параллельное и мутовчатое, причём у некоторых видов, как например, у *Fritillaria ruthenica* в пределах одного побега характер листорасположения меняется – от мутовчатого (нижний узел с 3-мя листьями) до параллельного (следующие 1–2 узла), до очередного (все последующие). Листья узкие, широколанцетные и продолговато-яйцевидные. Прицветники прямостоячие или спирально закрученные, как у *Fritillaria ruthenica*. Цветки одиночные, или собранные в кисть или зонтик, поникающие. Цветки в основном актиноморфные, за исключением подрода *Rhinopetalum*. Околоцветник простой, венчиковидный, шестичленный, колокольчатый или кубковидный, белой, желтой, оранжевой, фиолетовой, красноватой, темнокоричневой окраски, встречается с шахматным рисунком. Листочков околоцветника 6. Тычинок 6, завязь трехгнездная, столбик с тремя рыльцами. Цветки насекомоопыляемые; характерна протогиния. Имеются нектарники или открытые – нектарные ямки на элементах околоцветника (в основании, придающие околоцветнику своеобразную угловатость), или шпорцев; у примитивных видов нектарники бороздчатые, как у лилий. Плод – шестигранная или крылатая коробочка. Семена плоские, светло-коричневые, имеют крыловидное окаймление.

Круг опылителей разнообразен: для американских видов – двукрылые; цветки имеют неприятный запах. Азиатские и средиземноморские виды опыляются перепончатокрылыми – шмелями, осами, а также мелкими мухами. Для *Fritillaria imperialis* характерны признаки орнитофильного растения. Для большинства видов характерно семенное размножение; восточноазиатские виды отличаются активным вегетативным размножением за счет легко опадающих чешуй луковиц [31].

Представители рода *Fritillaria* традиционно возделываются как декоративные растения. На территории бывшего СССР наиболее высокую

интродукционную оценку получили следующие виды: среднеазиатские виды рябчик бледноцветковый (*F. pallidiflora* Schrenk), рябчик Радде (*F. raddeana* Regel), рябчик Эдуарда (*F. eduardii* Regel); кавказские – рябчик жёлтый (*F. lutea* Mill), рябчик кавказский (*F. caucasica* Adams), рябчик широколистный (*F. latifolia* Willd); переднеазиатский рябчик императорский (*F. imperialis* L.), дальневосточный рябчик камчатский (*F. camtschatcensis* (L.) Fisch et Hook), европейские рябчик шахматный (*F. meleagris* L.), рябчик русский (*Fritillaria ruthenica*) [13]. Наиболее часто возделывается рябчик императорский, для которого известно множество сортов; в культуре с 16-го века.

В условиях культуры размножают рябчики семенным и вегетативным способом. Семена высевают в открытый грунт осенью или весной. Сеянцы зацветают на 2–5-й год в, зависимости от вида. При вегетативном размножении луковицами и детками их пересаживают каждые 2–3 года. Выкопку проводят в июне – июле. Очищенные луковицы хранят в прохладном помещении в торфокрошке или опилках, так как покровная чешуя у луковиц очень сочная, слабая и быстро пересыхает. Посадку производят в конце августа – начале сентября. Глубина посадки 8–20 см (4–10 см для низкорослых видов). Требуется теплые, полутенистые или солнечные участки. Предпочитает богатые гумусом, легкие, умеренно влажные почвы. Рекомендуется использовать для групповых посадок среди деревьев и кустарников, в каменистых садах, для срезки и выгонки в зимнее время [13].

Многие виды **ядовиты из-за алкалоидов** (многие алкалоиды уникальны и названы по видам рябчиков, у которых впервые были обнаружены – импералин, куроюридин, эдуардин, раддеанин, уссуридин). Ряд видов используется как лекарственные растения в традиционных медицинах Азиатских стран. Наиболее широко в китайской, корейской, тибетской медицине используются луковицы рябчика камчатского и уссурийского – при туберкулёзе лёгких, респираторных инфекциях, как седативное, гемостатическое, жаропонижающее, лактогенное; местно – как

пластырь при фурункулах и абсцессах. Также нашли применение следующие виды: *F. meleagris* (в европейской полосе как ранозаживляющее), рябчик мутовчатый *F. verticillata* (на Дальнем Востоке при туберкулёзе), рябчик желтый *F. lutea* (в Дагестане при туберкулёзе) и другие.

F. camschatcensis ранее в изобилии встречался на Камчатке, широко использовался в пищу племенами камчадалов. Поверхностно расположенные луковицы камчадалы выкапывали мотыгой или искали кладовки полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) с луковицами и продавали американским индейцам. Рябчик Радде *F. raddeana* в Туркмении используется как суррогат хлеба; рябчик шахматный *F. meleagris* L. в прошлом использовали как кормовое для лошадей и КРС [39].

Ряд видов **уязвимы в условиях современной биосферы**; занесены в Красную книгу РФ [231] 5 видов: *Fritillaria caucasica*, *F. dagana*, *F. meleagris*, *F. ussuriensis*, *F. ruthenica*. Большинство других видов включены в региональные Красные книги тех субъектов РФ, на территории которых они произрастают.

Ведется научная **работа по интродукции** рябчиков как редких растений, с целью сохранения генофонда в условиях культуры, а также подбор видов, сочетающих в себе высокие декоративные качества с устойчивостью в условиях антропогенно трансформированной среды для нужд зелёного строительства.

Один из крупнейших центров интродукции – Донецкий ботанический сад, где с 1969 г. в лаборатории цветоводства прошли интродукционные испытания 12 видов рода *Fritillaria* [36], 7 из которых получили высокую оценку и рекомендованы для использования в озеленении региона: *Fritillaria astropetala* Boiss рябчик иглолепестный, *F. collina* Adams (*F. lutea* Mill.) рябчик холмовой (жёлтый), *Fritillaria imperialis* L. рябчик императорский, «царская корона»; *F. meleagris* L. рябчик шахматный (сорт alba), *F. montana* Норре рябчик горный, *F. pallidiflora* Schrenk. рябчик бледноцветковый, *F. ruthenica* Wikstr. рябчик русский. Более высокую оценку получили виды,

приуроченные к аридным условиям произрастания в природных сообществах (горные склоны, степи). Все, за исключением русского, выращены из семян, полученных по делектусу. Наиболее высокие, мощные и эффектные растения с крупными яркими цветками – *F. imperialis* и его сорта. *F. collina* и *F. pallidiflora* отличаются крупными, хорошо заметными желтыми цветками разных оттенков. Цветки *F. astropetala* контрастной окраски эффектны и необычны. Остальные виды, не отличаясь яркостью цветков, отличаются изяществом и оригинальностью растений в целом. Все виды, за исключением *F. meleagris*, получили интродукционную оценку в 6 баллов из 7 максимальных, рябчик шахматный – 5.

По характеру фенологического развития изученные виды рябчиков относятся к весеннезеленым видам средневесеннего цветения. Сроки и продолжительность основных фенофаз в условиях юго-востока Украины определяются как сроками наступления устойчивых положительных температур воздуха и почвы ранней весной (начало вегетации и цветение), так и сроками прихода летней засухи (конец вегетации). Начало весеннего отрастания приходится на конец марта – начало апреля. Раньше всех начинают вегетацию *F. ruthenica* (10.03–10.04) и среднеазиатский *F. imperialis* (11.03–9.04), позже всех – эндемик Кипра, Турции и Израиля и Палестины *F. astropetala* (29.03–10.04).

Наиболее раннее цветение характерно для *F. montana* (начало цветения 16.04–22.04) и *F. ruthenica* (16.04–2.05). Наиболее позднее *F. meleagris* cv Alba (29.04 – 5.05). Раньше других заканчивают цветение *F. pallidiflora* (27.04–3.05), *F. ruthenica* (28.04–14.05), *F. imperialis* (29.04–11.05). Продолжительность цветения наиболее продолжительна у *F. astropetala* (15–27 дней), *F. montana* (18–22 дня), средней продолжительности у *F. meleagris* (14–15 дней), наименьшая у *F. pallidiflora*, *F. imperialis*, *F. ruthenica*, *F. collina* (12–14 дней), она зависит от погодных условий: в ветреную солнечную погоду она значительно меньше, чем в прохладную и дождливую.

Продолжительность вегетационного периода зависит от метеоусловий, особенно от режима увлажнения – времени наступления летней засухи. Наиболее варьирует продолжительность вегетации у *F. imperialis* (51–73 дня) и *F. pallidiflora* (57–84 дней), то есть они наиболее чувствительны к изменению метеорологических условий; у остальных варьирует в меньших пределах: *F. acmopetala* (69–75 дней), *F. montana* (68–71 дней), *F. meleagris* (66–71 дней), *F. ruthenica* (77–87 дней), *F. collina* (66–80 дней).

Созревание семян у всех видов происходит через 10–12 дней после окончания вегетации, поэтому для получения полноценных семян авторы советуют не удалять засохшие стебли. Плодоношение всех изученных видов регулярное, за исключением *F. imperialis*, у которого плоды образуются примерно раз в 5 лет. *F. acmopetala*, *F. meleagris*, *F. montana* образуют детку, остальные виды вегетативно размножаются делением луковиц, при этом коэффициент их вегетативного размножения незначителен и не превышает 1,2. Поэтому автор рекомендует для получения большого количества растений использовать семенной способ размножения.

Практические рекомендации по итогам многолетней интродукции на Украине автор делает следующие: наиболее рационально использовать рябчики в озеленении парков, садов, скверов, в экспозициях ландшафтного типа или миксбордерах. Высокие виды (*F. imperialis*) пригодны для срезки, но регулярное их использование с этой целью ослабляет луковицу. Большинство видов, особенно *F. imperialis*, отрицательно относятся к пересадке – при ежегодном выкапывании и пересаживании растения перестают цвести, что авторы объясняют повышенной чувствительностью луковиц к глубине их размещения в почве: оставаясь на постоянном месте, растения самостоятельно регулируют эту глубину с помощью контрактных корней, обеспечивая луковице оптимальные условия существования [36].

Семенная продуктивность особей зависит от количества цветков на растении и погодных условий в период цветения и созревания семян.

Высокая семенная продуктивность в расчёте и на коробочку, и на особь характерна для *F. astropetala* ($126,6 \pm 7,1$ и $211,2 \pm 12,8$ соответственно) и для *F. imperialis* ($98,1 \pm 5,1$ и $334,0 \pm 9,5$), а также в пересчёте на коробочку для *F. collina* ($104,6 \pm 7,6$) с одиночными цветками. У остальных видов в коробочке от 50 до 60 семян, что с учётом количества цветков (плодов) на одной генеративной особи даёт около 70–100 семян. *F. pallidiflora* характеризуется высокой семенной продуктивностью в расчёте на особь ($172,8 \pm 2,6$) при среднем количестве семян в коробочке ($60,1 \pm 2,9$) из-за многоцветковости [36].

Изучена семенная продуктивность в условиях культуры у *F. meleagroides*: число семяпочек в коробочке и в расчёте на одну особь $64,5 \pm 1,9$. Число семян в коробочке и в расчёте на особь $43,8 \pm 1,3$. Таким образом, процент семенификации составляет 69,8% [29, 30].

Более низкие значения семенной продуктивности в условиях культуры у *Fritillaria meleagroides* обнаружили другие авторы: потенциальная семенная продуктивность составила 134 ± 11 , фактическая – 70 ± 3 ; коэффициент семенификации таким образом довольно низкий 52%. Также авторы определили всхожесть семян при посеве их свежее собранными (через 5–14 суток после сбора), и при посеве на следующий год после хранения при комнатной температуре. Установили, что всхожесть снижается при хранении у *F. meleagroides* с 63,9 до 49,1% [22].

Одна из самых крупных коллекций (7 видов) собрана на территории ботанического сада Челябинского государственного университета: *Fritillaria camschatcensis* (L.) Ker Gawl., *F. imperialis* L., *F. meleagris* L. cv. Mixed, *F. meleagroides* Patrin ex Schult. et Schult. f., *F. meleagroides* Patrin ex Schult. et Schult. f. alba, *F. michailovskyi* Fomin cv. Uva Vulpis, *F. ruthenica* Wikst. Установлены особенности фенологии у *F. meleagroides*, *F. ruthenica* – цветение по средним многолетним данным 10.05–17.05 [32].

Изучен онтогенез в условиях культуры в Башкирии у *F. meleagroides*. Латентный период характеризуется глубоким покоем зародыша, поэтому

прорастание замедленное. Посев в грунт рекомендуется в начале августа. При весенних посевах необходима стратификация семян на протяжении 40–42 дней при температуре $+4+7^{\circ}\text{C}$ во влажных опилках.

Прорастание наземное. Проростки – растения с единственной семядоль – развиваются в течение всего первого года – 32–35 дней. За это время в почве на глубине 1–1,5 см формируется луковичка из основания семядольного листа.

В ювенильное состояние растения вступают на второй год жизни. Побег образован единственным настоящим листом с длинным черешком. Оно продолжается 40–45 дней. К концу второго вегетационного периода на глубине 2–3 см формируется луковичка, состоящая из двух сочных чешуй – в основании семядольного листа (с прошлого года), и в основании настоящего листа.

Исследователи отмечают, что на следующий год растения переходят к имматурному возрастному состоянию и описывают его как удлинённый побег высотой 10–15 см, несущий 2–4 листа. Обычно у растений подобной жизненной формы и конкретно у представителей рода *Fritillaria* удлинённый побег – это признак перехода к виргинильному возрастному состоянию. Трудности с диагностикой имматурного состояния, то есть выявлением отличительных черт, позволяющих достоверно обособить его от ювенильного, были описаны в литературе для *F. pyrenaica* и *F. pallidiflora* и связаны с стремительным развитием этих эфемероидов. Поэтому скорее всего имматурное возрастное состояние особи проходят в оптимальных условиях на 2 году жизни, а на 3 переходят к виргинильному состоянию, формируя удлинённый побег. В менее благоприятных условиях переход к v-состоянию может наблюдаться только на 5 год.

Переход к генеративному возрастному состоянию наблюдается на 4–5 году жизни. При этом формируются чаще всего неветвящиеся побеги высотой $28,2 \pm 0,8$ см, погодные условия оказывают слабое влияние на высоту побега. На побегах формируется всегда только по 1 цветку диаметром 2,6 см.

Медленное развитие особей *Fritillaria meleagroides* – при котором на третий год особи остаются в ювенильном состоянии, отметили на территории Кузбасского ботанического сада (Кемеровская область) [9]. В связи с тем, что диагностика ювенильного и имматурного состояния у рябчиков затруднена, вполне возможно, что авторы приняли им-растения за ювенильные.

Опыты по проращиванию семян рябчиков проводились в Волгоградском ботаническом саду. Установлено, что в обычных условиях в лаборатории при температуре 22–25°C некоторые виды *F. meleagris*, *F. ruthenica* не способны прорасти. При предпосевной обработке семян (двухэтапная стратификация) удалось вывести семена из состояния покоя, но всхожесть была довольно низкой 3% для *Fritillaria ussuriensis*, 6% для *F. caucasica*, 10–33% для *F. meleagris* [1].

Наиболее крупным центром интродукции рябчиков является Донецкий ботанический сад [35, 36]. Многолетние наблюдения за видом субальпийского пояса Средней Азии *Fritillaria pallidiflora* показали, что по сравнению с природными местообитаниями в Донецком ботаническом саду рябчик бледноцветковый формирует особи с несколько более короткими и широкими листьями, более короткими генеративными побегами с меньшим количеством цветков, но большего размера. Авторы объясняют это большей засушливостью климата. Выявлено влияние температурных условий на сроки прохождения фенофаз: чем холоднее февраль и март, тем дальше сдвигаются сроки. В среднем за 10 лет наблюдения начало вегетации наступает 25.03–7.04, бутонизация 1.04–23.04, начало цветения 17.04–3.05, окончание цветения 26.04–15.05, созревание семян 12.06–22.06, окончание вегетации 7.06–10.06. Вегетативное размножение в условиях культуры происходит крайне редко. Растения дают полноценные семена (семенная продуктивность 125–190 семян, вес 1000 семян 5 г), полевая всхожесть 30–40%, иногда наблюдается единичный самосев.

Подробно изучен онтогенез в культуре на территории Донецкого ботанического сада такого среднеазиатского вида, как *Fritillaria pallidiflora*, в сравнении с другими видами этого рода [35, 36].

I. Латентный период. Семена светло-коричневые, плоские, треугольные, размером около 4 мм, вес 1000 семян – 5,0 г.

II. Прегенеративный период. 1. Проростки при осеннем высеве семян образуются весной следующего года и развиваются до мая. К этому времени в основании единственной семядоли из низового листа – катафилла развивается белая сочная полутуникатная запасаящая чешуя треугольной формы шириной 0,4 см, высотой 0,6 см – луковица. Единственный семядольный лист имеет длину 6,5–7,0 см, слегка изогнут, надземная часть ромбовидной формы, подземная – узкоцилиндрическая.

