


На правах рукописи



Зенкина Татьяна Евгеньевна

**ИССЛЕДОВАНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ-ДОМИНАНТОВ
ГАЛОФИТНЫХ СООБЩЕСТВ
В КУМО-МАНЫЧСКОЙ ВПАДИНЕ (РЕСПУБЛИКА КАЛМЫКИЯ)**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Тольятти – 2016

Работа выполнена на кафедре биологии Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Волгоградский государственный университет»

Научный руководитель: **Сагалаев Вадим Александрович**, доктор биологических наук, доцент, ФГАОУ ВО «Волгоградский государственный университет», заведующий кафедрой биологии

Официальные оппоненты: **Жукова Людмила Алексеевна**, доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет», почетный профессор кафедры экологии

Фардеева Марина Борисовна, доктор биологических наук, доцент, ФГАОУ ВО «Казанский (Приволжский) федеральный университет», доцент кафедры общей экологии, института экологии и природопользования

Ведущая организация: ФГБОУ ВО «Самарский государственный социально-педагогический университет»

Защита диссертации состоится 21 октября 2016 г. в 11:00 часов на заседании диссертационного совета Д 002.251.02 на базе Института экологии Волжского бассейна Российской академии наук по адресу: 445003, Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина,10.

Тел. (8482) 48-99-77, факс (8482) 48-95-04, E-mail: ievbras2005@mail.ru.

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Института экологии Волжского бассейна РАН, в сети Интернет на сайте ИЭВБ РАН по адресу: <http://www.ievbras.ru> и на сайте ВАК.

Автореферат разослан «___»_____2016 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета



А. Л. Маленёв

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. В связи с возрастающими объемами и активностью хозяйственной деятельности человека возникает необходимость решения проблемы оптимизации взаимодействия общества и природы. Одним из приоритетных направлений научных исследований сегодня является изучение закономерностей строения и функционирования надорганизменных систем различного уровня сложности.

Основой для понимания процессов, происходящих с растительными сообществами, находящимися в условиях антропогенного воздействия, являются исследования ценопопуляций видов-доминантов растительного покрова. Изучение организации ценопопуляций позволяет оценить состояние видов, определить способы их самоподдержания и устойчивого существования. Знание биологии вида и структуры его ценопопуляции – необходимое условие для прогноза возможных реакций растений на факторы среды обитания (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений, 1976, 1988; Смирнова, 1987; Заугольнова, 1994; Жукова, 1995).

В пределах аридного Юго-Востока европейской России, а именно на территории Черноземельского района Республики Калмыкия, заметную роль играют галофитные сообщества, занимающие здесь значительные участки пустынной катены (Сафронова, 1980).

Одним из доминантов таких группировок является сарсазан шишковатый [*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb.] (Растительность европейской части..., 1980; Храмцов, 2003; Рухленко, 2011).

Характерным компонентом галофильно-луговостепной растительности на солонцеватых и солончаковатых почвах в долинах рек, по окраинам озёр, лиманов, приморских лугов юга Восточной Европы является полынь сантонийская (*Artemisia santonica* L.) (Лавренко, 1980; Липатова, 1980). В условиях Прикаспия она входит в состав сообществ, формирующихся на солонцеватых и солончаковатых почвах в низовьях рек и в равнинных депрессиях (Храмцов, 2003). Кроме того, важным видом-ценозообразователем, обитающим в Северо-Западном Прикаспии, является полынь крымская (*Artemisia taurica* Willd.).

Все вышеуказанные виды имеют важное хозяйственное значение. Полынь сантонийская (*A. santonica* L.) представляет значительный интерес с фармакологической точки зрения (Растительные ресурсы ..., 1993; Водорезова, 2006). Вид используется в фитомелиоративных целях, а также как кормовое растение (Кормовые растения..., 1956).

Полынь крымская (*A. taurica* Willd.) используется в качестве сырья для производства препарата тауремизина, кардиотонического и тонизирующего средства (Буданова, 1976; Уничев, 1957).

Сарсазан шишковатый [*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.] используется в качестве осенне-зимнего корма для верблюдов и лошадей; вид является перспективным носителем природных инсектицидов (Васина, 1972; Растительные ресурсы..., 1985).

Все изученные виды являются сильнейшими аллелопатами, выделяющими водорастворимые и газообразные физиологически активные вещества фенольной природы (Симагина, 2003, 2006, 2008).

Сведения об особенностях онтоморфогенеза данных видов и о структуре их ценопопуляций в литературе отсутствуют.

Цель и задачи исследования.

Цель работы – комплексное исследование ценопопуляций видов-доминантов галофитных сообществ *Halocnemum strobilaceum*, *Artemisia santonica*, *A. taurica* в Кумо-Манычской впадине на территории Республики Калмыкия.

Для достижения цели решались следующие **задачи**:

1. уточнить биоэкологические, фитоценотические и ботанико-географические особенности видов-доминантов в условиях региона;
2. исследовать особенности онтоморфогенеза данных видов;
3. охарактеризовать демографическую структуру ценопопуляций *Halocnemum strobilaceum*, *Artemisia santonica*, *A. taurica*;
4. изучить пространственную структуру ценопопуляций видов-доминантов;
5. выявить жизненные стратегии изученных видов в естественных и антропогенно трансформированных местообитаниях.

Результаты выполнения поставленных задач изложены в соответствующих главах и приложениях диссертации.

Научная новизна работы. Впервые изучена пространственная и возрастная структура ценопопуляций видов *Halocnemum strobilaceum*, *Artemisia santonica*, *A. taurica* на территории Черноземельского района Республики Калмыкия. Исследованы биоэкологические особенности и онтоморфогенез данных видов, впервые детально описаны возрастные состояния и выделены их характерные признаки. Определены жизненные стратегии ценопопуляций вышеуказанных видов в зависимости от положения на катене и от факторов антропогенной природы.

Теоретическая значимость работы. Данные, полученные в результате комплексного исследования *Halocnemum strobilaceum*, *Artemisia taurica*, *A. santonica* существенно дополняют и расширяют представления об их биологии и экологии, а также дают объективную информацию о современном состоянии природных ценопопуляций исследуемых видов на территории региона. Полученные сведения могут использоваться при изучении вышеуказанных видов в других участках их ареала.

Практическая значимость работы. Данные исследований могут использоваться для создания проектной документации по охране окружающей среды, выполняющейся при мониторинге лицензионных участков добычи углеводородного сырья, при строительстве скважин и обустройстве месторождений, а также для выполнения рекультивации нарушенных земельных участков. Результаты работ могут применяться в процессе обучения студентов в высших учебных заведениях. Информация, полученная в ходе исследований, может быть использована для составления рекомендаций по охране данных видов растений на границах их ценоареалов.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Особенности онтоморфогенеза исследованных видов определяются совокупностью экологических факторов (в том числе положением на пустынной катене) и биологическими особенностями самих видов.

2. Воздействие антропогенных факторов на ценопопуляции изученных видов проявляется не только в виде подавления численности и жизнеспособности, но и в стимуляции процессов омоложения, самовосстановления и самоподдержания.

3. Исследованные ценопопуляции видов-доминантов обладают высокой степенью устойчивости к неблагоприятным факторам окружающей среды, в том числе антропогенной природы.

Апробация работы. Основные положения и результаты работы были представлены на следующих конференциях и семинарах: международной научной конференции «Современные проблемы географии, экологии и природопользования» (г. Волгоград, 22-24 апреля 2012 г.), международной научно-практической конференции «Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов» (г. Элиста, 2012), краеведческих чтениях (г. Волгоград, 2012), научно-практическом семинаре «Теоретико-прикладные аспекты преподавания биологии и современные технологии» (Казахстан, Шымкент, 2012) и других форумах.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 13 работ.

