



БИОЛОГИЯ

УДК 574.3(58.009)

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ РОДА *HELLEBORUS* L. В УСЛОВИЯХ РЕСПУБЛИКИ АБХАЗИЯ

DEMOGRAPHIC CHARACTERISTICS OF CENOPULATIONS SPECIES OF THE GENUS *HELLEBORUS* L. IN THE REPUBLIC OF ABKHAZIA

В.О. Гулия, Т.В. Орловская
V.O. Guliya, T.V. Orlovskaya

Институт ботаники Академии наук Республики Абхазия, Республика Абхазия, 384933, г. Сухум, ул. Гулия, 22
Institute of Botany, Academy of Sciences of the Republic of Abkhazia, 22, Guliya St, Sukhum, 384933,
The Republic of Abkhazia

E-mail: tvorlovskaya@mail.ru

Ключевые слова: *Helleborus caucasicus*, *Helleborus abchasicus*, ценопопуляция, возрастная структура, демографические показатели.

Key words: *Helleborus caucasicus*, *Helleborus abchasicus*, cenopopulation, age structure, demographic indicators.

Аннотация. Вопросы изучения эколого-ценотических и биологических особенностей эндемичных растений имеют не только важное общебиологическое значение, но и служат основой для научно обоснованного ресурсосведения и сохранения видового разнообразия. Изучены демографические характеристики на примере 40 дикорастущих ценопопуляций *Helleborus caucasicus* A. Br. и *Helleborus abchasicus* A. Br. в условиях Абхазии. Исследованные ЦП представляют собой пространственно-временной ряд – в разных высотных поясах от 50 до 800 м над у. м., разнообразных растительных сообществах, с различной степенью экологических режимов и антропогенной нагрузки. Определена их возрастная структура в различных фитоценотических условиях, исследован ряд популяционных параметров (плотность, индекс возрастности, восстановления, старения и эффективности), позволяющих оценить состояние и структуру. Возрастные спектры изученных ЦП *Helleborus* одновершинные с максимумами на особях виргинильного или средневозрастного генеративного онтогенетического состояния, поэтому они находятся в стабильном равновесном состоянии. Большинство ЦП являются нормальными, молодыми и зрелыми и полночленными. Плотность различных вариаций в исследованных ЦП варьирует от 1 до 15 экз./м². Индекс старения очень низкий (<0.1). Индексы восстановления и замещения имеют высокие значения, что означает высокий уровень процессов самоподдержания. Сравнение демографических показателей показало слабое варьирование величины возрастности (Δ) изучаемых ЦП (от 0.186 до 0.398). В то же время индексы эффективности (ω) имеют более сильную амплитуду распределения (0.441–0.834). Несмотря на мощный антропогенный пресс эколого-ценотические условия, для *H. caucasicus* и *H. abchasicus* в условиях Абхазии можно считать оптимальными.

Resume. The study of ecological and biological features of cenotic and endemic plants is not only of important general biological significance, but also serves as a basis for science-based study of resources and preservation of species diversity. Demographic characteristics studied on the example of 40 wild cenopopulations of *Helleborus caucasicus* A. Br. and *Helleborus abchasicus* A. Br. in conditions of Abkhazia. The investigated CP are a number of space-time - in different altitudinal belts from 50 to 800 m above sea level, a variety of plant communities, with varying degrees of environmental conditions and anthropogenic pressures. Their age structure is determined in various phytocenotic conditions, a number of population parameters are investigated (density, index of its age, recovery, aging and efficiency) in order to assess the status and structure. Age spectra of the studied CP *Helleborus* unimodal with highs in the middle-aged individuals of virginal or generative ontogenetic state, so they are in a stable equilibrium state. Most CPUs are normal, young and mature and whole. The density variations in the investigated range from CP 1 to 15 copies./m². Aging index is very low (<0.1). Indices of recovery and replacement are high, which means a high level of self-sustaining processes. Comparison of demographic indicators showed a slight variation in the age specific (Δ) of the studied CPU (from 0.186 to 0.398). At the same time, the performance indeces (ω) have stronger amplitude distribution (0.441-0.834). Despite the powerful anthropogenic ecological and coenotic conditions for *H. caucasicus* and *H. abchasicus* in conditions of Abkhazia can be considered as optimal.