2. Ювенильные особи (j) формируются на второй год после высева семян. В начале вегетации единственный настоящий лист длиной 7–8 см, в надземной части зеленый, ромбовидный, в подземной – белый, узкоцилиндрический. Корни неразветвленные, в количестве 4–5, длиной до 3,2 см. В процессе вегетации длина листа увеличивается до 9,0–9,5 см, в основании формируется луковица белого цвета неправильной, угловатой формы 0,5–0,6 см в диаметре, 0,75–0,85 см высотой, состоящая из одной незамкнутой чешуи – катафилла.

3. Иматурные особи (im) формируются в возрасте трех лет. Общая длина листа 11–12 см, длина надземной ромбовидной части 4 см, ширина 1 см. Период вегетации длится на 2–3 недели меньше, чем у взрослых растений. Формируется угловатая луковица диаметром 0,9–1,0 см, высотой 1,4–1,5 см из двух сомкнутых, но не сросшихся запасаящих чешуй.

4. Виргинильные особи (v) формируются в возрасте четырех лет. Формируется удлинённый побег высотой до 9 см с 2–5 широколанцетными листьями, расположенными очередно, длиной 3 см, шириной 1,5 см. В процессе вегетации формируется луковица из двух запасаящих чешуй диаметром 0,9–1,3 см, высотой 1,4–2,0 см. Корни разветвлены до второго

порядка, у большинства особей имеется и контрактильный корень, после окончания вегетации втягивающий луковицу глубже в почву.

III. Генеративный период. 1. Молодые генеративные особи (g1) развиваются на пятый–шестой год после посева семян. У незначительной части особей (5–7%) отмечено увеличение продолжительности имматурного и виргинильного возрастных состояний до двух лет, в результате эти растения зацветают на 6–7-й год. Побег высотой 20–25 см с 7–9 ланцетными листьями длиной 7–9 см, шириной 1,4–3,5 см. Формируется единственный бледно-желтым цветком диаметром 3,5–4,0 см, высотой 4,5 см. Плоды завязывают около половины растений. Луковица диаметром 1,2–1,5 см, высотой до 1,5 см состоит из двух полутуникатных запасующих чешуй.

2. Средневозрастные генеративные особи (g2) развиваются на шестой–седьмой год после посева семян.

Таким образом, главное отличие онтогенеза – растянутый прегенеративный период. У других видов рябчиков онтогенез в общих чертах совпадает с вышеописанными. *F. imperialis* отличается наиболее продолжительным прегенеративным периодом, так как луковицы этого вида гораздо крупнее. Прегенеративный период удлинняется за счет имматурного (2 года) и виргинильного (2–4 года) возрастных состояний и составляет не менее 8 лет. Постгенеративный период всех видов рода в условиях культуры не обнаружен вследствие ежегодного обновления луковицы (рис. 2) [35, 36].

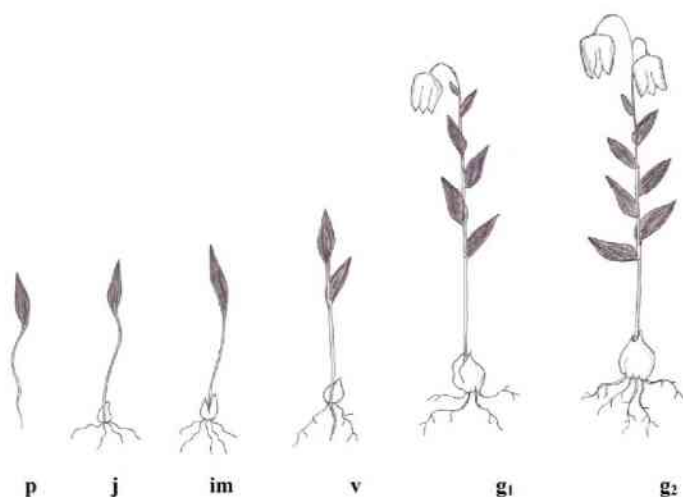


Рисунок 2. Онтогенез *Fritillaria pallidiflora* в условиях культуры [36]

Автор делает вывод, что в целом виду может быть присвоена высокая интродукционная оценка: по 7-балльной шкале В.В. Бакановой – 6. Автор отмечает декоративность и неприхотливость вида, ежегодное цветение и плодоношение, зимостойкость луковиц, засухоустойчивость – не требует полива в период вегетации, и рекомендует его к широкому использованию в озеленении городов [35, 36].

Изучается онтогенез экзотических видов рябчиков, не произрастающих в составе природных сообществ на территории РФ и бывшего СССР. Так, например, в условиях Якутского ботанического сада имеется успешный опыт культивирования эндемика Пиренейского полуострова *Fritillaria pyrenaica* L [37]. Семена были получены из Норвегии, г. Осло по международному обмену. При этом особенности биологии нового для флоры Центральной Якутии вида изучали в сравнении с давно интродуцированным (более 30 лет в коллекциях) *F. pallidiflora*.

В результате более чем 10-летнего эксперимента установили следующие особенности онтогенеза: 1) Особенностью латентного периода *F. pyrenaica* является необходимость холодной стратификации семян. Максимальная всхожесть семян наблюдалась при посеве в конце августа. При более поздних сроках всходы появлялись лишь на третий год после посева, так как не успевали пройти необходимый период воздействия низких температур. Авторы не указывают тип прорастания вида. 2) Особенностью прегенеративного периода является его большая продолжительность – до 7–9 лет. В ювенильном онтогенетическом состоянии (j) растение образует розеточный побег, имматурное состояние авторы не описывают, видимо, потому, что оно проходит быстро, возможно, в тот же год. Виргинильное (v) возрастное состояние характеризуется формированием удлиненного побега, продолжительность его от 5 до 6 лет. Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g1) исследователи наблюдали на 7-й год с момента посева. Побег не ветвился, имел высоту 16,5 см, что намного меньше, чем в условиях Европы. Цветение было слабым и коротким – побеги

сформировали по 2 мелких цветка нетипичной окраски околоцветника. Зрелое генеративное онтогенетическое состояние (g2) наблюдали на 8-й год. Оно отличалось ветвлением побегов – формированием 2-х удлинённых побегов, и более обильным цветением. Переход к g2 сопровождался вегетативным размножением – образованием дочерних луковиц, однако вегетативное размножение в целом слабое.

Фенологические наблюдения показали, что весеннее отрастание происходит в первой-второй декаде мая. Фаза бутонизации наступает через неделю и продолжается около 3-х недель. Цветение приурочено к концу мая – началу июня, продолжается 2 недели. Фаза плодоношения длится до конца июня – начала июля, когда надземные части побегов полностью отмирают. Таким образом, продолжительность вегетационного периода составляет 45–67 дней. Сравнивая сезонные ритмы развития *F. pyrenaica* и *F. pallidiflora*, авторы выявляют некоторые общие черты: значительная вариабельность даты весеннего отрастания, обусловленная погодными условиями. Позднее отрастание обоих видов обусловлено низкими среднесуточными температурами в конце апреля – начале мая и избыточную влажность почвы из-за выпадения осадком, значительно превышающих норму. Ещё одна особенность – нерегулярное плодоношение *F. pyrenaica*, вследствие чего в отдельные годы период вегетации был короче, чем у *F. pallidiflora*, плодоносящего ежегодно. Несмотря на продолжительный прегенеративный период и трудности с воспроизведением вида в условиях культуры, авторы делают вывод о целесообразности более широко введения в культуру этого экзотического вида по причине его морозостойкости, устойчивости к болезням и вредителям и высоких декоративных качеств [37].

Проведена оценка успешности интродукции *Fritillaria meleagris* L. в коллекциях редких видов растений РФ Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО (г. Сыктывкар) по методике ГБС. По трёхбалльной шкале оценивались следующие 6 признаков: наличие семенного размножения, наличие вегетативного размножения, формирование габитуса,

свойственного природным условиям, устойчивость к вредителям и болезням, зимостойкость, самоподдержание в культуре. Из 18 максимально возможных баллов вид был оценен на 13, что может быть оценено как средняя степень устойчивости. Однако такая в целом высокая для вида оценка вызывает ряд вопросов. Например, авторы отмечают, что рябчик шахматовидный регулярно цветет, но не завязывает семян. И в то же время присваивают ему 2 балла из трех за семенное размножение и 2 балла из трех за такой признак как самоподдержание популяции. Также в 2 балла была оценена способность к вегетативному размножению, хотя известно, что у этого вида она чрезвычайно слабая. Может быть, авторы имеют ввиду какие-то способы искусственного вегетативного размножения, которые используются в этих условиях, но этот опыт в статье не описан. Отмечается высокая зимостойкость вида далеко за пределами природного ареала и устойчивость к вредителям (максимальный балл – 3) [42].

Упоминается о наличии в коллекции редких видов *F. meleagris*, *F. ruthenica* ботанического сада Челябинского государственного университета [27].

В ходе экспериментов по интродукции *Fritillaria* демонстрируют огромные **приспособительные возможности**. Так, например, 2 вида – *F. meleagris* и *F. dagana* Turcz. ex Trautv успешно возделываются на территории Полярно-альпийского ботанического сада (г. Кировск Мурманской области). *F. dagana* был привезен из Восточных Саян в 1936 г. экспедицией А.А. Коровкина, высказавшего идею о том, что именно высокогорные растения Средней Азии должны быть наиболее устойчивы в условиях Заполярья. Предположение подтвердилось – вот уже более 80 лет вид в коллекциях этого ботанического сада. Наблюдается почти ежегодное цветение, плодоношение редкое, но в те годы, когда семена формируются, они выполнены и формируется самосев [8].

Интродукция видов *F. meleagris* и *F. ruthenica* более 12 лет проводится на территории Главного ботанического сада РАН (г. Москва). Установлено,

что оба вида устойчивы в культуре, плодоносят нерегулярно. Для них характерно вегетативное и искусственное вегетативное размножение, а для *F. ruthenica* еще и искусственное семенное размножение [43].

В условиях ботанического сада ВИЛАР с 1968 г. культивируется дальневосточный вид *F. ussuriensis* Maxim. Для оценки успешности интродукции авторы проанализировали многолетнюю динамику роста и развития вида по результатам наблюдений с 2009 по 2018 гг. Выявлены средние многолетние сроки бутонизации $01.05 \pm 2,4$, цветения $15.05 \pm 3,0$, плодоношения $09.06 \pm 4,7$. Выявлено, что зрелые семена образуются редко, только в самые благоприятные по погодным условиям годы. Тем не менее, отмечена склонность к естественному самовозобновлению (наличие самосева). Период вегетации составляет, в среднем $85 \pm 4,1$ дней. В целом авторы делают вывод о перспективности этого вида как декоративного [23].

В условиях Центральной Якутии есть данные об интродукции двух видов рода *Fritillaria* на территории Ботанического сада Северо-Восточного федерального университета имени М.К. Аммосова (г. Якутск): *Fritillaria camschatcensis* (L.) Ker-Gawl. и *F. pallidiflora* Schrenk. Дальневосточный вид рябчик камчатский в условиях Центральной Якутии слабоустойчив – образует невысокие побеги высотой до 7–10 см, цветет ежегодно, но не обильно, конце первой декады июня, коробочки образуются редко, семена не успевают вызреть. Размножается делением луковицы. Требует укрытия на зиму; в отдельные экстремальные по условиям зимы наблюдается сильный выпад. В отличие от дальневосточного вида, среднеазиатский рябчик бледноцветковый высокоустойчив в условиях Якутии. Он характеризуется большей декоративностью за счет более высоких побегов до 25–40 см. Характерны более крупные цветки до 4 см в диаметре, более обильно цветение: 2–5 (максимум до 7) цветков на кисти. Цветение происходит с конца мая до середины июня, массово – с начала июня; раскрытие бутонов постепенное, за счет чего достигается значительная для эфемероидов продолжительность цветения – 15–20 дней. Хорошо

размножается семенами и делением луковицы. Семена созревают в конце июля. Вид демонстрирует высокую зимостойкость – укрытия на зиму не требуется. К вредителям и болезням устойчив. Исследователи рекомендуют его для посадки на каменистых горках, в групповых посадках в миксбордерах и цветниках, для оформления цветочных пятен на газонах [2].

В Средней Азии большое внимание уделяется изучению эндемика *Fritillaria eduardii*. Например, в Кыргызской республике изучена популяция на территории заповедника Айгуль-Таш, выявлены природные факторы, сокращающие численность (селевые потоки, смывающие луковицы со склонов), и антропогенные (выпас); предпринята попытка выращивания в условиях культуры [16].

Также интродукционные испытания этого вида проходят в условиях Памирского ботанического сада (Таджикистан). Авторы подвели итоги наблюдений за период с 2001–2012 гг. Выявлены фенологические особенности *Fritillaria eduardii* в культуре в условиях высокогорья: вегетация сразу же после схода снега, в отдельные годы – во вторую декаду марта; цветение с конца апреля и до середины мая (продолжительность около 20 дней; плодоношение с середины мая до конца июля (продолжительность 40–45 дней). Таким образом, продолжительность вегетационного периода колебалась в зависимости от погодных условий от 59 до 77 дней. Выявлено сильное влияние погодных условий: за 10 лет наблюдений цветение наблюдалось только 6 раз, плодоношение – только 3 раза. По большинству морфологических признаков растения в культуре не отличались от особей природных популяций (высота побегов 80–95 см). В те годы, когда наблюдалось плодоношение, число семян в коробочке колеблется от 75 до 165 штук (в среднем 112 штук). Процент выполненных семян составлял 72%. Авторы делают вывод о лимитирующей роли недостаточного увлажнения для образования семян [4].

Таким образом, при культивировании многих видов рода *Fritillaria* возникает **проблема эффективного размножения**. Для ее решения активно

используют новые методы, например, способы микроразмножения *in vitro*. Например, установлен высокий регенерационный потенциал частей луковичных чешуй *Fritillaria dagana* на среде В5, дополненной 5мкМ БАП и 2мкМ НУК. Установлены условия эффективного укоренения адвентивных луковичек, например, выращивание при пониженной температуре [55].

Разработаны эффективные протоколы размножения *in vitro* восьми редких и эндемичных видов рода *Fritillaria*: *F. sonnikovae*, *F. meleagris*, *F. meleagroides*, *F. dagana*, подобраны оптимальные среды для клонирования и установлено влияние температуры и регуляторов роста [33].

Проводятся **анатомические исследования** представителей рода *Fritillaria* в условиях культуры с целью использования как для диагностики, установления родственных связей, оценки адаптационных возможностей. Так в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (г. Новосибирск) сравнивали строение эпидермиса листа рябчика шахматного (*F. meleagris* f. *alba*) с другими представителями коллекции луковичных растений семейств Hyacinthaceae и Liliaceae. Установлено, что строение эпидермиса в общих чертах соответствует таковому для семейства Liliaceae. Основные клетки эпидермы вытянутые, крупные, со слегка волнистыми антиклинальными клеточными стенками, с толстой кутикулой. Установлена амфистоматность листа, аномоцитный устьичный аппарат – околоустьичные клетки не отличаются от основных клеток эпидермы формой и размером. Устьица расположены рядами в соответствии с параллельным жилкованием листа, обычно по одному, но встречаются и группы по три. Отмечено, что число устьиц на верхней стороне листа ($5,3 \pm 0,2$ шт/мм²) более чем в 2 раза больше, чем на нижней ($2,0 \pm 0,1$ шт/мм²), что в целом очень характерно для эфемероидов, в отличие от например, луковичных гемиефемероидов. Эфемероиды по отношению к влаге относят к группе гигрофитов, так как ранней весной почвы увлажнена избыточно. Вызывают вопросы абсолютные значения числа устьиц в площади листа – такие низкие значения у растений не встречаются, что указывает на ошибку в расчётах [45].

Упоминается о многолетнем возделывании в Никитском ботаническом саду (г. Ялта) *F. meleagris* [17, 18].

Во флоре Пензенской области известны 2 вида: *Fritillaria ruthenica* Wikst. – рябчик русский и *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult. et Schult. f. – рябчик шахматовидный. Рябчик шахматовидный встречается довольно редко, число местообитаний меньше, чем у *F. ruthenica*. Приурочен к болотистым, чаще засоленным лугам (Башмаковский, Наровчатский, Колышлейский, Пензенский, Сердобский, Лопатинский р-н, Малосердобинский, Неверкинский районы). Включен в Красную книгу Пензенской области со статусом 2 – сокращающийся в численности.

Кроме того отмечается, что довольно редко культивируется в садах и парках как декоративное растение *F. imperialis* L. [6].

1.2. Особенности биологии *Fritillaria ruthenica* Wikstr.

Fritillaria ruthenica Wikstr. ещё в 60–70 гг. был обычен для флоры СССР в пределах ареала распространения. С тех пор численность его настолько сократилась, что потребовалось внесение его в **Красную книгу РФ** (категория и статус 3б – редкий вид). Распространение в пределах России показано на рис. 3.