Личный вклад соискателя. Диссертационная работа выполнена на основании материалов, собранных лично автором в период полевых исследований 2009-2014 гг. Совместно с научным руководителем были сформулированы цель и задачи исследований. Автор самостоятельно осуществил сбор и статистическую обработку данных с помощью современных математических методов, проанализировал полученные результаты, выполнил ряд оригинальных рисунков, сформулировал выводы. Текст диссертации написан лично автором с учетом большого объема литературных данных по изучаемой тематике.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка литературы и 12 приложений. Общий её объем составляет 257

страниц, из них 85 страниц приложения; работа иллюстрирована 8 таблицами и 57 рисунками. Список литературы включает 311 источников, из них 29 на иностранных языках.

Благодарности. Автор благодарит научного руководителя Сагалаева Вадима Александровича за время и силы, вложенные в работу, за идеи, критику и поддержку. Выражает признательность В. В. Калинину и В. С. Булатому за содействие в осуществлении полевых работ; Г. А. Фирсову, Е. А. Архиповой, В. Н. Ильиной, Е. С. Корчикову, В. М. Васюкову, за возможность работы с гербарными образцами; Б. М. Кондратенку и сотрудникам Марийского государственного университета за внимание и оперативную помощь в получении необходимой информации; Н. М. Бакташевой и сотрудникам кафедры ботаники и зоологии Калмыцкого государственного университета за сотрудничество и консультацию; Н. Н. Вехову, Л. В. Поляковой, Э. Б. Урубжурову за помощь в выполнении полевых работ и участие в обработке собранных образцов. Автор благодарит свою семью за помощь, поддержку и терпение.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. КРАТКИЙ ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В ходе выполнения работы был проведен обзор исследований посвященных видам *Halocnemum strobilaceum*, *Artemisia santonica*, *A. taurica* или более крупным таксономическим или экологическим группам, в которые входят данные виды.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Географическое положение, рельеф и геологическое строение

Район исследований располагается на юго-востоке европейской России, в западной части Прикаспийской низменности (Доскач, 1971). Он приурочен к восточной половине Кумо-Маньчской впадины, с административной точки зрения относится к Черноземельскому району Республики Калмыкия, располагается в 6 км от пос. Комсомольский и в 65 км от границы заповедника «Черные земли». Исследуемая территория представляет собой сеть соленых слабообводненных и пересохших озер со склонами, заросшими галофитной растительностью. Озера не соединяются с современным руслом Маньча и поэтому имеют сильно минерализованную воду (Базелюк, 2007). Таким образом, рельеф территории изысканий является системой ландшафтных катен – последовательно сменяющих друг друга частей ландшафта в направлении от местного водораздела вниз по склону к местному базису денудации (река, озеро и т. д.) (Казанцев, 2008).

2.2. Климатические особенности

Климат резко континентальный с положительными среднегодовыми температурами. В летний период характерно наличие засушливых и суховеино-засушливых погод, недостатка влаги. Лето жаркое малооблачное наиболее высокие

температуры 40-45°C, зима холодная наиболее сильные морозы в январе-феврале максимальная отрицательная температура достигает – 35°C (Жуков, 1937, 1971; Жирков, 1956; Бова, 1961; Борисов, 1988).

2.3. Почвенный и растительный покров

Район исследования приурочен к стыку границ степной и пустынной зон растительности на Юго-Востоке европейской России (Растительность европейской части..., 1980). Территория исследований представляет собой часть пустынной катены, каждый из участков которой характеризуется определенным типом почв и растительных сообществ (рис. 1).

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследований являлись 30 ценопопуляций (ЦП) видов-доминантов (*Halocnemum strobilaceum*, *Artemisia santonica*, *A. taurica*), находящихся в разных эколого-ценотических условиях на различных участках катены. Исследования проводились в вегетационные периоды 2009-14 гг. (табл.1). При установлении размера учетных площадок для исследований ценопопуляций каждого вида использовалось понятие элементарной демографической единицы (ЭДЕ) (Заугольнова, 1994; Смирнова, 1990; Фардеева, 2013). Рассчитывалась площадь ЭДЕ при минимальном и максимальном радиусе репродуктивной активности, т.е. минимальная и максимальная площадь, которая будет включать в себя полночленный возрастной спектр особей исследуемого вида. Согласно полученным расчетам выявлено, что наибольший размер ЭДЕ при максимальном радиусе репродуктивной активности не превышает 19 м², таким образом, размер учетных площадок для удобства картирования был принят равным 25 м², с размером ячейки равной 1 м². Выбор мест расположения пробных площадок определялся с учетом следующих параметров: 1) Строение ландшафтной катены – площадки закладывались на трех участках склона: вершина, средняя часть, низина. 2) Характер воздействия факторов антропогенной природы на ценопопуляции. Так, выделялись: ненарушенные участки, участки, восстанавливающиеся после завершения производственной деятельности (территория бывшего размещения дороги, карьера, подземной прокладки трубопроводов), участки нарушенные выпасом.

Геоботанические описания площадок выполнялись по стандартным методикам (Ярошенко, 1961). Определение жизненных форм осуществлялось согласно классическим работам (Серебряков, 1954, 1955, 1962, 1964, 1969; Рачковская, 1957; Серебрякова, 1971, 1980; Зиман, 1976; Смирнова, 1976; Беэр, 2005). Исследование ценопопуляций проводилось по общепринятым методикам (Петровский, 1961; Жукова, 1967, 1985, 1987, 1995; Уранов, 1975; Ценопопуляции растений ..., 1976, 1977; Динамика ценопопуляций, 1985; Изучение структуры ..., 1986; Воронцова, 1978; Злобин, 1989; Животовский, 2001).