Введение

Материалы, касающиеся географии, экологии, фитоценотической роли и ресурсной оценки представителей рода *Helleborus* L., как составной части флоры Кавказа, приведены во многих ботанических работах. Отдельные данные имеются в ряде публикаций [Штейн, 1926; Малеев, 1936; Грудзинская, 1953; Орлов, 1953; Колаковский, 1986; Адзинба, 2003; Читанава, 2007; и др.].

Несмотря на достаточно полную изученность флоры сосудистых растений Западного Кавказа, специальные популяционные исследования, посвящённые изучению рода *Helleborus*, в Абхазии не проводились, к тому же за последние десятилетия современная территория Республики претерпела много изменений и не только в связи с геополитической ситуацией, но и ввиду антропогенного воздействия, поэтому имеющиеся литературные сведения являются устаревшими, разрозненными, неполными и не всегда точными. В тоже время вопросы изучения эколого-ценотических и биологических особенностей эндемичных растений имеют не только важное общебиологическое значение, но и служат основой для научно обоснованного ресурсосведения и сохранения видового разнообразия.

В связи с этим изучение эколого-фитоценотической приуроченности и оценка состояния ценопопуляций (ЦП) видов рода *Helleborus* на территории Республики Абхазия является весьма актуальной и своевременной задачей.

Объекты и методы исследования

Приоритетные районы для проведения ресурсосведческих исследований выделяли после прямой оценки численности и проективного покрытия особей изучаемых растений в соответствии со шкалой Друде [Неронов, 2003].

В пределах каждой ЦП выполняли геоботаническое описание сообщества на площадках (трансектах) размером 10–25 м² ленточной формы.

Изучение морфометрических параметров проводили согласно методу И.Г. Серебрякова [1952] на 30 генеративных растениях из каждой ЦП.

При исследовании структуры ЦП использовали метод дискретного выделения возрастных состояний в онтогенезе растений, разработанных Т.А. Работновым [1950] и А.А. Урановым [1975]. При отнесении особей к тому или иному онтогенетическому состоянию были изучены следующие морфометрические признаки: число побегов, длина и ширина репродуктивных побегов, число цветков на одном побеге, диаметр цветка, высота цветка, длина и ширина внешних сегментов околоцветника.

Эффективную плотность популяции (Pe) определяли как произведение индекса эффективности на её общую плотность [Животовский, 2001].

Для характеристики структуры ЦП видов рода *Helleborus* L. были определены следующие показатели: индекс возрастности (Δ), который даёт реальное представление о вкладе каждой онтогенетической группы в общую возрастность ЦП [Уранов, 1975; Животовский, 2001]; индекс восстановления (I_v) характеризует отношение числа прегенеративных особей к числу генеративных [Жукова, 1995]; индекс замещения (I_z) – отношение числа особей регенеративного периода к сумме чисел генеративных и постгенеративных; индекс старения (I_c) – отношение особей постгенеративного возрастного состояния к общему количеству особей в популяции [Глотов, 1998]; индекс эффективности (ω) рассматривается как энергетическая нагрузка на среду. Оценка состояния ЦП проводили по классификации «дельта–омега» Л.А. Животовского [2001], основанной на совместном использовании индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω).

Распределение морфологических признаков по индикаторам проведено в соответствии с классификацией Н.С. Ростовской [2002].

Результаты и их обсуждение

Согласно маршрутам в районах экспедиционного обследования из 67 выявленных ЦП различных видов рода *Helleborus* L., которые охватывают большую часть местопроизрастаний исследуемых растений на территории Абхазии, за исключением Галского района (ввиду его приграничного положения с Грузией), установлено 40 значительных. Исследованные ЦП представляют собой пространственно-временной ряд – в разных высотных поясах от 50 до 800 м над у. м., разнообразных растительных сообществах, с различной степенью экологических режимов и антропогенной нагрузки.

Плотность различных вариаций *Helleborus* в исследованных ЦП варьирует от 1 до 15 экз./м². Максимальная плотность отмечена у *H. abchasicus* var. *roseus* (10.82±1.08 экз./м²), минимальная в ЦП *H. caucasicus* var. *guttatus* (2.25±0.24 экз./м²). В целом высокая плотность



характерна для ЦП *H. abchasicus* var. *roseus*. Наиболее низкая отмечена для ЦП *H. abchasicus* var. *zebrinus*. Коэффициент вариации очень высокий (для *H. caucasicus* var. *albo-virens* и *H. caucasicus* var. *guttatus* более 60%, для вариаций *H. abchasicus* – 53.5%) (табл. 1).