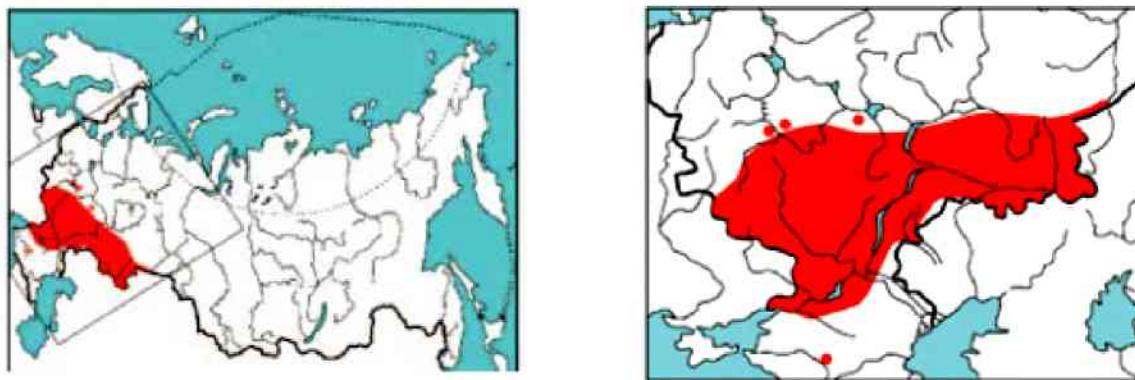


Рисунок 3. Ареал *Fritillaria ruthenica* в РФ [49]

Как показывает анализ рис. 3, *Fritillaria ruthenica* по характеру ареала принадлежит к группе евразийских видов, относится к эндемикам флоры СНГ. В пределах России большая часть ареала лежит в пределах лесостепной зоны Восточной Европы и Западной Сибири. Здесь он произрастает на водоразделах и по склонам логов, на лесных полянах, опушках дубрав и березняков, разреженных лесах, в зарослях кустарников вместе с луговыми и лугово-степными видами [12]. Заходит в лесную зону – на севере – до Московской области. Отмечены местообитания на Кавказе, Южном Урале. Юго-восточная часть ареала охватывает Среднюю Азию (северо-запад Казахстана), западная – территорию Украины [53].

Для Пензенской области известно около 20 местообитаний (рис. 4): вид отмечен для Белинского, Городищенского, Колышлейского, Малосердобинского, Неверкинского, Никольского, Пачелмского, Пензенского, Сердобского, Тамалинского, Шемышейского районов [43].

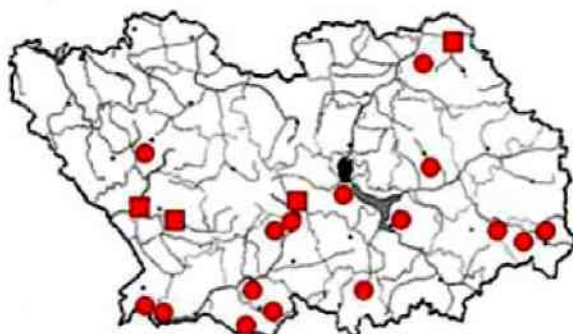


Рисунок 4. Местонахождения *Fritillaria ruthenica* в Пензенской области [43]

По особенностям экологии ксеромезофит – обитает в условиях от лугово-степного до влажно-лесолугового типов увлажнения, требователен к плодородию почвы (чаще встречается на выщелоченных чернозёмах и тёмно-серых лесных почвах, избегая бедных светло-серых), растёт на почвах с близким залеганием карбонатов. В Приокско-Террасном заповеднике произрастает на богатых гумусом (до 10%) аллювиальных наносах поймы р. Оки [7]. Не выдерживает чрезмерного задержания почвы [43].

По диапазону освещенности рябчик русский отмечен на открытых и полуоткрытых пространствах [14]. Выявлены 2 экоэлемента – более светового (степного) и более теневого (лесного). Лесная экоморфа заметно крупнее, с большим количеством цветков [7]. Наличие двух экоморф подтверждают и фенологические наблюдения на территории Воронежского природного биосферного заповедника им. В.М. Пескова [44].

Жизненная форма – травянистый луковичный поликарпик, криптофит (геофит) по классификации Раункиера. Формирует побеги 15–70 см высоты. Стебель прямой, гладкий. Листья многочисленные (от 6 до 19), мутовчатые (нижние), супротивные или очередные (верхние), линейно-ланцетные, плоские, отклоненно-прямостоячие, верхние сближены и видоизменены в спирально закрученные усики, которыми растения прикрепляются к другим растениям в высокотравье и зарослях кустарников [41].

Луковица сплюснутая, до 1–1,5 см в диаметре, состоит из донца, одной запасующей мясистой обратнойцевидной и двух плёнчатых чешуй [7]. Плёнчатые чешуи расширены у основания и сужены к вершине. Они с двух сторон охватывают лист, в основании которого находится замещающая луковица, состоящая из одной мясистой чешуи и зачатка другой чешуи. Некоторые авторы для характеристики подземных запасующих органов используют термин «клубнелуковица» [41]. В лесных сообществах Самарской области «клубнелуковицы» располагались на глубине 6–7 см, в сильно дернистой почве, между плотным переплетением корневищ и корней различных многолетних степных видов растений. Каждая клубнелуковица состоит из двух мясистых чешуй, в центре между ними располагались 2–3 выводковые луковички [50].

От донца отходит до 56 придаточных корней, простирающихся горизонтально или дугообразно вниз в верхнем слое почвы. Корни белые, очень нежные и ломкие, не ветвящиеся, однолетние, отмирают в конце мая – начале июня. Глубина проникновения корней до 14–16 см, ширина простираения 20 см [11].

Онтогенез описан из природных популяций на территории Приокско-Террасного заповедника в Московской области [7], а также при культивировании на территории г. Уфа [29, 30].

I. Латентный период характеризуется глубоким покоем зародыша, так как он недоразвит, поэтому прорастание замедленное. В культуре для них необходим сначала тёплый, а затем холодный период стратификации. Во время тёплого периода (оптимум 10–12°C) происходит доразвитие зародыша. Поэтому и посев в грунт рекомендуется в начале августа, при этом наблюдается лучшая всхожесть следующей весной. При весенних посевах необходима стратификация семян *F. ruthenica* 47–49 дней; +4+7 во влажных опилках [29].

II. Прегенеративный период. Прорастание наземное. Проростки – растения с единственной семядолью – развиваются в течение всего первого года жизни – 30–40 дней у *F. ruthenica*. За это время в почве на глубине 1–1,5 см формируется луковичка из основания семядольного листа [29].

В **ювенильное** состояние растения вступают на второй год жизни. Побег образован единственным настоящим длинночерешковым листом длиной 2,4–7,5 см (в среднем $5,2 \pm 0,7$ см) и шириной 0,3–0,9 см (в среднем $0,5 \pm 0,1$ см). Ювенильное состояние продолжается у *F. ruthenica* 40–50 дней. К концу второго вегетационного периода на глубине 2–3 см формируется луковичка, состоящая из двух сочных чешуй – в основании семядольного листа (с прошлого года), и в основании настоящего листа.

Имматурное возрастное состояние одни авторы не выделяют [44]. Башкирские исследователи отмечают, что на третий год растения переходят к имматурному возрастному состоянию и описывают его как удлинённый побег высотой 10–15 см, несущий 2–4 листа. Обычно у растений подобной жизненной формы и конкретно у представителей рода *Fritillaria* удлинённый побег – это признак перехода к виргинильному возрастному состоянию. Трудности с диагностикой имматурного состояния, то есть выявлением отличительных черт, позволяющих достоверно обособить его от

ювенильного, уже ранее были описаны в литературе для *F. pyrenaica* и *F. pallidiflora* и связаны с стремительным развитием этих эфемероидов. Поэтому скорее всего имматурное возрастное состояние особи проходят в оптимальных условиях на 2 году жизни, а на 3 переходят к виргинильному состоянию, формируя удлиненный побег. В менее благоприятных условиях переход к v-состоянию может наблюдаться только на 5 год.

По всей видимости, ближе всего к действительности данные [7], описывающее имматурное состояние как растение с одним листом длиной 6,0–11,4 см (в среднем $8,1 \pm 1,6$) и шириной 0,7–1,6 см (в среднем $1,0 \pm 0,2$ см).

Виргинильные особи описывают как растения с удлинёнными побегами, некоторые авторы подразделяют это возрастное состояние на 2 подгруппы: v1 – имеют 2 – 4 листа длиной 12–27 см (в среднем $17,3 \pm 4,5$ см), и v2 – отличаются большей высотой и числом листьев 5–10 [7].

Переход к генеративному возрастному состоянию наблюдается на 4–5 году жизни. При этом формируются чаще всего неветвящиеся побеги высотой у $26,7 \pm 0,3$ – $34,8 \pm 0,6$ см в зависимости от погодных условий. В отдельные годы на побегах формируется по 1 цветку, в более благоприятные 2 и реже 3, таким образом среднее количество цветков на побеге увеличивается до $1,3 \pm 0,1$ см. Диаметр цветка $2,7 \pm 0,3$ см [29]. В природных сообществах изредка – до 7 цветков.

Изучена **семенная продуктивность** в условиях культуры: число семян в коробочке $101,0 \pm 3,2$, в расчёте на одну особь $122,2 \pm 6,4$. Число семян в коробочке $85,8 \pm 4,0$, в расчёте на особь $103,8 \pm 8,2$. Таким образом, процент семенификации 85% [29].

У *F. ruthenica* потенциальная семенная продуктивность составила 212 ± 16 , фактическая – 154 ± 10 ; коэффициент семенификации более высокий и составил 73%. Также авторы определили всхожесть семян при посеве их свежее собранными (через 5–14 суток после сбора), и при посеве на следующий год после хранения при комнатной температуре. Установили, что всхожесть снижается при хранении у *F. ruthenica* – с 75,5 до 68,3 [22].

Согласно классификации феноритмотипов растений И.В. Борисовой [5], рябчик русский – весеннезеленый эфемероид с летне-осенне-зимним периодом покоя. Подробно изучена фенология в течение 1995–1999 гг. на территории природных сообществ в Самарской области. Период вегетации – весеннее отрастание – начинается 23–25 апреля, спустя 3–4 дня наблюдается стадия бутонизации практически одновременно у всех наблюдаемых растений с разницей в 1–2 дня. Цветение быстрое – в течение недели (29 апреля – 6 мая). У особей с 3–4 цветками цветение продолжается до 8 дней, цветение каждого цветка длится по 2–3 дня. Период цветения рябчика русского совпадает с массовым цветением в лесу ветреницы лютичной, ветреницы алтайской, медуницы неясной, завершением цветения хохлатки Галлера, началом цветения на опушке адониса весеннего. Установлена продолжительность вегетационного периода по средним многолетним данным в природных сообществах Самарской области 2000–2013 гг. – 25–30 дней [50].

Установлены особенности **фенологического развития** в зависимости от погодных условий. Выявлена холодостойкость вида даже в период цветения. Например, авторы наблюдали генеративных особей при дневной температуре не выше 6°C, с заморозками на почве ночью и выпадением в виде снега [50].

Очень значимы для понимания биологии вида многолетние (1988–2020 гг.) фенологические наблюдения на территории Воронежского государственного природного биосферного заповедника им. В.М. Пескова в разных экологических условиях Усманского бора [44].

Начало весеннего отрастания в лесных сообществах $30.03 \pm 2,1$, лугово-степных – на день позже (варьирование от 12.03. до 14.04). Оно зависит от даты установления устойчивых температур выше 0° ($r=0,86-0,89$), схода снега в лесу ($r=0,93$). Полное облиствение и в лесных и в лугово-степных сообществах наступает в среднем $2.05 \pm 1,1$ в первой декаде мая на 24 день после появления листьев. Лист достигает полного размера к началу цветения

или во время цветения. В зависимости от температуры апреля это феноявление может происходить на 10 дней раньше (22.04), или затягиваться на две недели (14.05). При этом период от момента отрастания до полного облиствения может растянуться до 42 дней, как, например, произошло в 2007 г., когда весна была ранней, поэтому отрастание началось раньше многолетних сроков, но прохладной, поэтому формирование ассимиляционного аппарата задержалось до второй декады мая. У воронежских рябчиков первый узел чаще с мутовчатыми или супротивными листьями.

Бутонизация у рябчика чаще всего фиксируется сразу же после развертывания первых листьев: в лесных сообществах в среднем $10.04 \pm 1,1$, лугово-степных – на 2 дня позже (варьирование от 14.03. до 22.04). Освобождение бутонов от листьев происходит быстро – за 2–6 дней. Развитие бутонов при высоких температурах может завершиться за 11–12 дней, но может и затянуться до 39 дней, при ранней, но прохладной весне. При созревании бутонов они темнеют, и за 5–9 дней до начала цветения они приобретают коричневато-зеленоватую окраску. Нередко бутоны остаются недоразвитыми и к цветению не переходят, видимо, из-за повреждения низкими температурами.

Начало цветения в лесных сообществах $28.04 \pm 1,1$, в лугово-степных – на день раньше (варьирование от 15.04 до 5.05). Цветки крупные, поникающие, собраны в 1–5 цветковую кисть. Околоцветник простой, венчиковидный из 6 тёмно-фиолетовых или бордовых листочков с неясным шахматным рисунком.

Зацветание вида прямо зависит от сроков начала вегетации, и от среднемесячной температуры апреля ($r = -0.77$). Массовое цветение при теплой погоде наступает быстро, через 1–2 дня с момента зацветания – $30.04 \pm 1,1$ (варьирование от 16.04 до 7.05). В среднем цветение длится 11 дней. В отдельные годы, при жаркой и сухой погоде, оно может сократиться до 7–8 дней, в другие – при прохладной или дождливой, растянуться до 16

дней. Установлена зависимость между продолжительностью цветения и числом особей в популяции – чем их больше, тем цветение более растянутое по времени. Генеративных особей в ценопопуляциях Воронежского заповедника немного – в среднем по 20–30, поэтому продолжительность цветения небольшая.

В Воронежском заповеднике цветение у рябчика часто (11 из 27 лет наблюдений) совпадает с заморозками. Это отрицательно сказывается на образовании плодов. Описан случай выпадения большого количества снега во второй декаде апреля и формирование 20-см слоя, практически полностью покрывшего побеги с бутонами, сохранявшегося около 3 дней, с понижением температуры до $-5-6^{\circ}\text{C}$. Растения после таяния снега продолжали развитие, но цвели в на изогнутых стеблях и формирование плодов было слабым скорее всего не из-за самих температур, а из-за отсутствия опылителей или из-за несоответствия габитуса рефлексам насекомых, трудностей, которые возникают у них при посещении таких цветков. Отцветание в обоих сообществах происходило $8.05 \pm 0,1$ (варьирование от 25.04 до 18.05).

Сравнивая данные, полученные в Воронежском заповеднике, с результатами фенологических наблюдений в Центрально-Чернозёмном заповеднике и в Приокско-Тerrasном заповеднике, автор делает вывод, что в отдельные годы сроки цветения близки. Указанные в работе Вахрамеевой М.Г. с соавторами [7] средние сроки массового цветения рябчика русского через 12 дней (17 мая) после даты начала цветения не согласуются с данными, полученными в Воронежской области, где массовое цветение наступает не позднее, чем на 4 день после начала цветения.

Плодоношение рябчика русского в условиях Воронежского заповедника слабое даже при хорошем цветении, что автор объясняет несколькими факторами: повреждением растений копытными, повреждением насекомыми или болезнями, недостаточной активностью опылителей по метеоусловиям. Начало созревания плодов в лесных сообществах наблюдается $1.07 \pm 2,1$, в лугово-степных – $26.06 \pm 1,1$ (варьирование от 18.06

до 8.07). Массовое созревание плодов в лесных сообществах происходит $4.07 \pm 2,1$, в лугово-степных – $1.07 \pm 1,1$ (варьирование от 24.06 до 16.07). Массовое опадение плодов и семян в лесных сообществах отмечено $18.07 \pm 5,1$, в лугово-степных на день позже (варьирование от 26.06 до 4.08).

На созревание плодов рябчика русского влияют температуры июня. Конец созревания семян у рябчика русского происходит в среднем через 7–10 дней после полного отмирания (высыхания) стебля. Опадение семян происходит постепенно при механическом движении коробочки от ветра или задевании животным и человеком. Иногда полупустые коробочки с остатками семян сохраняются до весны.

Начало изменения окраски вегетативных особей в обоих сообществах наблюдалось $16.05 \pm 1,1$ (варьирование от 4.05 до 24.05), а генеративных особей – в лесных сообществах $1.06 \pm 2,1$, в лугово-степных $29.05 \pm 1,1$ (варьирование от 18.05 до 14.06). Полное изменение окраски вегетативных особей в лесных сообществах $24.05 \pm 1,1$ в лугово-степных на день раньше (варьирование от 6.05 до 5.06), а генеративных особей – в обоих сообществах $16.06 \pm 2,1$ (варьирование от 3.06 до 2.07). Начало отмирания вегетативных особей в лесных сообществах наблюдалось $22.05 \pm 1,1$, в лугово-степных на день раньше (варьирование от 6.05 до 1.06.), а генеративных особей в обоих сообществах $13.06 \pm 1,1$ (варьирование 3.06 до 22.06). Конец вегетации особей прегенеративного периода в лесных сообществах происходил $1.06 \pm 0,1$, в лугово-лесных $28.05 \pm 1,1$ (варьирование от 13.05 до 6.06), а генеративных особей – в лесных сообществах $28.06 \pm 2,1$, в лугово-лесных на 2 дня раньше (варьирование от 14.6 до 8.07).