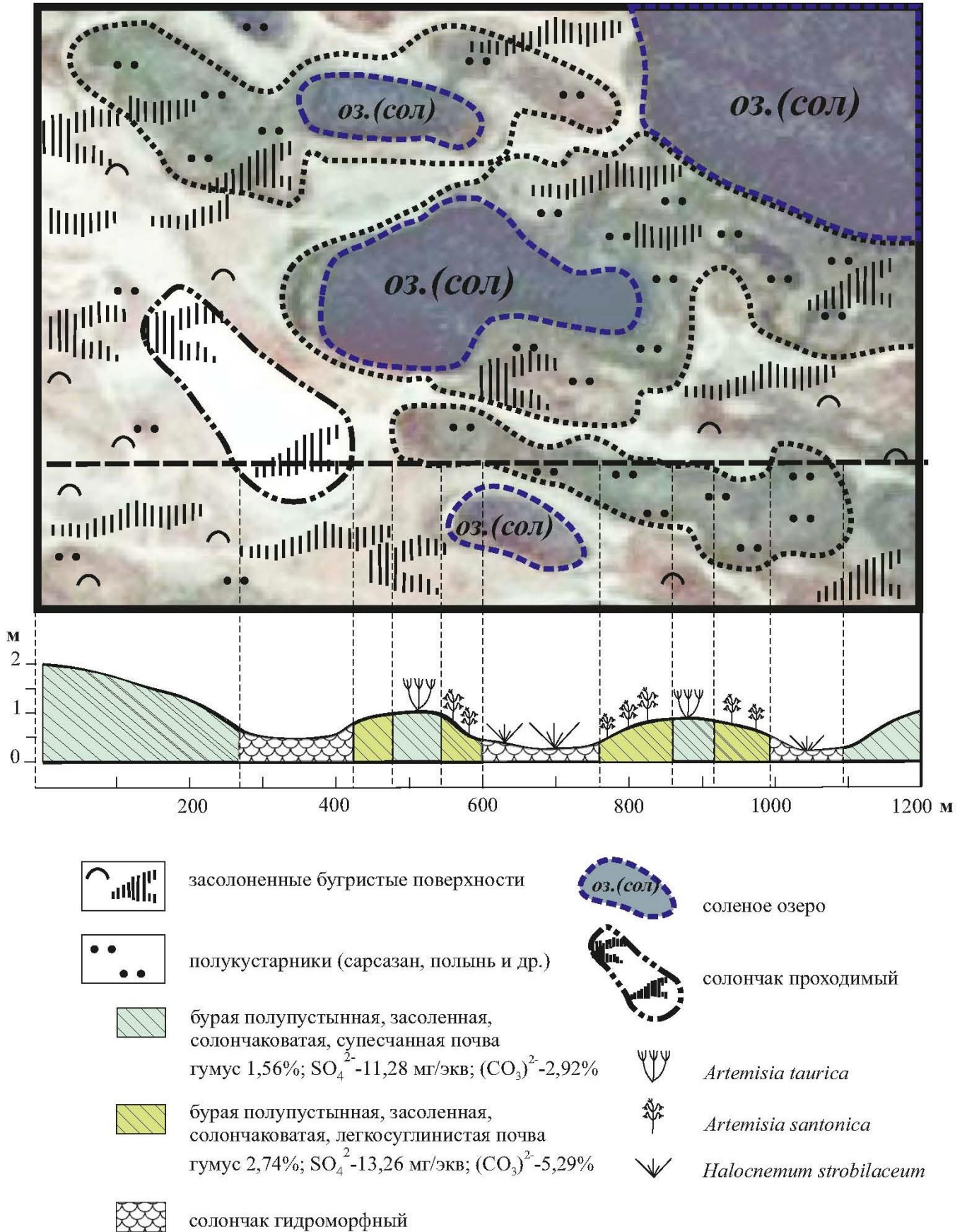


Рис. 1. Ландшафтный профиль фрагмента исследуемой территории

Наименование ценопопуляций исследуемых видов-доминантов

№№	ЦП <i>Halocnemum strobilaceum</i>	ЦП <i>Artemisia santonica</i>	ЦП <i>Artemisia taurica</i>
ЦП1	Сарсазаново-бескильнищевое сообщество (<i>Halocnemum strobilaceum-Puccinellietum dolicholepidis</i>) (ненарушенный участок)	Сантоникопольно-бескильнищевое сообщество (<i>Artemisia santonicae-Puccinellietum dolicholepidis</i>) (восстанавливающееся, на участке бывшей дороги)	Таврическопольно-мятликовое сообщество (<i>Artemisia tauricae-Poa bulbosae</i>) (ненарушенный участок)
ЦП2	Сарсазановое сообщество (<i>Halocnemum strobilaceum</i>) (ненарушенный участок)	Сантоникопольно-мртуковое сообщество <i>Artemisia santonicae-Eremopyrum orientale</i> (восстанавливающееся, на участке бывшей дороги)	Таврическопольное сообщество (<i>Artemisia taurica</i>) (ненарушенный участок)
ЦП3	Сарсазаново-климакоптеровое сообщество <i>Halocnemum strobilaceum-Climacopterae crassae</i> (восстанавливающееся, на участке бывшей дороги)	Сантоникопольно-лагозерисовое сообщество <i>Artemisia santonicae-Lagoserietum sanctae</i> (участок, нарушенный выпасом)	Таврическопольно-сантоникопольное сообщество <i>Artemisia tauricae-Artemisietum santonicae</i> (ненарушенный участок)
ЦП4	Сарсазаново-солеросовое сообщество <i>Halocnemum strobilaceum-Salicornietum prostratae</i> (восстанавливающееся, на участке бывшей дороги)	Сантоникопольно-анизантовое сообщество <i>Artemisia santonicae-Anisanthetum tectorum</i> (участок, нарушенный выпасом)	Таврическопольно-лерхопольное сообщество <i>Artemisia tauricae-Artemisietum lercheanae</i> (участок, нарушенный выпасом)
ЦП5	Сарсазаново-сантоникопольное сообщество <i>Halocnemum strobilaceum-Artemisietum santonicae</i> (ненарушенный участок)	Сантоникопольно-пажитниковое сообщество <i>Artemisia santonicae-Trigonellatum orthoceras</i> (участок, восстанавливающийся после прокладки трубопровода)	Таврическопольно-сантоникопольное сообщество <i>Artemisia tauricae-Artemisietum santonica</i> (участок, нарушенный выпасом)
ЦП6	Сарсазановое сообщество (<i>Halocnemum strobilaceum</i>) (восстанавливающееся, на территории бывшего карьера)	Сантоникопольно-крестовниковое сообщество <i>Artemisia santonicae-Senecietum noeanus</i> (ненарушенный участок)	Таврическопольно-ковыльковое сообщество <i>Artemisia tauricae-Stipetum lessingiana</i> (ненарушенный участок)
ЦП7	Сарсазаново-мртуковое сообщество <i>Halocnemum strobilaceum-Eremopyrum orientale</i> (ненарушенный участок)	Сантоникопольно-хименолебусовое сообщество <i>Artemisia santonicae-Hymenolobus proccumbens</i> (участок, нарушенный выпасом)	Таврическопольно-мятликовое сообщество <i>Artemisia tauricae-Poa bulbosae</i> (участок, нарушенный выпасом)
ЦП8	Сарсазаново-сведовое сообщество <i>Halocnemum strobilaceum-Suaedetum acuminatae</i> (ненарушенный участок)	Сантоникопольно-анизантовое сообщество <i>Artemisia santonicae-Anisanthetum tectorum</i> (ненарушенный участок)	Таврическопольно-мртуковое сообщество <i>Artemisia tauricae-Eremopyrum orientale</i> (участок, восстанавливающийся после подземной прокладки трубопровода)
ЦП9	Сарсазаново-сведовое сообщество <i>Halocnemum strobilaceum-Suaedetum acuminatae</i> (восстанавливающееся, на участке бывшей дороги)	Сантоникопольно-мятликовое сообщество <i>Artemisia santonicae-Poa bulbosae</i> (участок, нарушенный выпасом)	Таврическопольно-верблюжьекочковое сообщество <i>Artemisia tauricae-Alhagietum pseudalhagi</i> (участок, нарушенный выпасом)
ЦП10	Сарсазаново-климакоптеровое сообщество <i>Halocnemum strobilaceum-Climacopteretum crassae</i> (ненарушенный участок)	Сантоникопольно-лебедовое сообщество <i>Artemisia santonicae-Atripletum tataricae</i> (ненарушенный участок)	Таврическопольно-лебедовое сообщество <i>Artemisia tauricae-Atripletum tataricae</i> (участок, нарушенный подземной прокладкой трубопровода)

Онтогенетические состояния особей видов-доминантов определялись согласно существующей периодизации онтогенеза растений и разработанным методическим подходам (Работнов, 1945, 1950; Уранов, 1960, 1975; Смирнова, 1976; Онтогенетический атлас..., 2000).