Таблица 1

Возрастная структура ценопопуляций видов рода *Helleborus* L.

Table 1

The age structure of populations of species of the genus *Helleborus* L.

Цено-популяция	Онтогенетическое состояние, %				Плотность особей, экз./м ²	
	j	v	g ₂	s	экологическая	Pe
<i>H. caucasicus</i> var. <i>albo-virens</i>						
ЦП 1	0.74±0.25*	1.00±0.15	1.16±0.40	0.22±0.01	3.12±0.45	1.67
	23.72**	32.05	37.18	7.05	1-5***	
ЦП 10-12	–	4.21±0.42	6.04±0.71	0.25±0.14	10.50±1.09	7.85
		40.09	57.52	2.38	6-15	
ЦП 14, 15	0.03±0.02	2.12±0.32	2.23±0.21	0.15±0.04	4.53±0.31	3.15
	0.66	46.79	49.23	3.31	3-6	
ЦП 18, 20	0.12±0.01	0.45±0.11	1.68±0.23	–	2.25±0.24	1.88
	5.33	20.0	74.67		1-3	
ЦП 41-43	1.54±0.28	4.50±0.38	1.48±0.47	0.62±0.05	8.14±0.61	3.59
	18.92	55.28	18.18	7.62	6-10	
<i>H. caucasicus</i> var. <i>guttatus</i>						
ЦП 3, 4	0.09±0.01	1.25±0.04	1.44±0.31	0.10±0.03	2.88±0.32	1.99
	3.13	43.40	50.0	3.47	2-4	
ЦП 6, 8	0.89±0.04	2.21±0.42	1.28±0.05	0.15±0.04	4.53±0.44	2.29
	19.65	48.79	28.26	3.31	3-6	
ЦП 24-28	0.40±0.04	2.80±0.21	1.16±0.48	0.14±0.01	4.50±0.78	2.39
	8.89	62.22	25.78	3.11	2-7	
ЦП 29, 30	0.47±0.01	1.59±0.21	1.52±0.48	–	3.58±0.11	2.22
	13.13	44.41	42.46		1-6	
<i>H. abchasicus</i> var. <i>roseo-punctatus</i>						
ЦП 44, 45	0.06±0.01	2.87±0.12	2.12±0.46	0.08±0.01	5.13±0.77	3.35
	1.17	55.95	41.33	1.56	2-8	
ЦП 54-57	0.52±0.02	1.92±0.35	3.12±0.46	0.07±0.01	5.63±0.53	3.98
	9.24	34.10	55.42	1.24	4-8	
ЦП 62, 65	0.92±0.02	2.74±0.14	1.12±0.01	0.11±0.01	4.89±0.77	2.36
	18.82	56.03	22.90	2.25	4-8	
<i>H. abchasicus</i> var. <i>zebrinus</i>						
ЦП 58, 59	0.74±0.06	1.21±0.04	0.58±0.01	0.03±0.01	2.56±0.21	1.15
	28.91	47.27	22.66	1.17	2-3	
<i>H. abchasicus</i> var. <i>nervosus</i>						
ЦП 49-51	0.42±0.01	1.76±0.21	1.35±0.31	0.14±0.01	3.67±0.67	2.14
	11.44	47.96	36.79	3.82	2-6	
<i>H. abchasicus</i> var. <i>roseus</i>						
ЦП 36	0.61±0.05	2.94±0.34	1.44±0.27	0.23±0.02	5.22±0.56	2.76
	11.69	56.32	27.58	4.41	4-7	
ЦП 37-40	0.45±0.41	4.40±0.81	5.65±0.76	0.32±0.01	10.82±1.08	7.58
	4.16	40.67	52.22	2.96	8-15	
<i>H. abchasicus</i> var. <i>atropurpureus</i>						
ЦП 46, 48	1.10±0.08	2.07±0.49	2.23±0.46	–	5.40±0.81	3.18
	20.37	38.33	41.29		3-8	

Примечание: * – $\bar{X} \pm \Delta X$, экз./м²; ** – частота по возрастным периодам, %; *** – размах варьирования.