Таким образом, в зависимости от погодных условий весь цикл развития от начала вегетации до полного отмирания генеративные растения рябчика русского проходят за 73–105 дней, а особи прегенеративного периода за 46–71 день. Проведен сравнительный анализ фенодат лесной и луговостепной ценопопуляций, который подтвердил экологическую неоднородность фенологии рябчика русского, особенно явно заметной в годы с

экстремальными условиями погоды, что автор работы трактует как значительные возможности экологической приспособляемости вида [44].

В Самарской области плодоношение рябчика русского наблюдается, начиная со второй декады мая до начала июня. После опадания лепестков увеличивается завязь, желтеют верхушки листьев. Формируется плод – локулоцидная коробочка, шестигранная, с крылатыми углами, длиной около 21–22 мм и 17 мм в диаметре, зеленоватого цвета. В природных сообществах Самарской области [19, 20] длина коробочки варьировали от 12 до 25 мм, в среднем 18,5 мм; ширина – от 9 до 20 мм, среднее значение – 14,7 мм. По мере созревания семян, коробочка желтеет, между ее створкам в верхней части появляется небольшое треугольное отверстие до 5 мм. Семена приобретают рыжевато-коричневый цвет. С 20 по 27 мая в условиях Самарской области во всех коробочках были отмечены зрелые семена, плод начинал растрескиваться по швам. Сами генеративные особи к этому времени уже полностью пожелтели, периода вегетации полностью завершился. Созревшие семена остаются в коробочке долго, до полного раскрытия. Даже в третью декаду июля в некоторых коробочках могут оставаться семена. Очевидно, полное рассеивание семян происходит после разрушения коробочки. Число семян в коробочке 39–59 семян, выявлена гетероспермия. Средний размер семян 4×6 мм, форма плоская, овальная; присутствовали также щуплые, буквально пленчатые семена. Потенциальная семенная продуктивность одного двухцветкового растения составляет 45 семян. Масса тысячи семян в природных сообществах Самарской области варьировала от 1 до 2,3 г. [19, 20], по другим данным 1,65 – 2,25 г [24]. В Ростовском ботаническом саду достигала 3 г. Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Из литературных источников известно, что семена рябчика русского нуждаются для прорастания в стратификации при 0–1°C, а по другим данным – при 6–11°C [34].

Потенциальная семенная продуктивность – число семязачатков в природных сообществах Самарской области 92,6–114,2, реальная семенная

продуктивность – 74–85%. Семинификация, таким образом, составила 72,0–82,7% [24].

Опыты по лабораторной всхожести семян, собранных из различных ценопопуляций Самарской области [24]. На свету при комнатной температуре семена не прорастали. При низкой положительной (5–7°C) температуре в темноте всхожесть семян, собранных весной этого же года и хранившихся при комнатной температуре 6 месяцев, оказалась достаточно высокой (58–100%). Увеличение срока хранения до 1,5 и 2,5 лет по-разному сказывалась на всхожести, продолжительности периода прорастания семян, собранных в разных ценопопуляциях – от активизации этих процессов до полной утраты всхожести. Способность семян в естественных условиях прорасти только при низких температурах и растянутость процесса прорастания являются хорошим приспособлением к специфике климата с осадками в холодное время года. С момента закладки семян *F. ruthenica* на проращивание до начала прорастания в большинстве случаев проходило около месяца, иногда два месяца. Энергия прорастания у свежесобранных семян колебалась от 18 до 91%.

Размножается семенами и вегетативно, образуя дочерние луковицы (происходит заложение в пазухах запасующих луковичных чешуй двух почек возобновления) и придаточные выводковые почки.

Численность популяции различна. Иногда обилен, доминирует в травостое разреженных нагорных дубрав. Вблизи крупных населенных пунктов исчезает. Антропофоб. Численность сильно сократилась в большинстве регионов РФ. Отмечают, что до середины XX-го века вид нередко встречался в пригородных лесах Мордовии, сейчас на грани исчезновения по причине сбора на букеты, стихийной пересадки на личные дачные участки как декоративного растения, из-за уничтожения местообитания для целей застройки. Все современные известные местообитания в Мордовии малочисленные – по 3–7 особей, общая численность – не более 30 экземпляров. В двух из 5 известных

местообитаний в Татарстане численность составила 90 особей. Для Тамбовской области известно 11 местообитаний, в том числе 2 крупных, с численностью по 1,5 тысячи особей, остальные – по 100 особей. Известна крупная и устойчивая популяция в Рязанской области. В Центрально-Черноземном заповеднике (Курская область) популяция состоит из относительно больших популяционных локусов с количеством генеративных особей от 50 до 500 [15]. В Воронежском заповеднике популяционные локусы малочисленные – по 20 – 30 генеративных особей [44]. В Пензенской области популяции малочисленные. Самые многочисленные – 7–10 особей на 100 м² приурочены к лёгким почвам [53].

Основными **лимитирующими факторами** называют: вырубка лесов, распашка степей и лугов, весенние палы, выпас скота, вытаптывание, сбор на букеты и выкопка для пересадки на личные участки. Для Пензенской области отмечены сукцессионные изменения сообществ, приводящие к выпадению вида: зарастание лесных полян, усиление позиций вейника наземного в кустарниковых и луговых степях [53].

На территории Пензенской области охраняется в заповеднике «Приволжская лесостепь» на участках «Кунчеровская лесостепь», «Попечеченская степь» и «Островцовская лесостепь» и на территории памятников природы «Присердобинская дубрава», «Урочище Лысая гора», «Урочище Шуро-Сиран» [53].

Большую ценность представляют **популяционные исследования** *Fritillaria ruthenica*, как например, на территории Самарской области. Подробно изучены растительные сообщества, в составе которых встречается рябчик русский. Первая ассоциация – злаково-спирейно-землянично-разнотравная формируется на обыкновенном черноземе на пологом склоне (остепненный луг) со слабо дефицитными условиями увлажнения. Сильно выражен процесс задернения, слой войлока мощностью до 7 см образован перегнившей дерниной осоки и злаков. Выражен кустарниковый ярус, сложенный миндалем низким, караганой

кустарниковой, спиреей городчатой с преобладанием последней. В состав группы злаковых растений входят мятлик узколистый, костер береговой, ежа сборная, пырей сизый, ковыль перистый, ковыль волосатик и житняк гребенчатый. Наибольшего обилия среди злаков имели костер береговой и ежа сборная. Проективное покрытие травостоя до 100%, высота более 100 см, что связано с обильными осадками в начале вегетационного периода. Наибольшее распространение из бобовых получили клевер альпийский, клевер луговой, клевер средний, клевер горный, горошек мышиный, чина клубненосная, чина сероватая, чина луговая, донник белый и люцерна хмелевая. Широколистное разнотравье в первом ярусе представляют коровяк метельчатый, коровяк восточный, зопник клубненосный, чернокорень лекарственный, хатма тюрингенская, василек скабиозовый, бодяк обыкновенный, серпуха обыкновенная, лабазник шестилепестный, девясил высокий, кровохлебка лекарственная, гравилат городской, короставник полевой, нивяник обыкновенный, пиретрум щитковый и многие другие виды. Все они имеют обилие 2 балла, высоту до 110 см. Средний ярус разнотравья образован душицей обыкновенной, репешком обыкновенным, девясилом шершавым, луком круглым, подмаринником русским, марьянником луговым, молочаем прутьевидным, резаком обыкновенным, подорожником средним, обилие 2–3 балла. Доминируют в среднем ярусе выше перечисленные представители семейства бобовые. Нижний ярус составляют полынь австрийская, тимьян Маршалла, черноголовка лекарственная, звездчатка злаковидная, колокольчик сибирский, одуванчик лекарственный, ноня темно-бурая, липучка обыкновенная и земляника зеленая. Последний вид имеет высокое обилие – 4–5 баллов. Для рябчика русского отмечено обилие 2 балла (в момент описания растения имели фенофазы плодоношения и зрелых семян, вегетация была завершена). Всего в составе фитоценоза отмечено 67 видов растений.

Вторая ассоциация формируется на опушке леса в условиях выровненного рельефа на слабоподзоленном чернозёме в достаточных

условиях увлажнения. Ассоциация ежево-чилижно-разнотравная. Травостой высотой до 150 см, проективное покрытие до 80%. Кустарниковый ярус представлен в основном караганой кустарниковой и изредка встречается раkitник русский, среди них отмечены пятнистые заросли полукустарника дрока красильного. Из злаков доминируют ежа сборная, ее содоминантами являются мятлик узколистный и костер безостый. Над злаками возвышается разнотравье, образованное различными зонтичными – морковником обыкновенным, дудником лесным, бутенем клубненосным, а также сложноцветными – васильком скабиозовым, лопухом большим, лопухом паутинистым, пиретрумом щитковым. Высота перечисленных выше растений превышает 150 см. Среди высокого разнотравья произрастают хатма тюренгенская, кровохлебка лекарственная, лабазник шестилепестный, василисник малый. Высокого обилия здесь получили душица обыкновенная, зверобой продырявленный, Рябчик русский встречался единично, в момент описания имел фенофазу плодоношения. Между видами высокотравья произрастают также герань лесная, смолевка обыкновенная, котовник венгерский, подорожник средний, подмаренник цепкий, икотник серозеленый, лютик едкий. Широко представлены бобовые – горошек заборный, горошек мышиный, астрагал нутовый, чина клубненосная и другие. В нижнем ярусе травостоя произрастают будра плющевидная, живучка женевская, звездчатка средняя, звездчатка злаковидная и земляника зеленая. Всего на описываемом участке отмечено 47 видов растений.

Третья ассоциация развивается под пологом леса, на правом склоне оврага, по днищу проходит временами пересыхающее русло реки. Условия увлажнения достаточные. Древостой образуют вяз горный, липа мелколистная, береза повислая, дуб обыкновенный, высота деревьев 18–23 м. В подлеске отмечена лещина обыкновенная, бересклет бородавчатый, шиповник, миндаль низкий, крушина ломкая. В подросте – осина, береза повислая, вяз горный, рябина обыкновенная, черемуха обыкновенная. Травянистый ярус образуют злаки: ежа сборная, лисохвост луговой,

перловник поникающий, перловник трансильванский, пырей ползучий, высота травостоя в среднем до 110 см. Широколистное разнотравье в разреженном древостое может достигать 190–210 см, в его составе – крапива двудомная, борщевик сибирский, живокость высокая, морковник обыкновенный, василистник малый, сныть обыкновенная, бутень клубненосный, спаржа лекарственная. Достаточные условия увлажнения во время вегетационного периода создали благоприятную среду для произрастания таких гигрофитов как паслен сладко-горький, хмель вьющийся, недотрога мелкоцветковая и щавель густой. Среди лесного разнотравья встречаются также гравилат городской, герань лесная, норичник шишковатый, вероника дубравная, дудник лесной, эливанта клейкая, обернатохлопушка, буквица обыкновенная, дрема белая, пиретрум щитковый, подмаренник северный, тысячелистник благородный, подорожник средний и другие растения, всего более 40 видов.

Исследования в этих сообществах показали, что ведущим экологическим фактором является освещенность. Число особей на пробных площадках (площадью 20 м²) увеличивалось от 25 особей под пологом леса до 35 на опушке, и до 69–94 на остепнённом лугу. Высота генеративных особей увеличивается от 26–54 см на лугу до 31–65 см под пологом леса. Доля генеративных особей изменяется от 56% под пологом леса до 69 на опушке и до 90–93% в условиях остепленного луга. Высота побега генеративных растений варьировала от 26 до 65 см, в среднем 30–40 см. К сожалению, авторы не изучали отдельно возрастные состояния прегенеративного периода, ограничиваясь общим числом нецветущих особей. Жизненность всех особей авторы называют нормальной, несмотря на более чем двукратные различия в высоте побегов, числе метамеров, количестве цветков.

Исследователи установили, что число цветков на 1 особи варьирует от 1 до 4. При этом чаще встречаются одноцветковые особи – 67%, реже – двуцветковые (29%), доля особей с 3 и 4 цветками – 2,4 и 1,2%.

Авторы делают вывод, что описанная популяция нормальная, пребывающая в равновесном состоянии, способна к самоподдержанию как семенным, так и вегетативным путем, не зависящая от заноса зачатков извне [50].

Популяционные исследования на территории **Приокско-Террасного заповедника** в Московской области – в одном из самых северных местообитаний проводились в разных фитоценозах: липняке снытиево-перловниковом, молодом осиннике перловниковом, опушке сосново-дубового леса с господством перловника, на ковыльно-разнотравном остепнённом лугу, типчаково-разнотравном остепнённом лугу с чемерицей, типчаково-разнотравном остепнённом лугу с вишней степной. Число особей на м² колеблется от 11,6 (опушка) до 20–30 (лес, луг), до 63,6 (луг с вишней). Генеративные особи преобладают (62,1%) только в опушечном сообществе, в остальных их доля от 13,6 до 39,2%. На лугу преобладают виргинильные особи (34,0–45,6%), в лесу и на опушке доля v-особей 18,0–28,8%. Вклад имматурных особей составляет от 3,4 до 21,4%, доля ювенильных растений – максимальна в липняке – 42,4%, левосторонний спектр; в остальных сообществах – от 6,9 до 29,0% [7].

Популяционные исследования проводились также на территории **Центрально-Чернозёмного заповедника** имени В.В. Алёхина [15]. Установили, что в 2005–2008 гг. вид в заповеднике встречается на площади около 7 га, численность генеративных особей достигает 4500 особей. Вид демонстрирует широкую экологическую амплитуду (обнаружен в разных лесных, луговых и степных сообществах), и экотопическую пластичность (растет на плакорных участках, и на склонах различных экспозиций, и по днищам логов). В основном ассектатор, но в некоторых сообществах его фитоценотическая роль увеличивается до созидификатора временных синузий (). Произрастает рябчик русский на территории ЦЧЗ в основном по склонам степных и лесных логов различных экспозиций (иногда – на днищах), в

осинниках, дубравах, на верхних перегибах склонов, редко – на плакорной степи, обычно среди отдельно стоящих дубов.

Установили, что максимальная плотность *Fritillaria ruthenica* (20,6 особей/м²) характерна для популяционном локусе луговой степи. Средняя плотность на трансектах в целом составила 8,3 особей/м², на плакоре – 14,4 особей/м², на склоне – 6,9 особей/м².

Онтогенетический анализ показал, что на территории заповедника представлен полный набор разновозрастных локусов – с преобладанием ювенильных особей (имматурные особи не выделялись в отдельную группу, так что корректнее было бы говорить об объединённой группе j+im), виргинильных, генеративных особей. Преобладали локусы с правосторонним спектром – с преобладанием генеративных особей (13 из 25 обследованных локусов). Доля g-особей в них колебалась от 41,7 до 81,8%; в среднем на этих участках 61,7%. Еще в двух локусах спектр был двувершинный – вклад генеративных особей был равнозначен участию ювенильных особей. В одном локусе одинаковый вклад был у v- и g-особей. Таким образом, доля генеративных особей варьировала от 14 до 81,8%, в среднем по всем пробным площадям – 46,3%. В 5 локусах из 25 преобладали ювенильные особи (j+im) – их вклад составлял на этих участках от 45,8 до 60,3%. Доля j+im-особей варьировала от 0 до 60,3%, в среднем по 25 площадкам – 26%. Виргинильные особи численно преобладали только в 2-х локусах (40,5-50,0%). Еще на 3-х площадках вносили равный вклад с ювенильными или генеративными особями. Доля этой возрастной группы колебалась от 0 до 50%, в среднем – 27,7%. Таким образом, в исследовании установлена неоднородность возрастного состава популяционных локусов рябчика русского. Она отражает разнообразие экологических условий, однако, автор обнаружила и в сходных условиях подобную вариативность. Определённый вклад могут иметь погодичные флуктуации. Кроме того, подобная неоднородность может быть отражением асинхронности развития разных

локусов, демонстрируя «волны жизни» и обеспечивает успешное и длительное существование этого вида.

В этих же условиях были определены морфометрические показатели генеративных особей для определения жизненности. Высота побега составила около 45 см, число листьев – 10–11, число усиков – 5–6, число цветков – 1,4–1,9. Установлено, что высота побега растений и доля многоцветковых особей в одном и том же ценозе выше при некосимом режиме, чем при режиме сенокошения.

В целом автор делает вывод, что благодаря своим биологическим свойствам (высокая семенная продуктивность и хорошая всхожесть семян, обеспечивающие обильное возобновление даже при единичных генеративных особях в локусах) и высокой экологоценотической пластичности рябчик русский занимает устойчивое положение в ценозах заповедника. Изученные возрастные спектры рябчика русского в обследованных местообитаниях говорят о том, что популяции этого вида в настоящее время принадлежат к нормальному типу, устойчивы, достигли равновесия со средой, имеют высокие индексы восстановления и могут, по всей вероятности, сохраняться неопределенно долгое время [15].