Пространственная структура ценопопуляций исследовалась с помощью метода картирования всех особей на площадке с учетом их возрастных состояний (Ценопопуляции ..., 1976, 1988; Изучение структуры ..., 1986;). Для характеристики пространственной структуры использовался метод, предложенный Грейгом-Смитом (Greig-Smith, 1952a). Данный метод заключался в применении решетки примыкающих квадратов, внутри каждого квадрата подсчитывалось число особей данного вида, затем находилось значение средней арифметической и дисперсии (σ^2) (Василевич, 1969). Размеры квадратов составляли 1 м x 1 м и 2 м x 2 м. Далее определялся коэффициент дисперсии $K(\sigma^2)$ – показатель равномерности распределения особей в пространстве (Василевич, 1969). Исследование пространственной структуры осуществлялось отдельно для прегенеративных и отдельно для генеративных особей. При выполнении расчетов в группе генеративных возрастных состояний учитывалась численность сенильных и субсенильных возрастных состояний. Также применялись современные математические методы статистической обработки данных. Для построения карт локальной плотности растений исследуемых ценопопуляций использовалась радиальная функция. Для выявления закономерностей пространственного размещения особей выполнялось графическое построение функции Рипли (Ripley, 1976, Baddeley et al., 2005, 2010). Обработка данных осуществлялась с помощью пакета spatstat языка R (version 3.0.3) (рис. 2).

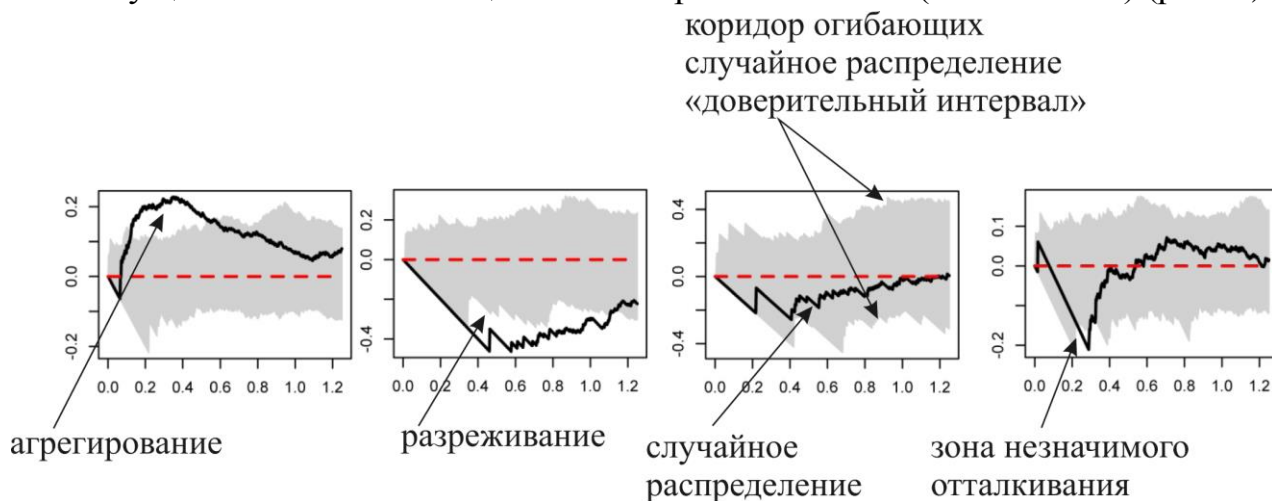


Рис.2. Пример графической интерпретации функции Рипли, (ось «x» – радиус в метрах, ось «y» изменение функции)

Определялась сопряженность исследуемых видов-доминантов с другими видами в исследуемых сообществах с помощью коэффициента средней квадратичной напряженности Пирсона (C) (Василевич, 1969). Выполнялась характеристика фитогенного поля изучаемых видов с помощью коэффициента

напряженности (Кнфп) и коэффициента мощности фитогенного поля (Нфп) (Жукова, 2012). Для изучения возрастной структуры ценопопуляций проводилось описание их возрастных спектров (Уранов, 1968; Заугольнова, 1976, 1988). Осуществлялось определение типов возрастной структуры ценопопуляций на основании преобладания особей различного возрастного состояния (Работнов, 1950).

Оценка стратегий жизни видов растений осуществлялась по системе Раменского-Грайма (Grime, 1979; Grime et al., 1988) и системе В. А. Черемушкиной (Черемушкина, 2001).

Выполнялся расчет следующих индексов: индекс возрастности (Δ), индекс эффективности (ω), индекс восстановления (I_v), индекс замещения (I_z). Гербаризация особей растений разных возрастных состояний выполнялась по классической методике (Скворцов, 1977). Определение собранных растений проводилось с использованием «Флор» и региональных определителей (Ильин, 1936; Флора европейской части СССР, 1974-1996, 2001, 2004; Флора Нижнего Дона...1984, 1985; Флора Юго-Востока 1927-1936; Цвелев, 1976). Оригинальные рисунки выполнены на основе собранных гербарных образцов. Исследования онтоморфогенеза проводились при изучении особенностей строения особей разных возрастных состояний в полевых условиях, на основании собранных гербарных образцов, а также с учетом литературных сведений (Жукова, 1967, 1983, 1990, 2001a, 2001b; Беэр, 2005; Карамышева, 1973). В процессе проведения работ были изучены образцы исследуемых видов-доминантов, хранящихся в гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета (MW), Главного Ботанического Сада РАН (МНА), Саратовского государственного университета (SARAT), Самарского государственного университета, Самарского государственного социально-педагогического университета (SAM), Института экологии Волжского бассейна РАН (PVB), Волгоградского государственного университета (VOLSU). Всего было проанализировано более 1000 гербарных листов.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ОНТОМОРФОГЕНЕЗА ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ

4.1. Особенности биологии и онтоморфогенеза *Halocnemum strobilaceum*

В ходе работ было выделено 10 онтогенетических состояний *H. strobilaceum*: семена (*se*), проростки (*p*), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые генеративные (g_1), средневозрастные генеративные (g_2), старые генеративные (g_3), субсенильные (*ss*), сенильные (*s*) (рис. 3). Продолжительность каждого онтогенетического состояния зависит от конкретных условий обитания. Жизненный цикл отдельной особи колеблется от 10 до 20 и более лет. Для сарсазана шишковатого характерен явнополицентрический тип биоморфы с полной поздней неспециализированной дезинтеграцией (Ценопопуляции ..., 1976). Морфогенез

представлен следующими фазами: первичный побег (p), первичный куст (j, im, v, g_1), куртина (g_2, g_3), парциальный куст (ss), парциальный побег (s).