Сильное варьирование плотности как внутри ЦП, так и по всем изучаемым ЦП свидетельствует о данном показателе как о признаке, чутко реагирующем на экологические, фитоценоотические особенности местообитания и антропогенное воздействие на них.

Соотношение между эффективной (Pe) и экологической плотностями в ЦП варьирует от 1.19 (ЦП 18, 20) до 2.27 (ЦП 41-43) раза. Наименьшее различие между плотностями отмечено в зрелых ЦП (1.19-1.33 раза), т.е. эффективная плотность по своему значению приближается к экологической плотности, так как в них накапливаются особи средневозрастного генеративного состояния.



В зреющих ЦП экологическая плотность в ~1.5 раза выше, чем эффективная, но в формировании возрастных спектров наблюдается три варианта: либо соотношение прегенеративной и генеративной фракций примерно одинаково (ЦП 3, 4, 14, 15), либо сумма прегенеративных особей меньше генеративных (ЦП 37–40, 54–57), либо больше (ЦП 29, 30, 44, 45). При этом показатели эффективной плотности колеблются примерно в одинаковых пределах от 1.88 до 7.85 в зрелых ЦП и от 1.99 до 7.58 в зреющих, что определяется стабильным состоянием генеративной и виргинильной фракций относительно постгенеративной и ювенильной.

Наибольших различий эффективная плотность достигает в молодых ЦП (≥ 2 раза). Варьирование этого показателя в молодых ЦП находится в низких пределах 1.15–3.59.

В целом все варианты ЦП стабильны, а значения эффективной плотности позволяют сделать вывод об экологическом оптимуме данных местообитаний.

Онтогенетическая структура ЦП в различных частях ареала является интегральным показателем их состояния, отражает их организацию в пространстве и во времени, адаптивные особенности вида на популяционном уровне, перспективы его самоподдержания. Для выявления возрастной структуры в онтогенезе было выделено 4 онтогенетических состояния: в прегенеративном периоде – ювенильное (j) и виргинильное (v) состояния; в генеративном периоде – средневозрастное генеративное (g_2); в постгенеративном – сенильное (s). В связи с быстрым прохождением начальных этапов онтогенеза во всех ЦП отсутствовали проростки. Особи постгенеративного периода присутствовали не во всех ЦП.

Особое значение для ЦП имеют процессы самоподдержания. Результаты изучения онтогенетической структуры исследованных популяций представлены в таблице 1.

Генеративность ЦП *Helleborus* (g_2 , %) является одной из важнейших характеристик их жизненного состояния в фитоценозе. Величина этого показателя колеблется от 18.18% до 74.67%, примечательно, что минимальное и максимальное значения этого показателя присущи вариации *H. caucasicus* var. *albo-virens*. Большинство ЦП имеют показатель генеративности меньше 50%.

Коэффициент вариации плотности генеративных особей находится в пределах от 42% до 80%, что свидетельствует об очень высокой степени изменчивости данного признака. Установлена прямая сильная корреляционная зависимость общей плотности заросли от количества генеративных растений различных вариаций *Helleborus* ($r=0.83\%$, при $p>0.05$), значительная между количеством генеративных особей и коэффициентом генеративности заросли ($r=0.48\%$), умеренное влияние оказывает количество особей в прегенеративном периоде (j+v) на количество генеративных растений ($r=0.43\%$) и очень слабая зависимость плотности заросли от коэффициента генеративности ($r=0.08\%$).

Таким образом, низкий уровень коэффициента генеративности, умеренное влияние количества растений в ювенильном и виргинильном состояниях на количество генеративных особей указывают на то, что это может быть связано с нерациональным сбором цветущих побегов, для коммерческих целей.

Возрастной состав представляет собой один из существенных признаков популяции, обеспечивающих её самоподдержание и устойчивость. Для всех исследованных ЦП характерно преобладание виргинильных и средневозрастных генеративных растений, их доля колеблется от 20.0% (ЦП 18, 20 *H. caucasicus* var. *albo-virens*) до 62.22% (ЦП 24–28 *H. abchasicus* var. *guttatus*) и от 18.18% (ЦП 41–43 *H. caucasicus* var. *albo-virens*) до 74.67% (ЦП 18, 20 *H. caucasicus* var. *albo-virens*) соответственно. Доля растений в сенильном состоянии низкая (от 0 до 7.05%), в ЦП 18, 20, 29, 30 – отсутствует.