Большую ценность имеют исследования особенностей биологии рябчика русского **в условиях интродукции.**

Во-первых, есть данные исследователей по пересаживанию единичных экземпляров из природных сообществ на приусадебные участки. Тогда они служат модельными растениями для фиксации наступления календарных дней феноритмов и сигнальными объектами для проведения фенологических наблюдений на пробных площадках в естественных условиях [50]. Или так поступают с луковицами, выкопанными кабанами или норниками [44]. Исследователи отмечают, что в условиях хорошего увлажнения и более плодородной почвой растения регулярно цветут более 15 лет (количество цветков на побеге превышает значения для природных сообществ – 5–6 цветков) [44], плодоносят [50] и все фазы развития наступают синхронно с

такowymi в природных условиях. Отмечают, что перенос растения в более мезофильные условия способствует повышению продуктивности. Так, в курских степях высота растения составила 36 см, число цветков 1,08, при пересадке в Главный ботанический сад (г. Москва) 53 см и 3,4 [7].

Во-вторых, вид **культивируется** во многих ботанических садах России (г. Воронеж, Екатеринбург, Москва, Нижний Новгород, Ростов-на-Дону, Самара, Саратов, Ставрополь и другие). Благодаря декоративности и раннему цветению заслуживает более широкого введения в зелёное строительство [49].

Так, например, на территории Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН (Башкортостан) были проведены сравнительные наблюдения за двумя видами рябчиком русским и шахматовидным за период с 1996 по 1999 гг. Установлены следующие среднегодовые фенодаты в Уфе у *Fritillaria ruthenica*: начало вегетации 20.04 ± 2 , начало бутонизации 30.04 ± 3 , начало цветения 6.05 ± 6 , конец цветения 23.05 ± 3 , начало плодоношения 22.05 ± 2 , конец вегетации, обсеменение 1.07 ± 1 . Таким образом, наибольшая вариативность характерна для начала цветения, что зависит от метеоусловий: теплая весна приводит к раннему наступлению фенофаз и ускорению их прохождения, дождливая и прохладная – замедляет наступление и увеличивает длительность. Длительность вегетации у генеративных особей составляет, таким образом, 71–75 дней. У особей в прегенеративном состоянии период вегетации более короткий – 36–60 дней. Сравнивая продолжительность периода вегетации рябчика русского в Уфе в условиях культуры и в Самарской области в природных сообществах, обращает на себя внимание заметная разница в данных: в культуре период вегетации более чем в 2 раза длиннее. Это может быть связано с влиянием условий возделывания (произрастания), а также в различной методике, которую использовали авторы.

Сравнивая фенологические ритмы двух видов рябчиков (у *Fritillaria meleagroides*: начало вегетации 21.04 ± 1 , начало бутонизации 06.05 ± 3 , начало

цветения 12.05 ± 4 , конец цветения 23.05 ± 1 , начало плодоношения 23.05 ± 2 , конец вегетации, обсеменение 29.06 ± 5) в условиях культуры, можно сделать вывод, что начало вегетации у обоих видов совпадает, бутонизация и цветение у *F. ruthenica* на неделю раньше по сравнению с *F. meleagroides*. А заканчивается в те же сроки, то есть у *F. ruthenica* цветение более продолжительное. Продолжительность периода вегетации примерно одинаковая – 71–75 дней у *F. ruthenica*, 66–72 дня у *F. meleagroides*.

Оба вида рябчиков проходят полный цикл развития в культуре в условиях Уфы, зацветают на 3–4 год, не было обнаружено в годы наблюдений массового выпадения зимой.

Изучена фенология рябчика русского на Среднем Урале на территории Ботанического сада УрО РАН, г. Екатеринбург [17]. Начало отрастания *Fritillaria ruthenica* 20.04, разворачивание листьев 23.04, окончание роста побегов 4.05, начало отмирания листьев 1.06, полное отмирание листьев 10.06; бутонизация 6.05, начало цветения 10.05, конец цветения 28.05. Отмечено, что в Екатеринбурге *Fritillaria ruthenica* возделывается с 1982 г., происхождение неизвестно. Растения зимостойки, крайне требовательны к условиям выращивания – размещены в полутени на лёгких дренированных нейтральных почвах с небольшим количеством органики. Отмечено, что семенная продуктивность низкая, плодоношение не ежегодное, семена часто не вызревают [19].

Фенологические наблюдения за рябчиком русским произведены в условиях Москвы [41]. Автор сравнивает в условиях интродукции 13 видов рябчиков, отмечает, что для вида в культуре характерен средний период вегетации – 79 дней (в целом у рода от 61 (*Fritillaria latifolia*) до 89 дней (*F. meleagroides*). В 1973 начало вегетации *F. ruthenica* – 2 апреля, окончание – 20 июня, начало цветения – 5 мая, окончание – 19 мая.

В природных популяциях Московской области (Приокско-Тerrasный биосферный заповедник) было обнаружено [41] явление экологической

дифференциации: разнотравно-типчаковые остепненные луга и разреженные дубовые лески и заросли кустарников (табл. 1).

Таблица 1 – Морфологические показатели генеративных особей *Fritillaria ruthenica* из луговых и лесных экотопов [41]

Признаки	Остепнённые луга	Разреженные леса
Высота растения, см	31,0 (24–38)	53,0 (44–68)
Число листьев, шт	8 (7–9)	11 (8–18)
Длина листа, см	8,1 (7–10,5)	11,4 (10–14)
Ширина листа, мм	7,5 (6–10)	12,0 (9–15)
Число усиков	4 (2–5)	6 (3–10)
Число цветков	1,05 (1–2)	1,24 (1–2)
Длина долей околоцветника, мм	20,6 (18–23)	25,6 (23–27)

По характеру морфологических различий автор делает вывод, что экологический оптимум вида соответствует условиям лесных фитоценозов больше, чем степных или луговых. Наиболее выражены различия между луговыми и лесными экотопами по высоте побега – побеги луговых растений почти в 2 раза ниже, чем лесных, состоят из меньшего числа метамеров (примерно на треть), формируют листья меньшей площади (по длине и ширине примерно на треть меньше), реже образуют по 2 цветка на побеге, цветок имеет меньшие размеры примерно на 20%.

Таким образом, несмотря на довольно хорошую изученность биологии вида в природных условиях, ряд вопросов, связанных с особенностями биологии в культуре, изучены недостаточно.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на территории Пензенского ботанического сада имени И.И. Спрыгина ПГУ.

Ботанический сад расположен в центральной части города на окраине плато левого берега Суры, на возвышенности, к его территории с запада примыкает большой лесной массив. Координаты: широта $53^{\circ}07''$; долгота $45^{\circ}02''$. Высота над уровнем моря – 232 м. Для территории сада характерны структурные, ореховатые, лесные, слабо подзолистые почвы на опоках, залегающие на глубине около 0,5 метра. Почвы сада, примерно на 1/5 части площади, значительно изменены в результате обработки, внесения удобрений и ухода за растениями. По морфологическим признакам почвы относятся к типу агросерых лесных почв, которые обычно развиваются в автоморфных условиях под широколиственным лесом. Эти почвы бедны азотом, фосфором, средне обеспечены калием, с относительно низким содержанием гумуса – около 1–2 % [10].

Климат Пензенской области умеренно-континентальный со сравнительно теплым летом и умеренно холодной зимой. Вегетационный период начинается с 3 декады апреля, заканчивается во 2 декаде октября и составляет 172–181 дней, при продолжительности безморозного периода 125–138 дней. Сумма активных температур составляет 2200–2700°C. Наибольшая толщина снежного покрова метеорологическими станциями отмечается в середине марта – 54 см, а с начала апреля начинается его убывание. Число дней в году со снежным покровом – 145–155. Наиболее тёплым месяцем является июль со средней температурой 19,1–19,5°C, самым холодным – январь с температурой –11,3–13,3°C. В летний период значительная часть осадков по области имеет ливневый характер. Периоды без осадков более длительны, чем дождевые периоды. Летние засухи могут быть продолжительными до 3–4 недель. Сумма осадков за вегетационный период 288 мм. Среднегодовое количество осадков 467–604 мм.

Чувствительными являются зимой метели и бураны, а летом чёрные бури и суховеи. На территории области господствует перенос воздуха с запада на восток, как и во всем умеренном климатическом поясе, поэтому климат находится под сильным влиянием атлантических воздушных масс. Реже приходит воздух из Арктики и тропический континентальный воздух – с юга и юго-востока. Преобладает континентальный умеренный воздух, который образуется путем преобразования других воздушных масс. В это время в нашей области устанавливается зимой морозная, пасмурная, иногда с туманами и слоистой облачностью слабо ветреная погода; летом – тихая, теплая, малооблачная с кучевыми облаками и ночными росами. Вхождения воздуха с Атлантики и Средиземного моря, сопровождающиеся циклонами, зимой вызывают потепление до оттепелей, низкую облачность, осадки, гололед. Летом эти воздушные массы понижают температуру. При вторжении арктического воздуха зимой наступает антициклонная морозная, с температурой до -30°C -40°C , ясная погода; весной и осенью образуются заморозки, а летом становится прохладно и дождливо.

Тропический континентальный воздух бывает преимущественно летом. Он теплый, сухой, значительно запыленный. Эти антициклонные вторжения вызывают солнечную сухую и жаркую погоду с суховеями весной и летом. В году преобладает циклонное состояние атмосферы. С циклонами связано выпадение основного количества осадков. Циклоны и антициклоны сменяют друг друга, что является причиной неустойчивости погоды [40].

В Пензенском ботаническом саду интродукционные испытания проходят особи рябчика русского следующего происхождения (в порядке поступления):

- 1) Из национального парка «Башкирия» (Республика Башкортостан, ближайший населённый пункт Мелеуз), собраны семенами во время экскурсии в рамках сессии ботанических садов Урала и Поволжья в июне 2013 г. Посеяны в питомник летом того же года. Впервые цветение зафиксировано сотрудниками весной 2021 г. через 8 лет спустя посева.

Осенью 2021 г. частично пересажены на участок редких растений 8 луковиц (из 14), 2 из которых двойные. Пересадка допустима только после прекращения вегетации, и растения с мелкими луковицами трудно обнаружить.

2) Из Лопатинского района Пензенской области. Переданы местным любителем-цветоводом семенами, собранными недалеко от приусадебного участка (2019 г.) и луковицами, выкопанными из природного сообщества (2020 г). Луковицы высажены на территории участка редких видов Отдела природной флоры в июле 2020 г., семена посеяли в ящики осенью 2019 г., ящики установили за пределами лаборатории, то есть дальнейшее развитие происходило при естественных условиях.

Фенологические наблюдения выполнены по общепринятым методикам [28]. Характеристика феноритмотипов дается по И.В. Борисовой [5].

Изучение жизненной формы осуществлялось по методикам И.Г. Серебрякова [46, 47] и Т.И. Серебряковой [48]. Изучение онтогенеза и описание возрастных состояний проводилось на основе метода, разработанного Т.А. Работновым [38]; дополненного А.А. Урановым [51].

Для определения онтогенетического возрастного состояния измеряли длину и ширину семядольного и настоящего листа, число листьев в узле, число узлов; диаметр стебля, число цветков, длину лепестка (для генеративных особей).

Определяли массу 1000 семян весовым способом.

Внутреннее строение вегетативных органов изучали на временных микропрепаратах, выполненных от руки. Использовали материал, фиксированный в спирте (соотношение спирт: вода 50:50). Материал для фиксации собирали 24.05.2021 (генеративные особи башкирского происхождения). Для выявления лигнифицированных тканей использовали реактив 0,5% спиртового раствора флороглюцина с добавлением концентрированной соляной кислоты. Микрофотографии выполнены с использованием микроскопа Carl Zeiss Axio Vert.A1. Микроскопирование в

светлом поле и дифференциально интерференционном контрасте (увеличение $\times 100$, $\times 200$, $\times 400$) и прилагающаяся программа для измерений и фотофиксации ZEN.

Интродукционная оценка рябчика русского проводилась по методике, разработанной в Донецком ботаническом саду для травянистых многолетников – по 7-бальной шкале [3]:

1 балл присваивается, если интродуценты существуют недолговечно, и только в вегетативном состоянии, то есть не достигают генеративного состояния; считаются абсолютно неустойчивыми к местным климатическим условиям;

2 балла присваивается, если интродуценты существуют недолговечно, но некоторые особи могут зацвести без формирования семян. Растения считаются неустойчивыми к местным климатическим условиям. Наблюдается тенденция к сокращению численности, и полное выпадение из коллекции в экстремально неблагоприятные по погодным условиям годы.

3 балла – цветение и плодоношение характерно не более чем для половины взрослых особей. Общая численность популяции постепенно сокращается. Считают, что в этом случае культура слабо устойчива к местным климатическим условиям. Возможно выращивание при летнем поливе, зимнем укрытии растений.

4 балла - более чем для половины взрослых особей интродуцентов регулярно цветут и формируют семена и плоды. Однако общая численность популяции постепенно сокращается. Считают, что в этом случае культура средне устойчива к неблагоприятным климатическим условиям. Дополнительный полив в засушливые периоды – обязательное условие выращивания.

5 – все взрослые особи интродуцентов регулярно массово цветут и плодоносят, не требуют дополнительного полива или укрытия в зимний период. Популяция устойчива к местным климатическим условиям. Снижения численности особей не наблюдается.

6 – Интродуценты регулярно цветут и плодоносят, наблюдается единичный самосев или вегетативное размножение, за счет чего поддерживается численность популяции без вмешательства человека. Обладают высокой устойчивостью к местным климатическим условиям.

7 – Интродуценты регулярно и массово цветут и плодоносят, наблюдается обильный самосев или активное вегетативное размножение, за счет чего возможно саморасселение и расширение занимаемой площади. Обладают очень высокой устойчивостью к местным климатическим условиям [3].

Полученные данные были статистически обработаны [54].

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Результаты инвентаризация коллекции

Интродукция рябчика русского на территории Пензенского ботанического сада осуществлялась **луковицами и семенами**. Всхожесть семян, полученных из Лопатино, низкая (20%). Для луковиц этого происхождения характерна высокая приживаемость – около 80%.

Мы провели **инвентаризацию коллекции**, чтобы установить точное количество экземпляров рябчика русского. Оказалось, что несколько экземпляров были **ошибочно отнесены** к *Fritillaria ruthenica* и принадлежат к иному виду – рябчик шахматовидный *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult. & Schult. f. Генеративные особи этого вида отличаются от соответствующих особей рябчика русского отсутствием усиков в верхней части побега.

Интродукционные испытания редких видов предусматривают наблюдения за приживаемостью особей, высаживаемых семенами и/или вегетативными зачатками, поэтому мы изучили соответствующие записи биолога Г.Ф. Можяевой и провели инвентаризацию имеющихся в коллекции особей *Fritillaria ruthenica* разного географического происхождения (табл. 2).

В конце июня 2021 г. общее число экземпляров *Fritillaria ruthenica* составляло 38 экземпляров. Доля генеративных и виргинильных особей примерно равна (36,8% и 39,5% соответственно); наименее представлена (единственным экземпляром) имматурная подгруппа прегенеративного возрастного состояния (2,6%); проростки и ювенильные растения составляют 21,0%.

В составе коллекции в 2021 г. преобладают экземпляры местного происхождения – 63,2%. Инорайонные составляют 36,8%. В целом это соответствует рекомендациям по охране редких видов *ex situ* с акцентом на местные популяции.

Таблица 2 – Результаты инвентаризации особей *Fritillaria ruthenica* в Пензенском ботаническом саду, 2021 – 2022 гг.

Происхождение	p+j- особи	im-особи	v-особи	g-особи	Всего
	2021 г.				
1) Р. Башкортостан	0	0	10	4	14
2) Лопатинский р-н ПО	8	1	5	10	24
Итого	8	1	15	14	38
	2022 г.				
1) Р. Башкортостан	0	1	1	7	9
2) Лопатинский р-н ПО	3	5	7	7	22
Итого	3	6	8	14	31

В 2022 г. наблюдалось снижение численности с 38 до 31 экземпляра, т.е. на 18%, в первую очередь за счёт ювенильных особей, выращенных из семян лопатинского происхождения (в ящике) – после зимы их число сократилось с восьми до трёх. Это самая уязвимая стадия онтогенеза данного вида. Несколько особей прегенеративного возрастного периода башкирского происхождения были утрачены во время пересадки из питомника, где они временно выращивались из семян с июня 2013 г. В результате доля в коллекции особей местного происхождения возросла до 71%. Пересаживать рябчик рекомендовано после полного усыхания побега, имматурные и виргинильные особи в таком состоянии трудно различимы, луковицы довольно мелкие, поэтому, к сожалению, нельзя исключить возможность утраты экземпляров.

Возрастная структура в 2022 г. выглядит таким образом: преобладают (45,2%) генеративные особи, хотя их число и не изменилось. На долю виргинильных приходится 25,8%, имматурных – 19,3%, ювенильных – 9,7%.

Самый неожиданный факт заключается в том, что все особи **лопатинского происхождения**, находящиеся в генеративном возрастном состоянии в 2021 г., в 2022 г. не зацвели, а имеют вид растений, находящихся на прегенеративном этапе развития (рис. 5).

Мы предполагаем, что луковицы были повреждены мышами, так как рядом обнаружены следы их деятельности. Поэтому отнесение данных экземпляров к прегенеративному состоянию предварительное – нужно посмотреть, какие особи разовьются из этих луковиц в следующем году. Если онтогенез продолжится, и растения перейдут к цветению, то их действительно можно считать имматурными и виргинильными особями, и можно говорить о способности генеративных особей к омоложению при повреждении (в условиях культуры). Если же в следующем году растения после зимнего периода не будут вегетировать, то тогда их следует считать сенильными.