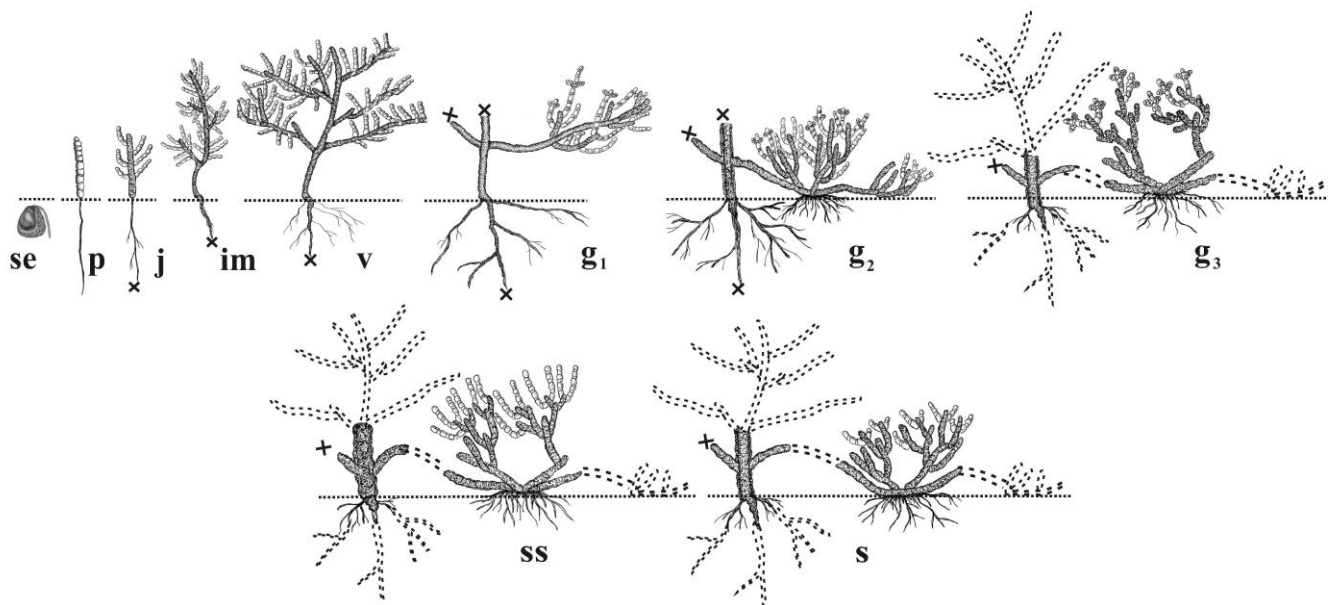


Рис. 3. Онтогенетические состояния *H. strobilaceum*

4.2. Особенности биологии и онтоморфогенеза *Artemisia santonica*

Изученный жизненный цикл *A. santonica* включает девять онтогенетических состояний: семена (se), проростки (p), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g_1), средневозрастные генеративные (g_2), старые генеративные (g_3), сенильные (s). Онтогенез ускоренный, с пропуском субсенильного состояния (рис. 4).

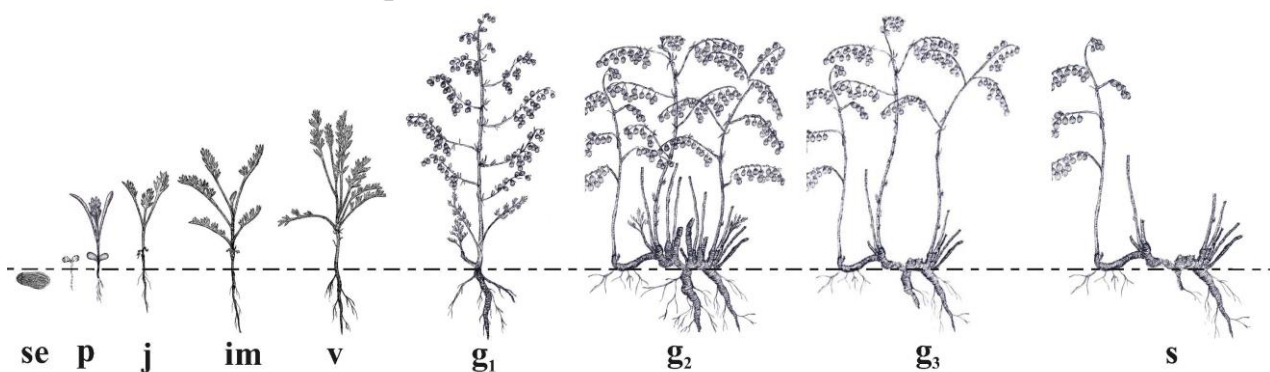


Рис. 4. Онтогенетические состояния *A. santonica*

Явнополицентрический тип биоморфы с полной поздней неспециализированной дезинтеграцией. Морфогенез представлен следующими фазами: первичный побег (p, j, im, v), первичный куст (g_1), куртина (g_2), парциальный куст (g_3), парциальный побег (s).

4.3. Особенности биологии и онтоморфогенеза *Artemisia taurica*

Жизненный цикл *A. taurica* включает восемь онтогенетических состояний: проростки (p), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые

генеративные (g_1), средневозрастные-старые генеративные (g_2-g_3), субсенильные (ss), сенильные (s) (Онтогенетический атлас..., 1997) (рис. 5).

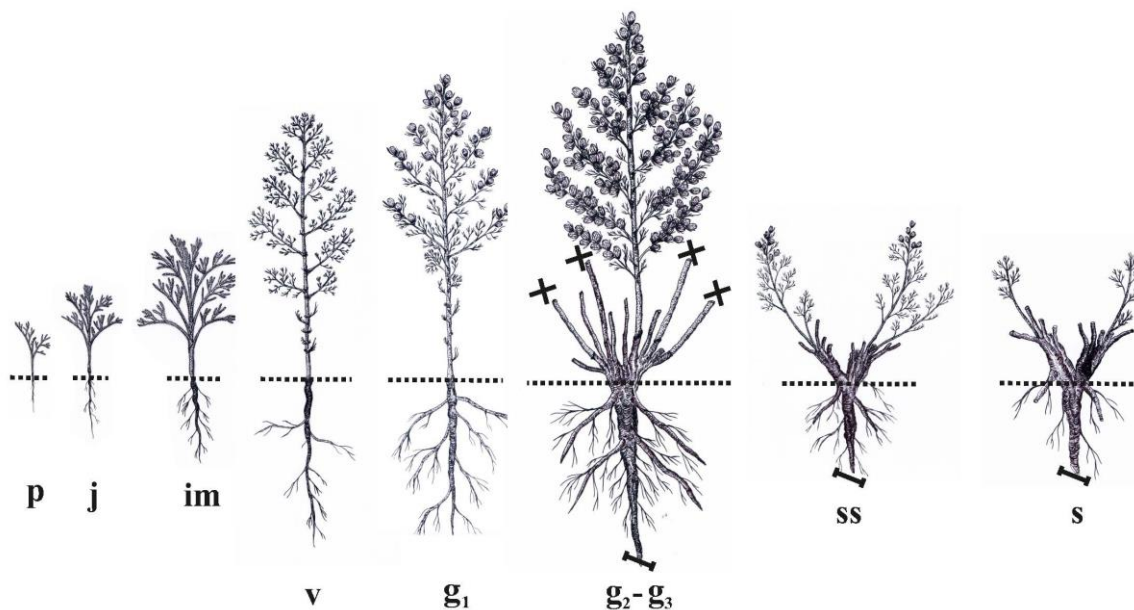


Рис. 5. Возрастные состояния *A. taurica*

Нами был отмечен эффект неотенизации отдельных особей *A. taurica*, выражающийся в переходе из ювенильных и имматурных состояний в молодое генеративное состояние. К сокращению онтогенеза приводит воздействие абиотических (засуха) и биотических факторов (внутривидовая и межвидовая конкуренция) (Жукова, 2001а). Таким образом, отмечено несколько типов онтогенеза *A. taurica*: нормальный, включающий все онтогенетические состояния и вариации ускоренного. Биоморфа полыни крымской характеризуется моноцентрическим типом с полной поздней неспециализированной дезинтеграцией. Морфогенез представлен следующими фазами: первичный побег (p , j , im , v , g_1), первичный куст (g_2-g_3), кустящаяся партикула (ss), некустящаяся партикула (s).