Возрастные спектры изученных ЦП *Helleborus* одновершинные с максимумами на особях виргинильного или средневозрастного генеративного онтогенетического состояния (рис. 1), поэтому они находятся в стабильном равновесном состоянии. Преобладание в некоторых ЦП молодых особей виргинильного состояния, вероятно, обусловлено их молодостью. Онтогенез включает все возрастные периоды и состояния, характерные для многолетних поликарпиков.

Ценопопуляции являются нормальными, молодыми и зрелыми, полночленными (за исключением ЦП 10, 11, 12, 18, 20, 29, 30, 46 и 48), что говорит об устойчивости и способности большинства ЦП к самовозобновлению. Неполночленность ЦП 10–12, в которой отсутствуют проростки и ювенильные растения, можно рассматривать, как показатель нерегулярного семенного возобновления, что может быть связано с неблагоприятными метеорологическими условиями, отрицательно влияющими на процесс генеративного размножения, или с неблагоприятными условиями для выживания проростков, так как популяция находится в условиях повышенной антропогенной нагрузки и подвергается выталпыванию, уничтожению цветков и др. К тому же смещение максимума возрастного спектра вправо наблюдается в условиях постоянных, но умеренных нарушений, связанных с высокой антропогенной нагрузкой (выпас скота, сбор растений и т. д.).

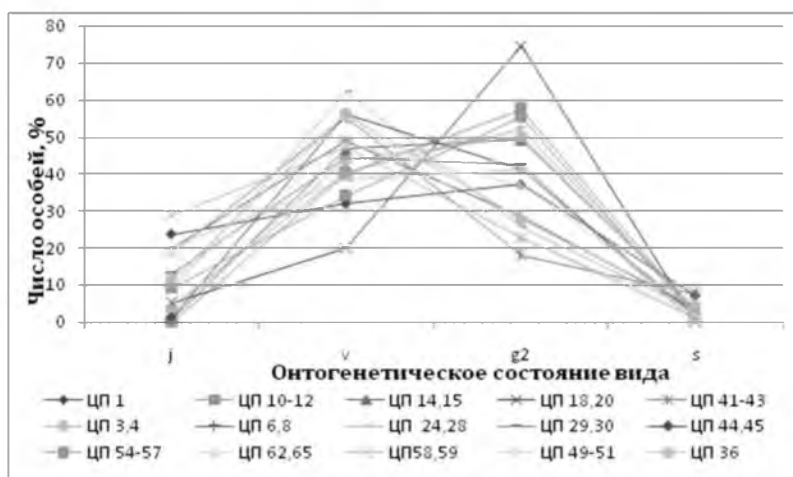


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Helleborus*
 Fig. 1. Developmental spectra of the cenopopulations of *Helleborus*

Несмотря на достаточно большое количество генеративных особей, обеспечивающих семенное размножение, самоподдержание ЦП в природе осуществляется в основном вегетативным путём, о чем можно судить по незначительной доле подростка в ЦП. Не исключено, что семенное возобновление осуществляется эпизодически и ослаблено воздействием разных причин: биологических, фитоценологических, антропогенных. Проростки могут погибать, не выдерживая конкуренции с ЦП других видов. Небольшое количество сенильных растений обусловлено значительной продолжительностью жизни генеративных растений и, возможно, быстрым отмиранием старых генеративных и постгенеративных растений, так как особи могут проходить полный онтогенез только в исключительно благоприятных природных и климатических условиях и при отсутствии антропогенных нарушений. Отсутствие сенильного состояния может также косвенно указывать на уничтожение генеративных особей.

Установление демографических показателей ЦП позволило на основе соотношения онтогенетических состояний в каждой ЦП рассчитать: индекс восстановления (I_v), индекс замещения (I_з), коэффициент возрастности (Δ) и индекс эффективности (ω) (табл. 2).

Таблица 2

Характеристика ценопопуляций видов рода *Helleborus* L.

Table 2

Feature of the cenopopulations species *Helleborus* L.