Генеративные и виргинильные особи **башкирского происхождения** нормально отреагировали на пересадку из питомника – все зацвели.

3.2. Особенности фенологии *Fritillaria ruthenica* в культуре

Фенологические наблюдения выявили различия в прохождении фенофаз особями разного происхождения (рис. 6).

Весной 2022 г. отрастание побегов у особей башкирского происхождения началось **на 2 суток раньше** – 9 апреля, сразу после таяния снега (7 апреля на участке редких растений ещё лежал снег), чем у особей лопатинского происхождения – 11 апреля. Это не может быть обусловлено внешними факторами, так как они растут на соседних участках; причина – в индивидуальных особенностях особей разного географического происхождения – возможно, в большей холодостойкости башкирских особей, происходящих из более северной и восточной (более континентальной) части ареала.

А



Б



Рисунок 5. Генеративные (красные стрелки) и прегенеративные особи (жёлтые стрелки) *Fritillaria ruthenica* лопатинского происхождения в 2021 (А) и 2022 (Б) гг.

Эти отличия сохранялись вплоть до фазы цветения. Например, 13 апреля особи лопатинского происхождения находились в фенофазе вертикально расположенных листьев нижней мутовки, прикрывающих почку при отрастании; длина побега составляла от 1 до 5 см. Особи башкирского происхождения имели высоту 7–10 см и находились уже в следующей фазе – фазе бутонизации, которая наступает сразу после развёртывания первых листьев – листьев нижней мутовки.

На примере разновозрастных особей лопатинского происхождения установлено, что первыми отрастают генеративные особи, более молодые запаздывают на 2–4 дня. Отрастание ювенильных растений лопатинского происхождения в ящике началось только в первых числа мая.

Формирование побегов происходит очень быстро: уже 18 апреля, то есть через 9 суток после начала отрастания – у башкирских экземпляров начали формироваться усики на верхушке генеративных побегов. Высота побега варьировала от 10 до 23, в среднем 15,6 см. Генеративные особи лопатинского происхождения имели к этому времени существенно меньшую высоту побегов от 5 до 12 см, в среднем 8,7 см, то есть почти в 2 раза ниже; усиков не наблюдалось. 25 апреля для всех генеративных особей была характерная стадия бутонизации, бутоны направлены вниз.

К цветению первыми перешли особи башкирского происхождения – 28 апреля – цветение 1 цветка, 30 мая – еще 2-х цветков. Первые лопатинские экземпляры зацвели 1 мая. 5 мая наблюдался переход к цветению всех цветков и у башкирских, и у лопатинских экземпляров. Во время цветения цветки ориентированы вниз. Конец цветения и начало формирования плодов в 2022 г. сопровождалось похолоданием (начиная с 11 мая). После отцветания параллельно с опадением элементов околоцветника завязь принимает положение под углом 90 градусов к цветоножке и стеблю, и далее, при созревании коробочки ориентируется вверх. Этот процесс завершился у особей башкирского происхождения 17 мая, у особей лопатинского происхождения – к 19 мая.

A1



Б1



A2



Б2



A3



Б3



A4



Б4



A5



Б5



A6



Б6



A7



Б7



A8



Б8



A9



Б9



Рисунок 6. Фенологические наблюдения за *Fritillaria ruthenica* в Пензенском ботаническом саду, 2022 гг.; А – особи башкирского происхождения, Б – особи лопатинского происхождения; 1 – 11.04; 2 – 13.04, 3 – 18.04, 4 – 27.04, 5 – 30.04, 6 – 5.05, 7 – 15.05, 8 – 19.05, 9 – 2.06.

Созревание плодов происходит около месяца. В 2021 г. на начале третьей декады мая коробочки начали вскрываться, поэтому 22 мая их собрали для сохранения максимального количества семян.

Сравнивая результаты фенологических наблюдений 2021 и 2022 гг., можно сделать вывод, что прохождение фенофаз наблюдалось в сходные сроки.

3.3. Особенности онтогенеза *Fritillaria ruthenica* в условиях культуры

Установлены **особенности онтогенеза** *Fritillaria ruthenica* в условиях культуры (рис. 7, табл. 3).

1Б



2Б



3Б



4Б



5A



6A



7A



7A



7Б



Рисунок 7. Онтогенез *Fritillaria ruthenica* в Пензенском ботаническом саду
 1 – семена, 2 – проросток, 3 – ювенильное, 4 – имматурное, 5 – виргинильное
 первой подгруппы, 6 – виргинильное второй подгруппы, 7 – генеративное; А –
 башкирского происхождения, Б – лопатинского происхождения

Латентный период. Семена рябчика русского плоские треугольно-полукруглой формы с небольшим плёчатым краем около 1 мм по всему периметру. Размеры семян 5–6 мм в длину, 4 мм в ширину. Семена особой разного географического происхождения не отличаются достоверно по этому показателю, как и по показателю массы 1000 семян ($2,6 \pm 0,2$ г и $2,7 \pm 0,2$ г для лопатинских и башкирских соответственно). Сравнивая с семенами, собранными в 2014 г. в природной популяции (2,34 г, Неверкинский район, урочище Шуро-Сиран) можно сделать вывод о некотором увеличении (на 10–15%) этого показателя в культуре по сравнению с природными сообществами. Но для окончательного вывода нужно определить этот показатель в один и тот же год у особей одного происхождения в культуре и в природной популяции.

При осеннем посеве семена характеризуются замедленным прорастанием. Так, семена из Лопатино, посеянные в ящик в конце августа 2019 г. и зимовавшие в ящике на улице, проросли только спустя 20 месяцев – в апреле 2021 г. Это обусловлено тем, что в опадающих семенах зародыш недоразвит, и ему требуется дозревание при положительных температурах (оптимум 10–12°C), и только потом холодовая стратификация. При поздних сроках посева (конец августа – сентябрь) из-за низких ночных температур период доразвития зародыша прерывается, и продолжается только в следующий вегетационный период, после чего требуется период воздействия низкими температурами. В результате семена демонстрировали низкую схожесть – 20%. Для повышения всхожести и ускорения прорастания нужно использовать ранний посев в июле – первой половине августа.

Прегенеративный период. Прорастание надземное. **Проросток** формирует 1 семядольный лист от 2 до 6 см, в среднем $3,5 \pm 0,5$ см, шириной до 3 мм.

Диагностика следующих возрастных состояний (j и im) весьма проблематична из-за их сильного морфологического сходства: побег с единственным листом линейной формы. В Приокско-Тerrasном заповеднике,

у *j*-особей длина листа от 2,5 до 7,5 (в среднем 5,2 см), ширина 3–9 (в среднем 5 мм); у *im*-особей – 6–11 (в среднем 8) см, 7–16 (в среднем 10) мм соответственно [7]. Как мы видим, размеры перекрываются. Каждое из этих возрастных состояний длится один вегетационный период, поэтому определить принадлежность к той или иной группе можно, только дату высева семян, и следовательно, возраст растения. Поэтому допустимо, особенно в популяционных исследованиях, объединять *j* и *im*-особи в одну группу.

Ювенильные и имматурные особи в Пензенском ботаническом саду представлены побегом с единственным настоящим листом длиной 5 – 6 см, шириной 6–8 мм.

Виргинильные растения, в отличие от *im*-особей формируют удлинённый побег. По морфологическим и биометрическим показателям ясно дифференцируются на 2 подгруппы. Побеги особей **первой подгруппы** сформированы 2-мя метамерами, по 1–2 листа в узле (очерёдное и супротивное листорасположение); общее число листьев 3–4, в среднем $3,5 \pm 0,3$. Высота побега колеблется от 0,5 до 1,5 см, в среднем $1,0 \pm 0,2$ см. Диаметр стебля у основания 1 мм. Длина листа варьирует от 3,5 до 6 см, в среднем $4,8 \pm 0,4$ см, ширина от 3 до 6 мм, в среднем $4,4 \pm 0,5$ мм.

Виргинильные особи второй подгруппы имеют более высокий побег от 1,5 до 5,0 см, в среднем $3,0 \pm 0,6$ см; диаметр у основания 1,5 мм. Число метамеров увеличивается до 3 до 8 (в среднем $6,3 \pm 0,4$). Листья нижнего узла супротивно расположенные, последующих – спирально расположенные. Число листьев на побеге составляет от 5 до 8, в среднем $6,5 \pm 0,4$. Длина листа варьирует от 4 до 8 см, в среднем $6,7 \pm 0,4$ см, ширина от 4 до 8 м, в среднем $5,9 \pm 0,4$ мм.

В Пензенском ботаническом саду v_1 -особи представлены растениями башкирского происхождения, v_2 -особи – башкирского и лопатинского происхождения. Они не отличаются достоверно между собой по морфологическим и биометрическим показателям.

К v возрастному состоянию особи, полученные из семян башкирского происхождения (посев в июне 2013 г.), перешли на 4 год после посева. Продолжительность v -периода (для особей башкирского происхождения) – минимум 4 года.

Генеративный период. Высаженные из семян башкирского происхождения особи зацвели на 8-й год после посева. Побег g -особей лопатинского происхождения всегда не ветвящийся – образован одним удлинённым побегом. У 50 % особей башкирского происхождения наблюдалось формирование 2-х побегов. При пересадке было отмечено, что их подземные побеги представлены не одной, а двумя луковицами, то есть наблюдается вегетативное размножение. Высаженные из семян башкирского происхождения особи зацвели на 8-й год после посева.

Удлинённый побег особей башкирского происхождения в 2021 г. имел высоту от 23 до 34 см, в среднем $28,2 \pm 1,9$ см; лопатинского происхождения – несколько ниже (на 21%): от 15 до 28 см, в среднем $22,2 \pm 1,5$ см. Диаметр у основания 2–3 мм у лопатинских, 2,5–4 мм у башкирских особей.

В 2022 г. генеративные особи сформировали более высокие побеги по сравнению с предыдущим годом – на 26,7% (лопатинского происхождения) и 28,4% (башкирского происхождения), вероятно из-за более благоприятных условий увлажнения, связанных с мощным снежным покровом. Высота побега особей лопатинского происхождения варьировала от 17 до 41 см, в среднем $30,0 \pm 4,3$ см; башкирского – от 45 до 29 см, в среднем $39,4 \pm 3,7$ см.

Префлоральная часть побега состоит из 4–9 метамеров, средние значения достоверно не отличаются у особей разного происхождения ($6,3 \pm 0,4$ – $6,5 \pm 0,5$). Нижний узел несёт 3 листа (реже 1 или 2, единственный экземпляр особи башкирского происхождения в 2022 г. – 4), в следующем 1 или 2, в последующих – по 1. Таким образом, в пределах одного побега наблюдается переход от мутовчатого листорасположения через супротивное до спирального. Число листьев варьирует от 6 до 10, средние значения достоверно не отличаются: в 2021 г. $7,9 \pm 0,4$ (лопатинского происхождения) –

8,5±0,3 (башкирского происхождения); в 2021 г. – 8,0. Особи башкирского происхождения в 2021 г. больше варьировали по длине листа нижнего междоузлия (5 до 9,5 см), чем лопатинские (6 до 8 см), но по средним значениям достоверно не отличались (7,1±0,2 см, 7,6±0,3 см соответственно).

Более широкие листовые пластинки были характерны для особей башкирского происхождения (4–10 мм, в среднем 6,8±0,4 мм), по сравнению с лопатинскими (3–5 мм, в среднем 4,5±0,2 мм, что на 33,4 % уже).

В 2022 г. особь лопатинского происхождения сформировали листья 7,5±0,5 см на 5,2±0,3 мм, примерно как в прошлом году; особи башкирского происхождения сформировали на 20–21% более длинные и широкие листья, что, видимо, связано с пересадкой их в более благоприятные условия из питомника с некоторым притенением.

В 2021 г. g-особи происхождения формировали в 2021 г. по 1–2 цветка, в среднем 1,4–1,5, и достоверно не отличались по этому показателю. В 2022 г. все особи лопатинского происхождения имели по 1 цветку, в то время как у особей башкирского происхождения среднее количество цветков составляло 1,5. По размерам цветка особи разного происхождения достоверно не отличались.

В 2021 году были собраны 6 коробочек с растений башкирского происхождения и 12 коробочек с растений лопатинского происхождения. По размерам они достоверно друг от друга не отличались (высота 18,7±0,8 мм, диаметр 19,8±0,8 мм; высота 17,7±0,9 мм, диаметр 18,4±0,4 мм соответственно). В 2022 г. собрано 8 и 4 коробочки соответственно.

14 мая 2022 г. была предпринята поездка в природное местообитание в Лопатинском районе, откуда прежде были взяты для интродукции семена и луковицы. Установлено, что на 8 площадках (по 1 м²) количество плодов составляет в среднем 58% (варьируя от 7 до 83%), то есть чуть более половины цветков сформировали плоды. В то время как в культуре этот показатель составил 100%.

Таблица 3 – Морфологические показатели особей *Fritillaria ruthenica* различного происхождения

Происхождение	Высота побега, см	Число побегов	Число листьев	Диаметр стебля, мм	Длина листа, см	Ширина листа, мм	Число цветков	Длина лепестка, см
Проростки (2021 г.)								
Лопатино	–	–	1 n = 8	–	3,5 ±0,5 n = 8	3,0 ±0,0 n = 8	–	–
Ювенильные (2022 г.)								
Лопатино	–	–	1 n = 3	–	6,0 ±1,0 n = 3	5,6 ±1,6 n = 3	–	–
Имматурные								
Лопатино 2021	–	–	1 n = 1	–	5,0 n = 1	8,0 n = 1	–	–
Лопатино 2022	–	–	1 n = 4	–	5,7 ±1,7 n = 4	6,0 ±1,0 n = 4	–	–
Виргинильные первой подгруппы								
Башкирия 2021	1,0 ±0,2 n = 4	1	3,5 ±0,3 n = 4	1,0 ±0,0 n = 4	4,8 ±0,4 n = 4	4,4 ±0,5 n = 4	–	–
Лопатино 2022	5,0 ±0,1 n = 3	1	5,0 ±0,6 n = 3	1,0 ±0,0 n = 3	4,0 ±0,4 n = 3	3,0 ±0,5 n = 3	–	–
Виргинильные второй подгруппы								
Башкирия 2021	3,0 ±0,6 n = 6	1	6,5 ±0,4 n = 6	1,5 ±0,0 n = 6	6,7 ±0,4 n = 6	5,9 ±0,4 n = 6	–	–
Лопатино 2021	3,3 ±0,5 n = 5	1	6,2 ±0,5 n = 5	1,5 ±0,0 n = 5	6,4 ±1,3 n = 10	5,8 ±0,6 n = 10	–	–
Лопатино 2022	7,0 n = 1	1	7,0 ±0,0 n = 1	1,0 ±0,0 n = 1	7,7 ±0,3 n = 3	5,0 ±0,6 n = 3	–	–
Генеративные								
Лопатино 2021	22,2 ±1,5 n = 10	1 n = 10	7,9 ±0,4 n = 10	2,5 ±0,3 n = 10	7,1 ±0,2 n = 20	4,5 ±0,2 n = 10	1,4 ±0,2 n = 10	2,6 ±0,1 n = 10
Лопатино 2022	30,0 ±4,3 n = 6	1 n = 10	8,0 ±0,5 n = 6	2,6 ±0,2 n = 6	7,5 ±0,5 n = 6	5,2 ±0,3 n = 6	1 n = 6	2,7 ±0,1 n = 10
Башкирия 2021	28,2 ±1,9 n = 4	1,5± 0,5 n = 4	8,5 ±0,3 n = 4	3,5 ±0,5 n = 4	7,6 ±0,3 n = 17	6,8 ±0,4 n = 10	1,5 ±0,8 n = 4	2,6 ±0,1 n = 6
Башкирия 2022 растений	39,4 ±3,7 n = 7	1,0± 0,0 n = 7	8,0 ±0,7 n = 7	3,5 ±0,5 n = 7	9,6 ±0,8 n = 6	8,7 ±1,0 n = 6	1,4 ±0,2 n = 6	2,7 ±0,1 n = 6

3.4. Особенности внутреннего строения вегетативных органов

В результате анатомических исследований были обнаружены следующие особенности внутреннего строения (рис. 8). Стебель округлый в сечении. Ясно выделяются 3 анатомо-топографические области: покровная ткань, кора и стель. Эпидерма толщиной в среднем 25 мкм типичного строения, состоит из основных клеток эпидермы с толстой кутикулой и слегка погружёнными устьицами. Кора толщиной 70–100 мкм образована 3–4 рядами хлоренхимы с относительно хорошо развитыми межклетниками, самые крупные из которых функционируют как подустыичные камеры. На границе стели и коры формируется кольцо склеренхимы перициклического происхождения толщиной до 25 мкм. Оно контактирует с периферическими проводящими пучками, а также постепенно переходит в одревесневающую паренхиму стели. Атактостель довольно редкого для семейства Лилейных типа – не с «беспорядочно» разбросанными пучками, а с круговым расположением пучков, больше характерным для злаков и осок. Закрытые коллатеральные пучки расположены в 2 круга: мелкие периферические пучки – стеблевые – имеют размеры 60×100 мкм; крупные центральные 130×160 мкм – листовые следы. Внутренняя часть стели лишена пучков, функционирует как сердцевина. В периферической части стели среди одревесневшей паренхимы заметны своеобразные клетки с необычным содержимым – идиобласты, функциональное значение которых предстоит выяснить.