ГЛАВА 5. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ

5.1. Онтогенетическая структура ценопопуляций *H. strobilaceum*

Все изученные ценопопуляции *H. strobilaceum* были отнесены к нормальным. По критерию абсолютного максимума были выделены молодые (30%), зрелые (10%), старые нормальные (40%), стареющие (20%) ЦП. Базовый спектр ценопопуляций *H. strobilaceum* представлен двумя максимумами, приходящимися на ювенильное и старое генеративное состояния. Результаты исследований показали, что ценопопуляции сарсазана в нижней части катены потенциально являются перспективными в направлении восстановления (I_v составил 1,07-7,8) и неустойчивыми в направлении замещения взрослых особей молодью (I_z варьировал в пределах от 0,2 до 0,97). По классификации «дельта – омега» большая часть ЦП относились к молодым, у которых преобладала прегенеративная фракция. Так, на нарушенных производственной деятельностью территориях возможность прорастания семян сарсазана обусловлена наличием участков свободных от повышенного засоления и

воздействия аллелопатических соединений выделяемых взрослыми особями. Несмотря на возможный вариант семенного восстановления, весной в ЦП отмечается интенсивная гибель проростков, в связи с подъемом засоленных подземных вод и затоплением поросли.

5.2 Онтогенетическая структура ценопопуляций *Artemisia santonica*

Все исследованные ценопопуляции полыни сантонийской являются нормальными. По критерию абсолютного максимума 90% ценопопуляций относились к молодым. По классификации «дельта – омега» преобладающая часть ЦП также являлась молодой. Базовый спектр ценопопуляций *A. santonica* представлен одним максимумом, приходящимся на проростки. Индекс восстановления в 60% исследованных ценопопуляций изменялся в пределах 1,07 – 3,13, что говорит о перспективности этих ЦП в направлении восстановления генеративной фракции с помощью семенного возобновления. В половине ЦП индекс замещения составил 1,38 – 2,08, что характеризует ЦП как перспективные по возможности замещения взрослых растений подростом. Перспективность ЦП *A. santonica* по индексам замещения и восстановления, а также в целом преобладание прегенеративных особей, обусловлено более комфортными условиями для прорастания семян на средней части катены, по сравнению с её нижней частью (вымывание солей атмосферными осадками происходит вниз по склону). Кроме того, семена данного вида обладают высокой всхожестью, что способствует пополнению ЦП прегенеративными особями.

5.3. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Artemisia taurica*

Все исследуемые ценопопуляции полыни крымской являются нормальными. По критерию абсолютного максимума преобладают зрелые ЦП (70%). По классификации «дельта – омега» большая часть ЦП относилась к категории – молодые и характеризовалась преобладанием прегенеративной фракции. Базовый спектр ценопопуляций *A. taurica* является бимодальным; первый максимум – группа g_1-g_2 ; второй максимум – субсенильная группа. По величине индекса восстановления 50% исследованных ЦП относились к неустойчивым (Жукова, 2013), I_v изменялся в пределах 0,17-0,85. К вышеуказанным ЦП относились сообщества, располагающиеся на территориях, в основном с естественным почвенно-растительным покровом. Вторая половина ЦП относилась к перспективному типу, I_v составил 1-2,6. По величине индекса замещения 80% ЦП относились к неустойчивому типу, в связи с незначительной долей подростка – I_z варьировал в пределах от 0,11 до 0,75. Ценопопуляции *A. taurica* произрастают на плакорном участке катены. По сравнению с ЦП предыдущих двух видов доминантов, они характеризуются неустойчивым типом семенного возобновления и более высокой долей стареющих особей. Низкая способность восстановления ценопопуляций *A. taurica* обусловлена вытаптыванием и поеданием растений, пасущимся скотом. Слабое восстановление ЦП обусловлено также невысокой вероятностью прорастания семян из-за дефицита влаги на данном участке катены.

ГЛАВА 6. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ИССЛЕДУЕМЫХ ВИДОВ

6.1. Пространственная структура ценопопуляций *Halocnemum strobilaceum*

Коэффициент дисперсии для большей части прегенеративных особей изменялся в пределах 1,0-5,0 – что соответствует контагиозному размещению. Для генеративных растений коэффициент дисперсии преимущественно был представлен

значениями меньше единицы (0,17-0,93), что соответствует случайному распределению видов. Анализ поведения функции Рипли показал наличие в ценопопуляциях *Halocnemum strobilaceum* трех типов и пяти подтипов пространственного размещения. Пример контагиозного типа дискретного подтипа размещения особей представлен на рис. 6.

6.2. Пространственная структура ценопопуляций *Artemisia santonica*

Пространственное расположение прегенеративных и генеративных особей согласно коэффициентам дисперсии было аналогично структуре ЦП сарсазана шишковатого. Анализ функции Рипли показал, что для ценопопуляций *Artemisia santonica* характерно наличие трех типов и четырех подтипов пространственного размещения, пример случайно-контагиозного типа, дискретно-континуального подтипа на рис. 6.

6.3. Пространственная структура ценопопуляций *Artemisia taurica*

Размещение особей в соответствии со значениями коэффициента дисперсии в ЦП полыни крымской осуществляется согласно закономерностям, выявленным у двух предыдущих видов (прегенеративные состояния – агрегирование, генеративные – разреживание). При анализе типов поведения функции Рипли выявлено, что для ценопопуляций *Artemisia taurica* свойственно три типа и пять подтипов пространственного размещения, пример случайного типа континуального подтипа представлен на рис.6.