Цено-популяция	Индекс					Тип ЦП
	I _v	I _з	I _c	Δ	ω	
<i>H. caucasicus</i> var. <i>albo-virens</i>						
ЦП 1	1.500	1.261	0.071	0.295	0.536	молодая
ЦП 10-12	0.697	0.669	0.024	0.358	0.748	зрелая
ЦП 14, 15	0.964	0.903	0.033	0.333	0.695	зреющая
ЦП 18, 20	0.339	0.339	0	0.398	0.834	зрелая
ЦП 41-43	4.081	2.876	0.076	0.233	0.441	молодая
<i>H. caucasicus</i> var. <i>guttatus</i>						
ЦП 3, 4	0.931	0.870	0.035	0.335	0.691	зреющая
ЦП 6, 8	2.422	2.214	0.033	0.235	0.507	молодая
ЦП 24-28	2.758	2.462	0.031	0.234	0.531	молодая
ЦП 29, 30	1.355	1.355	0	0.268	0.620	зреющая
<i>H. abchasicus</i> var. <i>roseo-punctatus</i>						
ЦП 44, 45	1.382	1.332	0.016	0.288	0.652	зреющая
ЦП 54-57	0.782	0.765	0.012	0.331	0.706	зреющая
ЦП 62, 65	3.268	2.976	0.023	0.206	0.482	молодая
<i>H. abchasicus</i> var. <i>zebrinus</i>						
ЦП 58, 59	3.362	3.197	0.012	0.186	0.448	молодая
<i>H. abchasicus</i> var. <i>nervosus</i>						
ЦП 49-51	1.615	1.463	0.038	0.279	0.584	молодая
<i>H. abchasicus</i> var. <i>roseus</i>						
ЦП 36	2.465	2.126	0.044	0.249	0.529	молодая
ЦП 37-40	0.858	0.812	0.029	0.338	0.701	зреющая
<i>H. abchasicus</i> var. <i>atropurpureus</i>						
ЦП 46, 48	1.422	1.422	0	0.256	0.588	молодая



Индекс старения очень низкий (<0.1). Индексы восстановления и замещения имеют высокие значения, что означает высокий уровень процессов самоподдержания. При этом эти же индексы, отражающие интенсивность вегетативных процессов в ЦП 10–12, 18, 20 меньше, чем в остальных (количество особей прегенеративного периода 25.33–40.09%, в ЦП 10–12 ювенильные особи отсутствовали), следовательно, в данных ЦП процесс самоподдержания незначителен, что видимо, связано с менее благоприятными условиями жизни, длительным генеративным периодом и высокой степенью элиминации проростков.

Необходимо отметить, что все указанные выше ЦП образованы вариациями *H. caucasicus*. Так как ЦП произрастают в очень сходных местообитаниях Гудаутского района вблизи населённых пунктов, это позволяет предположить, что основное влияние на межпопуляционные различия оказывает антропогенное воздействие. В остальных ЦП можно констатировать факт их интенсивного пополнения молодыми особями.

Таким образом, по показателям популяционных параметров в наименее устойчивом состоянии находятся ЦП 18, 20 (*H. caucasicus* var. *albo-virens*), а популяционный оптимум наблюдается в ЦП 29, 30 (*H. caucasicus* var. *guttatus*) и 46, 48 (*H. abchasicus* var. *atropurpureus*).

Сравнение демографических показателей показало слабое варьирование величины возрастности (Δ) изучаемых ЦП (от 0.186 до 0.398). В то же время индексы эффективности (ω) имеют более сильную амплитуду распределения (0.441–0.834). Небольшой диапазон индекса возрастности и его невысокие значения показывают внушительную долю особей молодой части популяции.

Высокие значения индекса эффективности свидетельствуют о хорошем и устойчивом состоянии популяций. Оценка возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) показала, что изученные ЦП относятся к молодым ($\Delta=0.186-0.295$; $\omega=0.441-0.588$), зреющим ($\Delta=0.268-0.338$; $\omega=0.620-0.706$) и зрелым ($\Delta=0.358-0.398$; $\omega=0.748-0.834$) (рис. 2).