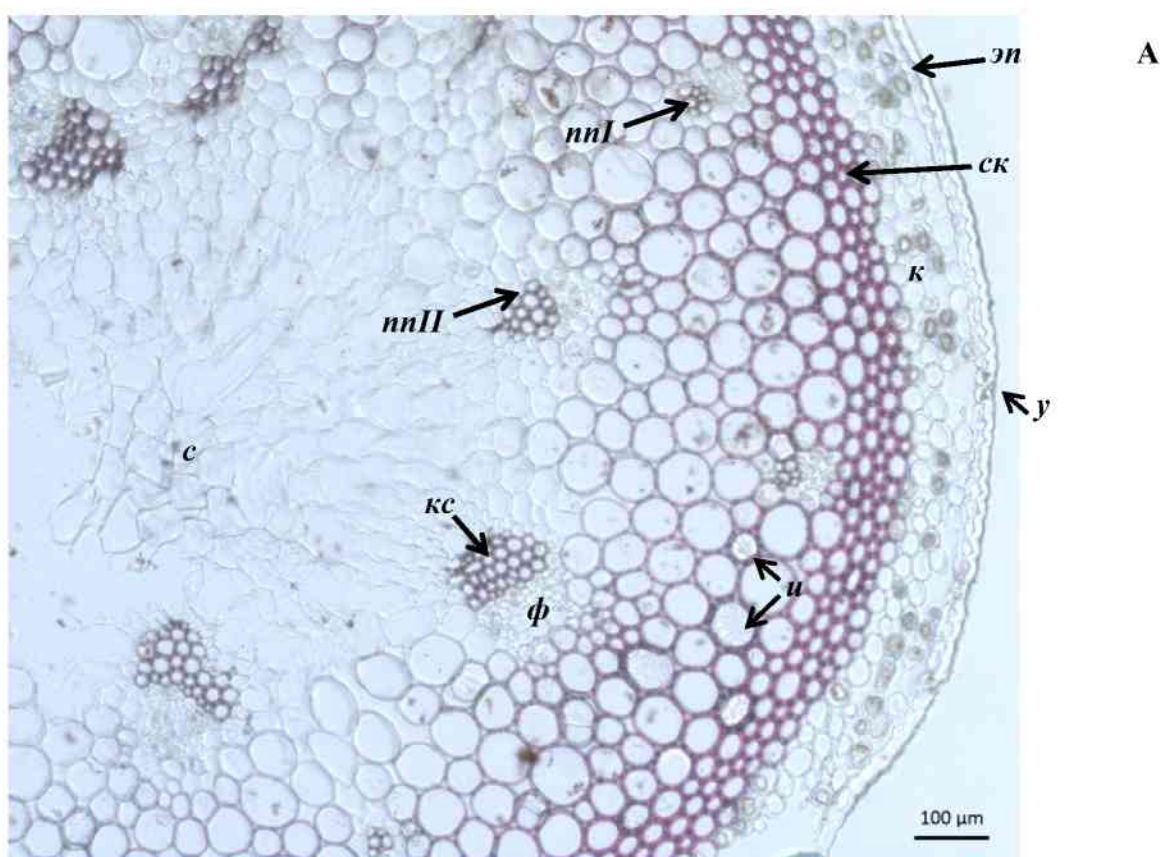
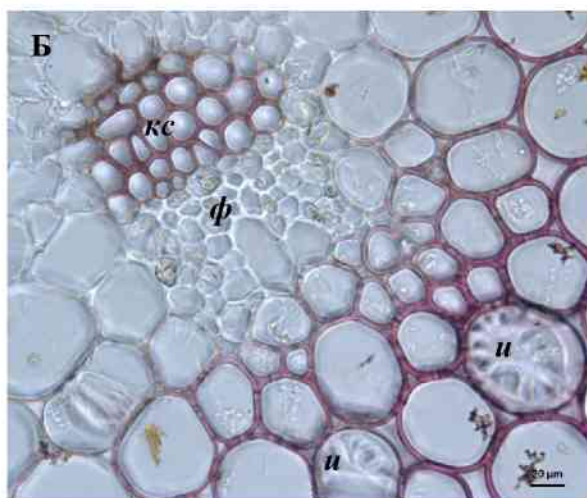
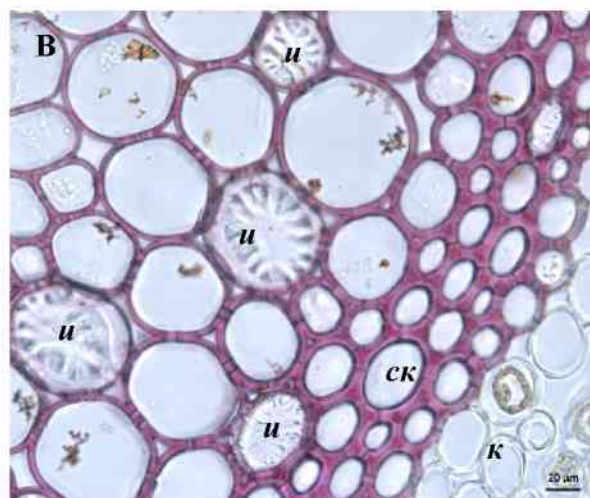


Рисунок 8. Стебель g-особей *Fritillaria ruthenica* на поперечном срезе (А – общий план строения, ув. $\times 100$; Б – проводящий пучок внутреннего круга, ув. $\times 400$; В – идиобласты в стели, ув. $\times 400$; окрашивание флороглюцином; эп – эпидермис, у – устьице, к – кора, ск – склеренхима перициклического происхождения, ф – флоэма, кс – ксилема, nnI – проводящие пучки внешнего круга, nnII – проводящие пучки внутреннего круга, с – сердцевина)

Лист на поперечном срезе обнаруживает волнистый характер нижней поверхности, из-за чего толщина листа и другие признаки внутреннего

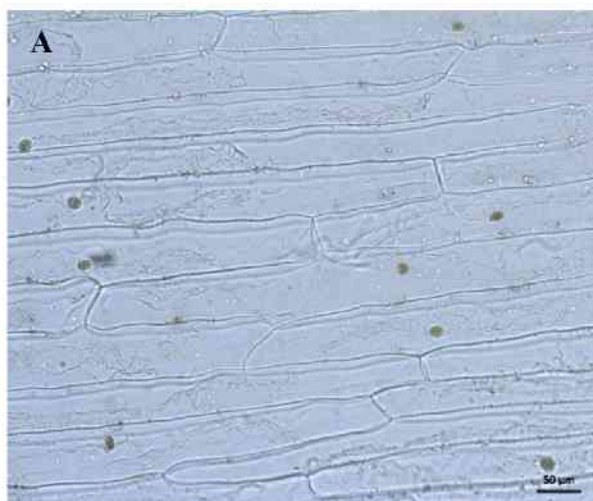
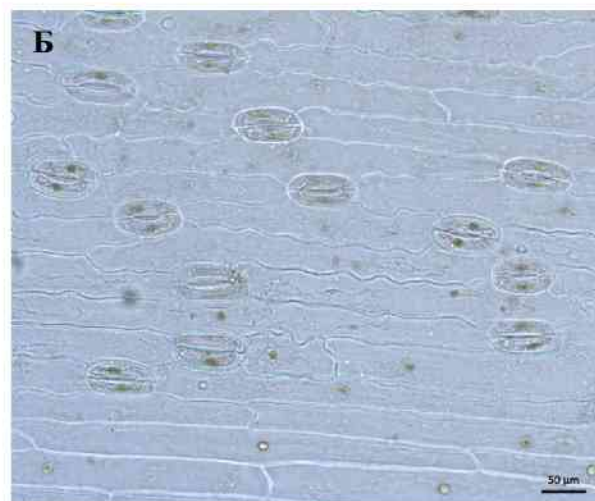
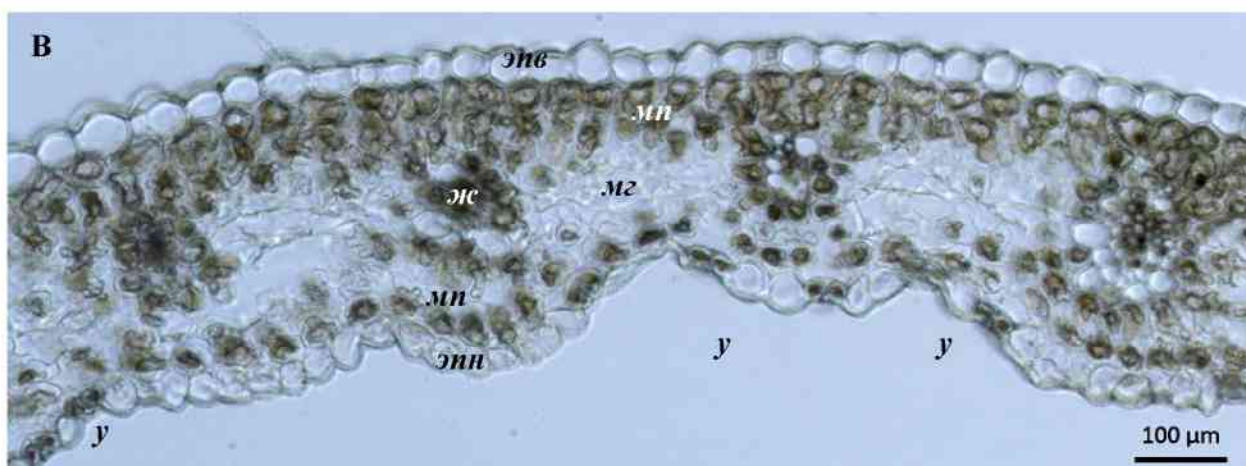
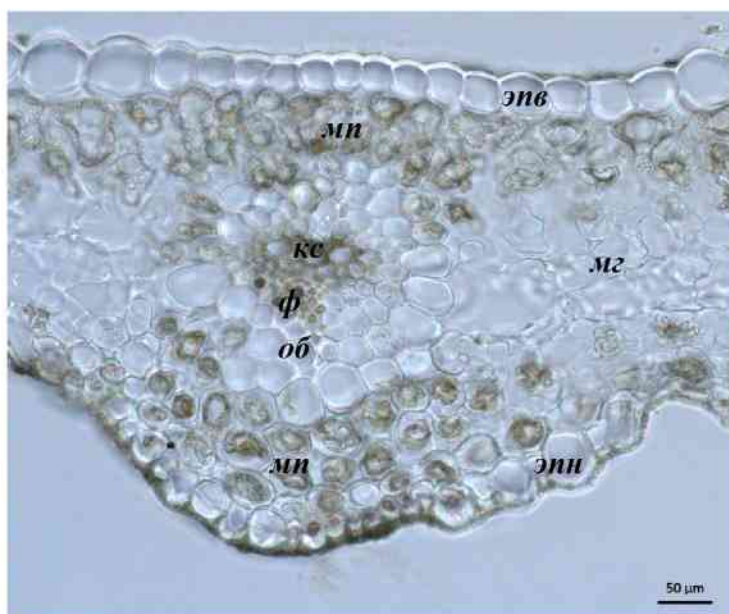
строения циклично варьируют в значительной степени (рис. 9). В области жилок толщина листа достигает 380–420 мкм (до 460 в области медианной жилки), организация мезофилла листа эквивациальная изопалисадная – и под верхним, и под нижним эпидермисом формируются 2 слоя слабо вытянутых плотно прилегающих клеток мезофилла палисадного типа толщиной до 75 мкм. При продвижении к жилке они резко сменяются двумя – тремя рядами бесцветными клетками, окружающих жилку – паренхимной обкладкой пучка. Жилки довольно крупные, диаметром до 150 мкм, совершенно лишённые механических тканей.

В ложбинках лист имеет толщину 280–320 мкм, черты изопалисадности сглаживаются в сторону бифациальности – слой палисадного мезофилла под нижним эпидермисом из одного ряда клеток, или едва угадывается, расположение горизонтальное, отличается от более глубоко расположенных клеток губчатого мезофилла более интенсивной окраской.

Верхний эпидермис толщиной от 30 до 60 мкм практически лишён кутикулы, со слегка более утолщенной наружной стенкой по сравнению с радиальными и внутренней. Нижний эпидермис толщиной 28–45 мкм.

Лист по расположению устьиц гипостоматный – устьица только в составе нижнего эпидермиса. Устьица относительно крупные – $82,2 \pm 1,3 \times 43,0 \pm 0,6$ мкм; их число относительно небольшое – $36,2 \pm 0,9$ шт./1 мм². Тип устьичного аппарата – аномоцитный – околоустьичные клетки (обычно четыре, реже 5) не отличаются от остальных клеток эпидермы. Устьица расположены не равномерно – больше тяготеют к ложбинкам.

В целом лист демонстрирует черты гелиоморфной организации, на которые накладываются признаки гигрофита (обилие межклетников, отсутствие механических тканей, приспособлений для удержания влаги).



Г

Рисунок 9. Лист g-особей *Fritillaria ruthenica* (А, Б – верхний и нижний эпидермис, ув. $\times 200$; В, Г – поперечный срез, ув. $\times 100$, ув. $\times 200$; эпв – эпидермис верхний, эпп – эпидермис нижний, мп – мезофилл палисадный, мг – мезофилл губчатый, у – устьица, жс – жилка, кс – ксилема, ф – флоэма)

3.5. Консортивные связи и интродукционная оценка

Также были изучены консортивные связи рябчика русского в условиях ботанического сада (рис. 10).

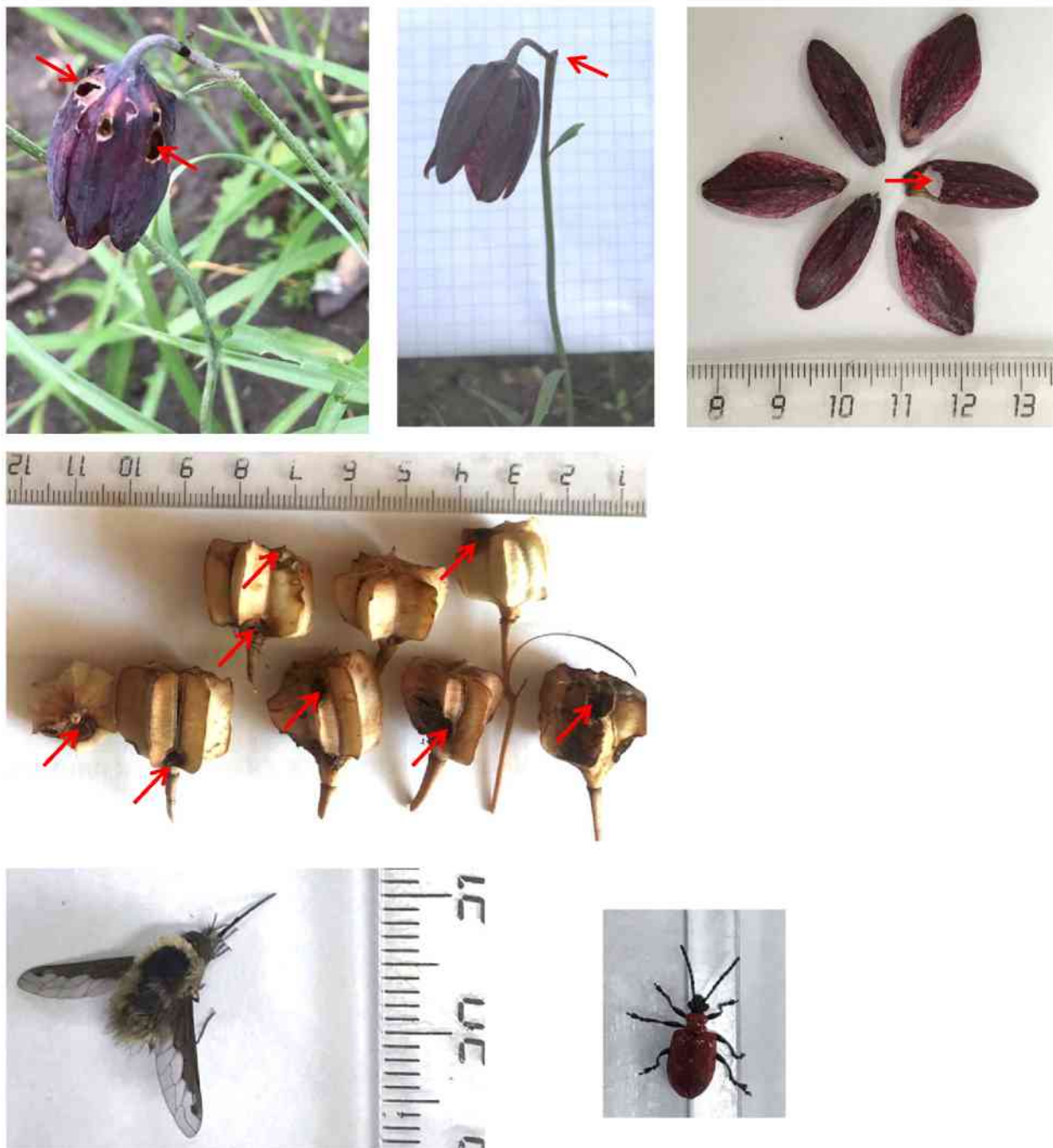


Рисунок 10. Консортивные связи *Fritillaria ruthenica* в Пензенском ботаническом саду

13 мая 2021 г. на экземплярах из Лопатино обнаружены вредители листоеды из подрода *Chrysomela*. Выявлены повреждения разной степени: у

50% генеративных особей повреждения усиков. Наиболее заметные повреждения у 2-х растений: 1 цветок в результате повреждённой цветоножки опал, в другом – прогрызли нектарники. В итоге оказалось повреждено 8 из 12 коробочек (66,7 %). Но несмотря на повреждения, семена вызрели. Башкирские экземпляры не повреждены. В 2022 г. никаких повреждений отмечено не было. Установлен факт посещения цветков мухой жужжало *Bombyliidae*.