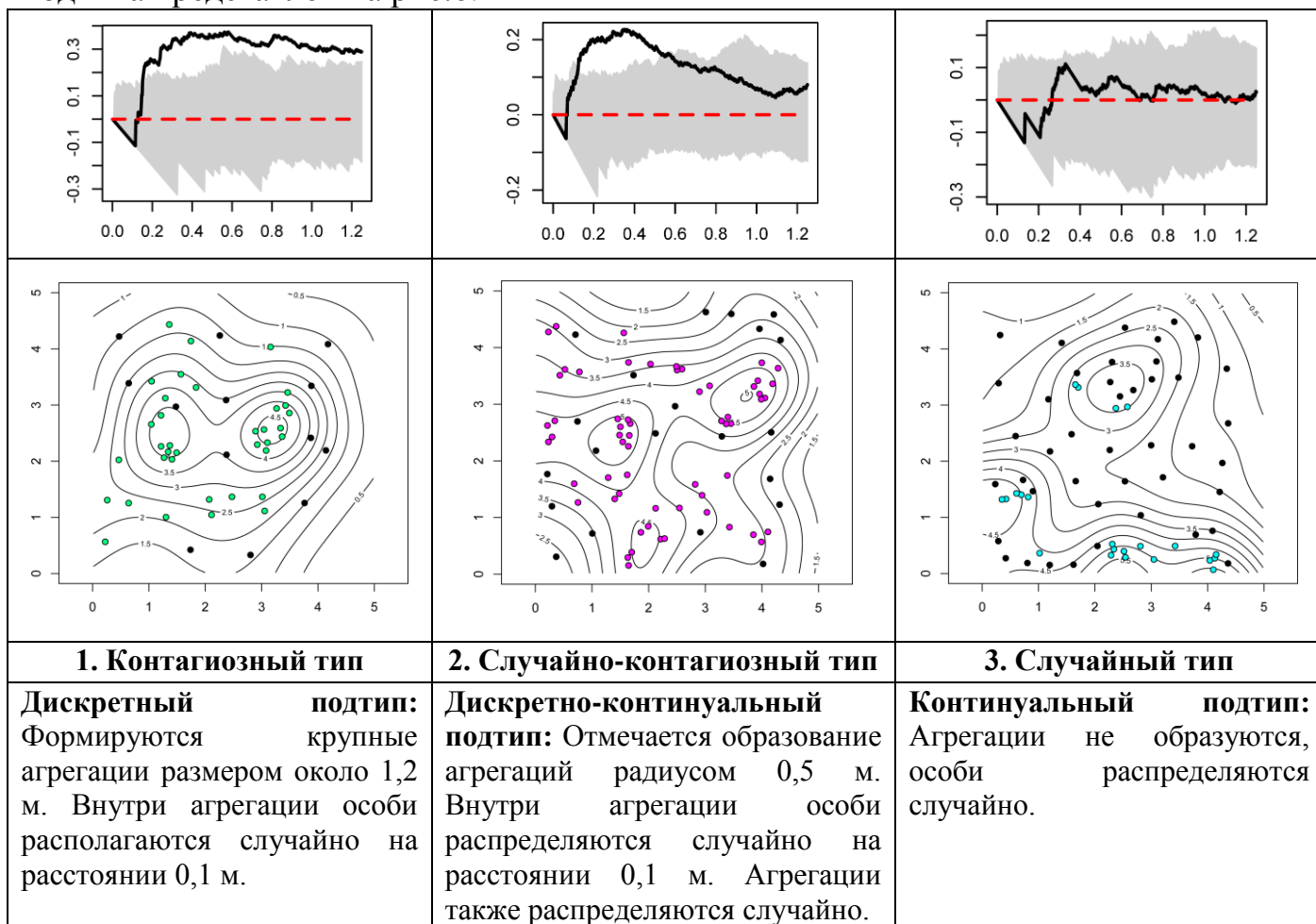


Рис. 6. Примеры вариантов пространственной структуры размещения особей *H.strobilaceum*, *Artemisia santonica* и *A. taurica*

Для трех исследуемых видов, несмотря на приуроченность к различным участкам катены, свойственны схожие закономерности в пространственном размещении. Так, в ходе работ выявлено, что пространственный рисунок исследуемых ценопопуляций определяют генеративные растения. Взрослые особи в большей степени распределяются случайным образом, что подтверждает благоприятность условий обитания в исследуемых ЦП. Случайное размещение особей также связано с их большим фитогенным полем, являющимся причиной отдаления друг от друга взрослых растений. Прегенеративные особи более склонны к группированию, так как прорастание семян возможно на участках свободных от воздействия других видов эдификаторов, аллелопатической активности материнских растений, повышенной засоленности, усиленного выпаса и обводненности. В условиях изучаемой катены интенсивно проявляются все вышеперечисленные факторы, что и обуславливает мозаичность пространственной структуры. Взаимное размещение генеративных и прегенеративных особей характеризуется отталкиванием, так как происходит воздействие аллелопатических соединений материнских растений на поросль, вызывающих отдаление особей вышеуказанных возрастных состояний.

ГЛАВА 7. АНАЛИЗ ОСОБЕННОСТЕЙ ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРАТЕГИИ ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ-ЭДИФИКАТОРОВ, В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПОЛОЖЕНИЯ НА КАТЕНЕ И ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

7.1. Особенности ценопопуляционной стратегии *Halocnemum strobilaceum*

По классификации Раменского-Грайма *H. strobilaceum* можно отнести к **S-стратегам – экотопические пациенты**. К данной стратегии принадлежат виды, адаптированные к экстремальным видам условий обитания, как правило, имеющие горький вкус предотвращающий поедание консументами, произрастают в условиях низкой конкуренции и неполностью занятых экологических ниш (Миркин, 1989). Вышеприведенные характеристики в полной мере свойственны *H. strobilaceum*, так как, он обитает на территории с очень высокой степенью засоления, практически исключая размещение других видов, куртины сарсазана распределены равномерно по территории солончака, плотная упаковка особей не отмечается, узкая реализованная экологическая ниша приближается к фундаментальной. Такие признаки как, высокая степень вегетативного размножения, замедленный темп развития, длительный период онтогенеза, онтогенетический спектр, смещенный в левую сторону, характеризуют *H. strobilaceum* по классификации В. А. Черемушкиной, как толерантно-реактивный вид. Сочетание толерантности и реактивности определяют устойчивость ценопопуляций данного вида (Черемушкина, 2001).

7.2. Особенности ценопопуляционной стратегии *Artemisia santonica*

В ходе работ выявлено, что уровень интерференции данного вида, как активного аллелопата довольно высок, и влияет на плотность ценопопуляций, например, посредством

воздействия на семена, прорастание, которых наблюдалось, в основном по краю сообщества. Тип ценопопуляций согласно исследованиям является нормальным, наличие банка семян *A. santonica* несвойственно. Дифференциация экологической ниши выражена довольно сильно-средняя часть катены (склон). Объем реализованной ниши по объему приближается к фундаментальной. Изученные свойства вида позволили отнести его к **Sk-стратегам**, растениям, способным произрастать в условиях фитоценотического стресса от воздействия других эдификаторов. В процессе исследований было выяснено, что для *A. santonica* свойственно как семенное, так и вегетативное размножение (корневыми отпрысками, укореняющимися стелящимися побегами и входе нормальной партикуляции). Онтогенетический спектр вида подвижен и зависит от особенностей среды обитания. По классификации В. А. Черемушкиной *A. santonica* отнесен к **толерантным видам**, у которых, благодаря ряду вышеперечисленных признаков возникает возможность нормально существовать рядом с конкурентно сильными видами.

7.3. Особенности ценопопуляционной стратегии полыни крымской *Artemisia taurica*

Согласно проведенному анализу условия обитания, несмотря на наличие хозяйственного воздействия, являются благоприятными для существования *A. taurica*, тип ценопопуляций характеризуется как нормальный. При усилении воздействия абиотических факторов (повышенная влажность) у растений осуществляется физиолого-биохимический механизм самоподдержания, выражающийся в поливариантности онтоморфогенеза, а именно, в ускорении прохождения периодов жизненного цикла (явление неотенизации), наблюдаемое нами на примере зацветания ювенильных, имматурных и виргинильных особей. Реализованная экологическая ниша ценопопуляций узкая и хорошо выраженная. Согласно классификации Раменского-Грайма наибольшее число признаков ценопопуляций *A. taurica* соответствует **Sk-стратегии – фитоценотические пациенты**, растения, выживающие в условиях ограниченного количества ресурсов.

Наличие поливариантности онтогенеза, смешанного способа поддержания ценопопуляций, выражающегося как в наличии семенного, так и вегетативного размножения, онтогенетического спектра, меняющегося под воздействием конкретных условий обитания, позволило отнести *A. taurica* по классификации В. А. Черемушкиной к **толерантному виду**, имеющему устойчивое положение в сообществе.

ВЫВОДЫ

1. Проведенные полевые исследования позволили существенно дополнить и уточнить известные ранее биоэкологические и популяционные особенности видов-доминантов в условиях пустынной катены. На основании учёта материалов ведущих (LE, MW, МНА) и региональных (Саратов, Ростов, Волгоград, Самара, Тольятти и др.) гербарных хранилищ, литературных данных и собственных исследований созданы оригинальные точечные карты ареалов исследуемых видов.

2. Онторморфогенез изученных видов характеризуется поливариантностью, которая проявляется у данных видов по-разному. Онтогенез *Halocnemum*

strobilaceum включает 10 онтогенетических состояний. Онтогенез *Artemisia santonica* – 9 онтогенетических состояний (с пропуском субсенильного). Онтогенез *A. taurica* включает от 6 до 8 онтогенетических состояний, может быть нормальным, или ускоренным с пропуском виргинильного (*v*) или имматурного и виргинильного (*im*, *v*) возрастных состояний. В ходе работ были описаны и проиллюстрированы оригинальными рисунками возрастные состояния онтогенеза и фазы морфогенеза, исследуемых видов.