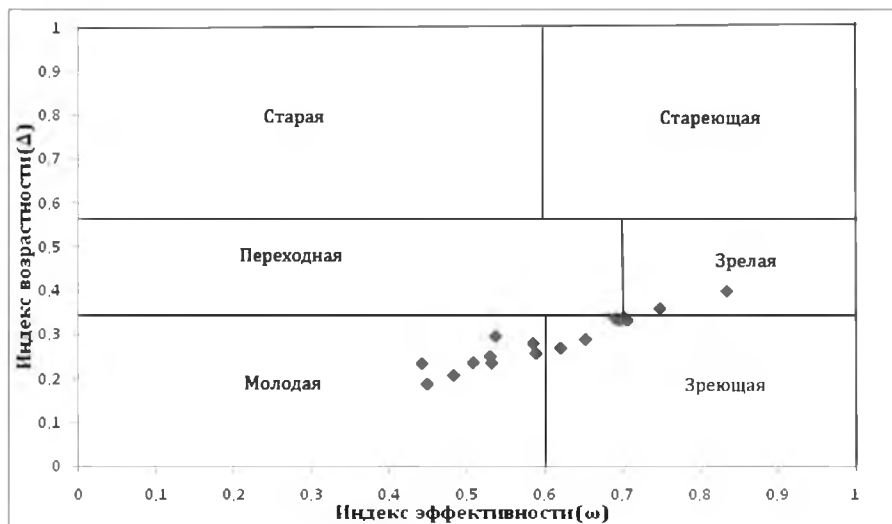


Рис. 2. Распределение ценопопуляций *Helleborus* по классификации «дельта-омега»
Fig. 2. The distribution of the cenopopulations *Helleborus* classification «Delta-omega»

При этом можно говорить только о том, что молодые и зреющие ЦП потребляют большее количество энергии и производят большую нагрузку на энергетические ресурсы среды.

Хорошее состояние ЦП позволяет предполагать, что эколого-ценотические условия, несмотря на мощный антропогенный пресс, можно считать оптимальными. Основной способ охраны видов рода *Helleborus* L. – это сохранение его мест обитания, в связи со значительно возросшей за последние годы рекреационной нагрузкой и неконтролируемого сбора растений, для этого, необходимо проводить постоянный мониторинг за состоянием и динамикой природных ценопопуляций. В связи с этим состояние естественных зарослей обозначенных выше вариаций требует тщательного изучения и постоянного мониторинга.

Заключение

1. Плотность различных вариаций *Helleborus* сильно варьирует от 1 до 15 экз./м² в зависимости от экологических и фитоценотических особенностей местообитания. Высокая



плотность характерна для ЦП *H. abchasicus* var. *roseus*, наиболее низкая отмечена для ЦП *H. abchasicus* var. *zebrinus*.

2. В формировании возрастных спектров наблюдается три варианта: либо соотношение прегенеративной и генеративной фракций примерно одинаково (ЦП 3, 4, 14, 15), либо сумма прегенеративных особей меньше генеративных (ЦП 37–40, 54–57), либо больше (ЦП 29, 30, 44, 45).

3. Генеративная группа особей в изученных ЦП весьма различна, величина этого показателя колеблется от 18.18% до 74.67%, примечательно, что минимальное и максимальное значения присущи вариации *H. caucasicus* var. *albo-virens*. Большинство ЦП имеют показатель генеративности меньше 50%.

4. Возрастные спектры изученных ЦП *Helleborus* одновершинные с максимумами на особях виргинильного или средневозрастного генеративного онтогенетического состояния, поэтому они находятся в стабильном равновесном состоянии.

5. Изученные ЦП являются нормальными, молодыми и зрелыми, полночленными (за исключением ЦП 10, 11, 12, 18, 20, 29, 30, 46 и 48), что говорит об устойчивости и способности большинства ЦП к самовозобновлению.

6. Самоподдержание ЦП в природе осуществляется в основном вегетативным путём.

7. Большинство исследованных ЦП на основании оценки возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) можно классифицировать как молодые и зреющие, лишь две характеризуются как зрелые.

8. В целом для сохранения видов рода *Helleborus* L. необходим контроль над состоянием выявленных ЦП, запрещение бесконтрольного сбора цветков и выкапывание корневищ с корнями, возможное ограничение хозяйственной деятельности в местах произрастания.