В 2022 г. на делянке с экземплярами лопатинского происхождения были отмечены следы деятельности мышевидных грызунов, видимо, обусловившие повреждения отдельных экземпляров.

Таким образом, по результатам работы можно дать предварительную **интродукционную оценку рябчику русскому в условиях культуры** с использованием 7-бальной шкалы В.В. Бакановой. Мы считаем, что целесообразно присвоить данному виду 4 балла. С одной стороны, растения рябчика устойчивы к местным почвенно-климатическим условиям, не требуют дополнительных агротехнических мероприятий (полива, укрывания на зиму). Вместе с тем, вид не способен к самоподдержанию в условиях культуры – вегетативное размножение практически отсутствует, семена образуются ежегодно, но самосев не отмечен, следовательно, необходимо ежегодно подсевать семена. Лучше это делать при наличии делянок с взрослыми растениями непосредственно на эти делянки, а не в ящики, так как почва в них больше подвержена иссушению и образованию корки. Так как прегенеративный период чрезвычайно растянут – до 8 лет, и на начальных этапах онтогенеза эти хрупкие миниатюрные растения очень уязвимы, а генеративный период короткий 1–3 года, возможны значительные колебания численности, вплоть до полного выпадения из состава коллекции, (по наблюдениям Галины Фёдоровны Можяевой). Вместе с тем, сохранение этого редкого растения, внесённого в Красную книгу России – очень важная задача Пензенского ботанического сада. Для поддержания численности вида

в культуре большую помощь могло бы оказать искусственное размножение методом культуры тканей.

3.6. *Fritillaria ruthenica* как объект научно-исследовательской деятельности школьников

Редкие виды как объекты научно-исследовательской деятельности обучающихся очень важны, в первую очередь с позиции экологического воспитания. Уже имеется положительный опыт такой работы, например, с ветреницей лесной, пролеской сибирской, тюльпаном Биберштейна, ирисом низким и другими видами с высокими декоративными свойствами, которые оказалось возможным выращивать на пришкольном участке. Содержание научно-исследовательской работы по этим видам заключается в том, что обучающиеся готовят доклады по этим видам и выступают в виде экскурсоводов на мини-экскурсиях, выполняют фенологические наблюдения, изучают онтогенез, особенности размножения.

Рябчик русский в этом отношении сложный вид – даже в условиях ботанического сада с соблюдением охранного режима он получил не очень высокую интродукционную оценку в 4 балла. Мы не рекомендуем его выращивать на пришкольном участке из-за особенностей жизненного цикла и биологии, описанных выше. Поэтому научно-исследовательская работа может осуществляться на территории Пензенского ботанического сада и кафедры Общей биологии и биохимии ПГУ. Наиболее значимы следующие темы: «Влияние сроков посева на всхожесть рябчика русского», «Способы повышения всхожести семян рябчика русского», «Получение посадочного материала рябчика русского *in vitro*», «Влияние погодных условий на рост и развитие рябчика русского», «Способы борьбы с болезнями и вредителями».

ВЫВОДЫ

1. По литературным данным изучены особенности биологии *Fritillaria ruthenica* в природных сообществах и культуре, установлена большая практическая значимость и актуальность исследований по интродукции этого уязвимого вида, занесённого в Красную книгу РФ.

2. Освоены методы изучения *F. ruthenica* в культуре: методы фенологических наблюдений, изучения онтогенеза, микроскопирование, интродукционной оценки редких видов.

3. Проведена инвентаризация коллекции: число особей разных возрастных состояний в 2022 г. составило 31 экземпляр, что на 18% меньше, чем в предыдущем. Преобладают особи местного происхождения – 63,2%.

4. Выявлены особенности прохождения фенофаз *F. ruthenica* местного и инорайонного происхождения: у особей башкирского происхождения развитие начиналось на 2 суток раньше (9 апреля), что, видимо, связано с их большей холодостойкостью как происходящих из более северной и континентальной части ареала. Эти отличия сохранялись вплоть до фазы цветения (28 апреля, 1 мая соответственно).

5. Выявлены особенности онтогенеза *F. ruthenica* в Пензенском ботаническом саду: низкая всхожесть (около 20%), замедленное прорастание семян при осеннем посеве (20 месяцев), продолжительный прегенеративный период (8 лет), что создаёт трудности для устойчивого поддержания численности в культуре. Однако семена вызревают, что даёт возможность сохранять вид в коллекции без изъятия семян из природных популяций. Доля генеративных особей в коллекции составляет 45,2%, виргинильных – 25,8%, имматурных – 19,3%, ювенильных – 9,7%.

6. Изучены особенности анатомии вегетативных органов. Лист демонстрирует черты гелиоморфной организации в сочетании с признаками растения – гигрофита, что типично для эфемероидов. В стебле выявлена довольно необычная для этого семейства разновидность атактостели из 2-х кругов закрытых коллатеральных пучков.

7. Дана интродукционная оценка вида в условиях Пензенской области: 4 балла по 7-балльной шкале В.В. Бакановой из-за устойчивости к местным почвенно-климатическим условиям без дополнительных агротехнических мероприятий (полива, укрывания на зиму), но неспособности к самоподдержанию в условиях культуры и особенностям онтогенеза, из-за чего вид подвержен флуктуациям численности.

8. Дана оценка виду как объекту научно-исследовательской деятельности школьников, разработаны темы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агеева С.Е., Круглова Л.Н., Буганова А.В., Жолобова О.О., Сафронова Г.Н. Сохранение биоразнообразия редких и исчезающих видов растений в Волгоградском региональном ботаническом саду // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. 2012. № 7. С. 103–109.
2. Афанасьева Е.А., Данилова Н.С., Рогожина Т.Ю. Интродукция семейств *Liliaceae* и *Iridaceae* в Ботаническом саду СВФУ // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2015. № 14. С. 492–495.
3. Баканова В.В. Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта. Киев: Наук. думка, 1983. 155 с.
4. Бекназарова Х.А. Биологические особенности *Fritillaria eduardii* Regel в условиях Памирского ботанического сада // Известия академии наук Республики Таджикистан. Отделение биологических и медицинских наук. Хорог. 2014. № 2 (186). С. 23–30.
5. Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 5–94.
6. Васюков В.М., Саксонов С.В. Конспект флоры Пензенской области. Флора Волжского бассейна. Т. IV; науч. ред. проф. С. В. Саксонов. Тольятти: Анна, 2020. С. 31.
7. Вахрамеева М.Г., Никитина С.В., Денисова Л.В. Рябчик русский // Биологическая флора Московской области / Под ред. Работнова Т.А. Вып.7. М.: МГУ, 1983. С. 83–90.
8. Виравчева Л.Л. Редкие растения гор Южной Сибири в коллекции Полярно-альпийского ботанического сада // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2020. № 19–1. С. 264–268.
9. Вронская О.О., Шуклина Н.О. Изучение редких растений в Кузбасском ботаническом саду // Научно-технические инновации. Сборник статей V Международной научно-практической конференции. Петрозаводск, 2020. С. 139–142.

10. Вяль Ю.А., Шиленков А.В. Ферментативная активность и агрохимические свойства почв Пензенского ботанического сада // Известия ПГПУ им. В.Г.Белинского. Естественные науки. Пенза: ПГПУ, 2008. №10(14). С. 26–32.
11. Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Труды Центрально-Чернозёмного заповедника. 1962. Вып. 7. 509 с.
12. Денисова Л.В., Заугольнова Л.Б., Никитина С.В. Состояние популяций рябчика русского в различных частях ареала в связи с проблемой его охраны // Популяционные исследования растений в заповедниках. Проблемы заповедного дела. Науч.-метод. записки Комиссии по заповедному делу РАН. 1989. Т. 4. С.9–18.
13. Дьяченко А.Д. Луковичные цветочно-декоративные растения открытого грунта. Справочник. Киев: Наук.думка, 1990. С. 163–165.
14. Евстигнеев О.И. Рябчик русский //Красная книга Брянской области. Брянск, 2004. С. 68–69.
15. Золотухина И.Б. Рябчик русский в Центрально-Черноземном заповеднике // Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны. Тула: ФГБУК «Государственный военно-исторический и природный музей-заповедник «Куликово поле», 2010. С. 144–152.
16. Иманбердиева Н.А., Маадалиева А.М. Современное состояние эндема *Fritillaria eduardii* и его интродукция в Чуйскую долину (Кыргызская республика) // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2020. № 12. С. 17–20.
17. Киселева О.А., Сивкова Н.В. Интродукция эндемичных и реликтовых видов травянистых растений на Среднем Урале // Плодоводство и ягодоводство России. Сборник научных работ. 2019. Т. 59. С. 119–127.
18. Киселева О.А. Растения Красных книг в коллекции декоративных травянистых многолетников Ботанического сада УРО РАН // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2020. № 136. С. 8–13.

19. Котельникова М.Г. Особенности формирования плодов и семян у рябчиков русского и шахматовидного и тюльпана Биберштейна в популяциях Красносамарского леса // Вестник молодых ученых и специалистов Самарского государственного университета. 2015. № 2 (7). С. 86–91.

20. Котельникова М.Г. Оценка уровня изменчивости биоэкологических показателей растений рябчика русского *Fritillaria ruthenica* Wikstr. в ходе мониторинга популяций в Красносамарском лесничестве // Экологический сборник 6: труды молодых ученых Поволжья. Международная молодежная научная конференция / Под редакцией С.А. Сенатора, О.В. Мухортовой и С.В. Саксонова. 2017. С. 208–212.

21. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 320–326.

22. Курдюкова О.Н. Семенная продуктивность и всхожесть семян раннецветущих растений // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2020. № 136. С. 55–60.

23. Кытина М.А., Минязева Ю.М. Некоторые весеннецветущие виды растений флоры Дальнего Востока и Сибири в биоколлекциях Ботанического сада ВИЛАР // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2019. № 18. С. 600–605.

24. Леонова А.А., Шилова И.В., Петрова Н.А., Костецкий О.В. Особенности семенного размножения рябчика русского (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) в естественных популяциях // Бюллетень ботанического сада Саратовского государственного университета. 2016. Т. 14. № 1. С. 43–48.

25. Лозина-Лозинская А.С. Рябчик – *Fritillaria* // Флора СССР / Под ред. В. Л. Комарова. Л.: Издательство Академии наук СССР, 1935. Т. IV. С. 302–320.

26. Мазей Н.Г., Можаяева Г.Ф., Рытикова О.В., Ростовцева М.В. Виды растений Красной книги РФ в Пензенском ботаническом саду имени И.И. Спрыгина // Современные концепции экологии биосистем и их роль в

решении проблем сохранения природы и природопользования. Материалы Всероссийской (с международным участием) научной школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А. А. Уранова. Пенза, 2016. С. 127–129.

27. Меркер В. В., Львова Ю. В. Редкие и охраняемые виды растений в коллекциях ботанического сада Челябинского государственного университета // Вестник Челябинского государственного университета. 2011. № 5 (220). Экология. Природопользование. Вып. 5. С. 95–99.

28. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР/ Под ред. Лапина П.И. М.: ГБС АН СССР, 1975. 28 с.

29. Минина Н.Н. Декоративные дикорастущие растения флоры Республики Башкортостан: интродукция и перспективы использования в озеленении. // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биол. наук. Уфа, 2000. 19 с.

30. Минина Н.Н. Интродукция редких дикорастущих видов рода *Fritillaria* L. (Liliaceae) // Проблемы сохранения биоразнообразия на Южном Урале. Тезисы докладов региональной научно-практической конференции. 13-14 мая 2004 г. Уфа, 2004. с.140.

31. Мордак Е.В. Семейство Лилейные // Жизнь растений / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. Т.6. М.: Просвещение, 1982. С. 72–91.

32. Морозюк Ю.А., Меркер В.В. Обзор коллекции луковичных растений, культивируемых в ботаническом саду Челябинского государственного университета // Учёные записки Челябинского отделения Русского ботанического общества. Сборник статей. Челябинск, 2021. С. 87–102.

33. Мурасева Д.С. Размножение и сохранение *in vitro* редких и эндемичных видов рода *Fritillaria* L. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биол. наук. Новосибирск, 2016. 149 с.

34. Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1985. 348 с.
35. Павлова М.А. Биоморфологические особенности *Fritillaria pallidiflora* Schrenk, интродуцированного в Донбассе // Промышленная ботаника. 2005. № 5. С. 143–147.
36. Павлова М.А. Итоги интродукции видов рода *Fritillaria* L. в Донецком ботаническом саду НАН Украины // Вестник Запорожского национального университета. 2012. № 2. С. 12–20.
37. Приходько Л.А., Сорокопудова О.А. Особенности строения и развития растений *Fritillaria pyrenaica* L. в условиях Центральной Якутии // Вестник КрасГАУ. 2015. № 4 (103). С. 90–94.
38. Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. М.-Л.: АН СССР, 1960. Т. 2. С. 141–149.
39. Растительные ресурсы России и сопредельных государств. Цветковые растения, их химический состав, использование. Т. 8. Семейства Butomaceae – Turphaceae. СПб: Наука, 1994. С. 29–31.
40. Ростовцева М.В., Можаяева Г.Ф., Рытикова О.В. Пензенский ботанический сад: сто лет истории в фотографиях. Пенза: Изд-во ПГУ, 2017. 80 с.
41. Ротов Р.А. Морфолого-биологические особенности луковичных эфемероидов на примере рода *Fritillaria* L. и других близких родов семейства Лилейные // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 186–192.
42. Рябинина М.Л. Редкие виды травянистых многолетников в коллекции Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2018. № 17. С. 501–504.
43. Саодатова Р.З., Ершова А.А. Опыт интродукции охраняемых растений Московской области на экспозиции флоры Восточной Европы ГБС

РАН // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2016. № 5 (55). С. 53–66.

44. Сапельникова И.И. Сезонное развитие рябчика русского (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) в Воронежском заповеднике // Труды Воронежского государственного заповедника. 2020 г. Вып. XXIX. Воронеж: Новый формат, 2020. С. 175–198.

45. Седельникова Л.Л. Анатомическое строение эпидермы листа у растений семейства Hyacinthaceae и Liliaceae // Вестник КрасГАУ. 2014. № 4 (91). С. 132–136.

46. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

47. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л., 1964. Т. 3. С. 146–205.

48. Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 84–169.

49. Силаева Т.Б. Рябчик русский // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 324–325.

50. Соловьева В.В., Старкова Т.С., Старков М.Н. Изучение состояния ценопопуляций шпажника тонкого, рябчика русского, первоцвета крупночашечного (Самарская область) // Экология и география растений и сообществ Среднего Поволжья / Под ред. С.А. Сенатора, С.В. Саксонова. Г.С. Розенберга. Тольятти: Кассандра, 2014. С. 374–379.

51. Уранов А.А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.

52. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Наука, 1995. 990 с.

53. Чистякова А.А. Рябчик русский // Красная книга Пензенской области. Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. Пенза, 2013. Т. 1. С. 172.

54. Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 288 с.

55. Эрст А.А., Эрст А.С. Размножение in vitro редкого вида – *Fritillaria dagana* Turcz. Ex Trautv. из луковичных чешуй // Turczaninowia. 2011. Т. 14. № 4. С. 90–93.

56. The Plant List: [Электронный ресурс]. URL: <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/search?q=fritillaria>. (Дата обращения 25.05.2022)

57. Ареал рода рябчик: [Электронный ресурс]. URL: [https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A0%D1%8F%D0%B1%D1%87%D0%B8%D0%BA_\(%D1%80%D0%B0%D1%81%D1%82%D0%B5%D0%BD%D0%B8%D0%B5\)#/media/%D0%A4%D0%B0%D0%B9%D0%BB:Fritillaria_distribution_map.png](https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%A0%D1%8F%D0%B1%D1%87%D0%B8%D0%BA_(%D1%80%D0%B0%D1%81%D1%82%D0%B5%D0%BD%D0%B8%D0%B5)#/media/%D0%A4%D0%B0%D0%B9%D0%BB:Fritillaria_distribution_map.png). (Дата обращения 25.05.2022)