3. Возрастная структура исследованных ценопопуляций видов-доминантов непосредственно связана с условиями среды обитания, влияющими на количество особей тех, или иных, онтогенетических состояний, и на продолжительность их жизни. По критерию абсолютного максимума ценопопуляции *H. strobilaceum* были представлены молодыми, зрелыми, старыми нормальными и стареющими, с преобладанием старых нормальных ЦП. По классификации «дельта – омега» 50 % относились к переходным, 50 % к неустойчивым. По величине индекса замещения 80% ЦП являлись неустойчивыми, 20% перспективными. Ценопопуляции *A. santonica* по критерию абсолютного максимума в 90% являлись молодыми, остальные 10% относились к категории старых нормальных. По классификации «дельта-омега» 80% ЦП относились к молодым и 20% к переходным. По величине индекса замещения половина ЦП являлась неустойчивой, вторая половина относилась к перспективному типу. Ценопопуляции *A. taurica* по критерию абсолютного максимума распределились по категориям: молодые, зрелые и стареющие, с преобладанием зрелых. По классификации «дельта – омега» выделялись молодые, переходные, зрелые и старые ценопопуляции. По величине индекса замещения большая часть относилась к неустойчивым ЦП и всего 20 % к перспективным.

4. Пространственная структура ценопопуляций всех изученных видов характеризуется в основном групповым распределением особей (для прегенеративных возрастных состояний) и случайным распределением особей (для генеративных, сенильных и субсенильных состояний). Также выделяется смешанный случайно-контагиозный тип размещения растений. В выявленных типах пространственной структуры выделялся ряд подтипов: континуально-дискретный, дискретно-континуальный, континуальный, дискретный. Пространственный рисунок ценопопуляций в целом определяют особи генеративного возрастного состояния. Размеры фитогенных полей для большей части элементов изученных ЦП в процессе онтогенеза увеличиваются от прегенеративных состояний к зрелому и старому генеративному, и частично могут уменьшаться к сенильному состоянию. Сопряженности исследованных видов-доминантов и видов, произрастающих в их ценопопуляциях, являются отрицательными, что свидетельствует о независимом распределении видов-доминантов в ценопопуляциях от других видов.

5. Тип жизненной стратегии зависит от биологических особенностей видов и возрастной структуры их ценопопуляций: *H. strobilaceum* – экотопический пациент и толерантно-реактивный вид, *A. taurica* и *A. santonica* – толерантные виды и фитоценотические пациенты. Биоэкологические особенности и жизненные стратегии исследованных видов во многом определяют их положение на катене. Влияние хозяйственной деятельности человека на ценопопуляции изученных видов проявляется разнонаправленно. Кроме подавления и разрушения ценопопуляций под воздействием факторов антропогенной природы, в некоторых случаях, наблюдается эффект омоложения их демографической структуры, и стимуляция процессов самовосстановления и самоподдержания.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в рецензируемых журналах по перечню ВАК

1. Зенкина, Т. Е. Особенности жизненного цикла и пространственно-демографической структуры ценопопуляций Полыни крымской (*Artemisia taurica* Willd.) в Республике Калмыкия / Т. Е. Зенкина, В. А. Сагалаев // Известия Самарского научного центра Российской Академии Наук. – 2012. – Т. 14. – №. 1 (9). – С. 2226-2229.

2. Зенкина, Т. Е. Особенности онтоморфогенеза Полыни крымской (*Artemisia taurica* Willd.) / Т. Е. Зенкина, В. А. Сагалаев // Естественные науки. – 2013. – №. 2 (43). – С. 14-20.

3. Зенкина, Т. Е. Закономерности онтоморфогенеза Полыни сантонийской (*Artemisia santonica* L.) / Т. Е. Зенкина, В. А. Сагалаев // Естественные науки. – 2013. – №. 3 (44). – С. 9-15.

Статьи, опубликованные в других научных изданиях

4. Зенкина, Т. Е. Пространственная и демографическая структура ценопопуляций Сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb., *Chenopodiaceae*) в Республике Калмыкия / Т. Е. Зенкина, В. А. Сагалаев // Вестник Волгоградского государственного университета. – 2012. – серия 11. – №. 1 (3). – С. 10-17.

5. Зенкина, Т. Е. Природоохранное значение галофитных сообществ Нижнего Поволжья / Т. Е. Зенкина, В. А. Сагалаев // Материалы конференции «Краеведческие чтения», 16 февраля 2012 г. Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2013. – С. 76-77.

6. Зенкина, Т. Е. Особенности онтогенеза Сарсазана шишковатого [*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb., *Chenopodiaceae*] в условиях Нижнего Поволжья / Т. Е. Зенкина // Материалы междунар. науч. конф. (Волгоград, 22-24 апр. 2012). – Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2012. – С. 56-58.

7. Зенкина, Т. Е. Онторморфогенез Сарсазана шишковатого [*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb., *Chenopodiaceae*] в условиях Нижнего Поволжья / Т. Е. Зенкина // Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов. Матер. VIII междунар. науч.-практ. конференции. – Элиста, 2012. – С. 23-26.

8. Зенкина, Т. Е. Механизмы поддержания демографической структуры ценопопуляций Сарсазана шишковатого [*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb., *Chenopodiaceae*] в районах нефтедобычи Нижнего Поволжья / Т. Е. Зенкина, В. А. Сагалаев // Труды научно-практического семинара «Теоретико-прикладные аспекты преподавания биологии и современные технологии», посвященного Дню науки и 20-летию образования кафедры «Теория и методика преподавания

биологии» ЮКГУ им. М. Ауезова. – Шымкент, Южно-Казахстанский государственный университет им. М. Ауезова, 2012. – С. 7-11.

9. Зенкина, Т. Е. Особенности морфологии и биологии Полыни сантонийской (*Artemisia santonica* L. *Asteraceae*) в условиях Нижнего Поволжья / Т. Е. Зенкина, Л. В. Полякова // Материалы научной сессии г. Волгоград 22-26 апреля 2013 г. Выпуск 1. Естественные науки. – Волгоград, 2013. – С. 243-247.

10. Зенкина, Т. Е. Онтогенез Сарсазана шишковатого [*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb.]. / Т. Е. Зенкина // Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учебное пособие. Т. 7. – Йошкар-Ола, МарГУ, 2013. – С. 66-71.

11. Зенкина, Т. Е. Особенности формирования пространственной и демографической структуры ценопопуляций Полыни сантонийской (*Artemisia santonica* L., *Asteraceae*) под воздействием антропогенных факторов / Т. Е. Зенкина, В. А. Сагалаев // Вестник Волгоградского государственного университета. – 2013. – серия 11. – №. 2 (6). – С. 7-12.

12. Полякова, Л. В. Карпологическое исследование *A. santonica* и *A. taurica* подрода *Seriphidium* (Bess.) Petern. (*Asteraceae*) / Л. В. Полякова, Т. Е. Зенкина, В. А. Сагалаев // Перспективы науки и образования. Сборник научных трудов по результатам международной научно-практической конференции 28 февраля 2015 года. – Тамбов, 2015. – С. 110-111.

13. Зенкина, Т. Е. Некоторые особенности пространственной структуры *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb на нарушенных территориях Черноземельского района Республики Калмыкия // Научный альманах. – Тамбов, 2015 – №.12 - 2 (14). – С. 417-421.

Подписано к печати 18.07.2016

Тираж

Издательство