Список литературы References

1. Адзинба З.И. 2003. Краткая история изучения флоры Абхазии. В кн.: Юбилейная международная конференция, посвященная 160-летию Сухумского ботанического сада. Сухум: 25–35.
Adzinba Z.I. 2003. A brief history of the study of the flora of Abkhazia. In: Jubilejnaja mezhduнародnaja konferencija, posvjashhennaja 160-letiju Suhumskogo botanicheskogo sada [Anniversary International Conference dedicated to the 160th anniversary of the botanical garden of Sukhumi]. Sukhum: 25–35. (in Russian)
2. Глотов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. В кн.: Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола, Периодика Марий Эл: 146–149.
Glotov N.V. 1998. On the estimation of the parameters of the age structure of populations of plants. In: Zhizn' populyatsiy v geterogennoj srede. Ch. 1 [The life of the population in a heterogeneous environment. Part 1]. Yoshkar-Ola, Periodika Mariy El: 146–149. (in Russian)
3. Грудзинская И.А. 1953. Широколиственные леса предгорий Северо-Западного Кавказа. В кн.: Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М., АН СССР: 5–183.
Grudzinskaya I.A. 1953. Deciduous forests of the foothills of the North-West Caucasus. In: Shirokolistvennyye lesa Severo-Zapadnogo Kavkaza [Broad-leaved forests of the Northwest Caucasus]. Moscow, AN SSSR: 5–183. (in Russian)
4. Животовский Л.А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. Экология, (1): 3–7.
Zhivotovskiy L.A. 2001. Developmental state, the effective density and classification of plant populations. Ekologiya [Russian Journal of Ecology], (1): 3–7. (in Russian)
5. Жукова Л.А. 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, РИИК «Ланар», 223.
Zhukova L.A. 1995. Populyatsionnaya zhizn' lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola, RIIK «Lanar», 223. (in Russian)
6. Колаковский А.А. 1986. Флора Абхазии. Т. 4. Тбилиси, Мецниереба, 362.
Kolakovskiy A.A. 1986. Flora Abkhazii. T. 4 [Flora Abkhazia. Vol. 4]. Tbilisi, Metsniereba, 362. (in Russian)
7. Малеев В.П. 1936. Флора и растительность Абхазии (общий очерк). В кн.: Абхазия: Геоботанический и лесной очерк. М., АН СССР: 3–12.
Maleev V.P. 1936. Flora and vegetation of Abkhazia (general review). In: Abkhaziya: Geobotanicheskiy i lesnoy ocherk [Abkhazia: Geobotanical and forest essay]. Moscow, AN SSSR: 3–12. (in Russian)
8. Неронов В.В. 2003. Полевая практика по геоботанике. Биология, (31): 21.
Neronov V.V. 2003. Polevaya praktika po geobotanike. Biologiya [Biology], (31): 21. (in Russian)
9. Орлов А.Я. 1953. Буковые леса Северо-Западного Кавказа. В кн.: Широколиственные леса Северо-Западного Кавказа. М., АН СССР: 244–355.
Orlov A.Ya. 1953. Beech forests of the Northwest Caucasus. In: Shirokolistvennyye lesa Severo-Zapadnogo Kavkaza [Broad-leaved forests of the Northwest Caucasus]. Moscow, AN SSSR: 244–355. (in Russian)



10. Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Труды БИН АН СССР. Серия 3. Геоботаника, 6: 7–204.
- Rabotnov T.A. 1950. The life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses. Trudy BIN AN SSSR. Serija 3. Geobotanika, 6: 7–204. (in Russian)
11. Ростова Н.С. 2002. Корреляции: структура и изменчивость. Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Серия 1, 94: 308.
- Rostova N.S. 2002. Correlations: the structure and variability. Trudy Sankt-Peterburgskogo obshhestva estestvoispytatelej. Serija 1, 94: 308. (in Russian)
12. Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М., Советская наука, 391.
- Serebryakov I.G. 1952. Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rasteniy [The morphology of the vegetative organs of higher plants]. Moscow, Sovetskaya nauka, 391. (in Russian)
13. Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. Биологические науки, (2): 7–34.
- Uranov A.A. 1975. Fitotsenopopulyatsy age spectrum as a function of time and energy wave processes. Biologicheskie nauki, (2): 7–34. (in Russian)
14. Читанова С.М. 2007. Флора Колхиды. Дис. ... канд. биол. наук. Сухум, 543.
- Chitanava S.M. 2007. Flora Kolkhidy. Dis. ... cand. biol. sciences. Sukhum, 543. (in Russian)
15. Штейн В.В. 1926. Материалы к флоре Сочинского Причерноморья. Труды Сочинской сельскохозяйственной и садоводческой опытной станции, 6: 93–113.
- Shteyn V.V. 1926. Materials for the flora of Sochi Black Sea Coast. Trudy Sochinskoj sel'skhozjajstvennoj i sadovodcheskoj opytnoj stancii, 6: 93–113. (in Russian)